

УТВЕРЖДАЮ  
Проректор  
МГУ имени М.В.Ломоносова  
А.А.Федянин



*[Handwritten signature in blue ink]*  
\_\_\_\_\_

«\_\_» \_\_\_\_\_ 2023 года

### ОТЗЫВ ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова» на диссертационную работу Гандлина Александра Александровича «Эволюция усачей рода *Barbus* Кавказа и сопредельных регионов», представленную на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 –Зоология

Изучение характера и масштабов разнообразия рыб, определение предпосылок и закономерностей его формирования, установление родственных отношений и микроэволюционных процессов в природе имеет важное теоретическое и практическое значение. Особую актуальность такого рода исследования приобретают в настоящее время, когда год от года возрастает степень антропогенного воздействия на водоёмы и увеличивается эксплуатация биоресурсов, а также в условиях масштабных климатических сдвигов. В настоящее время имеется ясное представление о том, что для организации рационального использования природного биоразнообразия необходим комплексный анализ важнейших биологических особенностей рыб, в том числе достоверная оценка разнообразия на разных уровнях организации – популяционном, видовом и экосистемном. Значение работ по установлению родственных отношений близких видов и анализ филогеографии лежит в основе объективного понимания закономерностей формирования региональных фаун, оценки их устойчивости к внешним воздействиям, и, как результат – разработки предложений по рационализации стратегии использования водных биоресурсов.

В связи с этим, диссертационная работа А.А. Гандлина «Эволюция усачей рода *Barbus* Кавказа и сопредельных регионов» посвящена актуальной и до настоящего времени еще мало исследованной теме – исследованию видового разнообразия и пространственной генетической структуры усачей (р. *Barbus*, сем. Cyprinidae) в регионах, имеющих сложную геологическую историю и претерпевших неоднократные трансформации (в том числе и оледенения) в Голоцене. Исследование, выполненное А.А.Гандлиным, заполняет существенный пробел в филогеографии и генетической



структуре этой группы рыб: в то время как усачи рода *Varbus* из водоемов Центральной и Западной Европы были детально исследованы молекулярно-генетическими методами, подобных исследований усачей из водоемов Кавказа и Крыма ранее не проводилось. Актуальность диссертационной работы высока и в связи с тем, что некоторые из исследуемых автором видов или популяций этих видов находятся под угрозой исчезновения и рассматриваются как особо охраняемые объекты в России и некоторых сопредельных странах. Для решения спорных и неоднозначных вопросов таксономии, филогеографии, филогении усачей автор в своей работе в первую очередь опирается на результаты молекулярно-генетических исследований. Такой подход представляется в полной мере оправданным и востребованным, так как существующие на сегодняшний день данные по морфологии усачей говорят о высоком уровне пластичности видов из разных водоёмов и существенном проявлении паратипической изменчивости на ареале.

Основываясь на неполноте данных по усачам из водоёмов Понто-Каспийского бассейна, А.А.Гандлин сформулировал вполне ясную, но сложную и многогранную цель исследования – изучение эволюционной истории усачей Кавказского региона и сопредельных территорий, реализация которой была обеспечена выполнением серии частных задач:

1. Установить филогенетическое положение кавказских и крымских усачей в составе рода и их филогенетическую организацию.
2. Изучить филогеографию и генетическое разнообразие усачей.
3. Проверить гипотезу о вторичных контактах и гибридизации усачей.
4. Уточнить пути расселения и современное распространение усачей Кавказа и Крыма.

В итоге, автором была проделана большая по замыслу и объёму исследовательская работа, от полевого сбора и лабораторного анализа до аналитического этапа и формулирования основанных на полученном материале рабочих гипотез.

Диссертационная работа представлена на 191 странице, в ее структуру входят «Оглавление», «Введение», шесть глав, «Выводы», «Список литературы», два приложения («Приложение А» на 20 страницах и «Приложение Б» на 5 страницах). Список литературы содержит 227 названий публикаций, в том числе 153 – на иностранных языках. Текст работы сопровождается 11 таблицами и иллюстрирован 36 рисунками.

Во «Введении» автор обоснованно формулирует актуальность исследования, цель работы и обусловленные ею задачи, научную новизну, теоретическое и практическое значение работы, излагает основные положения, выносимые на защиту, приводит информацию о личном вкладе, данные по апробации работы и количестве публикаций автора по теме диссертации. Также в тексте «Введения» приводятся обобщенные данные о структуре и объеме работы, выражаются благодарности, сообщается о поддержке проведенной работы грантами РНФ и РФФИ.

Глава 1 посвящена физико-географической характеристике Кавказа и Крыма, она состоит из двух разделов, а каждый из них, в свою очередь, из двух подразделов, в которых изложено современное представление о геологической истории, соответственно, Кавказского региона и Крымского региона, а другой – физико-географическому описанию этих территорий. Значительное внимание уделяется противоречивой истории оледенений в регионе, что определило существенное влияние на пути расселения пресноводных рыб Понто-Азово-Каспийского бассейна.



Глава 2 «Материалы и методы исследования», состоит из пяти разделов, в которых подробно излагаются данные о собранном и исследованном материале: локализации мест сбора выборок, методах выделения ДНК, проведении ПЦР и секвенировании по Сэнгеру, анализу последовательностей мтДНК и яДНК, депонировании последовательностей в международную базу генетических данных, а также анализе морфологических признаков. В заслугу автору стоит поставить большой объем привлечённого материала: всего было исследовано 799 особей усачей из 183 мест в России и других странах Черноморского и Каспийского регионов. Для всех изученных особей были получены нуклеотидные последовательности трех митохондриальных (COI, Cytb, CR) и одного ядерного (Act-2) генов. Особо следует отметить оригинальную, модифицированную лично автором на основе самых современных методов, применяемых в мире, методику анализа аллелей ядерного гена Act-2. Этот метод позволяет эффективно распознавать гетерозиготных особей по аллелям разной длины, что важно для выявления и анализа гибридных особей. Также стоит подчеркнуть детальное описание методов статистической обработки полученного материала, в частности – методов построения дендрограмм.

Глава 3 «Филогенетическое положение усачей *Barbus* Кавказа и сопредельных регионов по данным мтДНК» состоит из 5 разделов, сопровождается заключением к содержанию всей главы, а также содержит не обозначенное в оглавлении краткое введение. Разделы 3.1.–3.3. посвящены результатам молекулярно-филогенетического анализа по маркерам Cytb и COI мтДНК, как по отдельности, так и по объединенным последовательностям. В разделе 3.4. результаты, полученные автором, анализируются в контексте ранее проводившихся молекулярно-филогенетических исследований усачей. В следующем разделе автор излагает мнение о наиболее вероятных путях формирования представителями линии *Barbus s. str.* их современного ареала. Автор, проводя критический анализ существующих в литературе двух альтернативных гипотез (расселение с востока на запад или расселение с запада на восток), сформулировал третью, оригинальную концепцию, основанную на всестороннем анализе собственного материала и данных литературы. Привлекая как ранее опубликованные, так и полученные им данные, автор полагает, что центром происхождения группы *Barbus s. str.* была территория современного Балканского полуострова, откуда расселение шло как в западном, так и в восточном направлениях. Весьма важно отметить, что точка зрения А.А.Гандлина о центре происхождения группы является новой и основывается на убедительном материале. Это новая гипотеза, основанием которой стали полученные автором результаты молекулярно-генетического изучения ранее малоисследованных представителей восточной части ареала *Barbus s. str.* Проведенное автором исследование генетического разнообразия видов из водоёмов Крыма и Кавказа дало веское основание для выводов о филогенетической организации всего рода *Barbus s. str.* в Европе и передней Азии. Так, автор смог выделить две разноразмерных клады: Западноевропейскую, представленную всего двумя видами, и богатой видами Центрально-Восточноевропейскую, которая, в свою очередь, подразделяется на Балканскую и Понто-Каспийскую субклады. Автор соотносит полученные им результаты с данными литературы, итогами ранее проведенных отечественных и зарубежных исследований, указывая, что новые результаты в целом подтверждают представления о структуре филогенетической организации рода, сформулированные на основе изучения видов усачей Западной и Центральной Европы. При этом результаты, полученные автором, не только и не столько поддерживают, но существенно расширяют эти



представления благодаря исследованию крымских и кавказских видов усачей, по которым до исследования А.А.Гандлина была лишь отрывочная информация.

Глава 4 «Филогения усачей рода *Barbus* Понто-Каспийской субклады по данным мтДНК. Филогеография усачей Кавказа и Крыма», наиболее объемная в работе, включает три раздела, каждый из которых сопровождается заключением; кроме того, в структуру главы входит не отмеченный в оглавлении еще один, вступительный («нулевой») раздел, который сопровождается указанным в оглавлении отдельным «Заключением по разделу». Как видно из названия главы, автор более подробно анализирует характеристики усачей Понто-Каспийской субклады, куда входят виды, обитающие в водоёмах Крыма и Кавказа. Данная глава играет особую роль в изложении результатов исследования, ее содержание определяет большинство заключительных выводов автора.

Во вступительном, «нулевом» разделе автор анализирует генетические характеристики усачей, отнесенных к Понто-Каспийской субкладе, и разделяет усачей Кавказа и Крыма и некоторых других территорий на Черноморскую, Каспийскую и Северокавказскую подгруппы. Подчеркивается полифилетизм усачей Понто-Каспийской субклады (из 11 филетических линий субклады 4 отнесены к Черноморской подгруппе, 2 – к Каспийской подгруппе, 2 – к Северокавказской подгруппе, при этом 3 линии остались за пределами обозначенных подгрупп).

Полученный автором материал выявил генетическую неоднородность Черноморской подгруппы усачей; показано, что «генетическая структура Черноморской подгруппы слабо связана с современным географическим распространением популяций» (с. 86). Особый интерес вызывают полученные автором данные о генетической неоднородности популяций усачей *Barbus tauricus* из рек Крыма, на основе которых выдвигаются гипотезы о том, что регион «вероятно, находился на перекрестке путей разных волн миграций» (с. 86) и о длительном существовании локальных рефугиумов вокруг Черноморской котловины.

Говоря о филогеографии Каспийской подгруппы усачей, автор кратко излагает содержание дискуссии о таксономическом статусе куринского усача *Barbus cyri*. Показано, что «популяции куринского усача не достигают высокого уровня изолированности» (с. 99), в том числе, предполагает автор, из-за меньшей изолирующей «силы» Каспийского моря, обусловленной невысокой соленостью.

Важным представляется подтверждение генетической близости кубанского и терского усачей на большой выборке (ранее такое заключение было сделано на основе изучения меньших выборок), тем более что до настоящего времени в ряде справочных изданий и некоторых баз данных встречаются определения кубанского усача как подвида крымского усача, а не самостоятельного вида. Большое значение имеют полученные автором результаты, изменяющие представления о границах ареала терского усача, эти границы теперь смещены более чем на 100 км к югу: так, все исследованные автором усачи из реки Пирсагат (Азербайджан), где, как ранее считалось, обитает куринский усач *B. cyri*, были генетически определены как терский усач *B. ciscaucasicus*. При этом следует положительно оценить взвешенный подход автора, справедливо отмечающего, что «...пока остается неясным, является ли терский усач единственным видом усачей в бассейне Пирсагата или встречается совместно с куринским усачом» (с. 109).

Установленное автором меньшее генетическое разнообразие Северокавказской подгруппы (кубанский усач и терский усач) автор связывает с «более суровыми условиями ледниковых периодов» на соответствующих территориях, «которые могли



снизить размер популяций и генетическое разнообразие, соответственно». С этим же фактором (а также с наличием многих изолированных рек) автор связывает доказанное им меньшее генетическое разнообразие кубанского усача по сравнению с терским, ареал которого шире и расположен южнее.

Глава 5 «Генетические отношения между кавказскими и крымскими усачами рода *Barbus* по данным яДНК» не имеет разделов, включая только особое «Заключение по главе». Автором установлено, что по данному маркеру дивергенция исследуемых усачей выражена слабее, чем по маркерам мтДНК, что, однако, не препятствует идентификации большинства видов. Впервые обнаружена межвидовая гибридизация усачей на Кавказе: гибридизация между *B. kubanicus* и *B. tauricus*, интерпретируемая как естественная гибридизация в районах вторичного контакта. Автор связывает ее с проникновением крымского усача в бассейн Кубани «во время одной из пресноводных фаз в Черноморской котловине» (с. 130). Еще один значимый результат – выявление гибридизации между разными популяциями крымского усача. В данной главе автором излагается разработанный им подход к моделированию происхождения родительских аллелей, а именно – «метод выявления правдоподобных родительских аллелей», которые являются близкими к реальным родительским; демонстрируется пример применения данного метода, обсуждаются его возможности, ограничения, полученные результаты.

Глава 6 «Фенотипические отношения популяций *Barbus tauricus* из водоемов Крыма», (всего 6 страниц) включает два раздела, «Заключение по главе», а также не отмеченную в оглавлении вводную часть. Учитывая выявленное в исследовании высокое генетическое разнообразие усачей Крыма, автор предпринимает в целом успешную попытку соотнести с этим фактом разнообразие фенотипических характеристик данных рыб. Выявлено, что популяция реки Черная значительно отличается от остальных исследованных популяций Крыма как по генетическим характеристикам, так и по меристическим признакам. Одновременно автор подчеркивает, что выявленная «морфологическая дифференциация не всегда совпадает с генетической» (очевидно, прежде всего в части пластических признаков), делая заключение о необходимости дальнейших исследований данного вопроса (с. 138).

На основании выполненного исследования автор делает шесть обоснованных выводов, отвечающих на поставленные задачи и полностью отражающие суть диссертационного исследования.

Автор демонстрирует уверенное владение современными методами исследования. Привлеченный и обработанный материал достаточен для полученных в работе выводов. Список литературы содержит важнейшие работы, посвященные теме исследования, автором проанализированы классические и современные труды специалистов, работающих в этой области.

Текст диссертационной работы написан хорошим языком; иллюстративный материал хорошо подготовлен и уместно размещен; содержание автореферата соответствует содержанию диссертации.

Принципиальных недочетов в работе, отличающейся высоким уровнем профессионализма, не выявлено. В то же время, к представленной диссертационной работе можно предъявить определенные замечания.

В тексте диссертации фрагменты, касающиеся анализа публикаций, имеющихся точек зрения, степени изученности рассматриваемых проблем, рассредоточены по разным главам. Работа бы серьезно выиграла, если бы обзор литературы был выделен в



отдельную, первую, главу, предваряющую все дальнейшее изложение. Это тем более актуально, что проведенное исследование часто касается исключительно спорных и запутанных вопросов, и обзор литературы, представленный отдельной главой, помог бы лучше отразить вклад автора в разрешение существующих разногласий, лучше представить значение проведенной работы и полученных результатов. Кроме того, кажется необходимым приведение биологического описания видов, хотя бы в отношении образа жизни и ряда физиологических характеристик усачей, а также более подробной характеристики современного влияния хозяйственной деятельности в исследуемых районах обитания, что важно для формирования картины современного расселения усачей.

Содержание Главы 1 «Физико-географическая характеристика Кавказа и Крыма» и в части данных по геологической истории, и в части физико-географического описания играет важную роль в исследовательском замысле, но слабо интегрировано с дальнейшим изложением. Если исходить из логики дальнейшего изложения, то содержание этой главы в некоторых моментах избыточно, а в некоторых – недостаточно. В ряде случаев автору приходится возвращаться к освещению этих же аспектов в тексте следующих глав. Следует отметить, что некоторые затронутые вопросы геологической истории являются гораздо более дискуссионными, чем показано в работе (при этом о разногласиях, например, по вопросу о количестве оледенений на Кавказе (с. 18–19), упоминает и сам диссертант). Также в Главе 1 для представления картины происходивших геологических изменений было бы полезно привести иллюстрации, показывающие трансформации водоемов в различные геологические эпохи.

Методическую составляющую Главы 5 следовало бы включить в состав Главы 2 «Материалы и методы исследования».

Возможно, автору следовало бы дополнительно обосновать необходимость Главы 6 «Фенотипические отношения популяций *Barbus tauricus* из водоемов Крыма» в том виде, в котором она существует. Следовало бы дополнительно обосновать, почему автор рассматривает фенотипические отношения именно этих и только этих популяций, и какую роль Глава 6 вносит в достижение поставленной цели, в решение обозначенных задач и в содержание выводов.

В целом, внутренняя структура глав недостаточно единообразна. Некоторые обособленные части текста не отражены в оглавлении, и на с. 73 появляется «Заключение по разделу» – разделу, которого в оглавлении не существует.

Представляется, что включение (включение) в подгруппу, обозначенную как Черноморская, *B. barbatus* и *B. borysthenticus* (см. рис. 8 на с. 69; с. 70, 73), требует если не более подробного обсуждения, то по меньшей мере более подробного комментария. Также требует более подробного комментария включение (включение) в Каспийскую подгруппу вида *B. lacerta* из бассейна рек Тигр и Евфрат (см. там же). Еще один вопрос для дополнительного комментария – это вопрос, почему 8 из 11 линий Понто-Каспийской субклады включены в подгруппы, а 3 из 11 линий остались за пределами деления на подгруппы.

Нельзя не отметить и такой факт, как наличие опечаток в работе.

Данные замечания, однако, не меняют общей положительной оценки, не снижают достоинств проделанной работы и полученных результатов. Большинство высказанных замечаний возможно рассматривать как пожелания для последующих работ автора.

Диссертационная работа Гандлина Александра Александровича «Эволюция усачей рода *Barbus* Кавказа и сопредельных регионов» соответствует требованиям пунктов 9-10 Положения о присуждении ученых степеней, утвержденного постановлением Правительства РФ от 24 сентября 2013 года № 842, предъявляемым к кандидатским диссертациям, а ее автор заслуживает присуждения ученой степени кандидата биологических наук по специальности 1.5.12 – Зоология.

Отзыв обсужден и одобрен на заседании кафедры ихтиологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова, протокол заседания № 262 от 22 февраля 2023 года.

Научный сотрудник биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова, кандидат биологических наук по специальности 03.02.06 - ихтиология

Е.В.Пономарева

Профессор биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова, доктор биологических наук по специальности 03.02.06 - ихтиология, доцент по кафедре ихтиологии

К.В.Кузицин

Заведующий кафедрой ихтиологии биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова, доктор биологических наук по специальности 03.02.06 - ихтиология, профессор кафедры ихтиологии

А.О.Касумян



В диссертационной совет 24.1.034.01 при  
Институте биологии внутренних вод имени  
И.Д.Папанина

### СВЕДЕНИЯ О ВЕДУЩЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ

по диссертации Гандлина Александра Александровича  
«Эволюция усачей рода *Barbus* Кавказа и сопредельных регионов»,  
представленной на соискание ученой степени кандидата биологических наук по  
специальности 1.5.12 – зоология.

Полное наименование организации в соответствии с уставом	Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»
Сокращенное наименование организации в соответствии с уставом	Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова, МГУ имени М.В.Ломоносова, или МГУ
Ведомственная принадлежность	Правительство РФ
Место нахождения	г. Москва
Почтовый индекс, адрес организации	119991, г. Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1
Адрес официального сайта в сети Интернет	<a href="http://www.msu.ru">www.msu.ru</a>
Телефон	(495) 939-27-29
Адрес электронной почты	<a href="mailto:info@rector.msu.ru">info@rector.msu.ru</a>
Руководитель организации	Ректор МГУ академик РАН, Виктор Антонович Садовничий
Сведения о составителях отзыва	<i>Пономарева Екатерина Валериановна</i> , кандидат биологических наук, научный сотрудник кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ Тел.: +7 (495) 939-37-92; эл. почта: <a href="mailto:kponom@mail.ru">kponom@mail.ru</a> ; <i>Кузицин Кирилл Васильевич</i> , доктор биологических наук, профессор кафедры ихтиологии биологического факультета МГУ Тел.: +7 (495) 939-37-92; эл. почта: <a href="mailto:KK_office@mail.ru">KK_office@mail.ru</a> <i>Касумян Александр Ованесович</i> , доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ихтиологии биологического факультета МГУ Тел.: +7 (495) 939-37-92 эл. почта: <a href="mailto:alex_kasumyan@mail.ru">alex_kasumyan@mail.ru</a>
Список публикаций сотрудников ведущей организации по теме диссертации соискателя в рецензируемых научных изданиях за последние 5 лет (не более 15):	



1. **Kasumyan, A.O.**, Isaeva, O.M., & Oanh, L.T. Taste attractivity of tropical echinoderms for barramundi *Lates calcarifer* // Aquaculture. 2022, 553, pp. 738051.
2. **Кузищин К.В.**, Буш А.Г., Груздева М.А., Малютина А.М., Павлов Е.Д., Павлов Д.С. Рост, гаметогенез и закономерности формирования разнообразия типов жизненной стратегии у кунджи *Salvelinus leucomaenis* реки Коль (Западная Камчатка). // Вопросы ихтиологии. 2022. Т. 62. №6. С. 737-757.
3. **Ponomareva, E.V.**, Volkov, A.A., Ponomareva, M.V., & Shubina, E.A. MtDNA Analysis of the Upper Yenisei Grayling (*Thymallus svetovidovi*) and the Mongolian Grayling (*Thymallus brevirostris*) and Clarification of Their Ranges // Biology Bulletin. 2022, 49(6), pp. 721-726.
4. Zimmerman, M.S., Sloat, M.R., **Kuzishchin, K.V.**, Arostegui, M.C., Gruzdeva, M.A., Seamons, T.R., & Quinn, T.P. Diversity of life history traits, growth, and lipid storage in migratory variants of steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kamchatka, Russia // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 2022, 79(10), pp. 1625-1640.
5. Levina A.D., Mikhailova E.S., **Kasumyan A.O.** 2021. Taste preferences and feeding behavior in the facultative herbivore fish, Nile tilapia *Oreochromis niloticus* // Journal of Fish Biology, 2021, 98 (1), pp. 1385–1400.
6. Semenova, A.V., Stroganov, A.N., **Ponomareva, E.V.**, Afanas'ev, K.I., & Vilkina, O.V. Large-scale genetic structure and diversity of Arctic rainbow smelt *Osmerus dentex* Steindachner et Kner, 1870 throughout its distributional range based on microsatellites // Polar Biology. 2021, 44(5), pp. 927-940.
7. Груздева М.А., Семенова А.В., **Кузищин К.В.**, Пономарева Е.В., Волков А.А., Павлов Д.С. Генетическая изменчивость мальмы (*Salvelinus malma*), кунджи (*S. leucomaenis*) и межвидовых гибридов из реки Утхолок (северо-западная Камчатка). // Генетика. 2020. Т. 56. №1. С. 78-88.
8. **Кузищин К.В.**, Семёнова А.В., Груздева М.А., Павлов Д.С. Закономерности формирования разнообразия жизненных стратегий и генетическая изменчивость камчатской микижи *Parasalmo mykiss* (Walbaum) на уровне локальной популяции. // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60. №6. С. 636-654.
9. Khrustaleva, A.M., **Ponomareva, E.V.**, Ponomareva, M.V., Shubina, E.A., & Pilganchuk, O.A. Phylogeography of Asian sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) based on analysis of mtDNA control region polymorphism // Journal of Applied Ichthyology. 2020, 36(5), pp. 643-654.
10. Pearse, D.E., Barson, N.J., Nome, T., Gao, G., Campbell, M.A., Abadía-Cardoso, A., Anderson, E.C., Rundio, D.E., Williams, T.H., Naish, K.A., Moen, T., Liu, S., Kent, M., Moser, M., Minkley, D.R., Rondeau, E.B., Briec, M.S.O., Sandve, S.R., Miller, M.R., Cedillo, L., Baruch, K., Hernandez, A.G., Ben-Zvi, G., Shem-Tov, D., Barad, O., **Kuzishchin, K.**, Garza, J.C., Lindley, S.T., Koop, B.F., Thorgaard, G.H., Palti, Y., & Lien, S. Sex-dependent dominance maintains migration supergene in rainbow trout // Nature ecology & evolution. 2019, 3(12), pp. 1731-1742.
11. Семенова А.В., Строганов А.Н., Бугаев А.В., Рубцова Г.А., Малютина А.М. Анализ изменчивости микросателлитных локусов в популяциях азиатской зубастой



корюшки *Osmerus dentex* Восточной и Западной Камчатки. // Генетика. 2019. Том 55. № 1. С. 70-80.

12. Животовский Л.А., Павлов С.Д., Ковалев М.Ю., Паренский В.А., **Пономарева Е.В.**, Мельникова М.Н., Минеева Т.В., Сенчукова А.Л., Ракицкая Т.А., Рубцова Г.А., Афанасьев К.И. Генетическая дифференциация популяций жилой и проходной нерки полуострова Камчатка: эволюционный сценарий происхождения жилой нерки озера Кроноцкое. // Биология моря. 2019. Т. 45. №6. С. 412-421.
13. **Касумян А.О.**, Павлов Д.С. Эволюция стайного поведения рыб // Вопр. Икhtiологии, 2018. Т. 58. № 5. С. 534–543.
14. Хрусталева А.М., **Пономарева Е.В.**, Пономарева М.В., Шубина Е.А., Углова Т.Ю., Кловач Н.В. Исследование приспособительного характера полиморфизма главного комплекса гистосовместимости (МНС) по однонуклеотидным заменам в популяциях азиатской нерки. I. В популяциях нерки рек Озерная и Камчатка действуют разные формы отбора. // Генетика. 2018. Том 54. № 10. С. 1177-1187.
15. **Кузицин К.В.**, Пономарева Е.В., Самойлов К.Ю., Груздева М.А., Холодова М.В., Павлов Д.С. Морфологические и генетические особенности судака *Sander lucioperca* (L.) Волго-Ахтубинской водной системы: к вопросу о пространственной структуре вида в нижневолжском бассейне // Вопросы икhtiологии. 2018. Т. 58. №3. С. 277-291.

Ведущая организация подтверждает, что соискатель Гандлин Александр Александрович не является сотрудником МГУ и не имеет научных работ по теме диссертации, подготовленных на базе МГУ, или в соавторстве с сотрудниками МГУ.

«верно»

Проректор Московского государственного  
университета имени М.В.Ломоносова



*А.А. Федянин*  
А.А. Федянин

« \_\_\_\_\_ » 2023 г.

*[Handwritten signature]*