

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА РОССИЙСКОЙ  
АКАДЕМИИ НАУК

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н.К. КОЛЬЦОВА РАН

*На правах рукописи*

Костин Данила Сергеевич

**Генетические аспекты адаптивной радиации  
узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys***

03.02.04 – зоология

03.02.07 – генетика

Диссертация

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научные руководители:

д.б.н. Лавренченко Леонид Александрович

д.б.н. Баклушинская Ирина Юрьевна

Москва

2019

# Оглавление

Введение .....	5
Глава 1. Обзор литературы .....	11
1.1.       Адаптивная интрогрессия у млекопитающих как феномен микроэволюции .....	11
1.1.1. Интрогрессия как путь к формированию генетической неоднородности.....	12
1.1.2. Методологические проблемы определения адаптивного значения предполагаемой интрогрессии .....	14
1.1.3. Возможное значение интрогрессии мтДНК при адаптации к условиям гипотермии.....	17
1.1.4. Возможное значение интрогрессии участков ядерного генома при адаптациях к различным экологическим факторам.....	20
1.1.5. Процессы адаптивной интрогрессии на Тибетском нагорье – разные группы, сходные паттерны .....	24
1.1.6. Эволюционное значение феномена адаптивной интрогрессии .....	26
1.2. Физико-географическая характеристика Эфиопии .....	29
1.3. Территория Эфиопии как полигон для эволюционных исследований .....	32
1.4. Узкоголовые крысы рода <i>Stenocephalemys</i> .....	38
1.4.1. Морфологическая характеристика рода.....	38
1.4.2. Видовой состав и филогенетические взаимоотношения узкоголовых крыс.....	39
1.4.3. Ареалы видов <i>Stenocephalemys</i> и краткие сведения об их экологии .....	43
Глава 2. Материалы и методы .....	46

2.1. Сбор материала.....	46
2.2. Пробоподготовка и молекулярно-генетический анализ.....	47
2.3. Реконструкция филогенетических взаимоотношений.....	51
2.4. Анализ полных митохондриальных геномов.....	54
2.5. Сравнительный анализ нуклеотидных замен в гене цитохрома <i>b</i> в разных группах грызунов.....	57
2.6. Цитогенетический анализ .....	58
2.7. Моделирование исторического распределения афро-альпийских местообитаний .....	59
Глава 3. Результаты.....	59
3.1. Реконструкция филогенетических отношений на основе последовательностей гена цитохрома <i>b</i> .....	59
3.2. Анализ ядерных маркеров .....	66
3.4. Датировка узлов дивергенции.....	69
3.5. Анализ полных митохондриальных геномов.....	70
3.6. Анализ распространения нуклеотидных замен в митохондриальном гене цитохрома <i>b</i> и их влияния на функцию белка .....	72
3.7. Цитогенетический анализ .....	77
Глава 4. Обсуждение .....	80
4.1. Видовое разнообразие и филогеография <i>Stenocephalemys</i> .....	80
4.2. Предполагаемый эволюционный сценарий адаптивной радиации узкоголовых крыс .....	83
4.3. Сочетание митохондриальной интрогрессии и конвергентной молекулярной эволюции при дивергенции <i>Stenocephalemys</i> .....	89
Заключение.....	91
Выводы.....	95

<b>Благодарности.....</b>	<b>96</b>
<b>Список литературы .....</b>	<b>97</b>
<b>Приложение 1.....</b>	<b>113</b>

# Введение

## Актуальность исследования

Эфиопское нагорье – уникальная биогеографическая область, характеризующаяся высоким уровнем эндемизма среди мелких млекопитающих, что делает ее подходящим природным полигоном для исследования процессов видообразования. Богатое видовое разнообразие горных тропиков объясняется большим количеством экологических ниш, сохраняющихся во время вековых колебаний климата, что позволяло как старым, так и недавно появившимся формам переживать неблагоприятные периоды плейстоцена (Hewitt, 2000). Реконструкция эволюционных историй мелких млекопитающих горных тропиков представляет особый интерес, так как для этих групп характерны интенсивные процессы адаптивной радиации в процессе освоения новых экологических ниш. Ввиду наличия ярко выраженного высотно-температурного градиента, давление отбора при адаптации к суровым условиям высокогорья может быть особенно велико. В связи с этим, именно среди представителей фауны горных тропиков, представляется вероятным обнаружить группы, диверсификация в которых шла в соответствии с градиентной (экологической) моделью видообразования (Лавренченко, 2011). Согласно этой модели видообразования, основным фактором, приводящим к разделению некогда единой популяции, является экологически обусловленный дизруптивный отбор. Предполагается, что отбор на адаптацию к определенным условиям среды оказывается настолько сильным, что существование потока генов между популяциями не препятствует их дивергенции (Nossil, 2012).

Адаптация к суровым условиям высокогорья, сопряженным с гипотермией и гипоксией, может затрагивать систему клеточного дыхания, ответственную за производство энергии в организме и выработку тепла (Mitchell, 1961). Ключевые белки системы окислительного фосфорилирования

могут выступать основной мишенью для адаптивных изменений. При межвидовой интрогрессии в результате процессов гибридизации, заимствование чужой, уже адаптированной митохондриальной ДНК (мтДНК), может оказываться эволюционно «удачным» путем для популяций, стоящих перед необходимостью адаптации к условиям высокогорья (Roriquet, Hassanin, 2006).

На территории Эфиопии, представляющей собой совокупность горных массивов, разделенных как Рифтовой долиной, так и каньонами крупных рек, присутствует большое количество потенциальных экологических ниш. Интенсивные климатические флуктуации, имевшие место в плиоцене-плейстоцене, оказывали большое влияние на формирование эндемичной фауны Эфиопского нагорья (Gotelli et al., 2004; Evans et al., 2011). Одной из групп, происхождение и адаптивная радиация которой была связана исключительно с территорией Эфиопского нагорья, является род узкоголовых крыс *Stenocephalemys*. Виды этого рода парapatрично замещают друг друга в смежных высотных поясах, что позволяет предположить общее соответствие процессов их диверсификации модели градиентного видообразования. Хотя ранние исследования этой группы не подтвердили это предположение (Лавренченко, Верхейен, 2006), следует отметить, что это заключение было основано на результатах исследования исключительно мтДНК. Множество примеров несоответствия филогенетических реконструкций, полученных на основе изменчивости мтДНК и ядерной ДНК (Melo-Ferreira et al., 2005; Cahil et al., 2013; Pereira et al., 2016), позволяет сделать вывод о том, что использование в качестве маркеров для анализа одной лишь мтДНК может вести к искаженной оценке филогенетических отношений (Toews, Brelsford, 2012).

Таким образом, род узкоголовых крыс *Stenocephalemys* является перспективной модельной группой для изучения видообразования и возможных механизмов адаптации к условиям высокогорья.

Учитывая необходимость детального филогенетического анализа данной группы, требующегося, с одной стороны, для таксономической ревизии рода, а с другой, для выявления возможных генетических механизмов адаптации к условиям высокогорья, была сформулирована следующая цель исследования:

Установление филогенетических отношений между представителями рода *Stenocephalemys*, реконструкция их эволюционной истории, изучение генетических аспектов адаптации к условиям высокогорья.

Для достижения обозначенной цели были поставлены следующие задачи:

1. Провести детальный филогенетический и филогеографический анализ митохондриальных линий различных форм *Stenocephalemys*.
2. Сопоставить филогенетические реконструкции, основанные на данных по шести ядерным маркерам, с результатами, полученными при анализе митохондриального гена цитохрома b (*cytb*).
3. С использованием результатов проведенного мультилокусного анализа выявить и охарактеризовать события межвидовой гибридизации, определить их относительный возраст, оценить возможное адаптивное значение интрогрессии мтДНК.
4. Провести реконструкцию эволюционной истории рода *Stenocephalemys* на основании полученных филогенетических взаимоотношений, палеогеографических данных и особенностей современного распространения отдельных видов.

**Научная новизна.** Использование мультилокусного анализа позволило пересмотреть ранние представления о видовом разнообразии группы и филогенетических отношениях между отдельными видами. Обнаруженный паттерн родственных связей внутри видов рода позволил предположить течение их диверсификации согласно *градиентной* модели видообразования. Высказана гипотеза о нескольких разновременных событиях гибридизации, сопровождавшихся интрогрессией мтДНК. Впервые показано, что молекулярные адаптации к условиям высокогорья могут формироваться на основе сочетания процессов интрогрессии и последующей конвергентной молекулярной эволюции.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Вопреки традиционным представлениям о разнонаправленности дивергентных и ретикулярных процессов в свете эволюции, результаты данной работы позволяют рассматривать узкоголовых крыс *Stenocephalemys* как модельную группу, современное разнообразие которой сформировалось благодаря сочетанию этих процессов. Полученные результаты вносят вклад в понимание процессов видообразования и адаптации мелких млекопитающих. Комплексный подход, использованный в работе, может быть использован при исследовании других групп мелких млекопитающих горных тропиков.

Один из видов узкоголовых крыс, *S. albipes*, обнаруживает склонность к синантропии и с высокой численностью встречается в жилищах человека. При этом недавно было показано, что этот вид является резервуаром нового вида хантавируса, второго из известных на сегодняшний день связанных с трибой Murini африканских хантавирусов. Детальное исследование филогеографической структуры носителя нового потенциального патогена человека представляется необходимым для понимания возможного эпидемиологического риска.

### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Адаптивная радиация узкоголовых крыс *Stenocephalemys* включала как процессы дивергенции, соответствующие моделям аллопатрического и градиентного видообразования, так и одновременные процессы интрогрессии мтДНК, предположительно адаптивного характера.
2. Формирование молекулярных адаптаций к условиям высокогорья у отдельных представителей узкоголовых крыс предположительно включало как заимствование чужой мтДНК, так и ее последующую конвергентную «доработку».

**Апробация работы и публикации.** В исследовании использованы общепринятые методы сбора материала и анализа результатов. Статьи, опубликованные по теме диссертации, прошли рецензирование ведущими отечественными и зарубежными специалистами в области эволюционной биологии. Результаты работы были представлены на международной конференции «Структура вида у млекопитающих» (21-23 октября 2015 г., Москва, Россия); международной конференции «Териофауна России и сопредельных территорий» (1-5 февраля 2016 г., Москва, Россия); VII молодежной школе-конференции молодых сотрудников и аспирантов «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» (27-28 октября 2016 г., Москва, Россия); рабочем совещании «Hybrid Zone Workshop» (4-6 сентября 2017 г., Мохельно Млын, Чешская республика); III международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (16-20 октября 2017 г., Москва, Россия) а также на лабораторных коллоквиумах ИПЭЭ РАН и ИБР РАН 2015-2018 гг.

**Список публикаций.** По теме диссертации опубликовано 8 работ, в том числе 3 статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. *Bryja J.* Reticulate Pleistocene evolution of Ethiopian rodent genus along remarkable altitudinal gradient / *Bryja J., Kostin D., Meheretu Y., Šumbera R., Bryjová A., Kasso M., Lavrenchenko, L.A.* // *Molecular phylogenetics and evolution.* – 2018. – V. 118. – P. 75-87
2. *Kostin D.S.* Taxonomic and genetic diversity of rodents from the Arsi Mountains (Ethiopia) / *Kostin D.S., Kasso M., Komarova V.A., Martynov A.A., Gromov A.R., Alexandrov D.Y., Afework Bekele, Chemere Zewdie, Bryja J., Lavrenchenko L.A.* // *Mammalia.* – 2018. –doi 10.1515/mammalia-2017-0135, published online 31.08.2018.
3. **Костин Д.С.** Адаптация грызунов к обитанию в высокогорье: сочетание процессов митохондриальной интрогрессии и конвергентной молекулярной эволюции / **Костин Д.С.,** Лавренченко Л.А. // *Доклады Академии Наук* – 2018. – Т. 483. № 3. – С. 345-348.

# Глава 1. Обзор литературы

## 1.1. Адаптивная интрогрессия у млекопитающих как феномен микроэволюции

Способность адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды является одним из фундаментальных свойств живых организмов. Формирование новых или модификация уже имеющихся признаков происходит за счет возникновения случайных мутаций, или на основе имеющегося генетического разнообразия. Альтернативным путем приобретения адаптаций является заимствование уже апробированных отбором генетических комбинаций у других видов в результате процесса гибридизации, в последнее время получившее название “адаптивной интрогрессии” (далее АИ) (Arnold, 2004). В то время как в ботанике распространенность этого явления не вызывала вопросов, в зоологии отношение к АИ представлялось неоднозначным (Hedrick, 2013). Так, с точки зрения ранних представлений о генетической целостности вида, привнесение в геном организма чужеродных генетических сегментов, сформированных к работе в ином генетическом окружении, неизменно должно было негативно сказаться на выживаемости гибридных потомков (Майр, 1968). Однако, с развитием молекулярной генетики и ростом данных о геномах различных видов животных в начале XXI века, стало появляться все больше примеров, свидетельствующих о том, что процессы межвидовой интрогрессии происходят в живой природе значительно чаще, чем это предполагалось ранее (Toews, Brelsford, 2012). В то же время, возможность выявления адаптивного характера обнаруживаемой интрогрессии до сих пор остается предметом дискуссий.

### 1.1.1. Интрогрессия как путь к формированию генетической неоднородности

В случае дивергенции единой популяции, имеющиеся в ней аллельное разнообразие распределяется между дочерними популяциями, в которых, при возникновении барьера для обмена генов, с течением времени может происходить элиминация тех или иных аллельных форм. В то же время, полученные родительские аллели долгое время могут оставаться неизменными в генофондах обеих популяций. В этом случае, именуемом неполной сортировкой линий (*incomplete lineage sorting*, далее - *ILS*), возраст таких аллелей будет большим, нежели возраст вида, в котором они закреплены.

Еще одним объяснением обнаруженного сходства последовательностей может быть независимое возникновение мутаций *de novo*. Несмотря на то, что вероятность такого события на первый взгляд кажется крайне низкой, существует несколько примеров конвергентной молекулярной эволюции в разных группах позвоночных животных (Zakon et al., 2006; Castoe et al., 2009; Liu et al., 2010).

Поскольку проследить эволюционную историю вида или группы видов во времени не представляется возможным, и исследователям остается лишь реконструировать ее, основываясь на характеристике современных геномов, разграничить описанные выше эволюционные сценарии зачастую оказывается затруднительно. Однако, существует ряд косвенных свидетельств, использование которых позволяет отдавать предпочтение тем или иным эволюционным сценариям.

Одним из них может быть предполагаемый возраст генетического обособления вида. Поскольку степень выраженности неполной сортировки линий обратно пропорциональна эволюционному возрасту вида, можно предполагать, что чем старше вид, тем более вероятно, что сходство в отдельных аллелях объясняется скорее интрогрессией, нежели эффектом *ILS*.

В случае же “молодых” видов провести границу между описанными явлениями оказывается сложнее. Если вид представлен совокупностью нескольких популяций, то можно проанализировать географическое распределение исследуемого аллеля. Так, если оно совпадает с таковым для других маркеров, можно предполагать эффект ILS, рассматривая популяцию с наибольшим аллельным разнообразием как наиболее древнюю. Напротив, в случае, если исследуемый аллель обнаруживается в популяциях, географически наиболее близких к ареалу вида – предполагаемого “донора”, можно отдать предпочтение гипотезе интрогрессии.

Согласно гипотезе “молекулярных часов”, мутации генома преимущественно случайны и нейтральны, а потому происходят с приблизительно одинаковой частотой. Несмотря на то, что отношение к данной концепции до сих пор является дискуссионным, большинство современных филогенетических методов базируются на представлении о существовании тех или иных “молекулярных часов” (Kumar, 2005). Принимая более или менее постоянную скорость накопления мутаций, можно вывести несколько следствий, использование которых может помочь при решении проблемы разграничения интрогрессии и ILS. Во-первых, предполагая ILS в качестве нулевой гипотезы, и располагая данными о времени дивергенции групп, обнаруживающих сходные аллели, можно попытаться оценить вероятность сохранения последовательности определенной длины в разных линиях. Как правило, в случае давно дивергировавших групп такая вероятность оказывается исчезающе малой, что дает основания предполагать вероятность интрогрессии (Miao, 2016). Во-вторых, можно провести анализ среднего уровня дивергенции между исследуемыми аллелями и остальным генетическим окружением у сравниваемых видов (Miao, 2016). Поскольку в случае ILS разделение аллелей предполагается более ранним событием, чем диверсификация видов, уровень генетической дивергенции между аллелями должен быть выше, чем у остального генетического окружения. В случае интрогрессии, наоборот, диверсификация аллелей видится более молодым

событием, чем разделение видов, и, соответственно, уровень их генетической дивергенции должен быть меньше, чем для остальных участков генома обоих видов (Huerta-Sánchez et al., 2014; Miao, 2016).

Далеко не всегда имеющееся в популяции аллельное разнообразие сохраняется с течением времени. Аллели могут утрачиваться как в результате случайных процессов, таких как прохождение популяции через «бутылочное горлышко», так и в результате положительного отбора, в случае адаптивного преимущества одного из аллелей. Во втором случае можно попытаться объяснить его закрепление в популяции путем поиска молекулярных следов действия «выметающего отбора» (selective sweep) (Begun, Aquadro, 1992). Так, в случае если рассматриваемая последовательность была интрогрессированна, и затем поддержана отбором, соседствующие с ней участки ДНК могут характеризоваться пониженной изменчивостью. Напротив, если отбором поддерживается аллель, долгое время существовавший в популяции, сигнал «выметающего» отбора будет значительно слабее (Hermisson, Pennings, 2005).

### **1.1.2. Методологические проблемы определения адаптивного значения предполагаемой интрогрессии**

Последовательность действий, необходимых для выявления АИ, можно условно описать следующими действиями. Во-первых, необходимо выявить в геноме предполагаемого вида-реципиента последовательности, предположительно заимствованные им от другого вида, а также, что не всегда оказывается возможным, определить вид-донор, имеющий в своем геноме сходные последовательности. Во-вторых, нужно определить адаптивную составляющую, благодаря которой полученный в результате гибридизации аллель был поддержан положительным отбором.

Как показывает практика, второй этап оказывается самым нетривиальным. Основные проблемы, с которыми приходится сталкиваться, связаны со следующими вопросами: (i) насколько вообще возможно успешное

функционирование фрагментов, адаптированных к работе в ином генетическом окружении, и, собственно, (ii) как определить адаптивное значение наблюдаемой интрогрессии.

Первая проблема заключается в том, что интрогрессированный аллель должен не только обнаруживать адаптивное преимущество, но и также не формировать негативных эпистатических взаимодействий. Поскольку при интрогрессии изначальная частота нового аллеля крайне мала, успешность его закрепления напрямую зависит от его способности не снижать приспособленность гетерозиготных гибридов (Hedrick, 2013). В случае интрогрессии митохондриальной ДНК (мтДНК) данная проблема также имеет место. Так, именно в митохондриях, в процессе окислительного фосфорилирования (OXPHOS) производится около 95% всей энергии клетки (Fonseca et al., 2008). Ключевым аспектом в данном случае является тот факт, что стабильное функционирование системы OXPHOS зависит от скоординированной работы всех ее компонентов, кодируемых как митохондриальным, так и ядерным геномом, и любые нарушения этой координации ведут к снижению ее эффективности (McKenzie et al., 2003). Принимая во внимание необходимость соответствия ядерного и митохондриального геномов, было выдвинуто определение вида, согласно которому “вид есть популяция, репродуктивно изолированная от остальных популяций путем несовместимости между уникальным образом коадаптированными митохондриальными и ядерными генами” (Hill, 2016). В то же время, увеличивающееся с каждым годом количество работ, посвященных АИ, позволяет предполагать, что описанные проблемы генных взаимодействий как ядерной, так и митохондриальной ДНК не являются непреодолимыми (Toews, Brelsford, 2012).

Проблема определения возможного адаптивного значения обнаруженной интрогрессии является, пожалуй, самым сложным и неоднозначным этапом. Выявление непосредственно “адаптивных компонентов” зачастую затруднено из-за неопределенности связи отдельных

генов с конкретными признаками и эффекта плейотропии. Кроме этого, адаптивное значение конкретного аллеля может по-разному проявляться в геномах вида-донора и вида-реципиента (Hedrick, 2013). Не в последнюю очередь это связано с тем, что сила действия отбора, сохраняющего полезные и "выметающего" вредные мутации, напрямую зависит от размера популяции, который может значительно различаться у видов донора и реципиента (Martin, Jiggins, 2017).

В контексте обозначенных проблем перспективными моделями являются случаи интрогрессии мтДНК, поскольку основная функциональная роль белков, кодируемых митохондриальной ДНК, сводится к участию в функционировании системы OXPHOS, производящей энергию в виде синтеза молекул АТФ, а также генерирующей тепло в результате несократительного термогенеза (Vize et al., 2018).

Сложность и разветвленность функциональных отношений, связывающих молекулярный уровень организации с организменным, требуют комплексного подхода к их расшифровке (Ballard, Melvin, 2010). Одним из возможных подходов, позволяющих оценить адаптивность выявленных изменений генома, является моделирование третичных структур белков и межмолекулярных взаимодействий. Несмотря на ряд методологических трудностей, этот подход активно применяется в исследованиях, в особенности касающихся интрогрессии мтДНК (Fonseca et al., 2008; Garvin et al., 2015).

Развитие технологий полногеномного секвенирования открывает дополнительные возможности при исследованиях АИ. Привлечение новых данных делает возможным использование дополнительных приемов и методик, позволяющих определять силу отбора, выявлять следы "выметающего отбора", анализировать распределения однонуклеотидных полиморфизмов в геноме, неравновесного сцепления между аллелями, их относительного молекулярного возраста и т.д. Получаемые результаты, хоть и с определенной долей осторожности, можно рассматривать как свидетельства

АИ (Grossen et al., 2014; Martin, Jiggins, 2017; Barbato et al., 2017; Figueiro et al., 2017).

### **1.1.3. Возможное значение интрогрессии мтДНК при адаптации к условиям гипотермии**

Есть все основания предполагать, что необходимость адаптации к холодному климату в той или иной степени требует перестройки энергетического метаболизма. Поскольку ответственность за выработку теплопродукции у всех многоклеточных животных практически полностью лежит на системе клеточного дыхания, в разных группах живых организмов можно ожидать определенные параллелизмы в эволюции митохондриального генома, 13 генов которого кодируют основные структурные белки системы ОХРНОС (Gershoni et al., 2009). Также вполне обоснованно можно предположить, что сходные требования к системе клеточного дыхания накладываются и при адаптации к условиям высокогорья, сопряженным с гипотермией и гипоксией. При этом следует заметить, что поскольку у млекопитающих любые изменения в количестве поступающего кислорода могут быть компенсированы посредством регуляции количества и качества дыхательных пигментов в крови, по всей видимости гипоксия, в отличие от гипотермии, не является фактором, движущим отбор митохондриального генома в направлении перестроек элементов электрон-транспортной цепи.

Неоднократные изменения климата в плейстоценовую эпоху кардинально изменяли ареалы видов животных (Martínez-Meyer et al., 2004). В периоды оледенений, ареалы видов, адаптированных к умеренному климату, уменьшались, формируя рефугиумы. Такая изоляция могла способствовать дивергенции отдельных популяций с возникновением адаптаций к определенным условиям. В периоды межледниковий ареалы видов расширялись вновь, и вторичные контакты между уже частично дивергировавшими формами могли приводить к гибридизации с

сопутствующей интрогрессией отдельных генов ядерного генома или полной интрогрессии мтДНК. В случае адаптивного преимущества заимствованных аллелей (гаплотипов) они могли быть поддержаны отбором и закрепляться в популяции вплоть до полной элиминации исходных аллелей (гаплотипов).

Микроэволюционный сценарий, при котором адаптация к холодным условиям высоких широт и высокогорий связана с интрогрессией мтДНК другого вида показан на разных группах млекопитающих. Так, интрогрессия чужеродной мтДНК с полным замещением исходной была показана для землероек-бурозубок Пиренейского полуострова (Yannic et al., 2010). Авторы предполагают, что наличие в популяции иберийской бурозубки *Sorex granarius* митохондриальных гаплотипов обыкновенной бурозубки *S. araneus* связано с эволюционным преимуществом мтДНК последней в условиях холодного климата, благодаря чему, будучи интрогрессированной, она была поддержана отбором и закреплена в популяции. В пределах пиренейского плейстоценового рефугиума интрогрессия чужой мтДНК также была показана для населяющих полуостров зайцев рода *Lepus* (Melo-Ferreira et al., 2005; Melo-Ferreira et al., 2011). Анализ митохондриальных гаплотипов в популяциях зайца-русака *L. europaeus*, иберийского зайца *L. granatensis* и ракитникового зайца *L. castroviejo* показал, что кроме видоспецифичных гаплотипов, в каждой из популяций присутствует также гаплотип зайца-беяка *L. timidus*. Принимая во внимание, что согласно палеонтологическим данным этот вид отсутствует на территории Пиренейского полуострова с конца последнего ледникового периода (Altuna, 1970), предполагается, что гибридизация имела место во времена плейстоценовых оледенений, когда ареал зайца-беяка простирался значительно южнее. Заимствование мтДНК от вида, наилучшим образом адаптированного к холодному климату плейстоценовых оледенений, по всей видимости, оказалось эволюционно выгодным для всех трех видов зайцев, населяющих территорию Пиренейского полуострова в настоящее время.

Заимствование чужой мтДНК может иметь адаптивное значение не только при климатических изменениях условий в пределах ареала вида, но также и при расширении видом своего ареала, с заселением территорий, условия которых значительно отличаются от оптимальных для данного вида. Примером такой эволюционной ситуации служат рыжие полевки рода *Myodes*. Так, было показано, что популяции северной части ареала рыжей полевки *M. glareolus* несут мтДНК красной полевки *M. rutilus* (Потапов и др. 2007, Boratynski et al., 2014). Примечательно, что в последней работе адаптивное преимущество мтДНК было показано не только на основе сравнения ареалов видов донора и реципиента, но также и с помощью моделирования трехмерной структуры митохондриального белка цитохрома b (ген *cytb*), являющегося важным компонентом системы OXPHOS (Fonseca et al., 2008). Обнаруженная мутация в активном центре белка, по мнению авторов влияет на стабильность передачи электронов по электрон-транспортной цепи, и, как следствие, увеличивает эффективность работы системы OXPHOS в целом.

АИ может способствовать не только освоению новых частей ареала отдельными видами, но и являться своеобразным “пусковым механизмом” для адаптивной радиации целых групп. Подобный эволюционный сценарий был предположен в исследовании, выполненном на горных козлах рода *Capra*. Авторы предполагают интрогрессию мтДНК, произошедшую предположительно от общего предка тара к общему предку всех горных козлов (Ropiquet and Hassanin, 2006). Поскольку общий предок таров *Hemitragus*, населяющих самую высокую горную систему в мире, по всей видимости, уже был адаптирован к суровым климатическим условиям высокогорья, представляется вероятным, что интрогрессия мтДНК от *Hemitragus* к *Capra* носила адаптивный характер. Отсутствие рекомбинации в мтДНК могло благоприятствовать быстрому отбору нового гаплотипа с полным вытеснением исходной мтДНК, а приобретение уже адаптированной к работе в условиях высокогорья мтДНК позволило горным козлам успешно колонизировать все горные массивы Палеарктики.

#### 1.1.4. Возможное значение интрогрессии участков ядерного генома при адаптациях к различным экологическим факторам

При адаптивной радиации некоторой группы, дивергирующие виды как правило адаптируются к несколько различающимся условиям, из чего следует вполне логичный вывод о том, что общий пул сформированных адаптаций в пределах группы оказывается шире, нежели в каждом новом виде в отдельности. С течением времени условия могут меняться, что потребует адаптивного ответа со стороны вида. Можно предположить, что в случае, если в пределах группы уже имело место возникновение адаптации к сходным условиям, эволюционно удачным ходом будет заимствование данной адаптации у родственного вида. В случае отсутствия проблем, связанных с совместимостью интрогрессированного фрагмента с новым генетическим окружением (см. выше), он может быть подхвачен отбором и закреплен в популяции.

Описанный эволюционный сценарий был предположен для американского зайца-беляка *Lepus americanus*, в популяциях которого встречаются цветные морфы, перелинивающие на зиму в шерсть бурого окраса (Jones et al., 2018). Авторами было показано, что существованию в популяции двух вариантов зимнего окраса обусловлено двумя разными аллелями гена *Agouti*, в разной степени влияющих на экспрессию меланокортина. Сравнительный анализ последовательностей ДНК показал, что дивергенция этих аллелей произошла в роде *Lepus* сравнительно давно, а “бурый” вариант был заимствован зайцем-беляком от чернохвостого зайца *L. californicus*, о чем свидетельствуют следы сильного “выметающего” отбора в геноме с интрогрессированным “бурым” аллелем. Показанная интрогрессия представляется чрезвычайно адаптивной для популяций, населяющих регионы с незначительным или вовсе отсутствующим снежным покровом в зимнее время года.

Каждый вид занимает определенную экологическую нишу в биоценозе, которая определяется как совокупность условий, в которых его популяция может существовать неопределенно долгое время (Hutchinson, 1957). Исходя из этого, размер ниши определяется собственными экологическими требованиями видов с одной стороны, и конкуренцией со стороны других видов с другой. При исчезновении из экосистемы одного из видов, занимаемая им ранее экологическая ниша освобождается, что дает другим видам возможность ее использования. Для успешной реализации видом расширения собственной экологической ниши может потребоваться адаптация к новым условиям, и интрогрессия генов, отвечающих за формирование необходимых признаков, может быть эффективным эволюционным ходом. Ранее было показано, что в результате сельскохозяйственного преобразования местообитаний и непосредственного истребления в XX веке, серый волк *Canis lupus* практически исчез с территории современной Канады (Kaays et al., 2010). Вместе с тем, на освободившейся от волка территории наблюдается экспансия койота *C. latrans*, сопровождающаяся гибридизацией с последующей интрогрессией мтДНК от волка к койоту. Несмотря на то, что гибридные особи уступают серому волку в размере, они значительно крупнее, нежели “чистые” койоты из юго-западной части ареала. Полногеномный анализ одиночных нуклеотидных замен (SNP) выявил в геноме гибридных койотов несколько блоков, полученных от серого волка (Vonholdt et al., 2016). Так, самый обширный из них включает около 40 генов, некоторые из которых функционально ответственны за формирование промежуточного фенотипа у северной популяции койотов. Поскольку на новой для койотов территории обитают популяции белохвостого оленя, слишком крупного, для того чтобы быть добычей койота, интрогрессия генов серого волка, ответственных за процессы морфогенеза, открывает дополнительные возможности для гибридных койотов, позволяя им успешно охотиться на крупную добычу.

Способность популяций подстраиваться под изменяющиеся требования окружающей среды может иметь решающее значение для выживания вида.

Можно небезосновательно утверждать, что постоянно увеличивающийся антропогенный пресс является мощнейшим экологическим фактором, с которым приходится сталкиваться природным популяциям. Замечательным примером адаптивного ответа на резкое изменение среды, обусловленное деятельностью человека, служит интрогрессия от алжирской мыши *Mus spretus* к домовый мышью *M. musculus domesticus* аллеля гена *vkorc1*, способного обеспечивать устойчивость к антикоагулянтным родентецидам, в частности к варфарину (Song et al., 2011). В недавнем исследовании, выполненном с использованием полногеномных данных (Liu et al., 2015), было выявлено, как минимум, три разновременных случая интрогрессии между видами алжирской и домовый мышью, а также подтверждено предположение о недавнем событии интрогрессии гена *vkorc1*, что свидетельствует в пользу гипотезы об адаптивном характере данной интрогрессии в ответ на применение родентицидов.

Поскольку случаи гибридизации носят в той или иной степени единичный характер, частота интрогрессированных аллелей и время, необходимое для их фиксации не в последнюю очередь зависят от эффективного размера популяции-реципиента. В случае молодых формирующихся видов АИ представляется эффективным эволюционным путем, ускоряющим процесс адаптации к новым экологическим нишам. Недавний сравнительный анализ полных геномов крупных кошачьих рода *Panthera* показал, что отдельные участки в геноме ягуара *Panthera onca* предположительно представляют собой более молодые последовательности, что можно интерпретировать как свидетельство интрогрессии (Figueiro et al., 2017). Тот факт, что кодируемые в этих участках гены – *DOCK3* и *COL4A5* – влияют на развитие зрительного нерва, позволяет предположить, что “отбор, формируя фенотип, связанный с острым зрением, использовал уже готовые сегменты заимствованного генома” (Figueiro et al., 2017, p. 6).

Для разных функциональных участков генома характерна разная степень полиморфности. Отдельные семейства генов, как, например, гены

главного комплекса гистосовместимости позвоночных (МНС), в норме обладают значительным аллельным разнообразием, что связано с вовлечением этой группы генов в работу иммунной системы (Gaudieri et al., 2000). Популяции с широким аллельным разнообразием таких генов оказываются более устойчивыми к различным заболеваниям (Grossen et al., 2014). В случае резкого сокращения численности популяции, аллельное разнообразие генов МНС падает, вследствие чего эффективность работы иммунитета снижается, и популяция становится более уязвимой. Одним из возможных путей резкого повышения аллельного разнообразия является заимствование новых вариантов аллелей у близкородственных видов. Подобный эволюционный сценарий достаточно распространен в природе. Так, снижение аллельного разнообразия генов МНС было показано для популяции альпийского горного козла *Capra ibex*, из-за интенсивной охоты находившегося практически на грани вымирания в течение XVIII века (Grossen et al., 2014). Авторами было показано, что в результате гибридизации с домашней козой *C. aegagrus hircus* генетическое разнообразие в отдельных локусах МНС в популяции альпийского горного козла значительно возросло. Интрогрессия подобного характера также была обнаружена в популяциях домашней овцы *O. aries*, где гены, ответственные за врожденный иммунитет, были заимствованы от муфлона *Ovis aries musimon* (Barbato et al., 2017).

Еще один пример интрогрессии генов МНС был обнаружен в геноме человека. Прочтение геномов неандертальца и денисовского человека сделало возможным проведение сравнений с геномами различных популяций современного человека. Было показано, что аллели лейкоцитарных антигенов человека (HLA, аналог МНС у человека), выявленные в геномах неандертальца и денисовского человека, обнаруживают значительное сходство с таковыми у современных людей из Азии и Океании – в случае “денисовца”, и из Европы – в случае неандертальцев (Abi-Rached et al., 2011). При этом значительно меньшая частота этих аллелей в африканских популяциях, по всей видимости, обусловлена исключительно потоком генов в

современное время, а среди представителей койсанских народов, отделившихся от основного ствола человеческой родословной еще до расселения человека из Африки, описанные аллели полностью отсутствуют. Предполагается, что при расселении из Африки современный человек заимствовал особые аллели *HLA*, в результате гибридизации с населяющими Евразию популяциями неандертальцев и денисовского человека. Поскольку иммунная система последних, по всей видимости, уже была адаптирована к местным патогенам, заимствование отдельных генов *HLA* имело выраженное адаптивное значение для популяций современного человека.

#### **1.1.5. Процессы адаптивной интрогрессии на Тибетском нагорье – разные группы, сходные паттерны**

Несмотря на все разнообразие адаптаций к широкому спектру экологических условий, имеющих в классе млекопитающих, существуют базовые механизмы функционирования организма, общие для всего класса в целом. Из этого следует, что при адаптации к сходным условиям можно ожидать некоторого сходства эволюционных путей в различных группах. Подобным примером отчасти является перестройка энергетического метаболизма системы клеточного дыхания при адаптации к условиям гипотермии (см. выше). Однако, пожалуй, самый впечатляющий пример таких сходств обнаружен на Тибетском нагорье.

Тибетское плато, лежащее на высотах выше 4000 м над ур. моря, относится к одним из самых экстремальных мест на планете в первую очередь благодаря крайне низкой концентрации кислорода, приблизительно на 40% меньшей, чем на высотах, лежащих на уровне моря (Huerta-Sánchez et al., 2014). Несмотря на столь суровые условия, возраст первых человеческих поселений датируется поздним палеолитом (Zhao et al., 2009). Существование человека в таких условиях оказалось возможным благодаря ряду адаптаций. В частности, коренные жители тибетских высокогорий, в отличие от людей,

пришедших с более низких высот, не испытывают проблем при беременности, связанных с повышенной младенческой смертностью, а также с высокой вероятностью преэклампсии (чрезвычайно высокий уровень артериального давления, угрожающий здоровью матери и ребенка) (Huerta-Sánchez et al., 2014). Обычным физиологическим ответом организма при гипоксии является повышение количества эритроцитов, однако, на больших высотах это ведет к повышению вязкости крови и образованию тромбов, что повышает риск уменьшения кровоснабжения и гипоксии. Генетическая основа адаптации жителей Тибетского нагорья связана с особым аллелем транскрипционного фактора *EPAS1*, вызывающим понижение уровня гемоглобина и значительно отличающимся на фоне общего разнообразия других аллелей этого гена, характерных для всех популяций человека. Гаплотип *EPAS1*, поразительно сходный с имеющимся у жителей Тибета, был обнаружен в геноме денисовского человека, ископаемые останки которого были обнаружены на территории Горного Алтая (Huerta-Sánchez et al., 2014). Сохранение столь протяженного участка генома в случае неполной сортировки линий при разделении ветвей современного и денисовского человека представляется крайне маловероятным, так что наиболее правдоподобным выглядит сценарий, согласно которому “денисовские” аллели были заимствованы предками современных жителей Тибета в результате древней интрогрессии.

Спустя два года после выхода в свет статьи об интрогрессии аллелей денисовского человека в геном жителей Тибета, командой китайских ученых был обнаружен уникальный по сходству с описанным выше случай АИ (Miao et al., 2016). Так, было показано, что в геноме тибетского мастифа – породы, выведенной на Тибетском нагорье, имеются следы положительного отбора, в особенности, в генах, отвечающих за адаптацию к гипоксии – *HBB* и *EPAS1*. С использованием полногеномных данных был проведен поиск вида-донора описанных аллелей, в результате чего было выявлено, что таковым, по всей видимости, является тибетский волк *Canis lupus chanco*. Авторы предполагают, что домашние собаки, пришедшие вместе с человеком на эту

территорию, гибридизировали с тибетским волком, что, могло способствовать переносу отдельных участков ядерного генома. Вероятно, что большинство таких участков было утрачено за время гибридизации с собаками равнинных территорий, однако “волчьи” аллели *HBB* и *EPAS1* сохранились в популяции ввиду их адаптивного значения. Примечательно, что оцененный возраст дивергенции аллелей *EPAS1*, а, следовательно, и интрогрессии от волка к домашней собаке, совпадает с первыми находками поселений человека на территории Тибета (Miao et al., 2016).

На этом замечательный ряд примеров АИ, обнаруженных на территории Тибетского нагорья не заканчивается. Сравнительно недавно были получены результаты, свидетельствующие об интрогрессии генов, ответственных за адаптацию к высокогорным условиям от яка *Bos grunniens* к домашней корове *Bos taurus taurus* на территории Тибета (Wu et al., 2018). Примечательно, что один из интрогрессированных аллелей относится к гену *EGLN1*, который, как и описанный выше *EPAS1*, понижает концентрацию гемоглобина.

#### **1.1.6. Эволюционное значение феномена адаптивной интрогрессии**

В настоящее время возможность адаптивного значения процесса заимствования чужеродных генетических сегментов уже не вызывает сомнений. В то же время, работ, в которых ставится задача непосредственного определения адаптивной компоненты подобных процессов, относительно немного (Voratyński et al., 2014). В большинстве случаев, предположение об адаптивности процессов предполагаемой интрогрессии выдвигается на основании косвенных свидетельств, хотя в отдельных случаях, подобные гипотезы выглядят достаточно правдоподобно (напр., Miao et al., 2016; Jones et al., 2018).

Рассматривая эволюционное значение феномена АИ, можно выделить несколько основных моментов. В первую очередь, интрогрессия делает возможным приобретение уже “готовых”, проверенным отбором генетических

комбинаций, что, в некоторой степени, облегчает процесс адаптации. В отличие от процессов возникновения мутаций *de novo*, АИ, по всей видимости, может занимать значительно меньшее время, как, например, было показано при исследовании возникновения резистентности у домашних мышей к определенным ядам (Song et al., 2011; Liu et al., 2014). Так, несмотря на то что внедрение рентицидов антикоагулянтного действия началось только в середине XX века, немногим более полувека оказалось достаточно для интрогрессии и закрепления в популяциях домашней мыши полезного аллеля. В связи с этим можно предположить, что в стремительно изменяющихся условиях современного мира скорость возникновения адаптации становится все более решающим фактором, а, следовательно, можно ожидать обнаружения случаев интрогрессии в самых разных группах животных, испытывающих сильный антропогенный пресс.

Следующим эволюционным аспектом, несколько обособляющим процесс АИ от альтернативных путей приобретения изменений в геноме, является возможность расширения экологических возможностей вида. И, хотя примеров, когда накопленная за значительный промежуток времени изменчивость позволяла живым организмам совершить “эволюционный скачок” имеется более чем достаточно, адаптивная интрогрессия позволяет сократить требующееся для подобных изменений время, опять-таки благодаря фиксации уже апробированных отбором генетических комбинаций.

Наконец, если в недавней эволюционной истории популяции имело место прохождение через “бутылочное горлышко”, ее генетическое разнообразие оказывается крайне ограниченным. Кроме этого, поскольку вероятность закрепления вредных мутаций обратно пропорциональна эффективной численности популяции, подобная ситуация увеличивает вероятность случайного сохранения неблагоприятных аллелей. В этом случае поток генов извне может увеличивать приспособленность популяции путем уменьшения частоты вредных аллелей (Tallmon et al., 2004). Подобный паттерн, называемый “генетическим спасением” (genetic rescue), в целом

отличается от непосредственно АИ, суть которой в приобретении новых генетических комбинаций, полезных при адаптации к меняющимся условиям окружающей среды (Baskett and Gomulkiewicz, 2011). Однако, на практике оказывается достаточно сложно определить, связана ли низкая приспособленность популяции с низкой генетической изменчивостью и накоплением вредных аллелей или же с трудностями, связанными с адаптацией к меняющимся условиям (Hedrick, 2013).

Несмотря на широкое распространение процессов интрогрессии среди млекопитающих, показанное в работах последних лет, ряд вопросов по-прежнему остается открытым. Так, остается загадкой, каким образом генетическим фрагментам, адаптированным к функционированию в ином генетическом окружении, удается успешно встраиваться в новый геном. Это касается интрогрессии не только ядерной, но и мтДНК, успешная работа генов которой напрямую связана с коадаптацией митохондриальных и ядерных компонентов OXPHOS (McKenzie et al., 2003). Пытаясь разрешить обозначенную проблему, в первую очередь можно предположить параллельную ко-интрогрессию ядерных компонентов OXPHOS, что выглядит не совсем убедительно, поскольку дальнейшее сохранение заимствованных ядерных фрагментов зависит от процессов рекомбинации и дрейфа генов. Другим возможным объяснением может быть предположение об ускоренной эволюции ядерных компонентов OXPHOS к новому митохондриальному окружению. Для млекопитающих подобных примеров пока не выявлено, однако данная гипотеза нашла свое подтверждение в работе, выполненной на хамелеонах (Bar-Yaacov, 2015), где было показано появление многочисленных несинонимичных замен в ядерных генах, имеющих отношение к работе комплекса OXPHOS.

Обобщая результаты отдельных работ, рассматривающих проблему межвидовой интрогрессии, можно предположить, что эволюция отдельных признаков, таких как, например, адаптация к холодному климату, часто идет именно по пути АИ, обнаруживая определенные сходства в неродственных

группах. Это позволяет выдвинуть гипотезу о том, что степень распространения процессов АИ может варьировать в разных местообитаниях, в зависимости от того, какие экологические факторы наиболее выражены в данных условиях. Можно предположить, что распространенность процессов АИ определяется необходимым сочетанием: (i) наличия жесткого давления отбора со стороны окружающей среды, и (ii) существования достаточного уровня видового разнообразия, на основе которого можно “создавать” эволюционно удачные генетические комбинации. Предполагаемые примеры АИ, обнаруженные в разных группах мелких млекопитающих на территории Эфиопского нагорья (Lavrenchenko et al., 2004; Kostin et al., 2018) отчасти подтверждают данную гипотезу. Принимая во внимание возможную связь между климатическими условиями горных тропиков и распространением процессов АИ, можно предположить, что, по мере накопления филогеографических данных, следы процессов АИ могут быть обнаружены и в других областях земного шара. В первую очередь, это касается Анд - обширной горной системы Южной Америки, характеризующейся высоким уровнем видового разнообразия и эндемизма (Swenson et al., 2012). Тибетское плато, занимающее намного большие высоты в сравнении с тропическими горными системами, характеризуется меньшим количеством экологических ниш и бедным видовым разнообразием. В то же время, искусственное повышение уровня биоразнообразия человеком, по всей видимости, создало необходимые предпосылки для возникновения процессов АИ, что показано на работах, выполненных на одомашненных млекопитающих Тибетского плато.

## **1.2. Физико-географическая характеристика Эфиопии**

Около половины территорий Африки, занимающих высоты более чем 2000 м над ур. моря находятся в Эфиопии (Yalden, 1983). Многочисленные горные массивы отделены друг от друга как Большим Эфиопским Рифтом, так и каньонами крупных рек (Рис. 1). Простирающийся на 500 км Большой

Эфиопский Рифт, являющийся одной из главных геоморфологических особенностей страны, разделяет основные горные массивы страны на два плато – северо-западное (Абиссинское) и меньшее по размеру юго-восточное (Сомалийское). Начало его образования относится к раннему миоцену, в результате разделения Африканской и Сомалийской тектонических плит. Процесс рифтообразования на территории Эфиопии происходил ассинхронно: начавшись с деформаций в южной части примерно 18 млн. лет назад, затем продолжившись в районе Афарской котловины 11 млн. лет назад, и, наконец в центральном районе около 6-8 млн. лет назад (Bonini et al., 2005). Большой Эфиопский Рифт представляет собой грабен, абсолютные высоты которого лежат в пределах 1200-1600 м над ур. моря. На территории Рифтовой долины находятся обширные кальдеры, около 10-25 км в диаметре, некоторые из которых заполнены озерами, как например, Шала и Авасса. Дно Рифтовой долины изрезано молодыми низко-амплитудными разломами. Особенно это выражено в ее юго-восточной части, где близость тектонических разломов максимальна (Skovitina et al., 2012). В этой же области, называемой поясом разломов Вонджи (Wonji Fault Belt), находятся эпицентры землетрясений и активного проявления плейстоцен-голоценового вулканизма. В своей северо-восточной части Большой Эфиопский Рифт граничит с рифтом Красного моря и Аденским хребтом, формируя Афарский треугольник. Северная часть Афарского треугольника включает Данакильскую впадину, лежащую на высотах вплоть до 126 м ниже ур. моря. Территория Афарского треугольника обязана своим геоморфологическим обликом интенсивным процессам молодого вулканизма.

Еще одной уникальной геологической структурой северо-западного плато является каньон Голубого Нила. Река берет свое начало в озере Тана, вытекая из него в юго-восточном направлении, затем поворачивая к югу и, наконец, изгибаясь к западу, устремляется до территории Судана, где в районе Хартума сливается с Белым Нилом. На протяжении почти 800 км Голубой Нил течет в глубоком (до 1500 м) каньоно-подобном ущелье. Крутые стены ущелья

показывают практически полную геологическую историю региона, начиная с третичных базальтов, выстилающих верхнюю часть профиля, переходя к мезозойским и палеозойским осадочным породам, лежащим ниже, и заканчивая докембрийскими метаморфическими породами, обнажающимися у русла реки.

Обширные горные плато по обе стороны от рифта возникли в третичном периоде кайнозойской эры в результате общего поднятия территории в процессе рифтинга (Skovitina et. al., 2012). Самый большой из горных массивов Эфиопии – Симиен – расположен на северо-западном плато и представляет из себя огромный щитовой вулкан, возникший в Миоцене. Среди горных хребтов массива, имеющих высоты 3000-3500 м над ур. моря выделяется вершина Рас-Дашен (4620 м над ур. моря) – самая высокая точка Эфиопии. Юго-восточное горное плато представлено горной системой Бале, простирающейся на 2200 кв. км с обширным высокогорным плато Санетти (средняя высота – 4050 м) и высочайшей точкой горой Тулу Димту (4377 м над ур. моря), а также лежащем к северо-западу от гор Бале горным массивом Арси с высочайшей точкой вершиной Бадда (4139 м над ур. моря) и также отдельно стоящими вершинами Чилало (4210 м над ур. моря) и Кака (4190 м над ур. моря) (Grab, 2002).

Значительная часть Эфиопского нагорья покрыта пастбищами, появившимися после широкомасштабного сведения вечнозеленых горных лесов, в настоящее время мозаично сохранившихся лишь в отдельных национальных парках, как например, лесной массив Харенна к югу от гор Бале. По данным 1997 г. (Afework Bekele, Corti, 1997) площадь лесов, покрывающих территорию страны, уменьшилась более чем в 10 раз по сравнению с изначальным показателем (40%), и, согласно современным оценкам на 2015 г. эта цифра продолжает уменьшаться (<http://www.worldbank.org>).

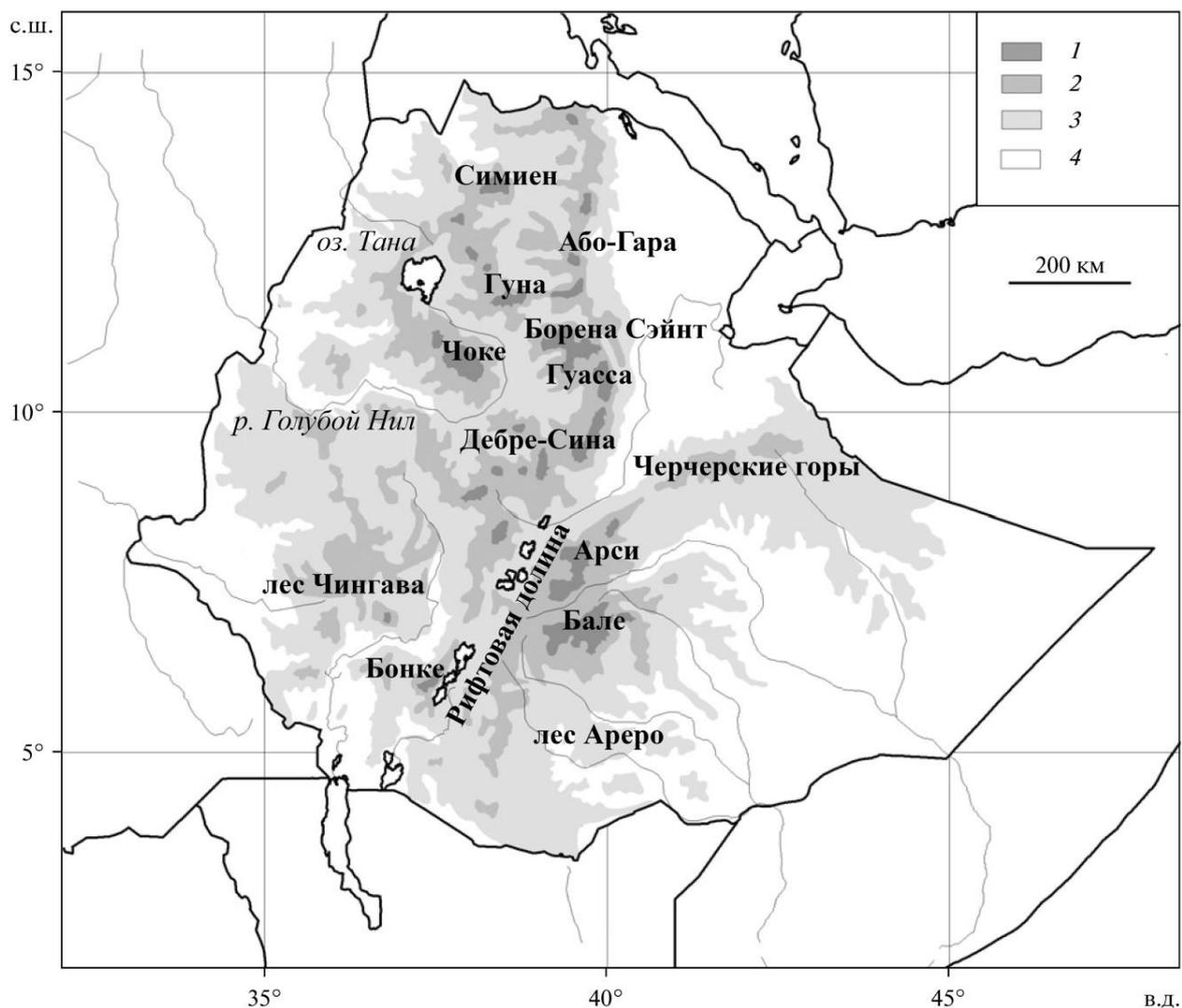


Рисунок 1. Карта Эфиопии с указанием основных географических объектов и локалитетов, упоминаемых в тексте. 1 – выше 3000 м, 2 – 2000-3000 м, 3 – 1000-2000 м, 4 – ниже 1000 м. (по: Лавренченко, 2011, с изменениями и дополнениями).

### 1.3. Территория Эфиопии как полигон для эволюционных исследований

Территория Эфиопии представляет собой самый обширный комплекс горных местообитаний Африки (Freilich et al., 2014). Благодаря исключительному уровню эндемизма и отдельным физико-географическим и климатическим особенностям территория Эфиопии является идеальным

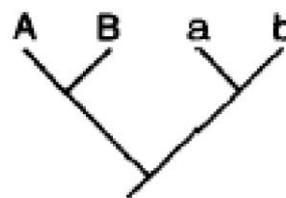
полигоном для исследования эволюционных процессов и тестирования различных гипотез видообразования. Еще в середине XX века в классической работе Янсена, озаглавленной “Почему горы выше в тропиках” (Janzen, 1967) было отмечено, что именно в низких широтах климатические условия в горных областях остаются устойчивыми в течение всего года. В результате этого существующий высотный градиент создает предпосылки для разнонаправленных сил отбора и возникновения различного рода адаптаций. Предполагается, что именно в таких “природных лабораториях” можно ожидать течения процессов диверсификации видов согласно экологической или градиентной модели видообразования, согласно которой, разнонаправленное давление отбора вследствие адаптации к разным экологическим условиям может инициировать процесс видообразования (Barluenga et al., 2006; Nossil, 2012). При этом предполагается, что диверсификация видов может происходить и при существующем потоке генов между формами. Несмотря на достаточную проработку модели градиентного видообразования и ее подтверждение методами математического моделирования (Mizera, Meszéna, 2003; Geritz et al., 2004), количество примеров реальных природных ситуаций, в которых наблюдаемый паттерн филогенетических отношений между видами можно описать в рамках данной модели, сравнительно невелико (Patton et al., 1990; Patton, Smith, 1992). И хотя в последнее время пул подобных работ постоянно расширяется (Smith et al., 2001; Thorpe et al., 2005; Mila et al., 2009; Лавренченко 2011), градиентное видообразование все же представляется достаточно редким феноменом.

При исследовании современной фауны зачастую достаточно сложно судить о деталях эволюционной истории отдельных видов. В то же время, при исследовании отдельной группы млекопитающих, можно использовать ряд косвенных признаков, позволяющих отдать предпочтение той или иной модели видообразования. Одним из таких признаков является паттерн высотного распределения сестринских таксонов.

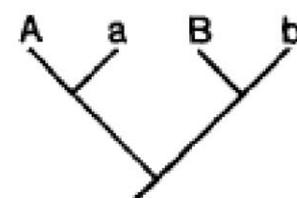


Распределение видов в горные массивах

Градиентная модель



Модель рефугиума



Предполагаемые филогенетические взаимоотношения

Рисунок 2. Схематичное представление паттернов высотного распределения сестринских таксонов, предполагаемое при течении эволюции согласно аллопатрическому и градиентному моделям видообразования (по: Лавренченко, 2011).

Так, в случае если сестринские виды занимают похожие, но географически разобщенные местообитания, можно говорить об течении их эволюционной истории согласно модели аллопатрического видообразования. Напротив, если сестринские взаимоотношения обнаруживаются между видами, занимающие различающиеся местообитания, расположенные на разных полюсах одного высотного градиента, можно отдать предпочтение градиентной модели видообразования (Рис. 2). Однако стоит отметить, что паттерн высотного распределения сестринских таксонов позволяет лишь только предполагать большую вероятность той или иной модели видообразования, и сам по себе не является неопровержимым доказательством.

Вследствие ярко выраженного высотного градиента температурных условий, устойчивого на протяжении всего года, на территории Эфиопии формируются замещающие друг друга высотные пояса. Так, на высотах от 1000 до 3300 м над ур. моря произрастает горный тропический лес, высоты от 3300 до 3800 м над ур. моря заняты поясом верещатника, а начиная с 3800 м над ур. моря верещатник сменяется поясом афро-альпийской растительности (Рис. 3).

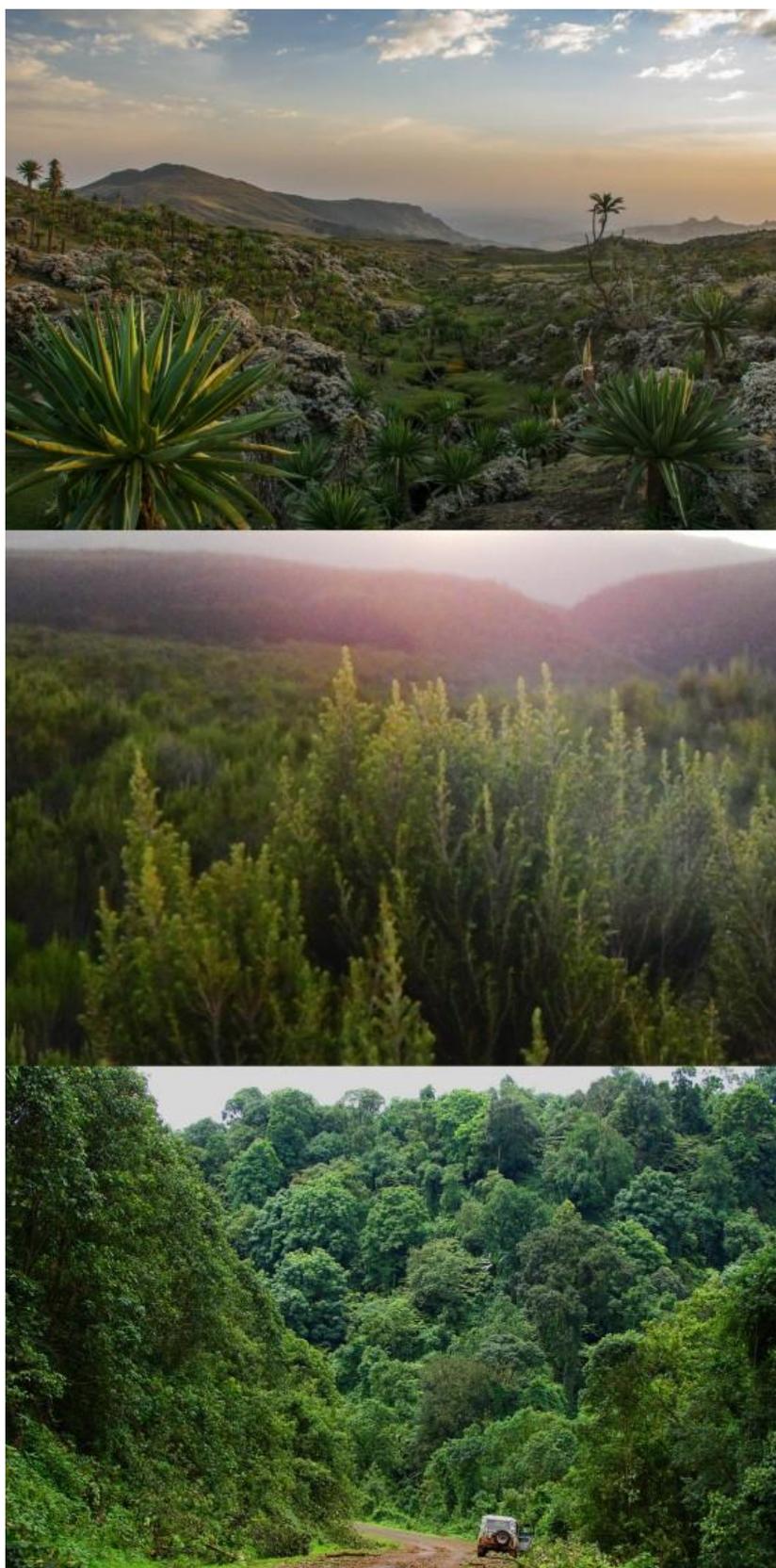


Рисунок 3. Высотные пояса Эфиопского нагорья. Сверху вниз: афро-альпийский пояс (гора Чоке, 3779 м над ур. моря), пояс верещатника (гора Чилало, 3300 м над ур. моря), вечнозеленый горный тропический лес (лесной массив Чингава, 2340 м над ур. моря).

Наличие устойчивого высотного градиента создавало предпосылки для адаптации к определенным местообитаниям, что могло индуцировать разнонаправленные давления отбора и приводить к диверсификации и последующей радиации отдельных таксонов. Примеры диверсификации вдоль высотного градиента обнаружены в разных группах грызунов (Лавренченко, Верхейен, 2006; Taylor et al., 2011).

В настоящее время в характере распределения биомов по территории Эфиопского нагорья наблюдается значительная мозаичность – большинство из них изолированы друг от друга. Так, ныне крайне фрагментированные афро-альпийские местообитания лежат на вершинах горных массивов, и, за исключением высокогорного плато Саннети, простирающегося на территории 600 кв. км, занимают довольно ограниченные площади. Лежащие ниже пояса верещатников и горного тропического леса также не занимают единой территории, будучи разделенными как Рифтовой долиной, так и ущельями крупных рек – Голубого Нила на северо-западном плато и Веби на юго-восточном. Однако, во времена циклических изменений климата в плиоцене-плейстоцене, границы высотных зон претерпевали значительные изменения (Kuzmicheva et al., 2013).

В периоды теплых и влажных межледниковий леса увеличивали свою площадь, формируя “лесные мосты” между изолированными ранее местообитаниями (Kebede et al., 2007). Холодный и сухой климат ледниковых периодов, напротив, приводил к сокращению площади тропических лесов и увеличению площадей афро-альпийских местообитаний (Deménil, 2004). Снижение нижних границ высотных поясов увеличивало их площади, что также приводило к возникновению “мостов” между ранее изолированными местообитаниями (Mairal et al., 2017). Если за время, прошедшее с начала возникновения изоляции, дивергировавшие формы *in statu nascendi* не успевали сформировать полной репродуктивной изоляции, вторичные контакты, возникающие при соединении ранее изолированных фрагментов, могли приводить к гибридизации с последующей интрогрессией.

Заимствованные у чужого вида отдельные генетические сегменты могли быть закреплены не только путем случайного дрейфа генов, но и отбором в случае адаптивного преимущества таких сегментов. В особенности это касается митохондриальной ДНК, примеры адаптивной интрогрессии которой были показаны для нескольких групп палеарктических млекопитающих (Melo-Ferreira et al., 2005; Boratynski et al., 2014). В цитируемых работах предполагается адаптивное значение интрогрессии мтДНК для адаптации к условиям широтного градиента. Несмотря на то, что количество работ, рассматривающих наличие подобного паттерна для выраженного высотного градиента горных тропиков существенно меньше, существование интрогрессивной гибридизации, имеющей адаптивные эволюционные последствия, предположено для разных групп мелких млекопитающих Эфиопии: жесткошерстных мышей *Lophuromys* (Lavrenchenko et al., 2004; Kostin et al., 2018); травяных мышей *Arvicanthis* (Bryja et al., in press). В рассматриваемых работах предполагается межвидовое заимствование мтДНК, способствующее адаптации к суровым условиям афро-альпийских высокогорий, сопряженным с гипотермией. Примечательно, что при сопоставлении результатов этих работ, обнаруживаемые филогеографические паттерны показывают многочисленные сходства. Так, примеры интрогрессии мтДНК через территорию Большого Эфиопского Рифта, служащего основным биогеографическим барьером страны, показаны для родов *Lophuromys*, *Stenocephalemys*, и *Arvicanthis* (см. ссылки выше). Предполагается, что гибридизация между видами на заре их диверсификации способствовала обмену генетического материала, что позволяло популяциям заимствовать “удачные” генетические комбинации, уже сформированные в других группах. Несмотря на то, что данная гипотеза, безусловно, требует дальнейшего подтверждения, сходство эволюционных паттернов в разных группах, диверсификация которых происходила на протяжении плиоцена-плейстоцена (Aghová et al., 2018), свидетельствует в ее пользу. Таким образом, для групп, радиация которых происходила на территории горных массивов Эфиопии,

можно предполагать не только дивергентные, но также и ретикулярные процессы в их эволюционной истории.

## **1.4. Узкоголовые крысы рода *Stenocephalemys***

### **1.4.1. Морфологическая характеристика рода**

Представители эндемичного для Эфиопии рода узкоголовых крыс *Stenocephalemys* Frick, 1914 обладают характерными чертами, выдающими в них обитателей высокогорий: крепкое телосложение, относительно длинный и густой волосяной покров, большие глаза, близко посаженные на голове, что связано с сужением межорбитальной области черепа (Рис. 4). Адаптивное значение последнего признака, давшего название данному роду, долгое время оставалось вопросом дискуссионным. С одной стороны, подобный признак в разной степени выражен у других афро-альпийских видов грызунов, далеких в таксономическом отношении друг от друга: эфиопской кротовой крысы *Tachyoryctes macrocephalus*, чернокоготной жестковолосой мыши *Lophuromys melanonyx*, травяной мыши Блэйка *Arvicanthis blicki* и гигантской лазающей мыши *Dendromus nikolausi* (Yalden, Largen, 1992). В отсутствии на открытых афро-альпийских плато развитого растительного покрова, скрывающего от хищных птиц, переориентация угла зрения для лучшего обзора неба могла быть адаптивной. С другой стороны, представители рода *Stenocephalemys* отличаются от упомянутых выше видов строго ночным образом жизни. Вследствие этого наиболее вероятной представляется гипотеза, предполагающая увеличение чувствительности зрения (что необходимо при ночном образе жизни) путем увеличения количества фоторецепторных клеток, и, как следствие, увеличение общего объема глазного яблока (Лавренченко, 2009).

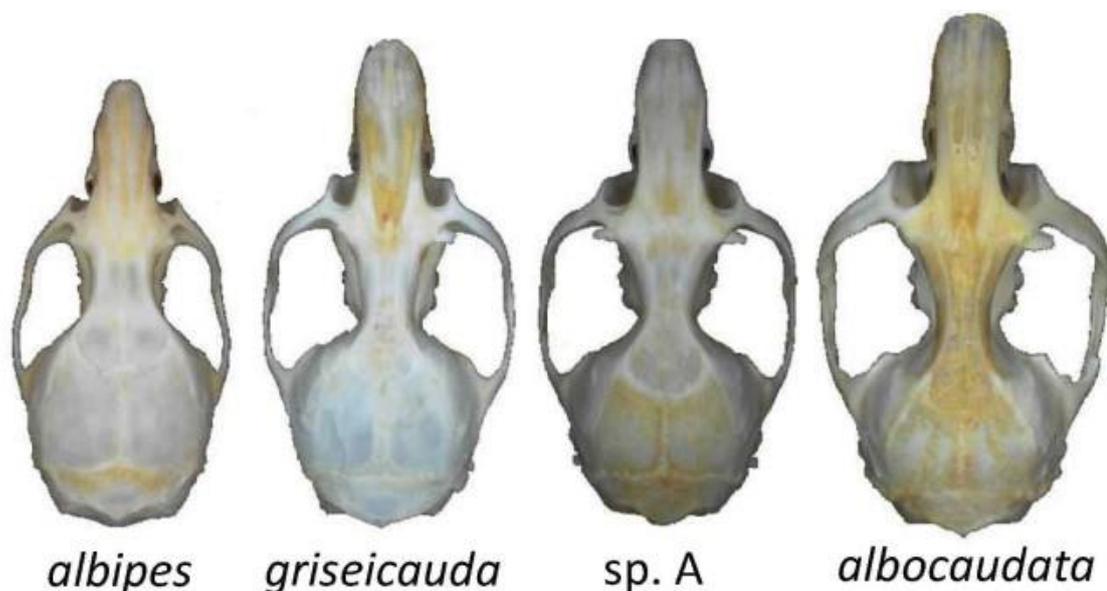


Рисунок 4. Различия в форме черепа у представителей *Stenocephalemys*. Стоит отметить резко выраженный паттерн сужения межорбитальной области черепа в ряду *S. albipes* – *S. albocaudata*.

#### 1.4.2. Видовой состав и филогенетические взаимоотношения узкоголовых крыс

Несмотря на то, что валидность этого рода никогда не ставилась под сомнение, его видовой состав и филогенетические отношения между отдельными видами остаются невыясненными и по настоящее время. Первым видом, сразу в составе нового рода, была описана белохвостая узкоголовая крыса *S. albocaudata* – “обнаруживая сходство с *Epimys*, экземпляр настолько отличается отдельными особенностями строения черепа, что наилучшим путем представляется выделение его в отдельный род” (Frick, 1914, p. 7). *S. albocaudata* – вид, населяющий афро-альпийские высокогорья и наиболее ярко демонстрирующий отличительные признаки рода (Рис. 4, 5).

Следующим видом, включенным в состав рода *Stenocephalemys*, была серохвостая узкоголовая крыса *S. griseicauda*, описанная по типовому экземпляру из горного массива Бале (Peter, 1972). Вид незначительно меньше

*S. albocaudata* по основным размерам тела, и также обладает всеми характерными для рода габитуальными особенностями.

Видовой состав узкоголовых крыс, равно как и филогенетическое положение самого рода *Stenocephalemys* долгое время оставалось таксономической и систематической загадкой (Corti et al., 1999). Так, на основе данных аллозимного анализа было показано, что *Praomys albipes* (Rüppell, 1842), обладающий внешними морфологическими признаками, характерными для большей части видов африканских лесных крыс (Рис. 4, 5), обнаруживает сходство с представителями рода *Stenocephalemys* (Lavrenchenko et al., 1999). Данный паттерн также был воспроизведен при реконструкции филогенетических отношений между видами на основе хромосомных перестроек (Corti et al., 1999) и последовательностей частично секвенированного гена 16S рНК (Fadda et al., 2001). Использование молекулярно-генетических данных в исследовании Лавренченко и Верхейена (2006) позволило однозначно отнести белоногую узкоголовую крысу к роду *Stenocephalemys*.

Еще один вид в составе рода, систематическое положение которого вызывало вопросы до настоящего исследования, это узкоголовая крыса Рюппа *S. ruppi* (Van der Straeten, Dieterlen, 1983). Изначально описанный как представитель рода *Praomys*, позднее этот вид был отнесен к роду *Stenocephalemys* на основании морфологических признаков (Musser, Carleton, 1993). В то же время, отсутствие каких-либо находок данного вида после его первоописания вплоть до настоящего исследования, а также значительное антропогенное преобразование типового местообитания (лесной массив Бонке) вызывало вопросы, касательно возможности существования *S. ruppi* в наши дни.

Еще одна форма *Stenocephalemys*, предположительно, видового ранга, была обнаружена на основании цитогенетического (Bulatova, Lavrenchenko, 2005) и молекулярно-генетического (Лавренченко, Верхейен, 2006) анализов. Поскольку, за прошедшее с момента ее открытия время, формальное описание

этого таксона так и не было выполнено, при его упоминании в настоящем исследовании мы пользуемся обозначением, введенным авторами ранних работ - *Stenocephalemys* sp. A.

Принимая во внимание особенности экологии и распространения видов узкоголовых крыс, представители данной группы рассматривались в качестве модели для верификации так называемой “градиентной” модели видообразования. Однако, результаты филогенетического исследования этой группы поставили под сомнение соответствие ее эволюции данной модели (Лавренченко, Верхейен, 2006; Лавренченко, 2011), поскольку следствием, косвенно подтверждающим подобный паттерн диверсификации, являются сестринские взаимоотношения между видами, замещающими друг друга вдоль высотного градиента (см. Глава 3, Рис. 2). Как показали результаты исследования, выполненного на последовательностях гена *CYTB* (Лавренченко, Верхейен, 2006), сестринские взаимоотношения обнаруживаются между специализированными афро-альпийскими обитателями *S. albocaudata* - *Stenocephalemys* sp. A., и населяющими более низкие высоты видами *S. griseicauda* и *S. albipes*.

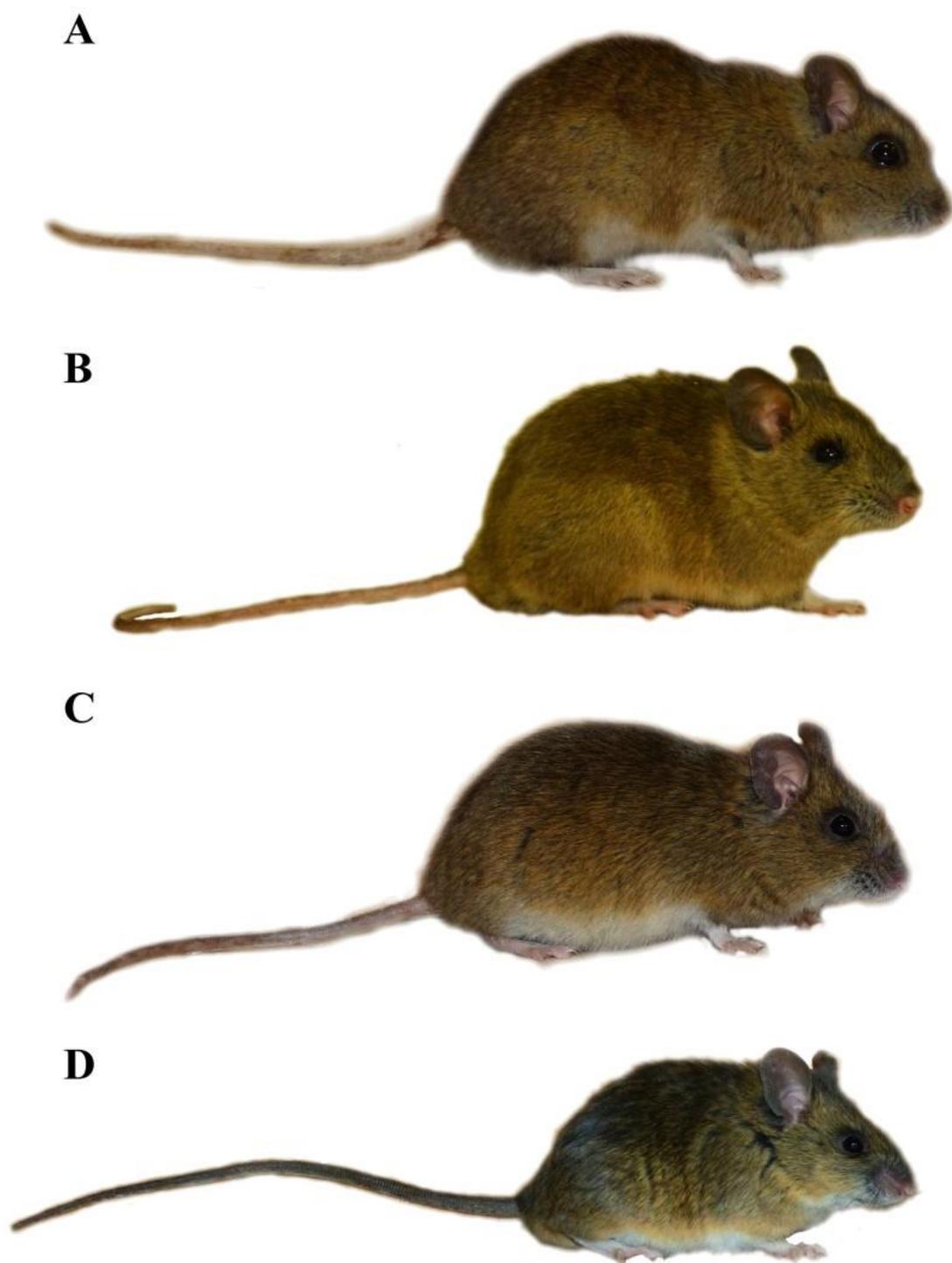


Рисунок 5. Внешний вид узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys*. А - *Stenocephalemys albocaudata*, В - *Stenocephalemys* sp. А, С - *S. griseicauda*, D - *S. albipes*.

### 1.4.3. Ареалы видов *Stenocephalemys* и краткие сведения об их экологии

Согласно данным последних таксономических сводок грызунов Африки (Yalden, 2013a; Monajem et al., 2015) *S. albocaudata* обитает в афро-альпийских местообитаниях на юго-восточном плато в горных массивах Бале и Арси на высотах 3000-4100 м над ур. моря (здесь и далее высотные пределы распространения отдельных видов даны по: Lavrenchenko, Bekele, 2017). Будучи приспособленным исключительно к афро-альпийским местообитаниям, *S. albocaudata* обладает самым фрагментированным ареалом среди видов рода, что по-видимому, связано с сокращением пригодных для него местообитаний в нынешнем межледниковье. Подобный паттерн обнаружен также и у эфиопского волка *Canis simiense*, населяющего исключительно афро-альпийские местообитания (Gottelli et al., 2004).

Ареал *S. griseicauda* занимает лежащий ниже пояс верещатников 2400-4000 м над ур. моря., и включает горные массивы по обе стороны от Рифтовой долины (Рис. 6).

*Stenocephalemys* sp. A. населяет горные местообитания северо-западного плато на высотах от 3800 м над ур. моря (Лавренченко, Верхейен, 2006).

*S. albipes* (820-3800 м над ур. моря) занимает пояс горных тропических лесов, хотя в некоторых популяциях северо-западного плато поднимается значительно выше, вплоть до верхней границы зоны верещатников. Вид широко распространен по территории страны, в пределах своего ареала характеризуется высокой численностью. *S. albipes* обладает выраженной склонностью к синантропии, и помимо естественных природных биотопов, также встречается в жилищах человека. В недавнем исследовании (Meheretu et al., 2012) было показано, что этот вид является резервуаром нового вида хантавируса, второго из известных на сегодняшний день африканских хантавирусов, связанных с трибой Murini. Кроме этого, в том же исследовании сообщается об обнаружении в популяции *S. albipes* образца, позитивного по аренавирусу Мобала, обнаруженного ранее у представителей рода *Praomys* в

центральной Африке (Gonzalez et al., 1983). В свете описанных открытий, а также учитывая тот факт, что виды, входящие в трибу Praomyini, являются резервуаром 5 из 11 известных аренавирусов (Meheretu et al., 2012), дальнейшие исследования этой группы представляются актуальными для понимания эволюционной истории ханта- и аренавирусов Африки, что имеет большое эпидемиологическое значение.

*S. rupperi* также, по всей видимости, представляет собой форму, приуроченную к лесным местообитаниям, о чем свидетельствуют как типовое местообитание данного вида (лесной массив Бонке на юго-западе страны – единственный локалитет, откуда он был известен до начала наших исследований) так и целый ряд признаков внешней морфологии, сближающих его с *S. albipes*.

Виды *Stenocephalemus* характеризуются четкой приуроченностью к определенным высотным зонам, и, за некоторыми исключениями, замещают друг друга в смежных высотных поясах. В наибольшей степени данный паттерн выражен в горном массиве Бале, где высотный градиент выражен в наибольшей степени, и виды *Stenocephalemus* живут практически парапатрично. В отдельных случаях наблюдается сосуществование двух видов в пределах одного пояса, однако при этом популяции разных видов, как правило, приурочены к разным биотопам.

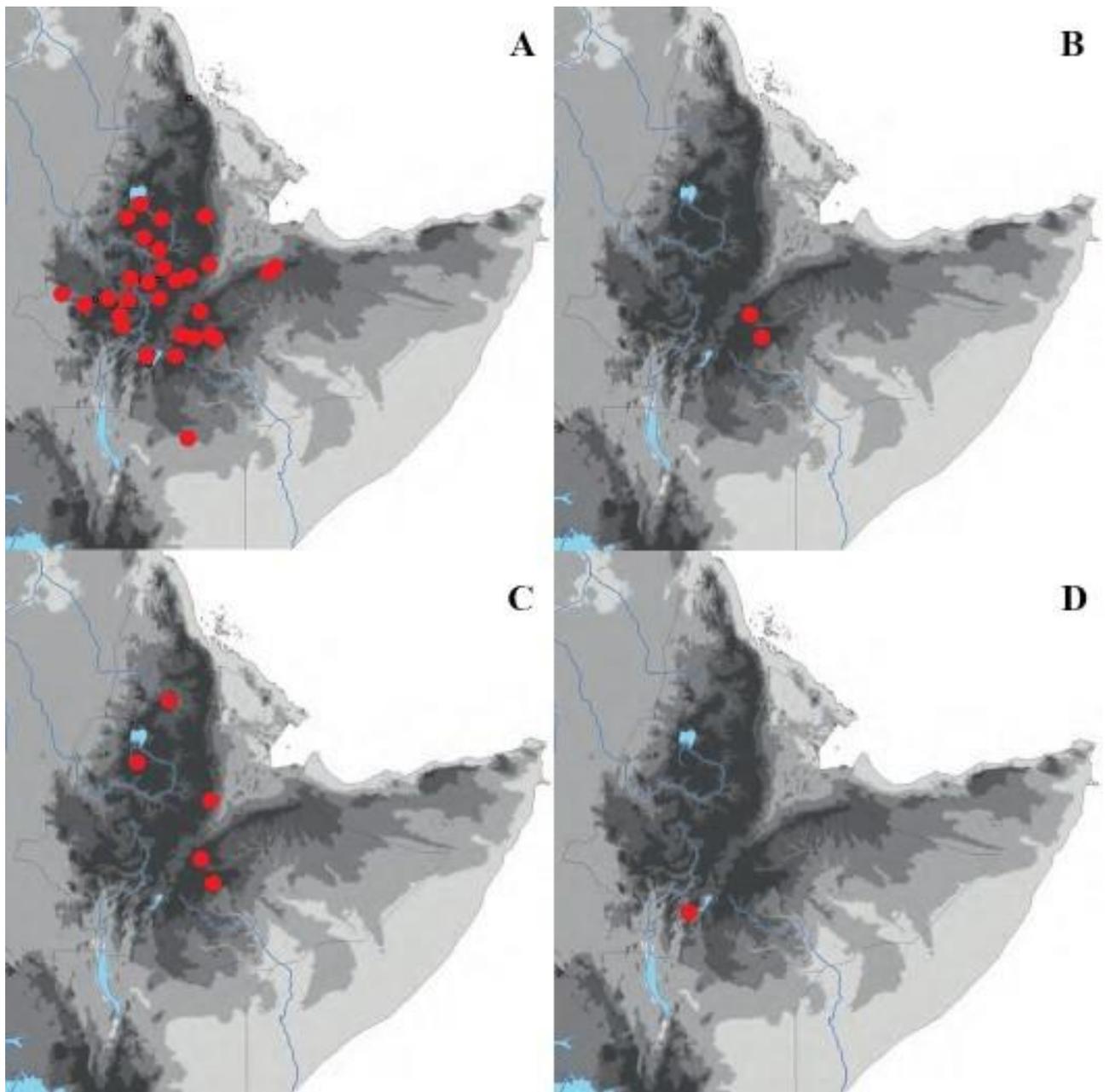


Рисунок 6. Ареалы видов *Stenocephalemys* согласно последней таксономической сводке по грызунам Африки (взято из: Monajem et al., 2015). A – *S. albipes*, B – *S. albicaudata*, C – *S. griseicauda*, D – *S. ruppi*.

## Глава 2. Материалы и методы

### 2.1. Сбор материала

Материалом для данного исследования послужили пробы тканей, собранные во время работы Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции (СРЭБЭ) в 1995-2018 гг. а также в рамках экспедиций, организованных Институтом биологии позвоночных Академии Наук Чешской Республики (Брно, Чехия). Автор лично принимал участие в четырех экспедициях: 2015 г. (горный массив Арси), 2016 г. (горный массив Арси, национальный парк Борена), 2017 г. (национальный парк Борена, лес Ареро), 2018 г. (горный массив Чоке, истоки Голубого Нила). Объем исследованного материала составил 360 генотипированных с использованием хотя бы одного маркера образцов *Stenocephalemys*, собранных из 45 локалитетов Эфиопии (Рис. 7, Таблица 1П). В качестве внешней группы для филогенетического анализа были использованы образцы *Myomyscus sp.*, а при датировке – *Arvicanthis blicki*.

Черепы и шкурки исследованных зверьков хранятся в коллекциях Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва), Университета Южной Богемии (Чешские Будевицы) и Национальном музее естественной истории Филда (Чикаго). Полная характеристика исследованного материала, включающая видовые определения, локалитеты, принадлежность к митохондриальным кладам, номера GenBank и номера образцов, хранящихся в зоологических музеях, представлена в таблицах 1П-5П приложения 1.

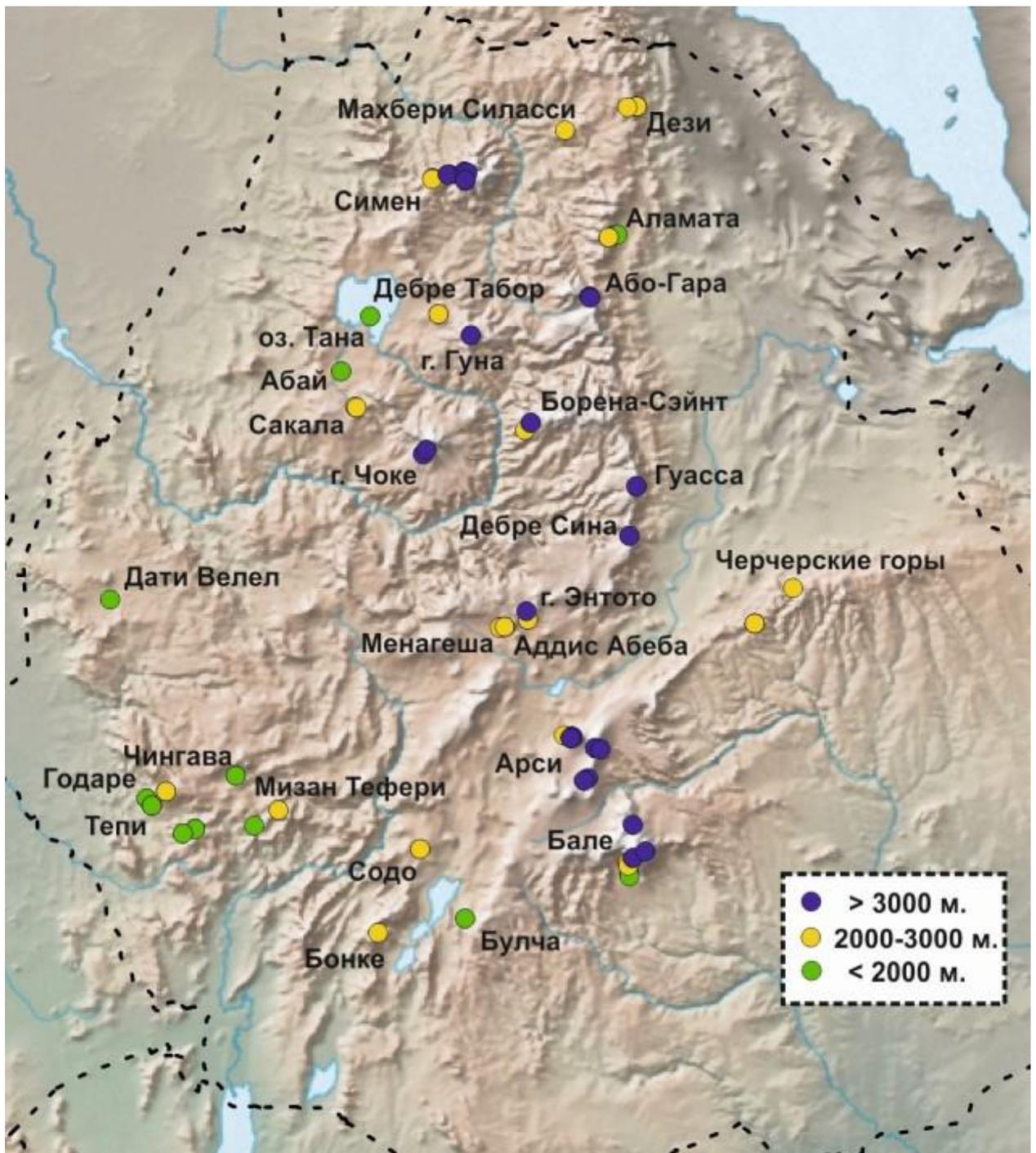


Рисунок 7. Карта локалитетов сбора образцов.

## 2.2. Пробоподготовка и молекулярно-генетический анализ

Молекулярно-генетический анализ проводился на базе лаборатории микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ им А.Н. Северцова РАН и Института биологии позвоночных Академии Наук Чешской Республики.

Выделение ДНК проводилось методом фенол-хлороформной экстракции. Для филогенетического анализа мтДНК был амплифицирован фрагмент гена цитохрома b (*cytb*). Экстракция ДНК с последующим секвенированием фрагмента митохондриального маркера *cytb* из музейного паратипа *S. ruppri* была проведена на базе Института биологии позвоночных Чешской академии наук. Анализ ядерной филогении проводился с использованием шести маркеров, включающих последовательности экзонов (*IRBP*, *RAG1*) и интронов (*WLS-7*, *DHCR24-7*, *SMO-9*, *NadSyn1-4*). Последовательности праймеров представлены в таблице 1. Реакционная смесь общим объемом 20 мкл включала: 2 мкл dNTP (2.5мМ), 2 мкл реакционного 10X буфера, 0,8 мкл MgCl<sub>2</sub> (50мМ), 0,3 мкл (5пМ) каждого праймера, 0,2 мкл (5U/мкл) taq-полимеразы, 12,4 мкл H<sub>2</sub>O и 2 мкл (30нг/мкл) ДНК-матрицы. Амплификация последовательностей *cytb* проходила при следующих условиях:

- 90°/3' - стартовая денатурация
  - 90°/30'' - денатурация матрицы
  - 50°/30'' - отжиг праймеров
  - 72°/1' - элонгация цепи
  - 72°/5' - финальная элонгация
- } 40x

Условия амплификации *IRBP* были сходны с таковыми для *cytb*, за исключением температуры отжига праймеров, равной 55°. Для амплификации последовательностей *Rag1* была использована Touch-down PCR, характеризующаяся уменьшением температуры отжига праймеров при каждом последующем цикле, за счет чего достигается увеличенная специфичность отжига, при следующих условиях:

- 95°/3' - стартовая денатурация
  - 95°/30'' - денатурация матрицы
  - 65°-57°/30'' - отжиг праймеров
  - 72°/1' - элонгация цепи
- } 13x
- 95°/30'' - денатурация матрицы
  - 57°/30'' - отжиг праймеров
  - 72°/1' - элонгация цепи
- } 25x
- 72°/10' - финальная элонгация

Амплификация последовательностей *WLS-7*, *DHCR24-7*, *SMO-9*, *NadSyn1-4* также проходила с использованием Touch-down PCR при несколько более мягких условиях:

- 95°/3' - стартовая денатурация
  - 95°/30'' - денатурация матрицы
  - 65°-55°/30'' - отжиг праймеров
  - 72°/1' - элонгация цепи
- } 14x
- 95°/30'' - денатурация матрицы
  - 55°/30'' - отжиг праймеров
  - 72°/1' - элонгация цепи
- } 20x
- 72°/10' - финальная элонгация

После окончания ПЦР визуализация полученных фрагментов выполнялась с помощью электрофореза с добавлением бромистого этидия. Очистка ПЦР-продуктов для секвенирования осуществлялась смесью AcNa с 70% раствором этанола. Секвенирование амплифицированных фрагментов производилось в компании «Евроген». Обработка и выравнивание полученных последовательностей производилось с помощью программы Lasergene SeqMan Pro v. 7.1.0 (Burland, 1999).

Таблица 1. Праймеры использованные в данной работе.

Название маркера	Название праймера	Длина полученных последовательностей	Последовательность нуклеотидов (5'-3')	Источник данных
<i>cytb</i>	L14723 F	1140 п.н.	ACCAATGACATGAAAAATCATCGTT	Лавренченко, Верхейен, 2006
	H15915 R		TCTCCATTTCTGGTTTACAAGAC	
<i>IRBP</i>	IRBP217 F	1237 п.н.	ATGGCCAAGGTCCTCTTGGATAACTACTGCTT	Stanhope et al., 1992
	IRBP1531 R		CGCAGGTCCATGATGAGGTGCTCCGTGTCCTG	
<i>RAG1</i>	RAG1-F1705	1048 п.н.	GCTTGATGGACATGGAAGAAGACAT	Teeling et al., 2000
	RAG1-R2864		GAGCCATCCCTCTCAATAATTTTCAGG	
<i>WLS-7</i>	WLS7-F	467 п.н.	AAYCACATYGCMGGSTAYTGGAA	Rodríguez-Prieto et al., 2014
	WLS7-R		TCYGTKCCAACRTCYGTRGTCCA	
<i>DHCR24-7</i>	Dhcr24-7 F	450 п.н.	CAGGACATGCTGGTGCCCATGAA	Rodríguez-Prieto et al., 2014
	Dhcr24-7 R		CTGGCTGGCTGGGCAGGATGAA	
<i>SMO-9</i>	SMO-9 F	427 п.н.	GCCACCCTGCTCATCTGGAGGCG	Rodríguez-Prieto et al., 2014
	SMO-9 R		TGGCRATCATCTTGCTYTTCTTGA	
<i>NadSyn1-4</i>	NadSyn1-4 F	295 п.н.	GTYCGYTACAAYTGCAGAGT	Rodríguez-Prieto et al., 2014
	NadSyn1-4 R		TCCTKSHCCAAGGGGTRAACCA	

### 2.3. Реконструкция филогенетических взаимоотношений

Первый этап исследования заключался в реконструкции митохондриальной филогении на основе выравниваний полных нуклеотидных последовательностей митохондриального гена *cytb* (1140 п.н.). Имеющиеся последовательности были разделены на три партиции, соответствующие 1, 2 и 3 нуклеотидным позициям в кодонах. С использованием Partition Finder v. 1.0.1 (Lanfear et al., 2012) для каждой из них была выбрана наиболее подходящая модель: p1 – K80+I+G; p2 – F81+I; p3 – GTR+G. Филогенетический анализ был выполнен с использованием алгоритмов максимального правдоподобия (ML) и байесова анализа (BI). ML анализ производился с использованием программы Treefinder v.03.2011 (Jobb, 2011). Достоверность полученного дерева была оценена с помощью бутстреп анализа, включающего 1000 повторностей. BI анализ был реализован с помощью программы MrBayes v. 3.2.6. (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Результаты двух независимых запусков были оценены с помощью TRACER v. 1.5. (Rambaut, Drummond, 2007). В качестве внешней группы в анализ были включены последовательности двух особей *Myomyscus sp.* – группы, согласно последней ревизии Praomyini, являющейся сестринской к *Stenocephalemys* (Lecompte et al., 2008). В финальный анализ митохондриальной филогении были включены последовательности от 87 образцов. Оставшиеся 273 были включены в предварительный анализ (не показано), но исключены из финальной реконструкции ввиду короткой длины полученных прочтений и/или избыточности, в случае идентичности имеющимся. На основе филогенетического анализа последовательностей *cytb* было выделено 9 митохондриальных линий, в дальнейшем использованных при анализе ядерной филогении.

Оценка уровня дивергенции выявленных митохондриальных клад была выполнена путем вычисления средних генетических дистанций с помощью программы Mega X (Kumar et al., 2018). С использованием 1000

реплик бутстрепа средние  $p$ -расстояния были вычислены как между кладами, так и внутри каждой из них.

Оценка степени изменчивости митохондриальных гаплотипов среди митохондриальных линий узкоголовых крыс была выполнена с помощью реконструкции медианной сети. Для исключения смещенного результата ввиду наличия последовательностей разной длины, имеющиеся последовательности цитохрома  $b$  были обрезаны до длины в 721 п.н., а слишком короткие удалены из анализа. Финальная выборка при этом составила 159 последовательностей. Гаплотипы были сгенерированы с использованием программы DnaSP (Rozas et al., 2017), общее число сгенерированных гаплотипов – 117. Медианная сеть (Bandelt et al., 1999) была построена в программе PopArt (Leigh, Bryant, 2015). Для анализа филогеографической изменчивости митохондриальной ДНК в разных популяциях *S. albigipes* был проведен отдельный анализ, включающий 75 последовательностей, на основе которых было сгенерировано 64 гаплотипа. Гаплогруппы были определены визуально путем анализа географического распределения наблюдаемых генетических групп.

Полученные нуклеотидные последовательности от шести ядерных маркеров были сконкатенированы в единое выравнивание (3478 п.н.), которое затем было разбито на партиции, в которых для белок-кодирующих последовательностей учитывались положения 1, 2 и 3-го нуклеотида в кодонах. Филогенетический анализ был выполнен в программе MrBayes v. 3.2.6. (Ronquist, Huelsenbeck, 2003).

Реконструкция ядерной филогении была выполнена путем построения видового дерева в \*BEAST (Bouckaert et al., 2014) на основе выравниваний нуклеотидных последовательностей 6 ядерных локусов для 109 образцов. Отдельные образцы были генотипированы не по всем локусам из-за проблем с неспецифичностью используемых праймеров; в таких случаях отсутствующие данные кодировались как “утраченные” (Missing data). Поиск моделей нуклеотидных замен, наиболее подходящим образом

описывающих эволюцию данной группы, был проведен с использованием программы Partition Finder v. 1.0.1 (Lanfear et al., 2012). Схема разделения имеющегося набора маркеров на партиции и перечень использованных моделей для каждой из них представлены в таблице 2. В связи с тем, что выбранная в Partition Finder модель K80 отсутствует в \*BEAST, в качестве альтернативы была использована сходная модель HKY. Кроме этого, предварительный анализ в \*BEAST показал несостоятельность выбранных моделей для белок кодирующих маркеров (*Rag1* и *IRBP*), поэтому в результате были использованы менее сложные модели без разделения данных маркеров на партиции по 1-3 позициям нуклеотидов в кодонах.

Таблица 2. Модели нуклеотидных замен, выбранные с помощью Partition Finder и модели, использованные при анализе в \*BEAST.

Маркер	Модели и партиции Partition Finder	Модели *BEAST
<i>Rag1</i>	p3 (HKY+I) - position 1; p6 (HKY+I+G) - position 2; p4 (HKY+I+G) - position 3	HKY+I+G
<i>DHCR24-7</i>	p1 (K80+G)	HKY+G
<i>WLS-7</i>	p3 (HKY+I)	HKY+I
<i>SMO-9</i>	p1 (K80+G)	HKY+G
<i>NadSyn1-4</i>	p5 (K80+I+G)	HKY+I+G
<i>IRBP</i>	p2 (HKY+I) - position 1; p3 (HKY+I) - position 2; p4 (HKY+I+G) - position 3	HKY+I

Поскольку результаты ранних филогенетических исследований трибы Praomyini (Lecompte, 2005) предполагают относительно молодой возраст базальной дивергенции рода узкоголовых крыс, нет оснований ожидать значительных различий в темпах мутаций между разными линиями в пределах группы. Исходя из этого допущения, при анализе видového дерева для всех маркеров была выбрана модель «строгих» молекулярных часов. При

анализе были выполнены два независимых запуска, состоящих из  $50 \cdot 10^6$  MCMC генераций. Оценка конвергенции полученных результатов к единому априорному распределению была выполнена в программе TRACER v.1.6. путем сравнения показателей ESS (эффективный размер выборки). Результаты двух запусков были скомпилированы в программе LogCombiner, консенсусное дерево было вычислено программой TreeAnnotator. Визуализация всех вычисленных в течении MCMC деревьев была проведена с использованием программы DensiTree (Bouckaert, 2010), входящей в пакет BEAST.

Датирование основных узлов на филогенетическом дереве *Stenocephalemys* было выполнено в программе \*BEAST. Для анализа были использованы последовательности 6 ядерных локусов для 40 образцов (исключение составили последовательности WLS-7; из-за проблем с неспецифичностью используемых праймеров их количество составило 20). Ввиду отсутствия палеонтологического материала достаточной степени сохранности прямое датирование внутренних узлов филогенетического дерева *Stenocephalemys* не представляется возможным. В связи с этим в анализ были включены последовательности ядерных локусов травяной мыши Блайка *Arvicanthis blicki*, что позволило использовать возраст дивергенции Arvicanthini / Praomyini (cf. *Karnimata sp.* по: Aghová et al., 2018) для калибровки полученного нами дерева. Параметры MCMC для \*BEAST были аналогичны таковым, описанным для видового дерева. Визуализация полученных данных была выполнена в среде R с использованием пакета STRAP (Bell, Lloyd, 2015).

#### **2.4. Анализ полных митохондриальных геномов**

С целью проверки возможности экстраполяции паттерна филогенетических отношений, полученного на основе последовательностей гена *cyt b*, на всю мтДНК, нами был проведен филогенетический анализ на

основе 23 нуклеотидных последовательностей полных митохондриальных геномов для всех основных митохондриальных линий *Stenocephalemys* (n=3 - *S. albocaudata*, n=3 - *S. griseicauda*, n=2 - *S. “pseudogriseicauda”*, n=4 - *Stenocephalemys* sp. A, n=9 - *S. albipes*, n=2 *S. cf. ruppi*). Последовательность *Myomyscus* sp. была введена в анализ в качестве внешней группы. Последовательности были отсеквенированы на базе Института биологии позвоночных Чешской Академии Наук. Автором было произведено выравнивание и последующий анализ полученных последовательностей.

12 белок-кодирующих генов тяжелой цепи мтДНК (*ATP6*, *ATP8*, *COX1*, *COX2*, *COX3*, *Cytb*, *ND1*, *ND2*, *ND3*, *ND4*, *ND4L*, *ND5*) а также гены, кодирующие рРНК (12S и 16S) и тРНК (Ala, Arg, Asn, Asp, Cys, Gln, Glu, Gly, His, Leu, Leu1726, Ile, Lys, Met, Pro, Ser, Ser11666, Thr, Trp, Tyr, Val, Phe) были извлечены из прочитанной последовательности полного митохондриального генома с помощью программы Genious (<https://www.geneious.com>) в соответствии с аннотациями для митохондриального генома грызунов, имеющимися в базе данных GenBank. Последовательности, кодирующие D-петлю, были исключены из анализа вследствие проблем с выравниванием, связанных с высокой вариабельностью данного сегмента. Также в анализ не были включены белок-кодирующие последовательности гена *ND6*, поскольку, будучи закодированными легкой цепью, они имеют несколько отличающийся нуклеотидный состав, а также демонстрируют слабый филогенетический сигнал (Gissi et al., 2000). Последовательности белок-кодирующих генов были выровнены с использованием алгоритма Muscle 3.8 (Edgar, 2004) в программе AliView 1.18 (Larsson, 2014). Последовательности, кодирующие рибосомальные и транспортные РНК были выровнены с использованием онлайн-сервера MAFFT v.7 (<http://mafft.cbrc.jp/alignment/server/>) с помощью алгоритма Q-INS-i, рассматривающего вторичную структуру РНК и рекомендуемого для глобального выравнивания значительно дивергировавших РНК (Kato, Toh, 2008). Получившиеся в результате

выравнивания для рРНК и тРНК были затем обработаны в программе Gblocks 0.91b (Castreana, 2000). Данная программа позволяет удалять все плохо выравненные области, что повышает эффективность дальнейших филогенетических реконструкций.

Предполагая, что отбор, возникающий при адаптации к условиям высокогорья, может воздействовать только на последовательности мтДНК, кодирующие белки аппарата ОХРОС, полученные данные были разбиты на две группы в соответствии с функциональным значением (белок-кодирующие последовательности и последовательности, кодирующие рРНК и тРНК), и проанализированы отдельно. Выравнивания для 12 белок-кодирующих генов, и генов рРНК и тРНК были сконкатенированы в программе SequenceMatrix 1.7.8. (Vaidya et al., 2011). Белок-кодирующие последовательности были разбиты на партии в соответствии с позицией нуклеотидов в кодоне, таким образом, для поиска моделей нуклеотидных замен в Partition Finder v. 1.0.1 (Lanfear et al., 2012) было рассмотрено 36 партий. Для последовательностей РНК было применено упрощенное разбиение, при котором отдельно рассматривались три партии, соответствующие 12S, 16S и всем тРНК соответственно. Полный перечень моделей, использованных в дальнейшем анализе, представлен в таблице 3. Филогенетический анализ был выполнен с использованием алгоритмов байесового анализа в программе MrBayes v. 3.2.6. (Ronquist, Huelsenbeck, 2003).

Все виды филогенетического анализа за исключением ML проводили на онлайн портале CIPRES Science Gateway (<https://www.phylo.org>) (Miller et al., 2010). Для редактирования деревьев и создания рисунков были использованы программы Fig Tree 1.4.3 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>) и Corel Draw v.19.1.

Таблица 3. Модели нуклеотидных замен, выбранные с помощью Partition Finder для различных партиций последовательностей полного митохондриального генома.

Модели нуклеотидных замен	Партиции
GTR + I + G	12S, 16S и все тРНК
SYM + I + G	COX3_pos1, Cytb_pos1, COX1_pos1, ND1_pos1, COX2_pos1, ATP6_pos1
HKY + I	COX1_pos2, COX2_pos2, COX3_pos2, ND4L_pos2, ND1_pos2, Cytb_pos2, ATP6_pos2
GTR + I + G	Gene12_pos3, Cytb_pos3, ND4L_pos3, ND4_pos1, COX3_pos3, ATP6_pos3, COX2_pos3, COX1_pos3, ND3_pos3, ND2_pos3, ND1_pos3
GTR + G	ATP8_pos3, ND4L_pos1, ND3_pos1, ND2_pos1, ATP8_pos1, ND4_pos2, ND5_pos1
HKY + I	ATP8_pos2, ND5_pos2, ND2_pos2, ND3_pos2
HKY + I + G	ND4_pos3

## 2.5. Сравнительный анализ нуклеотидных замен в гене цитохрома *b* в разных группах грызунов

Для анализа влияния нуклеотидных мутаций в гене *cytb* на свойства кодируемого белка, нуклеотидные последовательности были транслированы в аминокислотные с помощью программы Mega X (Kumar et al., 2018). Модель трехмерной структуры белка, реконструированная на основе нуклеотидной последовательности *cytb* от *S. albicaudata* с помощью сервера I-TASSER (Zhang, 2008) была визуализирована в программе VMD v.1.9.3. Нуклеотидные последовательности гена *cytb* представителей трибы

Praomyini, а также семейств и подсемейств Cricetinae, Microtinae, Sciuridae и Sigmodontinae, использованные для сравнительного анализа, были взяты из базы данных GenBank. Полный список последовательностей с указанием номеров GenBank представлен в таблицах 1-4 приложения 1.

## 2.6. Цитогенетический анализ

Для некоторых видов *Stenocephalemus* известна изменчивость хромосомных наборов, поэтому для отдельных экземпляров был проведен цитогенетический анализ. Полная характеристика кариотипированного материала с указанием значений диплоидного (2N) и фундаментального аутосомального (NFa) чисел представлена в таблице 5П. Хромосомные суспензии были приготовлены из клеток костного мозга по стандартной методике (Ford, Hamerton, 1956). Рутинная окраска полученных препаратов была выполнена с использованием 4% раствора Гимзы (ПанЭко, Россия) в фосфатном буфере с  $\text{pH}=7.0$ . Кариотипы *S. albocaudata*, *S. griseicauda* и *Stenocephalemus* sp. А анализировались в сравнении с уже опубликованными хромосомными характеристиками этих видов (Lavrenchenko et al., 1999; Vulatova, Lavrenchenko, 2005; Corti et al., 1995). Кариотипы *S. albipes* в работах разных авторов характеризуется разными значениями NFa (фундаментальное аутосомальное число – показатель числа плеч аутосом), что по всей видимости, связано с различной степенью спирализации хромосом в препаратах, выполненных различными исследователями. С целью некоторой “универсализации” имеющихся данных, в качестве двуплечих хромосом мы рассматривали только “истинные” метацентрики и субметацентрики, в то время как акроцентрики и мелкие субacroцентрики были отнесены к одноплечим хромосомам. В результате, кариотип *S. albipes* был охарактеризован как  $2n=46$ ,  $\text{NFa}=50$ .

## 2.7. Моделирование исторического распределения афро-альпийских местообитаний

Для оценки степени, в которой афро-альпийские местообитания, занимавшие большую площадь в период последнего ледникового максимума, были связаны между собой, нами было выполнено моделирование их распределения в среде R на основе данных из базы WorldClim (<http://www.worldclim.org>). Визуализация современного распределения афро-альпийских местообитаний была выполнена на основе данных из “Potential natural vegetation map of eastern Africa” (van Breugel et al., 2015).

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Реконструкция филогенетических отношений на основе последовательностей гена цитохрома *b*

Филогенетические реконструкции, полученные при анализе последовательностей гена *cytb* с помощью как ML, так и BI методов, показывают сходные топологии, в целом совпадающие с результатами ранних исследований, выполненных на этой группе (Лавренченко, Верхейен, 2006). На полученном дереве выделяются четыре хорошо обособленные клады, соответствующие основным митохондриальным линиям *Stenocephalemys*. *S. albipes* оказывается сестринским к *S. griseicauda*, а *S. albocaudata* обнаруживает сестринские отношения с еще не описанной формой видового ранга *Stenocephalemys* sp. A (Рис. 8). Наиболее разнообразной оказалась клада населяющего лесной пояс *S. albipes*, в то время как клады остальных видов, приуроченных к горным местообитаниям, значительно более единообразны.

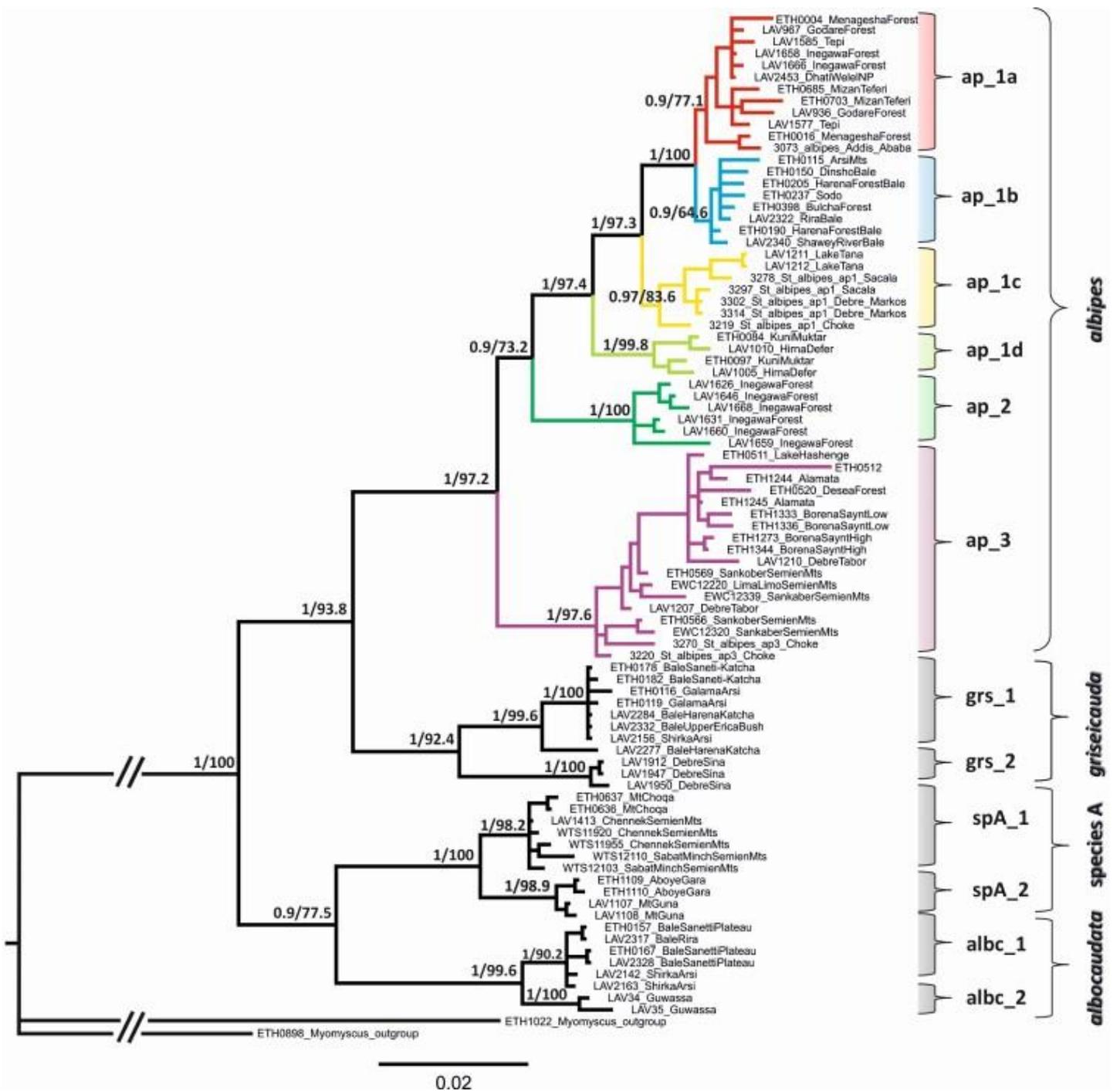


Рисунок 8. Реконструкция филогенетических отношений в роде *Stenocephalemys* на основе последовательностей *cytb* мтДНК. Цифровые значения у узлов обозначают постериорные вероятности VI и бутстреп-поддержки ML.

Митохондриальные линии *S. griseicauda* и *S. albocaudata* встречаются по обе стороны от Рифтовой долины, но, по всей видимости, их распространение ограничено горными массивами Бале и Арси на юго-восточном плато, и Дебре-Сина и Гуасса на северо-западном. Внутри отдельных клад достаточно хорошо прослеживается географическая структура. Так, первое деление на подклады популяций как *S. griseicauda*, так и *S. albocaudata* разделяет популяции северо-западного (Дебре-Сина и Гуасса) и юго-восточного (Арси и Бале) плато.

В случае *Stenocephalemys* sp. A, напротив, географически отдаленные популяции с Сименских гор и горы Чоке кластеризуются вместе (Рис. 8, группа «spA\_1»), обнаруживая сестринские отношения с подкладой, в которую входят популяции с гор Гуна и Або-Гара (Рис. 8, группа «spA\_2»). В пределах клады *S. albipes* можно выделить три основные группы: *albipes\_1*, занимающая обе стороны рифта в центральной и южной Эфиопии, *albipes\_2*, обнаруженная всего лишь у нескольких экземпляров на западе страны, и *albipes\_3*, широко распространенная на северной части страны.

Анализ разнообразия митохондриальных гаплотипов среди видов рода показал, что *S. albipes*, повсеместно населяющий горные леса Эфиопских высокогорий, обладает довольно широким спектром изменчивости митохондриальных гаплотипов (Рис. 9). Популяции узкоспециализированных афро-альпийских видов *S. albocaudata* и *Stenocephalemys* sp. A, напротив, характеризуются относительно низким гаплотипическим разнообразием. При этом, имеющиеся гаплотипы формируют на медианной сети характерные «звездчатые» и «сетчатые» структуры (Рис. 9), при которых множество гаплотипов отличаются друг от друга на одну-две замены, что позволяет предполагать прохождение популяций этих видов через «бутылочное горлышко» и последующее формирование практически всего современного разнообразия митохондриальной изменчивости на основе единичных гаплотипов.

Анализ медианной сети гаплотипов, построенной отдельно для *S. albipes* (Рис. 10) показал, что подклада *albipes\_1* является самой разнообразной и включает в себя несколько обособленных гаплогрупп, географическое распределение которых ограничено Рифтовой долиной и крупными реками (Голубой Нил, Омо, Аваш). Митохондриальные гаплотипы в популяциях юго-западной и центральной частей страны относятся к гаплогруппе *albipes\_1a*. Кроме этого, один гаплотип из этой группы был обнаружен в популяции *S. albipes* с горы Чилало (горный массив Арси) на юго-западном плато. Гаплогруппа *albipes\_1b* характеризует популяции с юго-западного плато и южной части Рифтовой долины. Гаплогруппа *albipes\_1c* распространена на северо-западном плато на правом берегу Голубого Нила к северу до оз. Тана. Также, гаплотип, относящийся к этой группе, был обнаружен в популяции *S. albipes*, населяющей остров Дега-Истефанос на оз. Тана.

Последняя из выявленных гаплогрупп, *albipes\_1d*, обнаружена в популяции, населяющей Черчерские горы на востоке страны. Кроме этого, один гаплотип данной гаплогруппы был обнаружен в популяции *S. albipes* с горы Чилало (горный массив Арси).

Митохондриальные гаплотипы, относящиеся к линии *albipes\_2*, обнаруженные у шести экземпляров из леса Чингава, оказались близки к последовательности, полученной при секвенировании музейного паратипа *S. rupperi* (подробное обсуждение группы “*S. cf. rupperi*” см. в главе 4).

Для территорий северной части страны характерна клада *albipes\_3* (Рис. 8, 10).

Генетические *r*-дистанции внутри каждой из обозначенных клад не превышают значения 0,01 (исключение составляет лишь северная клада *albipes\_3*, со средним значением 0,013), в то время как дистанции между отдельными кладами на порядок больше, с максимальным значением 0,099 между кладами *albicaudata\_2* и *albipes\_1a* (Таблица 4).

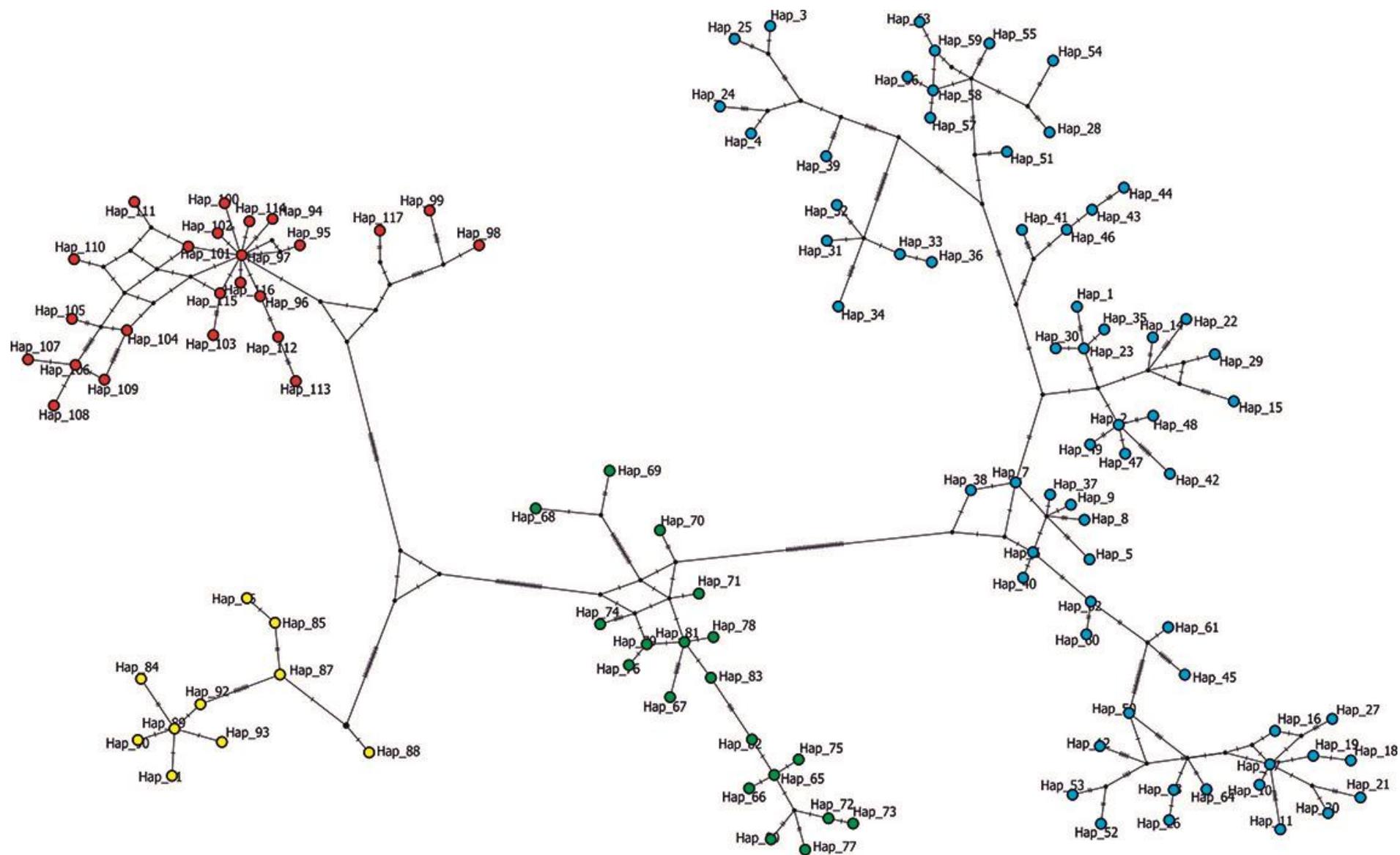


Рисунок 9. Медианная сеть гаплотипов *Stenocephalemys*. Красные кружки – *S. albicaudata*, желтые – *Stenocephalemys* sp. A, зеленые – *S. griseicauda*, синие – *S. albipes*.

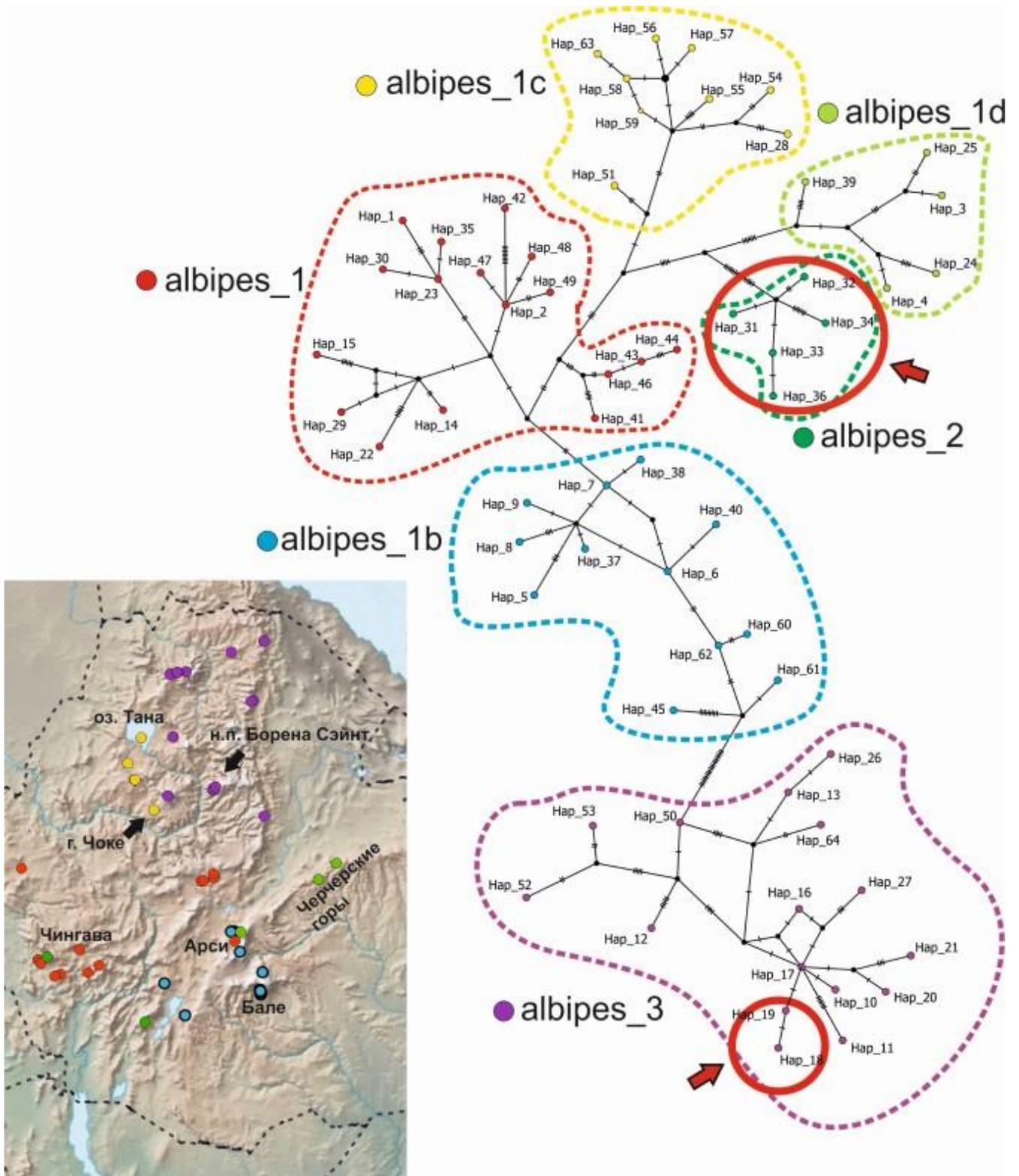


Рисунок 10. Медианная сеть гаплотипов митохондриальной клады “albipes” и их распределение по территории Эфиопии. Красными кругами обозначены гаплотипы, интрогрессированные к другим видам *Stenocephalemys* (см. ниже).

Таблица 4. Средние генетические *p*-дистанции между (ниже основной диагонали) и внутри (выделено белым шрифтом) митохондриальных линий *Stenocephalemys*, вычисленные с помощью Mega X. Значения стандартной ошибки (полученные с помощью 1000 реплик бутстрепа) выделены курсивом. Обозначения митохондриальных линий соответствуют рисунку 8.

	ap_1a	ap_1b	ap_1c	ap_1d	ap_2	ap_3	grs_1	grs_2	spA_1	spA_2	albc_1	albc_2
ap_1a	0,009	<i>0,002</i>	<i>0,004</i>	<i>0,005</i>	<i>0,007</i>	<i>0,007</i>	<i>0,008</i>	<i>0,008</i>	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>
ap_1b	0,012	0,006	<i>0,004</i>	<i>0,005</i>	<i>0,007</i>	<i>0,006</i>	<i>0,007</i>	<i>0,008</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>
ap_1c	0,021	0,022	0,007	<i>0,005</i>	<i>0,007</i>	<i>0,007</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,010</i>	<i>0,009</i>	<i>0,010</i>	<i>0,011</i>
ap_1d	0,032	0,031	0,028	0,009	<i>0,006</i>	<i>0,006</i>	<i>0,008</i>	<i>0,008</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>
ap_2	0,042	0,043	0,041	0,040	0,008	<i>0,006</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,011</i>	<i>0,010</i>	<i>0,011</i>	<i>0,011</i>
ap_3	0,052	0,046	0,046	0,045	0,044	0,013	<i>0,008</i>	<i>0,008</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>
grs_1	0,064	0,060	0,067	0,066	0,068	0,066	0,005	<i>0,006</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>	<i>0,009</i>
grs_2	0,067	0,064	0,067	0,065	0,070	0,066	0,036	0,002	<i>0,010</i>	<i>0,010</i>	<i>0,008</i>	<i>0,009</i>
spA_1	0,090	0,086	0,089	0,085	0,090	0,083	0,074	0,079	0,004	<i>0,004</i>	<i>0,008</i>	<i>0,008</i>
spA_2	0,091	0,089	0,085	0,083	0,086	0,080	0,073	0,077	0,020	0,003	<i>0,008</i>	<i>0,008</i>
albc_1	0,097	0,092	0,088	0,090	0,092	0,090	0,074	0,071	0,061	0,058	0,003	<i>0,004</i>
albc_2	0,099	0,095	0,089	0,092	0,097	0,095	0,077	0,074	0,063	0,059	0,018	0,005

### 3.2. Анализ ядерных маркеров

Несмотря на то, филогенетические деревья, построенные для каждого из ядерных маркеров отдельно, не обеспечивают филогенетического сигнала, достаточного для разрешения всех узлов, конкатенантное дерево (Рис. 11) показывает реципрокную монофилию как для популяций *S. albocaudata* с разных берегов Рифтовой долины (группы «albc\_1» и «albc\_2», см. Рис. 8), так и для *S. albipes* (группы «albipes\_1» и «albipes\_3», см. Рис. 8). Популяции *S. albipes* из национального парка Борена Сэйнт, по результатам анализа мтДНК относящиеся к подкладе albipes\_3, напротив, обнаружили различия от остальных *S. albipes*, образуя общую кладу с популяцией *S. griseicauda* (красная стрелка на Рис. 11). Популяции *S. griseicauda* формируют две клады, представляющие популяции с разных берегов рифта (Рис. 11).

Популяции *Stenocephalemys* sp. A, а также *S. albipes*, несущие митохондриальную линию «albipes\_2 = *S. cf. ruppi*», не обнаруживают монофилетических взаимоотношений, разделяясь на три и две отдельные клады соответственно (Рис. 11). Однако, данный паттерн представляет собой скорее артефакт филогенетического анализа, вызванный неполной сортировкой линий или ретикулярными процессами, нежели реальную картину родственных отношений.

Анализ филогенетических отношений между видами рода был проведен с помощью программы \*BEAST, в отличие от традиционных методов филогенетического анализа (NJ, MP, ML, BI), учитывающей неполную сортировку линий. Поскольку алгоритм построения видового дерева требует отнесения анализируемых последовательностей к определенным “видам”, группы были заданы исходя из результатов, полученных на основе анализов митохондриальных (Рис. 8) и конкатенированных ядерных (Рис. 11) маркеров. Так, разные популяции как *S. albocaudata*, так и “настоящих” *S. albipes* были объединены в единые группы. Популяции *S. griseicauda* и *Stenocephalemys* sp.

А, были разбиты на две группы, ввиду наличия различий не только по митохондриальным, но и также по ядерным маркерам. Особи *S. albipes* из популяции, населяющей лес Чингава, и обладающие митохондриальными гаплотипами «albipes\_2= *S. cf. ruppri*» были объединены в единую группу.

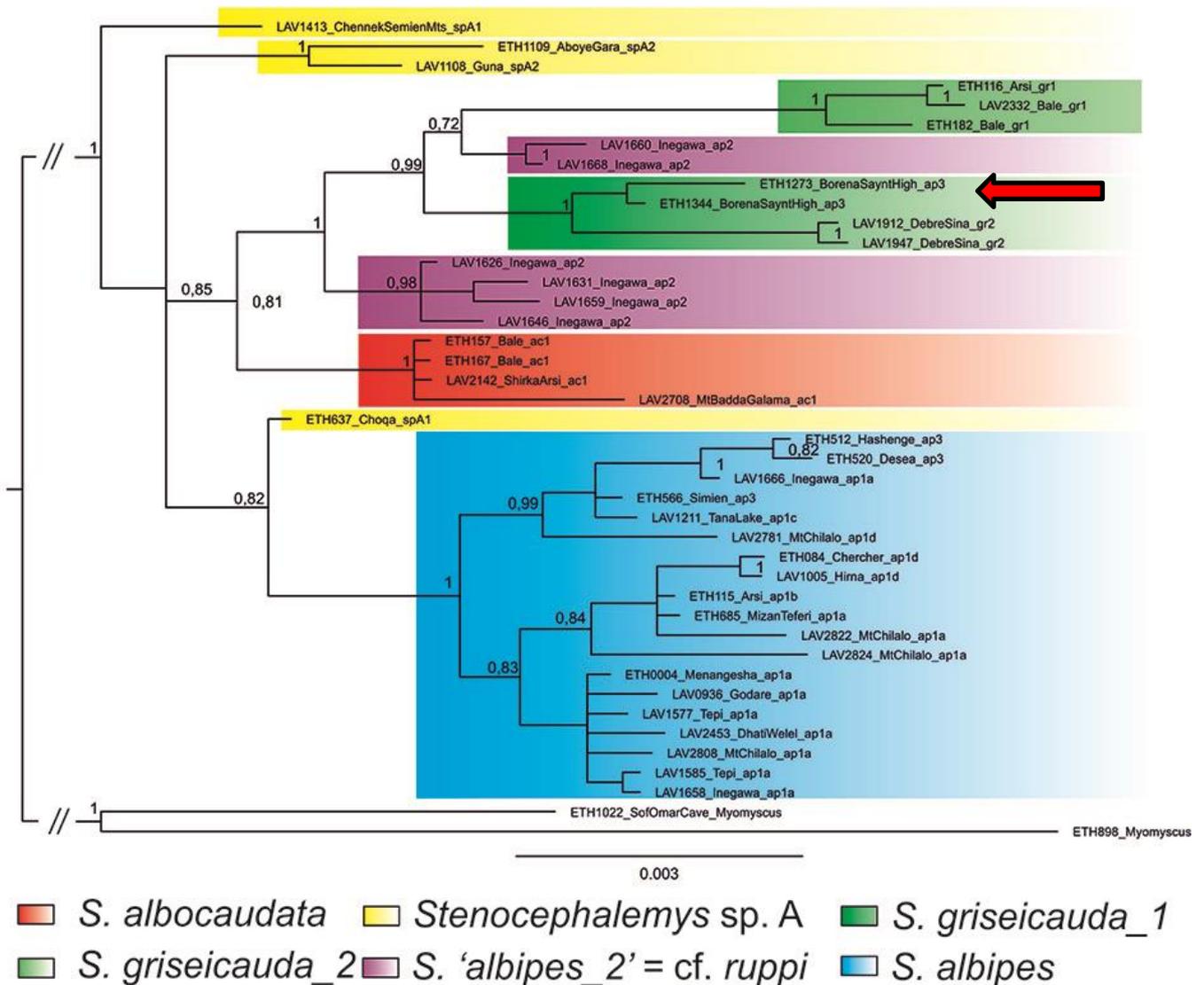


Рисунок 11. Филогенетическая реконструкция, построенная на основе глобального выравнивания (3478 п.н.) шести сконкатенированных последовательностей ядерных маркеров. Красная стрелка указывает на подкладу albipes\_3, кластеризующуюся вместе с *S. griseicauda*.

Таким образом, окончательный анализ в \*BEAST был выполнен на основе заранее заданных 8 групп (предварительные анализы, выполненные с разбиением на большее число групп, обнаружили сходные результаты, и в настоящей работе не приводятся): «albocaudata», «griseicauda\_1», «griseicauda\_2», «albipes\_1-3», «albipes\_2= *S. cf. rupp*», «albipes\_Борена\_Сэнт (ap-gr)», «spA\_1», «spA\_2».

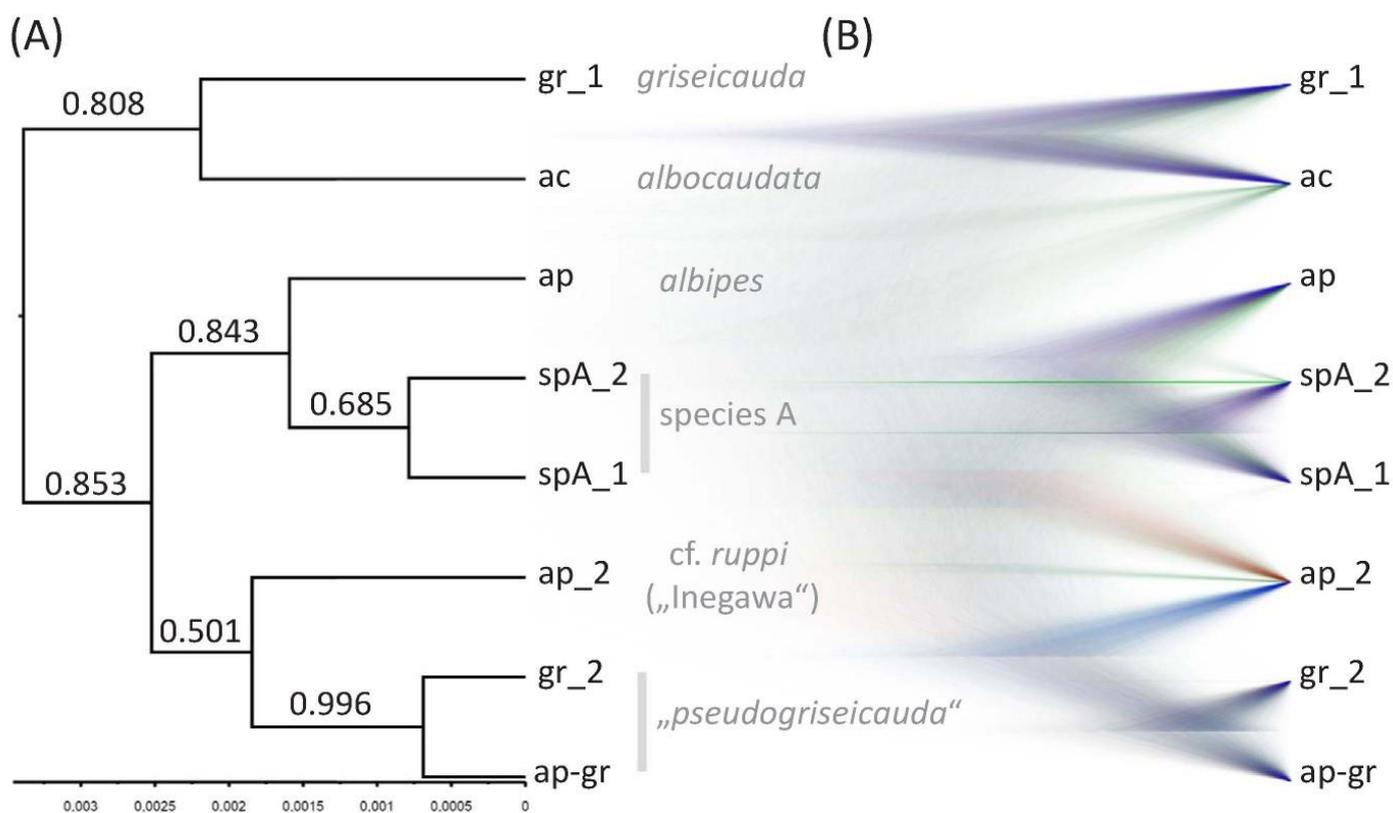


Рисунок 12. (А) Консенсусное видовое дерево *Stenocephalemys*, построенное на основе анализа 6 ядерных маркеров в \*BEAST. (В) Визуализация 18.000 деревьев, полученных алгоритмом МСМС, с помощью программы DensiTree.

Топология видового дерева, полученного при анализе шести ядерных маркеров в \*BEAST (Рис. 12) обнаружила значительные несоответствия с таковой, полученной при анализе мтДНК (Рис. 8).

Во-первых, сестринские взаимоотношения обнаруживаются между *S. albocaudata* и *S. griseicauda*, а также между *Stenocephalemys* sp. A и *S. albipes*. Поскольку в пределах каждой из этих пар один вид замещает другой вдоль выраженного высотного градиента (в первом случае на юго-восточном, во втором – на северо-западном плато), можно предположить, что процессы их диверсификации шли согласно градиентной (экологической) модели видообразования.

Во-вторых, популяции *S. griseicauda* с разных берегов Рифта не обнаруживают реципрокной монофилии. Учитывая столь значительные отличия в ядерном геноме, здесь и далее популяции с северо-западного плато, относящиеся к митохондриальной линии «griseicauda\_2», именуются как “pseudogriseicauda”. В-третьих, особи, несущие митохондриальные гаплотипы albipes\_2 (= *S. cf. rupp*), обнаружили значительные отличия от остальных *S. albipes* (несущих митохондриальные гаплотипы albipes\_1 и albipes\_3), кластеризуясь на видовом дереве сестринской группой к “pseudogriseicauda”. Наконец, в высокогорной популяции “pseudogriseicauda” из национального парка Борена Сэйнт кроме собственного митохондриального генома (grs\_2) присутствуют особи, несущие мтДНК *S. albipes* (albipes\_3), (группа “ap-gr” на видовом дереве).

### 3.4. Датировка узлов дивергенции

Результаты проведенного анализа представлены на рисунке 13. Поскольку значения доверительных интервалов, полученные для разных узлов, в значительной степени перекрываются друг с другом, отнесение отдельных узлов дивергенции к определенным геологическим временам не представляется возможным. В то же время стоит отметить, что полученный возраст ТМРСА всех современных представителей *Stenocephalemys* - 1,03 (0,43-1,82) млн., оказывается меньше, чем в оценках, выполненных в ранних работах: Lecompte et al., 2005: 2,4 (1,9-3,0) млн.; Aghová et al., 2018: 1,75 (1,21-

2,28) млн. Это можно объяснить включением в анализ в упомянутых работах митохондриальных маркеров, что могло приводить к искусственному завышению возраста получаемых датировок. Таким образом, можно предположить, что узкоголовые крысы представляют собой достаточно молодую группу, базальная радиация которой имела место в середине плейстоцена.

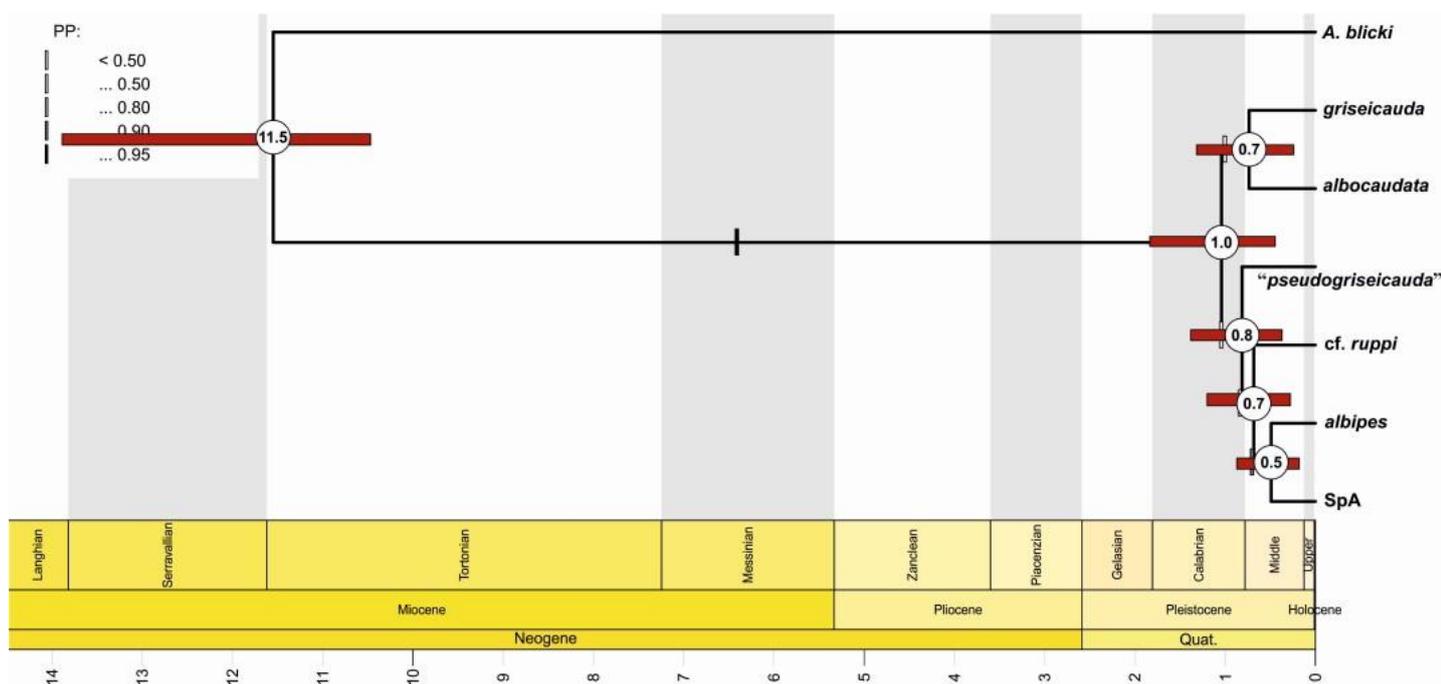


Рисунок 13. Временная датировка филогенетического дерева узкоголовых крыс *Stenocephalemys*.

### 3.5. Анализ полных митохондриальных геномов

Филогенетические реконструкции, выполненные на основе последовательностей функциональных (РНК) и белок-кодирующих генов оказались практически идентичными (Рис. 14), что позволяет предполагать отсутствие значительного воздействия отбора на гены, кодирующие белки

системы клеточного дыхания. Таким образом, предположение о сходстве митохондриальных линий неродственных афро-альпийских видов *Stenocephalemys* вследствие конвергентной эволюции белок-кодирующих последовательностей мтДНК оказывается сомнительным, и альтернативная гипотеза, предполагающая интрогрессию, выглядит несколько более правдоподобной.

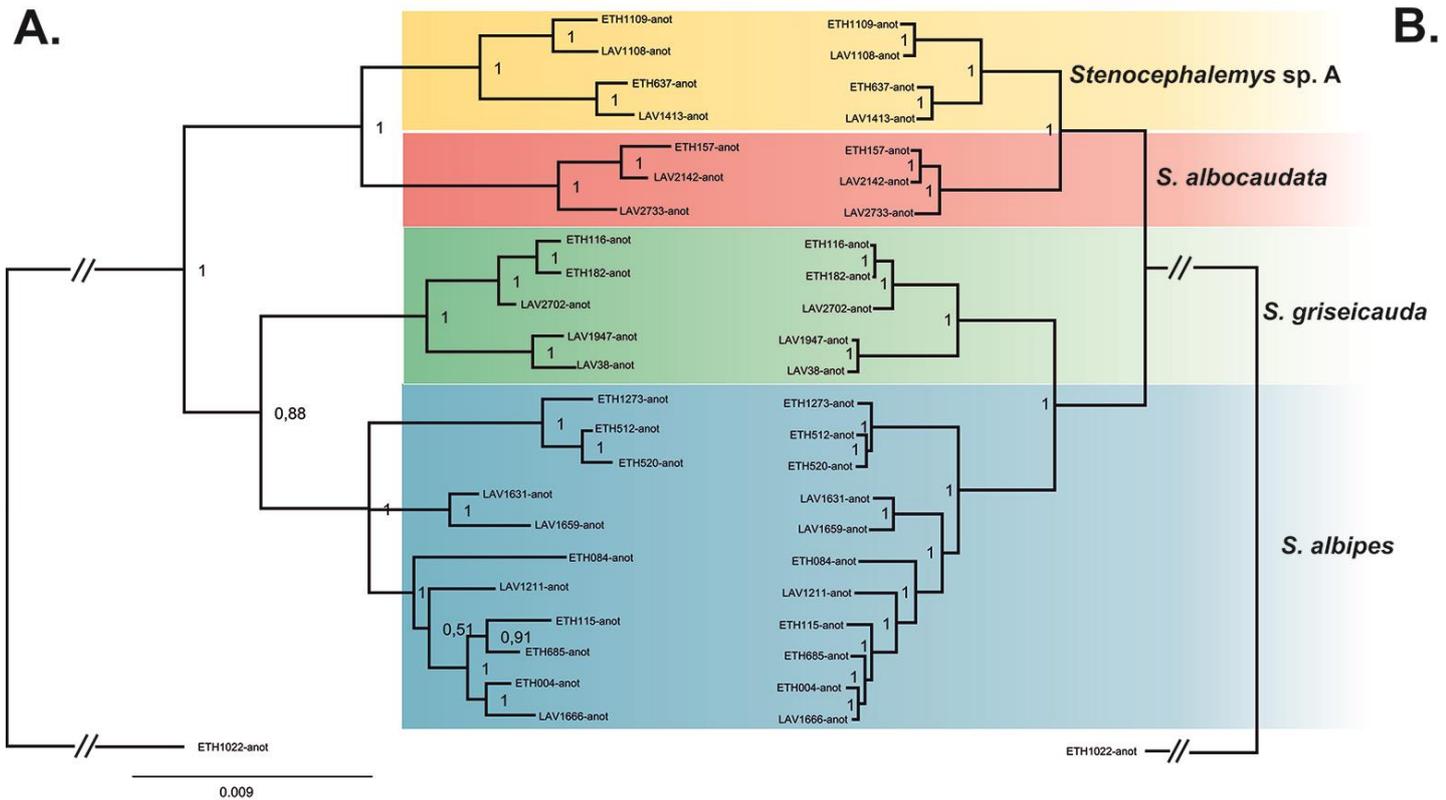


Рисунок 14. Филогенетические реконструкции митохондриальных линий *Stenocephalemys*, выполненные на основе последовательностей функциональных генов (12S рРНК, 16S рРНК и 22 тРНК) (А) и 12 белок-кодирующих генов (В) мтДНК. Цифровые значения у узлов обозначают постериорные вероятности ВІ.

### 3.6. Анализ распространения нуклеотидных замен в митохондриальном гене цитохрома *b* и их влияния на функцию белка

Анализ аминокислотных остатков в последовательностях белка *cytb*, транслированных с нуклеотидных последовательностей основных митохондриальных линий *Stenocephalemys* показал, что виды узкоголовых крыс, населяющие высокогорья и местообитания, расположенные на меньших высотах, имеют разные аминокислотные остатки в 18 позиции данного белка. Для видов, населяющих местообитания, лежащие в пределах лесного и верескового поясов (*S. albipes* и *S. griseicauda* соответственно), характерен аминокислотный остаток фенилаланин (PHE), в то время у специализированных обитателей афро-альпийских высокогорий – *S. albocaudata* и *Stenocephalemys* sp. A – встречается аминокислотный остаток лейцин (LEU). Также, часть особей в популяциях *Stenocephalemys* sp. A в данной позиции имеет сходный с лейцином аминокислотный остаток изолейцин (ILE).

При анализе модели трехмерной структуры белка *cytb* (Рис. 15) было обнаружено, что рассматриваемая замена находится в непосредственной близости от активного центра белка, представленного аминокислотным остатком гистидина в 201 позиции. Ранее показано, что именно здесь происходит связывание белка цитохрома *b* с молекулой убихинона, несущей электроны по электрон-транспортной цепи (Kolling et al., 2003). Поскольку согласно результатам анализа полученной нами модели, расстояние между позициями 18 и 201 составляет 10,8 ангстрем (Å), можно предположить вовлечение LEU18 в процесс формирования химических связей при присоединении молекулы убихинона, что обеспечивает дополнительную стабильность образуемого комплекса убихинон–цитохром *b*.

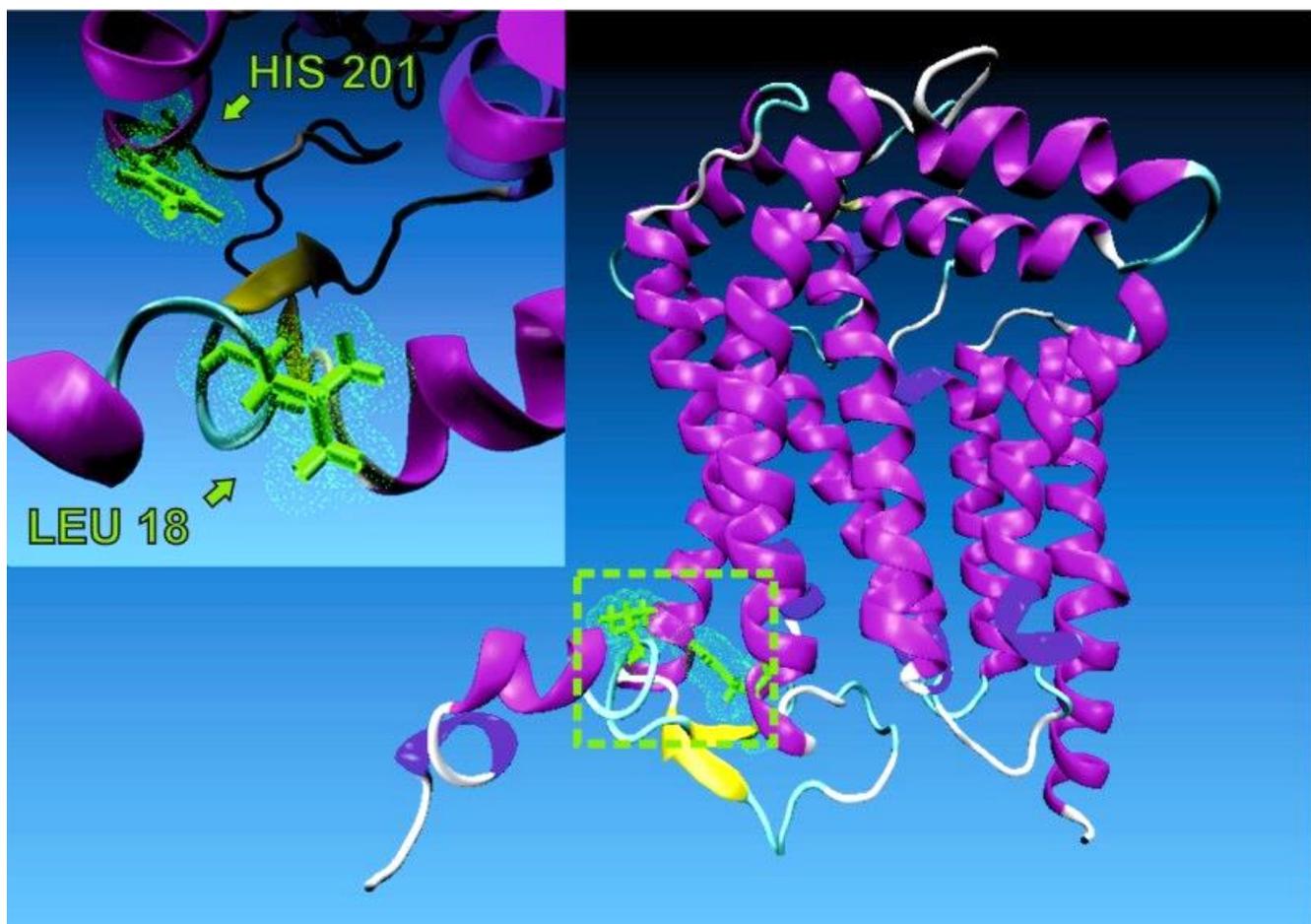


Рисунок 15. Визуализация трехмерной модели белка цитохрома b, полученной на сервере I-TASSER на основе аминокислотной последовательности *Stenocephalemys albocaudata*. Участвующие в присоединении молекулы убихинона аминокислотные остатки LEU18 и HIS201 показаны зелеными стрелками.

Для проверки гипотезы о возможном адаптивном характере обнаруженной замены, нами был выполнен поиск аналогичной замены в других группах грызунов, в той или иной степени связанных с высокогорными областями. Можно предположить, что процесс адаптации к обитанию в высокогорье может быть движим тем же направлением отбора, что и процесс адаптации к холодным условиям северных широт. В связи с этим в анализ были включены также и отдельные представители голарктических видов грызунов, относящиеся к семействам и подсемействам Cricetinae, Microtinae и

Sciuridae (Таблица 4П приложения 1). Кроме этого, в сравнительный анализ были добавлены имеющиеся в базе данных GenBank последовательности цитохрома b для 31 вида неотропических хомячков, входящих в подсемейство Sigmodontinae (Таблица 3П приложения 1), включающего группы, происхождение и диверсификация которых проходила преимущественно в условиях высокогорья Анд (Patton et al., 1990).

Результаты сравнительного анализа полученного массива данных показали, что рассматриваемая область аминокислотной последовательности является относительно консервативной, а замена в позиции 18 – исключительно редкой. Анализ распространения данной мутации в пределах трибы Praomyini не выявил случаев подобной замены среди 34 видов из 8 родов (Таблица 2П приложения 1), входящих в эту группу (Lecompte et al., 2008). Последовательности всех включенных в анализ голарктических видов грызунов обнаруживают в 18 позиции аминокислотный остаток фенилаланин (PHE). Единственное исключение составил лишь один из 13 видов сурков, альпийский сурок *Marmota marmota*: также, как и в случае афро-альпийских видов *Stenocephalemys*, аминокислотная последовательность цитохрома b этого вида характеризуется остатком лейцина в 18-ой позиции. Безусловно, поскольку как в роде *Marmota*, так и в составе других исследованных нами групп, имеются виды, населяющие исключительно высокогорные или высокоширотные регионы, и имеющие «обычный» аминокислотный остаток PHE18, замена PHE18 на LEU18 не является универсальной адаптацией к обитанию в условиях гипотермии. Тем не менее, есть основания рассматривать данную замену как один из вариантов адаптации к обитанию в суровых условиях, сопряженных с низкими температурами окружающей среды.

При анализе последовательностей цитохрома b у грызунов подсемейства Sigmodontinae рассматриваемая замена была обнаружена у трех видов. Примечательно, что один из них – *Punomys kofordi* – населяет местообитания, лежащие на высотах от 4500 м над ур. м. и выше. Два других вида,

относящиеся к роду *Thomasomys* (*T. oreas* и *T. gracilis*), также приурочены к высокогорным областям, хотя и их ареалы лежат на несколько меньших высотах (2460-3650 м над ур. м.). Остальные представители как рода *Thomasomys*, так и других родов подсемейства, населяющие более низкие высоты, имеют в 18 позиции белка аминокислотный остаток фенилаланин PHE. Это позволяет говорить о том, что для представителей подсемейства Sigmodontinae, данная замена также является достаточно редкой.

Оценка распространенности и возможной вариабельности данной замены у афро-альпийских видов *Stenocephalemys* показала, что наличие LEU18 является видоспецифичным признаком для обоих видов. Во всех популяциях *S. albicaudata* LEU18 кодируется триплетом TTA. В случае *Stenocephalemys* sp. A данный аминокислотный остаток кодируется другим триплетом – CTC. Кроме этого, часть особей в популяциях этого вида имеют аминокислотный остаток ILE18, кодируемый триплетом ATC (Рис. 16).



### 3.7. Цитогенетический анализ

Проведенный цитогенетический анализ в совокупности с опубликованными ранее данными кариологических исследований (Corti et al. 1995; Bulatova, Lavrenchenko et al., 1999; Lavrenchenko, 2005) выявил значительный уровень цитогенетической дифференциации внутри рода. Оказалось, что обнаруженные паттерны сходства и различия хромосомных наборов лишь отчасти совпадают со структурой филогенетических отношений, полученной на основе маркеров ядерной и мтДНК.

Кариотипы *S. albocaudata* и *S. griseicauda* из горного массива Арси оказались идентичны таковым у конспецифичных популяций с соседнего горного массива Бале ( $2n=54$ ,  $NFa=62$  и  $2n=54$ ,  $NFa=58$  соответственно). Кариотип популяции *S. albocaudata* с северо-западного плато из массива Гуасса, к сожалению, неизвестен. В то же время особи из популяции, обозначенные нами как “*pseudogriseicauda*”, имеют хромосомный набор, сходный с характерным для *S. griseicauda*. Хромосомный набор *S. cf. ruppi* на уровне рутинной окраски не выявил различий с известным для *S. albipes* ( $2n=46$ ,  $NFa=50$ ). Единственным случаем хромосомной изменчивости, совпадающим с филогеографической реконструкцией, полученной на основе последовательностей *cytb* (Рис. 8), является обнаруженный ранее полиморфизм в популяциях *Stenocephalemys* sp. A (Bulatova, Lavrenchenko, 2005). Так, популяции, населяющие горный массив Симиен ( $2n=50$ ,  $NFa=52$ ) отличаются по числу двуплечих аутосом от таковых с г. Гуна ( $2n=50$ ,  $NFa=56$ ), что соответствует разделению на две подклады на дереве мтДНК («spA\_1» и «spA\_2», Рис. 8).

Принимая во внимание значительную роль предполагаемых ретикулярных процессов в эволюционной истории видов рода, нами был проведен поиск возможных следов современной гибридизации (Kostin et al., 2018). Поскольку в случае уже сформированных видов процессы

гибридизации между ними можно с некоторой вероятностью ожидать на краю их ареалов, представляющих субоптимальные условия для каждого из них, нами была выбрана популяция узкоголовых крыс с хребта Галама (горный массив Арси). В отличие от горного массива Бале, где пояса высотной зональности достаточно выражены, в горном массиве Арси на высотах свыше 3500 м над ур. моря формируется особый тип местообитания, представляющий из себя мозаичное сочетание элементов верещатника и афроальпики. В связи с этим, сестринские виды *Stenocephalemys*, обычно обитающие строго парapatрично, существуют здесь в условиях не только симпатрии, но и даже симбиотопии.

Половозрелые особи *S. albocaudata* и *S. griseicauda* обладают хорошо различимыми особенностями внешней морфологии, позволяющими определять их видовую принадлежность в полевых условиях. Однако, часть пойманных особей из смешанной популяции, населяющей массив Арси, обладала четким “промежуточным” фенотипом, что позволило выдвинуть предположение об их гибридном происхождении. Цитогенетический анализ, выполненный для 20 особей “промежуточного” облика, позволил уточнить их видовое определение и не выявил каких-либо отклонений от кариотипов, характерных для каждого из этих двух видов (Рис. 17). Так, кариотип *S. albocaudata* характеризуется большим числом двуплечих хромосом, выявляемых без особых затруднений на метафазных пластинках, несмотря на небольшой размер дополнительных плеч. Кроме этого, отличительной особенностью кариотипа *S. albocaudata* является наличие вторичной перетяжки на хромосомах 17-ой пары. В случае гибридизации между *S. albocaudata* и *S. griseicauda* гибриды первого поколения характеризовались бы данным признаком только для одной из хромосом, что позволило бы идентифицировать их гибридное происхождение. Однако, поскольку по результатам анализа таких особей не было обнаружено, можно предположить достаточную эффективность существующих в настоящее время барьеров репродуктивной изоляции между сестринскими видами узкоголовых крыс,

что, по всей видимости, препятствует гибридизации, или, как минимум, делает ее крайне редким событием. Вместе с тем стоит отметить, что этот анализ носит предварительный характер, возможно, мы не смогли идентифицировать по кариотипам гибридов отдаленных поколений, поэтому суждение об отсутствии современной межвидовой гибридизации видов узкоголовых крыс требует дополнительной проверки с использованием не только цитогенетических, но также и молекулярно-генетических данных.

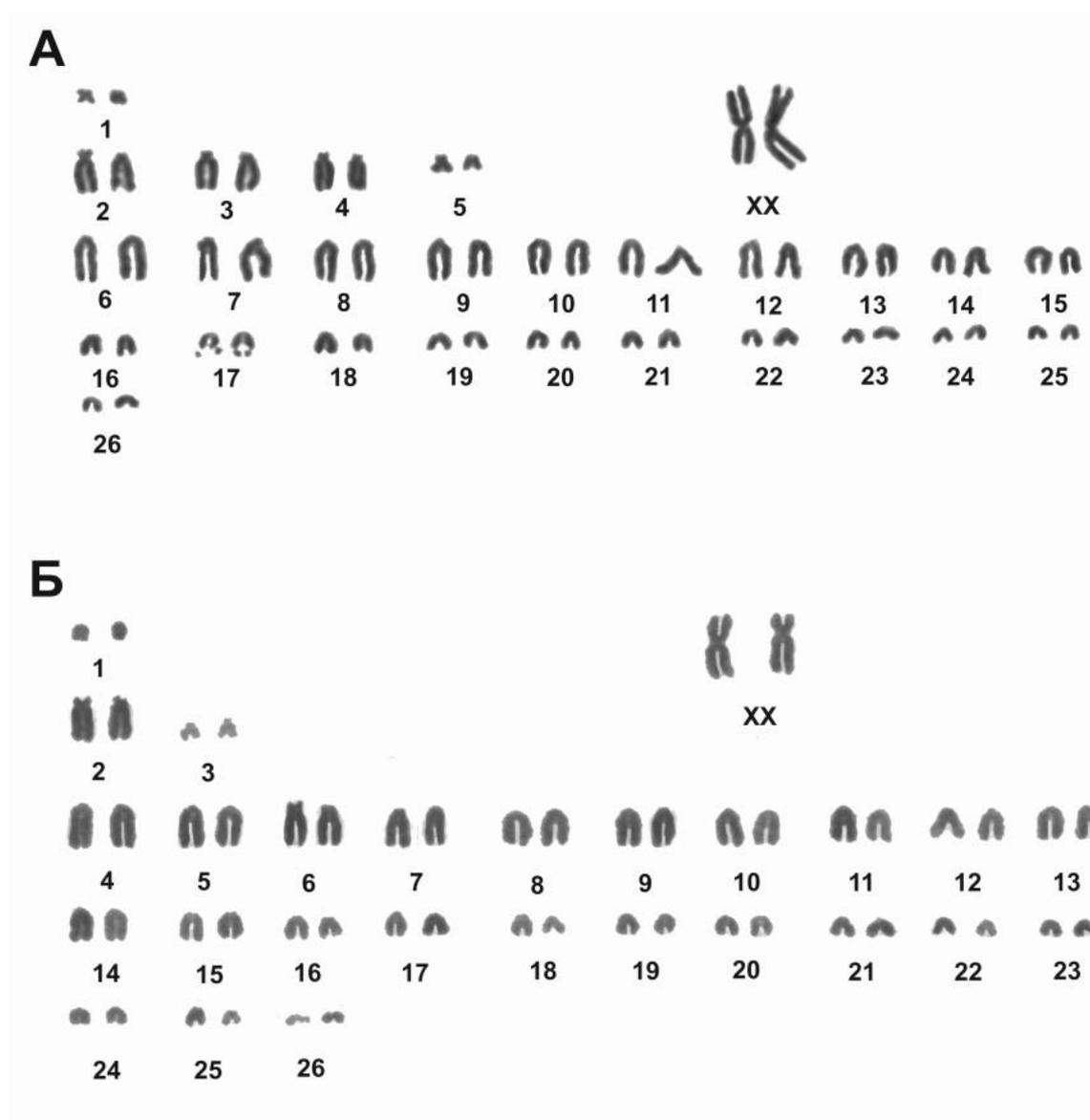


Рисунок 17. Кариотипы *S. albicaudata* 2n=54, NFa=62 (А) и *S. griseicauda* 2n=54, NFa=58 (Б) из горного массива Арси.

## Глава 4. Обсуждение

### 4.1. Видовое разнообразие и филогеография *Stenocephalemys*

Предыдущие работы по данной группе были выполнены на ограниченных выборках с использованием только митохондриальных (Лавренченко, Верхейен, 2006), или ограниченного числа ядерных (Lecompte et al., 2005) маркеров. Полученный нами обширный материал позволил значительно дополнить основанные на результатах ранних работ представления о распространении видов *Stenocephalemys* на территории Эфиопии (Рис. 18).

Так, нами было впервые показано, что *S. albocaudata* населяет афроальпийские области не только на юго-восточном, но также и в некоторых областях северо-западного плато (Рис. 18). Это позволяет предполагать, что в отдельные периоды климатических флуктуаций Рифтовая долина не была абсолютным барьером, ее “полупроницаемость” делала возможным распространение через ее территорию даже узкоспециализированных афроальпийских видов. Использование не только митохондриальных, но также и ядерных маркеров позволило пролить свет на филогенетические отношения между популяциями разных видов *Stenocephalemys*, а также указало на необходимость таксономической ревизии. Так, например, считалось, что ареал *S. griseicauda* охватывает территории по обе стороны от Рифтовой долины (например, Yalden, 2013b). Полученные нами результаты обнаруживают значительно более сложный паттерн. По всей видимости, “настоящая” *S. griseicauda* встречается исключительно на юго-восточном плато в поясе верещатников горных массивов Арси и Бале. Территории северной части высокогорий Эфиопии населены еще не описанной формой *Stenocephalemys* sp. A.

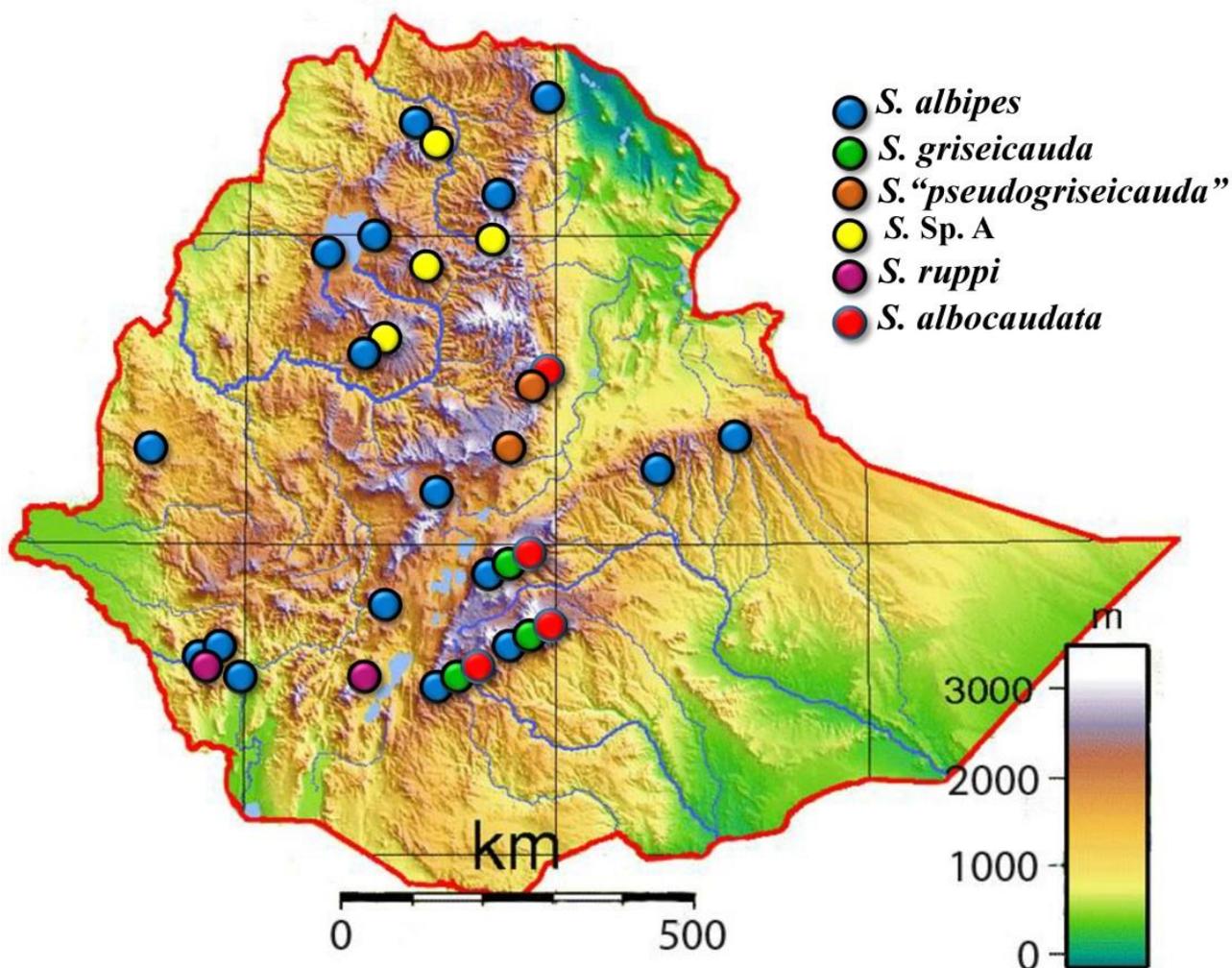


Рисунок 18. Распределение видов *Stenocephalemys* и форм неопределенного видового статуса на территории Эфиопии согласно результатам настоящего исследования.

Обладая некоторыми отличиями по внешней морфологии, уникальным кариотипом, а также значительно отличаясь от остальных представителей рода как по митохондриальной, так и ядерной ДНК, данная форма по всей видимости представляет собой еще один вид в составе группы узкоголовых крыс.

Популяции горных массивов к северу от Рифтовой долины (Дебре-Сина и Гуасса), обладающие митохондриальными гаплотипами, близкими к “настоящей” *S. griseicauda*, по-видимому, относятся к другой генетической

форме, обнаруживая выраженные отличия по ядерным генам. Однако, объем имеющихся данных по ядерному геному представляется не достаточным, чтобы исключить альтернативные варианты объяснения наблюдаемого паттерна (неполная сортировка линий / гибридогенное происхождение), и таксономический статус данной формы, обозначенной нами как “pseudogriseicauda”, остается предметом дальнейших исследований.

*S. albipes* – самый широко распространенный вид рода, населяющий пояс горных тропических лесов по обе стороны от Рифтовой долины. Однако, наши исследования показали, что этот вид не обладает исключительной приуроченностью к низменным лесным территориям и в отдельных случаях поднимается вплоть до пояса афро-альпики (наибольшая по высоте документированная находка - гора Чоке, 3965 м над ур. моря). Анализ популяций, охватывающий основные локалитеты в пределах ареала вида выявил широкое разнообразие митохондриальных гаплотипов (Рис. 9, 10). В то же время, анализ ядерных маркеров обнаружил значительно более низкий уровень внутривидовой изменчивости. Это позволяет предположить широкое расселение этого вида по территории Эфиопии во времена теплых межледниковий и последующую фрагментацию подходящих лесных местообитаний во времена сухих периодов в течение плейстоцена. Расширяя свой ареал в периоды теплых межледниковий, популяции *S. albipes* сталкивались с популяциями других видов рода, и, как показывают результаты проведенного нами генетического анализа, по-видимому, гибридизировали с ними. Вероятно, на заре диверсификации *Stenocephalemys* изолирующие барьеры между видами были еще недостаточно сформированы, что могло приводить к гибридизации и последующей интрогрессии (или даже полному замещению) мтДНК. Так, случаи предполагаемой межвидовой интрогрессии были обнаружены нами в высокогорной популяции “pseudogriseicauda” из национального парка Борена Сэнт, где особи несут мтДНК *S. albipes* (albipes\_3), а также в популяции *S. cf. ruppi* в лесу Чингава на юго-западе Эфиопии, несущей мтДНК *S. albipes* (albipes\_2).

## 4.2. Предполагаемый эволюционный сценарий адаптивной радиации узкоголовых крыс

Несмотря на использование ограниченного числа ядерных маркеров, результаты нашего исследования позволяют предполагать, что эволюционная история *Stenocephalemys* на протяжении плейстоценовой эпохи характеризовалась сочетанием процессов дивергенции (включающих как обычное аллопатрическое, так и градиентное (экологическое) видообразование) и межвидовой интрогрессии мтДНК, вероятно носившей адаптивный характер (см. ниже). Большая часть современного видового и генетического разнообразия в пределах рода возникла в результате радиации, имевшей место, по всей видимости, в середине плейстоцена (Рис. 13, а также Aghová et al., 2018). Предковая для рода форма появилась на рубеже миоцена-плейстоцена в результате радиации трибы *Praomyini* (Lecompte et al., 2005; Schenk et al., 2013; Aghová et al., 2018). Поскольку реконструкции предковых морфологических черт свидетельствуют в пользу происхождения трибы в зоне саванн (Lecompte et al., 2005), можно предположить, что и последний общий предок всех современных видов *Stenocephalemys* населял открытые местообитания. Как показали результаты моделирования исторического распределения афро-альпийских местообитаний, площадь, занимаемая ими в период последнего ледникового максимума, была значительно больше, чем в настоящее время (Рис. 19). Кроме этого, местообитания горных массивов, как на северо-западном, так и на юго-восточном плато, по-видимому, представляли собой единую систему, делая возможным обмен генами между популяциями отдельных массивов через существовавшие в то время «коридоры».

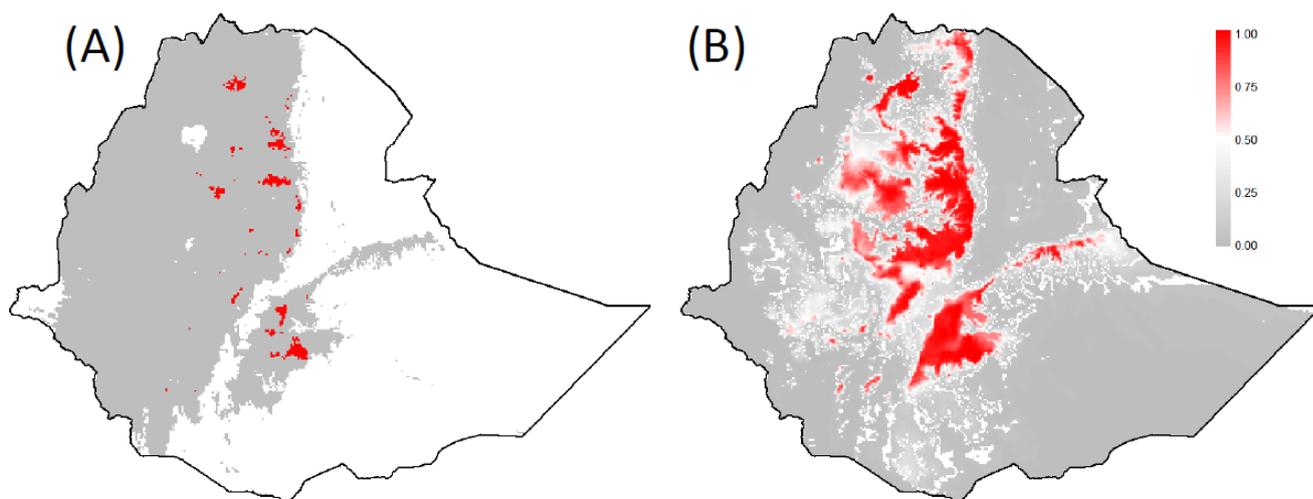


Рисунок 19. Результаты исторического моделирования афро-альпийских местообитаний. Распределение афро-альпийских местообитаний показано красным цветом. Серым цветом обозначены области, характеризующиеся местообитаниями, пригодными для узкоголовых крыс согласно нашим данным. (А) Современное состояние. (В) Смоделированное состояние афро-альпийских местообитаний на момент последнего ледникового максимума. Шкала показывает предсказанную вероятность в пределах от 0 до 1. (по: Vruja et al., 2018).

Основываясь на результатах анализа ядерных маркеров можно выдвинуть предположение о том, что первый этап внутривидовой дивергенции заключался в разделении некогда единой формы на отдельные пространственно изолированные группировки популяций, занимающие горные территории по обе стороны от Рифтовой долины (Рис. 20 А). Вероятно, условия, возникшие при потеплении климата на территории Рифтовой долины, оказались непригодными для приспособленной к высокогорным равнинам предковой формы всех *Stenocephalemys*, что привело к дизъюнкции ареала и прекращению потока генов между популяциями, обитающими на разных плато.

Впоследствии, популяция северо-западного плато могла быть фрагментирована на три субпопуляции, разделенные речными долинами и территориями, непригодными для обитания, такими как, например, аридные саванны (Рис. 20 В).

Предыдущие исследования показали, что для подавляющего большинства групп мелких эфиопских млекопитающих можно предполагать скорее аллопатрическую, нежели градиентную модель внутривидовой дивергенции (Lavrenchenko et al., 2011). Единственная пара видов, для которой можно с большей вероятностью рассматривать градиентную (экологическую) модель видообразования, являются эндемичные для Эфиопии белозубки *Crocidura thalia* – *C. glassi*. Однако, поскольку ранние работы, касающиеся филогении мелких млекопитающих Эфиопии, были выполнены на основе данных только лишь по мтДНК, имеющиеся результаты могут быть пересмотрены в настоящее время, ввиду получения новых данных с использованием ядерных маркеров. Путем сопоставления родственных связей, полученных с помощью анализа видового дерева с паттернами высотного распределения видов, мы обнаружили примеры возможного экологического видообразования по обе стороны от Рифтовой долины. Так, на юго-восточном плато сестринские взаимоотношения показаны для замещающих друг друга вдоль высотного градиента *S. albocaudata* и *S. griseicauda*. Образование афро-альпийских местообитаний во времена сухих и холодных периодов плейстоцена могло ускорять экологически обусловленную дивергенцию, вероятно идущую путем эволюции от генерализованного «griseicauda-подобного» фенотипа к морфологии специализированного обитателя экстремальных условий афро-альпики («albocaudata»). На северо-западном плато подобный эволюционный сценарий мог привести к образованию сестринской пары *Stenocephalemys* sp. A – *S. albipes*, также замещающих друг друга вдоль высотного градиента (Рис. 20 В).

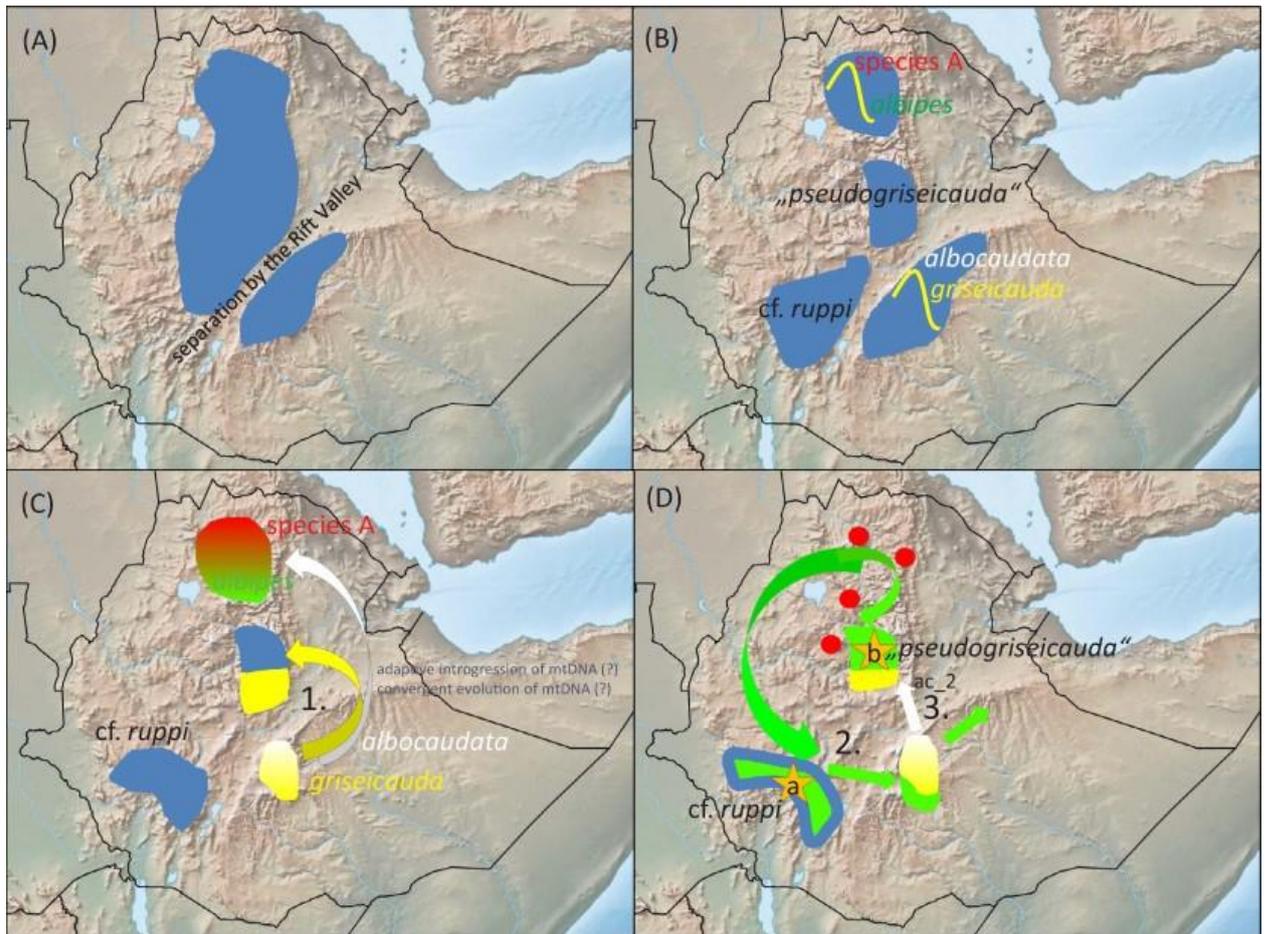


Рисунок 20. Схематичное изображение предполагаемого сценария эволюции *Stenocephalemys*. (A) Разделение единой популяции предковой для рода формы. (B) Последующая фрагментация популяции северо-западного плато на три клады и схематичное изображение предполагаемых случаев градиентного видообразования по обе стороны от Рифтовой долины. (C) Пересечение Рифтовой долины (1) с последующей гибридизацией предковых форм “albicaudata” с “sp. A” и “griseicauda” с “pseudogriseicauda”. (D) Экспансия клады “albipes” по территории Эфиопии с гибридизацией с *S. cf. ruppi* (оранжевая звезда “a”) и *S. pseudogriseicauda* (оранжевая звезда “b”), с последующим пересечением Рифтовой долины (2). Красные точки обозначают современное распределение популяций *Stenocephalemys* sp. A; белая стрелка – относительно недавнее пересечение Рифтовой долины (3) *S. albicaudata*, предположительно в период последнего ледникового максимума.

Адаптивная радиация *Stenocephalemys* и последующая эволюция образовавшихся форм в условиях плейстоценовых климатических флуктуаций, по всей видимости, сопровождались неоднократными вторичными контактами популяций, ранее дивергировавших в условиях пространственной изоляции. Времени, прошедшего с момента дивергенции таких популяций, могло оказаться недостаточно для накопления мутаций в ядерном геноме и, как следствие, формирования полной репродуктивной изоляции. В то же время, учитывая более быстрый темп накопления мутаций в мтДНК, связанный, с одной стороны, с меньшим эффективным размером популяции, а с другой, с возможным давлением отбора в сторону адаптации к гипотермии, можно предположить, что митохондриальные геномы разных популяций могли быть в разной степени адаптированы к существующим условиям. Вследствие этого, в результате гибридизации могла происходить интрогрессия чужеродной мтДНК, с полным замещением изначальной видоспецифичной в случае адаптивного преимущества первой. Допуская подобный сценарий, сестринские взаимоотношения, обнаруживаемые при анализе последовательностей мтДНК между некоторыми видами (*S. albocaudata* – *Stenocephalemys* sp. А и *S. griseicauda* – *S. albipes*), могут быть объяснены пересечением Рифтовой долины и гибридизацией с последующей митохондриальной интрогрессией (Рис. 20 С).

Сравнение филогенетических деревьев, построенных на основе митохондриальной и ядерной ДНК выявило еще два, более молодых случая интрогрессии, предположительно связанных с пространственной экспансией *S. albipes*. Распространение лесов во влажные периоды плейстоценовых межледниковий могло привести к расселению адаптированного к данному поясу *S. albipes* с северо-западного плато, вероятно являющегося центром происхождения данного вида (Лавренченко, Верхейен, 2006; также см. результаты филогенетического анализа мтДНК в данном исследовании). На пути этой экспансии популяции *S. albipes* могли сталкиваться с уже сформировавшимися популяциями “*pseudogriseicauda*” и *S. cf. ruppi*, которые,

в свою очередь, могли заимствовать мтДНК *S. albipes* как частично – в случае “pseudogriseicauda”, так и с полной утратой своей изначальной видоспецифичной мтДНК – в случае *S. cf. ruppi* (Рис. 20 D). Обнаруженные случаи интрогрессии мтДНК, по всей видимости, имеют разный возраст. Так, интрогрессия мтДНК от *S. albipes* (albipes\_3) к “pseudogriseicauda”, обнаруженная в национальном парке Борена Сэйнт, относительно недавняя, поскольку интрогрессированные гаплотипы практически идентичны таковым “настоящих” *S. albipes*, населяющих эту территорию. Напротив, замещение своего исходного митохондриального генома заимствованным от *S. albipes* в популяции *S. cf. ruppi* видимо является более древним событием, поскольку интрогрессированная гаплогруппа (albipes\_2) значительно отличается от остальных гаплогрупп *S. albipes*.

При объяснении несоответствия топологий филогенетических деревьев мтДНК и ядерной ДНК с помощью гипотезы интрогрессии, «подводным камнем» является вопрос, касающийся объяснения исчезновения исходных видоспецифичных митохондриальных геномов. Поскольку анализ уровня генетического разнообразия мтДНК у афро-альпийских видов позволил предположить прохождение популяций *S. albicaudata* – *Stenocephalemys* sp. А через сильное “бутылочное горлышко” в недавнем прошлом, так, что современное генетическое разнообразие оказалось сформированно на основе небольшого числа гаплотипов (см. главу 6.1; Рис. 9), исчезновение большей части имеющегося генетического разнообразия, равно как и исходных видоспецифичных митохондриальных геномов, представляется вполне вероятным. В случае сохранения в генофонде вида разных аллелей (гаплотипов), доказательством, свидетельствующим в пользу интрогрессии, может служить сходство одного из них с аллелями (гаплотипами), характерными для другого вида. В случае узкоголовых крыс подобный пример был обнаружен в популяциях *S. cf. ruppi* и *S. “pseudogriseicauda”*, несущих митохондриальные гаплотипы, вероятно, в разное время заимствованные от *S. albipes* (см. Рис. 10 и главу 7.2). Представленный пример не только

свидетельствует в пользу интрогрессии, но, и что более существенно, показывает принципиальную возможность существования в еще недавнем эволюционном прошлом данной группы дрейфа митохондриальных гаплотипов между уже диверсифицировавшимися линиями, что в свою очередь позволяет предполагать существование ретикулярных процессов и на более ранних этапах её эволюции. В то же время стоит отметить, что противопоставление процессов интрогрессии и неполной сортировки линий носит несколько искусственный характер, и эволюция определенной группы может включать отдельные элементы обоих сценариев. Можно предполагать, что использование большего количества данных, в особенности, по ядерному геному, позволит с большей полнотой охарактеризовать эволюционную историю рода узкоголовых крыс и процессов, сформировавших современный облик этой группы.

#### **4.3. Сочетание митохондриальной интрогрессии и конвергентной молекулярной эволюции при дивергенции *Stenocephalemys***

По мере накопления информации о возможных примерах интрогрессии, поднимались вопросы, затрагивающие природу механизмов, благодаря которым отдельные участки генома выходят за рамки видовых границ и встраиваются в геном другого вида. Предполагалось, что интрогрессированный фрагмент генома может отвечать за формирование признаков, полезных для конкретного экологического окружения и исходно отсутствующих у вида-реципиента. В связи с широким применением молекулярно-генетических методов в зоологических исследованиях, случаи заимствования «полезных» участков генома – адаптивной интрогрессии (Arnold, 2004) – стали выявляться среди разных групп животных, в том числе и среди млекопитающих. В то же время, работ, раскрывающих адаптивный характер обнаруживаемой интрогрессии, значительно меньше (Boratynski et al., 2014).

Принимая во внимание широкое распространение ретикулярных процессов, сопровождавших радиацию *Stenocephalemys*, нами были предприняты попытки определения адаптивной составляющей при интрогрессии мтДНК. Выявленные нами нуклеотидные мутации приводят к аминокислотной замене в активном центре белка *cytb*, которая, как предполагается, может увеличивать эффективность клеточного дыхания благодаря формированию дополнительных химических связей при присоединении молекулы убихинона. Подобный механизм увеличения стабильности данного соединения путем формирования дополнительных водородных связей аминокислотами, находящимися в непосредственной близости к активному центру белка, уже был предположен ранее для рыжих полевок (Voratyński et al., 2014).

Поскольку результаты филогенетического анализа позволили предположить древнюю интрогрессию митохондриального генома от *S. albocaudata* к *Stenocephalemys* sp. A, наличие одинаковой, и в то же время чрезвычайно редкой замены у этих видов можно было бы объяснять общностью происхождения их митохондриальных геномов. Однако, учитывая то, что сходный аминокислотный остаток кодируется значительно различающимися триплетами (ТТА и СТС), представляется вероятным, что замена PHE18 > LEU18 произошла независимо в обеих линиях. Появление столь редкой замены можно объяснить конвергентной адаптивной эволюцией или же гипотетическим выходом из-под действия отбора данного участка митохондриального генома у формы, предковой для *Stenocephalemys*. Поскольку аналогичная аминокислотная замена обнаружена также и у некоторых высокогорных представителей Sigmodontinae (Рис. 21), гипотеза о конвергентной адаптивной эволюции представляется более правдоподобной.

Полученные результаты позволяют предположить, что афро-альпийские представители рода *Stenocephalemys* являют собой уникальный пример адаптации к суровым климатическим условиям высокогорья, сочетающий как интрогрессию, так и последующую конвергентную “доработку” геномов в

процессе дальнейшего освоения этими видами высокогорных местообитаний (Костин, Лавренченко, 2018).

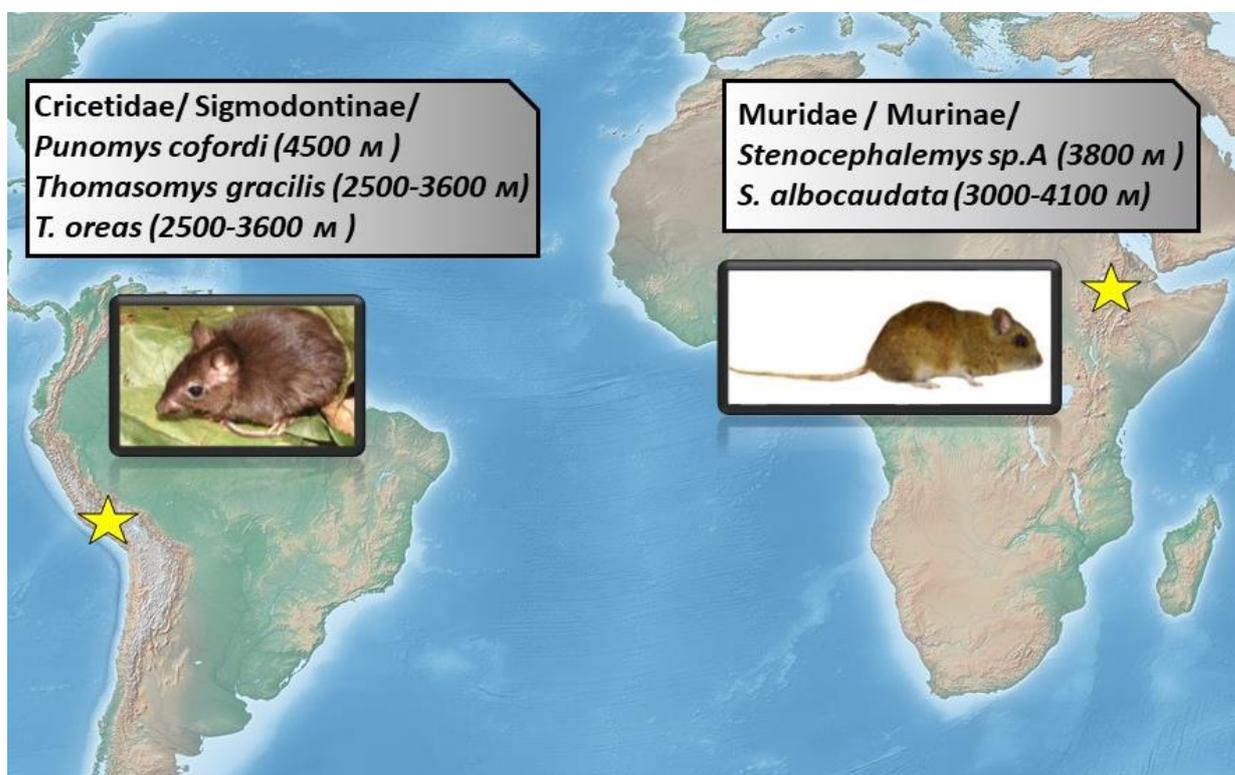


Рисунок 21. Виды высокогорных грызунов, для которых обнаружено наличие аминокислотного остатка LEU18 в белке цитохрома *b*.

## Заключение

Традиционно считается, что появление современного разнообразия видов в немалой степени связано с плейстоценовыми рефугиумами, в которых популяции могли переживать неблагоприятные условия и, вследствие изоляции, накапливать изменения, способствующие их дальнейшей диверсификации (Stewart, Lister, 2001; Peterson, Nyari, 2008). В то же время, существует альтернативная гипотеза так называемого *градиентного* видообразования (Nosil, 2012), согласно которой «триггером» процесса может являться экологически обусловленное разнонаправленное давление отбора, в

результате чего инициация процесса дивергенции может происходить и при существующем потоке генов. Несмотря на достаточную степень изученности мелких млекопитающих Эфиопии, эволюция которых проходила в условиях выраженного высотного градиента, единственным примером видов, эволюция которых наиболее вероятно шла путем градиентного видообразования, являются белозубки *Crocidura* (Лавренченко, 2011). Обнаруженный нами паттерн сестринских взаимоотношений между отдельными видами *Stenocephalemys* позволяет предположить, что их эволюция также шла согласно модели градиентного (экологического) видообразования, что делает узкоголовых крыс первой и на данный момент времени единственной группой грызунов Эфиопского нагорья, для которой предполагается, что давление отбора, порождаемое экологическим градиентом условий, могло инициировать процесс видовой диверсификации.

Территория Большого Эфиопского Рифта обычно рассматривается как непреодолимый барьер для потока генов между популяциями организмов, населяющих высокогорья Эфиопии (Evans et al., 2011; Freilich, 2014, Reyes-Velasco, 2018). Однако, как показали результаты нашего исследования, подобная “непроницаемость” не является абсолютной даже для высокоспециализированных афро-альпийских видов. Результаты филогенетических анализов, выполненных на основе митохондриальных и ядерных маркеров, позволили реконструировать эволюционную историю радиации узкоголовых крыс, начиная с исходной диверсификации общего предка *Stenocephalemys* и заканчивая современным распределением популяций разных видов и форм предположительно видового ранга.

Эволюция биологических организмов по определению является последовательностью разновременных событий дивергенции. Ретикулярные процессы в этом контексте традиционно рассматривались как антагонистические, их роль сводилась к «перемешиванию» и слиянию имеющихся генных пулов у ранее дивергировавших форм (Dowling, Secor, 1997). Однако, накапливается все больше сведений о том, что обмен

генетической информацией в результате гибридизации не только не препятствует видовой дивергенции, но и в отдельных случаях способствует эволюционному процессу, делая возможным освоение новых местообитаний или экологических ниш благодаря заимствованию уже “адаптированных” участков генома (Arnold, 2004). Также была показана реальность гибридогенного видообразования у млекопитающих (Лавренченко, 2013). Результаты нашего исследования позволили предположить, что в эволюционной истории *Stenocephalemys* имели место быть как древние случаи заимствования чужого митохондриального генома (в случае с парами *S. albocaudata* – *Stenocephalemys* sp. A и *S. griseicauda* – *S. albipes*), так и относительно более молодые (*S. albipes* – *S. ruppi* и *S. albipes* – *S. “pseudogriseicauda”*). Это позволяет заключить, что адаптивная радиация узкоголовых крыс включала как дивергентные, так и разновременные ретикулярные процессы, связанные с интрогрессией мтДНК.

Отдельные случаи такого заимствования, по-видимому, имеют адаптивный характер. Поскольку гены, кодируемые мтДНК, являются важной составной частью системы клеточного дыхания, ответственной за теплопродукцию, “захват” чужого, уже адаптированного к функционированию в условиях гипотермии митохондриального генома мог оказаться адаптивным при освоении видом новых для него афро-альпийских местообитаний. Проблема определения «адаптивности» определенных генетических сегментов представляет собой достаточно нетривиальную задачу (Hedrick, 2013). Тем не менее, в отдельных случаях все же удается соотнести обнаруживаемые различия с определенными биологическими функциями (Voratyński et al., 2014). В нашем исследовании с использованием моделирования трехмерной структуры белка было показано, что крайне редкая для грызунов аминокислотная замена располагается в активном центре митохондриального белка цитохрома b, и предположительно влияет на эффективность присоединения молекулы убихинона, служащей переносчиком электронов по электрон-транспортной цепи (Kolling et al., 2003). В пользу

адаптивности данного признака к условиям высокогорья свидетельствует обнаружение данной замены в популяциях высокогорных видов *Sigmodontinae* Южной Америки, а также, предположительно независимое появление данной замены у двух афро-альпийских видов *Stenocephalemys*.

В то же время, проведенное исследование ставит новые вопросы. Так, учитывая распространенность процессов гибридизации и интрогрессии при эволюции узкоголовых крыс представляется актуальным оценить глубину возможной ядерной интрогрессии, следы которой, учитывая общий относительно молодой возраст группы, могут существовать в ядерном геноме. При этом, в случае если одним из основных факторов, действующих при радиации группы, была адаптация к условиям афро-альпийских высокогорий, вполне можно ожидать обнаружение следов движущего отбора в генах, связанных с различными физиологическими адаптациями к условиям гипотермии. Раскрытие механизмов молекулярной адаптации требует привлечения дополнительных данных, в первую очередь, полученных с помощью методов высокопроизводительного секвенирования. Представляется, что именно с использованием комплексного подхода возможно верифицировать обозначенные предположения. Вполне вероятно, что по мере получения новых данных отдельные положения, выдвинутые в рамках настоящего исследования, могут быть в той или иной степени скорректированы.

## Выводы

1. Результаты исследования значительно расширили имеющиеся представления как о составе рода *Stenocephalemys*, так и о распространении отдельных видов. Обнаружена новая форма предположительно видового ранга *S.* «*pseudogriseicauda*». Впервые показано распространение *S. albocaudata* на северо-западном плато Эфиопского нагорья.
2. Выявлено несоответствие топологий филогенетических деревьев, полученных с использованием митохондриальных и ядерных маркеров, что может быть интерпретировано как следствие одновременных событий межвидовой гибридизации с последующей интрогрессией.
3. Обнаруженный паттерн родственных связей между видами, замещающими друг друга вдоль высотного градиента, позволил предположить их диверсификацию согласно градиентной модели видообразования.
4. В результате обобщения полученных данных была предложена реконструкция эволюционной истории рода *Stenocephalemys*, включающая как дивергентные, так и ретикулярные процессы.
5. Показано наличие редкой для грызунов аминокислотной замены в белке цитохрома *b* у афро-альпийских видов *Stenocephalemys* и представителей *Sigmodontinae*, населяющих высокогорья Анд. Предположено её независимое появление в популяциях *S. albocaudata* и *Stenocephalemys* sp. A, что представляет собой первый известный пример сочетания процессов интрогрессии и конвергентной молекулярной эволюции.

## Благодарности

Исследования, положенные в основу диссертации, проводились при поддержке грантов РФФИ (14-04-00751, 15-04-03801 и 18-04-00563).

Я бесконечно признателен своим научным руководителям д.б.н. **Лавренченко Л.А.** и д.б.н. **Баклушинской И.Ю.** за всестороннюю поддержку и помощь на всех этапах работы. Сбор материала, послужившего основой для данной работы, невозможно представить без помощи членов териологического отряда Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции (СРЭБЭ) к.б.н. **Александрова Д.Ю.**, **Громова А.Р.**, **Мартынова А.А.** и **Мохаммеда Кассо**. Хочется подчеркнуть значительный вклад к.б.н. **Даркова А.А.** (СРЭБЭ), проф. **Афорка Бекеле** и **Меселе Йихуни** (Университет Аддис-Абебы) при обеспечении логистики полевых работ, а также **Чемыре Зевди** (Оромская природоохранная организация) при получении разрешений на работу в национальных парках Эфиопии. Хочется выразить самые теплые слова благодарности безвременно ушедшему к.б.н. **Потапову С.Г.** за терпеливое наставничество при освоении методов молекулярно-генетического анализа, а также за отдельные идеи, нашедшие применение в настоящем исследовании. Я признателен **Лебедеву В.С.** (Зоологический музей МГУ) и **Ондре Микуле** (Институт биологии позвоночных, Брно, Чехия) за помощь в освоении методов филогенетического анализа и ценные советы на всех этапах работы. Также приношу искреннюю благодарность проф. **Йозефу Брыйе** (Институт биологии позвоночных, Брно, Чехия) за плодотворное сотрудничество, результатом которого явилась данная работа. Автор признателен д.б.н. **Холодовой М.В.** и к.б.н. **Зиневич Л.С.** за критические советы и замечания при рецензировании работы.

## Список литературы

1. Костин Д.С., Лавренченко Л.А. Адаптация грызунов к обитанию в высокогорье: сочетание процессов митохондриальной интрогрессии и конвергентной молекулярной эволюции // Доклады Академии наук, Федеральное государственное унитарное предприятие Академический научно-издательский, производственно-полиграфический и книгораспространительский центр Наука. – 2018. –Т. 483, №3. – С. 345-348.
2. Лавренченко Л.А., Верхейен Э. Реконструкция эволюционной истории узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (Rodentia, Muridae) на основе анализа полных последовательностей гена цитохрома b // Генетика. – 2006. – Т. 42, № 4. – С. 549-557.
3. Лавренченко Л.А. Млекопитающие Эфиопского нагорья: пути и особенности формирования фауны горных тропиков // Дис. на соискание уч. степени д.б.н., Институт Проблем Экологии и Эволюции РАН. –М.: – 2009. – С. 302.
4. Лавренченко Л.А. Тестирование альтернативных гипотез видообразования на примере наземных позвоночных горных тропиков // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2011. – № 6. – С. 645-652.
5. Лавренченко Л.А. Гибридогенное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность? // Журнал общей биологии. – 2013. –Т. 74, № 4. – С. 253-267.
6. Майр Э. Зоологический вид и эволюция // – М.: Мир. – 1968. – 597 с.
7. Потапов С.Г., Илларионова Н.А., Андреева Т.А., Баскевич М.И., Окулова Н.М., Лавренченко Л.А., Орлов В.Н. Явление переноса митохондриального генома красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) к рыжей (*C. glareolus*) на северо-востоке Европы // Доклады Академии

- наук, Федеральное государственное унитарное предприятие Академический научно-издательский, производственно-полиграфический и книгораспространительский центр Наука. – 2007. – Т. 417, №1. – С. 139-142.
8. *Abi-Rached L., Jobin M.J., Kulkarni S., McWhinnie A., Dalva K., Gragert L., Babrzadeh F., Luo M., Plummer F.A., Kimani J., Carrington M., Middleton D., Rojalingam R., Beksac M., Parham P.* The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans // *Science*. – 2011. 1209202.
  9. *Afework Bekele, Corti M.* Forest blocks and altitude as indicators of *Myomys albipes* (Rüppell 1842) (Mammalia, Rodentia) distribution in Ethiopia // *Tropical Zoology*. – 1997. – V. 10, № 2. – P. 287-293.
  10. *Aghová T., Kimura Y., Bryja J., Dobigny G., Granjon L., Kergoat G.J.* Fossils know it best: Using a new set of fossil calibrations to improve the temporal phylogenetic framework of murid rodents (Rodentia: Muridae) // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2018. – № 128. – P. 98-111.
  11. *Altuna J.* Hallazgo de una liebre artica (*Lepus timidus*) en el yacimiento prehistorico de Urtiga (Guipuzcoa) // *Munibe*. – 1970. – V. 22, № 3. – P.165-168.
  12. *Arnold M. L.* Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: Were Anderson and Stebbins right? // *The Plant cell*. – 2004. – V. 16, № 3. – P. 562-570.
  13. *Ballard J.W.O., Melvin R.G.* Linking the mitochondrial genotype to the organismal phenotype // *Molecular ecology*. – 2010. – V. 19, № 8. – P. 1523-1539.
  14. *Bandelt, H.J., Forster, P., Röhl, A.* Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* – 1999. – V. 16. – P. 37–48.
  15. *Bar-Yaacov D., Hadjivasiliou Z., Levin L., Barshad G., Zarivach R., Bouskila A., Mishmar D.* Mitochondrial involvement in vertebrate speciation? The case

- of mito-nuclear genetic divergence in chameleons // *Genome biology and evolution*. – 2015. –V. 7, № 12. – P. 3322-3336.
16. *Barbato M., Hailer F., Orozco-terWengel P., Kijas J., Mereu P., Cabras P., Mazza R., Pirastru M., Bruford M.W.* Genomic signatures of adaptive introgression from European mouflon into domestic sheep // *Scientific reports*. – 2017. –V. 7, № 1. – P. 7623.
  17. *Barluenga M, Stoelting K.N., Salzburger W., Muschick M., Meyer A.* Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // *Nature*. – 2006. –V. 439. – P. 719–23.
  18. *Baskett M. L., Gomulkiewicz R.* Introgressive hybridization as a mechanism for species rescue // *Theoretical Ecology*. – 2011. –V. 4, № 2. – P. 223-239.
  19. *Begun D.J., Aquadro C.F.* Levels of naturally occurring DNA polymorphism correlate with recombination rates in *D. melanogaster* // *Nature*. – 1992. – V. 356, № 6369. – P. 519.
  20. Bell M.A., Lloyd G.T. strap: an R package for plotting phylogenies against stratigraphy and assessing their stratigraphic congruence // *Palaeontology*. – 2015. – V. 58, № 2. – P. 379-389.
  21. *Bize P., Lowe I., Hürlimann M.L., Heckel G.* Effects of the mitochondrial and nuclear genomes on nonshivering thermogenesis in a wild derived rodent // *Integrative and comparative biology*. – 2018. –V. 58, № 3. – P. 532-543.
  22. *Bonini M., Corti G., Innocenti F., Manetti P., Mazzarini F., Abebe T., Pecskey Z.* Evolution of the Main Ethiopian Rift in the frame of Afar and Kenya rifts propagation // *Tectonics*. – 2005. –V. 24, № 1.
  23. *Boratynski Z., Melo-Ferreira J., Alves P. C., Berto S., Koskela E., Pentikäinen O. T., Tarroso P., Ylilauri M., Mappes T.* Molecular and ecological signs of mitochondrial adaptation: consequences for introgression? // *Heredity*. – 2014. – V. 1123. – P. 277-286.
  24. *Bouckaert, R.R.* DensiTree: making sense of sets of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. –2010. – V. 26. – P. 1372–1373.

25. *Bryja J., Kostin D., Meheretu Y., Šumbera R., Bryjová A., Kasso M., Lavrenchenko, L.A.* Reticulate Pleistocene evolution of Ethiopian rodent genus along remarkable altitudinal gradient // *Molecular phylogenetics and evolution.* – 2018. – V. 118. – P. 75-87
26. *Bryja J., Colangelo P., Lavrenchenko L.A., Meheretu Y., Šumbera R., Bryjová A., Verheyen E., Leirs H., Castiglia R.* Diversity and evolution of African Grass Rats (Muridae: *Arvicanthis*) - from radiation in East Africa to repeated colonization of north-western and south-eastern savannahs // in press.
27. *Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A.* Possible karyological affinities of small mammals from North of the Ethiopian Plateau // *African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems.* Huber B.A., Sinclair B.J., Lampe K.-H. (eds.). New York: Springer. – 2005. – P. 315-319.
28. *Burland T. G.* Dnastar's Lasergene Sequence Analysis Software // *Methods Mol. Biol.* –1999. – V. 132. – P. 71-91.
29. *Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.H., Xie D., Suchard M., Rambaut A., Drummond A. J.* BEAST 2: a software platform for Bayesian evolutionary analysis // *PLoS computational biology.* – 2014. – V.10, № 4. – e1003537.
30. *Cahill, J.A., Green, R.E., Fulton, T.L., Stiller, M., Jay, F., Ovsyanikov, N., Salamzade, R., John, S.J., Stirling, I., Slatkin, M., Shapiro, B.* Genomic evidence for island population conversion resolves conflicting theories of polar bear evolution // *PLoS Genet.* – 2013. – V. 9, № 3. – e1003345.
31. *Castoe T.A., de Koning A.J., Kim H.M., Gu W., Noonan B.P., Naylor G., Jiang Z.J., Parkinson C.L., Pollock D.D.* Evidence for an ancient adaptive episode of convergent molecular evolution // *Proceedings of the National Academy of Sciences.* – 2009. –V. 106, № 22. –P. 8986-8991.
32. *Castresana J.* Selection of conserved blocks from multiple alignments for their use in phylogenetic analysis. *Molecular biology and evolution* // – 2000. V. 17, № 4. – P. 540-552.

33. Corti M., Civitelli M.V., Bekele A., Castiglia R., Capanna E., Capanna E. The chromosomes of three endemic rodents of the Bale mountains, South Ethiopia // *Rendiconti Lincei*. – 1995. – V. 6, № 2. – P. 157-164.
34. Corti M., Scanzani A., Rossi A.R., Civitelli M.V., Bekele A., Capanna E. Karyotypic and genetic divergence in the Ethiopian *Myomys-Stenocephalemys* complex (Mammalia, Rodentia) // *Italian Journal of Zoology*. – 1999. – V. 66, № 4. – P. 341-349.
35. Demenocal P.B. African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene // *Earth and Planetary Science Letters*. – 2004. V. 220, № 1-2. – P. 3-24.
36. Dowling T.E., Secor C.L. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals // *Annual review of Ecology and Systematics*. – 1997. V. 28. – P. 593-619.
37. Edgar R.C. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity // *BMC bioinformatics*. – 2004. – V. 5, № 1. – P. 113.
38. Evans B.J., Bliss S.M., Mendel S.A., Tinsley R.C. The Rift Valley is a major barrier to dispersal of African clawed frogs (*Xenopus*) in Ethiopia // *Molecular Ecology*. – 2011. – V. 20, № 20. – P. 4216-4230.
39. Fadda C., Corti M., Verheyen E. Molecular phylogeny of *Myomys/Stenocephalemys* complex and its relationships with related African genera // *Biochemical Systematics and Ecology*. – 2001. – V. 29, № 6. – P. 585-596.
40. Figueiró H.V., Li G., Trindade F.J., Assis J., Pais F., Fernandes G., Santos S., Hughes G.M., Komissarov A., Antunes A., Trinca C. S., Rodrigues M.R., Linderoth T., Bi K., Silveira L., Azevedo F.C., Kantek D., Ramalho E., Eizirik E. Genome-wide signatures of complex introgression and adaptive evolution in the big cats // *Science advances*. – 2017. – V. 3, № 7. – e1700299.

41. *Fonseca R. R., Johnson W. E., O'Brien S. J., Ramos M. J., Antunes A.* The adaptive evolution of the mammalian mitochondrial genome // *BMC genomics*. – 2008. – V. 9, № 1. – P. 119.
42. *Ford C.E., Hamerton J.L.* A colchicine, hypotonic citrate, squash sequence for mammalian chromosomes // *Stain technology*. – 1956. – V. 31, № 6. – P. 247-251.
43. *Freilich X., Tollis M., Boissinot S.* Hiding in the highlands: evolution of a frog species complex of the genus *Ptychadena* in the Ethiopian highlands // *Mol. Phyl. Evol.* – 2014. – V. 71. – P. 157-169.
44. *Frick C.* A new genus and some new species and subspecies of Abyssinian rodents // *Annals of Carnegie Museum*. – 1914. – V. 9. – P. 7-28.
45. *Garvin M.R., Bielawski J.P., Sazanov L.A., Gharrett A.J.* Review and meta-analysis of natural selection in mitochondrial complex I in metazoans // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. – 2015. – V. 53, № 1. – P. 1-17.
46. *Gaudieri S., Dawkins R.L., Habara K., Kulski J. K., Gojobori T.* SNP profile within the human major histocompatibility complex reveals an extreme and interrupted level of nucleotide diversity // *Genome Research*. – 2000. – V. 10, № 10. – P. 1579-1586.
47. *Geritz S.A.H., Kisdi E., Meszner G., Metz J.A.J.* Adaptive dynamics of speciation: Ecological underpinnings // *Adaptive speciation*. Cambridge: Cambr. Univ. Press. – 2004. – P. 54–75.
48. *Gershoni M., Templeton A.R., Mishmar D.* Mitochondrial bioenergetics as a major motive force of speciation // *Bioessays*. – 2009. – V. 31, № 6. – P. 642-650.
49. *Gissi C., Reyes A., Pesole G., Saccone C.* Lineage-specific evolutionary rate in mammalian mtDNA // *Molecular Biology and Evolution*. – 2000. – V. 17, № 7. – P. 1022-1031.
50. *Gonzalez J.P., McCormick J.B., Saluzzo J.F., Herve J.P., Georges A.J., Johnson K.M.* An arenavirus isolated from wild-caught rodents (*Praomys*

- species) in the Central African Republic // *Intervirology*. – 1983. – V. 19, № 2. – P. 105-112.
51. *Gottelli D., Marino J., Sillero-Zubiri C., Funk, S. M.* The effect of the last glacial age on speciation and population genetic structure of the endangered Ethiopian wolf (*Canis simensis*) // *Molecular Ecology*. – 2004. – V. 13, № 8. – P. 2275-2286.
52. *Grab S.* Glacial and periglacial phenomena in Ethiopia: a review // *Permafrost and periglacial processes*. – 2002. – V. 13, № 1. P. 71-76.
53. *Grossen C., Keller L., Biebach I., Croll, D., International Goat Genome Consortium.* Introgression from domestic goat generated variation at the major histocompatibility complex of alpine ibex // *PLoS genetics*. – 2014. – V.10, № 6. – e1004438.
54. *Hedrick P.W.* Adaptive introgression in animals: examples and comparison to new mutation and standing variation as sources of adaptive variation // *Molecular ecology*. – 2013. – V. 22, № 18. – 4606-4618.
55. *Hermisson J., Pennings P.S.* Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation // *Genetics*. – 2005. – V. 169, № 4. – P. 2335-2352.
56. *Hewitt G.* The genetic legacy of the Quaternary ice ages // *Nature*. – 2000. – V. 405, № 6789. – P. 907.
57. *Hill G. E.* Mitonuclear coevolution as the genesis of speciation and the mitochondrial DNA barcode gap // *Ecology and evolution*. – 2016. – V. 6, № 16. – P. 5831-5842.
58. *Huerta-Sánchez E., Jin X., Bianba Z., Peter B. M., Vinckenbosch N., Liang Y., Yi X., He M., Somel M., Ni P., Rasmus N.* Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA // *Nature*. – 2014. – V. 512, № 7513. – P. 194.
59. *Hutchinson G.E.* Concluding remarks // *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. – 1957. – V. 22. – P. 415–427.

60. *Janzen D. H.* Why mountain passes are higher in the tropics // *Am. Nat.* – 1967. – V. 101, № 919. – P. 233–249.
61. *Jobb G.* TREEFINDER version of March 2011 // Munich, Germany. – 2011.
62. *Jones M. R., Mills L. S., Alves P. C., Callahan C. M., Alves J. M., Lafferty D. J., Jiggins F.M., Jensen J.D., Melo-Fererira J., Good J. M.* Adaptive introgression underlies polymorphic seasonal camouflage in snowshoe hares // *Science.* – 2018. – V. 360, № 6395. – P. 1355-1358.
63. *Katoh K., Toh H.* Improved accuracy of multiple ncRNA alignment by incorporating structural information into a MAFFT-based framework // *BMC bioinformatics.* – 2008. – V. 9, № 1. – P. 212.
64. *Kays, R., Curtis, A., Kirchman, J. J.* Rapid adaptive evolution of northeastern coyotes via hybridization with wolves // *Biology letters.* – 2010. – V. 6, № 1. – P. 89-93.
65. *Kebede M., Ehrich D., Taberlet P., Nemomissa S., Brochmann C.* Phylogeography and conservation genetics of a giant lobelia (*Lobelia giberroa*) in Ethiopian and Tropical East African mountains // *Molecular Ecology.* – 2007. – V.16, № 6. – P. 1233-1243.
66. *Kolling D. R., Samoilova R. I., Holland J. T., Berry E. A., Dikanov S. A., Crofts A. R.* Exploration of ligands to the Qi site semiquinone in the bc1 complex using high-resolution EPR. // *Journal of Biological Chemistry.* – 2003. – V. 278, № 41. – P. 39747-39754.
67. *Kostin D.S., Kasso M., Komarova V.A., Martynov A.A., Gromov A.R., Alexandrov D.Y., Afework Bekele, Chemere Zewdie, Bryja J., Lavrenchenko L.A.* Taxonomic and genetic diversity of rodents from the Arsi Mountains (Ethiopia) // *Mammalia.* – 2018. In press. – doi: <https://doi.org/10.1515/mammalia-2017-0135>.
68. *Kumar S.* Molecular clocks: four decades of evolution // *Nature Reviews Genetics.* – 2005. – V. 6, № 8. – P. 654.

69. Kumar S., Stecher G., Li M., Knyaz C., Tamura K. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across computing platforms // *Molecular Biology and Evolution*. – 2018. – V. 35. – P. 1547-1549.
70. Kuzmicheva E. A., Debella H., Khasanov B., Krylovich O., Babenko A., Savinetsky A., Severova E., Yirga S. Holocene hyrax dung deposits in the afroalpine belt of the Bale Mountains (Ethiopia) and their palaeoclimatic implication // *Environmental Archaeology*. – 2013. – V. 18, № 1. – P. 72-81.
71. Lanfear R., Calcott B., Ho S.Y.W., Guindon S. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // *Mol. Biol. Evol.* – 2012. – V. 29. – P. 1695–1701.
72. Lavrenchenko L.A., Milishnikov A.N., Aniskin V.M., Warshavsky A.A. Systematics and phylogeny of the genus *Stenocephalemys* Frick, 1914 (Rodentia, Muridae): a multidisciplinary approach // *Mammalia*. – 1999. V. 63, № 4. – P. 475-494.
73. Lavrenchenko L. A., Verheyen E., Potapov S. G., Lebedev V. S., Bulatova N.Sh., Aniskin V. M., Verheyen W. N., Ryskov A. P. Divergent and reticulate processes in evolution of Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* species complex: evidence from mitochondrial and nuclear DNA differentiation patterns // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2004. V. 83, № 3. – P. 301-316.
74. Lavrenchenko L.A., Afework Bekele. Diversity and conservation of Ethiopian mammals: What have we learned in 30 years? // *Ethiopian Journal of Biological Sciences*. – 2017. – V. 16. – P. 1-20.
75. Larsson A. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large datasets // *Bioinformatics*. – 2014. – V. 30, № 22. – P. 3276-3278.
76. Lecompte E., Denys C., Granjon L. Confrontation of morphological and molecular data: The *Praomys* group (Rodentia, Murinae) as a case of adaptive convergences and morphological stasis // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2005. – V. 37, № 3. – P. 899-919.

77. *Lecompte E., Aplin K., Denys C., Catzeflis F., Chades M., Chevret P.* Phylogeny and biogeography of African Murinae based on mitochondrial and nuclear gene sequences, with a new tribal classification of the subfamily // *BMC evolutionary Biology*. – 2008. V. 8, № 1. – P. 199.
78. *Leigh J.W., Bryant D.* Popart: full-feature software for haplotype network construction // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2015. – V. 6, № 9. – P. 1110-1116.
79. *Liu Y., Cotton J.A., Shen B., Han, X., Rossiter S.J., Zhang S.* Convergent sequence evolution between echolocating bats and dolphins // *Current Biology*. – 2010. – V. 20, № 2. – R53-R54.
80. *Liu K.J., Steinberg E., Yozzo A., Song Y., Kohn M.H., Nakhleh L.* Interspecific introgressive origin of genomic diversity in the house mouse // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2015. – V. 112, № 1. – P. 196-201.
81. *Martin S.H., Jiggins C.D.* Interpreting the genomic landscape of introgression // *Current opinion in genetics & development*. – 2017. – V. 47. – P. 69-74.
82. *Martin S.H., Davey J.W., Jiggins C.D.* Evaluating the use of ABBA–BABA statistics to locate introgressed loci // *Molecular biology and evolution*. – 2014. – V. 32, №1. – P. 244-257.
83. *Martínez-Meyer E., Peterson A.T., Hargrove W.W.* Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity // *Global Ecology and Biogeography*. – 2004. – V. 13, № 4. – P. 305-314.
84. *McKenzie M., Chiotis M., Pinkert C.A., Trounce I.A.* Functional respiratory chain analyses in murid xenomitochondrial cybrids expose coevolutionary constraints of cytochrome b and nuclear subunits of complex III // *Molecular Biology and Evolution*. – 2003. – V. 20, № 7. – P. 1117-1124.
85. *Mairal M., Sanmartín I., Herrero A., Pokorný L., Vargas P., Aldasoro J. J., Alarcón M.* Geographic barriers and pleistocene climate change shaped

- patterns of genetic variation in the Eastern Afrotropical biodiversity hotspot // *Scientific reports*. – 2017. – V. 7. – P. 45749.
86. Meheretu Y., Čížková D., Těšíková J., Welegerima K., Tomas Z., Kidane D., Girmay K., Schmidt-Chanasit J., Byja J., Gunther S., Bryjová A., Leirs H., Gouy de Bellocq J. High diversity of RNA viruses in rodents, Ethiopia // *Emerging infectious diseases*. – 2012. – V. 18, № 12. – P. 2047.
87. Melo-Ferreira J., Boursot P., Suchentrunk F., Ferrand N., Alves P.C. Invasion from the cold past: extensive introgression of mountain hare (*Lepus timidus*) mitochondrial DNA into three other hare species in northern Iberia // *Molecular Ecology*. – 2005. – V. 14, № 8. – P. 2459-2464.
88. Melo-Ferreira J., Boursot P., Carneiro M., Esteves P.J., Farelo L., Alves P. C. Recurrent introgression of mitochondrial DNA among hares (*Lepus* spp.) revealed by species-tree inference and coalescent simulations // *Systematic biology*. – 2011. – V. 61, № 3. – P. 367-381.
89. Miao B., Wang Z., Li Y. Genomic analysis reveals hypoxia adaptation in the Tibetan mastiff by introgression of the gray wolf from the Tibetan Plateau // *Molecular biology and evolution*. – 2016. – V. 34, № 3. – P. 734-743.
90. Mila B., Wayne R. K., Fitze P., Smith T. B. Divergence with gene flow and finescale phylogeographical structure in the *wedgebilled* woodcreeper, *Glyphorhynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird // *Mol. Ecol.* – 2009. – V. 18, № 14. – P. 2979–2995
91. Miller M. A., Pfeiffer W., Schwartz T. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees // *Gateway Computing Environments Workshop (GCE)*. Ieee. – 2010. – P. 1-8.
92. Mitchell P. Coupling of phosphorylation to electron and hydrogen transfer by a chemi-osmotic type of mechanism // *Nature*. – 1961. – V. 191, № 4784. – P. 144-148.
93. Mizera F., Meszéna G. Spatial niche packing, character displacement and adaptive speciation along an environmental gradient // *Evol. Ecol. Res.* – 2003. – V. 5. – P. 1-20.

94. *Monadjem A., Taylor P.J., Denys C., Cotterill F.P.* Rodents of sub-Saharan Africa: a biogeographic and taxonomic synthesis // Walter de Gruyter GmbH & Co KG. – 2015. – P. 981-991.
95. *Musser G.G., Carleton M.D.* Family Muridae // Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference. D.E. Wilson and D.M. Reeder (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington. – 1993. – P. 501-756.
96. *Nosil P.* Ecological speciation // Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford. – 2012.
97. *Patton, J.L., Smith, M.F.* MtDNA phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients // *Evolution*. – 1992 – V. 46. – P. 174–183.
98. *Patton J.L., Myers P., Smith M.F.* Vicariant versus gradient models of diversification: the small mammal fauna of eastern Andean slopes of Peru // *Vertebrates in the Tropics*. – 1990. – P. 355-71.
99. *Pereira, R.J., Martínez-Solano, I., Buckley, D.* Hybridization during altitudinal range shifts: nuclear introgression leads to extensive cyto-nuclear discordance in the fire salamander // *Mol. Ecol.* – 2016. – V. 25. – P. 1551–1565.
100. *Petter F.* Deux Rongeurs nouveaux d'Éthiopie: *Stenocephalemys griseicauda* sp. nov. et *Lophuromys melanonyx* sp. nov. // *Mammalia*. – 1972. – V. 36, № 2. – P. 171-181.
101. *Peterson A.T., Nyari A.S.* Ecological niche conservatism and Pleistocene refugia in the thrush-like mourner, *Schiffornis* sp., in the neotropics // *Evolution: International Journal of Organic Evolution*. – 2008. – V. 62, № 1. – P. 173-183.
102. *Rambaut A., Drummond A.J.* Tracer v1.5 // – 2007. Available from <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>>.
103. *Reyes-Velasco J., Manthey J.D., Bourgeois Y., Freilich X., Boissinot S.* Revisiting the phylogeography, demography and taxonomy of the frog genus

- Ptychadena in the Ethiopian highlands with the use of genome-wide SNP data // PloS one. – 2018. – V. 13. – №. 2. – C. e0190440.
104. *Rodríguez-Prieto A., Igea J., Castresana J.* Development of rapidly evolving intron markers to estimate multilocus species trees of rodents // PloS one. – 2014. – V. 9, №. 5.
105. *Ronquist F., Huelsenbeck J.P.* MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // Bioinformatics. – 2003. – V. 19. – P. 1572–1574.
106. *Ropiquet A., Hassanin A.* Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2006. – V. 41, № 2. – P. 395-404.
107. *Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-DelBarrio J.C., Guirao-Rico S., Librado P., Ramos-Onsins S.E., Sánchez-Gracia A.* DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets // Molecular biology and evolution. – 2017. – V. 34, № 12. – P. 3299-3302.
108. *Rüppell E.* Beschreibung mehrerer neuer Säugethiere, in der Sammlung der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft befindlich // Mus. Senckenberg. – 1842. – V. 3. – P. 129-144.
109. *Schenk, J.J., Rowe, K.C., Stepan, S.J.* Ecological opportunity and incumbency in the diversification of repeated continental colonizations by muroid rodents // Syst. Biol. – 2013. – V. 62. – P. 837–864
110. *Skovitina T. M., Lebedeva E. V., Shchetnikov A. A., Selezneva E. V., Angelelli F., Mikhalev D. V.* Morphological landscapes of Ethiopia // Geography and Natural Resources. – 2012. – V. 33, №. 3. – P. 246-251.
111. *Smith M. F., Kelt D. A., Patton J. L.* Testing models of diversification in mice in the *Abrothrix olivaceus* / xanthorhinus complex in Chile and Argentina // Mol. Ecol. – 2001. – V. 10, № 2. – P. 397–405.
112. *Song Y., Endepols S., Klemann N., Richter D., Matuschka F. R., Shih C. H., Nachman M.W., Kohn M.H.* Adaptive introgression of anticoagulant

- rodent poison resistance by hybridization between old world mice // *Current Biology*. – 2011. – V. 21, № 15. – P. 1296-1301.
113. *Stanhope M. J., Czelusniak J., Si J. S., Nickerson J., Goodman M.* A molecular perspective on mammalian evolution from the gene encoding interphotoreceptor retinoid binding protein, with convincing evidence for bat monophyly // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1992. – V. 1, №. 2. – P. 148-160.
114. *Stewart J.R., Lister A.M.* Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology & Evolution*. – 2001. – V. 16, № 11. – P. 608-613.
115. *Swenson J.J., Young B.E., Beck S., Comer P., Córdova J.H., Dyson J., Embert D., Encarnacion F., Ferreira W., Franke I., Grossman D., Zambrana-Torrel C.* Plant and animal endemism in the eastern Andean slope: challenges to conservation // *BMC ecology*. – 2012. – V. 12, № 1. – P. 1.
116. *Tallmon D.A., Luikart G., Waples R.S.*, The alluring simplicity and complex reality of genetic rescue // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2004. – V. 19, № 9. – P. 489-496.
117. *Taylor P.J., Lavrenchenko L.A., Carleton M.D., Verheyen E., Bennett N.C., Oosthuizen, C.J., Maree S.* Specific limits and emerging diversity patterns in East African populations of laminate-toothed rats, genus *Otomys* (Muridae: Murinae: Otomyini): Revision of the *Otomys typus* complex // *Zootaxa*. – 2011. – V. 3024. – P. 1–66.
118. *Teeling E.C., Scally M., Kao D.J., Romagnoli M.L., Springer M.S., Stanhope M.J.* Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats // *Nature*. – 2000. – V.403, № 6766. – P. 188.
119. *Thorpe R. S., Reardon J. T., Malhotra A.* Common garden and natural selection experiments support ecotypic differentiation in the Dominican anole (*Anolis oculatus*) // *Am. Nat.* – 2005. – V. 165, № 4. – P. 495–504.

120. Toews D.P., Brelsford A. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals // *Molecular Ecology*. – 2012. – V. 21, № 16. – P. 3907-3930.
121. Vaidya G., Lohman D.J., Meier R. SequenceMatrix: concatenation software for the fast assembly of multi-gene datasets with character set and codon information // *Cladistics*. – 2011. – V. 27, № 2. – P. 171-180.
122. Van Breugel P., Kindt R., Lillesø J.P.B., Bingham M., Demissew S., Dudley C., Friis I., Gachathi F., Kalema J., Mbago F., Moshi H.N., Mulumba J., Namaganda M., Ndangalasi H.J., Ruffo C.K., Védaste M., Jamnadass R., Graudal L. Potential Natural Vegetation Map of Eastern Africa (Burundi, Ethiopia, Kenya, Malawi, Rwanda, Tanzania, Uganda and Zambia). Version 2.0 // Forest & Landscape Denmark and World Agroforestry Centre (ICRAF). – 2015. URL:<<http://vegetationmap4africa.org>>.
123. Van der Straeten E., Dieterlen F. Description de *Praomys ruppi*, une nouvelle espece de Muridae d'Ethiopie // *Annales Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren-Belgique. Ser. 8. Sciences Zoologiques*. – 1983. – V. 237. – P. 121-128.
124. Vonholdt B. M., Kays R., Pollinger J. P., Wayne, R. K. Admixture mapping identifies introgressed genomic regions in North American canids // *Molecular ecology*. – 2016. – V. 25, № 11. – P. 2443-2453.
125. Wu D. D., Ding X. D., Wang S., Wójcik J. M., Zhang Y., Tokarska M., Li Y., Wang M.S., Faruque O., Nielsen R., Zhang Q., Zhanq Y.P. Pervasive introgression facilitated domestication and adaptation in the Bos species complex // *Nature ecology & evolution*. – 2018.
126. Yalden D.W. The extent of high ground in Ethiopia compared to the rest of Africa // *Sinet: Ethiopian Journal of Science*. – 1983. – V. 6, № 1. – P. 35-39.
127. Yalden D. W., Largen M. J. The endemic mammals of Ethiopia // *Mammal Rev.* – 1992. – V. 22. – P. 115-150.

128. Yalden D.W. Genus *Stenocephalemys* Ethiopian rats: In: (D. Happold, ed.) Mammals of Africa: vol. 3, Rodents, hares and rabbits. Bloomsbury Publishing, London. – 2013a. – P. 547-549.
129. Yalden D.W. *Stenocephalemys griseicauda* Grey-Tailed Ethiopian Rat // In: (D. Happold, ed.) Mammals of Africa: vol. 3, Rodents, hares and rabbits. Bloomsbury Publishing, London. – 2013b. – P. 552-553.
130. Yannic G., Dubey S., Hausser J., Basset P. Additional data for nuclear DNA give new insights into the phylogenetic position of *Sorex granarius* within the *Sorex araneus* group // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2010. – V. 57. – P. 1062–1071.
131. Zakon H.H., Lu Y., Zwickl D.J., Hillis D.M. Sodium channel genes and the evolution of diversity in communication signals of electric fishes: convergent molecular evolution // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2006. – V. 103, № 10. – P. 3675-3680.
132. Zhang, Y. I-TASSER server for protein 3D structure prediction // BMC bioinformatics. – 2008. – V. 9, № 1. – P. 40.
133. Zhao M., Kong Q.P., Wang H.W., Peng, M.S., Xie X.D., Wang W.Z., Duan J.G., Cai M.C., Zhao S.N., Cidanpingcuo, Tu Y.Q., Wu S. F., Zhang Y.P. Mitochondrial genome evidence reveals successful Late Paleolithic settlement on the Tibetan Plateau // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2009. – pnas-0907844106.

## Приложение 1.

Таблица 1П. Характеристика использованного в работе материала по узкоголовым крысам рода *Stenocephalemys*.

ID	Локалитет	Клада по cyt b	Гаплотип (для <i>S. albipes</i> )	Genbank cyt b	Genbank RAG-1	Genbank DHCR24-7	Genbank WLS-7	Genbank SMO-9	Genbank NADSYN	Genbank IRBP	№ образца в коллекции зоологического музея
<i>Stenocephalemys albipes</i>											
Abay-03	Абай	ap_1	Нар_59	MF685504	MF685771	MF685562		MF685828			
Abay-05	Абай	ap_1	Нар_63	MF685505							
LAV3062	Аддис Аббеба	ap_1	Нар_2								ZMMU_s-197923
LAV3073	Аддис Аббеба	ap_1	Нар_49								ZMMU_s-197925
03-St	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_60								
06-St	Арси, г.Чилало	ap_1									
08-St	Арси, г.Чилало	ap_1									
10-St	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_61								
12-St	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_62								
CH-1-04	Арси, г.Чилало	ap_1									
LAV2259	Бале, лес Харенна	ap_1									ZMMU_s-192763
LAV2268	Бале, лес Харенна	ap_1									ZMMU_s-192767
LAV2280	Бале, лес Харенна	ap_1									ZMMU_s-192772
LAV2296	Бале, лес Харенна	ap_1									ZMMU_s-192779
LAV2308	Бале, лес Харенна	ap_1									ZMMU_s-192789
LAV2322	Бале, лес Рира	ap_1	Нар_37	MF685451							ZMMU_s-192791
LAV2323	Бале, лес Рира	ap_1									ZMMU_s-192792
LAV2345	Бале, лес Рира	ap_1									ZMMU_s-192794
LAV2340	Бале, р.Шавей	ap_1	Нар_38	MF685452							ZMMU_s-192793

LAV2347	Бале, р.Шавей	ар_1									ZMMU_s-192796
LAV2348	Бале, р.Шавей	ар_1									ZMMU_s-192797
LAV2374	Бале, р.Шавей	ар_1									ZMMU_s-192810
LAV2351	Бале, р.Шавей	ар_1									ZMMU_s-192800
LAV2358	Бале, р.Шавей	ар_1									ZMMU_s-192804
LAV2365	Бале, р.Шавей	р_1									ZMMU_s-192806
ETH0212	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0212
ETH0213	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0213
ETH0214	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0214
ETH0215	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0215
ETH0216	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0216
ETH0217	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0217
ETH0202	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0202
ETH0203	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0203
ETH0204	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0204
ETH0205	Бале, лес Харенна	ар_1	Нап_7	MF685440							JCU_ETH0205
ETH0206	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0206
ETH0207	Бале, лес Харенна	ар_1									JCU_ETH0207
ETH0190	Бале, лес Харенна	ар_1	Нап_7	MF685439							JCU_ETH0190
At 13	Бонга	ар_1									
At 20	Бонга	ар_1									
LAV1005	Черчерские горы	ар_1	Нап_24	MF685456	MF685739	MF685528		MF685804	MF685694	MF685619	ZMMU_s-168959
LAV1010	Черчерские горы	ар_1	Нап_25	MF685457							ZMMU_s-168960
ETH0397	Булча	ар_1									JCU_ETH0397
ETH0398	Булча	ар_1	Нап_9	MF685442							JCU_ETH0398
LAV2453	Дати Велел	ар_1	Нап_23	MF685447	MF685733	MF685522		MF685798	MF685690	MF685614	ZMMU_s-193063
LAV2600	Дати Веле	ар_1									ZMMU_s-193059
ETH0150	Бале, Динчо	ар_1	Нап_6	MF685438							JCU_ETH0150
ETH0151	Бале, Динчо	ар_1									JCU_ETH0151

ETH0155	Бале, Динчо	ap_1									JCU_ETH0155
T-1581	г.Энтото	ap_1		AF518347							
LAV2839	Арси, Ассела	ap_1	Нар_48								ZMMU_s-197917
LAV2838	Арси, Ассела	ap_1	Нар_47								ZMMU_s-197916
ETH0115	Арси, хр. Галама	ap_1	Нар_5	MF685437	MF685730	MF685519		MF685795	MF685687	MF685611	JCU_ETH0115
LAV0935	Годаре	ap_1									ZMMU_s-167331
LAV0936	Годаре	ap_1	Нар_22	MF685445	MF685732	MF685521		MF685797	MF685689	MF685613	ZMMU_s-167332
LAV0964	Годаре	ap_1	Нар_23								ZMMU_s-167333
LAV0967	Годаре	ap_1		MF685446							ZMMU_s-167334
LAV0968	Годаре	ap_1									ZMMU_s-167335
LAV0969	Годаре	ap_1									ZMMU_s-167336
At 43	Годжеб	ap_1									
At 52	Годжеб	ap_1									
LAV1658	Чингава	ap_1			MF685788	MF685596		MF685845	MF685723	MF685677	ZMMU_s-181702
LAV1666	Чингава	ap_1	Нар_35	MF685450	MF685736	MF685525		MF685801		MF685616	ZMMU_s-181579
ETH0083	Куни Муктар	ap_1									JCU_ETH0083
ETH0084	Куни Муктар	ap_1	Нар_3	MF685454	MF685738	MF685527		MF685803	MF685693	MF685618	JCU_ETH0084
ETH0085	Куни Муктар	ap_1									JCU_ETH0085
ETH0087	Куни Муктар	ap_1									JCU_ETH0087
ETH0090	Куни Муктар	ap_1									JCU_ETH0090
ETH0091	Куни Муктар	ap_1									JCU_ETH0091
ETH0092	Куни Муктар	ap_1									JCU_ETH0092
ETH0097	Куни Муктар	ap_1	Нар_4	MF685455							JCU_ETH0097
ETH0016	Менагеша	ap_1	Нар_2	MF685436							JCU_ETH0016
ETH0017	Менагеша	ap_1		MF685503							JCU_ETH0017
ETH0013	Менагеша	ap_1									JCU_ETH0013
ETH0014	Менагеша	ap_1									JCU_ETH0014
ETH0026	Менагеша	ap_1									JCU_ETH0026
ETH0003	Менагеша	ap_1									JCU_ETH0003

ETH0004	Менагеша	ap_1	Har_1	MF685435	MF685729	MF685518		MF685794	MF685686	MF685610	JCU_ETH0004
ETH0020	Менагеша	ap_1									JCU_ETH0020
ETH0021	Менагеша	ap_1									JCU_ETH0021
ETH0685	Мизан Тефери	ap_1	Har_14	MF685443	MF685731	MF685520		MF685796	MF685688	MF685612	JCU_ETH0685
ETH0686	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0686
ETH0670	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0670
ETH0672	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0672
ETH0673	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0673
ETH0680	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0680
ETH0703	Мизан Тефери	ap_1	Har_15	MF685444							JCU_ETH0703
ETH0705	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0705
ETH0717	Мизан Тефери	ap_1									JCU_ETH0717
MNHN_1999-561	Мизан Тефери	ap_1		AF518346							
ETH0235	Содо	ap_1									JCU_ETH0235
ETH0236	Содо	ap_1									JCU_ETH0236
ETH0237	Содо	ap_1	Har_8	MF685441							JCU_ETH0237
LAV1211	оз. Тана, о.Дега-Истефанос	ap_1	Har_28	MF685453	MF685737	MF685526		MF685802	MF685692	MF685617	ZMMU_s-175964
LAV1212	оз. Тана, о.Дега-Истефанос	ap_1									ZMMU_s-175965
LAV1477	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181581
LAV1481	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181582
LAV1482	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181583
LAV1490	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181586
LAV1491	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181587
LAV1492	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181588
LAV1493	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181589
LAV1494	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181590
LAV1495	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181591
LAV1496	Тепи	ap_1									ZMMU_s-181592

LAV1567	Теги	ap_1			MF685786	MF685594		MF685843		MF685674	ZMMU_s-181599
LAV1570	Теги	ap_1			MF685787	MF685595		MF685844		MF685675	ZMMU_s-181600
LAV1577	Теги	ap_1	Нар_29	MF685448	MF685734	MF685523		MF685799	MF685722	MF685676	ZMMU_s-181601
LAV1585	Теги	ap_1	Нар_30	MF685449	MF685735	MF685524		MF685800	MF685691	MF685615	ZMMU_s-181602
LAV1597	Теги	ap_1									ZMMU_s-181603
At 28	Годжеб	ap_1									
LAV2769	Арси, г.Чилало	ap_1									ZMMU_s-197668
LAV2781	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_39		MF685791	MF685603		MF685848	MF685725	MF685683	ZMMU_s-197669
LAV2787	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_40								ZMMU_s-197670
LAV2807	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_41								ZMMU_s-197671
LAV2808	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_42	MH297579	MF685792	MF685606		MF685849	MF685726	MF685684	ZMMU_s-197672
LAV2821	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_43	MF685507		MF685564					ZMMU_s-197680
LAV2822	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_44	MH297580	MF685793	MF685608		MF685850	MF685727	MF685685	ZMMU_s-197681
LAV2823	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_45								ZMMU_s-197682
LAV2824	Арси, г.Чилало	ap_1	Нар_46	MF685508	MF685773	MF685565		MF685830	MF685717	MF685653	ZMMU_s-197683
LAV2826	Арси, г.Чилало	ap_1				MF685609					ZMMU_s-197685
ETH1238	Аламата	ap_3		MH297581							JCU_ETH1238
ETH1243	Аламата	ap_3									JCU_ETH1243
ETH1244	Аламата	ap_3	Нар_16	MF685468							JCU_ETH1244
ETH1245	Аламата	ap_3	Нар_17	MF685469							JCU_ETH1245
ETH1247	Аламата	ap_3									JCU_ETH1247
ETH1255	Аламата	ap_3									JCU_ETH1255
ETH1256	Аламата	ap_3									JCU_ETH1256
ETH1274	Борена-Сэйт	ap_3									JCU_ETH1274
ETH1298	Борена-Сэйт	ap_3				MF685581				MF685664	JCU_ETH1298
ETH1300	Борена-Сэйт	ap_3				MF685582				MF685665	JCU_ETH1300
ETH1317	Борена-Сэйт	ap_3				MF685583				MF685666	JCU_ETH1317
ETH1318	Борена-Сэйт	ap_3				MF685584				MF685667	JCU_ETH1318
ETH1333	Борена-Сэйт	ap_3	Нар_20	MF685472	MF685750	MF685539				MF685630	JCU_ETH1333

ETH1336	Борена-Сэйт	ap_3	Нап_21	MF685473	MF685751	MF685540					MF685631	JCU_ETH1336
LAV1200	Дебре-Табор	ap_3										ZMMU_s-175953
LAV1204	Дебре-Табор	ap_3										ZMMU_s-175957
LAV1207	Дебре-Табор	ap_3	Нап_26	MF685474								ZMMU_s-175960
LAV1210	Дебре-Табор	ap_3	Нап_27	MF685475								ZMMU_s-175963
LAV1263	Дебре-Табор	ap_3										ZMMU_s-176016
LAV1264	Дебре-Табор	ap_3										ZMMU_s-176017
LAV1265	Дебре-Табор	ap_3										ZMMU_s-176018
ETH0520	Дези	ap_3	Нап_11	MF685465	MF685746	MF685535	MF685857	MF685811	MF685701	MF685626		JCU_ETH0520
ETH0528	Дези	ap_3										JCU_ETH0528
ETH0529	Дези	ap_3										JCU_ETH0529
ETH0530	Дези	ap_3										JCU_ETH0530
ETH0522	Дези	ap_3										JCU_ETH0522
ETH0523	Дези	ap_3										JCU_ETH0523
ETH0524	Дези	ap_3										JCU_ETH0524
ETH0533	Дези	ap_3										JCU_ETH0533
ETH0534	Дези	ap_3										JCU_ETH0534
Et1777	Дези	ap_3		JQ956475								
LAV45	Гуасса	ap_3										
LAV46	Гуасса	ap_3										
LAV48	Гуасса	ap_3	Нап_10	MF685506	MF685772	MF685563		MF685829				
LAV49	Гуасса	ap_3										
LAV55	Гуасса	ap_3										
LAV1408	Симиен, Ченнек	ap_3										ZMMU_s-178751
LAV1433	Симиен, Ченнек	ap_3										ZMMU_s-178755
ETH0511	оз. Хашенге	ap_3	Нап_10	MF685464								JCU_ETH0511
ETH0502	оз. Хашенге	ap_3										JCU_ETH0502
ETH0503	оз. Хашенге	ap_3										JCU_ETH0503
ETH0504	оз. Хашенге	ap_3										JCU_ETH0504

ETH0512	оз. Хашенге	ар_3			MF685785	MF685587		MF685842	MF685721	MF685670	JCU_ETH0512
EWC_12214	Симиен, Лима Лимо	ар_3									FMNH_230016
EWC_12220	Симиен, Лима Лимо	ар_3	Нар_13	MF685476		MF685541				MF685632	FMNH_229693
EWC_12230	Симиен, Лима Лимо	ар_3									FMNH_229695
EWC_12242	Симиен, Лима Лимо	ар_3									FMNH_229982
Et2321	Махбере Силасси	ар_3		JQ956474							
EWC_12279	Симиен, Санкабер	ар_3									FMNH_229983
EWC_12296	Симиен, Санкабер	ар_3									FMNH_229701
EWC_12320	Симиен, Санкабер	ар_3	Нар_12	MF685477	MF685752	MF685542				MF685633	FMNH_229703
EWC_12339	Симиен, Санкабер	ар_3	Нар_64	MF685478	MF685753	MF685543				MF685634	FMNH_229706
EWC_12369	Симиен, Санкабер	ар_3									FMNH_229989
LAV1296	Симиен, Санкабер	ар_3				MF685589					ZMMU_s-178712
LAV1297	Симиен, Санкабер	ар_3				MF685590					ZMMU_s-178713
LAV1298	Симиен, Санкабер	ар_3									ZMMU_s-178714
LAV1312	Симиен, Санкабер	ар_3									ZMMU_s-178721
LAV1331	Симиен, Санкабер	ар_3									ZMMU_s-178726
LAV1371	Симиен, Санкабер	ар_3									ZMMU_s-178737
LAV1375	Симиен, Санкабер	ар_3									ZMMU_s-178741
LAV1377	Симиен, Санкабер	ар_3				MF685591					ZMMU_s-178743
ETH0562	Симиен, Санкабер	ар_3									JCU_ETH0562
ETH0566	Симиен, Санкабер	ар_3	Нар_12	MF685466	MF685747	MF685536	MF685858	MF685812	MF685702	MF685627	JCU_ETH0566
ETH0569	Симиен, Санкабер	ар_3	Нар_13	MF685467							JCU_ETH0569
ETH0572	Симиен, Санкабер	ар_3									JCU_ETH0572
ETH0577	Симиен, Санкабер	ар_3									JCU_ETH0577
ETH0578	Симиен, Санкабер	ар_3									JCU_ETH0578
LAV3218	г. Чоке	ар_3	Нар_50								
LAV3219	г. Чоке	ар_1	Нар_51								
LAV3220	г. Чоке	ар_3	Нар_50								
LAV3221	г. Чоке	ар_3	Нар_52								

LAV3270	г. Чоке	ap_3	Нар_53								
LAV3278	Сакала	ap_1	Нар_54								
LAV3281	Сакала	ap_1	Нар_55								
LAV3283	Сакала	ap_1	Нар_56								
LAV3297	Сакала	ap_1	Нар_57								
LAV3302	Дебре-Маркос	ap_1	Нар_58								
LAV3305	Дебре-Маркос	ap_1									
LAV3307	Дебре-Маркос	ap_1	Нар_59								
LAV3314	Дебре-Маркос	ap_1	Нар_58								
<i>Stenocephalemys albocaudata</i>											
LAV2142	Арси, Ширка	ac_1		MF685499	MF685769	MF685558		MF685825	MF685714	MF685651	ZMMU_s-190506
LAV2147	Арси, Ширка	ac_1				MF685600				MF685681	ZMMU_s-190508
LAV216	Арси, Ширка	ac_1		MF685500		MF685559				MF685652	ZMMU_s-190514
LAV2382	Бале, плато Санетти	ac_1									ZMMU_s-192828
LAV2385	Бале, плато Санетти	ac_1									ZMMU_s-192829
LAV2388	Бале, плато Санетти	ac_1									ZMMU_s-192831
LAV2317	Бале, эрика	ac_1									ZMMU_s-192815
LAV2326	Бале, эрика	ac_1									ZMMU_s-192817
LAV2328	Бале, эрика	ac_1									ZMMU_s-192819
ETH0166	Бале, эрика	ac_1									JCU_ETH0166
ETH0167	Бале, эрика	ac_1		MF685498	MF685768	MF685557	MF685870	MF685824	MF685713	MF685650	JCU_ETH0167
ETH0169	Бале, эрика	ac_1									JCU_ETH0169
ETH0157	Бале, плато Санетти	ac_1		MF685497	MF685767	MF685556	MF685869	MF685823	MF685712	MF685649	JCU_ETH0157
ETH0162	Бале, плато Санетти	ac_1									JCU_ETH0162
ETH0164	Бале, плато Санетти	ac_1									JCU_ETH0164
LAV2632	Арси, хр. Галама	ac_1			MF685783	MF685573	MF685877	MF685840			ZMMU_s-197692
LAV2634	Арси, хр. Галама	ac_1			MF685784	MF685574	MF685878	MF685841			ZMMU_s-197693
LAV2636	Арси, хр. Галама	ac_1									ZMMU_s-197694
LAV2637	Арси, хр. Галама	ac_1				MF685575					ZMMU_s-197695

LAV2639	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197696
LAV2641	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197697
LAV2642	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197698
LAV2646	Арси, хр. Галама	ас_1		МН297571							ZMMU_s-197699
LAV2648	Арси, хр. Галама	ас_1		МН297572							ZMMU_s-199700
LAV2649	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-199701
LAV2651	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-199702
LAV2654	Арси, хр. Галама	ас_1				MF685576					ZMMU_s-197728
LAV2655	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197703
LAV2656	Арси, хр. Галама	ас_1									
LAV2662	Арси, хр. Галама	ас_1									
LAV2668	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197730
LAV2669	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197704
LAV2670	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197705
LAV2704	Арси, хр. Галама	ас_1		МН297573		MF685578					ZMMU_s-197734
LAV2705	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197707
LAV2707	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197709
LAV2708	Арси, хр. Галама	ас_1		MF685512	MF685777	MF685569	MF685873	MF685834	MF685718	MF685658	ZMMU_s-197710
LAV2709	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197711
LAV2714	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197712
LAV2715	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197713
LAV2716	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197714
LAV2717	Арси, хр. Галама	ас_1		MF685511	MF685776	MF685568	MF685872	MF685833		MF685657	ZMMU_s-197715
LAV2718	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197716
LAV2719	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197717
LAV2720	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197718
LAV2726	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197719
LAV2728	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197738
LAV2730	Арси, хр. Галама	ас_1									ZMMU_s-197720

LAV2731	Арси, хр. Галама	ac_1									ZMMU_s-197721
LAV2732	Арси, хр. Галама	ac_1		MH297574							ZMMU_s-197722
LAV2733	Арси, хр. Галама	ac_1		MF685510	MF685775	MF685567	MF685871	MF685832		MF685656	ZMMU_s-197723
LAV2855	Арси, хр. Галама	ac_1									ZMMU_s-197932
LAV2856	Арси, хр. Галама	ac_1									ZMMU_s-197933
LAV2910	Арси, хр. Галама	ac_1									ZMMU_s-197944
LAV2911	Арси, хр. Галама	ac_1		MF685509	MF685774	MF685566		MF685831		MF685655	ZMMU_s-197945
LAV2912	Арси, хр. Галама	ac_1									ZMMU_s-197946
T-1589	Бале, плато Санетти	ac_1		AF518370							GenBank (MNHN Paris)
T-1590	Бале, плато Санетти	ac_1		AF518369							GenBank (MNHN Paris)
LAV20	Гуасса	ac_2									
LAV23	Гуасса	ac_2									
LAV31	Гуасса	ac_2									
LAV34	Гуасса	ac_2		MF685501		MF685560		MF685826	MF685715		
LAV35	Гуасса	ac_2		MF685502	MF685770	MF685561		MF685827	MF685716		
LAV36	Гуасса	ac_2									
LAV40	Гуасса	ac_2									
<b><i>Stenocephalemys cf. ruppi</i></b>											
SMNS23151	Бонке	ap_2									SMNS23151 - паратип <u>S. ruppi</u>
LAV1626	Чингава	ap_2	Нар_31	MF685458	MF685740	MF685529	MF685851	MF685805	MF685695	MF685620	ZMMU_s-181698
LAV1631	Чингава	ap_2	Нар_32	MF685459	MF685741	MF685530	MF685852	MF685806	MF685696	MF685621	ZMMU_s-181699
LAV1646	Чингава	ap_2	Нар_33	MF685460	MF685742	MF685531	MF685853	MF685807	MF685697	MF685622	ZMMU_s-181700
LAV1659	Чингава	ap_2	Нар_34	MF685461	MF685743	MF685532	MF685854	MF685808	MF685698	MF685623	ZMMU_s-181703
LAV1660	Чингава	ap_2	Нар_32	MF685462	MF685744	MF685533	MF685855	MF685809	MF685699	MF685624	ZMMU_s-181578
LAV1668	Чингава	ap_2	Нар_36	MF685463	MF685745	MF685534	MF685856	MF685810	MF685700	MF685625	ZMMU_s-181704
<b><i>Stenocephalemys griseicauda</i></b>											
01-St	Арси, г.Чилало	gr_1									
02-St	Арси, г.Чилало	gr_1		MH297577							

05-St	Арси, г.Чилало	gr_1									
LAV2144	Арси, Ширка	gr_1			MF685598				MF685679	ZMMU_s-190516	
LAV2145	Арси, Ширка	gr_1			MF685599				MF685680	ZMMU_s-190517	
LAV2156	Арси, Ширка	gr_1			MF685601				MF685682	ZMMU_s-190518	
LAV2277	Бале, лес Харенна	gr_1	MF685482	MF685756	MF685546	MF685863	MF685817			ZMMU_s-192833	
LAV2284	Бале, лес Харенна	gr_1		MF685790	MF685602		MF685847			ZMMU_s-192834	
LAV2332	Бале, эрика	gr_1	MF685483	MF685757	MF685547	MF685864	MF685818	MF685728	MF685637	ZMMU_s-192835	
ETH0178	Бале, эрика	gr_1								JCU_ETH0178	
ETH0179	Бале, эрика	gr_1								JCU_ETH0179	
ETH0182	Бале, эрика	gr_1	MF685479	MF685754	MF685544	MF685861	MF685815	MF685705	MF685635	JCU_ETH0182	
LAV2638	Арси, хр. Галама	gr_1	MF685516	MF685781	MF685571	MF685875	MF685838		MF685661	ZMMU_s-197726	
LAV2653	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197727	
LAV2663	Арси, хр. Галама	gr_1			MF685577					ZMMU_s-197729	
LAV2696	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197731	
LAV2698	Арси, хр. Галама	gr_1	MH297575							ZMMU_s-197732	
LAV2702	Арси, хр. Галама	gr_1	MF685515	MF685780	MF685570	MF685874	MF685837		MF685660	ZMMU_s-197733	
LAV2724	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197735	
LAV2727	Арси, хр. Галама	gr_1	MF685517	MF685782	MF685572	MF685876	MF685839		MF685662	ZMMU_s-197737	
LAV2729	Арси, хр. Галама	gr_1	MH297578							ZMMU_s-197739	
LAV2885	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197956	
LAV2901	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197957	
LAV2902	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197958	
LAV2913	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197960	
LAV2916	Арси, хр. Галама	gr_1								ZMMU_s-197961	
ETH0116	Арси, хр. Галама	gr_1	MF685480	MF685755	MF685545	MF685862	MF685816	MF685706	MF685636	JCU_ETH0116	
ETH0117	Арси, хр. Галама	gr_1								JCU_ETH0117	
ETH0118	Арси, хр. Галама	gr_1								JCU_ETH0118	
ETH0119	Арси, хр. Галама	gr_1	MF685481							JCU_ETH0119	
ETH0123	Арси, хр. Галама	gr_1								JCU_ETH0123	

SMNS_35945	Арси, хр. Галама	gr_1		AF518371							
LAV280	Арси, г.Чилало	gr_1				MF685604					ZMMU_s-197742
LAV2801	Арси, г.Чилало	gr_1				MF685605					ZMMU_s-197743
LAV2802	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197744
LAV280	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197745
LAV2804	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197746
LAV2805	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197747
LAV2806	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197748
LAV2812	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197749
LAV2813	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197750
LAV2814	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197751
LAV2815	Арси, г.Чилало	gr_1									ZMMU_s-197752
LAV2820	Арси, г.Чилало	gr_1				MF685607					ZMMU_s-197753
<b><i>Stenocephalemys "pseudogriseicauda"</i></b>											
ETH1273	Борена-Сэйнт	ap_3	Нар_18	MF685470	MF685748	MF685537	MF685859	MF685813	MF685703	MF685628	JCU_ETH1273
ETH1288	Борена-Сэйнт	ap_3				MF685579				MF685654	JCU_ETH1288
ETH1289	Борена-Сэйнт	ap_3				MF685580				MF685663	JCU_ETH1289
ETH1344	Борена-Сэйнт	ap_3	Нар_19	MF685471	MF685749	MF685538	MF685860	MF685814	MF685704	MF685629	JCU_ETH1344
ETH1345	Борена-Сэйнт	ap_3				MF685585				MF685668	JCU_ETH1345
ETH1360	Борена-Сэйнт	ap_3				MF685586				MF685669	JCU_ETH1360
LAV1912	Дебре Сина	gr_2			MF685789	MF685597	MF685879	MF685846	MF685724	MF685678	ZMMU_s-189420
LAV1947	Дебре Сина	gr_2		MF685484	MF685758	MF685548	MF685865	MF685819	MF685707	MF685638	ZMMU_s-189428
LAV1950	Дебре Сина	gr_2		MF685485	MF685485						ZMMU_s-189430
LAV1959	Дебре Сина	gr_2									
LAV1967	Дебре Сина	gr_2									
LAV29	Гуасса	gr_2									
LAV38	Гуасса	gr_2		MF685514	MF685779			MF685836	MF685720		ZMMU_s-189433
LAV42	Гуасса	gr_2		MF685513	MF685778			MF685835	MF685719	MF685659	ZMMU_s-189438
<b><i>Stenocephalemys species A</i></b>											

WTS_11920	Симиен, Ченнек	spA_1		MF685493	MF685763	MF685554				MF685644	FMNH_229950
WTS_11922	Симиен, Ченнек	spA_1									FMNH_229952
WTS_11955	Симиен, Ченнек	spA_1		MF685494	MF685764					MF685645	FMNH_229660
WTS_11995	Симиен, Ченнек	spA_1								MF685648	FMNH_229663
LAV1413	Симиен, Ченнек	spA_1		MF685492	MF685762	MF685553		MF685822	MF685711	MF685643	ZMMU_s-178783
LAV1419	Симиен, Ченнек	spA_1				MF685592					ZMMU_s-178785
LAV1428	Симиен, Ченнек	spA_1				MF685593					ZMMU_s-178789
ETH0616	г. Чоке	spA_1								MF685671	JCU_ETH0616
ETH0617	г. Чоке	spA_1								MF685672	JCU_ETH0617
ETH0618	г. Чоке	spA_1				MF685588					JCU_ETH0618
ETH0630	г. Чоке	spA_1									JCU_ETH0630
ETH0632	г. Чоке	spA_1									JCU_ETH0632
ETH0636	г. Чоке	spA_1		MF685487		MF685550				MF685640	JCU_ETH0636
ETH0637	г. Чоке	spA_1		MF685486	MF685759	MF685549	MF685866	MF685820	MF685708	MF685639	JCU_ETH0637
WTS_12103	Симиен, Сабат Мынч	spA_1		MF685495	MF685765					MF685646	FMNH_229962
WTS_1211	Симиен, Сабат Мынч	spA_1		MF685496	MF685766	MF685555				MF685647	FMNH_229968
WTS_12112	Симиен, Сабат Мынч	spA_1									FMNH_229969
WTS_12137	Симиен, Сабат Мынч	spA_1									FMNH_229973
WTS_12166	Симиен, Сабат Мынч	spA_1									FMNH_229686
WTS_12167	Симиен, Сабат Мынч	spA_1									FMNH_229975
ETH1198	Або-Гара	spA_2									JCU_ETH1198
ETH1203	Або-Гара	spA_2									JCU_ETH1203
ETH1162	Або-Гара	spA_2									JCU_ETH1162
ETH1109	Або-Гара	spA_2		MF685488	MF685760	MF685551	MF685867		MF685709	MF685641	JCU_ETH1109
ETH1110	Або-Гара	spA_2		MF685489							JCU_ETH1110
ETH1118	Або-Гара	spA_2									JCU_ETH1118
LAV1107	г. Гуна	spA_2		MF685490						MF685673	ZMMU_s-172748
LAV1108	г. Гуна	spA_2		MF685491	MF685761	MF685552	MF685868	MF685821	MF685710	MF685642	ZMMU_s-172749
LAV1122	г. Гуна	spA_2									ZMMU_s-172735

Таблица 2П. Характеристика материала по *Myomyscus* и *Arvicanthis*, использованного в работе в качестве внешней группы, а также номера GenBank для последовательностей *cytb* представителей трибы Praomyini, использованных в сравнительном анализе.

Вид, ID образца	GenBank <i>cytb</i>
<i>Myomyscus sp.</i> , ETH1022	MF685434
<i>Myomyscus sp.</i> , ETH0898	MF685433
<i>Arvicanthis blicki</i> , LAV2402	
<i>Colomys goslingi</i>	KY753964.1
<i>Heimyscus fumosus</i>	AF518332.1
<i>Hylomyscus aeta</i>	JQ735487.1
<i>Hylomyscus alleni</i>	AY057817.1
<i>Hylomyscus baeri</i>	JQ735509.1
<i>Hylomyscus grandis</i>	JQ735514.1
<i>Hylomyscus parvus</i>	KU375151.1
<i>Hylomyscus stella</i>	AF518331.1
<i>Mastomys awashensis</i>	FN393052.1
<i>Mastomys coucha</i>	KY754025.1
<i>Mastomys erythroleucus</i>	MG225405.1
<i>Mastomys huberti</i>	AY751289.1
<i>Mastomys kollmannspergeri</i>	HM635889.1
<i>Mastomys natalensis</i>	KY754027.1
<i>Mastomys pernanus</i>	AF518343.1
<i>Mastomys verheyeni</i>	AF518344.1
<i>Myomys yemeni</i>	AF518356.1
<i>Myomyscus brockmani</i>	JQ735707.1
<i>Myomyscus verreauxii</i>	JQ735710.1
<i>Praomys daltoni</i>	JQ735733.1
<i>Praomys degraaffi</i>	AF518359.1
<i>Praomys delectorum</i>	JQ735742.1
<i>Praomys derooi</i>	JQ735751.1
<i>Praomys hartwigi</i>	JQ735761.1
<i>Praomys hartwigi obscurus</i>	AF518366.1
<i>Praomys jacksoni</i>	KY754118.1
<i>Praomys lukolelae</i>	JQ735778.1
<i>Praomys minor</i>	JQ735781.1
<i>Praomys misonnei</i>	AF518364.1
<i>Praomys petteri</i>	AF518368.1
<i>Praomys rostratus</i>	EU053828.1
<i>Praomys tullbergi</i>	KY754120.1
<i>Praomys verschureni</i>	JF343870.1
<i>Zelotomys hildegardae</i>	KY754181.1

Таблица 3П. Номера GenBank последовательностей *cytb* представителей подсемейства Sigmodontinae, использованных в сравнительном анализе.

<b>Вид, ID образца</b>	<b>GenBank <i>cytb</i></b>
<i>Punomys kofordi</i>	JQ434426.1
<i>Thomasomys gracilis</i>	AF108674.1
<i>Thomasomys oreas</i>	AF108677.1
<i>Thomasomys aureus</i>	U03540.2
<i>Thomasomys notatus</i>	AF108676.1
<i>Thomasomys daphne</i>	AF108673.1
<i>Galenomys garleppi</i>	JQ434423.1
<i>Chinchilla lanigera</i>	AF122820.1
<i>Auliscomys pictus</i>	U03545.2
<i>Auliscomys sublimis</i>	JQ434421.1
<i>Phyllotis osilae</i>	U86826.1
<i>Phyllotis darwini</i>	AY956722.1
<i>Calomys sorellus</i>	AF385608.1
<i>Calomys lepidus</i>	U03544.2
<i>Abrothrix andinus</i>	AF108671.1
<i>Abrothrix illuteus</i>	HQ189528.1
<i>Abrothrix herskovitzi</i>	EU840992.1
<i>Akodon longipilis</i>	U03530.2
<i>Akodon subfuscus</i>	M35695.2
<i>Akodon torques</i>	M35700.3
<i>Akodon aerosus</i>	M35707.2
<i>Oxymycterus paramensis</i>	U03536.2
<i>Oxymycterus hiska</i>	U03542.3
<i>Oligoryzomys vegetus</i>	EU192165.1
<i>Microryzomys minutus</i>	EU258535.1
<i>Neacomys spinosus</i>	EU579504.1
<i>Neacomys musseri</i>	EU579503.1
<i>Oryzomys couesi</i>	DQ185383.1
<i>Rhipidomys leucodactylus</i>	U03550.2
<i>Rhipidomys wetzeli</i>	AF108680.1
<i>Rhipidomys macconnelli</i>	AF108681.1

Таблица 4П. Номера GenBank последовательностей *cytb* представителей голарктических видов грызунов семейств и подсемейств Cricetinae, Microtinae и Sciuridae, использованных в сравнительном анализе.

Вид, ID образца	GenBank <i>cytb</i>
<i>Cricetulus kamensis</i>	KY753967.1
<i>Phodopus roborovskii</i>	GU797469.1
<i>Cricetus cricetus</i>	KR089014.1
<i>Allocricetulus curtatus</i>	KY993923.1
<i>Cricetulus kamensis</i>	KX058131.1
<i>Cricetus cricetus</i>	KR089014.1
<i>Phodopus sungorus</i>	AF119266.1
<i>Phodopus roborovskii</i>	GU797464.1
<i>Mesocricetus auratus</i>	KY754035.1
<i>Mesocricetus raddei</i>	AJ973382.1
<i>Lemmus trimucronatus</i>	AF119276.1
<i>Microtus montanus</i>	KY754040.1
<i>Microtus daghestanicus</i>	AY513790.1
<i>Microtus multiplex</i>	AY513815.1
<i>Microtus majori</i>	AY513814.1
<i>Microtus bavaricus</i>	DQ841693.1
<i>Microtus transcaspicus</i>	KX581066.1
<i>Microtus arvalis</i>	U54479.1
<i>Microtus agrestis</i>	AF119271.1
<i>Microtus xanthognathus</i>	AF163907.1
<i>Microtus chrotorrhinus</i>	AF163893.1
<i>Microtus schelkovnikovi</i>	LT222309.1
<i>Alticola barakshin</i>	DQ845188.1
<i>Alticola semicanus</i>	DQ845187.1
<i>Alticola macrotis</i>	AF119273.1
<i>Clethrionomys centralis</i>	DQ845185.1
<i>Clethrionomys glareolus</i>	AF367084.1
<i>Chionomys nivalis</i>	AY513848.1
<i>Alticola macrotis</i>	AY309411.1
<i>Clethrionomys glareolus</i>	FJ881480.1
<i>Alticola strelzowi</i>	DQ845190.1
<i>Microtus oeconomus</i>	AF163902.1
<i>Marmota caligata</i>	FJ438941.1
<i>Marmota marmota</i>	AF100711.1
<i>Marmota monax</i>	AF157953.1
<i>Marmota bobak</i>	AF100712.1
<i>Marmota camtschatica</i>	AF100715.1
<i>Marmota menzbieri</i>	AF143931.1
<i>Marmota sibirica</i>	AF143938.1
<i>Marmota olympus</i>	JF313271.1
<i>Marmota himalayana</i>	MF115826.1
<i>Marmota baibacina</i>	AF143914.1

<i>Marmota broweri</i>	FJ438936.1
<i>Marmota caudata</i>	AF100716.1
<i>Marmota flaviventris</i>	AF143926.1
<i>Marmota vancouverensis</i>	AF100717.1
<i>Cynomys gunnisoni</i>	AF157923.1
<i>Cynomys ludovicianus</i>	AF157890.1
<i>Spermophilus alashanicus</i>	AF157868.1
<i>Spermophilus major</i>	AF157903.1
<i>Spermophilus taurensis</i>	AM691690.1
<i>Tamias alpinus</i>	KJ452863.1
<i>Tamias sibiricus</i>	EU050996.1
<i>Tamias minimus</i>	AF147646.1
<i>Tamias ruficaudus</i>	AF147661.1

Таблица 5П. Характеристика кариотипированного материала.

ID образца	Пол	Локалитет	2N	NFa	№ образца в коллекции зоологического музея
<b><i>S. albicaudata</i></b>					
LAV2142	♂	Арси, Ширка	54	62	ZMMU_s-190506
LAV2154	♂	Арси, Ширка	54	62	ZMMU_s-190512
LAV2704	♀	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197734
LAV2705	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197707
LAV2709	♀	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197711
LAV2716	♀	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197714
LAV2717	♀	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197715
LAV2718	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197716
LAV2719	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197717
LAV2726	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197719
LAV2728	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197738
LAV2730	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197720
LAV2731	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197721
LAV2733	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197723
LAV2910	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197944
LAV2911	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197945
LAV2912	♂	Арси, хр. Галама	54	62	ZMMU_s-197946
<b><i>S. albipes</i></b>					
LAV1005	♂	Черчерские горы	46	50	ZMMU_s-168959
LAV1010	♂	Черчерские горы	46	50	ZMMU_s-168960
LAV1211	♀	оз. Тана	46	50	ZMMU_s-175964
LAV1212	♀	оз. Тана	46	50	ZMMU_s-175965
LAV1577	♂	Тепи	46	50	ZMMU_s-181601
LAV1658	♂	Чингава	46	50	ZMMU_s-181702
LAV2807	♂	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197671

LAV2808	♀	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197672
LAV2809	♂	Арси, гора Чилало	46	51	ZMMU_s-197673
LAV2816	♂	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197676
LAV2817	♀	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197677
LAV2818	♀	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197678
LAV2819	♂	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197679
LAV2822	♂	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197681
LAV2823	♂	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197682
LAV2825	♂	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197684
LAV2826	♀	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197685
LAV2828	♀	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197686
LAV2829	♀	Арси, гора Чилало	46	50	ZMMU_s-197687
LAV3062	♂	Аддис Абеба	46	50	ZMMU_s-197923
<b><i>S. cf. ruppi</i></b>					
LAV1626	♂	Чингава	46	50	ZMMU_s-181698
LAV1631	♀	Чингава	46	50	ZMMU_s-181699
<b><i>S. griseicauda</i></b>					
LAV2144	♂	Арси, Ширка	54	58	ZMMU_s-190516
LAV2160	♂	Арси, Ширка	54	58	ZMMU_s-190521
LAV2702	♀	Арси, хр. Галама	54	58	ZMMU_s-197733
LAV2703	♀	Арси, хр. Галама	54	58	ZMMU_s-197734
LAV2724	♂	Арси, хр. Галама	54	58	ZMMU_s-197735
LAV2725	♀	Арси, хр. Галама	54	58	ZMMU_s-197736
LAV2729	♀	Арси, хр. Галама	54	58	ZMMU_s-197739
LAV2800	♂	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197742
LAV2801	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197743
LAV2803	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197745
LAV2804	♂	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197746
LAV2805	♂	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197747
LAV2806	♂	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197748
LAV2812	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197749
LAV2813	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197750
LAV2814	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197751
LAV2815	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197752
LAV2820	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197753
LAV2827	♀	Арси, гора Чилало	54	58	ZMMU_s-197754
LAV2916	♂	Арси, хр. Галама	54	58	ZMMU_s-197961
<b><i>S. "pseudogriseicauda"</i></b>					
LAV1935	♀	Дебре-Сина	54	58	ZMMU_s-189424
LAV1950	♂	Дебре-Сина	54	58	ZMMU_s-189430
<b><i>Stenocephalemys sp. A</i></b>					
LAV1404	♂	Симиен	50	52	ZMMU_s-178780
LAV1416	♀	Симиен	50	52	ZMMU_s-178784
LAV1421	♂	Симиен	50	52	ZMMU_s-178786
LAV1432	♂	Симиен	50	52	ZMMU_s-178790