

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова  
Российской академии наук**

*На правах рукописи*

**Комарова Валерия Александровна**

**Микроэволюционные процессы на выраженном высотном  
градиенте в горных тропиках на примере крапчатых  
жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s.l.**

**1.5.12 – Зоология**

**Диссертация на соискание ученой степени**

**кандидата биологических наук**

**Научный руководитель:**

**доктор биологических наук**

**Леонид Александрович Лавренченко**

**Москва – 2023**

## Оглавление

Аннотация.....	5
Введение .....	7
Актуальность и степень изученности проблемы .....	7
Цель и задачи исследования .....	9
Научная новизна.....	10
Теоретическая и практическая значимость работы .....	10
Положения, выносимые на защиту .....	11
Личный вклад автора .....	12
Достоверность и апробация результатов работы .....	12
Глава 1. Обзор литературы .....	14
1.1. Древо жизни: всегда ли расходятся виды? .....	14
1.1.1. Сетчатая эволюция жизни: гибридизация и горизонтальный перенос генов.....	14
1.1.2. Сетчатая эволюция: межвидовая гибридизация и интрогрессия как факторы микроэволюции.....	19
1.1.2. Эволюционная роль и распространение межвидовой интрогрессии у млекопитающих в природе.....	30
1.2. Значение горных тропиков для микроэволюционных исследований .....	42
1.2.1. Геоморфологическая история, топографические и климатические особенности Эфиопии .....	42
1.2.2. Эфиопское нагорье как полигон для микроэволюционных исследований.....	51
1.3. Общая характеристика крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса <i>Lophuromys flavopunctatus</i> s.l.....	55
1.3.1. Систематическое положение и видовой состав крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса <i>Lophuromys flavopunctatus</i> s.l. ....	55

1.3.2. Эколого-географическая и морфологическая характеристика представителей крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса <i>Lophuromys flavopunctatus</i> s.l. Эфиопского нагорья.....	58
Глава 2. Материалы и методы .....	70
2.1. Сбор материала в полевых условиях .....	70
2.2. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование митохондриальных и ядерных генов по Сэнгеру .....	73
2.3. Подготовка библиотек случайных фрагментов методом ddRAD.....	79
2.3.1. Пробоподготовка ddRAD библиотек .....	80
2.3.2. Секвенирование библиотек, подготовленных методом ddRad, и получение SNPs данных .....	83
2.4. Проведение филогенетического анализа и построение медианной сети гаплотипов на основе последовательности гена <i>CYTB</i> .....	85
2.5. Анализ ядерных маркеров .....	88
2.5.1. Разграничение видов и sNMF анализ .....	88
2.5.2. Построение видового дерева и датирование узлов дивергенции .....	91
2.5.3. Оценка степени межвидовой интрогрессии на основе данных ddRADseq .....	93
2.6. Получение и анализ полных митохондриальных геномов .....	95
2.6.1. Пробоподготовка библиотек и сборка полных митохондриальных геномов .....	95
2.6.2. Филогенетический анализ.....	100
Глава 3. Результаты.....	103
3.1. Разнообразие и распространение основных митохондриальных линий ...	103
3.1.1. Филогенетический анализ на основе последовательностей гена <i>CYTB</i> .....	103
3.1.2. Географическое распространение и разнообразие гаплотипов мтДНК .....	107
3.1.3. Анализ полных митохондриальных геномов .....	109
3.2. Филогенетическая структура эфиопских <i>Lophuromys</i> на основе ядерных маркеров и методов разграничения видов .....	112

3.3. Видовое дерево и датирование узлов дивергенции.....	117
3.4. Свидетельства межвидовой интрогрессии ядерного генома .....	121
Глава 4. Обсуждение.....	123
4.1. Филогенетические взаимоотношения и видовое разнообразие крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса <i>Lophuromys flavopunctatus</i> s.l. в свете молекулярно-генетических исследований .....	123
4.1.1. <i>L. chrysopus</i> (2n = 54).....	124
4.1.2. <i>L. melanonyx</i> (2n = 60).....	125
4.1.3. Видовая группа: <i>L. brevicaudus</i> , <i>L. flavopunctatus</i> и <i>L. brunneus</i> (2n =68) .....	127
4.1.4. Видовая группа: <i>L. chercherensis</i> , <i>L. pseudosikapusi</i> , <i>L. simensis</i> и <i>L. menageshae</i> (2n = 70) .....	128
4.2. Интенсивная адаптивная радиация в среднем плейстоцене и следы разновременных ретикулярных процессов.....	130
4.3. Возможные эволюционные сценарии предполагаемой митохондриальной интрогрессии .....	144
Глава 5. Заключение.....	154
Выводы .....	156
Благодарности .....	158
Список публикаций автора по теме диссертации .....	159
Список литературы .....	161
Приложение .....	208

## Аннотация

Эфиопское нагорье представляет собой важнейший центр биоразнообразия и эндемизма среди млекопитающих на Земле. В данной работе мы исследовали генетическое разнообразие и филогенетические взаимоотношения девяти эндемичных видов крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Эфиопского нагорья. Эфиопские представители этого комплекса заселяют экологически различающиеся местообитания Эфиопского нагорья от горных тропических лесов до афро-альпийского пояса и служат подходящими модельными объектами для изучения эволюционных процессов, формирующих высокое генетическое и экологическое разнообразие в горных центрах биоразнообразия и эндемизма. С использованием обширного набора генетических данных от 322 экземпляров девяти видов эфиопских *Lophuromys* (сборы из всех известных частей их ареалов), нами были получены данные по полным митохондриальным геномам, четырем ядерным маркерам (*IRBP*, *GHR*, *DHCR24-7*, *WLS-7*), а также SNP, извлеченным из данных ddRAD секвенирования. На основе полученных данных мы провели филогенетический анализ, разграничение видовых границ и оценку времен дивергенции между видами и отдельными митохондриальными линиями. При сравнении полученных результатов мы обнаружили значительное несоответствие филогений, построенных на основе митохондриальных и ядерных генов. Так, в популяциях высокогорных видов с противоположных сторон Рифтовой долины (*L. melanonyx* и *L. simensis*) найдены по две глубоко дивергировавшие митохондриальные линии, одна из которых (у каждого вида) обнаруживает сходство с митохондриальным геномом населяющего низкие высоты *L. menageshae*. Сходство митохондриальных геномов в популяциях этих трех видов (*L. simensis*, *L. melanonyx*, и *L. menageshae*), вероятно, связано с древними событиями интрогрессивной гибридизации в зоне вторичного контакта форм, не полностью выработавших механизмы репродуктивной изоляции. Кроме этого, в популяциях *L. brunneus* и *L. simensis* были найдены особи, несущие

митохондриальный геном современных *L. flavopunctatus* и *L. menageshae*, соответственно, что может свидетельствовать о недавних событиях межвидовой интрогрессии. Также мы провели оценку степени ядерной интрогрессии на основе SNP с использованием так называемого ABBA-BABA теста. Результаты анализа выявили следы ядерной интрогрессии для случаев предположительно недавних событий межвидовой гибридизации в парах видов *L. menageshae* – *L. simensis* и *L. flavopunctatus* – *L. brunneus*. В совокупности, полученные нами результаты позволили предложить сценарий эволюционной истории данной группы, согласно которому современные виды и их генетическое разнообразие сформировались в результате сложного сочетания процессов дивергентной и ретикулярной эволюции. Рассмотрены различные гипотезы, объясняющие наблюдаемый паттерн интрогрессии мтДНК у двух афро-альпийских видов (*L. simensis*, *L. melanonyx*).

## Введение

### Актуальность и степень изученности проблемы

Эфиопия, представляющая собой северную и самую большую часть Восточного Афромонтанного центра биоразнообразия (Eastern Afromontane Biodiversity Hotspot, ЕАМВН), считается одним из наиболее важных центров биоразнообразия и эндемизма среди млекопитающих в Африке (Mittermeier et al., 2011). Благодаря высокому уровню эндемизма, уникальным климатическим особенностям и сложному горному рельефу, фрагментированному Рифтовой долиной и каньонами крупных речных долин, территория Эфиопского нагорья предоставляет уникальные возможности для исследования различных микроэволюционных процессов в горных тропиках (Altshuler, 2006).

К настоящему времени, процессы, ответственные за происхождение высокого видового разнообразия в горных тропиках, изучены явно недостаточно и могут быть сложнее, чем это предполагалось ранее. Поскольку Великая Рифтовая долина и глубокие речные каньоны, по всей видимости, представляют непреодолимые географические барьеры, ограничивающие поток генов между популяциями высокогорных видов (например, растений – Mairal et al., 2017; амфибий – Evans et al., 2011; млекопитающих – Gottelli et al., 2004; Belay, Mori, 2006; Nicolas et al., 2008; Colangelo et al., 2013; птиц – Bowie et al., 2004), весьма вероятно, что современное видовое разнообразие Эфиопии возникло в результате аллопатрического видообразования. С другой стороны, разнообразие создаваемых стабильным климатом экологических ниш и возможность узкой специализации отдельных видов создают предпосылки для экологической диверсификации (градиентная модель видообразования) вдоль высотного градиента природных условий (Bryja et al., 2018; Freilich et al., 2014; Лавренченко, 2011). Кроме этого, периодические колебания климата в плейстоцене вызвали неоднократные сдвиги границ высотных поясов растительности в горных экосистемах и оказывали влияние на расселение, темпы видообразования, а также

на пространственную структуру генетического разнообразия в различных группах организмов горной Африки, адаптированных к различным высотным диапазонам (например, растений — Kebede et al., 2007; Mairal et al., 2017; амфибий — Freilich et al., 2016; Smith et al., 2017; млекопитающих — Gottelli et al., 2004, птиц — Bowie et al., 2023). Это могло способствовать вторичным контактам между таксонами, не полностью выработавшими надежные механизмы репродуктивной изоляции. Возможные свидетельства древней межвидовой гибридизации (интрогрессия “чужой” мтДНК) выявлены для некоторых групп мелких млекопитающих ЭН (Bryja et al., 2018; Bryja et al., 2019a; Lavrenchenko et al., 2004).

В качестве объекта исследования нами выбраны девять видов крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* sensu lato (s.l.) Эфиопского нагорья. Ряд особенностей экологии и распространения эфиопских представителей данного комплекса делает их удобными модельными объектами для исследования различных микроэволюционных процессов на выраженном высотном градиенте природных условий. Так, некоторые из этих видов заселяют экологически различающиеся пояса единого горного массива (Lavrenchenko et al., 1998; 2000), что позволяет предполагать выраженный характер их адаптации к достаточно узкому диапазону условий среды. Уровень морфологического разнообразия среди эфиопских *Lophuromys* существенно выше по сравнению с другими 12 видами, населяющими территорию остальной части ареала данной группы за пределами Эфиопии (Lavrenchenko et al., 2007). Показано, что семь из девяти эфиопских видов обитают в условиях локальной симпатрии, в то время как все неэфиопские виды являются строго аллопатрическими (Lavrenchenko et al., 2007; Verheyen et al., 2007). Кроме этого, некоторые виды комплекса представляют собой уникальный пример множественной ретикулярной эволюции (Lavrenchenko et al., 2004; 2007). Первые свидетельства присутствия ретикулярных процессов в эволюции эфиопских видов *Lophuromys* – интрогрессия «чужеродной» митохондриальной ДНК вследствие древних событий межвидовой гибридизации – показаны в работе Lavrenchenko et

al. (2004). Стоит отметить, что это предположение было основано на данных полимеразной цепной реакции с использованием случайных праймеров (random amplified polymorphic DNA in polymerase chain reaction, RAPD-PCR), которые могут не подходить для филогенетических реконструкций (Lambooy, 1994), последовательностях двух митохондриальных генов, а также на ограниченной выборке образцов, собранных в нескольких локальностях.

Для адекватного описания сложного взаимодействия дивергентных и ретикулярных процессов необходимо использование набора ядерных генов. Поскольку подавляющее большинство современных исследований подобных процессов основано на весьма ограниченном наборе генетических маркеров, особо востребованным является применение методов высокопроизводительного секвенирования, которые позволяют получить обширный набор данных по всему ядерному геному.

### **Цель и задачи исследования**

Цель работы: реконструкция эволюционной истории эфиопских представителей надвидового комплекса крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s.l., выявление особенностей микроэволюционных процессов на выраженном высотном градиенте в горных тропиках. Для достижения данной цели были поставлены следующие задачи:

- 1) Провести реконструкцию филогенетических взаимоотношений эфиопских представителей *Lophuromys flavopunctatus* s.l. на основе наборов митохондриальных и ядерных (включая данные ddRadSeq) маркеров.
- 2) Оценить времена дивергенции эфиопских видов комплекса, определить возраст предполагаемых событий древней гибридизации.
- 3) Провести детальный филогеографический анализ видов, предположительно вовлеченных в разновременные ретикулярные процессы.

- 4) Оценить степень возможной интрогрессии участков ядерного генома на основе данных ddRadSeq.
- 5) Провести реконструкцию дивергентных и ретикулярных процессов, определивших эволюционную историю надвидового комплекса крапчатых жестковолосых мышей.

### **Научная новизна**

Использование мультилокусного анализа и ddRAD-данных позволило получить окончательно разрешенную филогению эфиопских видов комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. и пролить свет на филогенетические взаимоотношения между ними. Впервые получены последовательности полных митохондриальных геномов для эфиопских *Lophuromys* (Komarova et al., 2022), послужившие основой для детального анализа их филогенетической структуры. Подтверждена гипотеза о множественной ретикуляции, включающей предполагаемые события как современной, так и древней интрогрессии мтДНК, среди некоторых видов эфиопских *Lophuromys*, населяющих крайне ограниченные территории.

### **Теоретическая и практическая значимость работы**

Полученные в нашем исследовании результаты вносят вклад в эволюционную биологию, способствуя лучшему пониманию механизмов формирования и поддержания современного биологического разнообразия, большая часть которого сконцентрирована в горных тропиках. Применение различных методов при исследовании филогенетических взаимоотношений видов крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s.l. позволяет апробировать данный комплексный подход и при изучении других групп мелких млекопитающих, населяющих горные тропики.

Проведенное исследование имеет потенциальное природоохранное значение. Несмотря на то, что часть ареалов исследованных видов расположена на территориях Национальных Парков, их местообитания находятся под угрозой

исчезновения как за пределами, так и внутри охраняемых территорий из-за чрезмерного выпаса скота, пожаров и вырубки лесов. Кроме того, некоторые из исследованных видов являются малочисленными эндемиками (*L. menageshae*, *L. chercherensis*, *L. pseudosikapusi*) или занимают крайне ограниченные участки афро-альпийских местообитаний (*L. melanonyx*), в связи с чем подлежат особой охране.

Полученные результаты вносят вклад в понимание общих процессов адаптации млекопитающих к условиям высокогорья и могут иметь определенное медицинское значение.

Материалы исследования могут быть использованы при подготовке лекций по зоологии, генетике и эволюционной биологии.

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

1) Выявленные случаи несогласованности результатов реконструкции митохондриальной и ядерной филогении эфиопских *Lophuromys* объясняются одновременными процессами гибридизации и последующей интрогрессии мтДНК.

2) Установлена исходная видоспецифичность митохондриальных геномов для трех видов (*L. melanonyx*, *L. menageshae* и *L. simensis*), предположительно вовлеченных в процессы древней межвидовой гибридизации.

3) Генетическое и видовое разнообразие эфиопских *Lophuromys* сформировалось в результате «многослойного» сочетания сложных дивергентных и ретикулярных процессов.

## **Личный вклад автора**

Автор лично принимала участие в сборе материала в течение одной из экспедиций териологического отряда СРЭБЭ (2020 г.) в Национальном Парке Чебера Чурчура, расположенном в бассейне реки Омо. В ходе данной экспедиции был собран обширный материал по мелким млекопитающим, в том числе по представителям избранной группы. Лабораторная обработка материала (собранного в 1995 – 2020 гг.) с использованием современных молекулярно-генетических методов (пробоподготовка образцов для секвенирования по Сэнгеру) и филогенетический анализ полученных результатов были выполнены автором лично на базе Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. Пробоподготовка библиотек для высокопроизводительного секвенирования методом ddRadSeq и последующий анализ результатов выполнены при активном участии автора на базе Института биологии позвоночных Академии Наук Чешской Республики (Чехия, Брно). Подготовка и написание всех разделов диссертации полностью выполнены автором, вклад автора в подготовку диссертации составил не менее 95 %. Все опубликованные по теме диссертации статьи подготовлены и написаны при непосредственном участии автора.

## **Достоверность и апробация результатов работы**

Достоверность результатов исследования обеспечивается использованием проверенных общепринятых методик полевого сбора материалов и анализа данных, опубликованных в международных научных рецензируемых журналах, а также сертифицированного оборудования. Опубликованные по теме диссертации статьи прошли экспертную проверку ведущими отечественными и зарубежными специалистами в области зоологии и эволюционной биологии. Основные результаты диссертации были представлены на международной конференции по мелким млекопитающим Африки “The 13th African Small Mammal Symposium” (г.

Мекеле, Эфиопия, 16 – 21 сентября 2019 г.); международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2021» (г. Москва, Россия, МГУ им. М. В. Ломоносова, 12 – 23 апреля 2021); XI съезде териологического общества при РАН «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (г. Москва, Россия, 14 – 18 марта 2022, ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН); IV-ой международной конференции «Современные проблемы биологической эволюции» (г. Москва, Россия, Государственный Дарвиновский музей; 17 – 20 октября 2022).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 6 печатных работ, из них статей в журналах из списка ВАК РФ и в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и Web of Science — 6.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация изложена на 234 страницах текста и состоит из Аннотации, Введения, 5 глав основной части (Обзор литературы, Материалы и методы, Результаты, Обсуждение, Заключение), Выводов, Благодарностей, Списка публикаций автора по теме диссертации, Списка цитируемой литературы, включающего 434 источника, и Приложения. Проиллюстрирована 16 рисунками и 6 таблицами в основном тексте, 4 рисунками и 4 таблицами в приложении.

# Глава 1. Обзор литературы

## 1.1. Древо жизни: всегда ли расходятся виды?

### 1.1.1. Сетчатая эволюция жизни: гибридизация и горизонтальный перенос генов

Проблема вида и видообразования, безусловно, может быть названа одной из основополагающих фундаментальных проблем эволюционной биологии. Со времен публикации труда Чарльза Дарвина «Происхождение видов» в 1859 году, предполагалось, что эволюция всех живых существ на Земле носит исключительно дивергентный характер (Darwin, 2004). Другими словами, процесс видообразования, как полагал Дарвин, можно представить в виде величественного постоянно ветвящегося древа, что подчеркнуто единственной знаменитой иллюстрацией в «Происхождении...» (Doolittle, 1999). Согласно Дарвиновской концепции эволюции, общий предок всех клеточных форм жизни (Last Universal Common Ancestor или LUCA; Iwabe et al., 1989) мог разделиться на несколько ветвей, соответствующих близкородственным видам-потомкам, дивергировавшим с течением времени. Каждый из этих видов, в свою очередь, может делиться и расходиться дальше и так до бесконечности на протяжении всей истории жизни (Futuyma, 2009). Если рассматривать эволюционную концепцию в целом, становится очевидным, что Дарвин предложил простейший механизм возникновения новых видов путем преобразования постепенных случайных изменений (генетических мутаций) в далеко не случайные адаптации — того, что иногда называют «эволюционными новшествами» — под действием направленного естественного отбора (Losos et al., 2017). Эволюция через адаптации, без преувеличения, была названа одной из наиболее важных идей в истории человечества (Orr, Dennett, 1996).

Долгое время концепция единого древа жизни основывалась на представлении, что после разделения исходного вида, его потомки утрачивают способность скрещиваться друг с другом ввиду возникновения репродуктивной

изоляции. Таким образом, после разделения они эволюционируют независимо и изолированно друг от друга согласно схеме «случайные мутации плюс естественный отбор». Таким образом, каждый возникший в результате дивергенции вид вынужден самостоятельно «изобретать» полезные адаптации, не имея возможности заимствовать последние от других видов. Однако, открытие обширного горизонтального переноса генов (однонаправленный перенос фрагментов генома между неродственными организмами, далее ГПГ) сначала среди прокариотов (бактерии, археи) и вирусов (Griffith, 1928; Heinemann, Sprague, 1989; Koonin et al., 2001; Gogarten et al., 2002), а позже между разными царствами живых организмов, прокариотов и эукариотов (например, Kidwell, 1992; Hotopp, 2007; Hotopp, 2011; Sieber et al., 2017; Husnik, McCutcheon, 2017) заставило пересмотреть основополагающую концепцию классического дарвинизма, а именно идею о дивергентном характере эволюции для всех живых существ (Doolittle, 1999). В частности, открытие симбиотического происхождения эукариотической клетки от архей и бактерий (прежде всего митохондрий и хлоропластов) оказало существенное влияние на изменение представления об эволюции (Sagan, 1967; Margulis, 2009). Таким образом, вокруг концепции единого дерева жизни развернулась горячая научная полемика, следствием которой стала замена классического образа дерева жизни на метафору сети, содержащую множество горизонтальных связей (Hilario, Gogarten, 1993; Doolittle, 1999; Gogarten et al., 2002). Становилось очевидным, что эволюция всех живых организмов на Земле не похожа на постоянно ветвящееся древо жизни, а напоминает скорее запутанную сеть (*reticulum*).

Нам нет необходимости подробно вдаваться в молекулярные механизмы ГПГ, которые хорошо известны для прокариотов (конъюгация при помощи плазмид у бактерий, перенос бактериофагами — трансдукция, и трансформация) и которым посвящен большой пласт литературы (для обзора см. Bushman, 2002). Стоит лишь отметить, что феномен ГПГ играет большую роль в мире прокариотов, нежели эукариотов (Koonin et al., 2001; Gogarten et al., 2002; Lartigue

et al., 2007; Herndl et al., 2022) и без преувеличения является основной движущей силой в эволюции первых (Gogarten et al., 2002; Sieber et al., 2017), не имеющих полового процесса и иных механизмов рекомбинации генетического материала, кроме конъюгации. По-видимому, ГПГ может рассматриваться как один из способов повышения генетического разнообразия путем «незаконной» рекомбинации и как важное условие для выживания бесполой популяции во избежание накопления вредных мутаций (Koonin, Wolf, 2008), известных как храповик Меллера (Muller, 1964). Что же тогда с эукариотами, которым несвойственны бактериальные механизмы конъюгации и трансформации? Весьма вероятно, что эукариоты, в особенности одноклеточные, выработали иные механизмы, позволяющие заимствовать «чужие» прокариотические гены (Wijayawardena et al., 2013; Ono et al., 2021). Появляется все больше доказательств в пользу значительного вклада этого процесса в эволюцию эукариотов (Nakashima et al., 2004; Ono et al., 2005; Feschotte, Pritham, 2007, Sibbald et al., 2020), в частности хорошо известное всем химерное происхождение эукариотической клетки в процессе симбиоза с бактериями — своего рода радикальный способ объединить эволюционные достижения филогенетически отдаленных организмов (таких как археи и бактерии) в одном (Margulis, 2009). Случаи генетического обмена между одноклеточными эукариотами тоже хорошо известны, хотя встречаются гораздо реже (например, Peixoto, Roos, 2007; Kishore et al., 2013). А вот свидетельства ГПГ между многоклеточными эукариотами более редки. Тем не менее с развитием сравнительной геномики их число неуклонно растет, такой обмен нередко встречается в системах паразит-хозяин, характеризующихся наличием тесного межклеточного контакта между генетически отдаленными организмами — основной причины, по которой паразиты становятся реципиентами генов (реже донорами) (Подгорная, Галактионов, 2009; Wijayawardena et al., 2013). Чаще всего такие примеры (в основном перенос митохондриальной ДНК) находят распространение преимущественно у паразитических и эпифитных растений (Richardson, Palmer, 2006; Kwolek et al.,

2017; Ono et al., 2021), реже в паразит-хозяинных системах у животных (Wijayawardena et al., 2013; Sibbald et al., 2020). По мере усложнения внутриклеточной организации организмов различными мембранными органеллами (включая ядра) формировались адаптации, в результате которых ГПГ становился более редким событием в эволюции эукариотов (Embley, Martin, 2006; Martin, Koonin, 2006). Так, для ограничения бесконтрольного обмена генами большинство эукариотов, в особенности высшие растения и животные, выработали эффективные адаптации, важнейшими из которых стали половое размножение, репродуктивная изоляция и, как следствие, строгая избирательность (эндогамия), практически полностью заменившие ГПГ (Embley, Martin, 2006). Безусловно, у прокариотов процесс обмена генами не является полностью бесконтрольным, как считали ранее (Margulis, 2009), и у них также в процессе эволюции сформировалась подобная избирательность: филогенетически близкие микроорганизмы обмениваются генами чаще, чем генетически отдаленные (Gogarten et al., 2002), что определенно имеет биологический смысл (Díaz et al., 2011). Однако, у эукариотов с их половым процессом механизмы избирательности стали настолько строгими, что это привело к формированию изолированных группировок — биологических видов, которых нет у прокариотов (Марков, Наймарк, 2022). Таким образом, типичное половое размножение и репродуктивная изоляция стали ключевыми для видообразования у растений и животных (например, Martin, Koonin, 2006).

Традиционно половой процесс эукариотов, важнейшую роль в котором играет взаимный обмен гомологичными участками двух целых геномов или полногеномная гомологичная рекомбинация, не принято рассматривать в качестве варианта ГПГ, хотя, общий смысл этих механизмов близок и сводится к объединению генов от разных организмов в общем геноме (Марков, Наймарк, 2022). Стало быть, следует внести некоторую ясность в понимание явления обмена генами между неродственными организмами. Если же «чужие» гены были приобретены посредством более примитивных механизмов, таких как процессы

трансформации (через окружающую среду), конъюгации (намеренный перенос), трансдукции (при помощи вирусов-бактериофагов) (Bushman, 2002) или активного переноса в паразитарных и симбиотических системах, где происходит тесный физический межклеточный контакт между генетически отдаленными организмами (Подгорная, Галактионов, 2009), то говорят о горизонтальном переносе генов (ГПГ). Иногда перенос генов в геном реципиента путем вышеперечисленных каналов коммуникации объединяют под общим понятием «незаконной» рекомбинации. В отличие от гомологичной рекомбинации, генетическое разнообразие достигается не путем замещения одного фрагмента ДНК в геноме другим похожим, а добавлением отдельных фрагментов ДНК к уже имеющимся генам. Именно так микроорганизмы получают новые полезные гены (Sherratt, 1978). Когда хотят подчеркнуть, что обмен генами произошел между неродственными организмами при скрещивании, говорят о гибридизации (Rhymer, Simberloff, 1996), особое внимание которой будет уделено в следующих главах обзора.

Краткий обзор становления и развития эволюционной концепции древа жизни позволил нам проиллюстрировать, что обмен генами в широком его смысле происходил у всех биологических форм жизни в течение эволюции гораздо чаще, нежели это предполагали ранее. Значимость обмена генами *sensu lato* для эволюции организмов как обмена адаптациями трудно переоценить (Waddington, 2014), поскольку они позволяют переходить организмам на новые уровни организации (Sibbald et al., 2020). С появлением свидетельств о наличии ретикулярных процессов (то, что мы назвали горизонтальным переносом генов и гибридизацией) среди живых организмов в природе (Kidwell, 1992; Arnold, 2006; Toews, Brelsford, 2012; Wijayawardena et al., 2013; Husnik, McCutcheon, 2017) эволюция представляется нам в совершенно ином свете. Оказалось, что механизмы репродуктивной изоляции не всегда абсолютны, даже у высших растений и многоклеточных животных (Heiser, 1973; Dowling, Secor, 1997; Arnold, 2006; Arnold, Fogarty, 2009; Toews, Brelsford, 2012). Стало ясно, что биологическая

эволюция напоминает скорее запутанную сеть, чем постоянно расходящееся филогенетическое древо жизни. Отсюда следует понятие ретикулярной или сетчатой эволюции, представляющей собой любые эволюционные процессы, приводящие к тому, что родственные взаимоотношения между видами (или другими таксонами) могут быть отражены в виде филогенетического дерева с перемычками (Futuyma, 2009; Mallet et al., 2016). Следующий раздел обзора будет посвящен межвидовой гибридизации (*interspecies hybridization*) — процессу скрещивания между генетически отдаленными популяциями, принадлежащими к двум самостоятельным, но близкородственным видам (Harrison, 1990; Rhymer, Simberloff, 1996). В ней будет рассмотрено одно из возможных последствий гибридизации, известное под названием интрогрессия, с помощью которого разные виды приобретают общие гены в результате возвратного скрещивания (Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997). Особое внимание будет уделено этим процессам в эволюции млекопитающих.

### **1.1.2. Сетчатая эволюция: межвидовая гибридизация и интрогрессия как факторы микроэволюции.**

Как мы уже выяснили в предыдущем разделе, наличие репродуктивной изоляции в жизни растений и животных не всегда означает абсолютное отсутствие возможности для скрещивания одного вида с другими или что такое скрещивание будет бесплодным, если оно произойдет (Arnold, 1997; Futuyma, 2009). Многие виды скрещиваются и производят гибридов не только в неволе или вследствие вмешательства человека, как предполагал ботаник Андерсон (Anderson, 1948), но и в естественных условиях (Gabryś et al., 2021). Благодаря современным методам генетики мы теперь знаем, что в природе существуют механизмы репродуктивной изоляции (McGovern, 1975; Nosil, 2012). В литературе выделяют презиготическую изоляцию, связанную с постепенным накоплением морфологических или поведенческих различий (Kochhar et al., 2002; Futuyma, 2009), и постзиготическую, проявляющуюся в генетической несовместимости, снижении плодовитости или жизнеспособности гибридных особей (McGovern, 1975; Wu,

Palopoli, 1994; Futuyma, 2009). Однако все больше данных подтверждают, что эти изолирующие механизмы не полностью ограничивают поток генов (Mallet, 2005).

Значительное внимание межвидовой гибридизации уделяли ботаники, рассматривая этот феномен как существенный фактор эволюции (Lotsy, 1916; Anderson, 1949; Anderson, Stebbins, 1954; Heiser, 1973), в то время как зоологи подчеркивали негативные последствия гибридизации для приспособленности, особенно у позвоночных животных и, следовательно, роль этого явления в эволюции животного мира явно была недооценена (Mayr, 1963). Однако, с интенсивным развитием методов молекулярной генетики, в конце XX в. стали появляться свидетельства межвидовой гибридизации среди позвоночных животных (Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997; Arnold, 2006). В частности, появление современных методов полногеномного секвенирования NGS (секвенирование следующего поколения или next generation sequencing) произвело настоящий прорыв в изучении этого сложного процесса. Так, благодаря прочтению полных геномов целого ряда немодельных видов были получены свидетельства о более широком распространении межвидовой гибридизации среди животных в природе, нежели предполагали ранее (Green et al., 2010; Dasmahapatra et al., 2012; Toews, Brelsford, 2012; Shurtliff, 2013; Huerta-Sánchez et al., 2014; Fontaine et al., 2015; Meier et al., 2017; Barlow et al., 2018; Palkopoulou et al., 2018; Taylor, Larson, 2019; Gabryś et al., 2021; Adavoudi, Pilot, 2022; Lan et al., 2022; Wang et al., 2022; Cairns et al., 2023). В конечном итоге это привело к переоценке роли межвидовой гибридизации в эволюционной диверсификации живых организмов, и это явление стало восприниматься как обычное среди животных, в частности у млекопитающих (Боркин, Литвинчук, 2013; Shurtliff, 2013), хотя различия в частоте гибридизации между видами высших растений и животных по-прежнему сохраняются. Так, по данным литературы случаи межвидовой гибридизации известны примерно для 25% высших растений и только для 10% видов животных (Mallet, 2005; Mallet et al., 2016). При этом, способности к гибридизации у разных таксономических групп животных, также,

как и у растений, весьма различны (Mallet, 2005). Среди позвоночных животных, судя по литературным данным, межвидовая гибридизация чаще всего встречается у птиц (Randler, 2004; Mallet, 2005; Gabryś et al., 2021) и затрагивает примерно от 10% (Grant, Grant, 1992) до 21% (Justyn et al., 2020) видов этого класса в мировой фауне. Парадоксальным является тот факт, что сам Майр, известный орнитолог, относил птиц к группе животных с низкой частотой гибридизации (Майр, 1968). Хотя число свидетельств естественной гибридизации у млекопитающих продолжает увеличиваться, доля гибридизирующих видов в пределах этого класса меньше, чем в других группах позвоночных и составляет примерно 6% (Mallet, 2005). По последним сведениям, гибридизация чаще происходит в отрядах хищных (Carnivora, число видов отряда составляет 5% среди всех млекопитающих) и китопарнокопытных (Cetartiodactyla, число видов отряда составляет 6% среди всех млекопитающих) с частотами встречаемости 39% и 27% соответственно (Adavoudi, Pilot, 2022). Любопытно, что среди наиболее богатых видами отрядов — грызунов (Rodentia; число видов отряда — 42%) и рукокрылых (Chiroptera; число видов отряда — 21%) — гибридизация представлена лишь в 16% и 5% случаев соответственно (Adavoudi, Pilot, 2022). Следует, однако, учитывать, что среди отрядов грызунов и рукокрылых случаи гибридизации не зарегистрированы для ряда семейств и родов (Shurtliff, 2013). Вероятно, подобная скудность данных может быть связана с акцентом исследований на конкретных хорошо изученных родах грызунов и ограниченным количеством исследований у рукокрылых (Afonso et al., 2017). Среди млекопитающих гибридизация нередко встречается и в других группах, таких как сумчатые (Marsupialia; Neaves et al, 2010), насекомоядные (Lipotyphla; например, Богданов и др, 2009; Банникова, Лебедев, 2010; Орлов и др., 2011), непарнокопытные (Iacolina et al., 2018).

По мере увеличения числа исследований, посвященных гибридизации, росло и число трактовок этого явления. Нередко под гибридизацией многие исследователи понимали скрещивание между любыми отличными популяциями, независимо от их таксономического статуса, даже если речь шла о популяциях в

пределах одного вида (Боркин, Литвинчук, 2013; Harrison, 1990; Schwenk, Spaak, 1995; Rhymer, Simberloff, 1996; Arnold, 2006). Чтобы различать эти случаи и избежать разногласий, в нашей работе под гибридизацией мы будем иметь в виду межвидовую гибридизацию в естественных условиях. Речь пойдет о скрещивании особей, предположительно относящихся к двум самостоятельным, но близкородственным видам. Принято считать, что к межвидовой гибридизации особенно склонны эволюционно молодые виды, у которых барьеры постзиготической репродуктивной изоляции ненадежны или отсутствуют (Coyne, Orr, 2004). Случаи отдаленной межвидовой гибридизации между представителями разных родов и даже семейств тоже возможны, но крайне редко встречаются в природе, в особенности у позвоночных животных (Coyne, Orr, 1997; Arnold et al., 2008). За всю историю зоологии известно лишь несколько подобных случаев и зачастую такие гибриды были стерильны (у лососевых и карповых — Chevassus, 1979; воробьинообразных — Parkes, 1961; курообразных — Makos, Smyth, 1970; приматов — Zinner et al., 2011). Причина этого интуитивно понятна — естественные механизмы постзиготической изоляции (McGovern, 1975), основанные на значительных различиях геномов родительских видов, не способных к гомологичной рекомбинации (Diaz et al., 2011). У некоторых рептилий в результате гибридизации возникают партеногенетические виды, где проблемы гомологичной рекомбинации решаются путем эндодупликации генома (Гребельный, 2008; Dedukh et al., 2022).

У млекопитающих межвидовая гибридизация встречается реже по сравнению с остальными классами позвоночных (Mallet, 2005). Это, вероятно, связано с выработкой у них более сложных механизмов постзиготической изоляции. У млекопитающих широко распространено явление так называемого геномного импринтинга (genomic imprinting) — типа постзиготической изоляции, состоящего в избирательной экспрессии генетических аллелей в зависимости от пола родительских организмов. Некоторые гены в родительских половых клетках определенным образом «метятся», например, посредством метилирования, и

будучи «помеченными», прекращают свою работу у потомства (Kaneda, 2011; Engel, 2015). В результате такого эпигенетического процесса возрастает вероятность гибридного дисгенеза (Shurtliff, 2013), подобного правилу Холдейна (см. ниже; Haldane, 1922).

Сам процесс и эволюционные последствия межвидовой гибридизации у млекопитающих можно описать серией последовательных событий. В концепции аллопатрического видообразования между двумя географически обособленными дочерними популяциями поток генов должен прекратиться. В результате популяции эволюционируют независимо друг от друга путем постепенного накопления различий (Futuyma, 2009). Если по прошествии периода географической изоляции дивергенция между популяциями достигла видового уровня, но без выработки надежных механизмов постзиготической репродуктивной изоляции (Coyne, Orr, 2004; Nosil, 2012), то вторичные контакты между такими популяциями могли приводить к межвидовой гибридизации (Боркин, Литвинчук, 2013; возможные причины межвидовой гибридизации обсуждаются ниже). Такой сценарий может приводить к различным последствиям. Итак, в случае гибридизации между двумя близкородственными видами получаются гибриды, сочетающие в себе признаки обоих родительских видов. Часто такие гибриды полностью стерильны или обладают пониженной приспособленностью по сравнению с родительскими видами (Anderson, 1949; Heiser, 1973; Rhymer, Simberloff, 1996; Arnold, 2006; Adavoudi, Pilot, 2022). На появлении нежизнеспособного или стерильного гибрида процесс гибридизации в большинстве случаев завершается. Это самый первый из пяти возможных типов гибридизации, выделенных Эрнстом Майром (Майр, 1968). В случае адаптивного преимущества гибридов над исходными родительскими видами и/или ассортативного скрещивания гибридных особей между собой может возникнуть новый вид (Futuyma et al., 1995). В ряде немногочисленных исследований сообщается о гибридном видообразовании у млекопитающих (Лавренченко, 2013; Arnold, 1997; Chang et al., 2011; Macholán et al., 2011; Brekke, Good, 2014; Detwiler,

2018; Lopes et al., 2023). Если же межвидовые гибриды оказываются плодовитыми и способными к возвратному скрещиванию с одним (однаправленная или асимметричная гибридизация) или обоими (двунаправленная или симметричная гибридизация) родительскими видами (второй тип гибридизации по Майру), то результатом такого скрещивания, может стать проникновение генов (отдельных фрагментов ядерного или всего митохондриального генома) одного вида, служащего донором, в генофонд другого (реципиента). Другими словами, два самостоятельных вида получают общие гены (Solbrig et al., 1979). Такой тип гибридизации, когда один вид заимствует гены другого в результате возвратного скрещивания с исходными родительскими видами в литературе именуют интрогрессивной гибридизацией (introgressive hybridization) или интрогрессией (introgression) (Anderson, Hubricht, 1938; Anderson, 1949; Heiser, 1973; Rhymer, Simberloff, 1996; Dowling, Secor, 1997). Кратко проиллюстрируем процесс и механизм такой формы гибридизации на примере млекопитающих (Рис.1а,б). В результате скрещивания двух близкородственных видов (обозначенных видами А и В), между которыми не полностью установились механизмы репродуктивной изоляции, возникает гибридное потомство первого поколения (F1) с митохондриальной ДНК (мтДНК) унаследованной по материнской линии, и ядерной ДНК (ядДНК) от обоих родителей в равных пропорциях, при этом потомки мужского пола несут Y-хромосому по отцовской линии (уДНК) (Рис.1а,б; Zinner et al., 2011). Если гибридами первого поколения (F1) оказались жизнеспособные и достаточно приспособленные особи женского пола, возвратное скрещивание (backcrossing) гибридных самок с представителем одного из родительских видов (Рис.1а,б) приводит к образованию так называемых беккроссов второго поколения (F2) и узкой гибридной зоны (Wu, Palopoli, 1994). Каждое следующее возвратное скрещивание гибридных самок или самок беккроссов с самцами вида В, будет уменьшать долю ядерных генов вида А наполовину. Через ряд последовательных поколений ядерная ДНК вида В полностью вытеснит ядерную ДНК вида А (Рис. 1а; Zinner et al., 2011). В результате мы получаем гибридных

особей, которые фенотипически сходны с видом В, но несут мтДНК, почти полностью совпадающую с митохондриальным геномом вида А. Такие особи с «чужим» геномом могут существовать в популяциях вида В, т.е. вида - реципиента, совместно с особями, несущими свой родной видоспецифичный митохондриальный геном. Наблюдаемая картина характеризует так называемую асимметричную или однонаправленную интрогрессию, широко распространенную среди млекопитающих в природе (Боркин, Литвинчук, 2013). В этом случае ограниченное число самок популяции одного вида мигрируют в популяции другого (Рис. 1а). Если мигрирующие самки произведут в «чужой» популяции гибридных самок с селективным преимуществом перед резидентными, то с большой долей вероятности инвазивные мтДНК линии будут закреплены и широко распространятся в популяциях вида - реципиента с возможным полным вытеснением исходных гаплотипов мтДНК (Рис. 1а; Zinner et al., 2010; Toews, Brelsford, 2012). В таком случае мы сталкиваемся с так называемым феноменом митохондриального захвата (mitochondrial capture; Nevado et al., 2009; Toews, Brelsford, 2012; Choleva et al., 2014; Good et al., 2015), опосредованного интрогрессией от особей гомогаметного пола, т.е. самок у млекопитающих (female introgression; Wirtz, 1999). Было отмечено несколько случаев полной интрогрессии мтДНК у млекопитающих: расы *Carlit* обыкновенной землеройки-бурозубки *Sorex araneus* у иберийской бурозубки *S. granarius* (Yannic et al., 2010), белохвостого оленя *Odocoileus virginianus* у чернохвостого *O. hemionus* в Северной Америке (Cathey et al., 1998), заимствование мтДНК предком диких европейских козлов *Capra spp.* у тара *Hemitragus jemlahicus* (Ropiquet, Hassanin, 2006) и, наконец, белого медведя *U. maritimus* у бурого медведя *Ursus arctos* (Edwards et al., 2011; Cronin, MacNeil, 2012). В последнем случае примечательно, что материнские линии (мтДНК линии) всех современных белых медведей ведут свое происхождение от гибридов белых медведей с ирландской популяцией бурых медведей. В этой ситуации, самцы белых медведей могли скрещиваться с самками бурых медведей в периоды межледниковий, а их гибридное потомство будучи

более плодовитым впоследствии основало все современные популяции белых медведей в результате скрещивания с белыми медведями. Предполагается, что вымирание исходных мтДНК линий белого медведя связано с их небольшой численностью.

При асимметричной интрогрессии, предполагающей миграцию самцов в популяции другого вида, наоборот, иммигрирующие самцы будут скрещиваться с резидентными самками. Если гибридные самки первого поколения будут отдавать предпочтение самцам - иммигрантам, более вероятным сценарием гибридизации представляется интрогрессия с последующим ядерным «заболачиванием», т.е. постепенным замещением ядерного генома вида - реципиента инвазивными линиями (Рис. 1б; Zinner et al., 2010). Со временем ядерная ДНК инвазивного вида А полностью вытеснит ядерную ДНК резидентного вида В, так что останутся следы последнего в виде мтДНК или Y-хромосомной ДНК, даже если один из видов вымрет (например, Lehman et al., 1991; Рис. 1б). Этот процесс интрогрессии может стать более интенсивным в случае более высокой эффективной численности ( $N_e$ ) популяций инвазивных видов по сравнению с резидентными, и в случае, если гибридные самцы имеют более низкую жизнеспособность и плодовитость в соответствии с правилом Холдейна (Zinner et al., 2010). Популяции двух видов могут сливаться, в таком случае можно ожидать популяцию с различающимися мтДНК гаплотипами и общим ядерным геномом (Рис. 1б). Если же гибридами первого поколения будут фертильные самцы, обладающие селективным преимуществом перед резидентными, то более вероятно инвазивные Y-хромосомы зафиксируются в «чужом» геноме сходным с мтДНК образом (male introgression, Y chromosome capture; Zinner et al., 2011; Ackermann et al., 2019). Однако, за всю историю зоологических исследований известно лишь несколько случаев интрогрессии вариантов Y-хромосомы при более широком распространении интрогрессии мтДНК: у тёмной полевки *Microtus agrestis* (Jaarola et al, 1997), буроzubок *Sorex araneus* и *S. antinorii* (Balloux et al. 2000; Yannic et al. 2008), африканских слонов *Loxodonta africana* и *L. cyclotis* (Roca et al,

2005), европейских сусликов рода *Spermophilus* (Ермаков, Сурин и др 2006; Ермаков, Титов и др., 2006), подвидов европейского кролика *Oryctolagus cuniculus* (Geraldес et al., 2008) и зайцев *Lepus capensis* и *L. yarkandensis* (Wu et al., 2011). Данная закономерность хорошо согласуется с правилом Холдейна, в соответствии с которым гибридные организмы гетерогаметного пола (самцы у млекопитающих), характеризуются более низкой жизнеспособностью и плодовитостью (Haldane, 1922; Ottenburghs, 2022). Часто случаи неравномерной интрогрессии вариантов Y-хромосомы объясняются действием отбора против интрогрессии Y-хромосомы (Jaarola et al, 1997), ввиду возможного участия последней в механизмах репродуктивной изоляции (Balloux et al. 2000; Yannic et al. 2008). Интрогрессия также может быть симметричной или двунаправленной (bidirectional), т.е. осуществляться в сторону обоих родительских видов. Однако, судя по литературным данным, у млекопитающих такой тип гибридизации встречается редко. Было отмечено всего несколько подобных случаев: у бурундуковых белок рода *Tamiasciurus* (Chavez et al., 2011), зайцев рода *Lepus* (Wu et al., 2011; Reid et al., 2022), мышей *Mus spretus* и *M. musculus domesticus* (Banker et al., 2022) и, по самым последним сведениям, у пищух рода *Ochotona* (Ge et al., 2023).

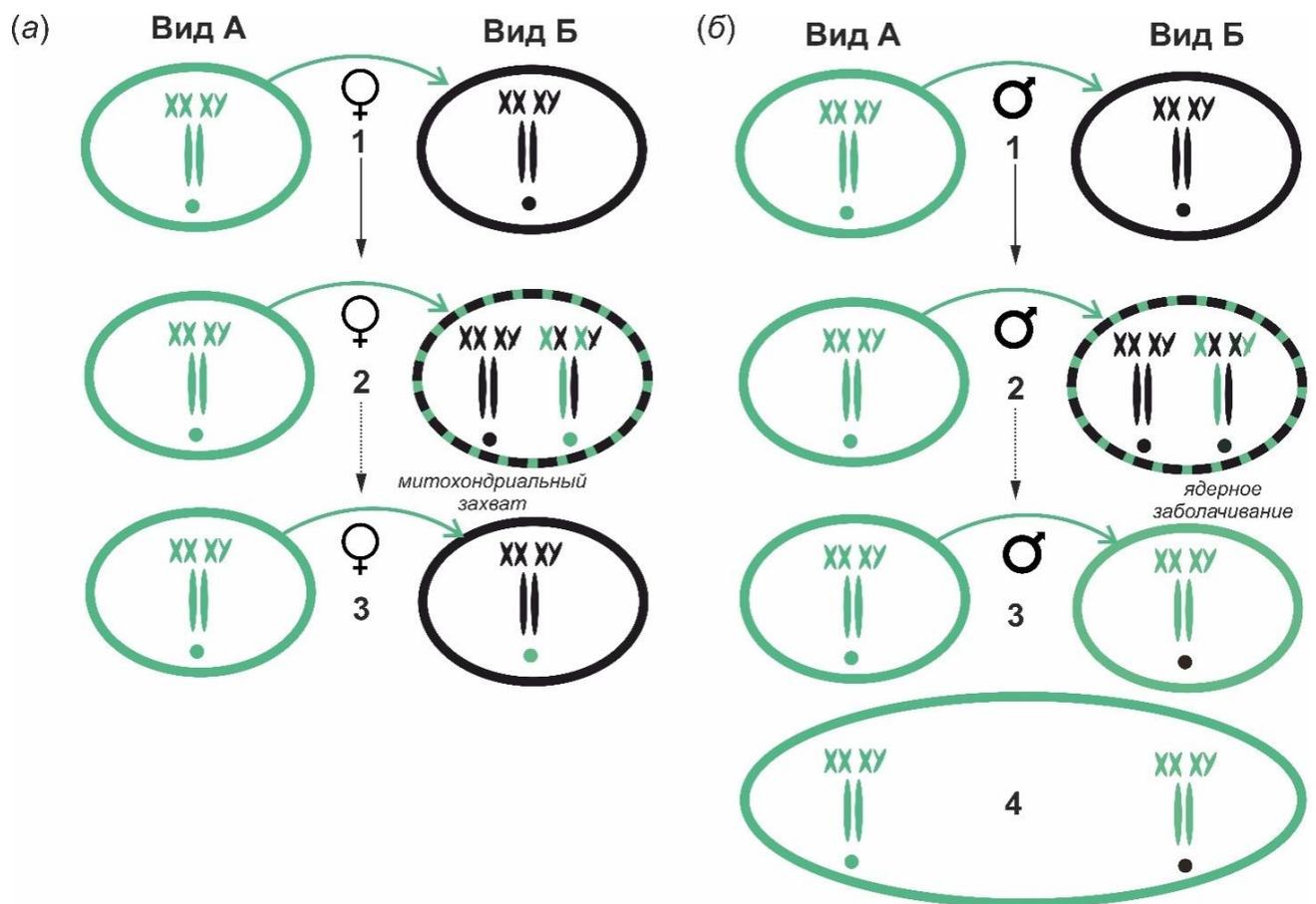


Рисунок 1. Схема интрогрессии у млекопитающих — формы гибридизации, в результате которой один вид заимствует гены от другого путем повторных возвратных скрещиваний с исходными родительскими видами. При преобладающей миграции самок (а), наиболее вероятным исходом гибридизации видится полный митохондриальный захват (female introgression, mitochondrial capture). Наоборот, если у вида преобладает миграция самцов и филопатрия самок (б), что на самом деле является наиболее распространенным явлением в природе, то следует ожидать так называемую интрогрессию, опосредованную самцами (male introgression) и полное ядерное заболачивание (nuclear swamping). Схема предполагает существование двух парапатрических популяций для вида А (зеленая заливка) и вида Б (черная заливка). Каждая из них характеризуется наличием митохондриального генома (фигура в виде круга) и ядерного, включающего гоносомы (XY) и аутосомы (фигуры в виде овала) соответствующих цвету своих популяций. (1) Самки (а) или самцы (б) из популяции вида А мигрируют в популяцию вида Б и производят гибридных потомков с мтДНК, унаследованной по материнской линии (при иммиграции самок (а) — «зеленый» геном, при иммиграции самцов (б) — «черный») и яДНК от обоих родителей в равных пропорциях (50% гоносом и аутосом «черного» цвета). Если гибридные самки популяции Б будут отдавать предпочтение вселившимся самцам вида А (2б) в ряде нескольких поколений подряд (3б), то

следует ожидать постепенное замещение ядерного генома вида - реципиента Б инвазивными линиями вида А (т.е. «черные» гоносомы и хромосомы на «зеленые») с последующим ядерным «заболачиванием» до полного его замещения. Свой исходный митохондриальный геном (круг черного цвета) остается в популяции. Если популяции двух видов А и Б сливаются, в таком случае можно ожидать популяцию с различающимися мтДНК гаплотипами и общим ядерным геномом (4б). Напротив, если резидентные самцы популяции Б будут предпочитать самок вида А и гибридных самок (2а) в нескольких последовательных поколениях (3а), то следует ожидать явление полного митохондриального захвата, когда инвазивные мтДНК линии будут закреплены и широко распространятся в популяциях вида - реципиента Б с возможным полным вытеснением исходных гаплотипов мтДНК.

Принимая во внимание упомянутые выше закономерности межвидовой гибридизации, становится очевидным, что изучать процессы гибридизации и наблюдать за интрогрессией у млекопитающих удобней всего с использованием маркеров мтДНК или Y-хромосомы. В природе, наиболее широко распространена интрогрессия мтДНК (например, Боркин, Литвинчук, 2013; Toews, Brelsford, 2012). Это обусловлено рядом особенностей и закономерностями наследования митохондриального генома у млекопитающих (Petit, Excoffier, 2009). Так, среди множества органелл в животной клетке только митохондрии — маленькие энергетические станции — имеют свой собственный кольцевой геном (размер у млекопитающих составляет порядка 15–17 п.н.; da Fonseca et al., 2008). У большинства животных, в том числе у млекопитающих, мтДНК наследуется строго по материнской линии (Hutchison et al., 1974) за некоторыми редкими исключениями (Gyllensten et al., 1991; Zhao et al., 2004; Wei et al., 2020). К тому же, у митохондриального генома отсутствует рекомбинация и по наследству передаются практически точные копии мтДНК (Chinnery, Hudson, 2013). В совокупности эти особенности обуславливают более легкую проницаемость митохондриальной ДНК через межвидовые барьеры (Petit, Excoffier, 2009). Кроме этого, каждая клетка организма содержит десятки и даже тысячи таких митохондрий в отличие от ядра клетки, где только одна молекула ДНК и, следовательно, число копий мтДНК в любом образце тканей значительно

превышает количество копий фрагментов ядерного генома (Chinnery, Hudson, 2013). Это обеспечивает большую устойчивость митохондриального генома к внешним воздействиям и, как следствие, удобство для исследования древней ДНК (Scarsbrook et al., 2021), характеризующихся малым количеством неповрежденной нуклеиновой кислоты (Nair, 2014). Однако, использование одной лишь мтДНК позволяет получить неполную картину степени гибридизации и интрогрессии и привести к ошибочным результатам в отношении таксономического разнообразия (например, Орлов и др., 2011; Абрамсон, 2009). Очевидно, что для адекватного описания сложного взаимодействия дивергентных и ретикулярных процессов необходимо использование данных по ядерному геному, в частности, полученных методами высокопроизводительного секвенирования NGS (Twyford, Ennos, 2012; Taylor, Larson, 2019).

Таким образом, последствия межвидовой гибридизации в определенной степени определяются ее интенсивностью, а также уровнем стерильности гибридов или беккроссов (Solbrig et al., 1979). Однако не частота появления гибридов определяет эволюционную роль межвидовой гибридизации, а ее влияние на генетическую структуру родительских популяций. Другими словами, именно продукты скрещивания гибридов с исходными родительскими видами имеют эволюционное значение. Блестящий ботаник и эволюционист Эдгар Андерсон, введший термин интрогрессивной гибридизации, неоднократно утверждал, что естественный отбор в случае интрогрессии поддерживает беккроссов из-за новых генов, которые они несут (Anderson, 1949).

### **1.1.2. Эволюционная роль и распространение межвидовой интрогрессии у млекопитающих в природе.**

Причины, способствующие вторичным контактам между близкородственными видами, не полностью сформировавшими механизмы репродуктивной изоляции, и последующей гибридизации между ними могут быть различными. Индустриализация и воздействие человека на различные аспекты

окружающей среды стало мощным фактором модификации привычных местообитаний для многих видов (Mooney, Cleland, 2001; Seehausen et al., 2008; Brannan et al., 2015). Прежде всего глобальная торговля и перемещения людей привели к изменению распространения многих видов, способствуя интродукции одних видов в ареалы других и, как следствие, нарушению прежних географических барьеров на пути обмена генами между близкородственными видами (Gilman; Behm, 2011; Brannan et al., 2015; Vallejo-Marín, Hiscock, 2016; Crosby, 2019). Антропогенное нарушение пространственной гетерогенности окружающей среды, крайне важной для сосуществования симпатрических видов, ослабляет действие экологически обусловленного отбора и приводит к разрушению экологических барьеров, препятствующих потоку генов между видами (Seehausen et al., 2008). Утрата таких барьеров, исторически разделявших близкородственные виды, создает беспрецедентные возможности для межвидовой интрогрессивной гибридизации (Brannan et al., 2015; Taylor et al., 2015). Подобные ситуации могут возникать и вследствие климатических изменений (Garroway et al., 2010; Hoffmann, Sgro, 2011; Becker et al., 2013; Muhlfeld et al., 2014; Brannan et al., 2015; Harvati, Ackermann, 2022). Так, глобальные климатические флуктуации, неоднократно происходившие в эпоху плейстоцена (2,58 – 0,0117 млн. лет), способствовали сдвигам ареалов многих видов животных (Martínez-Meyer et al., 2004; Melo-Ferreira et al., 2007; Harvati, Ackermann, 2022). Во времена ледниковых эпох, ареалы видов, приуроченных к жизни в условиях умеренного климата, сужались до пределов южных рефугиумов и становились более фрагментированными, что могло приводить к дивергенции изолированных популяций, высокому уровню биоразнообразия и эндемизма в этих регионах (Hewitt, 2004). Для видов, адаптированных к более холодному арктическому климату, наблюдается противоположная картина — многие из них расширяли ареалы своего распространения в ледниковые периоды (Melo - Ferreira et al., 2007). Это могло способствовать вторичному перекрыванию ареалов между недавно дивергировавшими видами, не выработавшими надёжных механизмов

постзиготической изоляции, и, вероятно, приводит к межвидовой гибридизации и последующей полной интрогрессии мтДНК или отдельных сегментов ядерного генома (Garroway et al., 2010; Hoffmann, Sgro, 2011). Таким образом, разностороннее антропогенное влияние (интродукция видов, сельскохозяйственная деятельность, изменение природных ландшафтов и климата), или естественные причины, такие как глобальные климатические флуктуации, могут повысить интенсивность интрогрессивной гибридизации, повлияв на распространение видов животных, не способных быстро адаптироваться к подобным глобальным изменениям окружающей среды и нарушению экологической гетерогенности (Seehausen et al., 2008; Brannan et al., 2015). Увеличение частоты интрогрессивной гибридизации порой может привести к крайне неожиданным эволюционным последствиям, а в ряде случаев даже эволюционным преимуществам (Arnold, 2006; Hoffmann, Sgro, 2011; Hedrick, 2013).

В литературе нередко встречаются сообщения об отрицательной роли интрогрессивной гибридизации в эволюции млекопитающих (Adavoudi, Pilot, 2022). Негативные последствия могут возникнуть, когда вследствие интрогрессивной гибридизации происходит так называемое генетическое заболачивание, т.е. процесс постепенного замещения генотипов вида - реципиента генотипами, переданными от инвазивного вида-донора, например, в случае доминирования последнего (Todesco et al., 2016; genetic swamping; см. главу 1.1.2). Такой сценарий представляет серьезную угрозу генетической целостности вида и может привести к снижению генетического разнообразия в локальных популяциях, утрате уникальных адаптивных характеристик и, в конечном итоге, исчезновению местного вида (Todesco et al., 2016; Adavoudi, Pilot, 2022). Интенсивная гибридизация также может привести к сокращению популяций малочисленных или узкоареальных видов вплоть до их вымирания, даже если интрогрессия не произойдет из-за стерильности гибридов F1 (Brannan et al., 2015). Любопытным представляется факт, что подавляющее число исследований,

сообщающих о генетическом заболачивании локальных популяций у различных видов млекопитающих, связаны с интродукцией человеком одних видов в ареалы других, например, у оленевых (Cervidae; Mucci et al., 2012; Eva, Yamazaki, 2018; Smith et al., 2018; Iacolina et al., 2018) и куньих (Mustelidae; Colella et al., 2018; Zhigileva et al., 2020). Это может быть связано либо с неполнотой наших знаний о подобных процессах в природе, либо генетическое заболачивание действительно чаще происходит в результате деятельности человека. Среди млекопитающих зарегистрировано лишь несколько случаев с риском исчезновения эндемичных популяций из-за генетического заболачивания в результате как антропогенной, так и естественной гибридизации: у краснокнижной яванской свиньи (*Sus verrucosus*) при активной интрогрессивной гибридизации с широко распространенным индонезийским диким кабаном (*Sus scrofa vitattus*; Drygala et al., 2020) и у эндемичной итальянской косули (*Capreolus capreolus italicus*) с интродуцированной европейской косулей (*Capreolus capreolus capreolus*; Mucci et al., 2012). Интересным представляется сценарий для отдельных подвидов горного зайца-беяка *Lepus timidus* (La Morgia, Venturino, 2017), согласно которому при дальнейшем изменении климата повышение интенсивности интрогрессивной гибридизации с обыкновенным зайцем-русаком (*Lepus europaeus*) может привести к полному вымиранию беяка из-за генетического заболачивания. Примечательным является тот факт, что пока не установлено связи ни одного из известных случаев вымирания видов млекопитающих с какими-либо типами гибридизации. По последним данным гибридизация стала ведущей причиной вымирания только в 11 задокументированных случаях среди других животных и растений (Draper et al., 2021).

Влияние гибридизации и интрогрессии не всегда ограничивается негативными последствиями для генетической целостности вида. В некоторых случаях интрогрессия, наоборот, может способствовать повышению генетического разнообразия и смягчению инбредной депрессии (Hasselgren et al., 2018), т.е. явления снижения жизнеспособности популяций, возникающее в

результате инбридинга (Hedrick, Garcia-Dorado, 2016; Hasselgren, Noren, 2019). Такой сценарий возможен для небольших фрагментированных популяций видов с изначально очень низким генетическим разнообразием и приспособленностью из-за высокой частоты инбридинга или популяций, недавние эволюционные истории которых характеризовались прохождением через «бутылочное горлышко», приведшее к низкой приспособленности (Ralls et al., 2013). Подобная стратегия, направленная на восстановление генетического разнообразия и сохранение небольших часто инбредных популяций посредством потока новых генов извне, в литературе называют «генетическим спасением» (genetic rescue; Ralls et al., 2020). Важность этого механизма повышения приспособленности продемонстрирована лишь для некоторых видов млекопитающих в основном в условиях неволи или намеренной интродукции: толсторогих баранов (*Ovis canadensis*; Hogg et al., 2006; Gompert, 2012), черноногих хорьков (*Mustela nigripes*; Wisely et al., 2008), флоридских пум (*Puma concolor coryi*; Johnson et al., 2010) и горных карликовых опоссумов (*Burramys parvus*; Weeks et al., 2017). Несмотря на методологические сложности исследования этого явления в природе, некоторые работы все же задокументировали «генетическое спасение» в естественных популяциях млекопитающих. Так, важность этого процесса в повышении приспособленности показана для эндемичных популяций татрской серны (*Rupicapra rupicapra tatica*), обитающей исключительно в Татрах (Словакия и южная Польша; Zemanova et al., 2015). Авторами данной работы было показано, что интрогрессивная гибридизация с инвазивной альпийской серной (*R. r. rupicapra*) значительно увеличивает генетический полиморфизм находящейся под угрозой исчезновения татрской серны (*R. r. tatica*), сильно пострадавшей от высокого уровня инбредной депрессии (Zemanova et al., 2015).

Адаптивная эволюция представляется одним из основных факторов, лежащих в основе видообразования (Darwin, 2004). В последнее десятилетие, благодаря развитию методов молекулярной генетики, отмечается рост числа работ, касающихся процессов адаптации, происходящих на молекулярном уровне

(Hedrick, 2013). Одновременно с этим, достаточно прочно утверждается положение о том, что некоторые из таких адаптивных изменений могут возникать не только путем случайных и впоследствии поддержанных естественным отбором мутаций и рекомбинаций, но и передаваться от одних видов другим в результате адаптивной интрогрессии (Arnold, 2004; Martin, Jiggins, 2017; Edelman, Mallet, 2021). Еще в прошлом веке выдающийся эволюционист Э. Андерсон неоднократно утверждал, что интрогрессия гораздо быстрее создает новый генетический материал для эволюции, чем постепенно накапливающиеся мутации (Anderson, 1949). Феномен адаптивной интрогрессии несколько отличается от обсуждаемого выше сценария повышения приспособленности видов — «генетического спасения». «Генетическое спасение», повторяюсь, происходит в небольших популяциях видов с низкой генетической изменчивостью из-за инбридинга или генетического дрейфа в прошлом, приведших к низкой приспособленности (Hasselgren, Noren, 2019). В то время как адаптивная интрогрессия заключается в получении популяциями нового генетического материала, который может оказаться полезным при адаптации к глобальным изменениям окружающей среды и нарушению экологической гетерогенности. Однако, на практике трудно различить, вызвана ли низкая приспособленность популяций инбредной депрессией или же их неспособностью адаптироваться к новым условиям среды (Hedrick, 2013). Особый интерес в контексте адаптивной эволюции представляет полная интрогрессия мтДНК. Будучи основным источником энергии в клетке, источником АТФ, обеспечивающим жизненно важные функции, включая терморегуляцию и апоптоз, митохондрии, несмотря на небольшой размер генома, играют значимую роль в метаболизме организма (da Fonseca et al., 2008; Chinnery, Hudson, 2013).

Эволюционный сценарий, при котором интрогрессия мтДНК от другого вида, вероятно, имела адаптивное значение при изменении климатических условий, предложен для разных видов млекопитающих, в эволюции которых имели место широтные смещения границ ареалов. Так, имеющая место в прошлом

интрогрессия мтДНК с полным вытеснением исходно видоспецифичной, была отмечена для населяющих Пиренейский полуостров бурозубок (Yannic et al., 2010; Kunerth et al., 2022). В качестве рабочей гипотезы авторы предложили адаптивное преимущество мтДНК хромосомной расы обыкновенной бурозубки «Carlit» (*Sorex araneus*) к жизни в условиях холодного климата, что может объяснить ее широкое распространение с полным вытеснением исходного митохондриального генома в популяциях иберийской бурозубки (*S. granarius*), распространенной в горах центральной части Пиренейского полуострова (Yannic et al., 2010; Kunerth et al., 2022). Наиболее вероятно, эти два вида контактировали в период последнего ледникового максимума, когда климат Иберии был более холодным и влажным (Kunerth et al., 2022). Случаи полного или частичного захвата мтДНК показаны для многих видов зайцев рода *Lepus* Европы и Северной Америки (Melo-Ferreira et al., 2005; Alves et al., 2008; Melo-Ferreira et al., 2012; Melo-Ferreira et al., 2014; Seixas et al., 2018). Примечательно, что во всех рассмотренных случаях, наблюдается направление интрогрессии мтДНК от адаптированных к арктическому климату видов к более теплолюбивым. Авторы предполагают, что события гибридизации происходили в периоды плейстоценовых оледенений, когда адаптированные к холодному климату виды имели более широкое распространение, чем в настоящее время. Такое древнее заимствование мтДНК от адаптированных к холодному плейстоценовому климату видов, вероятно, оказалось более выгодным для современных видов зайцев.

Также, именно адаптивным значением интрогрессии чужеродной мтДНК объясняются примеры успешного расширения видами своего ареала распространения, как например, в случае с рыжей полевкой (*Myodes glareolus*), в некоторых популяциях которой найдена мтДНК красной полевки (*M. rutilus*) (Потапов и др. 2007; Абрамсон и др., 2009а,б; Voratynski et al., 2014). Оказалось, что носители «чужой» мтДНК среди рыжих полевок распространены в самых северных частях ареала этого вида в условиях более холодного и сухого климата по сравнению с популяциями, обладающими исходно видоспецифичной мтДНК.

Интересно, что последняя работа – одна из немногих, где авторами была предпринята экспериментальная попытка подтверждения преимущества интрогрессированной мтДНК красной полевки по сравнению с мтДНК рыжей полевки с использованием стратегий картирования выявленных аминокислотных замен на трехмерную модель структуры митохондриального белка цитохрома-*bc1* системы окислительного фосфорилирования (OXPHOS), ответственной за выработку тепла и энергии в организме (Gershoni et al., 2009). Найденная аминокислотная замена с признаками положительного отбора локализована рядом с каталитическим центром белка и, вероятно, является функционально значимой, оказывая влияние на эффективность производства энергии системой OXPHOS (Boratynski et al., 2014). Эти исследования в совокупности с экологическим моделированием местообитаний, геномными данными и стремительно развивающимся в последнее время направлением «адаптивной филогеографии» (т.е. филогеографического исследования функциональных генов и кодируемых ими белков для выявления роли адаптивных различий между популяциями при формировании наблюдаемых паттернов распространения) позволили не только восстановить сложную цепочку событий колонизации лесным обитателем, выжившим в ледниковом рефугиуме — рыжей полевкой — более суровых частей своего ареала в конце последнего оледенения при резком потеплении, но и пролить свет на потенциальную роль отбора при событиях расширения ареалов (Escalante et al., 2022; Kotlík et al., 2022)

Также, адаптивным значением интрогрессии чужеродной мтДНК иногда объясняют случаи адаптивной радиации целых групп. Подобный эволюционный паттерн показан для горных козлов рода *Capra* (Ropiquet, Hassanin, 2006). Авторы предполагают, что успешная колонизация горных массивов Палеарктики козлами рода *Capra* могла быть связана с заимствованием предположительно преадаптированной к жизни в условиях высокогорья мтДНК их общим предком от тара *Hemitragus* (Ropiquet, Hassanin, 2006).

Настоящий прорыв в понимании масштабов распространения и долгосрочности адаптивного эффекта интрогрессии произошел с появлением доступности методов прочтения полных геномов для широкого круга ученых (Edelman, Mallet, 2021). Исследования недавних лет обнаружили для некоторых видов млекопитающих, в частности для человека, адаптивные варианты ядерного генома, полученные ими от предков в результате процесса, именуемого в литературе как архаичная или древняя интрогрессия (Racimo et al., 2015; Barlow et al., 2018; Taylor, Larson, 2019; Horta et al., 2021; Wang et al., 2020; Wang et al., 2022). В совокупности данные открытия указывают на то, что события древней гибридизации оставили долговременный адаптивный след в эволюции современных видов млекопитающих (Ferreira et al., 2021).

Палеогенетические исследования последних лет с использованием геномных и морфологических данных показали, что древние люди современного анатомического типа (*Homo sapiens*) неоднократно скрещивались с неандертальцами и денисовцами при массовой миграции из Африки в позднем плейстоцене (Fu et al., 2014; Harvati, Ackermann, 2022; Zhang et al., 2023). В результате обмена генами между разными группами гоминин популяции современного человека получили в наследство до 2,6 % генетических вариаций от неандертальцев (Prüfer et al., 2017) и до 6% денисовской ДНК (Browning et al., 2018). Но самое интересное, что интрогрессия чужеродных генетических вариаций после встречи людей современного вида с архаичными гоминидами имела неожиданные генетические последствия для здоровья современного человека. Так, в организме ныне живущих людей практически все системы и органы были затронуты интрогрессией генетических вариантов от архаичных людей (Dolgova, Lao, 2018). Кроме того, в ряде случаев это дало возможность современным людям получить от этих архаичных популяций генетические варианты, ответственные за некоторые аспекты метаболизма, адаптацию к УФ-солнечной радиации и условиям высокогорья с низким содержанием кислорода и наконец, работу иммунной системы, в некоторых случаях защищающей нас от

инфекционных болезней, а в других, наоборот, повышающей риск заболеваний (Abi-Rached et al., 2011; Hider et al., 2013; Huerta-Sanchez et al. 2014; Racimo et al., 2015; Dannemann et al., 2017; Zeberg, Pääbo, 2020; Zeberg, Pääbo, 2021). Сам факт высокой частоты встречаемости некоторых неандертальских и денисовских генетических аллелей в популяциях современных людей свидетельствует скорее в пользу адаптивного закрепления их отбором, нежели случайного генетического дрейфа.

Классическим случаем очевидного адаптивного преимущества генов архаичных гоминид в геноме современного человека, пожалуй, можно считать высокую частоту встречаемости у современных людей Тибетского нагорья специфического аллеля гена транскрипционного фактора *EPAS1*, который активируется в условиях гипоксии и регулирует работу сердечно-сосудистой системы (Huerta-Sánchez et al., 2014; Zhang et al., 2021; Zhang et al., 2022). Оказалось, что у коренных тибетцев с высокой частотой встречаются особые варианты аллелей этого гена, способствующие увеличению концентрации гемоглобина в крови при сохранении числа эритроцитов. Очевидно, что выработка таких «тибетских» аллелей стала своеобразной адаптацией к высокогорным условиям, сопряженным с крайне низким содержанием кислорода, тогда как обычная физиологическая адаптация к гипоксии без участия этих аллелей выражается в увеличении числа эритроцитов, что увеличивает вероятность образования тромбозов на больших высотах. Но самое интересное, что сходные с «тибетскими» вариантами гаплотипы были найдены в геноме денисовского человека на территории Алтая (Huerta-Sánchez et al., 2014). Наиболее вероятным авторами считают сценарий, при котором аллели денисовского происхождения были заимствованы предками тибетцев в результате древней гибридизации с денисовцами из Восточной Азии (примерно 43000 лет назад) и после расхождения предковой популяции закрепились в силу адаптивного преимущества в популяциях современных жителей Тибета (Zhang et al., 2021; Zhang et al., 2022).

Примечательным и особенно актуальным в нынешнюю эпоху распространения коронавируса SARS – CoV-2 видится недавнее исследование, в котором ученым из Германии удалось обнаружить еще одно неандертальское заимствование, защищающее от коронавирусной инфекции нового типа COVID - 19 (Zeberg, Pääbo, 2021). Так, у половины современных людей за пределами Африки (Евразия, Америка и Австралия) найдены особые «неандертальские» аллели генов *OAS 1 - 3*, расположенных на участке 12-й хромосомы, играющие важную роль в иммунной защите от вирусных инфекций у млекопитающих (Zeberg, Pääbo, 2021). Оказалось, что специфичные варианты этих генов, поразительным образом схожие с неандертальским *OAS* гаплотипом, снижают риск развития тяжелых форм COVID-19 у современных людей на 20%. В норме эти гены обеспечивают синтез специальных белков - ферментов, участвующих в производстве интерферонов - противовирусных белков. Интересно, что белки, кодируемые *OAS* гаплотипом современного человека, обладают более низкой ферментативной активностью, чем белки, кодируемые неандертальским гаплотипом. Вероятно, это неандертальское наследие с более высокой ферментативной активностью было выгодным для их владельцев в ситуации, когда последним приходилось сталкиваться с новыми вирусами за пределами Африканского континента.

В предыдущих исследованиях тех же специалистов удалось выяснить, что неандертальские гены оказываются не только защищают от коронавируса, но также могут провоцировать более серьезную форму этого заболевания при помощи другого генетического варианта (Zeberg, Pääbo, 2020). Так, было показано, что «опасная» неандертальская вариация гена *SLC6A20*, обнаруженная на участке 3-й хромосомы, повышает риск заполучить тяжелую форму коронавирусной инфекции COVID-19. Этот «аллель риска» распространен крайне неравномерно в геномах современного населения людей: он встречается с частотой примерно 30% у населения Южной Азии, 8% среди европейцев и 4 % среди американцев. Это в целом объясняет, почему живущие в Великобритании

выходцы из Бангладеш, умирают от COVID-19 примерно в два раза чаще, чем остальное население мира. Довольно странно, что неандертальский аллель, повышающий риск развития тяжелой формы COVID-19, встречается с такой высокой частотой у некоторых популяций людей. Должно быть, эта неандертальская вариация гена могла дать преимущество при устойчивости к каким-то другим патогенам, вследствие чего она могла быть подхвачена отбором и закрепились в популяциях современных людей (Zeberg, Pääbo, 2020).

Сравнительно недавно случай интрогрессии, сходный с вышеописанным для тибетских людей, был обнаружен командой китайских ученых среди самой загадочной линии семейства псовых — высокогорных волков Тибетского нагорья (Wang et al., 2020). Специфический аллель транскрипционного фактора *EPAS1*, увеличивающий количество гемоглобина в крови, широко распространен в популяциях тибетских (*Canis lupus laniger*) и гималайских (*C. l. chanco*) волков. Учитывая значительные отличия «адаптивных» последовательностей гена *EPAS1* от таковых у равнинных волков и собак, авторы предполагают сценарий, при котором этот адаптивный гаплотип гена был заимствован в результате древней гибридизации от пока еще неизвестной, или ныне вымершей («призрачной») предковой линии высокогорных собачьих, и в силу своего адаптивного преимущества сохранился в популяциях двух современных подвидов волка (Wang et al., 2020).

## **1.2. Значение горных тропиков для микроэволюционных исследований**

### **1.2.1. Геоморфологическая история, топографические и климатические особенности Эфиопии**

Восточный Афромонтанный центр биоразнообразия (Eastern Afromontane Biodiversity Hotspot, ЕАМВН), простирающийся от Эфиопии до северного Мозамбика, характеризуется наибольшим в мире видовым разнообразием и эндемизмом и занимает второе место по количеству эндемичных видов высших позвоночных на Земле после Мадагаскара (Mittermeier et al., 2011). Северная и самая большая часть ЕАМВН находится в Эфиопии и считается одним из важнейших очагов биоразнообразия и эндемизма млекопитающих на Земле. Такой высокий уровень биоразнообразия и эндемизма тесно связан с геологической историей, климатическими и геоморфологическими особенностями данного региона (Asefa et al., 2020).

Большую часть территории Эфиопии занимает наиболее обширный по площади горный массив Африки — Эфиопское нагорье, характеризующееся уникальным геоморфологическим разнообразием, в частности, широким диапазоном высот. Именно на Эфиопском нагорье сосредоточено больше половины территории Африки высотой более 2000 м над ур. моря (Yalden, 1983). Часто в литературе встречается понятие Эфиопское плато, а не нагорье, однако этот термин может ввести в заблуждение. Хотя значительные участки северо-западного нагорья имеют форму плато, столь же обширные площади далеки от таковых, а юго-восточное нагорье образует скорее хребет, чем плато (Williams, 2016). Ландшафт варьирует от горных массивов с величественными вершинами, достигающих высоты более 4500 м до пологих плодородных холмов и равнин, изрезанных глубокими и часто непроходимыми ущельями. Наиболее заметной геоморфологической особенностью нагорья является простирающаяся на 500 км Великая Рифтовая долина (также известная как Большой Эфиопский Рифт) — обширный тектонический разлом, который в настоящее время делит основные

горные массивы на два изолированных блока — северо-западный (известный также как Абиссинское плато) и меньший по размеру юго-восточный (Сомалийское или Харарское нагорье) (Рис. 6; Vonini et al., 2005). Большой Эфиопский Рифт представляет собой величественную зону грабенов, простирающуюся от озера Туркана до границы с Эритреей. Уступы могут быть очень крутыми с перепадом высот 1000 – 1500 м от края нагорья до дна и шириной до 80 км. На дне Великой Рифтовой долины находятся разноцветные озера тектонического или вулканического происхождения: от голубого Шалы, зеленого Абиятты, песчано-желтых Лангано и Абая до жемчужно-серого Чамо (Abbate et al., 2015). Серия озер продолжается в юго-западном направлении Эфиопского Рифта и заканчивается в самом низком озере современного происхождения Чоу-Бахр (573 м). Во влажные периоды позднего плейстоцена озера Абая и Чамо соединялись с озером Туркана через реку Саган и озеро Чоу-Бахр. В свою очередь, озеро Туркана объединялось с водной системой Белого Нила через реки Акобо и Собат (Street, 1979). Об этой связи свидетельствует встречаемость типичной нильской тиляпии (*Oreochromis niloticus*) в озерах Абая и Чамо (Abera et al., 2018). Дно Рифтовой долины изрезано молодыми низкоамплитудными разломами. Особенно это заметно на юго-восточной стороне, где скопление тектонических разломов максимально (Skovitina et al., 2012). По восточному краю Большого Эфиопского рифта протягивается пояс разлома Вонджи (Wonji Fault Belt), к которому приурочены эпицентры землетрясений и зоны проявлений четвертичного (плейстоцен - голоцен) вулканизма (Woldegabriel et al., 1990). Ныне бездействующий вулкан Зукалла является крупнейшим вулканическим сооружением (2989 м) на территории Большого Эфиопского Рифта. Он расположен к югу от Аддис-Абебы и известен своим кратерным озером с почти идеальной эллиптической формой котловины. Вся Эфиопия, в частности Рифтовая долина, характеризуются высоким уровнем сейсмичности. В некоторых местах регистрируются до 10 землетрясений в год (Woldegabriel et al., 1990; Skovitina et al., 2012). На севере Рифтовая долина открывается в Афарский

треугольник, низменный пустынный регион, который в северной своей части переходит в Данакильскую впадину с самым значительным понижением на континенте (до 125 м ниже ур. моря; Evans et al., 2011).

Современное северо-западное (или Абиссинское) нагорье имеет общий западный уклон и представляет собой обширный многоступенчатый рельеф, фрагментированный на отдельные части каньонами крупных речных долин (Текезе, Голубого Нила и Омо) и крупными горными массивами (Ebinger et al., 2000). Здесь расположен самый высокий горный массив Эфиопии и четвертый в Африке после Килиманджаро — Симиен, который представляет собой старейший в стране щитовой вулкан возрастом около 30 млн. лет (Billi, 2015). Среди многочисленных горных вершин массива выделяется высочайшая в стране Рас-Дашен (4623 м). Не удивительно, что эту часть территории иногда называют «крышей Африки» (Skovitina et al., 2012). Для этого массива характерны базальтовые горы с усеченными плоскими вершинами, известные как амбы. По некоторым свидетельствам, в последний из ледниковых периодов 20 000 – 30 000 лет назад горный массив на высотах более 4200 м был покрыт вечным снегом, а самые высокие вершины занимали небольшие ледники, которые оставили после себя лишь следы в виде тиллитов (беспорядочная смесь перенесенных льдом обломков горных пород в глинистой матрице) (Williams, 2016). В настоящее время, на Рас-Дашене и других вершинах с высотами более 4200 м лишь иногда выпадает снег. Однако, данный регион остается одним из самых влажных и холодных в стране со среднегодовым количеством осадков 1550 мм и температурами от - 2,5°C до 4°C (максимум 18°C) (Asrat et al., 2012). Некоторые территории Симиенского массива были включены в Национальный парк Симиен, основной задачей которого является охрана эндемичного для этих гор и находящегося под угрозой исчезновения дикого горного козла Валия *Capra walie*, насчитывающего всего около 750 особей (Ejigu et al., 2017). Также в уникальных ландшафтах парка обитают ряд эндемичных млекопитающих Эфиопии, таких как находящийся под угрозой исчезновения самый редкий вид из семейства псовых

эфиопский волк (*Canis simensis*) и эндемичный для Эфиопского нагорья примат гелада (*Theropithecus gelada*) (Asrat et al., 2012).

Голубой Нил или Аббай является еще одной уникальной геологической особенностью северо-западной части нагорья и крупнейшим каньоном на континенте (1610 км) (Billi, 2015). Река берет свое начало в самом большом озере Эфиопии Тана и течет сначала на юго-восток, потом делает большую полукруглую петлю к югу и, резко меняя свое направление к северо-западу, устремляется к равнинной территории Судана, где в районе Хартума впадает в Белый Нил (Abbate et al., 2015). Возможно, река когда-то впадала в Красное море, затем после общего поднятия территории нагорья изменила направление своего течения (Williams, 2016). Примечательно, что настоящим источником Аббая эфиопы считают не оз. Тана, а группу родников у села Гиш-Абай, расположенного в 75 км южнее озера. Эти источники питают небольшую речку, известную как Малый Абай, одну из многих таких рек, впадающих в оз. Тана. На самом деле, подавляющее количество воды Голубой Нил получает из своих притоков, присоединяющихся к нему по мере течения и ко времени впадения в Белый Нил лишь 8% его общего стока поступает из оз. Тана. Для эфиопов источники Гиш-Абая являются священным местом, куда приезжают паломники со всей страны за исцелением. Эти источники образуются из поверхностных подземных вод, просачивающихся у подножия горы Чока и из лавы, покрывающей территорию к югу от озера. Большая часть поверхностной лавы состоит из шлакового базальта, который имеет очень пористую структуру. Вода может просачиваться в такую структуру породы, но не в состоянии проникнуть глубже из-за слоя непроницаемого базальта под ней, вследствие чего выходит на поверхность в виде родников (Williams, 2016). На своем пути Голубой Нил вырезает глубокое ущелье (до 1500 м) длиной более 800 км, которое иногда называют Гранд Каньоном Африки. Выразительность геоморфологического строения ущелья каньона, как и вся геоморфология ландшафтов западного нагорья (зубчатые откосы крутых ступенчатых обрывов, отвесные скалы, каньоны и т.д.) сформировались в

основном в результате многолетнего действия эрозионных процессов на отдельных отрезках геологической истории (Billi, 2015). В отвесных стенах ущелья можно прочесть почти всю геологическую историю региона. Так, верхнюю часть профиля выстилают базальты третичного возраста, ниже залегает мощный слой мезозойских и палеозойских осадочных пород, а в русле реки обнажаются докембрийские метаморфические породы (Skovitina et al., 2012). Ввиду общего западного уклона нагорья многие крупные реки являются притоками Голубого Нила (например, Текезе, Дидесса), образуя вместе крупнейшую речную систему в мире. Плодородная долина Нила и его притоков в настоящее время играет ведущую роль в обеспечении пресной водой всего населения северо-восточной Африки (Billi, 2015).

Меньшее по размеру Сомалийское плато плавно спускается к юго-востоку и погружается в Индийский океан. Центральная и южная часть плато известна под названием Огаден — обширный район, простирающийся от Черчерских гор до границы с Сомали и дальше, до Индийского океана. Ландшафт Огадена представляет собой геоморфологически довольно однообразное плоскогорье, полого спускающееся к юго-востоку, и прерывается лишь долинами крупных рек юго-востока — Уаби-Шэбэлле и Генале. На северо-западе, в зоне примыкания плато к Рифтовой долине, широкие речные долины сменяются глубокими каньонами, ограничивающими большие горные системы (Mège et al., 2015). Самая крупная горная система представлена горным массивом Бале — единственным щитовым вулканом юго-восточного нагорья, многочисленные вершины которого образованы в основном трахитовыми лавами в отличие от базальтовых гор Симиена. Центральную часть массива занимает обширное высокогорное плато Санетти (средняя высота — 4050 м) с вершиной Туллу Димту (4400 м) (Hillman, 1988). В целом, горы Бале характеризуются более сглаженным рельефом. Им не хватает отвесных откосов и впечатляющих ущелий Симиена. Это связано с тем, что в последний великий период оледенения (22 000 лет назад) горы Бале в большей степени были покрыты ледяной шапкой, чем горы Симиен (Grab, 2002).

Юго-западная и юго-восточная стороны массива Бале частично ограничены откосом, сформировавшимся в результате действия направленных эрозионных процессов, индуцированных притоками одной из крупнейших рек юго-востока — Генале (Williams, 2016). Территории горного массива имеют особое природоохранное значение, здесь обитают самые крупные популяции эндемичного эфиопского волка *Canis simensis*, находящегося под угрозой исчезновения, и эндемичной горной ньялы *Tragelaphus buxtoni*. В этих горах также произрастает ряд уникальных растений, таких как *Lobelia* (*Lobelia rhynchopetalum*, *Lobelia scebelii* и *Lobelia giberroa*) и *Senecio* (*Senecio nanus*, *Senecio fresenii*, *Senecio inornatus*). У подножия юго-западного склона Бале находится лес Харенна — единственный вечнозеленый горный лес на юго-восточном плато, характерной особенностью которого является доминирование в непроходимом подросте дикого кофе *Coffea arabica* (Kidane et al., 2012).

Этот захватывающий пейзаж Эфиопского нагорья (Рис. 6) с типичными плосковершинными базальтовыми горами (известными как амбы), а также глубоко врезынными долинами очаровывал европейских путешественников со времен, когда исследователь Альвареш посетил сказочную страну первосвященника Иоанна (1540 г.). Формирование современного ландшафта Эфиопии тесно связано с активными тектоническими процессами, формировавшими территорию страны начиная с эпохи эоцена (Abbate et al., 2015). Эфиопское нагорье возникло в результате отложений вулканических базальтовых извержений, происходивших с середины эоценовой эпохи (примерно 40 млн. лет назад) вплоть до плиоцена. Само плато образовалось в позднем олигоцене (примерно 29 млн. лет назад) в процессе общего поднятия территории страны, связанного с отложениями вулканической лавы (Ebinger, Sleep, 1998). Одновременно с поднятием территории Восточной Африки, в результате спрединга на границе Африканской и Аравийской литосферных плит образовалась Великая Рифтовая долина, а реки углублялись под действием эрозионных процессов. Горный ландшафт вследствие частых вулканических

извержений формировался очень активно и сегодня вулканические горы расположены очень близко друг к другу, что является важной отличительной особенностью Эфиопского нагорья. Пространство между ними в основном заполнено породами вулканического извержения (Ebinger et al., 2000). Начало образования Большого Эфиопского Рифта относят к началу миоцена (20 - 13 млн. лет назад), полностью он был сформирован в эпоху раннего плиоцена, примерно 5.0 - 4.5 млн. лет назад (Yalden, Largen, 1992; Chorowicz, 2005). В конце плейстоцена — начале голоцена, большая часть Рифтовой долины была покрыта непроточными водоемами, которые постепенно исчезали и в настоящее время представлены только в кальдерах грабена Вонджи.

Сегодня на большей части Эфиопского нагорья доминирующими ландшафтами являются пастбища и сельскохозяйственные поля, появившиеся в результате тысячелетнего сведения человеком вечнозеленых горных лесов, сохранившихся лишь на некоторых ограниченных участках Эфиопского нагорья (Scholte, 2012). В наиболее увлажненных западных и юго-западных регионах страны еще сохранились обширные лесные массивы (Берхане-Конитр, Бонга, Маджи и Яйу) с преобладанием широколиственных пород деревьев, таких как *Pouteria* spp., *Olea welwitschii*, *Manilkara butugi* и *Ficus* spp. Отличительной чертой этих лесов является доминирование в густом непроходимом подросте дикого кофе *Coffea arabica*. На более сухом юго-восточном плато южного склона горного массива Бале (см. выше) расположен меньший по площади изолированный от основной части влажных вечнозеленых горных лесов лес Харенна. Над густым непроходимым его подростом преобладает *Podocarpus falcatus* (Senbeta et al., 2014). По самым последним оценкам, густые леса, покрывавшие более 40% территории Эфиопии несколько десятков лет назад, сейчас занимают не более 3% (Gondore, Hunduma, 2023).

Климат Эфиопии определяется в основном зоной межтропической конвергенции (зона схождения северо-восточных и юго-восточных пассатов вдоль экватора; ITCZ) и связанной с ней атмосферной циркуляцией (Beltrando,

Camberlin, 1993) и относится к экваториально - муссонному типу, для которого типичны зимний сухой сезон (с октября по апрель) и летний влажный или сезон больших дождей (с мая по сентябрь). Так, в зимний сезон на большей части территории Эфиопии преобладают сухие тропические воздушные массы северовосточного направления — пассаты из Аравийских пустынь (области высокого давления в зимний период). В летний сезон преобладают мягкие и влажные тропические воздушные массы — муссоны с Атлантического и Индийского океанов (области высокого давления). Положение Эфиопии вблизи экватора (в субэкваториальном поясе) и характер осадков нивелируют годовые перепады температур (не только в Эфиопии, но и в других экваториальных тропических регионах). Годовые перепады температур (сезонные и месячные) незначительны, в то время как суточные колебания выражены сильнее. Первые обычно составляют не более 5°C в высокогорных районах на высотах ниже 2000 м над ур. моря. Последние довольно велики, особенно в центральной, западной и пустынной зонах, и составляют от 10 до 15°C. Поэтому климатические условия в горных тропиках остаются устойчивыми в течение всего года. Разность ночных и дневных температур возрастает в сухие зимние месяцы. Количество осадков обычно увеличивается в направлении с севера на юг и с востока на запад, при этом наибольшее среднегодовое количество осадков выпадает на юго-западных и западных склонах Эфиопского нагорья (до 2000 мм; Asefa et al., 2020). Заметный контраст высот определяет локальные климатические условия в стране (Billi, 2015). Большие перепады высот определяют локальные климатические условия страны — среднегодовую температуру (понижение 0,5 - 0,7 °C на каждые 100 м высоты или 5,8 °C на каждые 1000 м) и количество осадков (Liljequist, 1986). Так, для высокогорий на высотах более 3700 м над ур. моря характерны дневные заморозки в декабре - январе, иногда бывают снегопады (на высотах более 4000 м в горных массивах Симиен и Бале), с последующим сохранением снежного покрова до трех дней. Среднегодовая температура воздуха на высокогорном плато Санетти (4050 м) оценивается 6.6 °C, здесь же в ясные ночи зафиксирован

абсолютный минимум ( $- 25^{\circ}\text{C}$ ) (Grab, 2002). В Данакильской впадине температуры достигают самых экстремальных значений: среднегодовые максимумы составляют  $30 - 37^{\circ}\text{C}$ , среднегодовые минимумы —  $23 - 26^{\circ}\text{C}$  (Billi, 2015).

Горный характер и климатические особенности страны определяют четко выраженную поясность, характеризующуюся высотным распределением разных типов растительности и, как следствие, большим разнообразием экологических ниш (Billi, 2015). Еще в середине прошлого века Янсен в своей работе «Почему горы выше в тропиках» отмечал, что в условиях высокой климатической стабильности в горных тропиках формируется устойчивый в течение всего года высотный температурный градиент (Janzen, 1967). В горах тропической Африки выделяют три основных высотных пояса, каждый из которых характеризуется особыми климатическими условиями и уникальным составом растительности. Одним из наиболее ярких примеров выраженной высотной поясности является горный массив Бале, расположенный к востоку от Рифтовой долины. На более низких высотах от  $1700 - 3100$  м произрастает горный тропический лес с преобладанием *Podocarpus*. На высотах  $3100 - 3800$  м преобладает вересковый пояс, а высоты начиная с  $3800$  м занимает пояс афро-альпийской растительности. В зависимости от местоположения и экспозиции склона, границы высотных поясов меняются (Gehrke, Linder, 2014; Linder, 2014). Такая выраженность высотных поясов в горных тропиках существует на протяжении всего года, поскольку среднесуточные колебания температур на определенной высоте более существенны, чем среднегодовые (см. выше). В умеренных широтах, наоборот, среднегодовые колебания температур на определенной высоте выражены значительно больше среднесуточных в определенные месяцы года, в связи с чем зональность наблюдается только летом (Janzen, 1967).

### **1.2.2. Эфиопское нагорье как полигон для микроэволюционных исследований**

Благодаря вышеописанным климатическим и топографическим особенностями, а также высокому уровню биоразнообразия и эндемизма, Эфиопское нагорье предоставляет широкие возможности для исследования различных микроэволюционных процессов в горных тропиках.

Постоянный высотный градиент в низких широтах способствует формированию замещаемых друг другом экологически различающихся местообитаний, также стабильных в течении всего года. Поэтому именно в тропических регионах в наибольшей степени выражены процессы локальной адаптации видов к относительно «узким» участкам высотного градиента (Janzen, 1967). В совокупности, богатство создаваемых стабильным климатом экологических ниш и адаптация видов к узким диапазонам высот создают предпосылки для интенсивной эволюционной диверсификации групп вдоль высотного градиента (Janzen, 1967). Вследствие этого процессы видообразования в горных тропиках отличаются от таковых, происходящих в других регионах Земного шара. Результаты ряда исследований, выполненных на позвоночных животных тропических регионов (Fjeldsa, Rahbek, 2006; Fjeldsa et al., 2007; Лавренченко и др., 2009) согласуются с ранее выдвинутым предположением о более высоких темпах видообразования в горных областях по сравнению с равнинными тропическими территориями (Moritz et al., 2000). Именно в таких регионах можно ожидать течение процессов эволюционной диверсификации групп согласно градиентной (экологической) модели видообразования, постулирующей возможность дивергентной эволюции без прерывания потока генов между ними в результате действия разнонаправленных экологически обусловленных сил отбора на градиенте природных условий и не требующей наличия географической изоляции в отличие от классического аллопатрического варианта видообразования (модели «рефугиумов») (Moritz et al., 2000; Nosil, 2012). Несмотря на растущее число работ, посвященных исследованию

градиентной модели видообразования (Лавренченко, 2011; Patton, Smith, 1992; Smith et al., 1997, 2001, 2005; Graham et al., 2004; Thorpe et al., 2005; Mila et al., 2009; Dingle et al., 2006; Norman et al., 2007; Freilich et al., 2014; Zhen et al., 2017), степень ее соответствия реальным природным ситуациям в горных тропиках остается пока достаточно дискуссионной.

Наличие Великой Рифтовой долины и каньонов крупных речных систем также создают предпосылки для эволюционной диверсификации групп. В настоящее время дно Великой Рифтовой долины, покрытое сухими саваннами и отдельными озерами, по всей видимости, представляет собой непреодолимый географический барьер, ограничивающий распространение многих высокогорных видов с противоположных сторон Рифтовой долины (растений – Kebede et al., 2007; Mairal et al., 2017; насекомых – Krafsur, 2002; Braginets et al., 2003; амфибий – Evans et al., 2011; Freilich et al., 2014; Smith et al., 2017; млекопитающих – Gottelli et al., 2004; Belay, Mori, 2006; Nicolas et al., 2008; Colangelo et al., 2013; птиц – Bowie et al., 2004). Однако, для населяющих более низкие высоты видов, отдельные участки Рифтовой долины, по-видимому, служат своеобразным миграционным коридором (например, амфибии – Freilich et al., 2016). Сходным образом, речные долины (например, Голубой Нил или Омо) могут представлять дополнительные географические барьеры, препятствующие потоку генов между афро-альпийскими видами (Largen, Spawls, 2010; Evans et al., 2011; Freilich et al., 2014). В настоящее время, афро-альпийские местообитания, находящиеся на высотах более 3800 м над уровнем моря крайне фрагментированы, что создает предпосылки для аллопатрического видообразования таксонов, адаптированных к данной климатической зоне (например, Bruja et al., 2018).

Неоднократные климатические колебания в плейстоцене (2,58 – 0,0117 млн. лет) оказывали масштабное влияние на эволюционную диверсификацию биоразнообразия Восточной Африки (Martínez-Meyer et al., 2004; Hendrickx et al., 2015; Couvreur et al., 2021; Bowie et al., 2023). Так, глобальные изменения климата вызывали сдвиги границ высотных поясов растительности. Во времена холодного

и сухого климата ледниковых эпох значительное снижение нижних границ афро-альпийских зон приводило к увеличению их площади и снижению мозаичности на территории Эфиопского нагорья, что способствовало объединению изолированных ранее высокогорных местообитаний и частичному перекрытию ареалов таксонов, адаптированных к различным участкам высотного градиента (Mairal et al., 2017). Горные тропические леса, наоборот, были фрагментированы в эти времена и увеличивали свою площадь во влажные теплые периоды прошлых и нынешнего межледниковий, тем самым увеличивая связность ранее изолированных местообитаний через «лесные коридоры» (Demencia, 2004; Kebede et al., 2007; Bowie et al., 2023). Циклические расширения и сокращения потенциальных местообитаний оказывали влияние на расселение, темпы видообразования, а также на пространственную структуру генетического разнообразия в различных группах организмов горных тропиков Африки, адаптированных к различным высотным диапазонам (например, растения — Kebede et al., 2007; Mairal et al., 2017; амфибии — Freilich et al., 2016; Smith et al., 2017; млекопитающие — Gottelli et al., 2004, птицы — Bowie et al., 2023). Если после окончания периода географической изоляции дивергировавшие популяции достигли видового статуса, но не успели выработать надежные механизмы репродуктивной изоляции (Coyne, Orr, 2004; Nosil, 2012), то вторичные контакты между эволюционировавшими в условиях аллопатрии популяциями могли приводить к межвидовой гибридизации с последующей возможной интрогрессией геномных сегментов (Melo-Ferreira et al., 2007), что способствовало увеличению разнообразия путем ретикулярной эволюции (см. главу 1.1.2). В случае адаптивного преимущества заимствованных сегментов, они могли быть подхвачены отбором и закрепиться в популяциях видов-реципиентов. Наиболее часто в исследованиях описывают случаи интрогрессии мтДНК, имеющей предполагаемое адаптивное значение при широтных сдвигах ареалов (вызванных плейстоценовыми ледниковыми циклами; например, между зайцами — Melo-Ferreira et al., 2005; бурыми и белыми медведями — Cahill et al., 2013; полевками

— Boratynski et al., 2014; см. главу 1.1.3). Намного меньше известно о возможных адаптивных последствиях интрогрессивной гибридизации вдоль ярко выраженного высотного градиента в горных тропиках, однако отмечают, что климатические изменения могли вызывать сдвиги высотного распределения видов и приводить к сходным паттернам филогенетических несоответствий (Bryja et al., 2018). Существование адаптивных последствий интрогрессивной гибридизации было предложено лишь для некоторых групп мелких млекопитающих Эфиопского нагорья: узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (Bryja et al., 2018) и травяных мышей рода *Arvicanthis* (Bryja et al., 2019a). Такие природные ситуации представляют естественные лаборатории для изучения предполагаемой адаптивной значимости интрогрессии мтДНК.

Эфиопское нагорье представляет собой природный очаг формирования эндемичной флоры и фауны («biodiversity hotspot»), обусловленный сложным взаимодействием рельефа, длительной географической изоляции нагорья от других частей Африки, климатической истории и экологии (например, Fjeldså, Lovett, 1997), что также характеризует данный регион как удобный полигон для микроэволюционных исследований. В стране обитает 311 видов млекопитающих, 55 из которых эндемичны (17,7% от общего числа видов). Особенно разнообразна фауна мелких млекопитающих, подавляющую часть которых составляют грызуны (около 36 видов — 64,8 % от общего числа эндемиков) (Lavrenchenko, Bekele, 2017).

### 1.3. Общая характеристика крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l.

#### 1.3.1. Систематическое положение и видовой состав крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l.

В качестве модельной группы для настоящего исследования были избраны представители крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. — одной из интереснейших групп, происхождение и адаптивная радиация которой связана с территорией Эфиопского нагорья. Данный надвидовой комплекс рассматривают в составе рода жестковолосых мышей *Lophuromys* Peters, 1874, в настоящее время относимого к подсемейству *Deomyinae* (сем. *Muridae*) наряду с тремя другими филогенетически близкими родами — *Deomys*, *Acomys* и *Uranomys* (Steppan et al., 2005; Wilson et al., 2017).

Очень кратко охарактеризуем систематическое положение и видовой состав данного надвидового комплекса. Традиционно род *Lophuromys* относили к подсемейству *Murinae* (Wilson, 2005), до тех пор, пока на основе молекулярно-генетических данных не было выявлено филогенетическое родство *Lophuromys* с тремя другими родами *Deomys*, *Acomys* и *Uranomys* (Steppan et al., 2004; Steppan et al., 2005), что позволило выделить эти четыре рода в отдельное уникальное подсемейство *Deomyinae*. В соответствии с особенностями морфологии род подразделяют на два подрода — широко распространенный по всей тропической Африке номинативный *Lophuromys* Peters, 1874, включающий виды с короткими хвостами и лапами, и эндемичный для изолированных горных территорий Центральной Африки *Kivumis* Dieterlen, 1987 с длинными хвостами и задними лапами, а также уникальной морфологией желудочно-кишечного тракта (Wilson et al., 2017). В составе номинативного подрода *Lophuromys* на основании краниометрических характеристик и окраски шерстного покрова выделяют три надвидовых комплекса — *L. nudicaudus* Heller, 1911 s.l., *L. sikapusi* Temminck, 1853 s.l., и *L. flavopunctatus* Thomas, 1888 s.l. (Verheyen et al., 1996; Verheyen et al., 2002).

Группы *L. sikapusi* s.l. (*L. roseveari* Verheyen et al., 1997, *L. angolensis* De Winton, 1896, *L. ansorgei* De Winton, 1896, *L. sikapusi* Temminck, 1853) и *L. nudicaudus* s.l. (*L. nudicaudus* Heller, 1911, *L. huttereri* Verheyen, 1996) характеризуются отсутствием у своих представителей крапчатой окраски шерстного покрова (Verheyen et al., 1996). Последний надвидовой комплекс *L. flavopunctatus* s.l. объединяет виды, для большинства из которых характерна крапчатая окраска шерстного покрова, чем, собственно, и обусловлено название комплекса — крапчатые жестковолосые мыши. На данный момент комплекс включает 21 вид (Onditi et al., 2021). Неэфиопские представители группы широко распространены в лесных местообитаниях на территории большей части тропической Африки (Уганда, Руанда, Бурунди, Танзания, Конго, северо-восточная Ангола, Малави, Бурунди, Мозамбик, Замбия и Кения) и представлены следующими видами: *L. aquilus*, *L. verhageni*, *L. kilonzoii*, *L. machangui*, *L. sabuni*, *L. makundii*, *L. dudui*, *L. rita*, *L. cf. cinereus*, *L. laticeps*, *L. stanleyi* и *L. zena* (Onditi et al., 2021). Распространение представляющих особый интерес видов Эфиопского нагорья изолировано от ареалов других видов данной группы аридными местообитаниями, непригодными для существования крапчатых жестковолосых мышей (Verheyen et al., 2002). Изначально на территории Эфиопии на основании морфологических характеристик и изменчивости в окраске было описано 7 форм: *L. flavopunctatus* Thomas, 1888; *L. brevicaudus* Osgood, 1936; *L. zaphiri* Thomas, 1906; *L. aquilus brunneus* Thomas, 1906; *L. aquilus chrysopus* Osgood, 1936; *L. flavopunctatus simensis* Osgood, 1936 и *Neanthomys giaquintoii* Toschi, 1946, описание последнего было сделано по экземпляру с утраченным хвостом. До недавнего времени, упомянутые выше формы сводили в единый полиморфный вид *L. flavopunctatus*, который, как предполагалось, характеризуется высоким внутривидовым полиморфизмом (Musser, Carleton, 2005; Yalden et al., 1996). Кроме того, из горного массива Бале юго-восточного плато Эфиопского нагорья и окрестностей Дебре-Сины северо-западного плато (Рис. 4) был описан специализированный обитатель афро-альпийской зоны *L. melanonyx* Petter, 1972

(Yalden et al., 1976), который хорошо отличается от любого представителя *L. flavopunctatus* s.l. размерами (самый крупный среди остальных видов эфиопских *Lophuromys*), окраской и особенностями социальной организации. Таким образом, до недавнего времени считалось, что на территории страны обитают только два вида *Lophuromys* — *L. flavopunctatus* и *L. melanonyx*.

Однако, в недавнее время, видовой состав комплекса на территории Эфиопии был радикально пересмотрен с использованием молекулярно-генетических, цитогенетических и морфометрических методов (Lavrenchenko et al., 1997, 1998, 2000, 2001, 2004, 2007; Анискин и др., 1997). Так, для большинства форм, описанных ранее, был подтвержден видовой статус (*L. simensis*, *L. brunneus*, *L. chrysopus* и *L. brevicaudus*) (Lavrenchenko et al., 1998, 2007), а также описаны три новых вида (*L. chercherensis*, *L. menageshae*, *L. pseudosikapusi*) (Lavrenchenko et al., 2007). Таким образом в настоящее время на территории Эфиопии признают существование девяти видов *Lophuromys*: *L. pseudosikapusi*, *L. chercherensis*, *L. menageshae*, *L. melanonyx*, *L. simensis*, *L. flavopunctatus*, *L. brunneus*, *L. chrysopus* и *L. brevicaudus* (Lavrenchenko et al., 2007), распространенных по всему Эфиопскому нагорью (Рис. 2) и хорошо различимых между собой по ряду цитогенетических, молекулярно-генетических и морфологических признаков (Lavrenchenko et al., 2004; Lavrenchenko et al., 2007).

### 1.3.2. Эколого-географическая и морфологическая характеристика представителей крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Эфиопского нагорья

Комплексные исследования, проведенные сравнительно недавно, с использованием генетического (RAPD-PCR, аллозимы, мтДНК) и морфологического (многомерная краниометрия) анализов позволили несколько прояснить особенности распространения и филогенетические взаимоотношения между эфиопскими видами *Lophuromys flavopunctatus* s.l. (Lavrenchenko et al., 2004; 2007).

Крапчатые жестковолосые мыши *Lophuromys flavopunctatus* s.l. являются своеобразной и широко распространенной группой грызунов Эфиопского нагорья (Рис. 2). Это небольшие зверьки со средним размером тела (90 – 180 мм) и характерными для всех видов этого комплекса короткими задними лапами и хвостами (50 – 85% длины тела; Verheyen et al., 2002; Kingdon et al., 2013). Ведут они исключительно наземный образ жизни, о чем свидетельствуют короткие конечности (Kingdon et al., 2013). Свое название они получили за своеобразную крапчатую окраску верхней части своего шерстного покрова (эффектом «соли с перцем»). Эту особенность обуславливает чередование светлой субтерминальной и черной терминальной полос на их остевых дорзальных волосках, что явно отличает представителей этого комплекса от остальных видовых групп подрода *Lophuromys* (Лавренченко, 2009). На спине и боках текстура шерсти зверьков напоминает жесткую кисточку, но не столь колючую как у представителей рода *Acomys* (Kingdon et al., 2013). По внешним и краниальным признакам, таким как размеры тела, морфология черепа, окраска шерсти верхней и нижней части тела, характер окраски когтей и верхней части ступни, и ряду других черт, эфиопские виды *Lophuromys* хорошо дифференцируются друг от друга (Lavrenchenko et al., 2007; Monadjem et al., 2015).

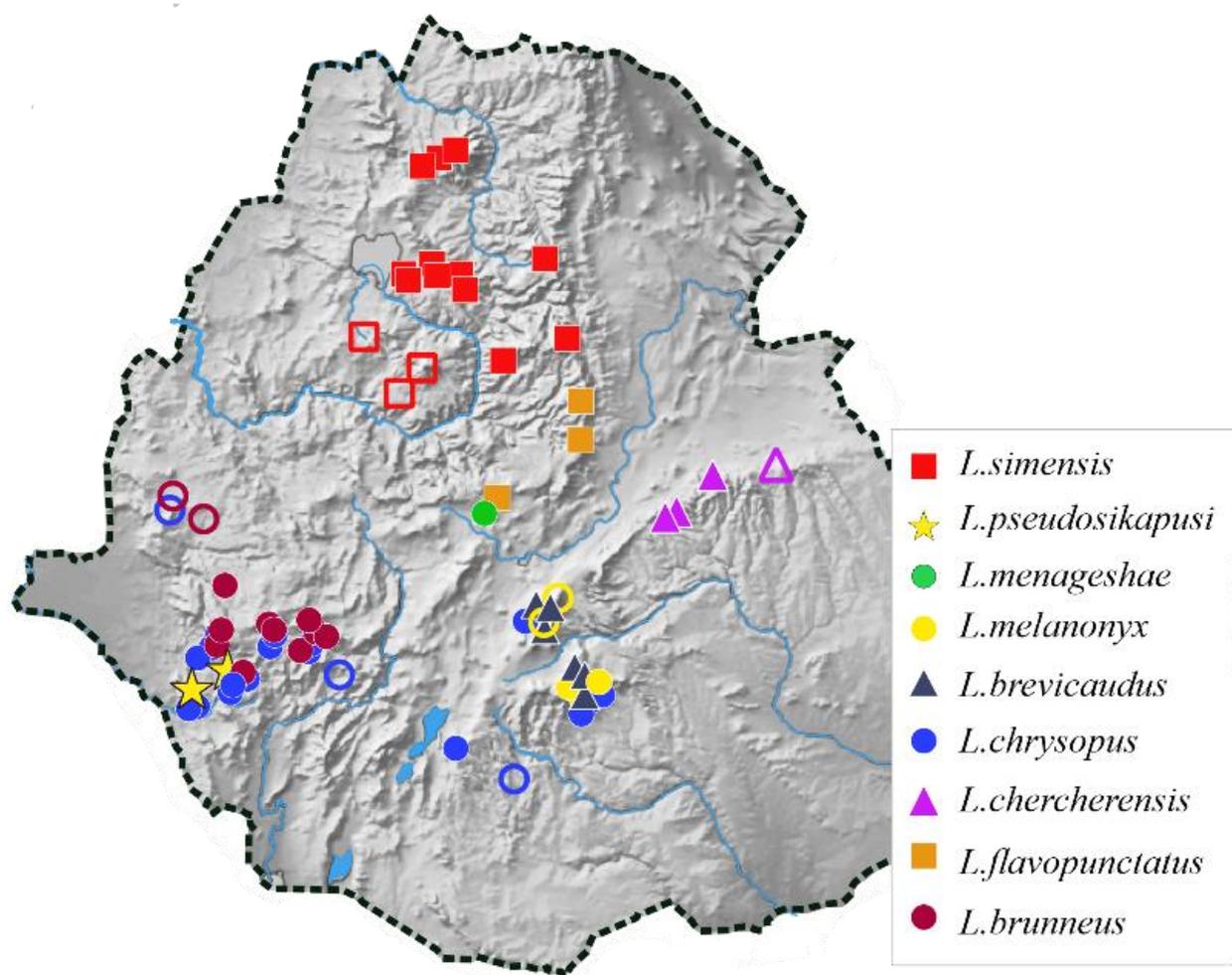


Рисунок 2. Карта распространения крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Эфиопского нагорья (по данным молекулярно-генетического анализа). Прозрачные фигуры с цветным контуром обозначают локалитеты, позволившие в рамках нашего исследования существенно расширить границы ранее известных ареалов соответствующих видов (см. легенду).

Кроме этого, уровень морфологического разнообразия среди эфиопских *Lophuromys* существенно выше по сравнению с другими 12 видами, населяющим территорию остальной части ареала данного надвидового комплекса за пределами Эфиопии (Lavrenchenko et al., 2007). Высокогорные виды обнаруживают ряд предположительно адаптивных признаков, не встречающихся у видов, обитающих на более низких высотах. Среди них можно отметить крупные

размеры тела, заметно увеличивающиеся с высотой местообитаний, что выглядит частным случаем экогеографического правила Бергмана в условиях холодного высокогорного климата. Стоит заметить, что подобные признаки выражены и у других таксономически отдаленных друг от друга групп грызунов, сходным образом распространенных на территории Эфиопского нагорья, например, у представителей рода *Stenocephalemys* (Mizerovská et al., 2020).

Особый интерес в этом плане представляет специализированный обитатель афро-альпийской зоны чернокоготная жестковолосая мышь *L. melanonyx* Petter, 1972. Согласно последним таксономическим ревизиям грызунов Эфиопии (Bryja et al., 2019b), ареал *L. melanonyx* ограничен афро-альпийскими местообитаниями (3100 – 4050 м над ур. моря) горных массивов Арси и Бале к востоку от Рифтовой долины (Рис. 2,5 б; здесь и далее высотные диапазоны для видов даны по Lavrenchenko, Bekele, 2017). Также этот вид (идентифицированный на основе морфологических признаков) известен из Дебре-Сины (3200 м. над ур. моря) к западу от Рифтовой долины (Yalden et al., 1976). Ареал распространения *L. melanonyx* ограничен и сильно фрагментирован ввиду чего вид находится в списке уязвимых (статус Vulnerable, VU красного списка МСОП). Некоторые особенности морфологии (наиболее крупный размер, светлая окраска тела, черная окраска когтей на задних и передних лапах), набор хромосом ( $2n=60$ ), строгая дневная активность, а также ярко выраженная социальная организация (тревожная стойка столбиком, предупреждающий об опасности звуковой сигнал и колониальный образ жизни) резко отличают этого афро-альпийского специалиста от других эфиопских *Lophuromys* (Lavrenchenko et al., 2007, Лавренченко, 2009). Кроме этого, этот вид обитает в смешанных колониях с другим видом, травяной крысой Блика *Arvicanthis blicki* (Рис. 3). Использование общих нор, схожая внешняя морфология, звуковая вокализация и поведение делают эту пару видов замечательным примером конвергентной эволюции среди грызунов, приспособленных к жизни в экстремальных условиях афро-альпики (Kostin et al., 2019).



Рисунок 3. Фотографии чернокоготной жестковолосой мыши *L. melanonyx* (а) и травяной крысы Блика *Arvicanthis blicki* (б), сделанные в одной и той же норе с разницей в несколько минут (регион Галама горного массива Арси) (Kostin et al., 2019, с изменениями).

Но самое неожиданное, что несмотря на крупные размеры тела, теплоизоляция волосяного покрова у *L. melanonyx* оказалась менее эффективной по сравнению с населяющими более низкие местообитания (горный тропический лес и верещатники) и характеризующимися полифазным типом активности видами эфиопских *Lophuromys* (*L. brevicaudus* и *L. chrysopus*) и неродственными строго ночными представителями рода *Stenocephalemys* (Рис. 4, Ивлев, Лавренченко, 2016). Адаптивное значение резкого снижения эффективности теплоизолирующих свойств волосяного покрова у населяющего высокогорные местообитания *L. melanonyx* представляется вопросом дискуссионным. Принимая во внимание тот факт, что *L. melanonyx* обитает на открытых лишенных плотного растительного покрова пространствах афро-альпики, ведет колониальный образ жизни и проявляет активность на колониях в дневное время суток, наиболее вероятным объяснением этого феномена может быть использование прямой солнечной радиации для терморегуляции в таких жестких условиях. Повышенная

теплопроводность может облегчать животным получение тепла в дневное время суток в условиях прямой солнечной радиации, уровень которой крайне высок в афро-альпийской зоне, что имеет особое значение при обитании в жестких климатических условиях высокогорья (Ивлев, Лавренченко, 2016). Снижение эффективности теплоизоляции у дневного высокогорного вида *L. melanopus* может служить подтверждением гипотезы о существовании различных эволюционных путей адаптации (на молекулярном или физиологическом уровнях) к неблагоприятным условиям среды у проявляющих разную суточную активность групп животных.

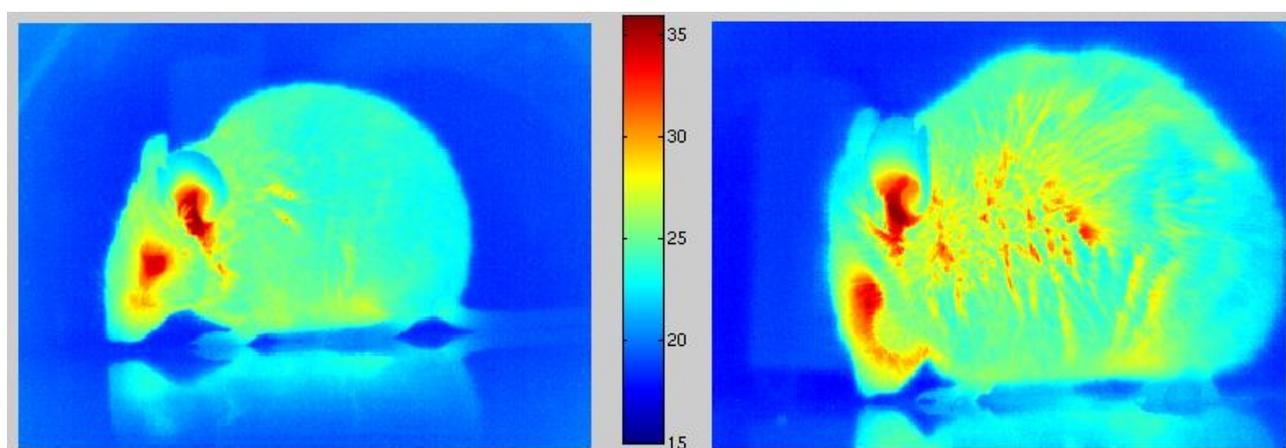


Рисунок 4. Термограммы *Lophuromys chrysopus* (слева) и *Lophuromys melanopus* (справа); шкала посередине показывает соответствие цвета изображения температуре (°C) изображенного объекта. При одинаковой температуре среды и температуре тела (которая может быть определена по температуре внутри уха) температура поверхности волосяного покрова у более крупного *L. melanopus* на несколько градусов выше температуры поверхности волосяного покрова у *L. chrysopus*, что, в свою очередь, свидетельствует о том, что теплопроводность покровов у *L. melanopus* выше, чем у *L. chrysopus* (по Ивлев, Лавренченко, 2016).

Короткохвостая жестковолосая мышь *L. brevicaudus* Osgood, 1936 занимает вересковые пустоши (пояс, лежащий ниже афро-альпийского) юго-восточного плато горных массивов Бале и Арси (Рис. 2, 5, 6). Распространена на

высотах 2400 – 3750 м над ур. моря. Однако, замечено, что некоторые популяции этого вида в горах Арси поднимаются выше верхней границы верескового пояса, заселяя мозаичные местообитания с элементами как вересковой (*Erica arborea*), так и афро-альпийской растительности (*Alchemilla*, *Helichrysum*, *Lobelia*) (Bryja et al., 2019b). В этом случае наблюдается сосуществование *L. brevicaudus* и других афро-альпийских видов в пределах одного высотного пояса (среди *Lophuromys* это прежде всего *L. melanopus*, см. выше). В горном массиве Бале высотный градиент выражен значительно четче и три вида *Lophuromys* живут парапатрично (*L. brevicaudus*, *L. chrysopus* и *L. melanopus*, подробности см. ниже). Относительно равномерной сероватой окраской верхней части тела и длинными когтями (особенно на передних конечностях) *L. brevicaudus* хорошо отличается от остальных видов эфиопских *Lophuromys*. На юго-восточном плато Эфиопского нагорья это единственный вид *Lophuromys* с кариотипом  $2n=68$  (Lavrenchenko et al., 2007).

Золотистоногая жестковолосая мышь *L. chrysopus* Osgood, 1936 широко распространена на территории страны по обе стороны от Рифтовой долины и населяет пояса горного тропического леса на высотах 1200 – 2760 м над ур. моря. (Рис. 2, 5, 6). В горах Бале и Арси обитает парапатрично с *L. brevicaudus* (Bryja et al., 2019b). *L. chrysopus* характеризуется черной крапчатой окраской (за счет чередования черной терминальной и светлой субтерминальной полос), короткими когтями (особенно на передних конечностях), длинным хвостом и золотистой окраской верхней части ступни, чем хорошо отличается от остальных видов эфиопских *Lophuromys*. Этот вид обладает уникальным кариотипом  $2n=54$  (Lavrenchenko et al., 2007).

Желтоточечная жестковолосая мышь *L. flavopunctatus* Thomas 1888 обитает в поясе горного тропического леса на высотах 2600 – 3000 м над ур. моря и встречается на северо-западном плато в лесу Менагеша и в окрестностях Дебре-Сины (Рис. 2, 6; Bryja et al., 2019b). Этот вид характеризуется кариотипом  $2n = 68$  (Lavrenchenko et al., 2007). Наличие у *L. flavopunctatus* темно-бурой терминальной

и светло-желтой субтерминальной полос придает зверькам характерную черную или темно-бурую крапчатую окраску верхней части тела (в зависимости от местности) (Lavrenchenko et al., 2007). Особи из Дебре-Сины обладают резко контрастной окраской – сверху практически черные, снизу белые (Лавренченко, личн. сообщение). Окраска верхней части ступни типичной для большинства эфиопских *Lophuromys* светло-бурой окраски.

Большая жестковолосая мышь *L. brunneus* Thomas, 1906 занимает лесные местообитания северо-западного плато Эфиопского нагорья (Рис. 2, 6; Bryja et al., 2019b) на высотах 2000 – 2800 м над ур. моря. Помимо естественных лесных местообитаний встречается на сельскохозяйственных полях (Bryja et al., 2019b). Этот вид имеет идентичный кариотип ( $2n = 68$ ) с *L. flavopunctatus* (Lavrenchenko et al., 2007) и от большей части других видов эфиопских *Lophuromys* отличается наличием четкой черной терминальной и светлой субтерминальной полос, придающим черный крапчатый цвет данному виду, чем обнаруживает сходство с *L. chrysopus*. Однако от последнего отличается более крупными размерами (Monadjem et al., 2015) и окраской верха ступни.

Ареал сыменской жестковолосой мыши *L. simensis* Osgood, 1936 занимает различные горные местообитания (от горного леса до афро-альпийских местообитаний) северо-западного плато Эфиопского нагорья (Рис. 2, 6; Bryja et al., 2019b) на высотах 1800 – 3800 м над ур. моря. Это один из четырех видов эфиопских *Lophuromys* с кариотипом  $2n = 70$  (Lavrenchenko et al., 2007). *L. simensis* также характеризуется наличием черной терминальной и светлой субтерминальной полосами, придающим волосяному покрову верхней части тела темную крапчатую окраску. Обнаруживает сходство с *L. menageshae* (см. ниже), однако от последнего отличается меньшим размером (Monadjem et al., 2015).

Менагешская жестковолосая мышь *L. menagashae* Lavrenchenko et al., 2007 населяет горные тропические леса на высотах 2100 – 2600 м над ур. моря. Встречается только в лесу Менагеша северо-западного плато (типичное

местонахождение данного вида) (Рис. 2, 6; Bryja et al., 2019b). Это один из трех недавно описанных видов эфиопских *Lophuromys* с кариотипом  $2n = 70$  (Lavrenchenko et al., 2007). *L. menagashae*, также как *L. simensis* и *L. brunneus*, характеризуется наличием черной терминальной и светлой субтерминальной полосами, придающим темную крапчатую окраску верхней части тела. Обнаруживает сходство с *L. simensis*, однако от последнего отличается большим размером (Monadjem et al., 2015). Крайне мало известно о распространении и экологии этого вида (описан на основе двух экземпляров) ввиду чего для оценки природоохранного статуса вида недостаточно данных (статус Data Deficient, DD красного списка МСОП).

Рыженогая жестковолосая мышь *L. pseudosikapusi* Lavrenchenko et al., 2007 ( $2n = 70$ ) является специализированным обитателем вечнозеленых лесных местообитаний на относительно низких высотах (примерно 1930 м над ур. моря) Его ареал сильно ограничен и включает лес Шеко и окрестности Мизан Тефери северо-западного плато (Рис. 2, 6; Bryja et al., 2019b). От других видов эфиопских *Lophuromys* отличается отсутствием крапчатой окраски (вследствие отсутствия светлой субтерминальной полосы на волосах дорсальной поверхности тела, Lavrenchenko et al., 2007), чем обнаруживает внешнее сходство с представителями другого надвидового комплекса *L. sikapusi* s.l. Однако ярко выраженный двухцветный характер окраски дорсальных волос (черный верх и красный низ) сближает его с другими видами *Lophuromys flavopunctatus* s.l. (Lavrenchenko et al., 2007). Вид находится под угрозой исчезновения (статус Endangered, EN красного списка МСОП) ввиду крайне ограниченного ареала и интенсивного сведения лесов на территории юго-восточной части северо-западного плато Эфиопии.

Черчерская жестковолосая мышь *L. chercherensis* Lavrenchenko et al., 2007 обитает в поясе горного тропического леса на высотах 2000 – 2700 м над ур. моря. Это единственный вид, населяющий Черчерские горы юго-восточного плато (Рис. 2, 6; Bryja et al., 2019b), и один из трех недавно описанных видов эфиопских *Lophuromys* с кариотипом  $2n = 70$  (Lavrenchenko et al., 2007). *L. chercherensis* также

характеризуется наличием черной терминальной и светлой субтерминальной полос на дорсальных волосах, однако от других видов эфиопских *Lophuromys* отличается значительно редуцированной светлой субтерминальной полосой, чем демонстрирует промежуточное состояние в окраске между *L. pseudosikapusi* (см. выше) и остальными эфиопскими *Lophuromys*, а также ярко выраженным двухцветным характером окраски хвоста (Monadjem et al., 2015). *L. chercherensis* находится на грани исчезновения (статус Endangered, EN красного списка МСОП) ввиду его ограниченного распространения и разностороннего антропогенного воздействия на естественную среду его обитания.

Ряд особенностей экологии и распространения эфиопских *Lophuromys* делает их удобными модельными объектами для исследования различных микроэволюционных процессов. Среди обнаруженных уникальных особенностей можно отметить ярко выраженный характер разделения относительно близкими видами этой группы участков высотного градиента природных условий. Наиболее четко этот паттерн распространения выражен на южном склоне горного массива Бале, где некоторые виды этого комплекса распространены парапатрично и замещают друг друга в смежных экологически различающихся биотопах. Так, вечнозеленый горный тропический лес заселяет *L. chrysopus*, вересковый пояс – *L. brevicaudus*, афро-альпийскую зону – *L. melanonyx* (Рис. 5, Lavrenchenko et al., 1998; Lavrenchenko, 2000), что позволяет предполагать выраженный характер их адаптации к достаточно узкому диапазону условий среды. Такие природные случаи предоставляют замечательную возможность для верификации модели «градиентного» или «экологического» видообразования (см. главу 1.2.2).



Рисунок 5. Распределение эфиопских видов *Lophuromys* вдоль высотного градиента на примере горного массива Бале (юго-восточное Эфиопское плато).

Кроме этого, показано, что семь из девяти эфиопских видов обитают в условиях локальной симпатрии, в то время как все неэфиопские виды данного комплекса являются строго аллопатрическими (Рис. 2; Lavrenchenko et al., 2007; Verheyen et al., 2007). Интересно, что отдельные эфиопские виды могут сосуществовать синтопично (Рис. 2; *L. flavopunctatus* и *L. menageshae* в лесу Менагеша; *L. brunneus*, *L. chrysopus* и *L. pseudosikapusi* в лесу окрестностей Мизан Тефери; Рис. 2, б). Неудивительно, что ранее все известные формы эфиопских крапчатых жестковолосых мышей (за исключением *L. melanonyx*) относили к одному полиморфному виду *L. flavopunctatus*.

Наконец, эфиопские виды комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. представляют собой уникальный пример множественной ретикулярной эволюции среди видов, населяющих географически ограниченную область, где пять из девяти эндемичных видов (*L. melanonyx*, *L. simensis*, *L. menageshae*, *L.*

*flavopunctatus*, *L. brunneus*) вовлечены в предполагаемые процессы древней и современной гибридизации (Lavrenchenko et al., 2004; Lavrenchenko et al., 2007). Подобная ситуация, по всей видимости, представляется исключительным феноменом среди млекопитающих по числу вовлеченных в процессы межвидовой гибридизации форм. Кроме того, предыдущее исследование, выполненное на основе анализов мтДНК и RAPD PCR, показало наличие в популяциях трех хорошо различимых видов (*L. simensis*, *L. melanonyx* и *L. menageshae*), населяющих высокогорья, одной и той же гаплогруппы мтДНК (Lavrenchenko et al., 2004). В популяциях первого вида (*L. simensis*), населяющих более низкие высоты, эта гаплогруппа сосуществует с другой, относящейся к глубоко дивергировавшей митохондриальной линии («North-I» — Lavrenchenko et al., 2004). Поскольку результаты многомерной краниометрии (Lavrenchenko et al., 2007) показали явную морфологическую обособленность трех данных видов, обладающих общей митохондриальной гаплогруппой, была выдвинута гипотеза об адаптивном характере интрогрессии мтДНК вследствие событий древней межвидовой гибридизации, связанной с освоением этими двумя видами (*L. simensis* и *L. melanonyx*) нового местообитания (афро-альпийской зоны). По контрасту с имеющимися у нас данными о широком распространении разновременных ретикулярных процессов у эфиопских *L. flavopunctatus* s.l., не выявлено никаких свидетельств межвидовой гибридизации между неэфиопскими представителями комплекса (Lavrenchenko et al., 2007). Стоит отметить, что при относительно широком распространении ретикулярных процессов в некоторых других группах грызунов Эфиопского нагорья (*Stenocephalemys* – Bryja et al., 2018 и *Arvicanthis* – Bryja et al., 2019a), только для *Lophuromys* характерно сосуществование особей как с предположительно заимствованной, так и исходной видоспецифичной мтДНК в пределах одной популяции (Lavrenchenko et al., 2004). Такие ситуации предоставляют уникальную возможность для изучения взаимодействия дивергентных и ретикулярных процессов как фактора микроэволюции и видообразования, а также возможного адаптивного характера

наблюдаемой интрогрессии. Несмотря на значительное число работ, посвященных адаптивной интрогрессии мтДНК (Toews, Belsford, 2012), лишь малая их часть приводит эмпирические свидетельства, проливающие свет на механизмы, лежащие в основе её предполагаемой адаптивности (Boratynski et al., 2014; Kostin, Lavrenchenko, 2018).

## Глава 2. Материалы и методы

### 2.1. Сбор материала в полевых условиях

В ходе многолетних полевых работ на территории Эфиопии, проведённых Совместной Российско – Эфиопской Биологической Экспедицией (СРЭБЭ; 1995 – 2020 гг.), а также коллегами из Института биологии позвоночных Академии Наук Чешской Республики (Брно, Чехия; 2012 – 2018), был собран обширный материал в виде проб тканей, охватывающий все известные ареалы девяти видов эфиопских *Lophuromys*. Автор принимала участие в одной из экспедиций териологического отряда СРЭБЭ (2020 г.) в Национальном Парке Чебера Чурчура, расположенном в бассейне реки Омо на юго-западе Абиссинского плато Эфиопского нагорья (Рис. 6). В ходе данной экспедиции был собран обширный материал по мелким млекопитающим, в том числе и по представителям избранной группы. Материал для исследования данной группы в виде проб тканей наша лаборатория собирала в составе СРЭБЭ в течение 25 лет. Имеющийся у нас материал охватывает все основные регионы Эфиопского нагорья, представленные на карте (см. рис. 6).

Отлов грызунов проводили с помощью живоловок Шермана ( $23 \times 9,5 \times 8$  см; Sealander, James, 1958), которые устанавливались на ночь с приманкой из нарезанной моркови или овсяных хлопьев, смоченных в подсолнечном дезодорированном масле. Всех пойманных особей взвешивали и брали стандартные промеры тела (длина тела, хвоста, ступни и уха). Также отмечали внешние признаки, пол, возраст, репродуктивное состояние. Ваучерные экземпляры (несколько особей каждого предполагаемого вида) были безболезненно умерщвлены путем смещения шейного отдела позвоночника.

Образцы тканей (мышцы, сердце, почки и печень) ваучерных экземпляров были зафиксированы в 96% этиловом спирте и депонированы для дальнейшего генетического анализа в Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (далее ИПЭЭ РАН; Москва, Россия) и Институте биологии

позвоночных Академии Наук Чешской Республики (Чехия, Брно). Черепа и препарированные шкурки ваучерных экземпляров хранятся в коллекциях Зоологического музея МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва), Университета Южной Богемии (Чешские Будевицы) и Университета г. Мекеле (Мекеле, Эфиопия). Все многолетние полевые работы (включая отлов животных и сбор проб) проводились в соответствии с законодательством Эфиопии. В общей сложности объем материала по представителям *Lophuromys flavopunctatus* s.l., собранного в ходе многолетних экспедиций, составил 814 экземпляров из 26 локальностей Эфиопского нагорья (Рис. 6). Более подробная характеристика использованных в работе экземпляров (включая видовую принадлежность, полевые, музейные и GenBank номера, а также локалитеты их сбора) представлена в таблице 1 и 2 приложения (Табл. 1П, 2П).

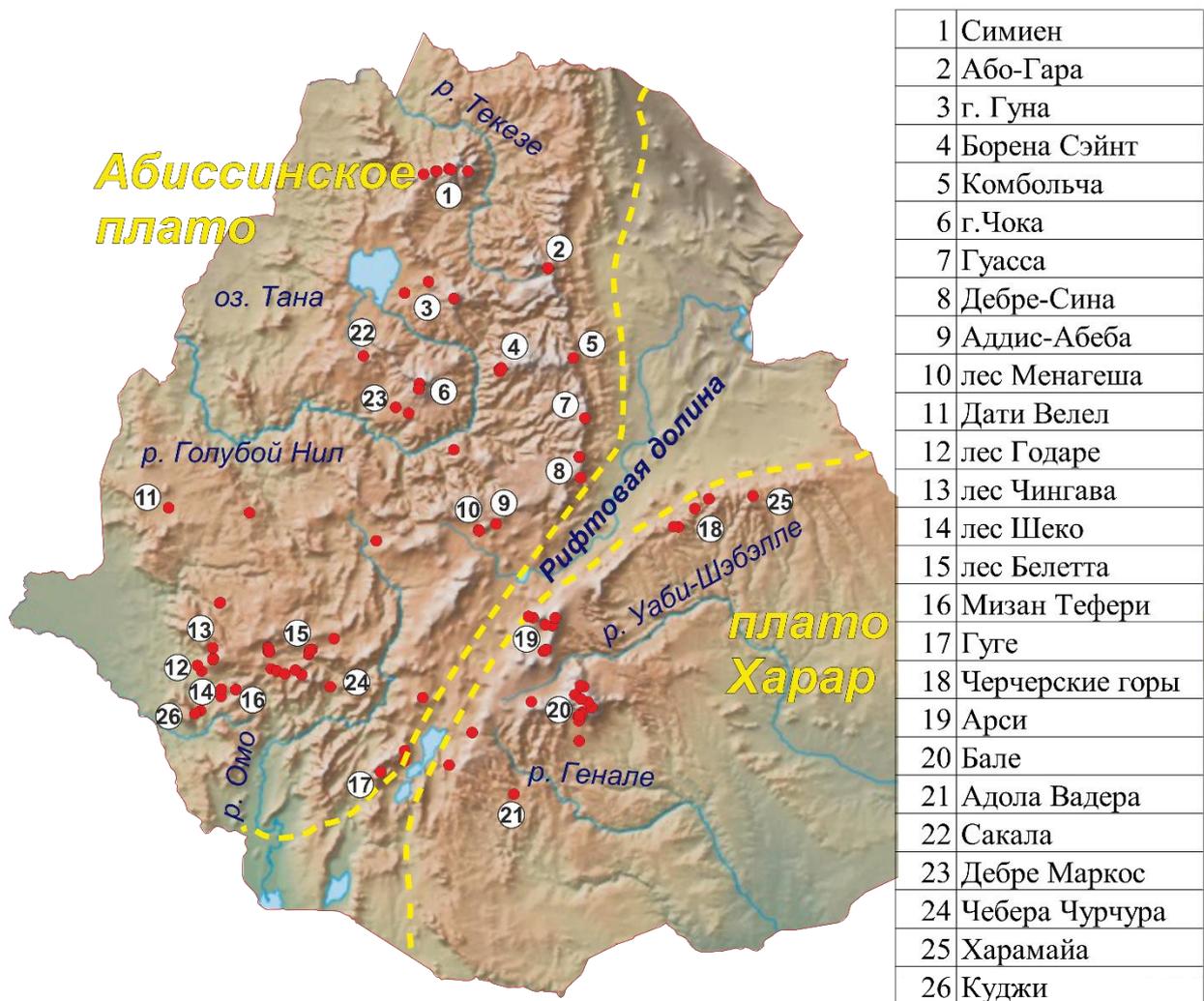


Рисунок 6. Карта локалитетов сбора материала, охватывающего основные регионы распространения эфиопских *Lophuromys* (красные кружки). Пунктирные желтые линии обозначают примерное расположение границ Великой Рифтовой долины, разделяющей Абиссинское и Харарское плато Эфиопского нагорья. Локалитеты, упомянутые в тексте, пронумерованы и показаны в таблице.

## 2.2. Выделение ДНК, амплификация и секвенирование митохондриальных и ядерных генов по Сэнгеру

Для молекулярно-генетического анализа в рамках настоящего исследования мы использовали материал 322 генотипированных хотя бы по одному маркеру образцов эфиопских *Lophuromys*. В качестве внешних групп были избраны виды *Lophuromys* из других надвидовых комплексов, *L. nudicaudus* – для митохондриальной филогении, а *L. ansorgei* – для ядерной филогении (Табл. 1П). Основную часть пробоподготовки выполняли на базе молекулярного кабинета лаборатории микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН.

Выделение геномной ДНК из фиксированных в 96% этиловом спирте образцов тканей, выполняли как стандартным методом фенол-хлороформной экстракции (Sambrook et al., 1989), так и при помощи специализированных коммерческих китов ДНК-Экстран-2 (компания Синтол) в соответствии с протоколом производителя.

Для последующего установления филогенетических взаимоотношений в пределах надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. по мтДНК была выбрана последовательность гена цитохрома b (*CYTB*). Данный маркер, кодирующий единственную митохондриальную субъединицу 3-го комплекса дыхательной цепи убихинол-цитохром С редуктазы (Chinnery, Hudson, 2013), широко используется в филогенетических исследованиях млекопитающих, включая грызунов (Банникова, 2004; Martin et al., 2000). Такая популярность маркера в качестве филогенетического инструмента связана с высокой скоростью возникновения нуклеотидных замен в последовательности гена, что дает преимущество для решения множества задач в изучении эволюции таксонов млекопитающих (в основном на уровне рода или вида; Tobe et al., 2010; Bradley, Baker, 2001). Это также связано со способностью индивидуального гена генерировать топологию филогенетического дерева, сходную с таковой по

результатам анализа нескольких генов вместе (Russo et al., 1996) по правилу «хорошего» гена (Банникова, 2004).

Для реконструкции филогенетических взаимоотношений на основе яДНК мы использовали четыре генетических маркера, включающие последовательности 2-х интронов: *WLS-7* — 7 интрон гена интегрального мембранного белка (7 intron gene of integral membrane protein), *DHCR24-7* — 7 интрон гена дегидрохолистерол редуктазы (7 intron of dehydrocholister reductase gene); и 2-х экзонов: *IRBP* — 1 экзон ретиноид связывающего белка (1 exon of retinoid binding protein), *GHR* — экзон гена рецептора гормона роста (exon of growth hormone receptor gene). Выбор вышеперечисленных ядерных маркеров для оценки филогенетических взаимоотношений девяти эфиопских видов *Lophuromys flavopunctatus* s.l. обоснован наличием достаточно высокого филогенетического сигнала в исследовании филогении других видов грызунов, имеющих сопоставимый уровень генетической дивергенции (Veugunes et al., 2005; Bryja et al., 2018; Bryja et al., 2019a).

Полимеразную цепную реакцию амплификации (ПЦР) для вышеперечисленных маркеров проводили на основе экстрагированной из образцов тканей ДНК в реакционной смеси общим объемом 22 мкл. Для ПЦР-амплификации использовали как готовые реакционные смеси — 5X MasDDTaqMIX-2025 (DIALAT), включающие все необходимые компоненты для проведения реакции (dNTP, MgCl<sub>2</sub>, SmarTaq-полимераза), так и отдельные высококачественные реактивы для ПЦР амплификации ДНК от разных производителей. Общая реакционная смесь из отдельных компонентов для ПЦР включала 2 мкл 10X реакционного буфера, 2 мкл dNTP (конечная концентрация 2.5 mM), 0,8 мкл MgCl<sub>2</sub> (конечная концентрация 50 mM), 0,3 мкл ДНК-полимеразы (5U/мкл), 0,3 мкл двух праймеров — прямого F и обратного R (10–15 пк/мкл), 2 мкл матричной ДНК (10–100 нг/мкл) и 14,3 мкл воды высокой степени очистки. Перед постановкой ПЦР концентрацию выделенной ДНК-матрицы проверяли на спектрофотометре NanoDrop OneC. Для получения оптимальных результатов

проводили оптимизацию условий ПЦР, используя функцию однонаправленного температурного градиента в амплификаторе для каждой новой пары «праймер-матрица». Условия амплификации последовательностей митохондриального гена *CYTB* представлены в таблице 1.

Таблица 1. Условия амплификации митохондриального гена *CYTB*.

<b>Этапы амплификации</b>	<b>Температура / Время</b>	<b>Количество циклов</b>
<i>Начальная денатурация</i>	94 °C/3'	1X
<i>Денатурация (denaturation)</i>	94 °C/30''	30X
<i>Отжиг (annealing) *</i>	52 °C/30''	
<i>Элонгация (elongation)**</i>	72°C /1'	
<i>Финальная элонгация</i>	72°C /3'	1X
<i>Режим хранения</i>	4–10 °C	

\*Температура отжига подбирается для каждой новой пары праймеров отдельно и зависит от температуры их «плавления».

\*\*Время элонгации зависит от длины амплифицируемого фрагмента. Рекомендованное время составляет 50 сек /1кб

Для амплификации полных последовательностей *CYTB* (1140 п.н.) мы использовали комбинацию внешних праймеров L14723F/H15915R (Табл. 3). Для прочтения последовательностей секвенированием нами были подобраны

дополнительные праймеры *LcbiF* и *LcbiR* (Табл. 3), читающие внутренние участки.

Оптимальные результаты амплификации ядерных маркеров были получены при помощи так называемой Touchdown ПЦР (TD 64 – 54 °C), характеризующейся постепенным снижением температуры отжига, вследствие чего уменьшается влияние неспецифического связывания праймеров. Условия амплификации ядерных генов приведены в таблице 2.

Таблица 2. Условия амплификации ядерных маркеров.

Этапы амплификации	Температура / Время	Количество циклов
<i>Начальная денатурация</i>	94 °C/3'	1X
<i>Денатурация (denaturation)</i>	94 °C/30"	10X
<i>Отжиг (annealing)</i>	64–54 °C/30"	
<i>Элонгация (elongation)</i>	72°C /1'	
<i>Денатурация (denaturation)</i>	94 °C/30"	22X
<i>Отжиг (annealing)</i>	54 °C/30"	
<i>Элонгация (elongation)</i>	72°C /1'	
<i>Финальная элонгация</i>	72°C /3'	1X

Участок последовательности ядерного экзона *IRBP* (1240 п.н.) амплифицировали в два перекрывающихся фрагмента с использованием комбинации одного внешнего и одного внутреннего праймера I1/J1 и I2/J2 соответственно (Табл. 3). Для чтения последовательностей секвенированием

использовали внешний прямой праймер (I1) для одного фрагмента и внутренний прямой для второго фрагмента гена (I2). Участок последовательности ядерного экзона *GHR* (910 п.н.) амплифицировали в два перекрывающихся фрагмента с использованием комбинации одного внешнего и одного внутреннего праймера *GHR1/GHR8* и *GHR7/GHR2* соответственно (Табл. 3). Для секвенирования амплифицированных фрагментов использовали внутренний обратный праймер (*GHR8*) для первого фрагмента и прямой внутренний (*GHR7*) для второго фрагмента (Табл. 3). Амплификацию участка ядерного интрона *DHCR24-7* (417 п. н.) проводили с использованием выбранного нами прямого праймера с присоединенным к 5' концу адаптером M13 (*DhcrM13-F*) и обратного праймера *Dhcr24-7-R* (Табл. 3). Для секвенирования амплифицированных фрагментов использовали адаптер M13F (Табл. 3). Для амплификации интрона *WLS-7* (379 п. н.) нами были подобраны комбинации праймеров *WLSF\_Loph* / *WLSR\_Loph* (Табл. 3). Для чтения последовательностей целевых участков использовали обратный праймер *WLSR\_Loph* (Табл. 3). Подробная характеристика используемых для проведения данного исследования праймеров представлена в таблице 3.

Амплификацию исследуемых фрагментов проводили на ДНК-амплификаторе Master Cycler Nexus gradient (Eppendorf) и T100 Thermal Cycler (Bio-Rad). После окончания амплификации наличие ДНК-продуктов необходимой длины визуализировали путем электрофореза в 1,5 % агарозном геле в 1xTBE буфере с последующим добавлением бромистого этидия (EtBr) или SYBR™ Safe DNA Gel Stain (Thermo Fisher Scientific). Визуализацию геля осуществляли в УФ спектре (365 нм) при помощи Трансиллюминатора Bio-Rad Uview. Перед секвенированием осуществляли очистку полученных целевых продуктов от компонентов ПЦР-реакции (остатки праймеров, ДНК нуклеотидов, димеры праймеров и др.) путем осаждения смесью ацетата аммония с 70% этиловым спиртом или готовым набором реактивов «Diatom DNA PCR Clean-Up». Если при визуализации ПЦР-фрагмента выявлялись продукты неспецифического

связывания праймеров, отделение целевых фрагментов от неспецифики осуществляли набором для элюции ДНК из агарозных гелей diaGene. Услуги по секвенированию целевых фрагментов были предоставлены компанией «Евроген».

Таблица 3. Последовательности праймеров, используемых в работе (жирным шрифтом и зеленой заливкой обозначены последовательности, подобранные специально для данного исследования).

Название гена	Название праймера	Последовательность фрагментов (5'-3')	Длина фрагментов (bp)	Источники данных
цитохром b ( <i>cytb</i> )	L14723-F	ACCAATGACATGAAAAATCATCGTT	1140	Lavrenchenko and Verheyen (2006)
	H15915-R	TCTCCATTTCTGGTTTACAAGAC		Lavrenchenko and Verheyen (2006)
	Lcbin-F	<b>CTTCGCATTCCACTTTATYCTCCCAT</b>		подобрано для настоящего исследования
	Lcbin-R	<b>AGGAAGTCTTTGATTGTGTAGTA</b>		подобрано для настоящего исследования
I экзон ретиноид связывающего белка ( <i>IRBP</i> )	IRBP217- F(I1)	ATGGCCAAGGTCCTCTTGGATAACTACTGCTT	1240	Stanhope et al. (1992)
	IRBPin-F (I2)	ATCCCCTATGTCATCTCCTACYTG		Poux and Douzery (2004)
	IRBP1531-R (J2)	CGCAGGTCCATGATGAGGTGCTCCGTGTCCTG		Stanhope et al. (1992)
	IRBPin-R (J1)	CCACTGCCCTCCCATGTCTG		Poux and Douzery (2004)
экзон гена рецептора гормона роста ( <i>GHR</i> )	GHR1-F	GGRAARTTRGAGGAGGTGAACACMATCTT	910	Adkins et al. (2001)
	GHR7in-F	<b>AAGCCGATCTCTTGTGCCTTGACCAGAA</b>		подобрано для настоящего исследования
	GHR2-R	<b>GATTTTGTTTCAGTTGGTCTGTGCTCAC</b>		подобрано для настоящего исследования
	GHR8in-R	<b>TTGGCATCTGACTCACAGAAGTAGG</b>		подобрано для настоящего исследования
7 интрон гена дегидрохолистеро л редуктазы ( <i>DHCR24-7</i> )	DhcrM13-F	<b>GTTGTAAAACGACGGCCAGTGCAGGACATGCTGGTGCCCATGAA</b>	417	подобрано для настоящего исследования
	M13-F	GTTGTAAAACGACGGCCAGTG		Xiang et al.(2003)
	Dhcr24-7-R	CTGGCTGGCTGGGCAGGATGAA		Rodríguez-Prieto et al. (2014)
7 интрон гена интегрального мембранного белка ( <i>WLS-7</i> )	WLSloph-F	<b>AAT GTG CCT TTC TGT GTC C</b>	281	подобрано для настоящего исследования
	WLSloph-R	<b>CAAAAGCAACGATGGAAGACAT</b>		

### 2.3. Подготовка библиотек случайных фрагментов методом ddRAD

Спустя десятилетия после открытия принципов функционирования ДНК (Watson, Devons, 1968), такие методы как получение индивидуальных фрагментов генов по Сэнгеру (Sanger et al., 1977) стали рутинными для широкого круга исследователей. Сейчас наиболее востребованными являются методы секвенирования нового поколения (next-generation sequencing, NGS; Kwon, Ricke, 2011). В отличие от секвенирования по Сэнгеру, характеризующимся единичными прочтениями ДНК-фрагментов небольшой длины, методы NGS отличаются большей производительностью и позволяют получить информацию о миллионах и даже миллиардах коротких прочтений одновременно (в зависимости от типа NGS-секвенаторов).

В последнее время большую популярность приобрели методы NGS-секвенирования с уменьшенным представлением (серия методов Reduced-representation sequencing, RRS; Andrews et al., 2016). Группа подобных методов не требует наличия референсной последовательности (образца ранее прочитанного полного генома близкородственного вида) и характеризуется возможностью упрощенного секвенирования генома, т.е. получения последовательностей только тех фрагментов (преимущественно снип-маркеров; Single Nucleotide Polymorphisms или SNP), которые узнавались одной или парой рестриктаз на этапе фрагментации генома. На выходе, за счет узнавания рестрикционными ферментами специфических сайтов рестрикции в ядерном геноме, достигается получение гомологичных участков для каждого исследуемого образца. В связи с перечисленными преимуществами данные методы нашли широкое применение в популяционно-генетических исследованиях, требующих значительного расширения выборок (Andrews et al., 2016).

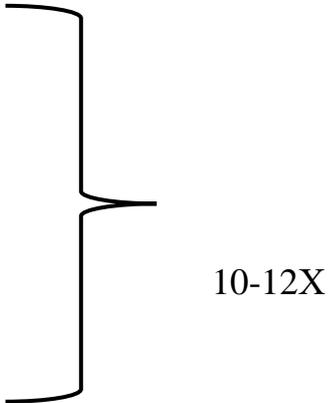
### 2.3.1. Пробоподготовка ddRAD библиотек

В настоящем исследовании мы получили большую информацию о ядерном геноме 209 экземпляров эфиопских *Lophuromys* в виде тысяч SNP-маркеров, случайным образом распределенных по всему геному, используя один из методов NGS-секвенирования с уменьшенным представлением, так называемый ddRAD метод (double-digest restriction site-associated DNA sequencing; Peterson, et al., 2012). Пробоподготовка ddRad библиотек и последующий биоинформатический анализ проводили в рамках совместной работы на базе молекулярной лаборатории Института биологии позвоночных Чешской академии наук.

Для подготовки ddRad библиотек случайных фрагментов мы использовали комбинацию традиционного подхода по Peterson et al. (2012) и подхода 2RAD, недавно описанного Bayona-Vásquez et al. (2019). Выделение геномной ДНК высокого качества из образцов ткани избранных экземпляров проводили коммерческими наборами для выделения высокомолекулярной ДНК Dneasy Blood & Tissue Kit (QIAGEN), основанными на методике спин-колонок. Качественный контроль выделенной ДНК проводили методом электрофореза в 1,5 % агарозном геле с добавлением интеркалирующего с ДНК красителем GoldenView (Biosharp) для последующей визуализации в УФ спектре трансиллюминатора. Более четкую и надежную визуализацию выделенной ДНК осуществляли с использованием гельдокументирующей системы GenoPlex (VWR). Нефрагментированная ДНК без белковых и других примесей считалась пригодной для дальнейшего анализа. Перед этапом рестрикции измеряли концентрацию прошедшей качественный контроль геномной ДНК от каждого образца, используя высокочувствительный флуориметр Qubit 4 (Thermo FS). Как правило, выделенная на спин-колонках ДНК имела допустимую для анализа на последующих этапах пробоподготовки концентрацию (в пределах 10 – 50 нг/мкл). Стартовое количество геномной ДНК для этапа рестрикции составляло 200 – 1000 нг ДНК от каждого образца в объеме 20 мкл фрагментировали в течение 3 часов при температуре 37° С в общем объеме реакционной смеси 30 мкл с использованием по 0,5 мкл высокоточных

эндонуклеаз рестрикции — EcoRI и MspI (20 ед/мкл, New England BioLabs), 3 мкл 1X CutSMART буфера и 6 мкл воды высокой степени очистки. Качество расщепления ДНК на фрагменты контролировали проведением электрофореза в 2% агарозном геле с добавлением высокочувствительного к ДНК визуализирующего красителя SYBR™ Safe DNA Gel Stain (Thermo Fisher Scientific). Очистку фрагментов ДНК от энзимов и других нежелательных компонентов, а также отбор фрагментов желаемого размера выполняли с помощью парамагнитных частиц SPRIselect (Beckman Coulter) с правой стороны (right size selection) при 0.7X отношении частиц к объему образца (избавление от длинных фрагментов) и с левой стороны (left size selection) при 1,2X соотношении (избавление от коротких фрагментов). Элюцию очищенной ДНК желаемой длины выполняли в 20 мкл 10мМ TRIS. Все этапы очистки фрагментов желаемой длины выполняли в соответствии с прилагаемым к SPRIselect протоколом. Таким образом, на выходе получали ДНК, обогащенную фрагментами размером около 200-300 п.н., поскольку фрагменты большой или слишком маленькой длины не будут секвенироваться на платформе Illumine. Лигирование адаптеров проводили в реакционной смеси общим объемом 40 мкл, включающей 17 мкл фрагментированной ДНК, адаптеры i7 и i5 (10 мкМ) 1,2 и 0,8 мкл соответственно, 4 мкл 10 мМ АТФ буфера, 0,1 мкл T4 DNA Ligase (40 ед/мкл; New England BioLabs) и 17,3 мкл воды высокой степени очистки. Инкубацию выполняли на амплификаторе Master Cycler Nexus gradient (Eppendorf) при 23°C/30 мин и 65°C/10 мин с постепенным снижением до 22°C. Все этапы рестрикции и лигации готовили в коробке со льдом из-за высокой чувствительности компонентов реакции к комнатной температуре. Полученную библиотеку чистили с помощью парамагнитных частиц SPRIselect в соотношении 1X магнитных частиц к объему образца и элюировали в 20 мкл 10мМ TRIS. В дальнейшем каждый образец амплифицировали отдельно при помощи ПЦР-реакции общим объемом смеси 25 мкл, состоящей из 10 мкл ДНК, лигированной с помощью адаптеров, 12,5 мкл КАРА HiFi Ready микса (Кара Biosystems) и 1,25 каждого iTrue праймеров (10

мкМ) с уникальными комбинациями (Glenn et al., 2019). Амплификация проходила при следующих условиях:

• Начальная турация	98 °C/45''	
• Денатурация (denaturation)	98 °C/15''	
• Отжиг (annealing)	60 °C/30''	
• Элонгация (elongation)	72°C /30''	
• Финальная элонгация	72°C /1'	
• Режим хранения	4–10 °C	

В результате амплификации на выходе получена библиотека определенным образом подготовленных фрагментов ДНК с «пришитыми» двойными индексами, благодаря которым в дальнейшем будет происходить идентификация образцов. Каждый подпул очищали парамагнитными частицами SPRIselect в соотношении 1X частиц к объему образца, элюировали в 12 мкл 10мМ TRIS и измеряли концентрацию с использованием флуориметра Qubit 4 (Thermo FS). В дальнейшем полученные библиотеки смешивали эквимоллярно. Разброс фрагментов по длине в общем пуле оценивали при помощи высокочувствительного капиллярного электрофореза с использованием биоанализатора Bioanalyzer 2100 (Agilent Technologies). В дальнейшем концентрировали общий пул со всеми смешанными образцами с помощью частиц SPRIselect в 5 раз, а допустимый для секвенирования размер фрагментов отбирали с помощью системы препаративного электрофореза Pippin Prep (Sage Science) в

узком режиме таргетных фрагментов 390 п.н.  $\pm$  10%. Последовательности используемых адаптеров и праймеров представлены в таблице 3 приложения.

### **2.3.2. Секвенирование библиотек, подготовленных методом ddRad, и получение SNPs данных**

Первая библиотека, включающая 16 образцов, была секвенирована на платформе в контрольном цикле MiSeq с использованием набора реактивов Reagent Kit v2 (парные чтения PE 250 п.н.; Illumina). Второй пул, состоящий из 225 образцов, был секвенирован с использованием набора реактивов NextSeq 550 System Mid-Output Kit (парные чтения PE 150 п.н.; Illumina) в компании Genomics Core Facility (CEITEC; г. Брно). Парные считывание по 250 п.н. из контрольного запуска MiSeq были обрезаны до 150 п.н. Смешанные в один пул образцы с разными встроенными штрих-кодами разделяли (демультиплексинг), а последовательности встроенных штрих-кодов и сайтов рестрикции (RE) обрезали с помощью программного обеспечения Skewer (Jiang et al., 2014). На выходе получили отдельные FASTQ файлы для каждого образца, которые содержали кластеры ридов (последовательности фрагментов без адаптеров и праймеров). Файлы FASTQ двух библиотек были объединены, а образцы, содержащие менее чем 98000 парных ридов отброшены. Перед *de novo* сборкой парные чтения были предварительно обработаны в PEAR (Zhang et al., 2014): парные риды прямого и обратного чтения (R1 и R2) для каждого образца были объединены (с минимально необходимым перекрытием в 10 нуклеотидов) и разделены пополам. При неудачном объединении, мы обрезали последние 10 нуклеотидов из обратного чтения. Впоследствии предварительно обработанные чтения были качественно отфильтрованы (риды низкого качества или ПЦР дубликаты) и использованы в качестве входных данных PE для *de novo* поиска и сборки SNPs локусов на интерактивной платформе iPyrad (Eaton, Overcast, 2020). Файлы FASTQ от всех образцов, использованных в окончательном анализе, были загружены в Dryad и доступны по ссылке <https://doi.org/10.5061/dryad.stqjq2c2r>. Порог кластеризации устанавливали равным 85%, а минимальная глубина считывания составляла 10.

Локусы, присутствующие как минимум у четырех образцов одновременно, сохранялись для анализа. В конечном итоге было собрано 80 570 локусов, при этом только 71 341, содержащие хотя бы один SNP, были учтены при анализе. Финальный набор данных для анализа включал 209 образцов от девяти эфиопских видов *Lophuromys* и охватывал максимальное возможное митохондриальное разнообразие (Табл. 1П). В качестве внешних групп мы использовали образцы из других надвидовых комплексов подрода *Lophuromys* — два экземпляра *L. angolensis* и два экземпляра *L. ansorgei* (Табл. 1П).

## 2.4. Проведение филогенетического анализа и построение медианной сети гаплотипов на основе последовательности гена *CYTB*

Выравнивание и обработку полученных последовательностей производили в программных обеспечениях Lasergene SeqMan Pro v. 7.1.0 (Burland, 1999) и Bioedit 7.0.5.3 (Hall, 1999). На первом этапе мы провели процедуру разбиения имеющегося у нас набора полных последовательностей митохондриального гена *CYTB* на гаплогруппы, соответствующие предполагаемым «кандидатным» видам. Для этого мы использовали простой и быстрый метод Automatic Barcoding Gap Discovery Method (ABGD), реализованный на сайте (Puillandre et al., 2011). Данный метод позволяет отнести организмы к предполагаемым видам на основе различий (т.е. гэпов в штрих-кодах — коротких последовательностях ДНК, присутствующих у широкого круга таксонов) между внутривидовой и межвидовой изменчивостью (Puillandre et al., 2011). Результаты определения сравнивали с полученными ранее морфометрическими, кариологическими и молекулярно-генетическими данными (Lavrenchenko et al., 1998, 2004, 2007). Финальный филогенетический анализ на основе мтДНК мы проводили на основе репрезентативной выборки полных последовательностей *CYTB* 121 экземпляров, принадлежащих девяти видам эфиопских *Lophuromys* при помощи подходов байесовского анализа (BI) и максимального правдоподобия (ML). Анализ остальных 201 последовательностей, не вошедших в финальную филогению ввиду короткой длины, выполнен в MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016) методом ближайшего соседа (NJ) (бутстрэп поддержки узлов > 90 %; дерево не показано) с однозначным их причислением к соответствующим митохондриальным линиям. Эти данные были использованы в основном для получения более точного географического распределения филогенетических клад. Реконструкция филогенетических взаимоотношений предварялась поиском оптимальной схемы разбиения на филогенетические партии и поиском оптимальных моделей скорости нуклеотидных замен, наилучшим образом соответствующих нашему набору

данных, с использованием программы PartitionFinder v.2.1.1 (Lanfear et al., 2016). Для этого белок-кодирующие последовательности гена *CYTB* были разбиты на три партиции, соответствующие положению нуклеотидов в кодоне. Для поиска оптимальных моделей использовали байесовский информационный критерий (BIC). Оптимальные модели эволюции для каждой партиции, использованные в дальнейшем филогенетическом анализе, представлены в таблице 4. Филогенетический анализ с использованием приближения максимального правдоподобия (ML) был выполнен в программном обеспечении RAxML v.8.2.10 (Stamatakis, 2014) с использованием эволюционной модели GTRCAT и 1000 бутстрэп репликаций для оценки надежности узлов. Байесовский алгоритм (BI) был произведен в программе MrBayes 3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) с использованием алгоритма Марковских цепей (три горячих и одна холодная цепи) по принципу Монте-Карло (MCMC анализ). В рамках анализа проведены два независимых прогона (nruns) по  $5 \times 10^6$  генераций (ngen) в каждом; параметры и деревья отбирались через каждые 2000 генераций. Сходимость результатов двух независимых прогонов оценивали с помощью программы Tracer v.1.6 (Rambaut et al., 2014), первые 20% деревьев каждого цикла отбрасывали (burnin).

Уровень дивергенции как между выявленными митохондриальными кладами, так и внутри каждой из них, оценивали путем расчета средних генетических р-дистанций с использованием программного обеспечения MEGA 7.0 (Kumar et al., 2016).

Таблица 4. Оптимальные модели нуклеотидных замещений для гена *CYTB* и четырех ядерных маркеров, определенные PartitionFinder, и модели, использованные в анализах \*BEAST и STACEY.

Ген	PartitionFinder			*BEAST
	1-я позиция кодона	2-я позиция кодона	3-я позиция кодона	
<i>CYTB</i>	K80+I+G	F81+I	GTR+G	
<i>IRBP</i>	HKY+I	HKY+I	HKY+I	HKY+I
<i>GHR</i>	HKY+I	HKY+I	HKY+I	HKY+I
<i>DHCR-24</i>	HKY+I			HKY+I
<i>WLS-7</i>	HKY+I			HKY+I

Для исследования географического распределения генетической изменчивости среди основных митохондриальных клад проводили построение медианной филогенетической сети для выборки из 200 образцов. Мы сократили длину имеющихся у нас последовательностей *CYTB* до 685 п.н. ввиду наличия сиквенсов различной длины, чтобы уменьшить количество пропущенных данных (missing data) в выравнивании. Гаплотипы были определены программой DNAsp v5.10.01 (Librado, Rozas, 2009). Построение медианной сети гаплотипов (Bandelt et al., 2000) проводили в программе PopART v.1.7 (Leigh, Bryant, 2015). Гаплогруппы определяли визуально с учетом географического распределение наблюдаемых групп. Сгенерированные гаплотипы представлены в таблице 1П приложения в колонке «гаплотипы».

## 2.5. Анализ ядерных маркеров

### 2.5.1. Разграничение видов и sNMF анализ

Учитывая существование ретикулярных процессов, сопровождающих адаптивную радиацию эфиопских *Lophuromys* (предполагаемых Lavrenchenko et al., 2004), мы реконструировали эволюционную историю эфиопских *Lophuromys* путем построения видового дерева в \*BEAST 2.4.7 (Drummond, Bouckaert, 2015). Однако проведение филогенетической реконструкции в концепции видового дерева требует отнесения исследуемых экземпляров к определенному виду. Использование данных только по мтДНК может привести к серьезным искажениям филогенетических взаимоотношений исследуемых таксонов (Toews, Brelsford, 2012), поэтому мы предпочли использовать данные ядерных маркеров для разграничения видов. Причисление особей к «кандидатным» видам было выполнено на основе результатов трех независимых анализов. Сначала мы объединили наборы данных по четырем ядерным маркерам (всего 2409 п.н.) от 54 особей эфиопских *Lophuromys* с использованием программы для компиляции генов Sequence Matrix 1.7.8. (Vaidya et al., 2011) и провели филогенетический анализ на основе единого выравнивания сконкатенированных последовательностей с использованием BI и ML подходов по принципу анализа мтДНК, описанного в главе 2.4 (модели нуклеотидных замещений см. в таблице 5), и визуально исследовали результаты полученных деревьев. Поскольку подход с объединением данных по ядерным маркерам может привести к искажению эволюционных реконструкций из-за возможного присутствия предкового полиморфизма (ancestral polymorphism) или неполной сортировки линий (incomplete lineage sorting) (Avice, 2000; Degnan, 2018; Chan et al., 2020), на втором этапе мы использовали отдельные ядерные гены и применили анализ разграничения видов с использованием пакета STACEY (Jones, 2017), реализованного в программе BEAST 2.4.7 (Drummond, Bouckaert, 2015). Данный метод основан на модели слияния нескольких видов (multispecies coalescent model) и предполагает разделение данных на минимальные кластеры (minimal clusters of

individuals; Jones et al., 2015), другими словами, причисление особей к предполагаемым «видовым» группам, которые затем могут быть объединены, но не разделены в процессе моделирования МСМС распределения апостериорных вероятностей. Причисление последовательностей экземпляров к предполагаемым «видовым» кластерам выполняли в соответствии с гаплогруппами, определенными филогенетической сетью гаплотипов мтДНК с некоторыми исключениями. Во-первых, мы рассматривали популяции *L. chrysopus* с противоположных сторон Рифтовой долины (образующие две гаплогруппы, см. Результаты) как единый вид. У нас нет сомнения, что различия по мтДНК отражают внутривидовой полиморфизм у этого вида, безошибочно идентифицируемого по морфологическим признакам. Во-вторых, нами были обнаружены два случая предполагаемой недавней интрогрессии мтДНК (см. Результаты) в паре видов *L. flavopunctatus* => *L. brunneus* и *L. menageshae* => *L. simensis*. Некоторые особи *L. brunneus* из леса Белетта, несущие мтДНК *L. flavopunctatus*, хорошо группировались в общую кладу с *L. brunneus* в анализе ядерной ДНК. Особи *L. simensis* из национального парка Борена Сэнт и Комбольчи, несущие мтДНК *L. menageshae*, также образовывали общую кладу с *L. simensis* по ядерным генам. Для анализа STACEY мы рассматривали особей с предположительно недавно интрогрессированной мтДНК как независимые «кандидатные» виды («brun+flav» и «sim+men»), и, таким образом, анализ разграничения видов был выполнен на основе 14 кластеров предполагаемых «видов» (т. е. 12 гаплогрупп мтДНК + две популяции с интрогрессированной мтДНК). Для параметра «вес слияния» («collapse weight») модели рождения-смерти-слияния («birth-death-collapse») был задан плоский прайор (flat prior), а для параметра «степень слияния» («collapse height»), установлено значение 0,001. Апостериорная выборка разграничения видов была обобщена с использованием SpeciesDelimitationAnalyser (Jones, 2017). Мы сохранили кластеризацию с максимальной апостериорной вероятностью, поскольку она явно доминировала в апостериорной выборке. Все видовые деревья, полученные при помощи МСМС

анализа, были визуализированы в DENSITREE v.2.2.6 (Bouckaert, 2010) с отбрасыванием 10% деревьев (burnin). На третьем этапе мы реконструировали ML филогению по SNPs, полученных методом ddRAD. Мы сохранили один выбранный случайным образом SNP на каждый локус и один из аллелей в гетерозиготах, чтобы избежать неопределенности. В конечном итоге, 71 341 SNP (каждый из которых присутствует как минимум у четырех образцов, т. е. у 1,88%) были объединены, и на их основе было построено ML дерево в программе RaXML v.8.2.10 (Stamatakis, 2014), как описано в главе 2.4. Впоследствии мы провели два альтернативных анализа с низким количеством отсутствующей информации (missing data): набор данных из 699 SNP, присутствующих у 90% образцов и набор данных, состоящий из 13 184 SNP, присутствующих у 30% образцов, соответственно. Мы использовали два метода разграничения видовых границ для разделения получившегося дерева на «кандидатные» виды: метод обрезки ветвей, так называемый branch-cutting (Mikula, 2018) и высокоскоростной РТР метод (mPTR; Kapli et al., 2017). Метод branch-cutting точно определяет ветви, удаление которых способно значительно изменить топологию дерева, в то время как mPTR метод использует оценку ML подхода для разделения дерева на несколько поддеревьев, соответствующих «кандидатным» видам и еще одно центральное поддерево, фиксирующее историю видообразования.

В качестве альтернативы мы оценили индивидуальный анцестральный коэффициент (Q) по данным ddRAD на основе алгоритмов неотрицательной матричной факторизации (sNMF; Frichot et al., 2014) с использованием R-пакета LEA (Frichot, François, 2015). Для анализа sNMF были использованы 1-14 кластеров (т. е. ожидаемое количество «кандидатных» видов, см. выше), 10 прогонов и 500 итераций на каждый прогон. Для отбора количества предковых популяций (K) использовался критерий энтропии, наилучшим образом объясняющий генотипические данные (Frichot et al., 2014). Анализ sNMF мы провели с двумя альтернативными наборами SNP данных, присутствующих по крайней мере у 30% или 90% генотипированных индивидуумов внутри каждой

группы. Наборы данных включали 13 586 локусов (43% утраченных данных) и 787 локусов (7% утраченных данных) соответственно.

### 2.5.2. Построение видового дерева и датирование узлов дивергенции

Финальное видовое дерево было построено в программе BEAST v2.4.7 в соответствии с алгоритмами байесовской статистики с использованием пакета \*BEAST (Drummond, Bouckaert, 2015) на основе выравнивания последовательностей четырех ядерных локусов 54 образцов, отнесенных к девяти «надежным» видам в соответствии с результатами анализов, описанных выше. Последовательности выравниваний каждого из четырех генов были импортированы в BEAUTY v2.4.7, где была выполнена установка соответствующих параметров и априорных допущений. Поиск моделей скорости молекулярной эволюции был выполнен с использованием программы PartitionFinder v.2.1.1 (Lanfear et al., 2016). Поскольку предварительный анализ в \*BEAST показал неубедительность выбранных моделей с разбиением маркеров на отдельные кодон позиции (отсутствие схождения цепей, несмотря на большое количество генераций MCMC), были использованы менее сложные модели без разбиения данных на партии. Используемые для анализа оптимальные модели нуклеотидных замен представлены в таблице 5. Поскольку мы не располагаем сведениями о соответствии скорости эволюции генетических последовательностей у *Lophuromys* концепции молекулярных часов, для проверки равенства скоростей в ветвях дерева был проведен тест отношения правдоподобия (likelihood-ratio test; LRT) для каждого маркера в программе PAML 4.9 (Yang, 2007). Основываясь на результатах теста, для анализа видового дерева была использована модель «строгих» молекулярных часов (strict clock model) для *GHR* и *WLS-7*, и «логнормальные нестрогие» часы (relaxed lognormal clock) для *DHCR24-7* и *IRBP*. Поскольку относительную скорость образования новых линий считали постоянной, была выбрана менее сложная модель видообразования (Yule) с малоинформативным гамма-прайором (2.2), чтобы избежать излишней параметризации. Средняя скорость эволюции всех ядерных генов была дана

экспоненциальным прайором (среднее значение=10). Для анализа были выполнены два независимых пробега для  $50 \times 10^6$  генераций МСМС с отбором в псевдовыборку каждой 5000-й генерации. Результирующие файлы параметров и видовых деревьев двух независимых запусков были проверены на сходимость путем сравнения показателей эффективного размера выборки (ESS) в программе Tracer v.1.6 (Rambaut et al., 2014) и скомпилированы в программе LOGCOMBINER v2.4.7 (Drummond, Bouckaert, 2015) с отбрасыванием 20% деревьев (burnin). Консенсусное дерево определяли в TreeAnnotator v1.8.2 (Drummond et al., 2012). Визуализацию всех вычисленных МСМС деревьев выполняли с использованием пакета DENSITREE 2.2.6 (Bouckaert, 2010), реализованного в программе BEAST.

Оценку времени дивергенции между видами эфиопских *Lophuromys* выполняли в программе \*BEAST (Drummond, Bouckaert, 2015). Предполагая, что на эволюцию этой группы, вероятно, повлияли ретикулярные процессы, лежащие в основе несоответствия митохондриальной и ядерной филогений, мы отдельно проанализировали наборы данных по гену *CYTB* и четырем ядерным генам. Учитывая полное отсутствие ископаемых остатков для рода *Lophuromys* в палеонтологической летописи (Turner et al., 1999), абсолютное датирование ключевых узлов филогенетического дерева *Lophuromys* не представляется возможным. В связи с этим, мы выполнили относительную калибровку молекулярных часов, используя возраст дивергенции надвидовых комплексов *L. sikapusi* и *L. flavopunctatus* (Aghová et al., 2018). Согласно датированной этим исследованием филогении всего семейства Muridae эти два комплекса разделились 3,71 млн лет назад (HPD: 2,66 – 5,05 млн лет назад). Основываясь на этих результатах, мы определили значения равномерного (uniform) и логнормального (lognormal) прайоров для самого последнего общего предка (TMRCA) двух комплексов соответственно. Равномерный прайор определялся значениями, соответствующими первичным значениям дивергенции, т. е. 2,67 (нижняя) и 5,05 (верхняя) млн лет назад. Более информативное предварительное

логнормальное значение было определено как среднее значение = 1,31 и стандартное отклонение = 0,1 (с отключенной опцией «mean in real space»), в результате чего медиана составила 3,71 млн лет. Для датирования филогении в \*BEAST устанавливали параметры аналогичные описанным для видового дерева. Визуализация полученных данных была выполнена с использованием R-пакета STRAP (Bell, Lloyd, 2015) в среде R.

Все виды филогенетического анализа, описанные выше, проводили на онлайн портале CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2012). Для визуализации и редактирования деревьев использовали программы Fig Tree 1.4.3 (Rambaut, 2017) и Corel Draw v.19.1.

### **2.5.3. Оценка степени межвидовой интрогрессии на основе данных ddRADseq**

Нами также была выполнена оценка степени ядерной интрогрессии между видами эфиопских *Lophuromys*, предположительно вовлеченными в одновременные события гибридизации, при помощи классической *D*-статистики Петерсона, также известного как АВВА-ВАВА тест (Green et al., 2010; Durant et al., 2011). Данный метод позволяет различать паттерны, возникающие вследствие интрогрессии от таковых анцестрального полиморфизма и последующей неполной сортировкой линий и применим для асимметричной филогении из трех таксонов и одной внешней группы (four-taxon trees), отношения между которыми можно изобразить в виде (((P1, P2), P3), O)); из которых три (за исключением внешней группы) могут быть вовлечены в предполагаемые процессы межвидовой гибридизации (Durant et al., 2011). При таком сценарии тест АВВА-ВАВА основан на подсчете паттернов “АВВА” и “ВАВА”, где каждая из позиций принадлежит одному из четырех таксонов, при этом “А” представляет собой родительский, а “В” — дочерний биаллельные SNP сайты (biallelic sites). Так, при паттерне “АВВА” популяции таксонов P2 и P3 включают дочерний аллель, в то время как P1 и O — родительский; при паттерне “ВАВА”, наоборот, популяции P1 и P3 несут

родительский аллель, за исключением таксона P2 и внешней группы (O). При тестировании нулевой гипотезы об отсутствии потока генов (анцестральный полиморфизм или ILS) ожидается, что частота паттернов “ABBA” и “BABA” будет одинаковой ( $D = 0$ ). Отклонение параметра  $D$  от 0 свидетельствует о потоке генов: превышение паттерна “ABBA” ( $D = [0; 1]$ ) указывает на поток генов между таксонами P2 и P3, а избыток “BABA” ( $D = [-1; 0]$ ) указывает на поток генов между P1 и P3. Однако  $D$ -статистика не позволяет обнаружить признаки интрогрессии между сестринскими таксонами (P1 и P2), выполнить количественную оценку доли интрогрессированных локусов в геноме и определить направление интрогрессии, а лишь ее наличие или отсутствие (т.е.  $P2 \Leftrightarrow P3$  или  $P1 \Leftrightarrow P3$ ; Martin et al., 2015). Для оценки доли смешения мы применяли  $f$ -статистику, позволяющую сравнить наблюдаемый избыток паттерна SNP сайтов “ABBA” над сайтами “BABA” с теоретически ожидаемым (Martin et al., 2015). Основываясь на результатах митохондриальной и ядерной филогений, мы провели четыре  $f$ -статистических теста как для древних, так и недавних предполагаемых событий интрогрессии: (1) между *L. menageshae* и *L. melanonyx* ‘melanonyx II’ (P1 = ‘melanonyx I’, P2 = ‘melanonyx II’, P3 = ‘menageshae’); (2) между *L. menageshae* и *L. simensis* ‘simensis north II’ (P1 = ‘simensis north I’, P2 = ‘simensis north II’, P3 = ‘menageshae’); (3) между *L. flavopunctatus* и *L. brunneus* (P1 = *L. brevicaudus*; P2 = *L. flavopunctatus*, P3 = *L. brunneus*) и (4) от *L. menageshae* к *L. simensis* из Борена Сэнт НП (P1 = ‘simensis north I’, P2 = ‘simensis Borena Saynt’, P3 = ‘menageshae’). Поскольку мы использовали внешнюю группу (*L. chrysopus*) для определения состояния предкового аллеля, его частота была равна 1 во всех сайтах, и поэтому его можно было игнорировать. Из-за наличия большого количества пробелов в данных ddRAD мы выполнили фильтрацию исходных наборов данных для каждой подгруппы из четырех таксонов. Таким образом, окончательные наборы данных содержали (1) 98 933, (2) 146 786, (3) 210 093 и (4) 147 721 SNP соответственно. Достоверными считали результаты с более чем тремя стандартными отклонениями от ожидаемого среднего ( $Z$  - scores > 3), тогда как результаты с

более чем двумя стандартными отклонениями ( $Z$  - scores > 2) считали умеренно подтвержденными.

## 2.6. Получение и анализ полных митохондриальных геномов

### 2.6.1. Пробоподготовка библиотек и сборка полных митохондриальных геномов

Для настоящего исследования в стенах нашей лаборатории (лаб. микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН) мы получили полные митохондриальные геномы 40 экземпляров эфиопских *Lophuromys*, принадлежащих к 9 видам и 12 основным митохондриальным линиям (см. главу 3.1): *L. brunneus* (n=5), *L. flavopunctatus* (n=3), *L. melanonyx* (n=7), *L. chrysopus* (n=5), *L. simensis* (n=10), *L. menageshae* (n=2), *L. pseudosikapusi* (n=2), *L. brevicaudus* (n=3), *L. chercherensis* (n=3). Более подробная характеристика исследованных в работе экземпляров, включающая видовую принадлежность, полевые и GenBank номера, локалитеты представлена в таблице 1 приложения (Табл. 1П). Для получения последовательностей полных митохондриальных геномов нами были подготовлены библиотеки случайных фрагментов. На первом этапе пробоподготовки из образцов ткани избранных экземпляров мы выделили ДНК высокого качества при помощи коммерческих наборов для выделения высокомолекулярной ДНК QIAamp DNA Mini Kit (QIAGEN), основанных на методике спин-колонок. Качественный контроль выделенной ДНК проводили методом электрофореза в 1.5% агарозном геле с добавлением интеркалирующего с ДНК красителем SYBR™ Safe DNA Gel Stain (Thermo Fisher Scientific) для последующей визуализации в УФ спектре трансиллюминатора. На втором этапе для основной массы образцов мы обогатили библиотеку митохондриальной фракцией путем получения трех перекрывающихся фрагментов для каждого образца методом Long Range PCR (Davies, Gray, 2002; Nicolas et al., 2020). Для незначительной части образцов (5 из 40) с ненадлежащим качеством тканей в дальнейшем использовали тотальную ДНК (вся выделенная ДНК, включающая

митохондриальную и ядерную фракцию) без обогащения амплификацией. Комбинации праймеров, использованных для амплификации перекрывающихся фрагментов, представлены в таблице 5.

Таблица 5. Последовательности праймеров, использованных для амплификации перекрывающихся фрагментов методом Long Range PCR. Жирным шрифтом обозначены последовательности, подобранные специально для данного исследования.

№ фрагмента	Название праймера	Последовательность фрагментов (5'-3')	Источник данных
1	L1091	AAACTGGGATTAGATACCCCACTAT	Kocher et al. 1989
	H6913_Loph	<b>ATAGAGGTTATGRKGTGGCTTGAAAC</b>	Подобрано для настоящего исследования
2	L5310_Loph	<b>CTTGCTCAGCCATHTTACSTATG</b>	Подобрано для настоящего исследования
	H11719_Loph	<b>CTTTTATTTGGAGTTGCACCAAG</b>	Подобрано для настоящего исследования
3	L11910_Loph	<b>RVAGTAATCCRTTGGTCTTAGGAAC</b>	Подобрано для настоящего исследования
	H1478_Loph	<b>TAATTTGAGGAGGGTGACGGGCGGTGTGT</b>	Подобрано для настоящего исследования

Концентрацию полученных от каждого образца фрагментов ДНК измеряли при помощи спектрофотометра NanoDrop OneC (Thermo FS). После измерения концентрации, полученные от каждого образца ПЦР-продукты смешивали эквимольно. Далее предварительно смешанные и очищенные парамагнитными частицами (CleanMag DNA, Evrogene) ПЦР-продукты от каждого экземпляра, а также образцы на основе тотальной ДНК были фрагментированы в microTUBE-50 AFA Fiber Screw-Cap (PN 520166) с использованием ультразвукового гомогенизатора M220 Focused-ultrasonicator (Covaris) на базе молекулярной лаборатории группы высокопроизводительного секвенирования Института молекулярной биологии им. В. А. Энгельгардта РАН. Контроль длины полученных фрагментов проводили методом электрофореза, описанным выше. Полировка тупых концов и парное лигирование было произведено набором NEBNext Ultra II (NEB, E7645S) согласно инструкции производителя. Очистку фрагментов от нежелательных компонентов после основных этапов пробоподготовки (ферментативная полировка концов фрагментов и ПЦР амплификация) и отбор фрагментов по длине проводился с использованием парамагнитных частиц Agencourt AMPure XP (Beckman Coulter) в соответствии с инструкцией производителя. Амплификацию каждого образца проводили набором NEBNext для мультиплексирования библиотек с комплектом дважды индексированных праймеров № 2 (NEB, E7780S) в 50 мкл с 4-мя циклами амплификации согласно инструкции производителя. Точную концентрацию лигированных и амплифицированных фрагментов измеряли с использованием флуориметра Qubit 4 (Thermo FS). В дальнейшем полученные продукты от образцов с амплифицированной фракцией ДНК и образцов на основе тотальной ДНК смешивали эквимольно в двух разных пулах (отдельно образцы с амплифицированной фракцией фрагментов и отдельно образцы на основе тотальной ДНК). В дальнейшем общие пулы концентрировали с помощью частиц SPRIselect в 5 раз. Секвенирование полученных библиотек было выполнено на платформе Illumina HiSeq 2000 на базе молекулярной лаборатории коммерческой

фирмы Novogene (Великобритания). В результате секвенирования нами были получены короткие прочтения (риды) митохондриальных (для библиотек, обогащенных только митохондриальной фракцией) или митохондриальных и ядерных геномов (для библиотек, подготовленных на основе тотальной ДНК) от избранных для исследования образцов.

С использованием программы MitoZ 3.4 (Meng et al., 2019) мы выполнили оценку качества и фильтрацию полученных прочтений (очистка от PCR дубликатов, ридов низкого качества и с большим количеством пропущенных данных — missing data), а также удаление оставшихся адаптеров. Далее с использованием программы GetOrganelle v1.7.6.1 (Jin et al., 2020) была осуществлена de novo сборка (не требующая наличия референсной последовательности) полных митохондриальных геномов. Визуализацию и анализ качества собранных митогеномов проверяли при помощи программы Bandage (Wick, 2015). В случае неоднозначности мы картировали исходные прочтения на референсные геномы *L. menageshae* (GenBank MZ353592.1) или *L. chrysopus* (GenBank MZ353590.1), полученные нами ранее (Komarova et al., 2022), и редактировали последовательности вручную. Полученные последовательности были аннотированы с использованием программы MitoZ (Meng et al., 2019; Рис. 7). Множественное выравнивание полученных последовательностей выполняли с использованием алгоритма MAFFT v.7.308 в программе Unipro UGENE (Rose et al., 2018).

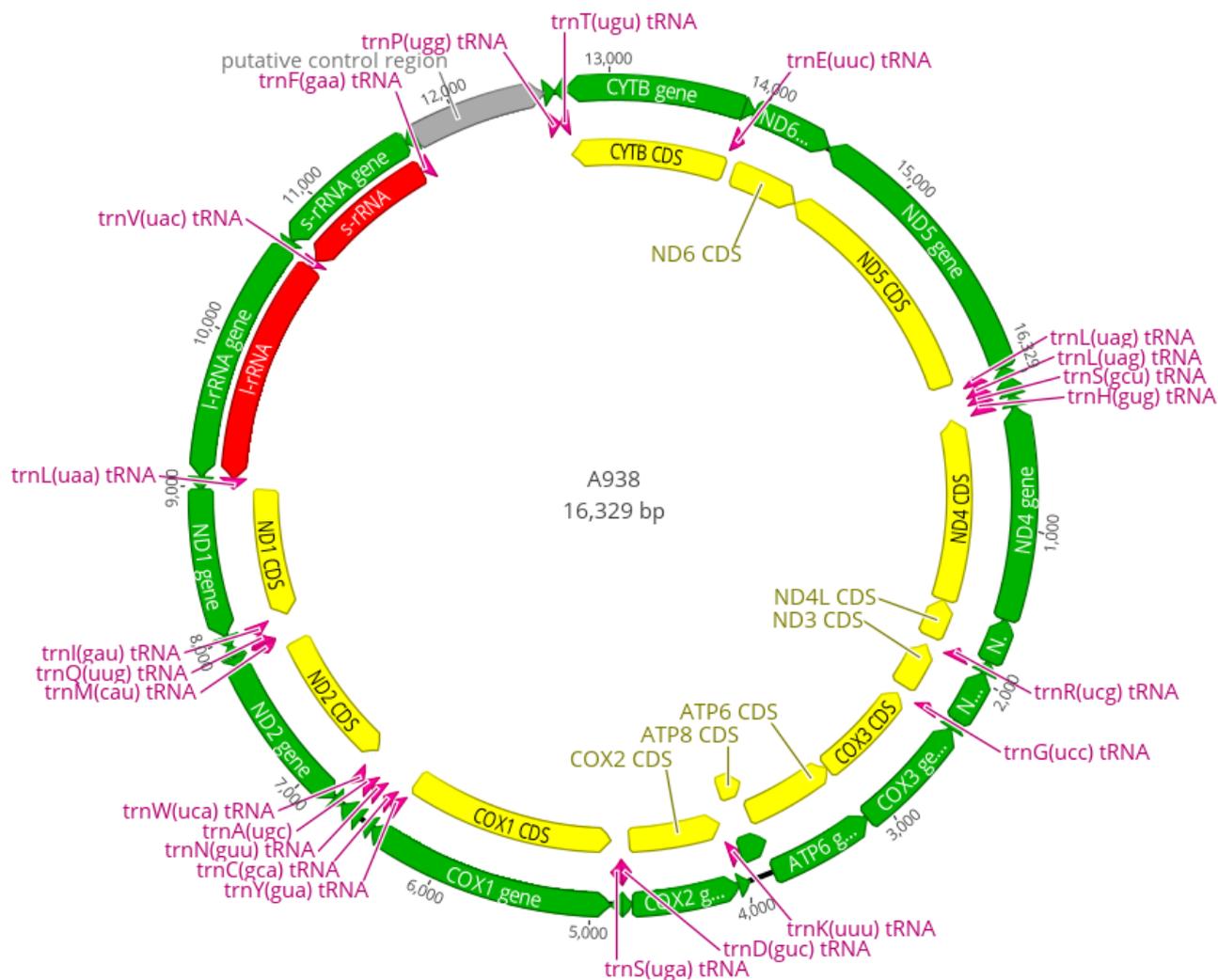


Рисунок 7. Аннотация полученных митохондриальных геномов на примере *L. chrysopus* (полевой номер 938). Красным цветом обозначены последовательности рРНК, малиновым – тРНК, зеленым – белок кодирующих генов. Визуализация аннотации выполнена в программе Geneious Prime (версия 11.0.15 2023).

## 2.6.2. Филогенетический анализ

С целью проверки паттерна филогенетических отношений, полученного на основе последовательностей гена *CYTB*, был проведен филогенетический анализ на основе нуклеотидных последовательностей полных митохондриальных геномов 40 экземпляров из всех основных митохондриальных линий эфиопских *Lophuromys*. Последовательность митохондриального генома от *Deomys ferrugineus* (последовательность MZ159975.1, извлеченная из Ген Банка) была введена в анализ в качестве внешней группы.

Для филогенетического анализа при помощи соответствующих команд в ОС Linux из полученных последовательностей полных митохондриальных геномов нами были извлечены 13 белок-кодирующих генов мтДНК (PCGs), продукты которых играют ключевую роль в функционировании системы клеточного дыхания: гены субъединиц комплекса НАДН-дегидрогеназы (комплекс I) – *ND1*, *ND2*, *ND3*, *ND4*, *ND4L*, *ND5*, *ND6*; ген субъединицы комплекса цитохром-*bc1* (комплекс III) – *CYTB*; гены субъединиц комплекса цитохром с оксидазы (комплекс IV) – *COX1*, *COX2*, *COX3*; гены субъединиц комплекса АТФ-синтазы (комплекс V) – *ATP6*, *ATP8*. Субъединицы же комплекса сукцинатдегидрогеназы (также известного как комплекс II) закодированы последовательностями только ядерных генов (Chinnery, Hudson, 2013). Также были извлечены кодирующие рРНК гены (12S и 16S) и 22 гена, кодирующие тРНК. Некодирующий контрольный регион, известный также как D-петля (Nicholls, Minczuk, 2014), был исключен из дальнейшего анализа ввиду своей чрезвычайно высокой изменчивости. При использовании данного фрагмента митохондриальной ДНК для анализа таксонов на внутривидовом уровне следует ожидать сильное завышение оценок дивергенции (Абрамсон, 2009) и, как следствие, искажение результатов филогенетического анализа. Выравнивание полученных последовательностей белок-кодирующих генов выполняли с использованием алгоритма MAFFT v.7.308 в программе Unipro UGENE (Rose et al., 2018). Выравнивание последовательностей, кодирующих рибосомальные и

транспортные РНК выполняли на онлайн сервере MAFFT v.7 (Kato et al., 2017) при помощи Q-INS-i алгоритма, учитывающего вторичную структуру РНК и рекомендованного для выравнивания сильно дивергировавших последовательностей РНК (Kato, Toh, 2008). Несмотря на то, что в природных популяциях позвоночных животных случаи рекомбинации мтДНК (обмен гомологичными последовательностями) не выявлены (Rokas et al., 2003), мы провели тест для поиска контрольных точек рекомбинации для каждого гена, поскольку наличие рекомбинации может привести к получению филогенетических несоответствий между топологиями деревьев по разным генам в филогенетических анализах, которые зачастую не учитывают данный процесс. Для этого мы применили алгоритм GARD (Kosakovsky, Pond et al., 2006), реализованный на онлайн сервере DataMonkey (Weaver et al., 2018; <http://www.datamonkey.org/>). Для филогенетического анализа рассматривали объединенные последовательности митохондриальных генов, извлеченных из полного генома. Таким образом, полученные в результате выравнивания белок-кодирующие части генома и последовательностей РНК (всего 37 генов) были конкатенированы в общее выравнивание для дальнейшего филогенетического анализа с использованием программы Sequence Matrix 1.7.8. (Vaidya et al., 2011). Общая длина выравнивания составила 15 454 п.н. Реконструкцию филогенетических взаимоотношений выполняли с использованием алгоритмов байесовского анализа (BI) и максимального правдоподобия (ML). Филогенетический анализ предварялся разбиением на партии для каждого из 13 PCGs в соответствии с позицией нуклеотидов в кодоне, при этом для двух некодирующих рРНК и каждой тРНК применяли упрощенное разбиение на партии, соответствующее длине гена. Полученное разбиение (всего 63 партии) применяли для поиска финальной схемы филогенетических партий и оптимальных моделей скорости нуклеотидных замен для представленного набора данных. Для этого мы использовали информационный критерий Акайка (AICc), реализованный в программе PartitionFinder v.2.1.1 (Lanfear et al., 2016) с

алгоритмом greedy. Список полученных эволюционных моделей и финальная схема разбиения на партиции для дальнейшего анализа представлены в таблице 4 приложения. Филогенетический анализ с использованием подхода максимального правдоподобия ML был выполнен в программе IQ-TREE 2.1.1 (Minh et al., 2020) с использованием 1000 бутстрэп репликаций для оценки надежности узлов. Дерево байесовского анализа было реконструировано в программе MrBayes 3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). МСМС анализ был выполнен для 4 независимых прогонов (nruns) по  $5 \times 10^6$  генераций (ngen) в каждом. Параметры и деревья отбирались через каждые 2000 генераций. Сходимость результатов 4-х независимых прогонов оценивали с помощью программы Tracer v.1.6 (Rambaut et al., 2014), первые 25% деревьев каждого цикла отбрасывали. Для визуализации и редактирования деревьев использовали программы Fig Tree 1.4.3 (Rambaut, 2017) и Corel Draw v.19.1.

## Глава 3. Результаты

### 3.1. Разнообразие и распространение основных митохондриальных линий

#### 3.1.1. Филогенетический анализ на основе последовательностей гена *CYTB*

На основе анализа нуклеотидных последовательностей гена *CYTB* 121 экземпляра эфиопских *Lophuromys* с использованием алгоритмов байесового (BI) анализа и максимального правдоподобия (ML) нами были получены идентичные топологии филогенетических деревьев с хорошим разрешением (апостериорные вероятности для BI (PP) > 0,6, бутстреп поддержки для ML > 60; Рис. 8), в целом согласующиеся с результатами предыдущих исследований, выполненных на данной группе (Lavrenchenko et al., 2004). Наряду с результатами анализа разнообразия гаплотипов (медианная сеть гаплотипов MJ; Рис. 9a) мы выявили двенадцать основных митохондриальных линий, соответствующих девяти видам эфиопских *Lophuromys*, хорошо распознаваемых по ряду морфологических и кариологических признаков (см. главу 1.3.2; Рис. 8, «species»). Подход ABGD, однако, выделил только 10 линий, поскольку не было обнаружено гэпов в штрих-коде между линиями «simensis north II» и «menageshae» с одной стороны и между «brunneus II» и «flavopunctatus» с другой (Рис. 8, «ABGD»), предполагая их относительно недавнее происхождение от одного и того же предка.

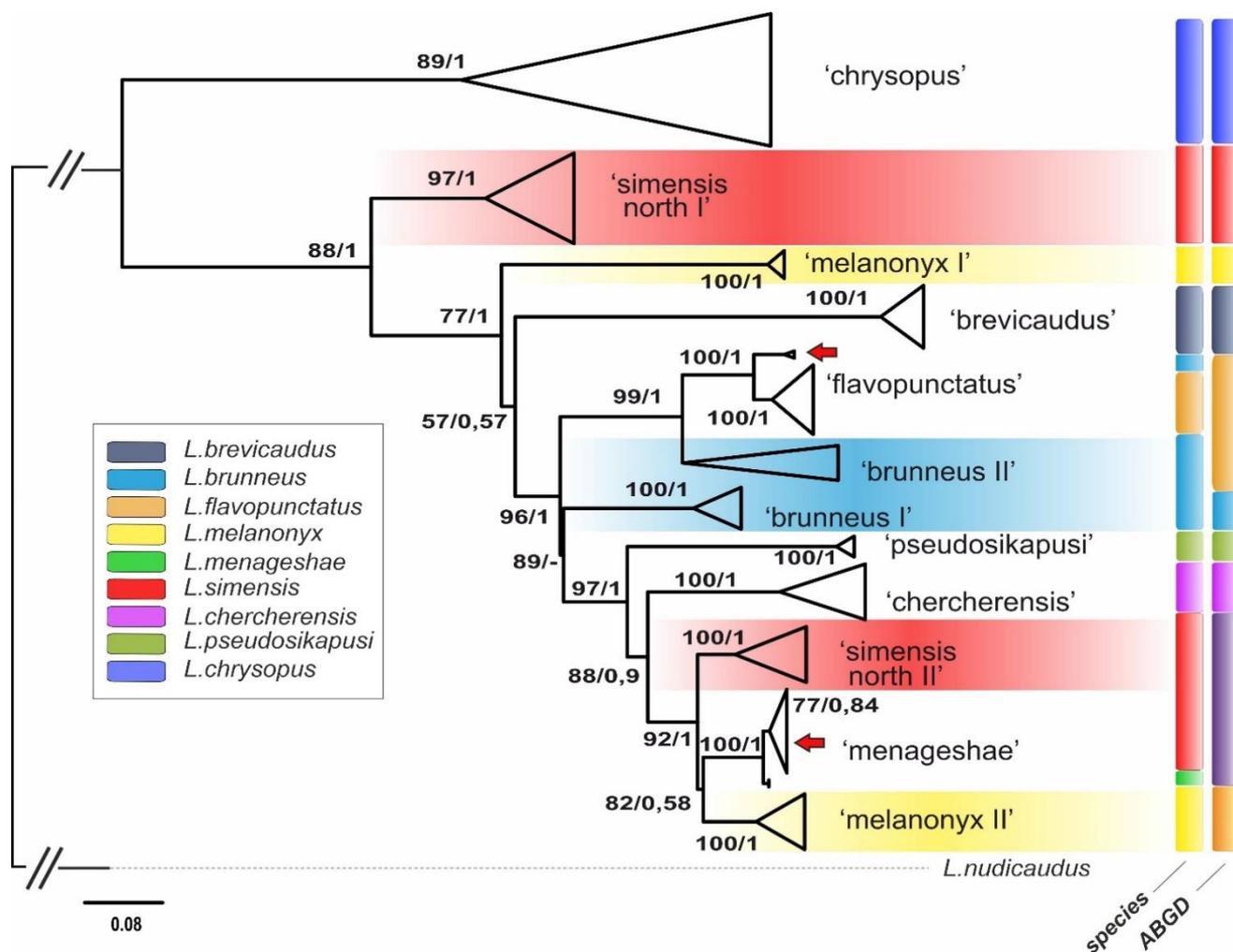


Рисунок 8. Филогенетическое ML дерево эфиопских *Lophuromys* на основе гена *CYTB*. Цифрами над узлами обозначены бутстреп поддержки ML / апостериорные вероятности ВІ. Цветные заливки показывают по две глубоко дивергировавшие митохондриальные линии для *L. melanonyx* (желтый), *L. simensis* (красный) и *L. brunneus* (голубой). Названия митохондриальных линий соответствуют 12 гаплогруппам, выявленным анализом филогенетических сетей (см. рис. 9 а). Первый ряд вертикальных прямоугольников обозначает соответствие каждой линии одному из девяти видов эфиопских *Lophuromys* (см. легенду в левой части рисунка), разграниченных на основе цитологического и морфологического анализов, а также ядерных маркеров (см. ниже). Красные стрелки указывают на популяции *L. brunneus* и *L. simensis*, вовлеченных в предполагаемые события недавней интрогрессии мтДНК (подробности в тексте). Второй ряд вертикальных прямоугольников представляет собой анализ разграничения «видов» с помощью подхода ABGD. Расширенное филогенетическое ML дерево см. на рисунке 5 приложения.

Примечательно, что три из девяти ранее признанных видов эфиопских *Lophuromys* обладают двумя четко обособленными на филогенетическом дереве и глубоко дивергировавшими митохондриальными линиями: *L. melanonyx* ('melanonyx I' и 'melanonyx II'), *L. simensis* ('simensis north I' и 'simensis north II'; Lavrenchenko et al., 2004) и *L. brunneus* ('brunneus I' и 'brunneus II'). В популяциях высокогорных видов *L. melanonyx* и *L. simensis*, населяющих противоположные стороны Рифтовой долины, одна из линий каждого вида ('melanonyx II' и 'simensis north II' соответственно) образует общую митохондриальную кладу с гаплогруппой 'menageshae', соответствующей обитателю горного тропического леса *L. menageshae* (генетические *p*-дистанции составляют 2,5 % и 2,2% соответственно; Табл. 6). В популяциях *L. brunneus* одна из линий ('brunneus II') образует общую митохондриальную кладу с гаплогруппой 'flavorpunctatus' (генетическая *p*-дистанция составляет 1,8%; Табл. 6). Нескорректированные эволюционные *p*-дистанции между отдельными линиями *CYTB* для каждого из трех видов, обладающих полиморфизмом мтДНК (межгрупповые дистанции), сравнимы с межвидовыми дистанциями (Табл. 6).

Таблица 6. Средние генетические р-дистанции, вычисленные на основе последовательностей митохондриального гена *CYTB* в программном обеспечении Mega 7.0. Межгрупповые расстояния между основными митохондриальными линиями показаны ниже основной диагонали, а внутригрупповые выделены белым шрифтом по диагонали. Значения стандартной ошибки (1000 бутстреп репликаций) выделены курсивом (выше диагонали). Названия митохондриальных линий в таблице соответствуют таковым на митохондриальном дереве (см. рис. 8).

	<b>Chrysopus</b>	<b>melanonyx I</b>	<b>melanonyx II</b>	<b>menageshae</b>	<b>simensis north I</b>	<b>simensis north II</b>	<b>brevicaudus</b>	<b>pseudosikapusi</b>	<b>chercherensis</b>	<b>flavopunctatus</b>	<b>brunneus I</b>	<b>brunneus II</b>
<b>chrysopus</b>	<b>0.023</b>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.009</i>	<i>0.009</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>
<b>melanonyx I</b>	0.090	<b>0.002</b>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.008</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>
<b>melanonyx II</b>	0.088	0.057	<b>0.005</b>	<i>0.005</i>	<i>0.008</i>	<i>0.004</i>	<i>0.008</i>	<i>0.006</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.006</i>	<i>0.007</i>
<b>menageshae</b>	0.087	0.061	0.025	<b>0.009</b>	<i>0.007</i>	<i>0.004</i>	<i>0.007</i>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>
<b>simensis north I</b>	0.074	0.058	0.062	0.058	<b>0.010</b>	<i>0.007</i>	<i>0.008</i>	<i>0.008</i>	<i>0.009</i>	<i>0.008</i>	<i>0.007</i>	<i>0.008</i>
<b>simensis north II</b>	0.087	0.058	0.024	0.022	0.056	<b>0.008</b>	<i>0.007</i>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>	<i>0.005</i>	<i>0.006</i>
<b>brevicaudus</b>	0.086	0.065	0.059	0.055	0.067	0.057	<b>0.005</b>	<i>0.007</i>	<i>0.008</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>	<i>0.007</i>
<b>pseudosikapusi</b>	0.094	0.061	0.046	0.045	0.061	0.046	0.062	<b>0.003</b>	<i>0.006</i>	<i>0.006</i>	<i>0.053</i>	<i>0.006</i>
<b>chercherensis</b>	0.097	0.069	0.043	0.038	0.071	0.042	0.069	0.048	<b>0.009</b>	<i>0.049</i>	<i>0.007</i>	<i>0.006</i>
<b>flavopunctatus</b>	0.087	0.066	0.055	0.050	0.066	0.053	0.061	0.055	0.049	<b>0.006</b>	<i>0.006</i>	<i>0.003</i>
<b>brunneus I</b>	0.083	0.057	0.045	0.042	0.054	0.043	0.060	0.053	0.051	0.050	<b>0.007</b>	<i>0.006</i>
<b>brunneus II</b>	0.082	0.060	0.051	0.046	0.062	0.049	0.057	0.054	0.051	0.018	0.045	<b>0.014</b>

### 3.1.2. Географическое распространение и разнообразие гаплотипов мтДНК

Географическое распространение 12 основных митохондриальных линий показано на рисунке 9б-д. Две сильно дивергировавшие линии мтДНК в популяциях каждого из трех полиморфных по этому признаку видов в целом распространены парапатрично за некоторыми исключениями. Так, в популяциях *L. simensis* (между берегом оз. Тана и горой Гуна) и *L. melanonyx* (в горном массиве Арси), населяющих более низкие высоты, эта гаплогруппа ('simensis north II' и 'melanonyx II' соответственно) сосуществует с другими, относящимися к глубоко дивергировавшим митохондриальным линиям ('simensis north I' — Lavrenchenko et al., 2004 и 'melanonyx I'; Рис. 9б,д). Существование двух глубоко дивергировавших линий в условиях симпатрии в популяциях *L. brunneus* наблюдается в нескольких лесах на юго-западе Эфиопии (Рис. 9д; подробности см. в Таблице П1, П2). Кроме этого, мы обнаружили два случая предполагаемой недавней интрогрессии мтДНК (отмечены красными стрелками на рисунках 8 и 9г-д и красными рамками на рисунке 9 а). Во-первых, все особи *L. simensis* из Национального Парка Борена Сэйт и Комбольчи несут мтДНК, практически полностью совпадающую с таковой у *L. menageshae*. Во-вторых, у некоторых особей *L. brunneus* из леса Белетта было обнаружено наличие одного и того же гаплотипа мтДНК, принадлежащего линии 'flavorpunctatus'.

Результаты анализа медианной сети гаплотипов показали высокий спектр разнообразия митохондриальных гаплотипов и хорошо выраженную филогеографическую структуру у населяющего горные леса *L. chrysopus* (исключительно с линией мтДНК 'chrysopus'), разделяющую популяции к востоку и западу от Великой Рифтовой долины (Рис. 9а). При этом, гаплотип (H\_65) западной клады из леса Белетта (северо-западное плато Эфиопского нагорья; Рис. 6 и Рис. 9б-д) занимает отдаленное положение на филогенетической сети и относится скорее к восточной гаплогруппе, хотя он может представлять собой самостоятельную гаплогруппу с плохим разрешением (Рис. 9а).

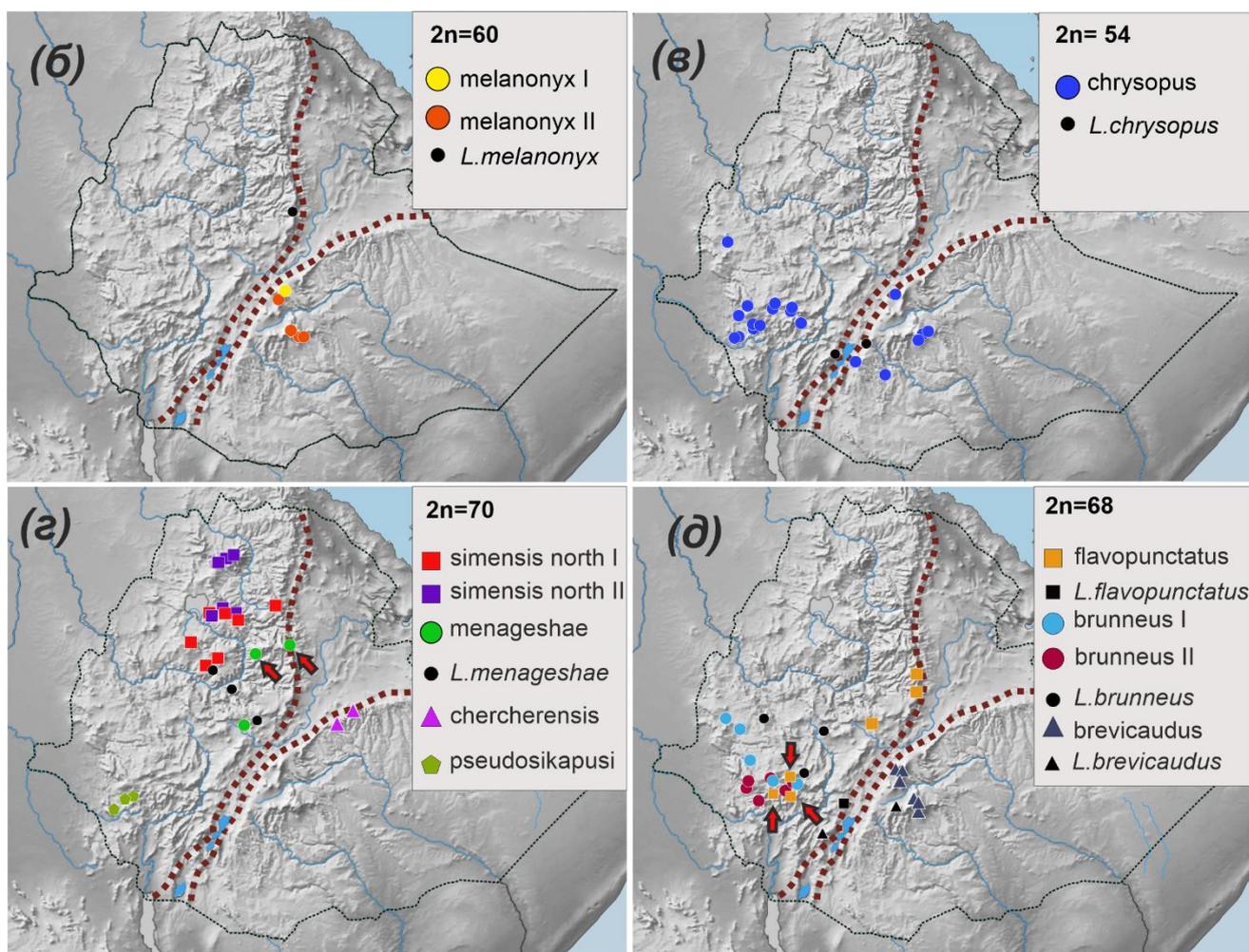
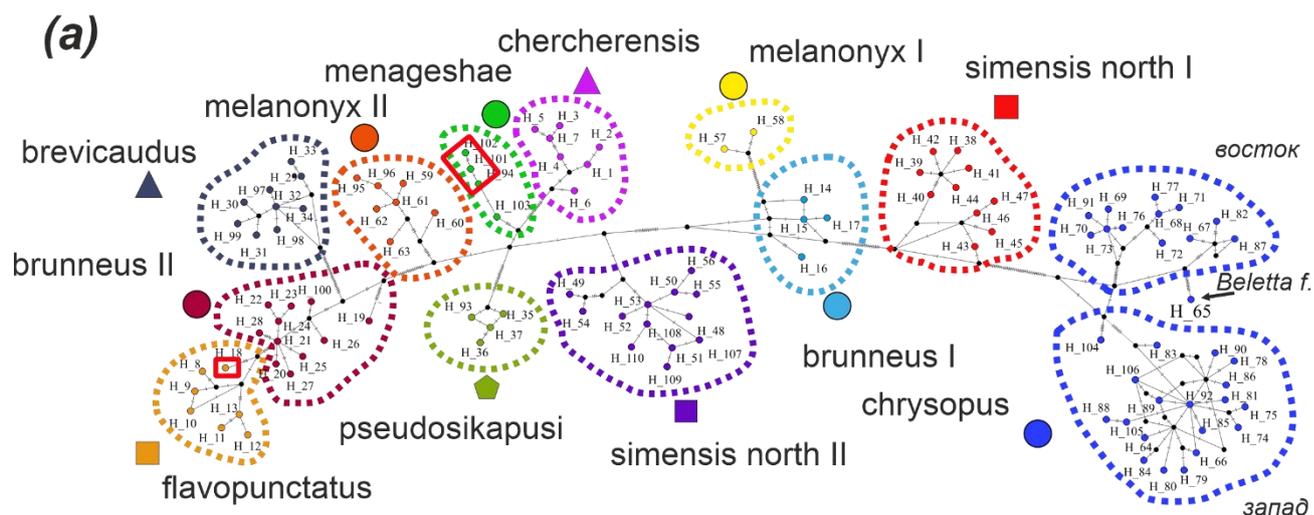


Рисунок 9. Медианная сеть гаплотипов эфиопских *Lophuromys*, построенная на основе изменчивости последовательностей гена *CYTB*. Засечки на сети соответствуют одному мутационному событию. Фигуры разного цвета маркируют гаплогруппы в соответствии с их географическим распространением

на картах б-д. Красными рамками обозначены мтДНК гаплотипы, недавно интрогрессированные в популяции других видов (подробности см. в тексте). Карты б-д показывают географическое распространение 12 основных митохондриальных линий, разграниченных на рисунках 8 и 9 а. Красные стрелки указывают на популяции соответствующих видов, вовлеченных в предполагаемые события недавней интрогрессии мтДНК (подробности в тексте). Символы разного цвета представляют генетические данные, черные символы обозначают генетически неподтвержденные образцы эфиопских *Lophuromys*, видовая принадлежность которых основана только на морфологическом анализе (по литературным данным) (см. таблицу 2 приложения).

### 3.1.3. Анализ полных митохондриальных геномов

Полученные полные митохондриальные геномы обнаружили незначительную вариабельность в количестве нуклеотидов (16 273–16 277 п.н.) и типичный для млекопитающих состав: 22 гена транспортных РНК, гены рибосомной РНК (12S и 16S), 13 белок-кодирующих генов, а также некодирующий контрольный регион. Процентное содержание нуклеотидных оснований в геноме на примере *L. menageshae* (у остальных видов отличия несущественны): 33.7% А, 26.6% Т, 12.2 % G и 27.5. Аннотация полученных геномов представлена на рисунке 7 (см. материалы и методы).

На основе анализа объединенных последовательностей 37 митохондриальных генов (последовательности 13 PCGs, 2 рРНК и 22 тРНК) от 40 экземпляров эфиопских *Lophuromys* с использованием алгоритмов байесового (BI) анализа и максимального правдоподобия (ML) нами были получены идентичные топологии филогенетического дерева с хорошим разрешением. Большинство узлов поддержаны хорошо (апостериорные вероятности для BI (PP) > 0,9, бутстреп поддержки для ML >73), при этом каждая филогенетическая клада для соответствующих митохондриальных линий демонстрирует максимальные значения поддержек с PP равным 1 для BI и бутстрепами – 100% для ML. Филогенетическая реконструкция на основе полных митохондриальных геномов практически не отличается от таковой, полученной нами ранее на основе последовательностей гена *CYTB* расширенной выборки экземпляров (см. Рис. 8

главы 3.1.1). Мы обнаружили те же 12 хорошо поддержанных митохондриальных линий, принадлежащих девяти признанным видам эфиопских *Lophuromys*, с двумя сильно различающимися митохондриальными линиями внутри каждого из трех видов (*L. simensis*, *L. melanonyx* и *L. brunneus*), что делает их полифилетичными на филогенетическом дереве. Незначительные различия обнаружены в порядке ветвления некоторых линий ('brevicaudus' и 'simensis north I') на филогенетическом дереве (Рис. 10). Объяснить данное несоответствие рекомбинацией мтДНК не представляется возможным, поскольку точек рекомбинации в каждом из исследованных генов обнаружено не было (результаты не приводятся). Таким образом, обнаруженное несоответствие филогении, полученной нами на основе последовательностей гена *CYTB*, по сравнению с таковой на основе полных митохондриальных геномов, по всей видимости, является артефактом первого из этих анализов, возникающим вследствие недостаточности филогенетического сигнала для разрешения отдельных ветвей. Учитывая полученные данные, наблюдаемый паттерн не влияет на наше текущее представление о сценарии эволюционной истории эфиопских *Lophuromys*.

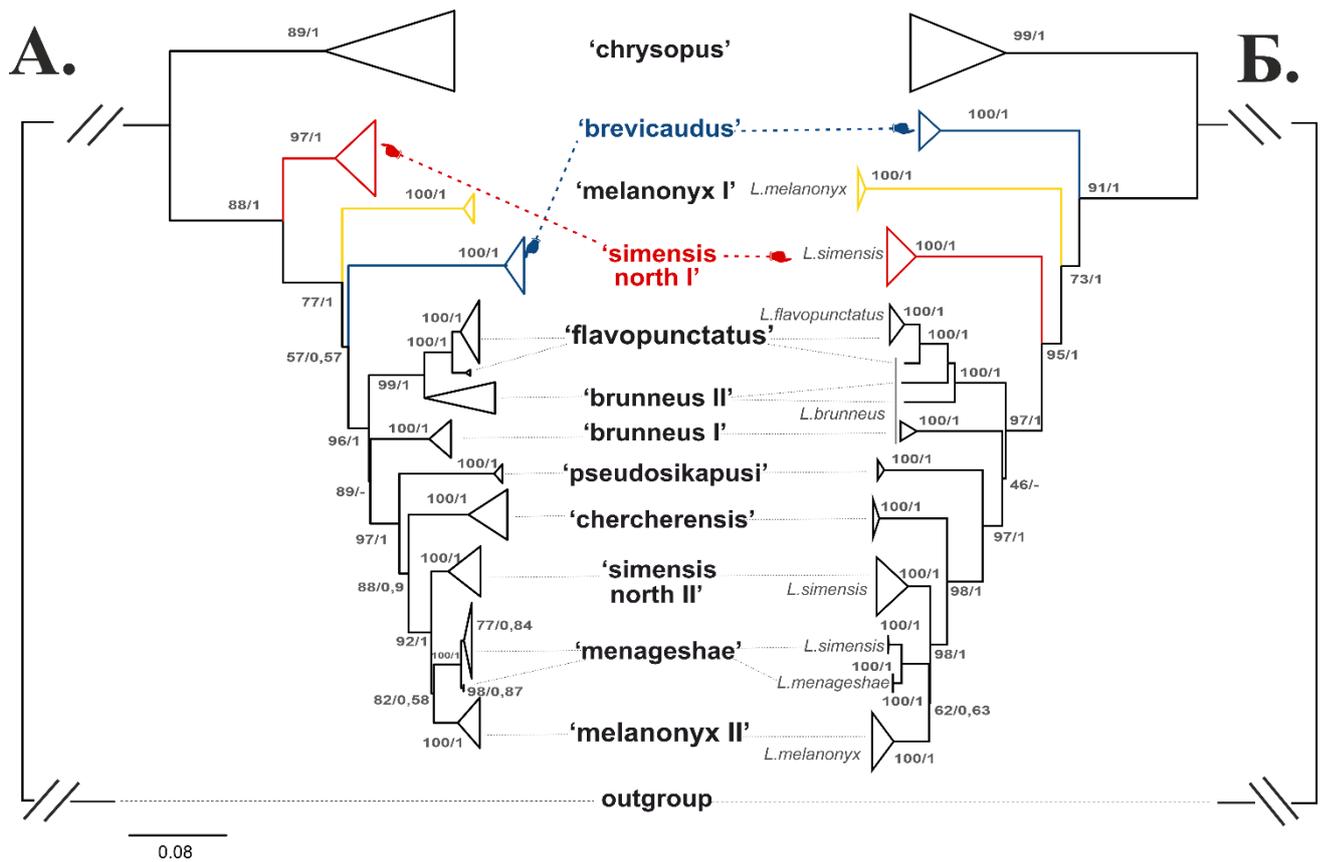


Рисунок 10. Сравнение филогенетических реконструкций эфиопских *Lophuromys*, построенных на основании последовательностей гена *CYTb* (А) и объединенных последовательностей 37 митохондриальных генов (13 белок-кодирующих PCGs, 2 рРНК и 22 тРНК) мтДНК (Б). Цифрами над узлами обозначены бутстреп поддержки ML-анализа и апостериорные вероятности BI. Расширенные филогенетические реконструкции см. на рисунках 5 и 6 приложения соответственно.

### 3.2. Филогенетическая структура эфиопских *Lophuromys* на основе ядерных маркеров и методов разграничения видов

Результаты филогенетического анализа конкатенированных SNPs данных (71 341 SNP), полученных методом ddRadseq 209 экземпляров эфиопских *Lophuromys* с использованием алгоритма максимального правдоподобия (ML), показали четкую филогенетическую структуру с разбиением на девять основных филогенетических линий (монофилия с 100% бутстреп поддержками), соответствующих девяти эфиопским видам *Lophuromys* (Рис. 11a), разграниченных ранее методами краниальной морфометрии и цитогенетического анализа (Lavrenchenko et al., 2007). Полученная топология дерева хорошо согласуется с ранее известными хромосомными данными, показывая четыре хорошо разрешенные монофилетические клады (94%–100% бутстрепов), объединяющие виды с одинаковым диплоидным набором хромосом ( $2n = 54, 60, 68, 70$ ). Плохо разрешенный анцестральный узел (БС = 58%) включает отношения между тремя базальными филогенетическими линиями, ведущими к *L. chrysopus* ( $2n = 54$ ), *L. melanonyx* ( $2n = 60$ ) и остальным семи видам эфиопских *Lophuromys* ( $2n = 68$  или  $70$ ). ML анализ с использованием альтернативных наборов данных ddRAD с уменьшенным количеством отсутствующих данных показал сходные результаты, однако с более низким разрешением (Рис. 1П). ML и VI филогенетические реконструкции на основе единого выравнивания последовательностей четырех ядерных маркеров (54 экземпляра эфиопских *Lophuromys*), секвенированных методом Сэнгера, показали практически идентичные результаты: наличие девяти хорошо поддержанных основных митохондриальных клад, соответствующих девяти видам эфиопских *Lophuromys*, и четырех монофилетических групп с различным набором хромосом, однако с более низким разрешением, особенно при проведении ML-анализа (результаты не приведены).

Филогенетическая реконструкция на основе ddRadseq данных также показала выраженное филогеографическое деление для некоторых видов. Так,

четкая филогеографическая структура прослеживается для *L. melanonyx* с дифференциацией на популяции гор Бале и Арси и для *L. simensis* с разделением популяций горы Чока и ее окрестностей (изолированных каньоном Голубого Нила) от остальных локальностей (более подробную географическую дифференциацию см. на рисунке 2 приложения).

С другой стороны, мы выявили значительные разногласия между филогенетическими реконструкциями, полученными на основе генов мтДНК и ядерных маркеров (включая данные ddRadseq), выражающиеся в несоответствии между отдельными линиями мтДНК и ddRad-кладами трех полиморфных по мтДНК видов (*L. brunneus*, *L. melanonyx* и *L. simensis*). Популяции всех этих трех видов с глубоко дивергировавшими линиями мтДНК показали гомогенность по ядерному геному (Рис. 11б-г).

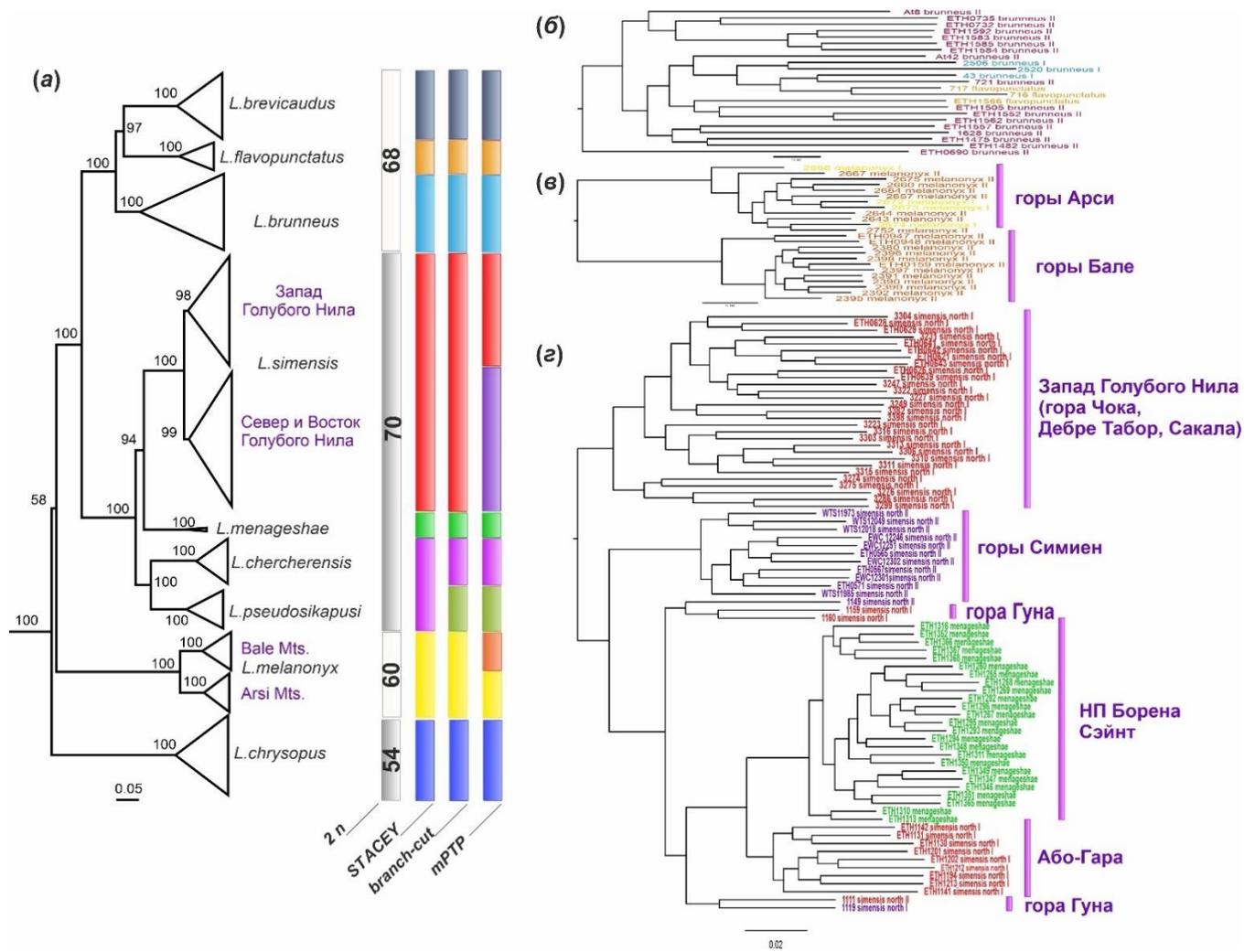


Рисунок 11. (а) Топология ML дерева, на основе конкатенированных SNPs данных (71 341 SNP), полученных методом ddRadseq 209 экземпляров эфиопских *Lophuromys*. Цифры в узлах обозначают бутстреп поддержки ML-анализа. Ряды вертикальных прямоугольников представляют собой соответствия клад хромосомным данным ('2n'), наиболее вероятную оценку количества видов с использованием четырех ядерных локусов в STACEY, и разграничение видов на основе ddRAD топологии с использованием подходов "обрезки ветвей" ('branch-cut') и mPTP. (б-г) Расширенное представление секций дерева для *L. brunneus* (б), *L. melanonyx* (в) и *L. simensis* (г). Различные цвета концевых ветвей соответствуют разным мтДНК линиям, представленным на рисунке 9.

Разграничение видовых границ, выполненное с использованием топологии ddRAD дерева, показало разделение в одном случае на девять (Рис. 11a, 'branch-cut'), в другом на одиннадцать (Рис. 11a, 'mPTP') предполагаемых видов. Первый подход позволил правильно идентифицировать девять признанных видов, в то время как второй разделил популяции *L. simensis* и *L. melanonyx* на выраженные филогеографические группировки. Разграничение видов в STACEY по данным четырех ядерных маркеров (Рис. 11a, «STACEY»; см. также визуализацию DensiTree из этого анализа на рисунке 3 приложения) согласуется с результатами метода "обрезки ветвей" ('branch-cut') на основе ddRAD, за некоторым исключением, а именно слияние линий 'chercherensis' и 'pseudosikapusi' в единый вид по ядерному геному. Тем не менее, четко различающаяся окраска шерстного покрова *L. chercherensis* и *L. pseudosikapusi* наряду с различиями по краниальной морфологии (Lavrenchenko et al., 2007) подтверждают их принадлежность к разным эволюционным единицам (видам). Данный сценарий был вторым по вероятности в STACEY (14,6%) и согласовывался с ddRAD данными; следовательно, для дальнейшей реконструкции видового дерева мы рассматривали данные линии в качестве отдельных видов. С использованием критерия энтропии (функция количества популяций; Рис. 4П) мы выбрали количество предковых популяций (K), наилучшим образом объясняющих генотипические данные в анализе sNMF. Результаты для двух альтернативных наборов данных, присутствующих у 30% (13 586 локусов) или 90% (787 локусов) генотипированных индивидуумов в пределах каждой группы, представлены на рисунке 12. Во-первых, для двух наборов данных наилучшим значением было K=10. Во-вторых, с помощью абсолютного минимума энтропии были найдены K = 13 и 12 в 30% и 90% наборах данных соответственно. В целом гистограммы Q-значений совпадают с данными, полученными методами разграничения видов за некоторыми исключениями: *L. menageshae* (с двумя отобранными образцами) выделен как отдельная группа только в наборе данных для K = 13 в 30% наборе данных. В других случаях, он представляет собой смесь локусов от других видов

( $2n = 70$ ). *L. simensis*, представленный наибольшим числом выборок, показывает четкую географическую структуру даже на гистограммах при значении  $K=10$ . Ожидаемым было и разделение на две географические группировки для *L. chrysopus*, *L. melanonyx* и *L. brevicaudus* при  $K = 12$  или  $13$  (Рис. 12).

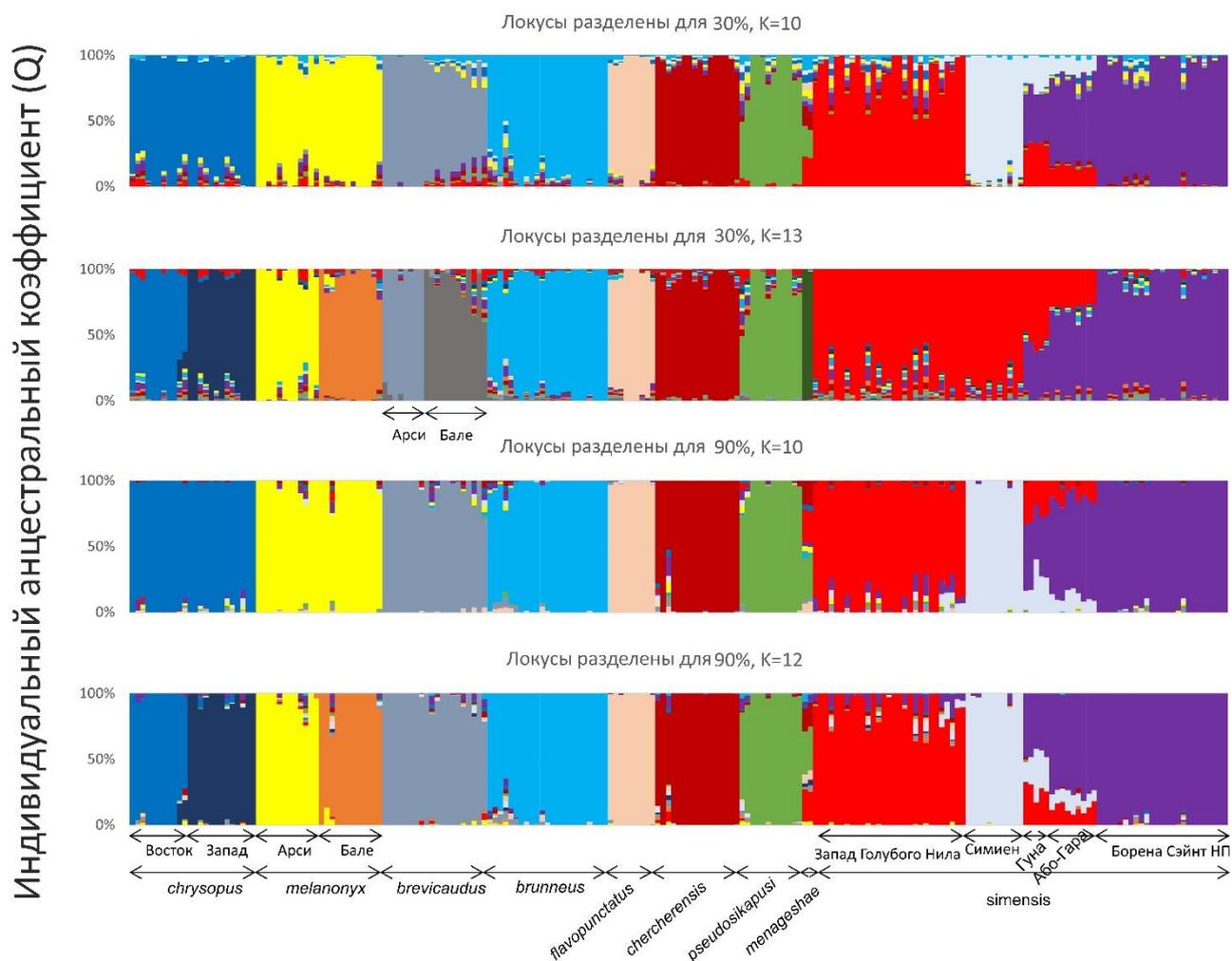


Рисунок 12. Анцестральные коэффициенты, полученные в анализе sNMF, показывают значения Q-матриц для разных наборов данных (SNP присутствуют у 30% или 90% особей) и количества предковых популяций ( $K = 10$ , идентифицированных по критерию «колена» для двух наборов данных,  $K = 13$  или  $12$ , полученных с помощью критерия абсолютного минимума энтропии в 30% и 90% наборов данных соответственно).

### 3.3. Видовое дерево и датирование узлов дивергенции

Топология видового дерева, реконструированного на основе четырех ядерных маркеров для установления филогенетических отношений между видами эфиопских *Lophuromys* (Рис. 13) в \*BEAST, совпадает с таковой на основе конкатенированных ddRAD в характере деления на четыре монофилетические клады, объединяющие виды с одинаковым диплоидным набором хромосом. Несмотря на то, что эти четыре группы демонстрируют хорошее разрешение во всех анализах с использованием ядерных данных, в характере ветвления некоторых линий обнаружены незначительные различия (для сравнения см. Рис. 11a и Рис. 13). Так, на видовом дереве базальное положение по отношению к всем эфиопским *Lophuromys* занимает *L. melanonyx* (только с PP = 0,8; Рис. 13), в то время как на дереве ddRAD – *L. chrysopus* (с BS = 100; Рис. 11a). Это несоответствие можно объяснить быстрой диверсификацией предковых линий *L. melanonyx*, *L. chrysopus* и клады, объединяющей всех эфиопских *Lophuromys* с  $2n = 68$  и  $70$  (Рис. 13). Также несоответствие было выявлено в характере взаимоотношений между некоторыми видами внутри 68- и 70-хромосомных групп соответственно. Во-первых, виды *L. flavopunctatus* и *L. brevicaudus* (BS = 97) показывали сестринский характер взаимоотношений на ddRAD дереве, в то время как на видовом дереве подобный паттерн был выявлен между видами *L. brunneus* и *L. flavopunctatus* (PP = 0,91). Во-вторых, *L. simensis* демонстрирует базальное положение на видовом дереве в 70-хромосомной группе (PP = 0,98), в то время как на ddRAD дереве он имеет сестринский характер взаимоотношений с *L. menageshae* (BS = 94).

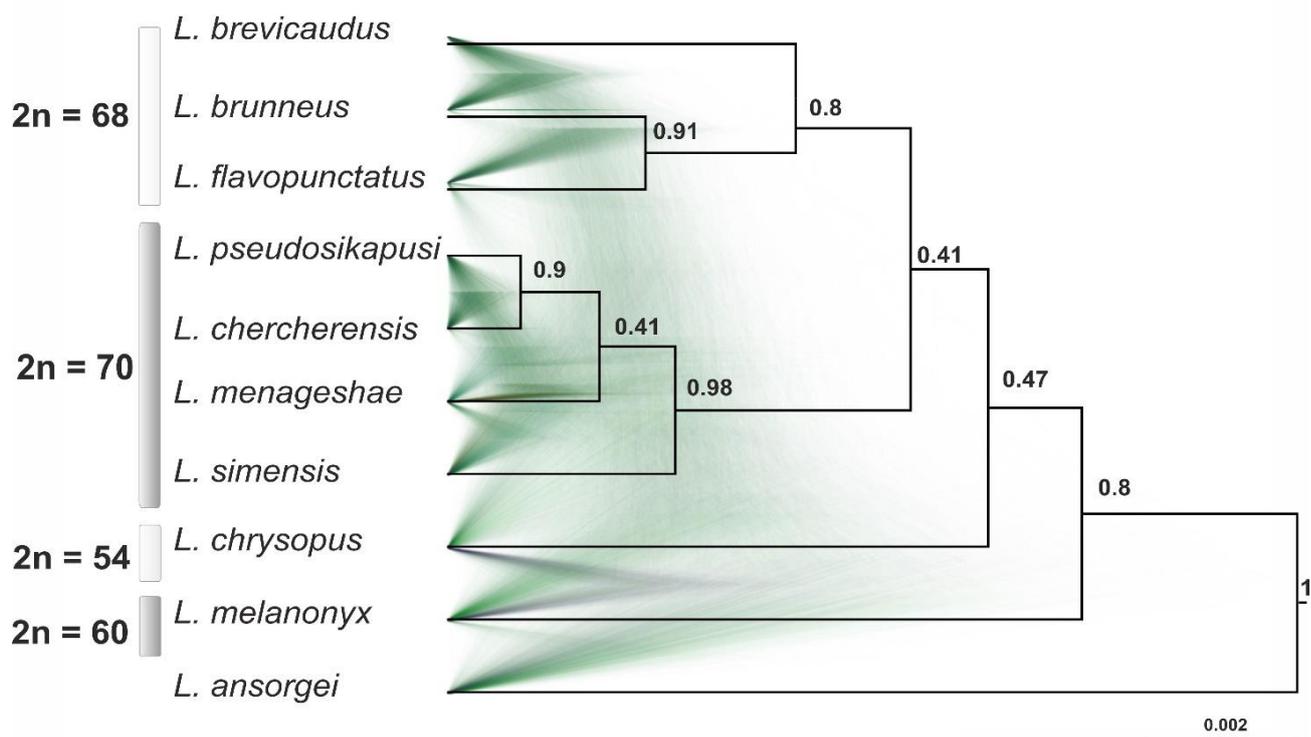


Рисунок 13. Топология консенсусного видового дерева для эфиопских *Lophuromys*, построенное на основе анализа нуклеотидных последовательностей четырех ядерных маркеров в \*BEAST. Цифры над ветвями обозначают апостериорные вероятности. Вертикальные прямоугольники представляют собой соответствие клад хромосомным данным. Цветной спектр представляет визуализацию 4 500 деревьев, полученных при помощи алгоритма MCMC в DensiTree.

Нами было проведено молекулярное датирование внутривидовой дивергенции комплекса *L. flavopunctatus* на основе как ядерной, так и мтДНК. Финальные топологии деревьев в \*BEAST были откалиброваны с использованием информативного логнормального прайора (lognormal prior), поскольку деревья, откалиброванные с использованием равномерного прайора (uniform prior), показывали практически идентичные топологии (результаты не приводятся). Полученные результаты молекулярного датирования внутривидовой дивергенции по данным ядерных генов (Рис. 14a) показали, что диверсификация надвидового

комплекса *L. flavopunctatus* произошла во второй половине плейстоцена (1,1 млн лет назад) с последующим разделением на четыре группы с разным хромосомным набором (0,7 – 1,1 млн). Последующие радиации продолжались вплоть до позднего плейстоцена, когда произошло разделение самых молодых видов (*L. pseudosikapusi* и *L. chercherensis*).

Митохондриальное дерево (Рис. 14б) свидетельствует об обособлении от ТМРСА сначала мтДНК линии *L. chrysopus* (1,4 млн лет назад), который не был вовлечен в события межвидовой митохондриальной интрогрессии. Затем последовала интенсивная диверсификация в период между 0,5 и 0,8 млн лет назад, когда возникли линии мтДНК, вовлеченные в события межвидовой гибридизации. Самая последняя радиация гаплогрупп, датированная примерно 0,1 – 0,2 млн лет назад, разделила линии, вовлеченные в межвидовую интрогрессию мтДНК внутри групп видов с  $2n = 68$  или  $2n = 70$ .

Полученные данные датирования филогенетической дивергенции позволяют предположить, что надвидовой комплекс *L. flavopunctatus* s.l. представляет собой достаточно молодую группу, диверсификация которой началась в среднем плейстоцене.

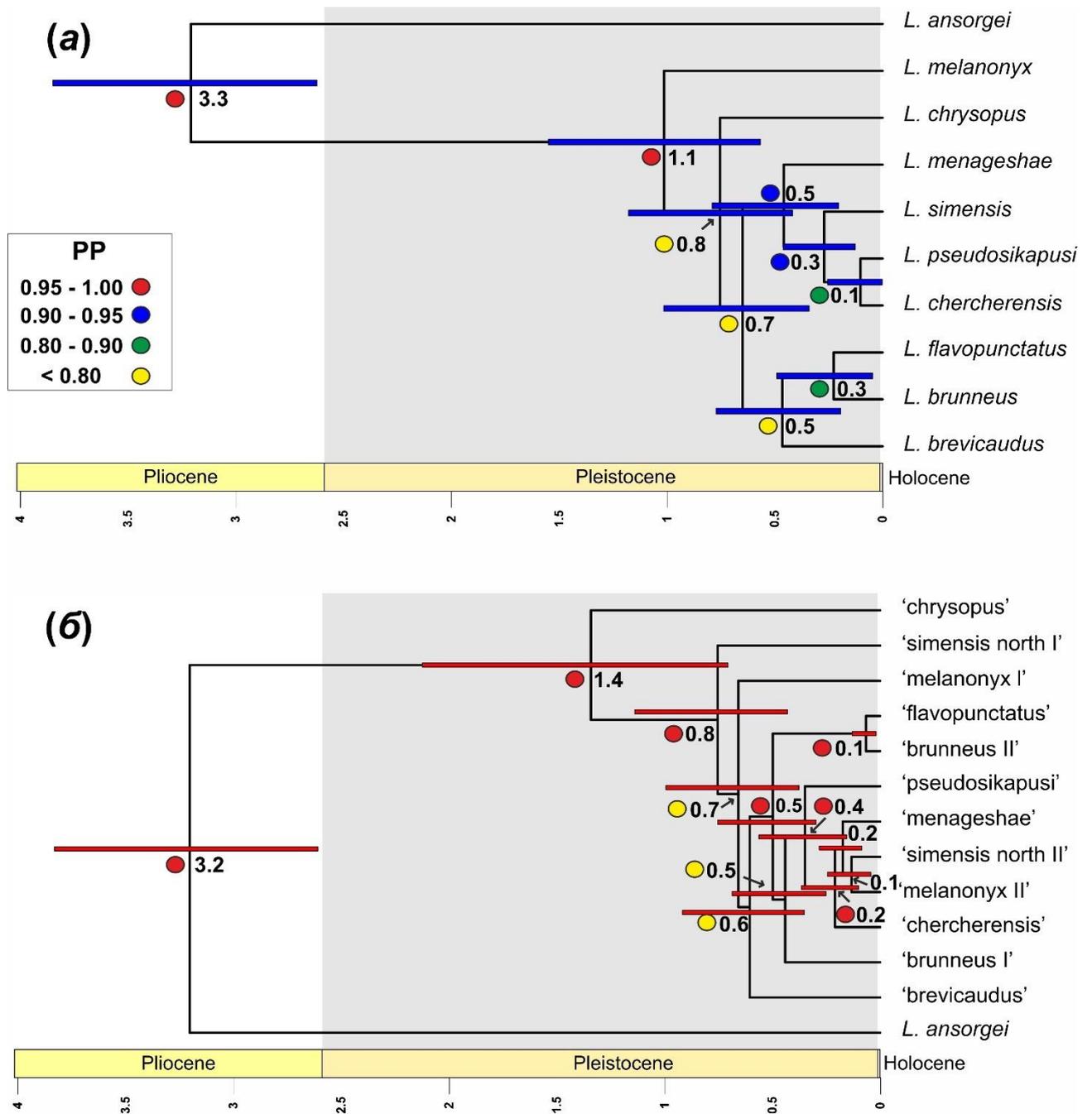


Рисунок 14. Временное датирование ядерной (а) и митохондриальной (б) филогении в \*BEAST. Числа в узлах деревьев указывают средний возраст на основе оценок молекулярных часов, а цветные линии обозначают 95% доверительные интервалы. Апостериорные вероятности узлов представлены кружками разных цветов (см. легенду).

### 3.4. Свидетельства межвидовой интрогрессии ядерного генома

Результаты оценки степени ядерной интрогрессии на основе SNP данных при помощи ABBA-BABA теста (Рис. 15) не выявили каких-либо статистически значимых следов интрогрессии ядерного генома для видов эфиопских *Lophuromys*, предположительно вовлеченных в события древней интрогрессии мтДНК (между парами «*L. menageshae* => *L. melanonyx*» и «*L. menageshae* => *L. simensis*»). В случаях относительно недавних событий гибридизации мы обнаружили ( $Z$ -scores = 2,03) слабые следы ядерной интрогрессии от *L. menageshae* к популяции *L. simensis* из Национального Парка Борена Сэнт ( $D$  = 0,046, доля интрогрессии составляет 0,9%), а также хорошо подтвержденные ( $Z$ -scores = 7,1) следы ядерной интрогрессии между *L. flavopunctatus* и *L. brunneus* ( $D$  = 0,092, доля интрогрессии составляет 9,43%). Учитывая, что  $D$ -статистика не позволяет выявлять признаки интрогрессии между сестринскими таксонами, к последнему результату следует относиться с большой осторожностью, поскольку парафилетический характер взаимоотношений между этими двумя видами не был подтвержден результатами ML анализа с использованием альтернативных (меньше SNP, но более обширная выборка экземпляров) наборов ddRAD данных (Рис. 1П), где *L. flavopunctatus* и *L. brunneus* демонстрируют сестринский характер взаимоотношений, хотя и с низкими бутстреп поддержками.

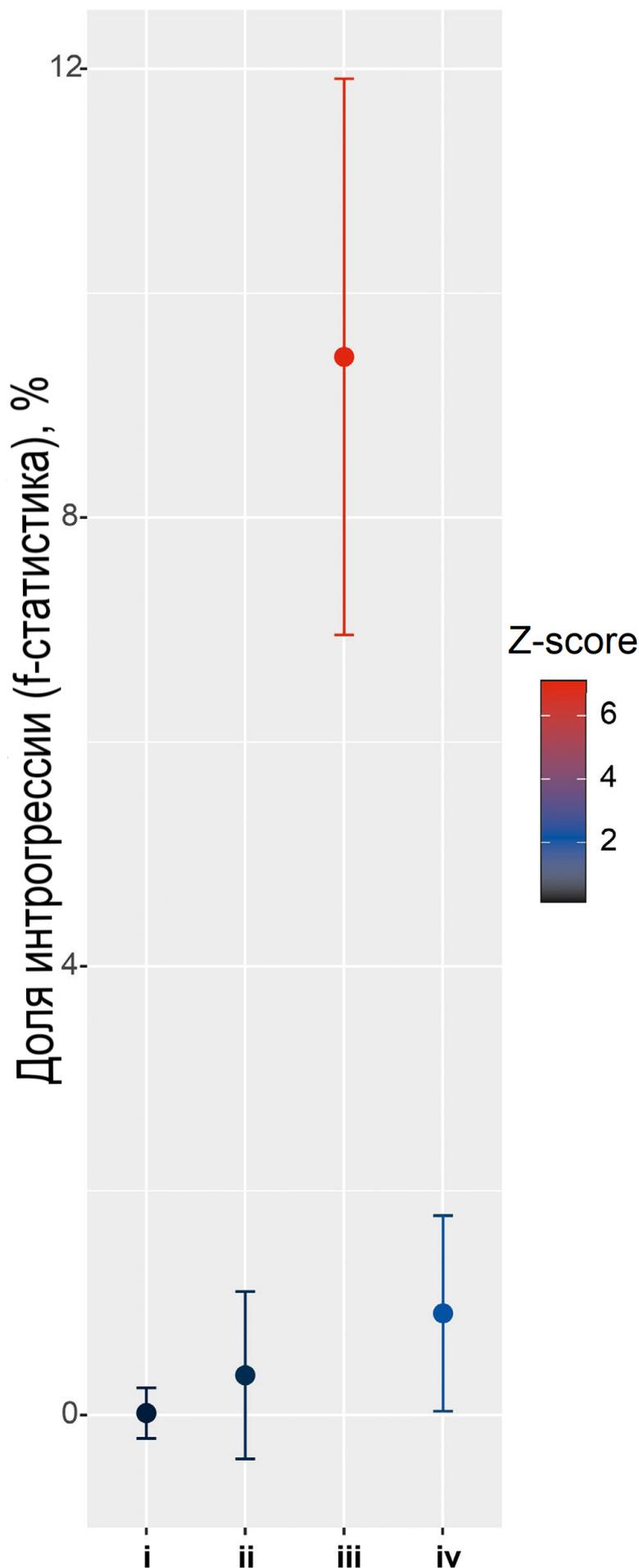


Рисунок 15. Доля интрогрессированных локусов ( $f$ -статистика) у пар видов, вовлеченных в предполагаемые одновременные события интрогрессии: (I) *L. menageshae* и *L. melanonyx*; (II) *L. menageshae* и *L. simensis*; (III) *L. flavopunctatus* и *L. brunneus*; (IV) *L. menageshae* и *L. simensis* из Борна Сэнт НП. Первые две пары видов не показали каких-либо значимых следов интрогрессии ( $Z$ -scores 0,16 и 0,94 соответственно).

## Глава 4. Обсуждение

### 4.1. Филогенетические взаимоотношения и видовое разнообразие крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. в свете молекулярно-генетических исследований

Согласно ранним таксономическим ревизиям грызунов Эфиопии, считалось, что на территории этой страны обитают только два вида *Lophuromys*: широко распространенный *L. flavopunctatus* и специализированный к обитанию в суровых условиях афро-альпийских местообитаний *L. melanonyx* (Yalden et al., 1976, 1996). Последующие исследования, выполненные с использованием молекулярно-генетических, цитогенетических и морфометрических методов, пролили свет на видовое разнообразие эфиопских *Lophuromys* (Lavrenchenko et al., 1998, 2004, 2007). В настоящее время признано существование девяти видов *Lophuromys*, эндемичных для территории Эфиопского нагорья (Bryja et al., 2019b). Поскольку предыдущие исследования по филогении эфиопских *Lophuromys* были выполнены с использованием лишь двух генов мтДНК и данных по амплифицированной случайными праймерами полиморфной ДНК (RAPD-маркеры) на ограниченном объеме исследуемого материала, известные нам ранее представления о некоторых аспектах филогении *Lophuromys* были пересмотрены в настоящем исследовании. Полученные результаты на обширной выборке образцов (322 экземпляра), охватывающей ареалы распространения всех известных видов эфиопских *Lophuromys*, с использованием последовательностей полных митогеномов, четырех ядерных генов, а также набора однонуклеотидных полиморфизмов, полученных методом ddRAD секвенирования, позволили нам окончательно подтвердить существование девяти самостоятельных видов эфиопских *Lophuromys* на территории Эфиопского нагорья, разделенных на четыре группы в соответствии с их диплоидным набором хромосом.

До настоящего времени, вследствие использования ограниченных выборок (Lavrenchenko et al., 2007), границы ареалов большинства видов эфиопских

*Lophuromys* и высотный диапазон их распространения не были полностью определены. Генетический анализ, выполненный в рамках настоящей работы, позволил дополнить известные ранее данные о распространении эфиопских *Lophuromys* и существенно расширить границы ранее известных ареалов для ряда видов (см. также главу 1.3.2 и рис. 2, 6, 9).

#### 4.1.1. *L. chrysopus* (2n = 54)

*L. chrysopus* — типичный лесной вид, обитающий на высотах 1200 – 3119 м над ур. моря (здесь и далее высотные диапазоны для видов даны с учетом наших последних полевых исследований) по обе стороны от Рифтовой долины (Рис. 2, 5, 6, 9e). Проведенные нашим отрядом полевые исследования позволили обнаружить данный вид в нескольких локальностях за пределами его ранее известного ареала (горы Арси и Адола Вадера на юго-восточном плато Эфиопского нагорья и национальные парки Дати Велел и Чебера Чурчура на северо-западном плато), что позволило расширить его ареал. Факт обнаружения *L. chrysopus* в регионе национального парка Дати Велел позволил определить северо-западную границу ареала данного вида (Рис. 2, 6). Полученные результаты подтвердили, что *L. chrysopus* занимает базальное положение по отношению ко всем остальным эфиопским *Lophuromys* на митохондриальном дереве (Рис. 8, 10, 11a), и обнаружили неразрешенное базальное положение этого вида на филогенетических ядерных деревьях. Мы не выявили каких-либо свидетельств событий прошлой гибридизации линии *L. chrysopus* с другими видами (Рис. 8, 10). Кроме этого, *L. chrysopus* обладает уникальным кариотипом, характеризующимся наименьшим диплоидным числом хромосом (2n = 54) (Lavrenchenko et al., 2004). Полученные данные подтверждают, что *L. chrysopus*, вероятно, происходит от самой древней линии *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Также, было показано выраженное деление генетического разнообразия гаплотипов этого вида на две группы, географически разделенные Рифтовой долиной, с «западными» популяциями из лесов Годаре, Чингава, Шеко и Белетта, заметно отличающимися

от «восточных» (горы Арси и Бале) (Рис. 9а; дополнительную информацию см. на Рисунке 2 приложения). Полученные нами данные подтверждают точку зрения о том, что в настоящее межледниковье Рифтовая долина представляет собой непреодолимый географический барьер, ограничивающий поток генов для населяющих горные тропические леса видов. Сходный филогеографический паттерн выявлен у других групп грызунов (Bryja et al., 2018) и амфибий (Evans et al., 2011; Freilich et al., 2016), распространенных в лесах Эфиопского нагорья. Учитывая сходный для некоторых лесных видов паттерн распространения на противоположных сторонах Рифтовой долины, можно предположить, что они могли пересекать непригодные для обитания в настоящее время аридные территории Рифтовой долины во влажные и теплые периоды межледниковий через так называемые «лесные коридоры» (подробности см. в главе 4.2).

#### 4.1.2. *L. melanonyx* (2n = 60)

Ареал *L. melanonyx* ограничен афро-альпийскими местообитаниями юго-восточного плато Эфиопского нагорья (3100 – 4110 м над ур. моря; Рис. 2, 5, 6, 9б; также смотри главу 1.3.2). Ранее предполагалось, что *L. melanonyx* обитает только в горах Бале к востоку от Рифтовой долины. Проведенное нами исследование позволило обнаружить популяцию данного вида в горном массиве Арси, что значительно расширяет границы его ареала (Рис. 2, 6). Кроме того, в Дебре-Сине на северо-западном плато Эфиопского нагорья в 1975 г. Дерекком Ялденем были отловлены три экземпляра, идентифицированные по морфологическим признакам как *L. melanonyx* (Yalden et al., 1976; см. Рис. 6, 9б и дополнительную информацию в таблице 2 приложения). Несмотря на то, что их окончательная видовая идентификация требует подтверждения молекулярно-генетическими методами, нельзя отрицать возможности, как минимум, исторического распространения *L. melanonyx* в этом регионе. Тем не менее, нашему териологическому отряду СРЭБЭ, специально посетившему Дебре-Сину и ее окрестности в 2011 г., не удалось обнаружить присутствие данного вида в этом регионе. Это позволяет

предположить, что небольшая изолированная реликтовая популяция *L. melanonyx*, найденная к западу от Рифтовой долины, может представлять собой остатки некогда существовавшей самой северной популяции этого вида, видимо вымершей между 1975 и 2011 гг. Это может свидетельствовать об уязвимости узкоареальных афро-альпийских эндемиков Эфиопии в условиях глобального потепления и стремительной антропогенной трансформации природных ландшафтов.

Стоит отметить, что в пределах других групп эфиопских грызунов (роды *Stenocephalemys* (Bryja et al., 2018) и *Arvicanthis* (Bryja et al., 2019a)) также отмечается подобный паттерн, когда наиболее южные афро-альпийские местообитания северо-западного плато (Дебре-Сина, Гуасса) населены представителями фауны юго-восточного плато. Это позволяет предполагать в относительно недавнее время (последний ледниковый максимум) существование «коридоров», способствующих распространению видов не только между соседними горными массивами, но и даже через территорию Великой Рифтовой долины (Bryja et al., 2018). На нижней границе своего высотного ареала в горах Бале и Арси *L. melanonyx* обитает в парапатрии с *L. brevicaudus* (Рис. 5 и подробности см. в главе 1.3.2). Кроме этого, в горном массиве Арси этот вид обладает двумя глубоко дивергировавшими ('melanonyx I' и 'melanonyx II'; р-дистанция =  $5,7 \pm 0,68\%$ ; Табл. 6; Рис. 9б) митохондриальными линиями, сосуществующими в отдельных популяциях, населяющих более низкие высоты. Примечательным видится тот факт, что гаплогруппа 'melanonyx II', предположительно интрогрессированная от *L. menageshae* (Рис. 9б, 10), более широко распространена в популяциях *L. melanonyx* из Арси (у 76% от общего числа генотипированных образцов) по сравнению с 'melanonyx I', относящейся к глубоко дивергировавшей митохондриальной линии (у 24% от общего числа генотипированных образцов). Исходя из анализов, выполненных на основе лишь мтДНК, можно было бы предположить возможное наличие двух криптических видов в составе *L. melanonyx*. Однако, поскольку анализ ядерных генов (настоящее

исследование) показал филогенетическую гомогенность популяций с разными мтДНК линиями (Рис. 11в), нет сомнений в их принадлежности к единому виду. Обнаружение в наших исследованиях второй сильно дивергировавшей митохондриальной линии у *L. melanonyx* ('*melanonyx* I') позволило установить исходную видоспецифичность митохондриальных геномов для всех трех видов (*L. melanonyx*, *L. menageshae* и *L. simensis*), предположительно вовлеченных в процессы древней межвидовой гибридизации (подробности в главе 4.2).

#### 4.1.3. Видовая группа: *L. brevicaudus*, *L. flavopunctatus* и *L. brunneus* (2n =68)

Следующая хромосомная группа (2n = 68) включает три вида: *L. brevicaudus*, *L. flavopunctatus* и *L. brunneus*. *L. brevicaudus* приурочен к вересковым местообитаниям юго-восточных горных массивов (горы Арси и Бале) на высотах 2400 – 3811 м над ур. (Рис. 2, 5, 6, 9д; смотри также главу 1.3.2). Образцы, собранные Хансом Рюппом в 1974 г. в районе Бонке (3200 м. над ур. моря) к западу от Рифтовой долины (Государственный музей естествознания, Штутгарт, SMNS 23391 – 23398; см. Рис. 6, 9д и дополнительную информацию в таблице 1 приложения), были отнесены к *L. brevicaudus* (Lavrenchenko et al., 2007); однако их окончательная идентификация требует генетического подтверждения. На нижней границе своего высотного ареала *L. brevicaudus* обитает в условиях парапатрии с *L. chrysopus*, а в мозаичных местообитаниях верхней границы своего ареала может встречаться с *L. melanonyx* (Рис. 5 и подробности см. в главе 1.3.2). Распространение его сестринского (по результатам анализа ddRAD данных) вида, *L. flavopunctatus*, ограничено несколькими участками в горном тропическом лесу Менагеша (2600 м над ур. моря), а также местообитаниями на границе вересковых пустошей и афро-альпики в Дебре-Сине и Гуассе (3320 м над ур. моря) к западу от Рифтовой долины (Рис. 6, 9д). Можно предположить, что в последнем случае заселение этим видом высокогорий связано с отсутствием там в настоящее время двух афро-альпийских видов: *L. simensis* и *L. melanonyx*. Последний таксон в этой группе — также обитатель горных тропических лесов *L. brunneus*, широко

распространенный на юго-западе Абиссинского плато (см. Рис. 2, б, 9д; подробности см. в главе 1.3.2). Проведенное нами исследование позволило обнаружить популяцию данного вида в ранее не известной для него локальности на территории национального парка Дати Велел (1427 м. над ур. моря), что значительно расширяет северо-западную границу его ареала (Рис. 2, б). На всем протяжении своего распространения *L. brunneus* обитает синтопично с *L. chrysopus*, а в самых южных областях своего ареала — и с *L. pseudosikapusi* (Рис. 2, 9д). Кроме этого, популяции *L. brunneus* характеризуются наличием двух, не являющихся сестринскими, митохондриальных линий ('brunneus I' и 'brunneus II'; р-дистанция =  $4,51 \pm 0,63\%$ ; Табл. 6), частично перекрывающимися по распространению на юго-западе Эфиопии (Рис. 9д), а некоторые особи из леса Белетта и окрестностей несут один и тот же гаплотип мтДНК, предположительно интрогрессированный от *L. flavopunctatus* (подробности см. ниже в главе 4.2.). Учитывая морфологическую (многомерная краниометрия, Lavrenchenko et al., 2007) и генетическую (ядДНК, настоящее исследование) гомогенность популяций с различными гаплогруппами мтДНК (Рис. 11б), нет сомнений в их принадлежности к единому виду.

#### **4.1.4. Видовая группа: *L. chercherensis*, *L. pseudosikapusi*, *L. simensis* и *L. menageshae* ( $2n = 70$ )**

Последняя хромосомная группа ( $2n = 70$ ) включает четыре вида с аллопатрическим распространением (Рис. 9г). *L. chercherensis* — единственный вид в этой группе, населяющий лесные местообитания Черчерских гор (2000 – 2767 м над ур. моря, Рис. 2, б, 9г; смотри также главу 1.3.2.), расположенных в самой восточной части юго-восточного плато Эфиопского нагорья и представляющих собой один из уникальных очагов биоразнообразия и эндемизма. Эндемики здесь встречаются как на уровне самостоятельных видов, как в случае с *L. chercherensis*, так и на уровне глубоко дивергировавших внутривидовых линий, недавно обнаруженных у африканских роющих кротовых крыс

*Tachyoryctes* (Šumbera et al., 2018) и узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (Bryja et al., 2018). Факт обнаружения нами этого вида в ранее не известной для него локальности Харамайа в провинции Харар позволил существенно расширить известные пределы обитания этого вида на расстояние 100 км на восток (Рис. 2). Его ближайший родственник, *L. pseudosikapusi* — специализированный обитатель вечнозеленых лесных местообитаний относительно низких высот (1440 – 1996 м над ур. моря) с крошечным ареалом, ограниченным самыми юго-западными лесами северо-западного плато Эфиопского нагорья (Рис. 2, 6, 9г; смотри также главу 1.3.2). Два оставшихся вида встречаются в центральной и северо-западной части Эфиопского нагорья, к западу от Рифтовой долины. *L. menageshae* был обнаружен в его типовом местонахождении в лесу Менагеша (Lavrenchenko et al., 2007; Рис. 2, 6, 9г; смотри также главу 1.3.2) на высотах 2100 – 2600 м над ур. моря, где обитает в симпатрии с *L. flavopunctatus*. Однако, гаплотипы мтДНК, принадлежащие группе ‘menageshae’, также были обнаружены у *L. simensis* из национального парка Борена Сэйт и Комбольчи (отмечены красной стрелкой на рисунках 8, 9г и красной рамкой на рисунке 9а). Ареал последнего вида, *L. simensis*, охватывает все высотные пояса от горных тропических лесов до афроальпийских местообитаний (1800 – 3965 м над ур. моря) (Рис. 2, 9г; Lavrenchenko et al., 2007; наше исследование) северо-западного плато Эфиопского нагорья. Проведенные нашим отрядом полевые исследования позволили обнаружить данный вид в нескольких локальностях за пределами его ранее известного ареала к западу от голубого Нила (гора Чока, Сакала и Дебре Маркос). Примечательно, что к западу от Голубого Нила не было зафиксировано случаев интрогрессии у этого вида. Все особи в найденных популяциях несут предположительно свой видоспецифичный митохондриальный геном (‘simensis north I’). Стоит отметить, что большинство случаев интрогрессивной гибридизации среди *Lophuromys* (данное исследование), а также других мелких млекопитающих Эфиопского нагорья, например, в родах *Stenocephalemys* (Bryja et al., 2018) и *Arvicanthis* (Bryja et al., 2019a) обнаружены только к востоку от Голубого Нила. Можно

предположить, что каньон Голубого Нила представляет собой существенный географический барьер, препятствующий обмену генами между популяциями с его противоположных сторон. В дополнение к предположительно недавно интродуцированной мтДНК 'menageshae', обнаруженной на южной границе своего ареала (см. выше), этот вид также обладает двумя глубоко дивергировавшими несестринскими митохондриальными линиями ('simensis north I' и 'simensis north II', p-дистанция =  $5,65 \pm 0,71\%$ ; Табл. 6; Lavrenchenko et al., 2004, наше исследование), сосуществующими в населяющих более низкие высоты отдельных популяциях (Рис. 9г). Поскольку результаты предыдущих исследований по многомерной морфометрии (Lavrenchenko et al., 2007) и анализ ядерных генов (настоящее исследование) показали морфологическую и филогенетическую гомогенность популяций с различными митохондриальными геномами (Рис. 11г), нет сомнения в их принадлежности к единому виду.

#### **4.2. Интенсивная адаптивная радиация в среднем плейстоцене и следы разновременных ретикулярных процессов**

Полученные результаты позволили предположить, что современное генетическое разнообразие эфиопских *Lophuromys* сформировалось в результате адаптивной радиации, сопровождаемой сложным взаимодействием дивергентных (аллопатрическое видообразование) и ретикулярных процессов.

Ранее было выдвинуто предположение, что процессы дивергенции между близкородственными видами, парapatрично распространенными вдоль выраженного градиента природных условий в горных тропиках, могут соответствовать модели градиентного (экологического) видообразования (Лавренченко, 2011), исходящей из возможности эволюционной диверсификации форм до достижения ими видового статуса благодаря действию разнонаправленных экологически обусловленных сил отбора на градиенте природных условий (см. главу 1.2, Nosil, 2012). Некоторые исследования, использующие набор митохондриальных и ядерных маркеров, позволили

подтвердить соответствие процессов дивергенции данной модели видообразования для двух групп мелких млекопитающих, населяющих Эфиопское нагорье: узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys*, населяющих выраженный высотный градиент природных условий северо-западного (*S. zimai* – *S. albipes*) и юго-восточного (*S. griseicauda* – *S. albocaudata*) массивов Эфиопского нагорья (Bryja et al., 2018), а также для пары эндемичных видов белозубок (*Crocidura glassi* – *C. thalia*; Лавренченко, 2011; Bannikova et al., 2021). Однако, наше детальное генетическое исследование эфиопских *Lophuromys* не подтвердило эту гипотезу для данной группы, поскольку результаты анализов на основе митохондриальных геномов, отдельных ядерных маркеров (*IRBP*, *GHR*, *DHCR24-7*, *WLS-7*) и набора геномных однонуклеотидных полиморфизмов не выявили сестринских взаимоотношений между видами, населяющими смежные высотные пояса единого горного массива, что следовало бы ожидать в случае их диверсификации согласно градиентной модели видообразования (см. главу 1.2.2). Так, не обнаруживают филогенетической близости популяции *L. chrysopus* (тропический лес), *L. brevicaudus* (пояс верещатников) и *L. melanonux* (афроальпийский пояс), населяющие горный массив Арси и Бале (см. рис. 2, б).

По материалу, идентифицированному на основе морфологических признаков, в горном массиве Гуге горный тропический лес заселял *L. chrysopus*, пояс верещатника — *L. brevicaudus* (Рис. 6, 9 в,д). Поскольку в настоящее время практически исчезли природные местообитания этих видов, подтвердить их видовую принадлежность молекулярно-генетическими методами не представилось возможным. Однако поскольку *L. chrysopus* и *L. brevicaudus* хорошо различимы по признакам краниальной морфологии (Lavrenchenko et al., 2007), следует с высокой долей вероятности предположить, что именно эти два вида заселяли смежные пояса данного горного массива.

Также не обнаружено сестринских взаимоотношений между популяциями *L. chrysopus* и *L. brunneus*, населяющих вулканический массив Тепи (леса Годаре

и Чингава) (см. рис. 2, 6). Ранее было предположено, что эти два вида замещают друг друга в его смежных лесных поясах (Лавренченко, 2011), однако наше генетическое исследование расширенного набора выборок выявило сосуществование этих видов на протяжении широкого высотного диапазона (1400 – 2330 м. над ур. моря). На меньших высотах данного вулканического массива (700 – 1350 м. над ур. моря) обитает только *L. chrysopus*.

Наиболее молодая пара сестринских видов эфиопских *Lophuromys* включает *L. chercherensis* и *L. pseudosikapusi* (рис. 11a, 13), населяющих далеко отстоящие друг от друга регионы: Черчерские горы и леса крайнего юго-запада страны (см. рис. 2, 6). Такие особенности современного распространения этих двух видов позволяют предполагать соответствие их эволюционной дивергенции аллопатрической модели видообразования.

Таким образом, среди различных групп мелких млекопитающих Эфиопского нагорья (*Crocidura*, *Stenocephalemys* и *Lophuromys*), характеризующихся в настоящее время выраженным разделением высотных поясов одних и тех же горных массивов между различными видами, эволюционные истории могут значительно различаться (в том числе и по степени соответствия градиентной и аллопатрической моделей видообразования).

Полученные оценки датирования филогенетической дивергенции (Рис. 14a) позволяют отнести событие обособления всего комплекса *L. flavopunctatus* s.l. к середине плиоцена (3,7 – 2,6 млн. лет назад). Поскольку формирование Эфиопского нагорья было завершено еще в начале плиоцена (5,0 – 4,5 млн. лет назад; см. раздел 1.2.1 обзора), можно предположить, что это обособление произошло благодаря изоляции последнего общего предка *L. flavopunctatus* s.l. на данной территории. Интенсивная видовая радиация эфиопских *Lophuromys*, по-видимому, происходила в середине плейстоцена (1,6 – 0,6 млн. лет назад). Несмотря на то, что представители комплекса *L. flavopunctatus* также широко распространены на территории большей части тропической Африки за пределами

Эфиопии (Lavrenchenko et al., 2007; Verheyen et al., 2007; Onditi et al., 2021), их происхождение и базальная диверсификация, вероятно, были связаны с территорией Эфиопского нагорья (Lavrenchenko et al., 2007). Неэфиопские представители этого комплекса, согласно выводам, полученным в последних работах по этой группе, представляют собой результат двух одновременных событий колонизации из Эфиопии, вероятно, происходивших во влажные и теплые межледниковья через существующие в то время «лесные коридоры» (тектоническая впадина Туркана между Эфиопским и Кенийским нагорьями и Рифт Альбертин; Onditi et al., 2021). В то же время, подтверждение этой гипотезы требует детального анализа неэфиопских видов данного комплекса с привлечением геномных данных. Многочисленные палеоклиматические реконструкции и спектральный разновременный споро-пыльцевой анализ из отложений, обнаруживаемых на территории Восточной Африки, свидетельствует о существовании постоянных теплых и влажных условий, господствующих на протяжении середины миоцена до середины плиоцена, с преобладанием на данных территориях влажных тропических лесов, которые в настоящее время сильно фрагментированы (Cerling et al., 1997; WoldeGabriel et al., 2001; deMenocal, 2004; Couvreur et al., 2021). Вполне возможно, что и последний общий предок всех современных эфиопских крапчатых жестковолосых мышей специализировался к обитанию во влажных тропических лесах и населял эти территории вплоть до середины плейстоцена. В пользу этого говорит и тот факт, что большинство современных *Lophuromys* в пределах комплекса, в том числе наиболее рано обособившийся *L. chrysopus* (по данным ddRAD и мтДНК, см. рис. 11а, рис. 10), в настоящее время населяют горные вечнозеленые леса. После середины плиоцена климат Восточной Африки постепенно изменялся от более теплого и влажного в сторону более прохладного и сухого в течение временного интервала, называемого плиоцен-плейстоценовым переходом (3,6 – 1,4 млн лет) (Couvreur et al., 2021). Результаты палинологических реконструкций свидетельствуют о начавшихся со времен позднего плиоцена (2,7 млн лет назад) повторяющихся

ледниковых и межледниковых ритмичных фаз с 41 тыс. летней цикличностью, с более сухими и континентальными условиями во времена ледниковых эпох (deMenocal, 2004). На протяжении плейстоцена каждая следующая межледниковая или ледниковая эпоха характеризовались более холодными и континентальными условиями, чем климат предшествовавшим им эпох (Bowen, 1986). Среднеплейстоценовый переход (1,2 – 0,8 млн. лет назад) знаменует значительные перестройки всей климатической системы, вероятно связанные с воздействием колебаний орбитальных параметров Земли (Большаков, 2014), и характеризуется изменением ритмики оледенений с 41-тысячелетней цикличности на 100-тысячелетнюю периодичность (Ruddiman et al., 1986; Chalk et al., 2017). Эти колебания между ледниковыми и межледниковыми периодами оказали существенное влияние на характер растительности всей Африки (Trauth et al., 2009). На территории Эфиопского нагорья между 2,8 и 0,6 млн. лет назад вечнозеленые леса постепенно заменялись сухими горными лесами, верещатниками, высокогорными травянистыми и кустарниковыми сообществами, весьма похожими на современную растительность (Bonnetille, 1983; Tallis, Hamilton, 1983; Bonnetille et al., 2018). Была выдвинута так называемая гипотеза лесных рефугиумов, согласно которой в холодные и сухие ледниковые периоды восточноафриканские лесные массивы уменьшали свою площадь и существовали в виде фрагментированных рефугиумов, изолированных друг от друга саваннами или речными долинами (например, Couvreur et al., 2021). Адаптированные к лесным биотопам виды оказывались в «ловушке» сокращающихся лесных рефугиумов, в которых популяции либо вымирали, либо приспосабливались к новым условиям под давлением экологически обусловленного отбора. В тоже время, некоторые популяции могли длительное время переживать неблагоприятные климатические условия на более стабильных участках лесных местообитаний и оставаться адаптированными к данной среде обитания (Vanzolini, Williams, 1981). Со временем полностью географически изолированные дочерние популяции могли дивергировать путем накопления

мутаций в результате аллопатрического видообразования (Nosil, Flaxman, 2010). Таким образом, можно предположить, что более продолжительные засушливые ледниковые эпохи и преобладание типичной для этого времени (см. выше) растительности могли создавать предпосылки для аллопатрического видообразования ряда групп лесной фауны Эфиопии, связанной с сокращением лесных местообитаний (например, птицы — Voelker et al., 2009; амфибии — Portik et al., 2019 и насекомые — Nemp et al., 2015). Вероятно, условия, установившиеся при похолодании климата, привели к полному прекращению потока генов между географически обособленными популяциями эфиопских *Lophuromys*, населяющих различные части Эфиопского плато. Это, по-видимому, запустило процесс интенсивной диверсификации в пределах комплекса *L. flavopunctatus* s.l. По прошествии географической изоляции, частично дивергировавшие популяции во время вторичной экспансии, вероятно, могли пересекать сухие долины во влажные теплые межледниковья через так называемые «лесные коридоры» (например, Рифтовая долина или тектоническая впадина Туркана между Эфиопским и Кенийским нагорьями; Joordens et al., 2019), соединявшие ранее изолированные лесные местообитания и потенциально позволявшие сформировавшимся таксонам колонизировать новые местообитания (от горных тропических лесов до афро-альпийских местообитаний), в том числе удаленные от Эфиопского нагорья (например, Šumbera et al., 2018, Joordens et al., 2019; Krásová et al., 2019; Zhao et al., 2023). Это может объяснить широкое распространение современных видов жестковолосых мышей комплекса *L. flavopunctatus* s.l. на территории большей части тропической Африки за пределами Эфиопии (Onditi et al., 2021), а также популяций *L. chrysopus* на разных сторонах Эфиопского нагорья, в настоящее время географически изолированных. Другим следствием продолжительных влажных и теплых межледниковых эпох могут быть вторичные контакты между достигшими видового статуса популяциями. Если в условиях географической изоляции прошло недостаточно времени для накопления под воздействием отбора и дрейфа изменчивости в

ядерном геноме и, следовательно, выработки надежной репродуктивной изоляции, то такие контакты могли приводить к межвидовой гибридизации с последующей возможной интрогрессией геномных сегментов (также см. раздел 1.1.2 и 1.2.2 обзора), которую сегодня можно проследить при выявлении несогласованности между филогенетическими реконструкциями, построенными на основе митохондриальных и ядерных генов (Bryja et al., 2018, Després, 2019; Mulvaney et al., 2022; Dianat et al., 2023).

Необходимо обратить внимание на то, что несоответствия между топологиями филогенетических деревьев, построенных на основе последовательностей ядерной и митохондриальной ДНК, могут быть объяснены также последствием неполной сортировки генеалогических линий (ILS) (Degnan, Rosenberg, 2009). Распознать и отличить два альтернативных эволюционных сценария (интрогрессия и ILS), приводящих к полифилиям на генетических деревьях достаточно сложно, особенно в случае «молодых» видов (Avice, 2000; Holder et al., 2001; Degnan, Rosenberg, 2009; Degnan, 2018). Принимая во внимание тот факт, что степень выраженности возможной ILS обратно коррелирует с эволюционным возрастом вида, можно предполагать, что у «молодых» видов различия в филогенетических реконструкциях, наиболее вероятно, будет объясняться скорее ILS, нежели интрогрессией, поскольку сортировка предковых линий за столь короткий промежуток времени еще не будет завершена. В случае интрогрессии, наоборот, степень ее выраженности коррелирует с эволюционным возрастом вида (Avice, 2000). Кроме того, наблюдаемая полифилия при анализе мтДНК, наиболее вероятно, будет вызвана скорее интрогрессией, поскольку сортировка предковых линий по мтДНК локусам завершится быстрее, чем по ядерным, как вследствие высокого темпа мутаций и отсутствия рекомбинации, так и ввиду гаплоидного типа наследования (по материнской линии) (Hudson, Turelli, 2003).

Учитывая высокий уровень генетической дифференциации гаплогрупп мтДНК у *L. melanonyx* и *L. simensis* (Рис. 8, 9а, 10) и возраст генетического обособления соответствующих видов (Рис. 14а), предположение о неполной сортировке линий у этих двух видов видится нам маловероятным. Наблюдаемый паттерн сосуществования двух далеко отстоящих на филогенетическом древе митохондриальных гаплогрупп в пределах каждого из этих двух видов с большим основанием можно объяснить межвидовой гибридизацией в прошлом с *L. menageshae* (или его ближайшим предком), нежели сохранением анцестрального полиморфизма из-за ILS (см. ниже).

Другие два вида *L. brunneus* и *L. flavopunctatus* хорошо разграничены на основании данных по ядерным маркерам (как ddRAD, так и STACEY; Рис. 11а и 12) и краниальной морфологии (Lavrenchenko et al., 2007). Учитывая относительно недавний возраст их обособления (Рис. 14а) по сравнению с *L. melanonyx* и *L. simensis*, сложно сказать, следствием какого процесса является присутствие митохондриальной линии ‘brunneus II’ у *L. brunneus* — древней интрогрессии мтДНК от *L. flavopunctatus* или ILS. Однако, поскольку гаплогруппа ‘brunneus II’ более широко распространена в популяциях *L. brunneus*, находящихся в непосредственной близости к области распространения *L. flavopunctatus* (Рис. 9д), предположение об интрогрессии мтДНК представляется нам более вероятным. Наконец, появление линий мтДНК ‘flavopunctatus’ в популяциях на краю ареала распространения *L. brunneus* (Рис. 9д), вероятно, представляет собой еще один пример недавней межвидовой интрогрессии, что подтверждается также тестом АВВА-ВАВА (Рис. 15).

Таким образом, сосуществование двух сильно дивергировавших митохондриальных гаплогрупп у трех из девяти ранее признанных видов эфиопских *Lophuromys* (см. рис. 8, 9а) может быть результатом одновременных событий межвидовой интрогрессии мтДНК. Ретикулярная эволюция, по-видимому, сопровождавшая адаптивную радиацию эфиопских *Lophuromys*

(Lavrenchenko et al., 2004), имела место в середине плейстоцена и продолжается до настоящего времени. Так, согласно молекулярным датировкам, обособление высокогорного специалиста *L. melanonux* от других эфиопских *Lophuromys* произошло около 1,1 млн лет назад (по анализу видового дерева; Рис. 14а). Однако, в отдельных популяциях этого вида мтДНК частично замещена на таковую, интрогрессированную от *L. menageshae* ('melanonux II'), которая дивергировала в пределах 70-хромосомной группы значительно позже, около 200 тыс. лет назад (Рис. 9б, 14б). Уровень дифференциации между гаплогруппами 'melanonux II' и 'menageshae' существенно ниже ( $2,5 \pm 0,51$  %; Табл. 6), чем между носителями разных гаплогрупп 'melanonux I' и 'melanonux II' ( $5,7 \pm 0,68$  %; Табл. 6). Аналогичная ситуация обнаружена у другого высокогорного вида, *L. simensis*, который, помимо одной древней митохондриальной линии ('simensis north I'), обладает второй относительно недавно дивергировавшей ('simensis north II'), также, возможно, заимствованной у *L. menageshae* (Lavrenchenko et al., 2004; наше исследование; Рис. 14). Уровень дифференциации между гаплогруппами 'simensis north II' и 'menageshae' составляет  $2,2 \pm 0,41$  % (Табл. 6). Кроме этого, в районах Борена Сэнт и Комбольчи, мы выявили относительно "недавние" случаи замены мтДНК у *L. simensis*, вероятно, заимствованной от обитающего на более низких высотах *L. menageshae* в процессе так называемой современной интрогрессивной гибридизации (отмечены красными стрелками на Рис. 8 и 9г), что в некоторой степени подтверждается наличием следов ядерной интрогрессии, обнаруженных тестом АВВА-ВАВА (Рис. 15). МтДНК носителей предположительно интрогрессированных гаплотипов группы 'menageshae' из Борены и Камбольчи с одной стороны (отмечены красными стрелками на Рис. 8 и 9г) и носителей гаплотипов 'menageshae' из типового местонахождения (леса Менагеша) с другой, отличается всего на 1–3 замены (отмечены красной рамкой на сети гаплотипов по *CYTB*, см. рис. 9а). Результаты анализов многомерной краниометрии (Lavrenchenko et al., 2007) и геномных данных (настоящее исследование) показали морфологическую дифференциацию и

филогенетическую отдаленность носителей трех гаплогрупп, принадлежащих соответствующим видам (*L. simensis*, *L. melanonyx* и *L. menageshae*), и образующих общую хорошо поддержанную кладу на митохондриальном филогенетическом дереве (бутстреп поддержка 98 %, см. Рис. 10Б). В настоящее время все три вида обитают в условиях аллопатрии (Рис. 2, 16). Можно предположить, что ареалы их распространения в отдаленном прошлом были значительно шире и могли перекрываться, что, вероятно, приводило к контактам *L. menageshae* с популяциями *L. melanonyx* и *L. simensis*, которые могли заимствовать мтДНК у *L. menageshae* как с полным замещением своей исходной видоспецифичной мтДНК (в случае *L. melanonyx* из НП Бале и *L. simensis* из НП Борена Сэйт), так и частично (в случае *L. melanonyx* из гор Арси и целого ряда популяций *L. simensis*). Выраженные хромосомные различия между *L. melanonyx* с одной стороны, и *L. menageshae* и *L. simensis* с другой ( $2n=60$  и  $2n=70$ , соответственно), ныне представляют, по-видимому, эффективные репродуктивные барьеры. Мы предполагаем, что древняя межвидовая гибридизация происходила во времена, когда хромосомные различия между этими линиями были выражены существенно меньше.

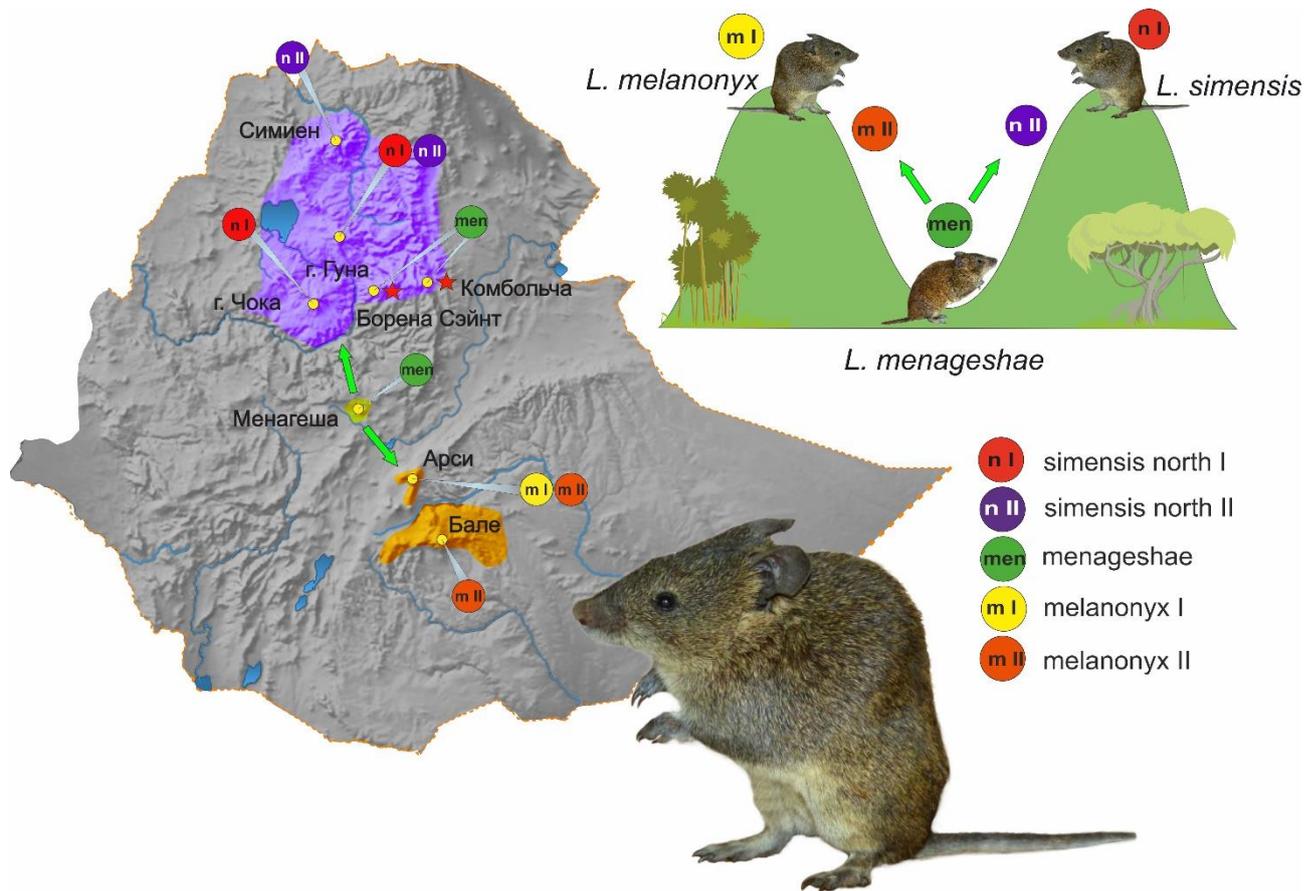


Рисунок 16. Иллюстрация предполагаемого эволюционного сценария интрогрессии мтДНК от *L. menageshae* к *L. melanonyx* и *L. simensis* (рисунок в правом верхнем углу). Современные ареалы этих видов окрашены в зеленый цвет (*L. menageshae*), оранжевый (*L. melanonyx*) и лиловый (*L. simensis*). Цветные кружки иллюстрируют митохондриальные линии (легенда в правом нижнем углу). Предполагаемые случаи недавней интрогрессии мтДНК от *L. menageshae* к *L. simensis* отмечены красными звездочками.

Гораздо более сложным представляется вопрос, какая из глубоко дивергировавших митохондриальных линий в пределах каждого из двух видов является заимствованной — реципрокно монофилетичные к гаплогруппе ‘menageshae’ линии ‘melanonyx II’ и ‘simensis north II’, или же обособленные на филогенетическом дереве ‘melanonyx I’ и ‘simensis north I’. В отношении *L. melanonyx* не вызывает сомнения, что линия ‘melanonyx I’ исходно видоспецифична, поскольку по анализам яДНК клада *L. melanonyx* также занимает базальное положение на филогенетическом дереве (Рис. 11а, 13, 1П, 2П). В отношении *L. simensis* картина может быть иной. По результатам анализа ядерного генома (полный набор ddRAD данных; Рис. 11а) клада *L. simensis* соответствует положению линии ‘simensis north II’ на митохондриальных деревьях (Рис. 10) и также демонстрирует сестринский характер взаимоотношений с *L. menageshae*. Если считать данный паттерн эволюционно верным, то гаплогруппа ‘simensis north II’ будет представлять видоспецифичную линию соответствующего вида, в то время как линия ‘simensis north I’ могла быть заимствована в результате древней гибридизации от пока еще неизвестной или ныне вымершей («призрачной») предковой линии. Однако, поскольку сестринский характер взаимоотношений между этими двумя видами (*L. simensis* и *L. menageshae*) не был подтвержден альтернативным набором ddRAD данных (меньше SNP, более обширная выборка экземпляров; Рис. 1П) и видовым деревом (Рис. 13), определить, какая из линий является заимствованной, а какая видоспецифичной, на имеющемся наборе данных представляется затруднительным. Тем не менее, обнаружение нами в популяциях *L. simensis* из Борены и Камбольчи особей с гаплотипами мтДНК, показывающих высокое сходство с таковыми современного *L. menageshae* (см. текст выше), позволяет отдать предпочтение в пользу предположения об интрогрессии митохондриальной линии ‘simensis north II’ от *L. menageshae*. Кроме того, в периферийной группе популяций *L. simensis* горы Чока и ее окрестностей, изолированных от остальных конспецифических популяций каньоном Голубого

Нила, обнаружена только гаплогруппа ‘*simensis north I*’ (Рис. 9з), что может свидетельствовать в пользу ее исходной видоспецифичности. Нельзя, однако, исключать существование наряду с “современными” и “древними” событиями интрогрессии мтДНК еще более древнего нереконструируемого слоя ретикулярных процессов в эволюции эфиопских *Lophuromys*. При таком сценарии обе митохондриальные линии у *L. simensis* (‘*simensis north I*’ и ‘*simensis north II*’) могли быть заимствованными. В данной ситуации, митохондриальный геном ‘*simensis north I*’, считаемый нами аутентичным, мог быть заимствован раньше ‘*simensis north II*’ от вымершей предковой линии.

Для следующего вида — *L. brunneus* можно предполагать исходную видоспецифичность линии ‘*brunneus I*’, поскольку положение клады *L. brunneus* на ядерном дереве (полный набор ddRAD данных; Рис. 11а) соответствует позиции отдаленной гаплогруппы ‘*brunneus I*’ на митохондриальном дереве (Рис. 8,10).

В совокупности, полученные данные позволяют предполагать следующий эволюционный сценарий. Занимающие более базальные позиции на филогенетическом дереве гаплогруппы ‘*melanonyx I*’, ‘*simensis north I*’ и ‘*brunneus I*’ предположительно представляют собой исходные видоспецифичные линии для *L. melanonyx*, *L. simensis* и *L. brunneus* соответственно, в то время как гаплогруппы ‘*melanonyx II*’ и ‘*simensis north II*’ могли быть интрогрессированы в популяции *L. melanonyx* и *L. simensis* в процессе древней гибридизации с *L. menageshae*, обитающим на более низких высотах в Центральной Эфиопии. В свою очередь ‘*brunneus II*’, формирующая монофилетическую кладу с *L. flavopunctatus* (‘*flavopunctatus*’), могла быть интрогрессирована в результате древней гибридизации от последнего вида. Кроме этого, обнаружение популяций *L. simensis* в Борена Сэинт и Камбольче, а также популяций *L. brunneus* в лесу Белетта, несущих мтДНК современных *L. menageshae* и *L. flavopunctatus*

соответственно, вероятно, представляют собой пример современной межвидовой гибридизации.

Поскольку нам не удалось обнаружить каких-либо доказательств потока ядерных генов в популяциях, вовлеченных в предполагаемые события “древней” интрогрессии мтДНК, и, учитывая лишь незначительный его след между *L. menageshae* и *L. simensis* в НП Борена Сэйнт, можно предположить, что заимствованная доля ядерного генома не способна закрепиться в геномах видов-реципиентов и быстро элиминируется из популяции в течение нескольких поколений, в отличие от мтДНК. В любом случае, независимо от того, сопровождается ли митохондриальная интрогрессия компенсаторной эволюцией или ко-интрогрессией определенных N-mt генов, как, например, предсказывает видовая концепция мито-нуклеарной (не) совместимости Hill, 2019), это представляется интересным направлением для продолжения нашего исследования. Согласно данной видовой концепции, границы между видами определяются, как границы между популяциями, репродуктивно изолированными друг от друга несоответствием между уникальным образом коадаптированными митохондриальными и N-mt генами.

### 4.3. Возможные эволюционные сценарии предполагаемой митохондриальной интрогрессии

По мере роста числа работ, посвященных свидетельствам и эволюционному значению межвидовой интрогрессивной гибридизации в природе (например, Sloan et al., 2017; Toews, Brelsford, 2012), достаточно прочно утверждается положение о том, что заимствованные от другого вида участки генома могут отвечать за формирование признаков, полезных при адаптации видов-реципиентов к новым условиям среды (Hedrick, 2013; Martin, Jiggins, 2017; Edelman, Mallet, 2021). Особый интерес в этом контексте представляет интрогрессия митохондриального генома, белковые продукты которого играют ключевую роль в функционировании системы клеточного дыхания (OXPHOS; da Fonseca et al., 2008; Toews, Brelsford, 2012; Voratynski et al., 2014; Chinnery, Hudson, 2013). Для эфиопских *Lophuromys* мы предполагаем, по крайней мере, три события разновременной интрогрессии мтДНК (Рис. 16) (если не рассматривать случай возможной интрогрессии мтДНК ‘brunneus II’ в популяции *L. brunneus* от другого лесного вида *L. flavopunctatus*, поскольку это также можно объяснить событием ILS; см. выше). В обоих наблюдаемых случаях предполагаемый донор мтДНК, *L. menageshae*, населяет более низкие высоты, что позволяет выдвинуть несколько гипотез эволюционного значения интрогрессии, в дальнейшем подлежащих дополнительной проверке. Если предположить эволюционный сценарий, при котором митохондриальные белки системы OXPHOS у *L. menageshae* (или его ближайшего предка) были в силу случайных процессов преадаптированы для функционирования в условиях гипоксии и гипотермии на больших высотах, то интрогрессия мтДНК этого вида могла способствовать успешной колонизации *L. melanonyx* и *L. simensis* высокогорных местообитаний (схожий сценарий описан в Ropiquet, Hassanin, 2006). Обнаруженные случаи разновременной интрогрессии митохондриального генома *L. menageshae* представителями *L. simensis* могут косвенно подтверждать ее адаптивность. Кроме того, в пользу предполагаемой адаптивности говорит тот факт, что

отдельные популяции обоих видов, *L. melanonyx* (горный массив Бале) и *L. simensis* (Симиен), населяющие наибольшие высоты, обладают только предположительно заимствованным митохондриальным геномом ('melanonyx II' и 'simensis north II' соответственно; рис. 16). Гипотеза адаптивной интрогрессии может объяснить широкое распространение митохондриальной гаплогруппы близкой к *L. menageshae* в популяциях *L. simensis* ('simensis north II') и *L. melanonyx* ('melanonyx II') с практически полным вытеснением предположительно видоспецифичной мтДНК последнего вида ('melanonyx I').

С другой стороны, существует альтернативный взгляд на концепцию адаптивной интрогрессии мтДНК, рассматривающий адаптивность не как следствие «лучшей приспособленности» интрогрессированной мтДНК к определенным условиям, а как возможность замены исходно видоспецифичной мтДНК, «перегруженной» вредными мутациями в «жестких» условиях афроальпики.

К настоящему времени практически не осталось сомнений в том, что митохондриальный геном млекопитающих подвержен более высокому темпу мутирования по сравнению с ядерным геномом (Тодоров, Тодоров, 2009). Отсутствие рекомбинации и сниженная эффективность системы репарации по сравнению с таковой в яДНК рассматриваются как важные, но не единственные факторы повышенного мутагенеза мтДНК. В частности, некоторые структурные особенности, такие как близость мтДНК к электротранспортной цепи на внутренней мембране митохондрий делают ее более уязвимой мишенью для первостепенного повреждающего ДНК фактора — активных форм кислорода (АФК), в больших количествах продуцируемых как дыхательной цепью самих митохондрий в процессе окислительного фосфорилирования, так и индуцируемых под воздействием ионизирующего излучения и УФ-света (Газиев, Шайхаев, 2008; James, Murphy, 2002; Sage et al., 2012). В последнем случае функциональное и структурное «повреждение» митохондрий (нарушение

проницаемости мембран, работы электрон-транспортной цепи, увеличение митохондриального потенциала и др.), вызванных влиянием вышеперечисленных экзогенных факторов среды, приводит к увеличению внутриклеточной концентрации АФК, усилению окислительного стресса и отсроченному во времени повреждению ДНК (Саенко и др., 2013; Yoshida et al., 2000; Sage et al., 2012).

Животные, населяющие высокогорья, вынуждены приспосабливаться к мощным стрессовым факторам окружающей среды, таким как низкое содержание кислорода и высокий уровень солнечной радиации, включающий различные мутагенные спектры излучения от ионизирующего (гамма и рентгеновские лучи) до УФ-света (Luo et al., 2008; Storz et al., 2010). Ряд исследований указывает на то, что в условиях высокогорья значительно усиливается генерация АФК митохондриями и возрастает окислительное повреждение структурных компонентов (белков, липидов) различных клеточных линий и ДНК (Radak et al., 1994; Maiti et al., 2006; Dosek et al., 2007). Было показано, что длительное пребывание на большой высоте (4000 – 6100 м) приводит к значительному повышению окислительной деградации белков и липидов под действием АФК за счет снижения концентрации и активности антиоксидантных митохондриальных ферментов (например, супероксиддисмутазы – Mn-SOD) в различных типах скелетных мышц (Radak et al., 1994) и областях головного мозга (Maiti et al., 2006) крыс. По мнению авторов данных работ, причиной повышения АФК и снижения эффективности работы системы антиоксидантной защиты стало снижение парциального давления кислорода на больших высотах (Dosek et al., 2007). Исследования, проводимые на людях, показали аналогичные результаты повышения окислительного стресса липидов и белков клеточных мембран с увеличением высоты (например, Joanny et al., 2001; Gonzalez et al., 2005; Mrakic-Sposta et al., 2021). В ряде подобных случаев показано, что в условиях острой гипобарической гипоксии на большой высоте наряду с повреждением структуры и функций митохондрий, происходит ингибирование транскрипции (Cai et al.,

1999) и значительно увеличивается число двуцепочечных разрывов в мтДНК (Møller et al., 2001) за счет увеличения продукции АФК.

В то же время, относительно мало известно об ускорении мутирования мтДНК у видов животных, адаптированных к жизни в экстремальных условиях среды. Одни исследования указывают на ускорение молекулярной эволюции у видов животных, обитающих в условиях повышенной УФ-радиации (дафнии — Colbourne et al., 2006). В то же время, некоторые обзоры, посвященные различиям в скоростях молекулярной эволюции в зависимости от среды обитания, позволяют сделать вывод об отсутствии ускоренной молекулярной эволюции у высокогорных видов животных в тропиках (млекопитающие и амфибии — Dowle et al., 2013; Bromham, 2020). По мнению ученых, выработанная в процессе эволюции более совершенная система репарации УФ и иных повреждений ДНК может объяснить малочисленность убедительных доказательств более высокого темпа мутаций у специализированных к обитанию в «жестких» условиях среды видов (Bromham, 2020).

Наиболее значительный вклад в ускоренное накопление неблагоприятных мутаций может внести низкая эффективная численность высокогорных популяций (Dowle et al., 2013). Гипотеза «дрейфового барьера» (drift-barrier hypothesis) предполагает более высокие темпы мутирования для видов с небольшим размером популяций, что было продемонстрировано в недавнем исследовании на примере разных групп рептилий, птиц и млекопитающих (Bergeron et al., 2023). Это связано с тем, что в малочисленных популяциях ведущая роль принадлежит генетическому дрейфу, под действием которого любые слабовредные мутации имеют более высокую вероятность случайно зафиксироваться в генофонде (Dowle et al., 2013). Стоит отметить, что популяции афро-альпийских видов мелких млекопитающих подвержены выраженной динамике численности (Лавренченко, личн. сообщение). Вследствие этого, можно

предполагать важную роль эффекта размера популяций в ускоренном накоплении вредных замен.

Принимая во внимание вышесказанное, можно предполагать возможную «перегруженность» митохондриальных геномов афро-альпийских видов вредными мутациями вследствие совместного действия рассмотренных факторов. В этой ситуации, продуцируемые в повышенных количествах в условиях высокогорья АФК выступают скорее, как физическая причина повреждений в ДНК, а малочисленность и выраженная динамика численности афро-альпийских популяций должны быть рассмотрены в качестве основного механизма, обеспечивающего ускоренное накопление вредных замен, индуцированных АФК.

Согласившись с этим сценарием, можно предположить необходимость в адаптивной замене исходных митохондриальных геномов двух афро-альпийских видов (*L. melanonux* и *L. simensis*), приспособленность которых была снижена из-за накопления вредных мутаций, зафиксированных генетическим дрейфом в небольших популяциях, обитавших на афро-альпийских «островах». Здесь можно провести некоторую аналогию с храповиком Мёллера, предсказывающим снижение приспособленности из-за накопления вредных мутаций в геномах бесполой прокариотических организмов, не имеющих механизмов рекомбинации генетического материала. При этом, эффект храповика Мёллера в наибольшей степени выражен в малочисленных популяциях из-за «господства» генетического дрейфа (Muller, 1964). Необходимым условием избавления от ограничений, накладываемых храповиком Мёллера, у нерекombинирующих организмов стали эффективные механизмы горизонтального переноса генов (см. главу 1.1.1 обзора). По аналогии с этим процессом, интрогрессия «чужой» мтДНК может обеспечить возможность избежать катастрофических последствий накопления вредных мутаций в нерекombинантных митохондриальных геномах высокогорных малочисленных популяций. Уместно напомнить, что в соответствии с теорией эндосимбиоза митохондриальные органеллы эукариотических организмов

происходят от протеобактерий со своим собственным генетическим аппаратом (см. главу 1.1.1 обзора).

Стоит отметить, что весьма схожая картина интрогрессии мтДНК наблюдалась в пределах другого эфиопского рода грызунов (*Stenocephalemys*) в НП Борена Сэйнт, где мтДНК афро-альпийского вида *S. zimai* была заменена мтДНК *S. albipes* — вида, адаптированного к более низким высотам (Bryja et al. Al., 2018; Mizerovská et al., 2020), что представляет прямую аналогию недавней интрогрессии мтДНК у *L. simensis* в том же регионе.

Не всегда паттерн однонаправленной интрогрессии объясняется селективным преимуществом заимствованных генетических фрагментов. Случайные причины также могут объяснять отдельные случаи асимметричной межвидовой интрогрессии митохондриального и фрагментов ядерного геномов. К ним относятся вторичное перекрывание ареалов, возникающее в результате расширения ареала одного из близких видов в ответ на изменения климата и вклинивание его в ареал другого; дисбаланс численности расселяющихся и резидентных видов (Currat et al., 2008).

Изменения ареалов афро-альпийских видов могли быть связаны со значительными климатическими сдвигами в эпоху плейстоцена (Brannan et al., 2015; Daniel, Kalvoda, 2022; Harvati, Ackermann, 2022). В эти периоды представители одного из близких видов могли проникать в ареал другого (занимающего смежный высотный пояс) вследствие динамики их местообитаний. Подобные миграции могли приводить к интенсификации межвидовых контактов и гибридизации с последующей интрогрессией геномных сегментов.

Обширный массив работ, накопленный за четверть века молекулярно-генетических исследований природных популяций, показывает, что для феномена интрогрессии зачастую характерна асимметрия – как в отношении участков генома, встраиваемых в новый генетический пул, так и в отношении гибридизирующих популяций, когда заимствование чужого генома происходит

только в одном направлении. В первом случае, общая тенденция заключается в том, что вовлекаемые в интрогрессию участки генома обычно маркируют пол, характеризующийся меньшими способностями к расселению (Petit, Excoffier, 2009). Поскольку в случае млекопитающих, расселяющиеся особи обычно представлены самцами, наиболее выраженной оказывается интрогрессия митохондриального генома, наследуемого по материнской линии (Petit, Excoffier, 2009). Асимметричная интрогрессия между популяциями обычно происходит от вида-резидента в направлении вида-вселенца (например, Currat et al., 2008; Lavrenchenko et al., 2023). Связано это с тем, что несмотря на общую растущую численность вида-вселенца, в непосредственной зоне контакта его численность существенно меньше таковой местного вида. В условиях дефицита конспецифичных половых партнеров, особи вселяющегося вида вынуждены скрещиваться с гетероспецифическими половыми партнерами. Вследствие этого, даже небольшая часть генома вида-резидента, в случае успешной интеграции в геном вида-вселенца имеет высокую вероятность закрепиться в популяции при ее последующем экспоненциальном росте (Currat, Excoffier, 2004). По мере продвижения расселения, частота интрогрессированных генов может неуклонно расти, а гибридный шлейф от резидентной популяции благодаря миграциям будет постепенно передаваться в генофонд “коренных” популяций вселяющихся видов. В целом, степень интрогрессии положительно связана с интенсивностью межвидового скрещивания и плотностью населения в резидентных популяциях и обратно коррелирует с плотностью инвазивных популяций и уровнем миграции (Currat et al., 2008). В засушливые ледниковые периоды происходит сдвиг границ высотных поясов растительности вниз по склону, что приводит к расселению видов сверху в более низкорасположенные пояса и вклиниванию их ареалов в ареалы обитающих на более низких высотах видов. Можно предположить, что интрогрессия мтДНК будет происходить в популяции вселяющихся сверху видов. При переходе ко влажным периодам межледниковий ожидается, что обитающие на более низких высотах виды будут проникать в ареалы более высокоживущих и

шлейф мтДНК будет направлен в сторону популяций вселяющихся снизу видов. Однако в популяциях обитающих на более низких высотах видов мы не обнаружили признаков интрогрессии митохондриальной ДНК высокогорных видов. По-видимому, в горных тропических регионах процесс интрогрессии мтДНК в сторону вселяющихся снизу видов выражен в меньшей степени. Это может быть связано с асимметрией высотных поясов, при которой афро-альпийские местообитания даже при их расширении в ледниковые периоды по занимаемым площадям существенно уступают поясам, расположенным ниже. Вследствие этого, афро-альпийские виды мелких млекопитающих наиболее подвержены значительным флуктуациям динамики численности, в результате которых интрогрессированная мтДНК может не только распространяться в их популяциях, но и даже закрепляться в некоторых из них, полностью вытесняя исходно видоспецифичные генетические варианты. Причина также может заключаться и в асимметрии потенциальных возможностей проникновения видов, обитающих в каждом из этих высотных поясов в смежные высотные пояса. На основе многолетних наблюдений коллектива териологического отряда СРЭБЭ известно, что отдельные виды эфиопских *Lophuromys*, обитающие в более высоких поясах, обычно вселяются в ниже расположенные пояса по интразональным биотопам, имитирующим привычные условия их обычных местообитаний. Так, известно, что в горах Бале и Арси афро-альпийский обитатель *L. melanonux* может заселять вересковые пустоши исключительно вдоль заболоченных низин. Обитатель вересковых зарослей *L. brevicaudus* на южном склоне горного массива Бале может заселять лесные местообитания строго вдоль берегов речных долин. Однако, обитающие на более низких высотах виды эфиопских *Lophuromys*, не заселяют вышерасположенные пояса даже по интразональным биотопам. Так, *L. brevicaudus* не встречается в афро-альпийской зоне, а *L. chrysopus* — в поясе вересковых пустошей, что, видимо, связано с отсутствием у этих видов толерантности к низким температурам, необходимой для заселения вышележащего высотного пояса.

При принятии вышеописанного неадаптивного объяснения односторонней интрогрессии, наиболее вероятным представляется сценарий, при котором обитающие на афро-альпийских «островках» популяции двух видов эфиопских *Lophuromys* (*L. melanonyx* и *L. simensis*), заимствовали мтДНК обитающего на более низких высотах *L. menageshae* во время расселения вниз по склону в холодные ледниковых периоды. Нейтральный шлейф мтДНК, будучи зафиксированным случайным генетическим дрейфом, распространился в небольших популяциях *L. melanonyx* и *L. simensis*.

В заключение хотелось бы отметить, что вышеописанные эволюционные сценарии наблюдаемой интрогрессии мтДНК не несут строго взаимоисключающего характера. В некоторой степени альтернативными можно считать первые два сценария. Первый сценарий адаптивной интрогрессии мтДНК предполагает заимствование митохондриального генома *L. menageshae* в то время, когда, предки *L. melanonyx* и *L. simensis* еще не заселили афро-альпийские местообитания. В данном случае, предположение о заимствовании «чужого» митохондриального генома, исходно преадаптированного к работе в условиях высокогорья в силу каких-либо случайных процессов, является осмысленным. Второй сценарий, постулирующий замену «перегруженной» вредными мутациями мтДНК, подразумевает, что предки *L. melanonyx* и *L. simensis* сначала заселили афро-альпику, а затем, при длительном существовании небольших популяций на афро-альпийских «островках» в условиях активных форм кислорода и иных факторов среды исходные митохондриальные геномы этих двух видов могли накопить значительное количество вредных мутаций. Третий сценарий нейтральной интрогрессии мтДНК вследствие асимметрии высотных поясов, не может считаться взаимоисключающим по отношению ни к первому, ни ко второму сценарию, а скорее должен быть рассмотрен в качестве механизма, обеспечивающего межвидовую интрогрессию «чужого» митохондриального генома.

Стоит отметить, что описанные выше эволюционные сценарии в разной степени вероятны для рассматриваемых видов (*L. melanonyx*, *L. simensis*). Так, можно предположить, что второй сценарий (замена “испорченной” мтДНК) выглядит более правдоподобным для *L. melanonyx* — вида, строго специализированного к обитанию в афро-альпийской зоне. Ряд его уникальных адаптаций, таких как выраженная дневная активность и парадоксальное снижение теплоизоляции волосяного покрова, облегчающее использование солнечного излучения для поддержания теплового баланса тела (Ивлев, Лавренченко, 2016, см. главу 1.3.2) подтверждают это. Колониальный образ жизни, тревожная стойка столбиком и звуковой сигнал предупреждения об опасности, характерные для этого вида, типичны для ряда групп грызунов, населяющие открытые ландшафты. Поскольку из всех потенциальных местообитаний эфиопских *Lophuromys* только афро-альпийская зона относится к категории открытых ландшафтов, можно также предположить достаточно давнее освоение *L. melanonyx* данного биотопа. Для более эврибионтного *L. simensis* более вероятным видится первый сценарий (преимущество заимствованной мтДНК). Отдельные популяции этого вида, обитающие вдоль значительного высотного градиента (в том числе, и населяющие афро-альпику), не отличаются существенным образом по экологии и поведению от остальных видов эфиопских *Lophuromys* (за исключением *L. melanonyx*, см. выше), что позволяет предполагать относительно недавнее заселение *L. simensis* афро-альпийской зоны.

## Глава 5. Заключение

Всесторонний анализ с использованием полных митохондриальных, а также ядерных генов (включая данные ddRAD секвенирования) позволил пролить свет на эволюционную историю и филогенетические взаимоотношения эфиопских крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. и дополнить ранее известные представления о их распространении. Полученные филогенетические реконструкции наряду с результатами делимитации видов по геномным данным подтвердили наличие девяти самостоятельных видов *Lophuromys* на территории Эфиопского нагорья и выявили четыре хорошо поддержанные клады, соответствующие диплоидному числу хромосом у видов, входящих в каждую из них. Временные оценки событий дивергенции позволили предположить, что интенсивная видовая диверсификация комплекса происходила на территории Эфиопского нагорья в середине плейстоцена и была, вероятно, связана с сокращением лесных местообитаний в повторяющиеся продолжительные ледниковые периоды плейстоцена и формированием высокогорных ландшафтов (Couvreur et al., 2021). Все эфиопские виды данного комплекса являются эндемиками страны, что подтверждает представления о ее уникальности как одного из мировых очагов биоразнообразия и эндемизма. Несоответствие филогений, построенных на основе мтДНК и яДНК, позволили предположить существование в эволюционной истории эфиопских *Lophuromys* как древних событий интрогрессии чужой мтДНК (в парах видов *L. menageshae* — *L. simensis*, *L. menageshae* — *L. melanonyx* и *L. flavopunctatus* — *L. brunneus*), так и относительно недавних (в парах видов *L. menageshae* — *L. simensis* и *L. flavopunctatus* — *L. brunneus*). Большинство из наблюдаемых случаев заимствования согласуются с гипотезой адаптивной интрогрессии мтДНК.

В совокупности, полученные нами результаты позволили предложить сценарий эволюционной истории данной группы, согласно которому современные виды эфиопских *Lophuromys* и их генетическое разнообразие

сформировались в результате адаптивной радиации, включавшей как сложные дивергентные, так и множественные ретикулярные процессы, сопровождавшиеся межвидовой интрогрессией митохондриальной ДНК у ряда высокогорных видов. Были выдвинуты различные гипотезы для объяснения предполагаемой интрогрессии мтДНК у двух афро-альпийских видов (*L. simensis*, *L. melanonyx*), включающие как адаптивные, так и случайные (неадаптивные) сценарии. Предложено, что интрогрессия митохондриального генома *L. menageshae*, вероятно преадаптированного к успешной работе в суровых условиях высокогорья, могла способствовать *L. simensis* и *L. melanonyx* успешно колонизировать новые местообитания (афро-альпийскую зону). С другой стороны, можно предполагать вынужденную необходимость в замене исходных митохондриальных геномов *L. simensis* и *L. melanonyx*, приспособленность которых была снижена из-за насыщения вредными мутациями в условиях высокогорья.

Несмотря на значительное число работ, посвященных адаптивной интрогрессии мтДНК (Toews, Belsford, 2012), лишь малая их часть приводит эмпирические свидетельства, проливающие свет на механизмы, лежащие в основе её предполагаемой адаптивности (Boratynski et al., 2014; Kostin, Lavrenchenko, 2018). Уникальные черты распространения эфиопских *Lophuromys* по высотному градиенту природных условий, широкое распространение среди них ретикулярных процессов, а также сосуществование в пределах одной популяции особей как с предположительно заимствованной, так и с исходно видоспецифичной мтДНК делают эту группу подходящей моделью для дальнейшей эмпирической проверки возможного адаптивного характера наблюдаемой интрогрессии и изучения механизмов ко-эволюции митохондриальных и ядерных генов, кодирующих белки аппарата клеточного дыхания.

## Выводы

- 1) Результаты всестороннего анализа с использованием полных митохондриальных геномов, а также ядерных (включая ddRAD данные) маркеров, хорошо согласуются с известными представлениями о таксономическом разнообразии надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Подтверждена видовая самостоятельность девяти видов на территории Эфиопского нагорья. Существенно дополнены имеющиеся сведения о распространении ряда видов этого комплекса.
- 2) Полученные оценки времен дивергенции позволяют предполагать интенсивную диверсификацию данного комплекса на протяжении среднего плейстоцена, связанную с фрагментацией лесных массивов и развитием высокогорных ландшафтов.
- 3) Полученные филогенетические паттерны и особенности современного распространения отдельных видов свидетельствуют о соответствии процессов эволюционной дивергенции эфиопских *Lophuromys* «аллопатрической» модели видообразования.
- 4) Несогласованность филогенетических реконструкций эфиопских *Lophuromys*, полученных на основе митохондриальных и ядерных маркеров, может быть объяснена разновременными событиями межвидовой гибридизации, сопровождавшимися интрогрессией мтДНК.
- 5) Предположение об относительно недавней гибридизации между *L. brunneus* и *L. flavopunctatus* s.s. подтверждено анализом ядерных (включая ddRAD данные) маркеров и полных митохондриальных геномов. Впервые выявлены свидетельства современной гибридизации между этими видами, а также между *L. menageshae* и *L. simensis*.
- 6) Благодаря обнаружению второй глубоко дивергировавшей митохондриальной гаплогруппы у *L. melanonyx* определена исходная видоспецифичность митохондриальных геномов для всех трех видов (*L.*

*melanonyx*, *L. menageshae* и *L. simensis*), предположительно вовлеченных в процессы древней межвидовой гибридизации.

- 7) Современное генетическое разнообразие эфиопских видов *Lophuromys* сформировалось в результате сочетания как дивергентных, так и множественных ретикулярных процессов. Для объяснения причин интрогрессии мтДНК у двух афро-альпийских видов (*L. simensis*, *L. melanonyx*) выдвинуты гипотезы, включающие как адаптивные (преимущество заимствованной мтДНК и замена мтДНК, “перегруженной” вредными мутациями), так и неадаптивные сценарии.

## Благодарности

В заключение я хочу выразить глубочайшую признательность своему научному руководителю д.б.н. **Л. А. Лавренченко**, за терпеливое наставничество и всестороннее руководство моей работой с университета, за проявленное терпение и моральную поддержку на всех этапах выполнения данного исследования. Я очень признательна членам териологического отряда Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции (СРЭБЭ) **А.А. Мартынову**, **А.Р. Громову**, к.б.н. **Д.Ю. Александрову**, к.б.н. **Д.С. Костину** за сбор материала в полевых условиях, послужившего основой для данного исследования. Также хочется выразить благодарность коллегам из Института биологии позвоночных (Брно, Чехия) за предоставленные материалы и многолетнее плодотворное сотрудничество, благодаря которому данная работа стала возможной. В особенности хочу поблагодарить своего коллегу **Д. С. Костина** за неоценимую помощь в области освоения методов молекулярной генетики и филогенетического анализа, использованных в работе. Я искренне признательна **Лебедеву В.С.** (Зоологический музей МГУ) за ценные рекомендации и советы на всех этапах проведения исследования. Выражаю отдельную благодарность всему коллективу лаборатории микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН за постоянную поддержку и неравнодушное отношение при выполнении этого исследования.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проекты № 20-34-90032\_аспиранты, 18-04-00563-а, 19-54-26003\_Чехия-а).

## Список публикаций автора по теме диссертации

### Статьи в рецензируемых научных журналах из перечня ВАК:

1) Kostin D.S., Kasso M., **Komarova V.A.**, Martynov A.A., Gromov A.R., Alexandrov D.Y., Bekele A., Chemere Z., Lavrenchenko L.A. Taxonomic and genetic diversity of rodents from the Arsi Mountains (Ethiopia) // *Mammalia*. – 2019. – Vol. 83. – № 3. – P. 237-247. IF=0,679; DOI: 10.1515/mammalia-2017-0135.

2) Kostin D.S., Martynov A.A., **Komarova V.A.**, Alexandrov D.Y., Yihune M., Kasso M., Bryja J., Lavrenchenko L.A. Rodents of Choke Mountain and surrounding areas (Ethiopia): the Blue Nile gorge as a strong biogeographic barrier // *Journal of Vertebrate Biology*. – 2020. – Vol. 69.– № 2. – P. 1-12. IF=0,594; DOI: 10.25225/jvb.20016.

3) **Komarova V.A.**, Kostin D.S., Bryja J., Mikula O., Bryjová A., Čížková D., Šumbera R., Meheretu Y., Lavrenchenko L.A. Complex reticulate evolution of speckled brush-furred rats (*Lophuromys*) in the Ethiopian centre of endemism // *Molecular Ecology*. – 2021. – Vol. 30.– № 10, – P. 2349-2365. IF=6,185; DOI: 10.1111/mec.15891.

4) **Комарова В. А.**, Лавренченко Л.А. Методы выявления гибридизации и генетической интрогрессии при филогенетических несоответствиях // *Журнал общей биологии*. – 2021. – Т. 82. – № 6. – С. 403-418. IF=0,534; DOI: 10.1134/S2079086422030045.

5) **Komarova V.A.**, Mugue N.S., Kostin D.S., Lavrenchenko L.A. Uncovering the diversity of endemic Ethiopian fauna: complete mitochondrial genomes of four *Lophuromys* species (Rodentia, Muridae) // *Mitochondrial DNA Part B*. – 2022. – Vol. 7. – № 6. – P. 1001-1004. IF= 0.61; DOI: 10.1080/23802359.2022.2079435.

6) Martynov A.A., Zemlemerova E.D., Kostin D.S., **Komarova V.A.**, Gromov A.R., Yihune M., Tsegaye A., Alexandrov D.Y., Bekele A., Bryja J., Lavrenchenko L.A. Uncovering the diversity of rodents and shrews in the Chebera

Churchura National Park, Ethiopia // *Mammalia*. – 2023. – Vol. 87, – №. 5. – P. 1-13.  
IF= 1; DOI: 10.1515/mammalia-2022-0127.

### Тезисы конференций:

1) **Комарова В.А.**, Kostin D.S., Šumbera R., Meheretu Y., Bryja J., Lavrenchenko L.A. Evolutionary patterns and speciation along steep altitudinal gradient: a case study of Ethiopian speckled brush furred mice *Lophuromys flavopunctatus* s.l. // Тез. В сб: The 13<sup>th</sup> African Small Mammal Symposium in Mekelle, Ethiopia, and the evolution of these meetings // *Journal of Vertebrate Biology* – Vol. 69. – №. 2. – P. E2002.1–5.

2) **Комарова В.А.** Разнообразие и ретикулярная эволюция надвидового комплекса желтоочечных мышей *Lophuromys flavopunctatus* s.l. Эфиопского нагорья // Тез. В сб: Материалы международного молодежного научного форума «Ломоносов-2021» ISBN 978 – 5 – 317 – 06593 – 5.

3) **Комарова В.А.**, Костин Д.С., Лавренченко Л.А. Сочетание дивергентных и ретикулярных процессов как источник генетического разнообразия эфиопских видов крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s.l. // Тез. В сб: Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН). Материалы конференции с международным участием, 14–18 марта 2022 г., г. Москва, ИПЭЭ РАН. М.: Тов-во научных изданий КМК. – 2022.–С. 430.

4) **Комарова В.А.**, Костин Д.С., Лавренченко Л.А. Тенденции в эволюции митохондриального генома у млекопитающих горных тропиков. // Тез. В сб: Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875–летию Москвы и 115– летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея, 17–20 октября 2022, г. Москва. – М.: ГДМ – 2022. – С. 462.

## Список литературы

- 1) Анискин В. М., Лавренченко Л. А., Варшавский А. А., Милишников А. Н., 1997. Кариологическая дифференциация трех видов жестковолосых мышей рода *Lophuromys* (Murinae, Rodentia) Национального Парка Бале, Эфиопия // Генетика. – 1997. – Т. 33. – № 7. – С. 967–973.
- 2) Абрамсон Н. И. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов // Тр. Зоол. Ин - та РАН. – 2009. – Т. 1. – С. 185.
- 3) Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Фокин М. В., Ракитин С. Б., Гилёва, Э. А. Современная и историческая интрогрессия митохондриальной ДНК между красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевками (Rodentia, Cricetidae) // Доклады Академии наук. – Федеральное государственное бюджетное учреждение» Российская академия наук», 2009 а. – Т. 425. – №. 3. – С. 415-418.
- 4) Абрамсон Н. И., Родченкова Е. Н., Костыгов А. Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории россии с анализом зоны интрогрессии мтднк близкородственного вида красной полевки (*Cl. Rutilus*) // генетика. – 2009 б. – Т. 45. – №. 5. – С. 610-623.
- 5) Банникова А. А. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журнал общей биологии. – 2004. – Т. 65. – №. 4. – С. 278–305.
- 6) Банникова А. А., Лебедев В. С. Молекулярно-генетическая неоднородность кавказской землеройки-бурозубки *Sorex satununi* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae) по маркерам мтДНК как вероятное последствие древней гибридизации // Молекулярная биология. – 2010. – Т. 44. – №. 4. – С. 746-750.
- 7) Богданов А. С., Банникова А. А., Пирусский Ю. М., Формозов Н. А. Первое генетическое свидетельство гибридизации обыкновенного и южного ежей (*Erinaceus europaicus* и *E. Roumanicus*) в Подмосковье // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2009. – №. 6. – С. 760–765.

- 8) Большаков В. А. Связь глобальных колебаний климата в плейстоцене с вариациями орбитальных параметров Земли // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 2014. – Т.22. – №. 5. – С. 97–97.
- 9) Боркин Л. Я., Литвинчук С. Н. Гибридизация, видообразование и систематика животных // Труды Зоологического института РАН. – 2013. – Т.317. – №. S2. – С. 83.
- 10) Газиев А. И., Шайхаев Г. О. Повреждение митохондриального генома и пути его сохранения // Генетика. – 2008. – Т. 44. – №. 4. – С. 437–455.
- 11) Гребельный С. Д. Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры. – 2008.
- 12) Ермаков, О. А., Титов, С. В., Сурин, В. Л., Формозов, Н. А. Ермаков О. А. и др. Молекулярно–генетический анализ материнских и отцовских линий при гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2006. – Т. 111. – №. 5. – С. 30–35.
- 13) Ермаков О. А., Сурин В. Л., Титов С. В., Зборовский С. С., Формозов, Н. А. Поиск видоспецифических маркеров в Y–хромосоме и их использование при изучении гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) // Генетика. – 2006. – Т. 42. – №. 4. – С. 538–548.
- 14) Ивлев Ю. Ф., Лавренченко Л. А. Снижение теплоизоляции при адаптации к высокогорью у чернокоготной жестковолосой мыши (*Iophuromys melanonyx*, petter) // Доклады Академии наук. – Федеральное государственное бюджетное учреждение» Российская академия наук», 2016. – Т.466. – №. 6. – С. 738–738.
- 15) Лавренченко Л. А., Банникова А. А., Лебедев В. С. Эндемичные землеройки-белозубки (*Crocidura*) Эфиопии: недавняя адаптивная радиация древней группы // Доклады Академии наук. – Федеральное государственное бюджетное учреждение" Российская академия наук", 2009. – Т. 424. – №. 5. – С. 705-708.

16) 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.

17) Лавренченко Л. А. Тестирование альтернативных гипотез видообразования на примере наземных позвоночных горных тропиков // Известия Российской академии наук. Серия биологическая. – 2011. – №. 6. – С. 645–652.

18) Лавренченко Л. А. Гибридогенное видообразование у млекопитающих: иллюзия или реальность? // Журнал общей биологии. – 2013. – Т. 74. – №. 4. – С. 253–267.

19) Майр Э. Зоологический вид и эволюция // М.: Мир. – 1968. – с. 597.

20) Орлов В. Н., Балакирев А. Е., Борисов Ю. М. Филогенетические связи кавказской бурозубки *Sorex satunini* Ogn. (Mammalia) в надвиде *Sorex araneus* по данным кариологического анализа и секвенирования гена *cyt b* мтДНК // Генетика. – 2011. – Т. 47. – №. 6. – С. 805–813.

21) Подгорная О. И., Галактионов Н. К. Мобильные элементы как потенциальные векторы горизонтального переноса генетической информации в системах паразит-хозяин // Труды зоологического института РАН. – 2009. – Т.313. – №. 3. – С. 283-296.

22) 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 бюджетное учреждение " Российская академия наук". - 2007. – Т. 417. – №. 1. – С. 139-142.

23) Саенко Ю. В., Столбовска О. В., Семенова М. А., Викторов Д. А., Мاستиленко А. В., Остаточников В. А., Белогубов П. В. Нарушение митохондриального биогенеза является причиной развития радиационно-индуцированное оксидативного стресса в клетках линии K562 // Известия

Самарского научного центра Российской академии наук. – 2013. – Т. 15. – №. 4-3. – С. 761-768.

24) Тодоров И. Н., Тодоров Г. И. Мультифакторная природа высокой частоты мутаций мтДНК соматических клеток млекопитающих // Биохимия. – 2009. – Т. 74. – №. 9. – С. 1184-1194.

25) Abbate E., Bruni P., Sagri M. Geology of Ethiopia: a review and geomorphological perspectives // Landscapes and landforms of Ethiopia. – 2015. – P. 33-64.

26) Abera L., Getahun A., Lemma B. Changes in Fish Diversity and Fisheries in Ziway-Shala Basin: The Case of Lake Ziway, Ethiopia // Journal of Fisheries & Livestock Production. – 2018. – Т. 6. – С. 263.

27) Abi-Rached L., Jobin M. J., Kulkarni S., McWhinnie A., Dalva K., Gragert L., Parham, P. The shaping of modern human immune systems by multiregional admixture with archaic humans // Science. – 2011. – Vol. 334. – №. 6052. – P. 89-94.

28) Ackermann R. R., Arnold M. L., Baiz M. D., Cahill J. A., Cortés-Ortiz L., Evans B. J., Zinner, D. Hybridization in human evolution: Insights from other organisms // Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews. – 2019. – Vol. 28. – №. 4. – P. 189-209.

29) Adavoudi R., Pilot M. Consequences of hybridization in mammals: A systematic review // Genes. – 2022. – Vol. 13. – №. 1. – P. 50.

30) Afonso E., Goydadin A.-C., Giraudoux P., Farny G. Investigating hybridization between the two sibling bat species *Myotis myotis* and *M. blythii* from guano in a natural mixed maternity colony // PLoS One. – 2017. – Vol. 12. – №. 2. – P. e0170534.

31) 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. – Vol. 128. – P. 98-111.

- 32) Altshuler D. L., Dudley R. Adaptations to life at high elevation: an introduction to the symposium // *Integrative and Comparative Biology*. – 2006. – Vol. 46. – №. 1. – P. 3-4.
- 33) Alves P. C., Melo-Ferreira J., Freitas H., Boursot P. The ubiquitous mountain hare mitochondria: multiple introgressive hybridization in hares, genus *Lepus* // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2008. – Vol. 363. – №. 1505. – P. 2831-2839.
- 34) Anderson E. Hybridization of the Habitat // *Evolution*. – 1948. – T.2. – №.1. – P. 1–9.
- 35) Anderson E. Introgressive hybridization // *Introgressive hybridization*. – 1949. – T.28. – P. 280–307.
- 36) Anderson E., Hubricht L. Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization // *American Journal of Botany*. – 1938. – T.25. – №.6. – P. 396–402.
- 37) Anderson E., Stebbins G. L. Hybridization as an evolutionary stimulus // *Evolution*. – 1954. – T 8. – №.4. – P. 378-388.
- 38) Andrews K. R., Good J. M., Miller M. R., Luikart G., Hohenlohe, P. A. Harnessing the power of RADseq for ecological and evolutionary genomics // *Nature Reviews Genetics*. – 2016. – Vol. 17. – №. 2. – P. 81-92.
- 39) Anisimova M., Bielawski J. P., Yang Z. Accuracy and power of the likelihood ratio test in detecting adaptive molecular evolution // *Molecular biology and evolution*. – 2001. – Vol. 18. – №. 8. – P. 1585-1592.
- 40) Arnold M. L. *Evolution through genetic exchange*. – Oxford University Press, 2006.
- 41) Arnold M. L. *Natural hybridization and evolution*. – Oxford University Press on Demand, 1997.
- 42) Arnold M. L. Transfer and origin of adaptations through natural hybridization: were Anderson and Stebbins, right? // *The Plant Cell*. – 2004. – Vol. 16. – №. 3. – P. 562-570.

- 43) Arnold M. L., Fogarty N. D. Reticulate evolution and marine organisms: the final frontier? // International journal of molecular sciences. – 2009. – Vol. 10. – №. 9. – P. 3836-3860.
- 44) Arnold M. L., Martin N. H. Adaptation by introgression // Journal of biology. – 2009. – Vol. 8. – №. 9. – P. 1-3.
- 45) Arnold M. L., Sapir Y., Martin N. H. Genetic exchange and the origin of adaptations: prokaryotes to primates // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2008. – Vol. 363. – №. 1505. – P. 2813-2820.
- 46) Arnold M. L., Sapir Y., Martin N. H. Genetic exchange and the origin of adaptations: prokaryotes to primates // Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2008. – Vol. 363. – №. 1505. – P. 2813-2820.
- 47) Asefa M., Cao M., He Y., Mekonnen E., Song X., Yang J. Ethiopian vegetation types, climate and topography // Plant Diversity. – 2020. – Vol. 42. – №. 4. – P. 302-311.
- 48) Asrat A., Demissie M., Mogessie A. Geoheritage conservation in Ethiopia: the case of the Simien Mountains // Quaestiones Geographicae. – 2012. – Vol. 31. – №. 1. – P. 7-23.
- 49) Avise J. C. Phylogeography: the history and formation of species. – Harvard university press, 2000.
- 50) Balloux F., Brunner H., Lugon-Moulin N., Hausser J., Goudet, J. Microsatellites can be misleading: an empirical and simulation study // Evolution. – 2000. – Vol. 54. – №. 4. – P. 1414-1422.
- 51) Bandelt H. J., Macaulay V., Richards M. Median networks: speedy construction and greedy reduction, one simulation, and two case studies from human mtDNA // Molecular phylogenetics and evolution. – 2000. – Vol. 16. – №. 1. – P. 8-28.
- 52) Banker S. E., Bonhomme F., Nachman M. W. Bidirectional Introgression between *Mus musculus domesticus* and *Mus spretus* // Genome Biology and Evolution. – 2022. – Vol. 14. – №. 1. – P. evab288.

- 53) Bannikova A. A., Zemlemerova E. D., Lebedev V. S., Lavrenchenko L. A. The phylogenetic relationships within the Eastern Afromontane clade of *Crocidura* based on mitochondrial and nuclear data // *Mammalian Biology*. – 2021. – P. 1-14.
- 54) Barlow A., Cahill J. A., Hartmann S., Theunert C., Xenikoudakis G., Fortes G. G., Hofreiter M. Partial genomic survival of cave bears in living brown bears // *Nature ecology & evolution*. – 2018. – Vol. 2. – №. 10. – P. 1563-1570.
- 55) Barton N. H., Hewitt G. M. Analysis of hybrid zones // *Annual review of Ecology and Systematics*. – 1985. – T. 16. – №. 1. – C. 113-148.
- 56) Bartakova V., Bryjova A., Nicolas V., Lavrenchenko L. A., Bryja, J. Mitogenomics of the endemic Ethiopian rats: looking for footprints of adaptive evolution in sky islands // *Mitochondrion*. – 2021. – Vol. 57. – P. 182-191.
- 57) Bayona-Vásquez N. J., Glenn T. C., Kieran T. J., Pierson T. W., Hoffberg S.L., Scott P. A., Faircloth B. C. Adapterama III: Quadruple-indexed, double/triple-enzyme RADseq libraries (2RAD/3RAD) // *PeerJ*. – 2019. – Vol. 7. – P. e7724.
- 58) Becker M., Gruenheit N., Steel M., Voelckel C., Deusch O., Heenan P. B., Lockhart P. J. Hybridization may facilitate in situ survival of endemic species through periods of climate change // *Nature Climate Change*. – 2013. – Vol. 3. – №. 12. – P. 1039-1043.
- 59) Belay G., Mori A. Intraspecific phylogeographic mitochondrial DNA (D-loop) variation of Gelada baboon, *Theropithecus gelada*, in Ethiopia // *Biochemical systematics and ecology*. – 2006. – Vol. 34. – №. 7. – P. 554-561.
- 60) Bell M. A., Lloyd G. T. strap: an R package for plotting phylogenies against stratigraphy and assessing their stratigraphic congruence. – 2015. – Vol. 58. – №. 2. – P. 379-389.
- 61) Beltrando G., Camberlin P. Interannual variability of rainfall in the Eastern Horn of Africa and indicators of atmospheric circulation // *International Journal of Climatology*. – 1993. – Vol. 13. – №. 5. – P. 533-546.
- 62) Billi P. Geomorphological landscapes of Ethiopia // *Landscapes and landforms of Ethiopia*. – 2015. – P. 3-32.

- 63) Bonini M. et al. Evolution of the Main Ethiopian Rift in the frame of Afar and Kenya rifts propagation // *Tectonics*. – 2005. – Vol. 24. – №. 1.
- 64) Bonnefille R. Evidence for a cooler and drier climate in the Ethiopian uplands towards 2.5 Myr ago // *Nature*. – 1983. – Vol. 303. – №. 5917. – P. 487-491.
- 65) Bonnefille R., Melis R. T., Mussi M. Variability in the mountain environment at Melka Kunture archaeological site, Ethiopia, during the Early Pleistocene (~ 1.7 Ma) and the Mid-Pleistocene transition (0.9–0.6 Ma) // *The Emergence of the Acheulean in East Africa and Beyond: Contributions in Honor of Jean Chavaillon*. – 2018. – P. 93-114.
- 66) Boratyński Z., Melo-Ferreira J., Alves P. C., Berto S., Koskela E., Pentikäinen, O. T., Mappes, T. Molecular and ecological signs of mitochondrial adaptation: consequences for introgression? // *Heredity*. – 2014. – Vol. 113. – №. 4. – P. 277-286.
- 67) Bouckaert R. R. DensiTree: making sense of sets of phylogenetic trees // *Bioinformatics*. – 2010. – Vol. 26. – №. 10. – P. 1372-1373.
- 68) Bowen D. Q. Correlation of Quaternary glaciations in the Northern Hemisphere // *Quaternary Science Reviews*. – 1986. – Vol. 5. – P. 509-510.
- 69) Bowie R. C. K., Monahan W. B., Fjeldså J. Climate Cycles, Habitat Stability, and Lineage Diversification in an African Biodiversity Hotspot // *Diversity*. – 2023. – Vol. 15. – №. 3. – P. 394.
- 70) Bowie R. C., Fjeldså J., Hackett S. J., Crowe T. M. Molecular evolution in space and through time: mtDNA phylogeography of the Olive Sunbird (*Nectarinia olivacea/obscura*) throughout continental Africa // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2004. – Vol. 33. – №. 1. – P. 56-74.
- 71) Bradley R. D., Baker R. J. A test of the genetic species concept: cytochrome-b sequences and mammals // *Journal of mammalogy*. – 2001. – Vol. 82. – №. 4. – P. 960-973.

- 72) Braginetz O. P., Minakawa N., Mbogo C. M., Yan, G. Population genetic structure of the African malaria mosquito *Anopheles funestus* in Kenya // The American journal of tropical medicine and hygiene. – 2003. – Vol. 69. – №. 3. – P. 303-308.
- 73) Brekke T. D., Good J. M. Parent-of-origin growth effects and the evolution of hybrid inviability in dwarf hamsters // Evolution. – 2014. – Vol. 68. – №. 11. – P. 3134-3148.
- 74) Brennan, A. C., Woodward, G., Seehausen, O., Muñoz-Fuentes, V., Moritz, C., Guelmami, A., ... & Edelaar, P. Hybridization due to changing species distributions: adding problems or solutions to conservation of biodiversity during global change? // Evolutionary Ecology Research. – 2015. – Vol. 16. – №. 6. – P. 475-491.
- 75) Bromham L. Causes of variation in the rate of molecular evolution // The Molecular Evolutionary Clock: Theory and Practice. – 2020. – P. 45-64.
- 76) Browning S. R., Browning B. L., Zhou Y., Tucci S., Akey J. M. Analysis of human sequence data reveals two pulses of archaic Denisovan admixture // Cell. – 2018. – Vol. 173. – №. 1. – P. 53-61.
- 77) 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. – Vol. 118. – P. 75-87.
- 78) Bryja J., Colangelo P., Lavrenchenko L. A., Meheretu Y., Šumbera R., Bryjová A., Castiglia, R. Diversity and evolution of African grass rats (Muridae: Arvicanthis) – from radiation in East Africa to repeated colonization of northwestern and southeastern savannas // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. – 2019a. – Vol. 57. – №. 4. – P. 970-988.
- 79) Bryja J., Meheretu Y., Šumbera R., Lavrenchenko L. A. Annotated checklist, taxonomy and distribution of rodents in Ethiopia // Folia zoologica. – 2019b. – Vol. 68. – №. 3. – P. 117-213.

- 80) Burbano H. A., Hodges E., Green R. E., Briggs A. W., Krause J., Meyer M., Pääbo S. Targeted investigation of the Neandertal genome by array-based sequence capture // *science*. – 2010. – Vol. 328. – №. 5979. – P. 723-725.
- 81) Burland T. G. DNASTAR's Lasergene sequence analysis software // *Bioinformatics methods and protocols*. – 1999. – P. 71-91.
- 82) Bushman F. Lateral DNA transfer. – Cold Spring Harbor Laboratory Press, 2002.
- 83) Cai M., Liu J., WU L., Sun B. Effects of acute and chronic hypoxia on rat brain mitochondrial translation activity // *Chinese Journal of Pathophysiology*. – 1999.
- 84) Cairns K. M., Crowther M. S., Parker H. G., Ostrander E. A., Letnic M. Genome-wide variant analyses reveal new patterns of admixture and population structure in Australian dingoes // *Molecular Ecology*. – 2023.
- 85) Cahill J. A., Stirling I., Kistler L., Salamzade R., Ersmark E., Fulton T. L., Shapiro B. Genomic evidence of geographically widespread effect of gene flow from polar bears into brown bears // *Molecular ecology*. – 2015. – Vol. 24. – №. 6. – P. 1205-1217.
- 86) Cathey J. C. Bickham, J. w. & Patton, JC (1998). Introgressive hybridization and nonconcordant evolutionary history of maternal and paternal lineages in north American deer // *Evolution*. – Vol. 52. – №. 4. – P. 1224-1229.
- 87) Cerling T. E., Harris J. M., MacFadden B. J., Leakey M. G., Quade J., Eisenmann V., Ehleringer J. R. Global vegetation change through the Miocene/Pliocene boundary // *Nature*. – 1997. – Vol. 389. – №. 6647. – P. 153-158.
- 88) Chan K. O., Hutter C. R., Wood Jr P. L., Grismer L. L., Das, I., Brown R. M. Gene flow creates a mirage of cryptic species in a Southeast Asian spotted stream frog complex // *Molecular Ecology*. – 2020. – Vol. 29. – №. 20. – P. 3970-3987.
- 89) Chang S. W., Oshid, T., Endo H., Nguyen S. T., Dang C. N., Nguyen D. X., Lin L. K. Ancient hybridization and underestimated species diversity in Asian striped squirrels (genus *Tamiops*): inference from paternal, maternal and biparental markers // *Journal of Zoology*. – 2011. – Vol. 285. – №. 2. – P. 128-138.

- 90) Chaturvedi N., Shanker S., Singh V. K., Sinha D., Pandey P. N. Hidden markov model for the prediction of transmembrane proteins using MATLAB // *Bioinformation.* – 2011. – Vol. 7. – №. 8. – P. 418.
- 91) Chavez A. S., Saltzberg C. J., Kenagy G. J. Genetic and phenotypic variation across a hybrid zone between ecologically divergent tree squirrels (*Tamiasciurus*) // *Molecular Ecology.* – 2011. – Vol. 20. – №. 16. – P. 3350-3366.
- 92) Chevassus B. Hybridization in salmonids: results and perspectives // *Aquaculture.* – 1979. – Vol. 17. – №. 2. – P. 113-128.
- 93) Chinnery P. F., Hudson G. Mitochondrial genetics // *British medical bulletin.* – 2013. – Vol. 106. – №. 1. – P. 135-159.
- 94) Choleva L., Musilova Z., Kohoutova-Sediva A., Paces J., Rab P., Janko K. Distinguishing between incomplete lineage sorting and genomic introgressions: complete fixation of allospecific mitochondrial DNA in a sexually reproducing fish (*Cobitis*; Teleostei), despite clonal reproduction of hybrids // *PLoS One.* – 2014. – Vol. 9. – №. 6. – P. e80641.
- 95) Chorowicz J. The east African rift system // *Journal of African Earth Sciences.* – 2005. – Vol. 43. – №. 1-3. – P. 379-410.
- 96) Colangelo P., Verheyen E., Leirs H., Tataru C., Denys C., Dobigny G., Lecompte, E. A mitochondrial phylogeographic scenario for the most widespread African rodent, *Mastomys natalensis* // *Biological Journal of the Linnean Society.* – 2013. – Vol. 108. – №. 4. – P. 901-916.
- 97) Colbourne J. K., Wilson C. C., Hebert P. D. N. The systematics of Australian *Daphnia* and *Daphniopsis* (Crustacea: Cladocera): a shared phylogenetic history transformed by habitat-specific rates of evolution // *Biological Journal of the Linnean Society.* – 2006. – Vol. 89. – №. 3. – P. 469-488.
- 98) Colella J. P., Wilson R. E., Talbot S.L., Cook, J. A. Implications of introgression for wildlife translocations: the case of North American martens // *Conservation Genetics.* – 2019. – Vol. 20. – №. 2. – P. 153-166.

- 99) Couvreur T. L., Dauby G., Blach-Overgaard A., Deblauwe V., Dessein S., Droissart V., Sepulchre P. Tectonics, climate and the diversification of the tropical African terrestrial flora and fauna // *Biological Reviews*. – 2021. – Vol. 96. – №. 1. – P. 16-51.
- 100) Coyne J. A., Orr H. A. " Patterns of speciation in *Drosophila*" revisited // *Evolution*. – 1997. – P. 295-303.
- 101) Coyne J. A., Orr H. A. *Speciation* Sinauer Associates // Sunderland, MA. – 2004. – Vol. 276. – P. 281.
- 102) Cronin M. A., MacNeil M. D. Genetic relationships of extant brown bears (*Ursus arctos*) and polar bears (*Ursus maritimus*) // *Journal of Heredity*. – 2012. – Vol. 103. – №. 6. – P 873-881.
- 103) Crosby A. W. The Columbian exchange: biological and cultural consequences of 1492. – *The New World History*, 2019. – Vol. 2. – C. 427–434.
- 104) Currat M., Excoffier L. Modern humans did not admix with Neanderthals during their range expansion into Europe // *PLoS biology*. – 2004. – T. 2. – №. 12. – C. e421.
- 105) Currat M., Ruedi M., Petit R. J., Excoffier L. The hidden side of invasions: massive introgression by local genes // *Evolution*. – 2008. – Vol. 62. – №. 8. – P. 1908-1920.
- 106) Da 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. – Vol. 9. – P. 1-22.
- 107) Dannemann M., Prüfer K., Kelso J. Functional implications of Neandertal introgression in modern humans // *Genome biology*. – 2017. – Vol. 18. – №. 1. – P. 1-11.
- 108) Daniel M., Kalvoda J. The expansion and migration of small mammals in the Makalu Barun region induced by changes of the Himalayan environment during the Quaternary // *AUC GEOGRAPHICA*. – 2022. – T. 57. – №. 2. – C. 158-180.
- 109) Darwin C. *On the origin of species*, 1859. – Routledge, 2004.

- 110) Davies P. A., Gray G. Long-range PCR // PCR Mutation Detection Protocols. – 2002. – P. 51-55.
- 111) Dedukh D., Altmanová, M. Klíma, J., Kratochvíl L. Premeiotic endoreplication is essential for obligate parthenogenesis in geckos // Development. – 2022. – Vol. 149. – №. 7. – P. dev200345.
- 112) Degnan J. H. Modeling hybridization under the network multispecies coalescent // Systematic biology. – 2018. – Vol. 67. – №. 5. – P. 786-799.
- 113) Degnan J. H., Rosenberg N. A. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent // Trends in ecology & evolution. – 2009. – Vol. 24. – №. 6. – P. 332-340.
- 114) deMenocal, P. B. African climate change and faunal evolution during the Pliocene–Pleistocene // Earth and Planetary Science Letters. – 2004. – Vol. 220. – №. 1-2. – P. 3-24.
- 115) Després L. One, two or more species? Mitonuclear discordance and species delimitation. – 2019. – Vol. 28. – №. 17. – P. 3845–3847.
- 116) Detwiler K. M. Mitochondrial DNA analyses of *Cercopithecus* monkeys reveal a localized hybrid origin for *C. mitis doggetti* in Gombe National Park, Tanzania // International Journal of Primatology. – 2018. – Vol. 40. – P. 28-52.
- 117) Dianat M., Voet I., Ortiz D., de Bellocq J. G., Cuypers L. N., Kryštufek B., Konečný, A. Cryptic diversity of *Crocidura* shrews in the savannahs of Eastern and Southern Africa // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2023. – Vol. 180. – P. 107708.
- 118) Díaz R., Vargas-Lagunas C., Villalobos M. A., Peralta H., Mora Y., Encarnación S., Mora, J. *argC* orthologs from Rhizobiales show diverse profiles of transcriptional efficiency and functionality in *Sinorhizobium meliloti* // Journal of bacteriology. – 2011. – Vol. 193. – №. 2. – P. 460-472.
- 119) Dingle C., Lovette I. J., Canaday C., Smith T. B. Elevational zonation and the phylogenetic relationships of the Henicorhina wood-wrens // The Auk. – 2006. – Vol. 123. – №. 1. – P. 119-134.

120) Dolgova O., Lao O. Evolutionary and medical consequences of archaic introgression into modern human genomes // *Genes*. – 2018. – Vol. 9. – №. 7. – P. 358.

121) Doolittle W. F. Phylogenetic classification and the universal tree // *Science*. – 1999. – Vol. 284. – №. 5423. – P. 2124-2128.

122) Dosek A., Ohno H., Acs Z., Taylor A. W., Radak Z. High altitude and oxidative stress // *Respiratory physiology & neurobiology*. – 2007. – Vol. 158. – №. 2-3. – P. 128-131.

123) Dowle E. J., Morgan-Richards M., Trewick S. A. Molecular evolution and the latitudinal biodiversity gradient // *Heredity*. – 2013. – Vol. 110. – №. 6. – P. 501-510.

124) Dowling T. E., Secor C. L. The role of hybridization and introgression in the diversification of animals // *Annual review of Ecology and Systematics*. – 1997. – Vol. 28. – №. 1. – P. 593-619.

125) Draper D., Laguna E., Marques I. Demystifying negative connotations of hybridization for less biased conservation policies // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2021. – P. 268.

126) Drummond A. J., Bouckaert R. R. Bayesian evolutionary analysis with BEAST. – Cambridge University Press, 2015.

127) Drummond A. J., Suchard M. A., Xie D., Rambaut A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7 // *Molecular biology and evolution*. – 2012. – Vol. 29. – №. 8. – P. 1969-1973.

128) Drygala F., Rode-Margono J., Semiadi G., Frantz A. C. Evidence of hybridisation between the common Indonesian banded pig (*Sus scrofa vittatus*) and the endangered Java warty pig (*Sus verrucosus*) // *Conservation Genetics*. – 2020. – Vol. 21. – P. 1073-1078.

129) Durand E. Y., Patterson N., Reich D., Slatkin M. Eaton D. A. R., Overcast I. ipyrad: Interactive assembly and analysis of RADseq datasets // *Bioinformatics*. – 2020. – Vol. 36. – №. 8. – P. 2592-2594.

130) Ebinger C. J., Sleep N. H. Cenozoic magmatism throughout east Africa resulting from impact of a single plume // *Nature*. – 1998. – Vol. 395. – №. 6704. – P. 788-791.

131) Ebinger C. J., Yemane T., Harding D. J., Tesfaye S., Kelley S., Rex D. C. Rift deflection, migration, and propagation: Linkage of the Ethiopian and Eastern rifts, Africa // *Geological Society of America Bulletin*. – 2000. – Vol. 112. – №. 2. – P. 163-176.

132) Edelman N. B., Mallet J. Prevalence and adaptive impact of introgression // *Annual Review of Genetics*. – 2021. – Vol. 55. – P. 265-283.

133) Edwards C. J., Suchard M. A., Lemey P., Welch J. J., Barnes I., Fulton T. L., Shapiro B. Ancient hybridization and an Irish origin for the modern polar bear matriline // *Current biology*. – 2011. – Vol. 21. – №. 15. – P. 1251-1258.

134) Ejigu D., Bekele A., Powell L. Walia ibex have increased in number and shifted their habitat range within Simien Mountains National Park, Ethiopia // *Journal of Mountain Ecology*. – 2017. – Vol. 10. – P. 27-44.

135) Embley T. M., Martin W. Eukaryotic evolution, changes and challenges // *Nature*. – 2006. – Vol. 440. – №. 7084. – P. 623-630.

136) Engel N. Genomic imprinting in mammals—memories of generations past // *Epigenetic Gene Expression and Regulation*. – Academic Press, 2015. – P. 43-61.

137) Escalante M. A., Marková S., Searle J. B., Kotlík P. Genic distribution modelling predicts adaptation of the bank vole to climate change // *Communications Biology*. – 2022. – Vol. 5. – №. 1. – P. 981.

138) Eva S. N., Yamazaki Y. Hybridization between native and introduced individuals of sika deer in the central part of Toyama Prefecture // *Mammal study*. – 2018. – Vol. 43. – №. 4. – P. 269-274.

139) 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. – Vol. 20. – №. 20. – P. 4216-4230.

140) Ferreira M. S., Jones M. R., Callahan C. M., Farelo L., Tolesa Z., Suchentrunk F., Melo-Ferreira J. The legacy of recurrent introgression during the radiation of hares // *Systematic biology*. – 2021. – Vol. 70. – №. 3. – P. 593-607.

141) Feschotte C., Pritham E. J. DNA transposons and the evolution of eukaryotic genomes // *Annu. Rev. Genet.* – 2007. – Vol. 41. – P. 331-368.

142) Fjeldsa J., Johansson U. S., Lokugalappatti L. S., Bowie, R. C. Diversification of African greenbul in space and time: linking ecological and historical processes // *Journal of Ornithology*. – 2007. – Vol. 148. – P. 359-367.

143) Fjeldsa J., Rahbek C. Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America // *Integrative and comparative biology*. – 2006. – Vol. 46. – №. 1. – P. 72-81.

144) Fjeldsaa J., Lovett J. C. Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres // *Biodiversity & Conservation*. – 1997. – Vol. 6. – P. 325-346.

145) Fontaine M. C., Pease J. B., Steele A., Waterhouse R. M., Neafsey D. E., Sharakhov I. V., Besansky N. J. Extensive introgression in a malaria vector species complex revealed by phylogenomics // *Science*. – 2015. – Vol. 347. – №. 6217. – P. 1258524.

146) Freilich X., Anadón J. D., Bukala J., Calderon O., Chakraborty R., Boissinot S. Comparative Phylogeography of Ethiopian anurans: impact of the Great Rift Valley and Pleistocene climate change // *BMC evolutionary biology*. – 2016. – Vol. 16. – №. 1. – P. 1-19.

147) Freilich X., Tollis M., Boissinot S. Hiding in the highlands: evolution of a frog species complex of the genus *Ptychadena* in the Ethiopian highlands // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2014. – Vol. 71. – P. 157-169.

148) Frichot E., François O. LEA: An R package for landscape and ecological association studies // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2015. – Vol. 6. – №. 8. – P. 925-929.

- 149) Frichot E., Mathieu F., Trouillon T., Bouchard G., François O. Fast and efficient estimation of individual ancestry coefficients // *Genetics*. – 2014. – Vol. 196. – №. 4. – P. 973-983.
- 150) Fu Q., Li H., Moorjani P., Jay F., Slepchenko S. M., Bondarev A. A., Pääbo S. Genome sequence of a 45,000-year-old modern human from western Siberia // *Nature*. – 2014. – Vol. 514. – №. 7523. – P. 445-449.
- 151) Futuyma D. J. *Evolution* (2d edition). – Sinauer Associates, 2009.
- 152) Futuyma D. J., Shapiro L. H. Hybrid Zones and the Evolutionary Process // *Evolution*. – 1995. – Vol. 49. – №. 1. – P. 222.
- 153) Gabryś J., Kij B., Kochan J., Bugno-Poniewierska M. Interspecific hybrids of animals-in nature, breeding and science—a review // *Annals of Animal Science*. – 2021. – Vol. 21. – №. 2. – P. 403-415.
- 154) Garroway C. J., Bowman J., Cascaden T. J., Holloway G. L., Mahan C. G., Malcolm J. R., Wilson P. J. Climate change induced hybridization in flying squirrels // *Global Change Biology*. – 2010. – Vol. 16. – №. 1. – P. 113-121.
- 155) Ge D., Wen Z., Feijó A., Lisovsky A., Zhang W., Cheng J., Yang, Q. Genomic Consequences of and Demographic Response to Pervasive Hybridization Over Time in Climate-Sensitive Pikas // *Molecular Biology and Evolution*. – 2023. – Vol. 40. – №. 1. – P. msac274.
- 156) Gehrke B., Linder H. P. Species richness, endemism and species composition in the tropical Afroalpine flora // *Alpine Botany*. – 2014. – Vol. 124. – P. 165-177.
- 157) Geraldès A., Carneiro M., Villafuerte R., Nachman M. W., Ferrand N. Reduced introgression of the Y chromosome between subspecies of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Iberian Peninsula // *Molecular Ecology*. – 2008. – Vol. 17. – №. 20. – P. 4489-4499.
- 158) Gershoni M., Templeton A. R., Mishmar D. Mitochondrial bioenergetics as a major motive force of speciation // *Bioessays*. – 2009. – Vol. 31. – №. 6. – P. 642-650.

- 159) Gilman R. T., Behm J. E. Hybridization, species collapse, and species reemergence after disturbance to premating mechanisms of reproductive isolation // *Evolution*. – 2011. – Vol. 65. – №. 9. – P. 2592-2605.
- 160) Glenn T. C., Nilsen R. A., Kieran T. J., Sanders J. G., Bayona-Vásquez N. J., Finger J. W., Faircloth B. C. Adapterama I: universal stubs and primers for 384 unique dual-indexed or 147,456 combinatorially-indexed Illumina libraries (iTru & iNext) // *PeerJ*. – 2019. – Vol. 7. – P. e7755.
- 161) Godwin J. L., Lumley A. J., Michalczyk Ł., Martin O. Y., Gage M. J. Mating patterns influence vulnerability to the extinction vortex // *Global Change Biology*. – 2020. – Vol. 26. – №. 8. – P. 4226-4239.
- 162) Gogarten J. P., Doolittle W. F., Lawrence J. G. Prokaryotic evolution in light of gene transfer // *Molecular biology and evolution*. – 2002. – Vol. 19. – №. 12. – P. 2226-2238.
- 163) Gompert Z. Population genomics as a new tool for wildlife management // *Molecular Ecology*. – 2012. – Vol. 21. – №. 7. – P. 1542-1544.
- 164) Gondore T. U., Hunduma T. Assessment of Forest Covers Change in the Central Highlands of Ethiopia: The Case of Walmara District: Central Oromia (1985-2017) // *Journal of Global Agriculture and Ecology*. – 2023. – P. 1-11.
- 165) González G., Celedón G., Escobar M., Sotomayor C., Ferrer V., Benítez D., Behn C. Red cell membrane lipid changes at 3500 m and on return to sea level // *High altitude medicine & biology*. – 2005. – Vol. 6. – №. 4. – P. 320-326.
- 166) Good J. M., Vanderpool D., Keeble S., Bi K. Negligible nuclear introgression despite complete mitochondrial capture between two species of chipmunks // *Evolution*. – 2015. – Vol. 69. – №. 8. – P. 1961-1972.
- 167) Gottelli D., Marino J., 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. – Vol. 13. – №. 8. – P. 2275-2286.
- 168) Grab S. Glacial and periglacial phenomena in Ethiopia: a review // *Permafrost and periglacial processes*. – 2002. – Vol. 13. – №. 1. – P. 71-76.

- 169) Graham C. H., Ron S. R., Santos J. C., Schneider C. J., Moritz C. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanisms in dendrobatid frogs // *Evolution*. – 2004. – Vol. 58. – №. 8. – P. 1781-1793.
- 170) Grant P. R., Grant B. R. Hybridization of bird species // *Science*. – 1992. – Vol. 256. – №. 5054. – P. 193-197.
- 171) Green R. E., Krause J., Briggs A. W. A draft sequence of the Neandertal genome. *Science* // *Science*. – 2010. – Vol. 328. – №. 5979. – P. 710-722.
- 172) Griffith F. The significance of pneumococcal types // *Epidemiology & Infection*. – 1928. – Vol. 27. – №. 2. – P. 113-159.
- 173) Gyllensten U., Wharton D., Josefsson A., Wilson A. C. Paternal inheritance of mitochondrial DNA in mice // *Nature*. – 1991. – Vol. 352. – №. 6332. – P. 255-257.
- 174) Haldane J. B. S. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals // *Journal of genetics*. – 1922. – Vol. 12. – P. 101-109.
- 175) Hall T. A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT // *Nucleic acids symposium series*. – [London]: Information Retrieval Ltd., c1979-c2000., 1999. – Vol. 41. – №. 41. – P. 95-98.
- 176) Harrison R. G. Hybrid zones: windows on evolutionary process // *Oxford surveys in evolutionary biology*. – 1990. – Vol. 7. – P. 69-128.
- 177) Harvati K., Ackermann R. R. Hybridization in the Late Pleistocene: Merging morphological and genetic evidence // *bioRxiv*. – 2022. – P. 2022.04.20.488874.
- 178) Hasselgren M., Angerbjörn A., Eide N. E., Erlandsson R., Flagstad Ø., Landa A., Norén K. Genetic rescue in an inbred Arctic fox (*Vulpes lagopus*) population // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2018. – Vol. 285. – №. 1875. – P. 20172814.

179) Hasselgren M., Norén K. Inbreeding in natural mammal populations: historical perspectives and future challenges // *Mammal Review*. – 2019. – Vol. 49. – №. 4. – P. 369-383.

180) Hedrick P. W. Adaptive introgression in animals: examples and comparison to new mutation and standing variation as sources of adaptive variation // *Molecular ecology*. – 2013. – Vol. 22. – №. 18. – P. 4606-4618.

181) Hedrick P. W., Garcia-Dorado A. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue // *Trends in ecology & evolution*. – 2016. – Vol. 31. – №. 12. – P. 940-952.

182) Heinemann J. A., Sprague Jr G. F. Bacterial conjugative plasmids mobilize DNA transfer between bacteria and yeast // *Nature*. – 1989. – Vol. 340. – №. 6230. – P. 205-209.

183) Heiser C. B. Introgression re-examined // *The Botanical Review*. – 1973. – Vol. 39. – P. 347-366.

184) Hemp C., Kehl S., Schultz O., Waegele J. W., Hemp A. Climatic fluctuations and orogenesis as motors for speciation in East Africa: case study on *Parepistaurus karsch*, 1896 (Orthoptera) // *Systematic Entomology*. – 2015. – Vol. 40. – №. 1. – P. 17-34.

185) Hendrickx H., Jacob M., Frankl A., Guyassa E., Nyssen, J. Quaternary glacial and periglacial processes in the Ethiopian Highlands in relation to the current afro-alpine vegetation // *Zeitschrift Für Geomorphologie*. – 2015. – Vol. 58. – №. 1. – P. 37-57.

186) Herndl G. J., Bayer B., Baltar F., Reinthaler T. Prokaryotic life in the deep ocean's water column // *Annual Review of Marine Science*. – 2023. – Vol. 15. – P. 461-483.

187) Hewitt G. M. Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*. – 2004. – Vol. 359. – №. 1442. – P. 183-195.

- 188) Hider J. L., Gittelman R. M., Shah T., Edwards M., Rosenbloom A., Akey J. M., Parra E. J. Exploring signatures of positive selection in pigmentation candidate genes in populations of East Asian ancestry // *BMC evolutionary biology*. – 2013. – Vol. 13. – №. 1. – P. 1-10.
- 189) Hilario E., Gogarten J. P. Horizontal transfer of ATPase genes—the tree of life becomes a net of life // *Biosystems*. – 1993. – Vol. 31. – №. 2-3. – P. 111-119.
- 190) Hill G. E. *Mitonuclear ecology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. – 2019.
- 191) Hillman J. C. The Bale mountains national park area, Southeast Ethiopia, and its management // *Mountain Research and Development*. – 1988. – P. 253-258.
- 192) Hoffmann A. A., Sgrò C. M. Climate change and evolutionary adaptation // *Nature*. – 2011. – Vol. 470. – №. 7335. – P. 479-485.
- 193) Hogg J. T., Forbes S. H., Steele B. M., Luikart G. Genetic rescue of an insular population of large mammals // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2006. – Vol. 273. – №. 1593. – P. 1491-1499.
- 194) Holder M. T., Anderson J. A., Holloway A. K. Difficulties in detecting hybridization // *Systematic Biology*. – 2001. – Vol. 50. – №. 6. – P. 978-982.
- 195) Horta P., Raposeira H., Vaz A. S., António J., Juste J., Razgour O., Rebelo H. What about Adaptive Introgression? The Genomic Revolution Is Shaping Scientific and Public Perception. – 2021.
- 196) Hotopp J. C. D. Horizontal gene transfer between bacteria and animals // *Trends in genetics*. – 2011. – Vol. 27. – №. 4. – P. 157-163.
- 197) Hotopp J. C. D., Clark M. E., Oliveira D. C., Foster J. M., Fischer P., Torres M. C. M., Werren J. H. Widespread lateral gene transfer from intracellular bacteria to multicellular eukaryotes // *Science*. – 2007. – Vol. 317. – №. 5845. – P. 1753-1756.
- 198) Hudson R. R., Turelli M. Stochasticity overrules the “three-times rule”: genetic drift, genetic draft, and coalescence times for nuclear loci versus mitochondrial DNA // *Evolution*. – 2003. – Vol. 57. – №. 1. – P. 182-190.

199) Huerta-Sánchez E., Jin X., Bianba Z., Peter B. M., Vinckenbosch N., Liang Y Nielsen, R. Altitude adaptation in Tibetans caused by introgression of Denisovan-like DNA // *Nature*. – 2014. – Vol. 512. – №. 7513. – P. 194-197.

200) Husnik F., McCutcheon J. P. Functional horizontal gene transfer from bacteria to eukaryotes // *Nature Reviews Microbiology*. – 2017. – Vol. 16. – №. 2. – P. 67-79.

201) Hutchison C. A., Newbold J. E., Potter S. S., Edgell M. H. Maternal inheritance of mammalian mitochondrial DNA // *Nature*. – 1974. – Vol. 251. – №. 5475. – P. 536-538.

202) Iacolina L., Corlatti L., Buzan E., Safner T., Šprem, N. Hybridisation in European ungulates: an overview of the current status, causes, and consequences // *Mammal Review*. – 2019. – Vol. 49. – №. 1. – P. 45-59.

203) Ib, F., Sebsebe, D., & Breugel, P. V. Atlas of the potential vegetation of Ethiopia // *Atlas of the potential vegetation of Ethiopia*. – 2010.

204) Iwabe N., Kuma K. I., Hasegawa M., Osawa S., Miyata T. Evolutionary relationship of archaeobacteria, eubacteria, and eukaryotes inferred from phylogenetic trees of duplicated genes // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 1989. – Vol. 86. – №. 23. – P. 9355-9359.

205) James A. M., Murphy M. P. How mitochondrial damage affects cell function // *Journal of biomedical science*. – 2002. – Vol. 9. – P. 475-487.

206) Jaarola M., Tegelström H., Fredga K. A contact zone with noncoincident clines for sex-specific markers in the field vole (*Microtus agrestis*) // *Evolution*. – 1997. – Vol. 51. – №. 1. – P. 241-249.

207) Janzen D. H. Why mountain passes are higher in the tropics // *The American Naturalist*. – 1967. – Vol. 101. – №. 919. – P. 233-249.

208) Jiang H., Lei R., Ding S. W., Zhu S. Skewer: a fast and accurate adapter trimmer for next-generation sequencing paired-end reads // *BMC bioinformatics*. – 2014. – Vol.15. – P. 1-12.

- 209) Jin J. J., Yu W. B., Yang J. B., Song Y., DePamphilis C. W., Yi T. S., Li D. Z. GetOrganelle: a fast and versatile toolkit for accurate de novo assembly of organelle genomes // *Genome biology*. – 2020. – Vol. 21. – P. 1-31
- 210) Joanny P., Steinberg J., Robach P., Richalet J. P., Gortan C., Gardette B., Jammes Y. Operation Everest III (Comex'97): the effect of simulated severe hypobaric hypoxia on lipid peroxidation and antioxidant defence systems in human blood at rest and after maximal exercise // *Resuscitation*. – 2001. – Vol. 49. – №. 3. – P. 307-314.
- 211) Johnson W. E., Onorato D. P., Roelke M. E., Land E. D., Cunningham M., Belden R. C., O'Brien S. J. Genetic restoration of the Florida panther // *Science*. – 2010. – Vol. 329. – №. 5999. – P. 1641-1645.
- 212) Jones G. Algorithmic improvements to species delimitation and phylogeny estimation under the multispecies coalescent // *Journal of mathematical biology*. – 2017. – Vol. 74. – P. 447-467.
- 213) Jones G., Aydin Z., Oxelman B. DISSECT: an assignment-free Bayesian discovery method for species delimitation under the multispecies coalescent // *Bioinformatics*. – 2015. – Vol. 31. – №. 7. – P. 991-998.
- 214) Joordens J. C., Feibel C. S., Vonhof H. B., Schulp A. S., Kroon D. Relevance of the eastern African coastal forest for early hominin biogeography // *Journal of Human Evolution*. – 2019. – Vol. 131. – P. 176-202.
- 215) Justyn N. M., Callaghan C. T., Hill G. E. Birds rarely hybridize: A citizen science approach to estimating rates of hybridization in the wild // *Evolution*. – 2020. – Vol. 74. – №. 6. – P. 1216-1223.
- 216) Kaneda M. Genomic imprinting in mammals—Epigenetic parental memories // *Differentiation*. – 2011. – Vol. 82. – №. 2. – P. 51-56.
- 217) Kapli P., Lutteropp S., Zhang J., Kobert K., Pavlidis P., Stamatakis A., Flouri T. Multi-rate Poisson tree processes for single-locus species delimitation under maximum likelihood and Markov chain Monte Carlo // *Bioinformatics*. – 2017. – Vol. 33. – №. 11. – P. 1630-1638.

218) Katoh K., Rozewicki J., Yamada K. D. MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization // *Briefings in bioinformatics*. – 2019. – Vol. 20. – №. 4. – P. 1160-1166.

219) Katoh K., Standley D. M. MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability // *Molecular biology and evolution*. – 2013. – Vol. 30. – №. 4. – P. 772-780.

220) Katoh K., Toh H. Improved accuracy of multiple ncRNA alignment by incorporating structural information into a MAFFT-based framework // *BMC bioinformatics*. – 2008. – Vol. 9. – P. 1-13.

221) 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. – Vol. 16. – №. 6. – P. 1233-1243.

222) Kidane Y., Stahlmann R., Beierkuhnlein C. Vegetation dynamics, and land use and land cover change in the Bale Mountains, Ethiopia // *Environmental monitoring and assessment*. – 2012. – Vol. 184. – P. 7473-7489.

223) Kidwell M. G. Horizontal transfer // *Current opinion in genetics & development*. – 1992. – Vol. 2. – №. 6. – P. 868-873.

224) Kingdon J., Happold D., Butynski T., Hoffmann M., Happold et al., 2013. *Mammals of Africa: Rodents, Hares and Rabbits* // London: Bloomsbury. – 2013. – Vol. 3. – P. 704.

225) Kishore S. P., Stiller J. W., Deitsch K. W. Horizontal gene transfer of epigenetic machinery and evolution of parasitism in the malaria parasite *Plasmodium falciparum* and other apicomplexans // *BMC evolutionary biology*. – 2013. – Vol. 13. – №. 1. – P. 1-12.

226) Kochhar H. P. S., Rao K. A., Luciano A. M., Totey S. M., Gandolfi F., Basrur P. K., King W. A. In vitro production of cattle-water buffalo (*Bos taurus*-*Bubalus bubalis*) hybrid embryos // *Zygote*. – 2002. – Vol. 10. – №. 2. – P. 155-162.

227) Koonin E. V., Makarova K. S., Aravind L. Horizontal gene transfer in prokaryotes: quantification and classification // *Annual Reviews in Microbiology*. – 2001. – Vol. 55. – №. 1. – P. 709-742.

228) Koonin E. V., Wolf Y. I. Genomics of bacteria and archaea: the emerging dynamic view of the prokaryotic world // *Nucleic acids research*. – 2008. – Vol. 36. – №. 21. – P. 6688-6719.

229) Kosakovsky Pond S.L., Posada D., Gravenor M. B., Woelk C. H., Frost S. D. Automated phylogenetic detection of recombination using a genetic algorithm // *Molecular biology and evolution*. – 2006. – Vol. 23. – №. 10. – P. 1891-1901.

230) Kostin D. S., Lavrenchenko L. A. Adaptation of rodents living in a highland: combination of mitochondrial introgression and convergent molecular evolution // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. – Pleiades Publishing, 2018. – Vol. 483. – P. 333-336.

231) Kotlík P., Marková S., Horníková M., Escalante M. A., Searle J. B. The bank vole (*Clethrionomys glareolus*) as a model system for adaptive phylogeography in the European theater // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2022. – Vol. 10. – P. 866605.

232) Krafsur E. S. Population structure of the tsetse fly *Glossina pallidipes* estimated by allozyme, microsatellite and mitochondrial gene diversities // *Insect molecular biology*. – 2002. – Vol. 11. – №. 1. – P. 37-45.

233) Krásová J., Mikula O., Mazoch V., Bryja J., Řičan O., Šumbera R. Evolution of the Grey-bellied pygmy mouse group: Highly structured molecular diversity with predictable geographic ranges but morphological crypsis // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2019. – Vol. 130. – P. 143-155.

234) Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // *Molecular biology and evolution*. – 2016. – Vol. 33. – №. 7. – P. 1870-1874.

235) Kunerth H. D., Tapisso J. T., Valente R., Mathias M. D. L., Alves P. C., Searle J. B., Paupério J. Characterising Mitochondrial Capture in an Iberian Shrew // *Genes*. – 2022. – Vol. 13. – №. 12. – P. 2228.

236) Kwolek D., Denysenko-Bennett M., Góralski G., Cygan M., Mizia P., Piwowarczyk R., Joachimiak A. J. The first evidence of a host-to-parasite mitochondrial gene transfer in Orobanchaceae // *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. – 2017. – Vol. 59. – №. 1.

237) Kwon Y. M., Ricke S. C. (ed.). High-throughput next generation sequencing: methods and applications. – New York, USA : Humana Press, 2011.

238) La Morgia V., Venturino E. Understanding hybridization and competition processes between hare species: implications for conservation and management on the basis of a mathematical model // *Ecological Modelling*. – 2017. – Vol. 364. – P. 13-24.

239) Lamboy W. F. Computing genetic similarity coefficients from RAPD data: the effects of PCR artifacts // *Genome Research*. – 1994. – Vol. 4. – №. 1. – P. 31-37.

240) Lan T., Leppälä K., Tomlin C., Talbot S.L., Sage G. K., Farley S. D., Lindqvist C. Insights into bear evolution from a Pleistocene polar bear genome // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2022. – Vol. 119. – №. 24. – P. e2200016119.

241) Lanfear R., Frandsen P. B., Wright A. M., Senfeld T., Calcott B. PartitionFinder 2: new methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses // *Molecular biology and evolution*. – 2017. – Vol. 34. – №. 3. – P. 772-773.

242) Largen M., Spawls S. The amphibians and reptiles of Ethiopia and Eritrea. – Edition Chimaira, 2010.

243) Lartigue C., Glass J. I., Alperovich N., Pieper R., Parmar P. P., Hutchison C. A., Venter, J. C. Genome transplantation in bacteria: changing one species to another // *science*. – 2007. – Vol. 317. – №. 5838. – P. 632-638.

244) Lavrenchenko L. A. Hybrid speciation in mammals: Illusion or reality? // *Biology Bulletin Reviews*. – 2014. – Vol. 4. – №. 3. – P. 198-209.

245) Lavrenchenko L. A., Bekele A. Diversity and conservation of Ethiopian mammals: what have we learned in 30 years? // Ethiopian Journal of Biological Sciences. – 2017. – Vol. 16. – №. 1. – P. 1-20.

246) Lavrenchenko L. A., Milishnikov A. N., Aniskin V. M., Warshavsky A. A., Gebrekidan W. The genetic diversity of small mammals of the Bale Mountains, Ethiopia // SINET: Ethiopian Journal of Science. – 1997. – Vol. 20. – №. 2. – P. 213-233.

247) Lavrenchenko L. A., Milishnikov A. N., Warshavsky A. A., 2000. Allozymic phylogeny: evidence for coherent adaptive patterns of speciation in Ethiopian endemic rodents from an isolated montane massif // Bonner Zoologische Monographien. – 2000. – Vol. 46. – P. 245-253.

248) Lavrenchenko L. A. The mammals of the isolated Harena Forest (southern Ethiopia): structure and history of the fauna // Isolated Vertebrate Communities in the Tropics. – 2000. – Vol. 46. – P. 223-231.

249) Lavrenchenko L. A., Potapov S. G., Lebedev V. S., Ryskov A. P. The phylogeny and systematics of the endemic Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* species complex based upon random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis // Biochemical Systematics and Ecology. – 2001. – Vol. 29. – №. 11. – P. 1139-1151.

250) Lavrenchenko L. A., Verheyen E., Potapov S. G., Lebedev V. S., Bulatova N. S., Aniskin V. M., 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. – Vol. 83. – №. 3. – P. 301-316.

251) Lavrenchenko L. A., Verheyen W. N., Hulselmans J., 1998. Systematic and distributional notes on the *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 species-complex in Ethiopia (Muridae–Rodentia) // Bull. Konink. Belg. Inst. Natuur. – 1998. – Vol. 68. – P. 199-214.

252) Lavrenchenko L. A., Verheyen W. N., Verheyen E., Hulselmans J., Leirs H. Morphometric and genetic study of Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* Thomas,

1888 species complex with description of three new 70-chromosomal species (Muridae, Rodentia) // Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belg. Biol. – 2007. – Vol. 77. – P. 77-117.

253) Lavrenchenko L.A., Afework Bekele., 2017. Diversity and conservation of Ethiopian mammals: what have we learned in 30 years? // Ethiopian Journal of Biological Sciences. – 2017. – Vol. 16. – №. 1. – P. 1-20.

254) Lavrenchenko L. A., Gromov A. R., Martynov A. A., Mironova T. A., Sycheva V. B., Kostin D. S., Cherepanova E. V. Genetic, chromosomal and phenotypic variation across a hybrid zone between two common vole species (*Microtus arvalis* and *M. obscurus*) // Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy. – 2023.

255) Lehman N., Eisenhawer A., Hansen K., Mech L. D., Peterson R. O., Gogan P. J., Wayne R. K. Introgression of coyote mitochondrial DNA into sympatric North American gray wolf populations // Evolution. – 1991. – Vol. 45. – №. 1. – P. 104-119.

256) Leigh J. W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in ecology and evolution. – 2015. – Vol. 6. – №. 9. – P. 1110-1116.

257) Librado P., Rozas J. DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data // Bioinformatics. – 2009. – Vol. 25. – №. 11. – P. 1451-1452.

258) Liljequist G. H. Some aspects of the climate of Ethiopia // Symb. Bot. Ups. – 1986. – Vol. 26. – №. 2. – P. 19-30.

259) Linder H. P. The evolution of African plant diversity // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2014. – Vol. 2. – P. 38.

260) Lopes F., Oliveira L. R., Beux Y., Kessler A., Cárdenas-Alayza S., Majluf P., Bonatto S.L. Genomic evidence for homoploid hybrid speciation in a marine mammal apex predator // Science Advances. – 2023. – Vol. 9. – №. 18. – P. eadf6601.

261) Losos J. B. The Princeton guide to evolution. – Princeton University Press, 2017.

262) Lotsy J. P. Evolution by means of hybridization. – M. Nijhoff, 1916.

263) Luo Y., Gao W., Gao Y., Tang S., Huang Q., Tan X., Huang T. Mitochondrial genome analysis of *Ochotona curzoniae* and implication of cytochrome c oxidase in hypoxic adaptation // *Mitochondrion*. – 2008. – Vol. 8. – №. 5-6. – P. 352-357.

264) Macholán M., Baird S. J., Dufková P., Munclinger P., Bímová B. V., Piálek J. Assessing multilocus introgression patterns: a case study on the mouse X chromosome in central Europe // *Evolution*. – 2011. – Vol. 65. – №. 5. – P. 1428-1446.

265) 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 Afromontane biodiversity hotspot // *Scientific reports*. – 2017. – Vol. 7. – №. 1. – P. 45749.

266) Maiti P., Singh S. B., Sharma A. K., Muthuraju S., Banerjee P. K., Ilavazhagan G. Hypobaric hypoxia induces oxidative stress in rat brain // *Neurochemistry international*. – 2006. – Vol. 49. – №. 8. – P. 709-716.

267) Makos III J. J., Smyth Jr J. R. A study of fertility following intergeneric crosses among certain Gallinaceous birds // *Poultry Science*. – 1970. – Vol. 49. – №. 1. – P. 23-29.

268) Mallet J. Hybrid speciation // *Nature*. – 2007. – Vol. 446. – №. 7133. – P. 279-283.

269) Mallet J. Hybridization as an invasion of the genome // *Trends in ecology & evolution*. – 2005. – Vol. 20. – №. 5. – P. 229-237.

270) Mallet J., Besansky N., Hahn M. W. How reticulated are species? // *BioEssays*. – 2016. – Vol. 38. – №. 2. – P. 140-149.

271) Manthey J. D., Reyes-Velasco J., Freilich X., Boissinot S. Diversification in a biodiversity hotspot: genomic variation in the river frog *Amietia nutti* across the Ethiopian Highlands // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 2017. – Vol. 122. – №. 4. – P. 801-813.

272) Margulis L. Genome acquisition in horizontal gene transfer: symbiogenesis and macromolecular sequence analysis // *Horizontal Gene Transfer: Genomes in Flux*. – 2009. – P. 181-191.

273) Martin S. H., Davey J. W., Jiggins C. D. Evaluating the use of ABBA–BABA statistics to locate introgressed loci // *Molecular biology and evolution*. – 2015. – Vol. 32. – №. 1. – P. 244-257.

274) Martin S. H., Jiggins C. D. Interpreting the genomic landscape of introgression // *Current opinion in genetics & development*. – 2017. – Vol. 47. – P. 69-74.

275) Martin W., Koonin E. V. Introns and the origin of nucleus–cytosol compartmentalization // *Nature*. – 2006. – Vol. 440. – №. 7080. – P. 41-45.

276) Martin Y., Gerlach G., Schlötterer C., Meyer A. Molecular phylogeny of European muroid rodents based on complete cytochrome b sequences // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2000. – Vol. 16. – №. 1. – P. 37-47.

277) Martínez-Meyer E., Townsend Peterson A., 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. – Vol. 13. – №. 4. – P. 305-314.

278) Mayr E. *Animal species and evolution* Harvard University Press // Cambridge, MA. – 1963.

279) McCain C. M. Vertebrate range sizes indicate that mountains may be ‘higher’ in the tropics // *Ecology letters*. – 2009. – Vol. 12. – №. 6. – P. 550-560.

280) McGovern P. T. The barriers to interspecific hybridization in domestic and laboratory mammals. I. Gametic isolation and hybrid inviability // *British Veterinary Journal*. – 1975. – Vol. 131. – №. 6. – P. 691-706.

281) Mège D., Purcell P., Pochat S., Guidat T. The landscape and landforms of the Ogaden, Southeast Ethiopia // *Landscapes and landforms of Ethiopia*. – 2015. – P. 323-348.

282) Meier J. I., Marques D. A., Mwaiko S., Wagner C. E., Excoffier L., Seehausen O. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations // *Nature communications*. – 2017. – Vol. 8. – №. 1. – P. 14363.

283) 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*. – 2012. – Vol. 61. – №. 3. – P. 367.

284) Melo-Ferreira J., Boursot P., Randi E., Kryukov A., Suchentrunk F., Ferrand N., Alves P. C. The rise and fall of the mountain hare (*Lepus timidus*) during Pleistocene glaciations: expansion and retreat with hybridization in the Iberian Peninsula // *Molecular Ecology*. – 2007. – Vol. 16. – №. 3. – P. 605-618.

285) 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. – Vol. 14. – №. 8. – P. 2459-2464.

286) Melo-Ferreira J., Seixas F. A., Cheng E., Mills L. S., Alves P. C. The hidden history of the snowshoe hare, *Lepus americanus*: extensive mitochondrial DNA introgression inferred from multilocus genetic variation // *Molecular ecology*. – 2014. – Vol. 23. – №. 18. – P. 4617-4630.

287) Melo-Ferreira J., Vilela J., Fonseca M. M., da Fonseca R. R., Boursot P., Alves P. C. The elusive nature of adaptive mitochondrial DNA evolution of an arctic lineage prone to frequent introgression // *Genome biology and evolution*. – 2014. – Vol. 6. – №. 4. – P. 886-896.

288) Meng G., Li Y., Yang C., Liu S. MitoZ: a toolkit for animal mitochondrial genome assembly, annotation and visualization // *Nucleic acids research*. – 2019. – Vol. 47. – №. 11. – P. e63-e63.

289) Mikula O. Cutting tree branches to pick OTUs: a novel method of provisional species delimitation // *BioRxiv*. – 2018. – P. 419887.

290) Milá B., Wayne R. K., Fitze P., Smith T. B. Divergence with gene flow and fine-scale phylogeographical structure in the wedge-billed woodcreeper, *Glyphorynchus spirurus*, a Neotropical rainforest bird // *Molecular ecology*. – 2009. – Vol. 18. – №. 14. – P. 2979-2995.

291) Miller M. A., Pfeiffer W., Schwartz T. The CIPRES science gateway: enabling high-impact science for phylogenetics researchers with limited resources // *Proceedings of the 1st Conference of the Extreme Science and Engineering Discovery Environment: Bridging from the extreme to the campus and beyond*. – 2012. – P. 1-8.

292) Minh B. Q., Schmidt H. A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M. D., Von Haeseler A., Lanfear R. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era // *Molecular biology and evolution*. – 2020. – Vol. 37. – №. 5. – P. 1530-1534.

293) Mittermeier R. A., Turner W. R., Larsen F. W., Brooks T. M., Gascon C. Global biodiversity conservation: the critical role of hotspots // *Biodiversity hotspots: distribution and protection of conservation priority areas*. – 2011. – P. 3-22.

294) Mizera F., Meszéna G. Spatial niche packing, character displacement and adaptive speciation along an environmental gradient. – 2003.

295) Mizerovská D., Mikula O., Meheretu Y., Bartáková V., Bryjová A., Kostin D. S., Bryja J. Integrative taxonomic revision of the Ethiopian endemic rodent genus *Stenocephalemys* (Muridae: Murinae: Praomyini) with the description of two new species // *Journal of Vertebrate Biology*. – 2020. – Vol. 69. – №. 2. – P. 20031.1.

296) 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.

297) Mooney H. A., Cleland E. E. The evolutionary impact of invasive species // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2001. – Vol. 98. – №. 10. – P. 5446-5451.

298) Møller P., Loft S., Lundby C., Olsen N. V. Acute hypoxia and hypoxic exercise induce DNA strand breaks and oxidative DNA damage in humans //The FASEB Journal. – 2001. – Vol. 15. – №. 7. – P. 1181-1186.

299) Moritz C., Patton J. L., Schneider C. J., Smith T. B. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach //Annual review of ecology and systematics. – 2000. – Vol. 31. – №. 1. – P. 533-563.

300) Mucci, N., Mattucci, F., & Randi, E. Conservation of threatened local gene pools: landscape genetics of the Italian roe deer (*Capreolus c. italicus*) populations // Evolutionary Ecology Research. – 2012. – Vol. 14. – P. 897-920.

301) Muhlfeld C. C., Kovach R. P., Jones L. A., Al-Chokhachy R., Boyer M. C., Leary R. F., Allendorf F. W. Invasive hybridization in a threatened species is accelerated by climate change // Nature Climate Change. – 2014. – Vol. 4. – №. 7. – P. 620-624.

302) Muller H. J. The relation of recombination to mutational advance // Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis. – 1964. – Vol. 1. – №. 1. – P. 2-9.

303) Mulvaney J. M., Cherry M. I., Matthee C. A. Climate refugia for three Afrotropical forest-dependent bird species in south-eastern South Africa // Journal of Biogeography. – 2022. – Vol. 49. – №. 7. – P. 1352-1366.

304) Musser G. G., Carleton M. D. Superfamily Muroidea // Mammal species of the World. A Taxonomic and Geographic Reference. Third ed. / Eds Wilson D.E., Reeder D.-A.M. Baltimore: Johns Hopkins Univ. Press. – 2005. – Vol. 2. – P. 894-1531.

305) Nair P. Sequencing ancient DNA // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2014. – Vol. 111. – №. 7. – P. 2401-2401.

306) Nakashima K., Yamada L., Satou Y., Azuma J. I., Satoh N. The evolutionary origin of animal cellulose synthase // Development genes and evolution. – 2004. – Vol. 214. – P. 81-88.

307) Neaves L. E., Zenger K. R., Cooper D. W., Eldridge M. D. B. Molecular detection of hybridization between sympatric kangaroo species in south-eastern Australia // *Heredity*. – 2010. – Vol. 104. – №. 5. – P. 502-512.

308) Nevado B., Koblmüller S., Sturmbauer C., Snoeks J., Usano-Aleman J., Verheyen E. Complete mitochondrial DNA replacement in a Lake Tanganyika cichlid fish // *Molecular Ecology*. – 2009. – Vol. 18. – №. 20. – P. 4240-4255.

309) Nicholls T. J., Minczuk M. In D-loop: 40 years of mitochondrial 7S DNA // *Experimental gerontology*. – 2014. – Vol. 56. – P. 175-181.

310) Nicolas V., Fabre P. H., Bryja J., Denys C., Verheyen E., Missouf A. D., Demos T. The phylogeny of the African wood mice (*Muridae*, *Hylomyscus*) based on complete mitochondrial genomes and five nuclear genes reveals their evolutionary history and undescribed diversity // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2020. – Vol. 144. – P. 106703.

311) Nicolas V., Mboumba J. F., Verheyen E., Denys C., Lecompte E., Olayemi A., Colyn M. Phylogeographic structure and regional history of *Lemniscomys striatus* (Rodentia: Muridae) in tropical Africa // *Journal of Biogeography*. – 2008. – Vol. 35. – №. 11. – P. 2074-2089.

312) Norman J. A., Rheindt F. E., Rowe D. L., Christidis L. Speciation dynamics in the Australo-Papuan *Meliphaga* honeyeaters // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2007. – Vol. 42. – №. 1. – P. 80-91.

313) Nosil P. *Ecological speciation*. – Oxford University Press, 2012.

314) Nosil P., Flaxman S. M. Conditions for mutation-order speciation // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2011. – Vol. 278. – №. 1704. – P. 399-407.

315) Onditi, K. O., Demos, T. C., Kerbis Peterhans, J., Chen, Z. Z., Bryja, J., Lavrenchenko, L. A., Jiang, X. L. Historical biogeography, systematics, and integrative taxonomy of the non-Ethiopian speckled pelage brush-furred rats (*Lophuromys flavopunctatus* group) // *BMC Ecology and Evolution*. – 2021. – Vol. 21. – №. 1. – P. 1-27.

316) Ono E., Shimizu K., Murata J., Shiraishi A., Yokoyama R., Toyonaga H., Aoki K. Parasitism-evoked horizontal gene transfer between plants as a novel trigger for specialized metabolism evolution. – 2021.

317) Ono R., Nakamura K., Inoue K., Naruse M., Usami T., Wakisaka-Saito N., Ishino F. Deletion of Peg10, an imprinted gene acquired from a retrotransposon, causes early embryonic lethality // *Nature genetics*. – 2006. – Vol. 38. – №. 1. – P. 101-106.

318) Orr H. A. Dennett's dangerous idea // *Evolution*. – 1996. – Vol. 50. – №. 1. – P. 467.

319) Ottenburghs J. Avian introgression patterns are consistent with Haldane's Rule // *Journal of Heredity*. – 2022. – Vol. 113. – №. 4. – P. 363-370.

320) Palkopoulou E., Lipson M., Mallick S., Nielsen S., Rohland N., Baleka S., Reich D. A comprehensive genomic history of extinct and living elephants // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2018. – Vol. 115. – №. 11. – P. E2566-E2574.

321) Parkes K. C. Intergeneric hybrids in the family Pipridae // *The Condor*. – 1961. – Vol. 63. – №. 5. – P. 345-350.

322) Patton J. L., Smith M. F. MtDNA phylogeny of Andean mice: a test of diversification across ecological gradients // *Evolution*. – 1992. – Vol. 46. – №. 1. – P. 174-183.

323) Peixoto L., Roos D. S. Genomic scale analysis of lateral gene transfer in Apicomplexan parasites: insights into early eukaryotic evolution, host-pathogen interaction and drug target development // *BMC Bioinformatics*. – 2007. – Vol. 8. – №. 8. – P. 1-2.

324) Peterson B. K., Weber J. N., Kay E. H., Fisher H. S., Hoekstra H. E. Double digest RADseq: an inexpensive method for de novo SNP discovery and genotyping in model and non-model species // *PloS one*. – 2012. – Vol. 7. – №. 5. – P. e37135.

325) Petit R. J., Excoffier L. Gene flow and species delimitation // *Trends in Ecology & evolution*. – 2009. – Vol. 24. – №. 7. – P. 386-393.

326) Petter F. Deux Rongeurs nouveaux d'Éthiopie: *Stenocephalemys griseicauda* sp. nov. et *Lophuromys melanonyx* sp. Nov // *Mammalia*, –1972. – Vol. 36. – №.2.– P. 171-181.

327) Portik D. M., Bell R. C., Blackburn D. C., Bauer A. M., Barratt C. D., Branch W. R., McGuire J. A. Sexual dichromatism drives diversification within a major radiation of African amphibians // *Systematic Biology*. – 2019. – Vol. 68. – №. 6. – P. 859-875.

328) Prüfer K., De Filippo C., Grote S., Mafessoni F., Korlević P., Hajdinjak M., Pääbo S. A high-coverage Neandertal genome from Vindija Cave in Croatia // *Science*. – 2017. – Vol. 358. – №. 6363. – P. 655-658.

329) Puillandre N., Lambert A., Brouillet S., Achaz G. J. ABGD, Automatic Barcode Gap Discovery for primary species delimitation // *Molecular ecology*. – 2011. – Vol. 21. – №. 8. – P. 1864-1877

330) Racimo F., Sankararaman S., Nielsen R., Huerta-Sánchez E. Evidence for archaic adaptive introgression in humans // *Nature Reviews Genetics*. – 2015. – Vol. 16. – №. 6. – P. 359-371.

331) Radak Z., Lee K., Choi W., Sunoo S., Kizaki T., Oh-Ishi S., Asano K. Oxidative stress induced by intermittent exposure at a simulated altitude of 4000 m decreases mitochondrial superoxide dismutase content in soleus muscle of rats // *European journal of applied physiology and occupational physiology*. – 1994. – Vol. 69. –P. 392-395.

332) Ralls K., Frankham R., Ballou J. Inbreeding and Outbreeding. *Encyclopedia of Biodiversity*. – 2013.

333) Ralls K., Sunnucks P., Lacy R. C., Frankham R. Genetic rescue: A critique of the evidence supports maximizing genetic diversity rather than minimizing the introduction of putatively harmful genetic variation // *Biological Conservation*. – 2020. – Vol. 251. – P. 108784.

- 334) Rambaut A. FigTree-version 1.4. 3, a graphical viewer of phylogenetic trees // Computer program distributed by the author, website: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree>. – 2017.
- 335) Rambaut A., Drummond A. J., Suchard M.A., D. Xie (Eds.). Tracer v1. 6. Computer program and documentation distributed by the author.
- 336) Randler C. Frequency of bird hybrids: does detectability make all the difference? // *Journal of Ornithology*. – 2004. – Vol. 145. – P. 123-128.
- 337) Reid N., Hughes M. F., Hynes R. A., Montgomery W. I., Prodöhl P. A. Bidirectional hybridisation and introgression between introduced European brown hare, *Lepus europaeus* and the endemic Irish hare, *L. timidus hibernicus* // *Conservation Genetics*. – 2022. – P. 1-10.
- 338) Rhymer J. M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression // *Annual review of ecology and systematics*. – 1996. – Vol. 27. – №. 1. – P. 83-109.
- 339) Rice W. R., Hostert E. E. Laboratory experiments on speciation: what have we learned in 40 years? // *Evolution*. – 1993. – Vol. 47. – №. 6. – P. 1637-1653.
- 340) Richardson A. O., Palmer J. D. Horizontal gene transfer in plants // *Journal of experimental botany*. – 2006. – Vol. 58. – №. 1. – P. 1-9.
- 341) Roca A. L., Georgiadis N., O'Brien S. J. Cytonuclear genomic dissociation in African elephant species // *Nature genetics*. – 2005. – Vol. 37. – №. 1. – P. 96-100.
- 342) Rokas A., Ladoukakis E., Zouros E. Animal mitochondrial DNA recombination revisited // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2003. – Vol. 18. – №. 8. – P. 411-417.
- 343) Ronquist F., Huelsenbeck J. P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models // *Bioinformatics*. – 2003. – Vol. 19. – №. 12. – P. 1572-1574.
- 344) Ropiquet A., Hassanin A. Hybrid origin of the Pliocene ancestor of wild goats // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2006. – Vol. 41. – №. 2. – P. 395-404.

- 345) Rose R., Golosova O., Sukhomlinov D., Tiunov A., Prosperi M. Flexible design of multiple metagenomics classification pipelines with UGENE // *Bioinformatics*. – 2019. – Vol. 35. – №. 11. – P. 1963-1965.
- 346) Ruddiman W. F., Raymo M., McIntyre A. Matuyama 41,000-year cycles: North Atlantic Ocean and northern hemisphere ice sheets // *Earth and Planetary Science Letters*. – 1986. – Vol. 80. – №. 1-2. – P. 117-129.
- 347) Russo C. A., Takezaki N., Nei M. Efficiencies of different genes and different tree-building methods in recovering a known vertebrate phylogeny // *Molecular biology and evolution*. – 1996. – Vol. 13. – №. 3. – P. 525-536.
- 348) Sagan L. On the origin of mitosing cells // *Journal of theoretical biology*. – 1967. – Vol. 14. – №. 3. – P. 225-236.
- 349) Sambrook J., Fritsch E. F., Maniatis T. *Molecular cloning: a laboratory manual*. – Cold spring harbor laboratory press, 1989. – №. Ed. 2.
- 350) Sanger F., Nicklen S., Coulson A. R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // *Proceedings of the national academy of sciences*. – 1977. – Vol. 74. – №. 12. – P. 5463-5467.
- 351) Sage E., Girard P. M., Francesconi S. Unravelling UVA-induced mutagenesis // *Photochemical & Photobiological Sciences*. – 2012. – Vol. 11. – №. 1. – P. 74-80.
- 352) Scarsbrook L., Verry A. J., Walton K., Hitchmough R. A., Rawlence N. J. Ancient mitochondrial genomes recovered from small vertebrate bones through minimally destructive DNA extraction: phylogeography of the New Zealand gecko genus *Hoplodactylus* // *Molecular Ecology*. – 2022.
- 353) Scholte P. Atlas of the Potential Vegetation of Ethiopia. Ib Friis, Sebsebe Demissew & Paulo van Breugel // *Edinburgh Journal of Botany*. – 2012. – Vol. 69. – №. 1. – P. 207-209.
- 354) Schwenk K., Spaak P. Evolutionary and ecological consequences of interspecific hybridization in cladocerans // *Experientia*. – 1995. – Vol. 51. – P. 465-481.

- 355) Sealander J. A., James D. Relative efficiency of different small mammal traps // *Journal of Mammalogy*. – 1958. – Vol. 39. – №. 2. – P. 215-223.
- 356) Seehausen O. L. E., Takimoto G., Roy, D., Jokela J. Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments // *Molecular ecology*. – 2008. – Vol. 17. – №. 1. – P. 30-44.
- 357) Seixas F. A., Boursot P., Melo-Ferreira J. The genomic impact of historical hybridization with massive mitochondrial DNA introgression // *Genome Biology*. – 2018. – Vol. 19. – №. 1. – P. 1-20.
- 358) Senbeta, F., Schmitt, C., Woldemariam, T., Boehmer, H. J., & Denich, M. Plant diversity, vegetation structure and relationship between plant communities and environmental variables in the Afromontane Forests of Ethiopia // *SINET: Ethiopian Journal of Science*. – 2014. – Vol. 37. – №. 2. – P. 113-130.
- 359) Sherratt D. Illegitimate recombination legitimised // *Nature*. – 1978. – Vol. 274. – №. 5668. – P. 213-214.
- 360) Shurtliff Q. R. Mammalian hybrid zones: a review // *Mammal Review*. – 2013. – Vol. 43. – №. 1. – P. 1-21.
- 361) Sibbald S. J., Eme L., Archibald J. M., Roger A. J. Lateral gene transfer mechanisms and pan-genomes in eukaryotes // *Trends in parasitology*. – 2020. – Vol. 36. – №. 11. – P. 927-941.
- 362) Sieber K. B., Bromley R. E., Hotopp J. C. D. Lateral gene transfer between prokaryotes and eukaryotes // *Experimental cell research*. – 2017. – Vol. 358. – №. 2. – P. 421-426.
- 363) 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. – Vol. 33. – P. 246-251.
- 364) Sloan D. B., Havird J. C., Sharbrough J. The on-again, off-again relationship between mitochondrial genomes and species boundaries // *Molecular ecology*. – 2017. – Vol. 26. – №. 8. – P. 2212-2236.

365) Smith M. L., Noonan B. P., Colston T. J. The role of climatic and geological events in generating diversity in Ethiopian grass frogs (genus *Ptychadena*) // Royal Society Open Science. – 2017. – Vol. 4. – №. 8. – P. 170021.

366) Smith S.L., Senn H. V., Pérez-Espona S., Wyman M. T., Heap E., Pemberton J. M. Introgression of exotic *Cervus* (*nippon* and *canadensis*) into red deer (*Cervus elaphus*) populations in Scotland and the English Lake District // Ecology and Evolution. – 2018. – Vol. 8. – №. 4. – P. 2122-2134.

367) Smith T. B., Calsbeek R., Wayne R. K., Holder K. H., Pires D., Bardeleben C. Testing alternative mechanisms of evolutionary divergence in an African rain forest passerine bird // Journal of Evolutionary Biology. – 2005. – Vol. 18. – №. 2. – P. 257-268.

368) Smith T. B., Schneider C. J., Holder K. Refugial isolation versus ecological gradients: testing alternative mechanisms of evolutionary divergence in four rainforest vertebrates // Microevolution rate, pattern, process. – 2001. – P. 383-398.

369) Smith T. B., Wayne R. K., Girman D. J., Bruford M. W. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity // Science. – 1997. – Vol. 276. – №. 5320. – P. 1855-1857.

370) Solbrig O., Solbrig D. J. Introduction to population biology and evolution Addison Wesley publishing comp. – 1979.

371) Song Y., Endepols S., Klemann N., Richter D., Matuschka F. R., Shih C. H., Kohn M. H. Adaptive introgression of anticoagulant rodent poison resistance by hybridization between old world mice // Current Biology. – 2011. – Vol. 21. – №. 15. – P. 1296-1301.

372) Stamatakis A. RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies // Bioinformatics. – 2014. – Vol. 30. – №. 9. – P. 1312-1313.

373) Stepan S. J., Adkins R. M., Anderson J. Phylogeny and divergence-date estimates of rapid radiations in muroid rodents based on multiple nuclear genes // Systematic biology. – 2004. – Vol. 53. – №. 4. – P. 533-553.

374) Stepan S. J., Adkins R. M., Spinks P. Q., Hale C. Multigene phylogeny of the Old-World mice, Murinae, reveals distinct geographic lineages and the declining utility of mitochondrial genes compared to nuclear genes // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2005. – Vol. 37. – №. 2. – P. 370-388.

375) Storz J. F., Scott G. R., Cheviron Z. A. Phenotypic plasticity and genetic adaptation to high-altitude hypoxia in vertebrates // *Journal of Experimental Biology*. – 2010. – Vol. 213. – №. 24. – P. 4125-4136.

376) Šumbera R., Krásová J., Lavrenchenko L. A., Mengistu S., Bekele A., Mikula O., Bryja J. Ethiopian highlands as a cradle of the African fossorial root-rats (genus *Tachyoryctes*), the genetic evidence // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2018. – Vol. 126. – P. 105-115.

377) Tallis J. H. *Environmental History of East Africa. A Study of the Quaternary*. – 1983.

378) Taylor S. A., Larson E. L. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature // *Nature ecology & evolution*. – 2019. – Vol. 3. – №. 2. – P. 170-177.

379) Taylor S. A., Larson E. L., Harrison R. G. Hybrid zones: windows on climate change // *Trends in ecology & evolution*. – 2015. – Vol. 30. – №. 7. – P. 398-406.

380) Thorpe R. S., Reardon J. T., Malhotra A. Common Garden and natural selection experiments support ecotypic differentiation in the Dominican anole (*Anolis oculatus*) // *The American Naturalist*. – 2005. – Vol. 165. – №. 4. – P. 495-504.

381) Tobe S. S., Kitchener A. C., Linacre A. M. T. Reconstructing mammalian phylogenies: a detailed comparison of the cytochrome b and cytochrome oxidase subunit I mitochondrial genes // *PloS one*. – 2010. – Vol. 5. – №. 11. – P. e14156.

382) Todesco M., Pascual M. A., Owens G. L., Ostevik K. L., Moyers B. T., Hübner S., Rieseberg L. H. Hybridization and extinction // *Evolutionary applications*. – 2016. – Vol. 9. – №. 7. – P. 892-908.

383) Toews D. P. L., Brelsford A. The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals // *Molecular ecology*. – 2012. – Vol. 21. – №. 16. – P. 3907-3930.

384) Trauth M. H., Larrasoana J. C., Mudelsee M. Trends, rhythms and events in Plio-Pleistocene African climate // *Quaternary science reviews*. – 2009. – Vol. 28. – №. 5-6. – P. 399-411.

385) Turner A., Bishop L. C., Denys C., McKee J. K. A locality-based listing of African Plio-Pleistocene mammals // *African Biogeography, Climate Change, and Human Evolution*. Oxford University Press, Oxford. – 1999. – P. 369-399.

386) Turček F. J., Hickey J. J. Effect of introductions on two game populations in Czechoslovakia // *The Journal of Wildlife Management*. – 1951. – Vol. 15. – №. 1. – P. 113-114.

387) Twyford A. D., Ennos R. A. Next-generation hybridization and introgression // *Heredity*. – 2012. – Vol. 108. – №. 3. – P. 179-189.

388) 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. – Vol. 27. – №. 2. – P. 171-180.

389) Vallejo-Marín M., Hiscock S. J. Hybridization and hybrid speciation under global change // *New Phytologist*. – 2016. – Vol. 211. – №. 4. – P. 1170-1187.

390) Vanzolini, P. E., & Williams, E. E. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation // *Papéis Avulsos de Zoologia*. – 1981. – Vol. 34. – №. 23. – P. 251-255.

391) Verheyen W. N., Colyn M., Hulselmans J. Re-evaluation of the *Lophuromys nudicaudus* HELLER, 1911 species-complex with a description of a new species from Zaire (Muridae-Rodentia) // *Bull. Konink. Belg. Inst. Natuur*. – 1996. – Vol. 66. – P. 241-273.

392) Verheyen W. N., Hulselmans J. L., Dierckx T., Mulungu L., Leirs H., Corti, M., Verheyen E. The characterization of the Kilimanjaro *Lophuromys aquilus* True 1892 population and the description of five new *Lophuromys* species (Rodentia,

Muridae) // Koninklijk Belgisch Instituut Voor Natuurwetenschappen. Studiedocumenten. – 2007. – Vol.77. – P. 23-75.

393) Verheyen W., Hulselmans J. L. J., Dierckx T., Verheyen E. (2002). The *Lophuromys flavopunctatus* Thomas 1888 s.l. species complex: a craniometric study, with the description and genetic characterization of two new species (Rodentia-Muridae-Africa) // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique Biologie. – 2002. – Vol. 72. – P. 141-182.

394) Veyrunes F., Britton-Davidian J., Robinson T. J., Calvet E., Denys C., Chevret P. Molecular phylogeny of the African pygmy mice, subgenus *Nannomys* (Rodentia, Murinae, Mus): implications for chromosomal evolution // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2005. – V. 36. – №. 2. – P. 358-369.

395) Voelker G., Outlaw R. K., Bowie R. C. K. Pliocene Forest dynamics as a primary driver of African bird speciation // Global Ecology and Biogeography. – 2009. – Vol. 19. – №. 1. – P. 111-121.

396) Waddington C. H. The strategy of the genes. – Routledge, 2014.

397) Wang M. S., Murray G. G., Mann D., Groves P., Vershinina A. O., Supple M. A., Shapiro B. A polar bear paleogenome reveals extensive ancient gene flow from polar bears into brown bears // Nature Ecology & Evolution. – 2022. – Vol. 6. – №. 7. – P. 936-944.

398) Wang M. S., Wang S., Li Y., Jhala Y., Thakur M., Otecko N. O., Wu D. D. Ancient hybridization with an unknown population facilitated high-altitude adaptation of canids // Molecular biology and evolution. – 2020. – Vol. 37. – №. 9. – P. 2616-2629.

399) Watson J. D., Stent G. S. The double helix: a personal account of the discovery of the structure of DNA: text, commentary, reviews, original papers. – Norton, 1968.

400) Weaver S., Shank S. D., Spielman S. J., Li M., Muse S. V., Kosakovsky Pond S.L. Datamonkey 2.0: a modern web application for characterizing selective and

other evolutionary processes // *Molecular biology and evolution*. – 2018. – Vol. 35. – №. 3. – P. 773-777.

401) Weeks A. R., Heinze D., Perrin L., Stoklosa J., Hoffmann A. A., van Rooyen A., Mansergh I. Genetic rescue increases fitness and aids rapid recovery of an endangered marsupial population // *Nature Communications*. – 2017. – Vol. 8. – №. 1. – P. 1071.

402) Wei W., Pagnamenta A. T., Gleadall N., Sanchis-Juan A., Stephens J., Broxholme J., Chinnery P. F. Nuclear-mitochondrial DNA segments resemble paternally inherited mitochondrial DNA in humans // *Nature communications*. – 2020. – Vol. 11. – №. 1. – P. 1740.

403) Wick R. R., Schultz M. B., Zobel J., Holt K. E. Bandage: interactive visualization of de novo genome assemblies // *Bioinformatics*. – 2015. – Vol. 31. – №. 20. – P. 3350-3352.

404) Wijayawardena B. K., Minchella D. J., DeWoody J. A. Hosts, parasites, and horizontal gene transfer // *Trends in parasitology*. – 2013. – Vol. 29. – №. 7. – P. 329-338.

405) Williams F. M. *Understanding Ethiopia* // Wolfgang Eder AV. Springer International Publishing, Australia. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-02180-5>. – 2016.

406) Wilson D. E. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference*. – JHU press, 2005. – Vol. 1.

407) Wilson D. E., Lacher T. E., Mittermeier R. A. *Handbook of the mammals of the world: Vol. 7: Rodents II*. – 2017.

408) Wirtz P. Mother species–father species: unidirectional hybridization in animals with female choice // *Animal behaviour*. – 1999. – Vol. 58. – №. 1. – P. 1-12.

409) Wisely S. M., Santymire R. M., Livieri T. M., Muetting S. A., Howard J. Genotypic and phenotypic consequences of reintroduction history in the black-footed ferret (*Mustela nigripes*) // *Conservation Genetics*. – 2008. – Vol. 9. – P. 389-399.

410) Woldegabriel G., Aronson J. L., Walter R. C. Geology, geochronology, and rift basin development in the central sector of the Main Ethiopia Rift // Geological Society of America Bulletin. – 1990. – Vol. 102. – №. 4. – P. 439-458.

411) WoldeGabriel G., Haile-Selassie Y., Renne P. R., Hart W. K., Ambrose S. H., Asfaw B., White T. Geology and palaeontology of the late Miocene Middle Awash valley, Afar rift, Ethiopia // Nature. – 2001. – Vol. 412. – №. 6843. – P. 175-178.

412) Wu C. I., Palopoli M. F. Genetics of postmating reproductive isolation in animals // Annual review of genetics. – 1994. – Vol. 28. – №. 1. – P. 283-308.

413) Wu Y., Xia L., Zhang Q., Yang Q., Meng X. Bidirectional introgressive hybridization between *Lepus capensis* and *Lepus yarkandensis* // Molecular phylogenetics and evolution. – 2011. – Vol. 59. – №. 3. – P. 545-555.

414) Yalden D. W. The extent of high ground in Ethiopia compared to the rest of Africa. Sinet // Ethiopian Journal of Science. – V. 6. – №. 1. – P. 35-39.

415) Yalden D. W., Largen M. J. The endemic mammals of Ethiopia // Mammal Review. – 1992. – Vol. 22. – №. 3. – P. 115-150.

416) Yalden D. W., Largen M. J., Kock D. Catalogue of the mammals of Ethiopia // Monitore Zoologico Italiano. Supplemento. – 1976. – Vol. 8. – №. 1. – P. 1-118.

417) Yalden D. W., Largen M. J., Kock D., Hillman J. C. Catalogue of the mammals of Ethiopia and Eritrea. 7. Revised checklist, zoogeography and conservation // Tropical Zoology. – 1996. – Vol. 9. – №. 1. – P. 73-164.

418) Yang Z. PAML 4: phylogenetic analysis by maximum likelihood //Molecular biology and evolution. – 2007. – Vol. 24. – №. 8. – P. 1586-1591.

419) Yannic G., Basset P., Hausser J. A hybrid zone with coincident clines for autosomal and sex-specific markers in the *Sorex araneus* group // Journal of Evolutionary Biology. – 2008. – Vol. 21. – №. 3. – P. 658-667.

420) 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. – Vol. 57. – №. 3. – P. 1062-1071.

421) Yoshida K., Yamazaki H., Ozeki S., Inoue T., Yoshioka Y. Role of mitochondrial DNA in radiation exposure // Radiation Medicine. – 2000. – Vol. 18. – №. 2. – P. 87-91.

422) Zeberg H., Pääbo S. A genomic region associated with protection against severe COVID-19 is inherited from Neandertals // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2021. – Vol. 118. – №. 9. – P. e2026309118.

423) Zeberg H., Pääbo S. The major genetic risk factor for severe COVID-19 is inherited from Neanderthals // Nature. – 2020. – Vol. 587. – №. 7835. – P. 610-612.

424) Zemanová B., Hájková P., Hájek B., Martínková N., Mikulíček P., Zima J., Bryja J. Extremely low genetic variation in endangered Tatra chamois and evidence for hybridization with an introduced Alpine population // Conservation Genetics. – 2015. – Vol. 16. – P. 729-741.

425) Zhang J., Kobert K., Flouri T., Stamatakis A. PEAR: a fast and accurate Illumina Paired-End reAd mergeR // Bioinformatics. – 2014. – Vol. 30. – №. 5. – P. 614-620.

426) Zhang P., Zhang X., Zhang X., Gao X., Huerta-Sanchez E., Zwyns N. Denisovans and Homo sapiens on the Tibetan Plateau: dispersals and adaptations // Trends in ecology & evolution. – 2022. – Vol. 37. – №. 3. – P. 257-262.

427) Zhang X., Kim B., Singh A., Sankararaman S., Durvasula A., Lohmueller K. E. MaLAdapt reveals novel targets of adaptive introgression from Neanderthals and Denisovans in worldwide human populations // Molecular Biology and Evolution. – 2023. – Vol. 40. – №. 1. – P. msad001.

428) Zhang X., Witt K. E., Bañuelos M. M., Ko A., Yuan K., Xu S., Huerta-Sanchez E. The history and evolution of the Denisovan-EPAS1 haplotype in Tibetans // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2021. – Vol. 118. – №. 22. – P. e2020803118.

429) Zhao X., Li N., Guo W., Hu X., Liu Z., Gong G., Wu C. Further evidence for paternal inheritance of mitochondrial DNA in the sheep (*Ovis aries*) // *Heredity*. – 2004. – Vol. 93. – №. 4. – P. 399-403.

430) Zhao Z., Conradie W., Pietersen D. W., Jordaan A., Nicolau G., Edwards S., Heideman N. Diversification of the African legless skinks in the subfamily Acontinae (Family Scincidae) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 2023. – Vol. 182. – P. 107747.

431) Zhen Y., Harrigan R. J., Ruegg K. C., Anderson E. C., Ng T. C., Lao S., Smith T. Genomic divergence across ecological gradients in the Central African rainforest songbird (*Andropadus virens*) // *Molecular Ecology*. – 2017. – Vol. 26. – №. 19. – P. 4966-4977. B.

432) Zhigileva O. N., Uslamina I. M., Gimranov D. O., Chernova A. A. Mitochondrial DNA markers for the study of introgression between the sable and the pine marten // *Conservation genetics resources*. – 2020. – Vol. 12. – P. 329-336.

433) Zinner D., Arnold M. L., Roos C. The strange blood: natural hybridization in primates // *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*. – 2011. – Vol. 20. – №. 3. – P. 96-103.

434) Zinner D., Buba U., Nash S., Roos C. Pan-African voyagers: the phylogeography of baboons // *Primates of Gashaka: socioecology and conservation in Nigeria's biodiversity hotspot*. – New York, NY: Springer New York, 2010. – P. 319–P.

## Приложение

Таблица 1П. Список образцов эфиопских видов *Lophuromys*, использованных на разных этапах выполнения исследования. Название «Митохондриальная линия» соответствует кладам мтДНК, выявленным на основе анализа фрагмента митохондриального гена *CYTB* (глава 3.1. результатов). Зеленой заливкой отмечены экземпляры, использованные для анализа полных митохондриальных геномов.

ID	Митохондриальная линия	Гаплотип	Страна	Локалитет	Широта	Долгота	Высота	ddRD seq	GenBank <i>CYTB</i>	GenBank <i>DHCR24-7</i>	GenBak <i>GHR</i>	GenBak <i>IRBP</i>	GenBank <i>WLS-7</i>
<b>Внешние группы</b>													
<i>Deomys ferrugineus</i>													
-	-	-	-	-	-	-	-	-	MZ159975.1	-	-	-	-
<i>L. angolensis</i>													
ANG0208	-	-	Ангола	Намба	-11,911	14,875	1752	+	-	-	-	-	-
ANG0282	-	-	Ангола	Лес Кумбира	-11,154	14,293	881	+	-	-	-	-	-
<i>L. ansorgei</i>													
KE333	-	-	Кения	Какамега Н.П.	0,243	34,865	1610	+	-	MN817471	MN817389	MN817430	-
KE336	-	-	Кения	Какамега Н.П.	0,243	34,865	1610	+	-	-	-	-	-
<i>L. nudicaudus</i>													
R13387	-	-	ЦАР	Сало	3,03	16,06	350	-	MN817303	-	-	-	-
R13651	-	-	ЦАР	Адибори	3,01	16,03	350	-	MN817304	-	-	-	-
<i>Lophuromys flavopunctatus</i> s.l.													
<i>L. brevicaudus</i>													
2146	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Ширка)	7,54	39,345	3300	-	MH297554	MH325018	MH297505	MH297518	MH297531
2152	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Ширка)	7,54	39,345	3300	-	MH297555	MH325019	MH297506	MH297519	MH297532

2257	brevicaudus	-	Эфиопия	Бале	6,743	39,717	2610	-	-	-	-	-	-
2339	brevicaudus	-	Эфиопия	Бале	6,789	39,767	3730	-	-	-	-	-	-
2343	brevicaudus	-	Эфиопия	Бале	6,789	39,767	3730	-	-	-	-	-	-
2671	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MN817309	-	-	-	-
2749	brevicaudus	-	Эфиопия	Арси (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	-	-	-	-
2756	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MH297553	-	-	-	-
2772	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Чилало)	7,918	39,187	3119	+	MN817336	-	-	-	-
2792	brevicaudus	-	Эфиопия	Арси (Чилало)	7,918	39,187	3119	+	-	-	-	-	-
2793	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Чилало)	7,918	39,187	3119	+	-	-	-	-	-
2794	brevicaudus	H_29	Эфиопия	Арси (Чилало)	7,918	39,187	3119	+	-	-	-	-	-
ET12	brevicaudus	H_30	Эфиопия	Бале	7,1	39,783	3200	-	MH297550	-	-	-	-
ETH0120	brevicaudus	H_33	Эфиопия	Арси (Бадда)	7,518	39,31	3215	+	MN817346	-	-	-	-
ETH0134	brevicaudus	H_30	Эфиопия	Бале	7,11	39,747	3045	+	MN817344	-	-	-	-
ETH0136	brevicaudus	H_34	Эфиопия	Бале	7,11	39,747	3046	+	-	-	-	-	-
ETH0146	brevicaudus	H_99	Эфиопия	Бале	7,11	39,747	3046	+	-	-	-	-	-
ETH0171	brevicaudus	H_32	Эфиопия	Бале	6,792	39,771	3811	+	-	-	-	-	-
ETH0173	brevicaudus	H_32	Эфиопия	Бале	6,792	39,771	3811	+	MN817345	-	-	-	-
ETH0180	brevicaudus	H_32	Эфиопия	Бале	6,772	39,758	3608	+	-	-	-	-	-
ETH0181	brevicaudus	H_32	Эфиопия	Бале	6,772	39,758	3608	+	-	-	-	-	-
ETH0950	brevicaudus	H_98	Эфиопия	Бале	6,992	39,703	3524	+	-	-	-	-	-
ETH0965	brevicaudus	H_98	Эфиопия	Бале	6,992	39,703	3524	+	-	-	-	-	-
ETH0966	brevicaudus	H_98	Эфиопия	Бале	6,992	39,703	3524	+	-	-	-	-	-
ETH0973	brevicaudus	H_97	Эфиопия	Бале	7,095	39,789	3203	+	-	-	-	-	-
ETH0981	brevicaudus	H_97	Эфиопия	Бале	7,095	39,789	3203	-	-	-	-	-	-
ETH0982	brevicaudus	H_30	Эфиопия	Бале	7,095	39,789	3203	+	MN817347	-	-	-	-
<i>L.brunneus</i>													
38	brunneus I	H_14	Эфиопия	Лес Белетта	7,533	36,55	2050	-	MN817311	-	-	-	-
43	brunneus I	H_14	Эфиопия	Лес Белетта	7,533	36,55	2050	+	MN817312	MN817472	MN817390	MN817431	MN817506

716	flavopunctatus	H_18	Эфиопия	Лес Белетта	7,533	36,55	2050	+	MN817313	MN817473	MN817391	MN817432	MN817507
717	flavopunctatus	-	Эфиопия	Лес Белетта	7,533	36,55	2050	+	MN817314	MN817474	MN817392	MN817433	MN817508
721	brunneus II	H_19	Эфиопия	Лес Белетта	7,533	36,55	2050	+	MN817315	MN817475	MN817393	MN817434	MN817509
1505	brunneus II	-	Эфиопия	лес Чингава	7,283	35,267	1350	-	-	-	MN817408	MN817449	MN817524
1628	brunneus II	-	Эфиопия	лес Чингава	7,417	35,4	2340	+	MN817331	MN817487	MN817409	MN817450	MN817525
2506	brunneus I	-	Эфиопия	Дати Велел Н.П.	9,226	34,877	1427	+	MN817348	-	-	-	-
2520	brunneus I	-	Эфиопия	Дати Велел Н.П.	9,226	34,877	1427	+	-	-	-	-	-
At37	flavopunctatus	-	Эфиопия	Лес Белетта (Бонга)	7,24	36,452	2593	-	-	-	-	-	-
At42	brunneus II	H_21	Эфиопия	Лес Белетта (Бонга)	7,564	36,052	1531	+	-	-	-	-	-
At8	brunneus II	H_20	Эфиопия	Лес Белетта (Бонга)	7,564	36,052	1531	+	-	-	-	-	-
ETH0690	brunneus II	H_28	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	+	-	-	-	-	-
ETH0732	brunneus II	H_23	Эфиопия	Лес Белетта (Бонга)	7,294	36,376	2407	+	-	-	-	-	-
ETH0735	brunneus II	H_24	Эфиопия	Лес Белетта (Бонга)	7,294	36,376	2407	+	-	-	-	-	-
ETH1475	brunneus II	-	Эфиопия	лес Чингава (Геча)	7,558	35,4	2102	+	-	-	-	-	-
ETH1482	brunneus II	H_100	Эфиопия	лес Чингава (Геча)	7,558	35,4	2102	+	-	-	-	-	-
ETH1505	brunneus II	-	Эфиопия	лес Чингава	7,436	35,404	2287	+	-	-	-	-	-
ETH1552	brunneus II	-	Эфиопия	лес Чингава	7,421	35,4	2333	+	-	-	-	-	-
ETH1557	brunneus II	H_25	Эфиопия	лес Чингава	7,421	35,4	2333	+	-	-	-	-	-
ETH1562	brunneus II	-	Эфиопия	лес Чингава	7,421	35,4	2333	+	-	-	-	-	-
ETH1566	flavopunctatus	-	Эфиопия	лес Белетта (Вушвуш)	7,308	36,089	1954	+	-	-	-	-	-
ETH1583	brunneus II	-	Эфиопия	лес Белетта (Вушвуш)	7,283	36,158	1925	+	-	-	-	-	-
ETH1584	brunneus II	H_22	Эфиопия	лес Белетта (Вушвуш)	7,283	36,158	1925	+	-	-	-	-	-
ETH1585	brunneus II	-	Эфиопия	лес Белетта (Вушвуш)	7,283	36,158	1925	+	-	-	-	-	-
ETH1592	brunneus II	-	Эфиопия	лес Белетта (Вушвуш)	7,283	36,158	1925	+	-	-	-	-	-

ETH2015	brunneus II	H_26	Эфиопия	лес Белетта (Джимма)	7,478	36,533	1730	-	MN817370	-	-	-	-
ETH2038	brunneus I	H_14	Эфиопия	лес Белетта (Джимма)	7,54	36,573	2131	-	MN817385	-	-	-	-
ETH2060	brunneus II	-	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,563	36,05	1563	-	MN817372	-	-	-	-
ETH2082	brunneus II	-	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,512	36,057	2010	-	MN817373	-	-	-	-
ETH2094	brunneus II	H_27	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,563	36,05	1563	-	MN817371	-	-	-	-
ETH2109	brunneus I	H_15	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,528	36,067	1660	-	MN817386	-	-	-	-
ETH2132	brunneus I	H_17	Эфиопия	окрестности леса Чингава (Горе)	8,091	35,48	1794	-	MN817387	-	-	-	-
ETH2145	brunneus I	H_16	Эфиопия	лес Чингава (Горе)	8,096	35,489	1665	-	MN817384	-	-	-	-
<b><i>L.chercherensis</i></b>													
1006	chercherensis	H_5	Эфиопия	Черчерские горы (Хирна)	9,333	41,267	2700	+	MN817322	-	-	-	-
1007	chercherensis	H_6	Эфиопия	Черчерские горы (Хирна)	9,333	41,267	2700	+	MN817323	MN817478	MN817397	MN817438	MN817513
1008	chercherensis	-	Эфиопия	Черчерские горы (Хирна)	9,333	41,267	2700	+	-	-	-	-	-
1009	chercherensis	H_7	Эфиопия	Черчерские горы (Хирна)	9,333	41,267	2700	+	-	MN817479	MN817398	MN817439	MN817514
1011	chercherensis	H_7	Эфиопия	Черчерские горы (Хирна)	9,333	41,267	2700	+	-	MN817480	MN817399	MN817440	MN817515
3474	chercherensis	-	Эфиопия	Черчерские горы (Харимая)	9,418	42,031	2023	-	-	-	-	-	-
3478	chercherensis	-	Эфиопия	Черчерские горы (Харимая)	9,418	42,031	2023	-	-	-	-	-	-
3460	chercherensis	-	Эфиопия	Черчерские горы (Харимая)	9,418	42,031	2023	-	-	-	-	-	-
ETH0066	chercherensis	H_1	Эфиопия	Черчерские горы (Асбе Тефери)	8,999	40,907	2331	+	-	-	-	-	-
ETH0067	chercherensis	H_1	Эфиопия	Черчерские горы (Асбе Тефери)	8,999	40,907	2331	+	MT366174	MN817495	MN817417	MN817458	MN817532
ETH0096	chercherensis	H_2	Эфиопия	Черчерские горы (Асбе Тефери)	8,999	40,907	2331	+	-	-	-	-	-

ETH0105	chercherensis	H_1	Эфиопия	Черчерские горы (Асбе Тефери)	9,002	40,907	2427	+	-	-	-	-	-
ETH0106	chercherensis	H_3	Эфиопия	Черчерские горы (Асбе Тефери)	8,999	40,912	2497	+	MT366175	MN817496	MN817418	MN817459	MN817533
ETH0107	chercherensis	H_1	Эфиопия	Черчерские горы (Асбе Тефери)	8,999	40,912	2497	+	-	-	-	-	-
ETH1595	chercherensis	H_4	Эфиопия	Куни-Муктар	9,001	40,85	2767	+	MN817324	-	-	-	-
ETH1607	chercherensis	-	Эфиопия	Куни-Муктар	9,001	40,85	2767	+	-	-	-	-	-
ETH1608	chercherensis	-	Эфиопия	Куни-Муктар	9,001	40,85	2767	+	-	-	-	-	-
ETH1609	chercherensis	-	Эфиопия	Куни-Муктар	9,001	40,85	2767	+	-	-	-	-	-
ETH1610	chercherensis	-	Эфиопия	Куни-Муктар	9,001	40,85	2767	+	-	-	-	-	-
<i>L. chrysopus</i>													
67	chrysopus	H_65	Эфиопия	Лес Белетта	7,533	36,55	2050	-	MH297546	-	-	-	-
938	chrysopus	H_66	Эфиопия	Лес Шеко	7,067	35,5	1930	-	MH297547	-	-	-	-
1055	chrysopus	-	Эфиопия	Лес Годаре	7,35	35,217	1200	-	-	-	MN817400	MN817441	MN817516
1058	chrysopus	-	Эфиопия	Лес Годаре	7,35	35,217	1200	-	-	-	MN817401	MN817442	MN817517
2318	chrysopus	H_68	Эфиопия	Бале	6,7	39,733	2190	-	-	-	-	-	-
2319	chrysopus	H_69	Эфиопия	Бале	6,7	39,733	2190	-	MH297548	-	-	-	-
2320	chrysopus	-	Эфиопия	Бале	6,7	39,733	2190	-	-	-	-	-	-
2341	chrysopus	H_70	Эфиопия	Бале	6,645	39,733	1900	+	MH297549	-	MN817425	MN817466	MN817540
2342	chrysopus	-	Эфиопия	Бале	6,645	39,733	1900	+	-	-	-	-	-
2354	chrysopus	-	Эфиопия	Бале	6,645	39,733	1900	+	-	-	-	-	-
2355	chrysopus	-	Эфиопия	Бале	6,645	39,733	1900	+	MN817365	-	-	-	-
2361	chrysopus	H_71	Эфиопия	Бале	6,645	39,733	1900	-	-	-	-	-	-
2377	chrysopus	-	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	1900	-	-	-	-	-	-
2470	chrysopus	-	Эфиопия	Дати Велел Н.П.	9,226	34,877	1427	+	MN817306	-	-	-	-
2519	chrysopus	-	Эфиопия	Дати Велел Н.П.	9,226	34,877	1427	+	MN817349	-	-	-	-
2613	chrysopus	-	Эфиопия	Дати Велел Н.П.	9,225	34,876	1424	-	-	-	-	-	-
2837	chrysopus	H_67	Эфиопия	Арси (Аселла)	7,918	39,187	2500	-	MH297545	-	-	-	-

3079	chrysopus	-	Эфиопия	Адола Вадера	5,817	38,961	2000	-	-	MN325017	MN297 504	MN2975 17	MN2975 30
3598	chrysopus	-	Эфиопия	Чебера Чурчура Н.П.	6,9517	36,6637	1636	-	-	-	-	-	-
3660	chrysopus	-	Эфиопия	Чебера Чурчура Н.П.	6,9517	36,6637	1637	-	-	-	-	-	-
3623	chrysopus	-	Эфиопия	Чебера Чурчура Н.П.	6,9517	36,6637	1638	-	-	-	-	-	-
11	chrysopus	-	Эфиопия	Арси (Аселла)	7,918	39,187	2500	-	MN817307	-	-	-	-
ETH0187	chrysopus	H_72	Эфиопия	Бале	6,715	39,724	2338	+	MT366177	-	-	-	-
ETH0198	chrysopus	H_91	Эфиопия	Бале	6,702	39,725	2265	-	-	-	-	-	-
ETH0199	chrysopus	H_76	Эфиопия	Бале	6,702	39,725	2265	+	-	-	-	-	-
ETH0200	chrysopus	H_77	Эфиопия	Бале	6,702	39,725	2265	+	-	-	-	-	-
ETH0220	chrysopus	H_73	Эфиопия	Бале	6,691	39,728	2123	+	-	-	-	-	-
ETH0221	chrysopus	H_73	Эфиопия	Бале	6,691	39,728	2123	+	MT366178	-	-	-	-
ETH0665	chrysopus	H_74	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	+	MN817340	-	-	-	-
ETH0689	chrysopus	H_78	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0692	chrysopus	H_79	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0697	chrysopus	H_90	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	+	-	-	-	-	-
ETH0698	chrysopus	H_89	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0702	chrysopus	H_84	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0704	chrysopus	H_75	Эфиопия	Мизан Тефери	7,019	35,557	1302	+	-	-	-	-	-
ETH0710	chrysopus	H_75	Эфиопия	Мизан Тефери	7,019	35,557	1302	+	MN817341	-	-	-	-
ETH0725	chrysopus	H_81	Эфиопия	Мизан Тефери	7,019	35,557	1302	-	-	-	-	-	-
ETH0726	chrysopus	H_86	Эфиопия	Мизан Тефери	7,019	35,557	1302	-	-	-	-	-	-
ETH0727	chrysopus	H_85	Эфиопия	Мизан Тефери	7,019	35,557	1302	-	-	-	-	-	-
ETH0915	chrysopus	H_82	Эфиопия	Йирга (окрестности Адолы Вадеры)	6,163	38,195	1831	+	-	-	-	-	-
ETH0916	chrysopus	H_87	Эфиопия	Йирга (окрестности Адолы Вадеры)	6,163	38,195	1831	+	-	-	-	-	-
ETH1377	chrysopus	-	Эфиопия	Коджи	6,81	35,254	1266	-	-	-	-	-	-

ETH1379	chrysopus	-	Эфиопия	Коджи	6,777	35,193	1440	-	-	-	-	-	-
ETH1381	chrysopus	-	Эфиопия	Коджи	6,777	35,193	1440	+	-	-	-	-	-
ETH1383	chrysopus	-	Эфиопия	Коджи	6,777	35,193	1440	+	-	-	-	-	-
ETH1407	chrysopus	H_64	Эфиопия	Мизан Тефери (Ките)	6,98	35,496	1254	+	-	-	-	-	-
ETH1409	chrysopus	H_80	Эфиопия	Мизан Тефери (Ките)	6,98	35,496	1254	-	-	-	-	-	-
ETH1411	chrysopus	H_64	Эфиопия	Мизан Тефери (Ките)	6,98	35,496	1254	-	-	-	-	-	-
ETH1439	chrysopus	H_80	Эфиопия	Мизан Тефери (Ките)	6,98	35,496	1254	-	-	-	-	-	-
ETH1440	chrysopus	H_83	Эфиопия	Мизан Тефери (Ките)	6,98	35,496	1254	-	-	-	-	-	-
ETH1442	chrysopus	H_83	Эфиопия	Мизан Тефери (Ките)	6,98	35,496	1254	-	-	-	-	-	-
ETH1478	chrysopus	H_92	Эфиопия	лес Чингава (Геча)	7,558	35,4	2102	+	-	-	-	-	-
ETH1481	chrysopus	-	Эфиопия	лес Чингава (Геча)	7,558	35,4	2102	+	-	-	-	-	-
ETH1506	chrysopus	H_88	Эфиопия	Лес Чингава	7,436	35,404	2287	+	-	-	-	-	-
ETH1547	chrysopus	-	Эфиопия	Лес Чингава	7,421	35,4	2333	-	-	-	-	-	-
ETH1567	chrysopus	-	Эфиопия	лес Белетта (Вушвуш)	7,308	36,089	1954	+	-	-	-	-	-
ETH2022	chrysopus	-	Эфиопия	лес Белетта (Джимма)	7,494	36,534	1677	-	MN817367	-	-	-	-
ETH2040	chrysopus	-	Эфиопия	лес Белетта (Джимма)	7,54	36,573	2131	-	-	-	-	-	-
ETH2085	chrysopus	H_106	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,512	36,057	2010	-	MN817369	-	-	-	-
ETH2088	chrysopus	H_105	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,556	36,059	1562	-	MN817368	-	-	-	-
ETH2092	chrysopus	H_104	Эфиопия	лес Белета (Кеффа)	7,509	36,066	2090	-	MN817366	-	-	-	-
<b><i>L.flavopunctatus</i></b>													
867	flavopunctatus	-	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,95	38,55	2600	-	-	-	-	-	-
872	flavopunctatus	H_8	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,95	38,55	2600	-	MN817316	-	MN817394	MN817435	MN817510
1957	flavopunctatus	-	Эфиопия	Дебре-Сина	9,826	39,735	3233	+	-	-	-	-	-
1964	flavopunctatus	H_9	Эфиопия	Дебре-Сина	9,826	39,735	3233	+	MN817332	MN817488	MN817410	MN817451	MN817526

1970	flavopunctatus	-	Эфиопия	Добре-Сина	9,826	39,735	3233	+	MN817333	MN817489	MN817411	MN817452	MN817527
ET1	flavopunctatus	H_8	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	-	-	-	-	-	-
ETH0006	flavopunctatus	H_8	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	+	-	-	-	-	-
ETH0007	flavopunctatus	H_8	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	+	-	-	-	-	-
ETH0008	flavopunctatus	H_8	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	+	MN817334	-	-	-	-
ETH0009	flavopunctatus	H_8	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	+	-	-	-	-	-
ETH0010	flavopunctatus	H_9	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	+	-	-	-	-	-
ETH0011	flavopunctatus	-	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,964	38,542	2454	+	-	-	-	-	-
ETH1784	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	MN817374	-	-	-	-
ETH1806	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	MN817388	-	-	-	-
ETH1810	flavopunctatus	H_12	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
ETH1824	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
ETH1828	flavopunctatus	H_13	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	MN817378	-	-	-	-
ETH1829	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
ETH1840	flavopunctatus	H_11	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
ETH1841	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	MN817377	-	-	-	-
ETH1852	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
ETH1853	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
ETH1868	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	MN817376	-	-	-	-
ETH1869	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	MN817375	-	-	-	-
ETH1870	flavopunctatus	H_10	Эфиопия	Гуасса	10,294	39,8	3320	-	-	-	-	-	-
<i>L.melanonyx</i>													
2380	melanonyx II	-	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	-	-	-	-	-
2390	melanonyx II	H_61	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	MN817305	MH325013	MH297500	MH297513	MH297526
2391	melanonyx II	H_62	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	-	-	-	-	-
2392	melanonyx II	H_61	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	MN817335	MN817490	MN817412	MN817453	XXXXX
2395	melanonyx II	H_61	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	MH297538	MN817491	MN817413	MN817454	MN817528

2396	melanonyx II	-	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	-	-	-	-	-
2397	melanonyx II	-	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	-	-	-	-	-
2398	melanonyx II	H_59	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	-	-	-	-	-
2399	melanonyx II	-	Эфиопия	Бале	6,851	39,883	4110	+	-	-	-	-	-
2643	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MN817350	-	-	-	-
2644	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	-	-	-	-
2657	melanonyx II	-	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	MH325014	MH297501	MH297514	MH297527
2660	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	-	-	-	-
2664	melanonyx II	-	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	-	-	-	-
2666	melanonyx I	H_58	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MN817308	-	-	-	-
2667	melanonyx II	-	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	MN817492	MN817414	MN817455	MN817529
2672	melanonyx I	H_57	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MH297539	MH325015	MH297502	MH297515	MH297528
2673	melanonyx I	H_57	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MH297540	MN817493	MN817415	MN817456	MN817530
2674	melanonyx I	H_58	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	MN817310	-	-	-	-
2675	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	-	-	-	-
2691	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	MH297533	-	-	-	-
2694	melanonyx I	H_57	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	MH297541	MN817494	MN817416	MN817457	MN817531
2752	melanonyx II	-	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	+	-	-	-	-	-
2754	melanonyx II	H_63	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	-	-	-	-	-
2762	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	MH297535	-	-	-	-
2763	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	MH297534	-	-	-	-
2875	melanonyx II	H_60	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	-	-	-	-	-
2889	melanonyx I	H_58	Эфиопия	Арсис (Бадда)	7,825	39,414	3791	-	MN817337	MH325016	MH297503	MH297516	MH297529
ETH0159	melanonyx II	-	Эфиопия	Бале	6,85	39,881	4134	+	MT366176				
ETH0947	melanonyx II	H_95	Эфиопия	Бале	6,992	39,703	3524	+	MN817342	-	-	-	-
ETH0948	melanonyx II	H_96	Эфиопия	Бале	6,992	39,703	3524	+	MN817343	-	-	-	-

<i>L.menageshae</i>													
868	menageshae	H_103	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,95	38,55	2600	+	MH297551	MH325007	MH297494	MH297507	MH297520
873	menageshae	H_103	Эфиопия	Менагеша Н.Л.	8,95	38,55	2600	+	MN817317	MH325008	MH297495	MH297508	MH297521
<i>L.pseudosikapusi</i>													
ETH0664	pseudosikapusi	H_37	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	+		-	-	-	-
ETH0666	pseudosikapusi	H_93	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	+	MN817321	-	-	-	-
ETH0668	pseudosikapusi	-	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	+	-	-	-	-	-
ETH0669	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	+	-	-	-	-	-
ETH0671	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	+	-	-	-	-	-
ETH0677	pseudosikapusi	H_37	Эфиопия	Мизан Тефери	7,06	35,672	1996	-	-	-	-	-	-
ETH0691	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	+	-	-	-	-	-
ETH0693	pseudosikapusi	-	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	+	-	-	-	-	-
ETH0695	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0696	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0699	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	-	-	-	-	-	-
ETH0700	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Мизан Тефери	7,062	35,673	1974	+	MN817320	-	-	-	-
ETH1380	pseudosikapusi	-	Эфиопия	Коджи	6,777	35,193	1440	+	-	-	-	-	-
ETH1382	pseudosikapusi	-	Эфиопия	Коджи	6,777	35,193	1440	+	-	-	-	-	-
951	pseudosikapusi	H_35	Эфиопия	Лес Шеко	7,067	35,5	1930	+	MN817318	MN817476	MN817395	MN817436	MN817511
952	pseudosikapusi	H_36	Эфиопия	Лес Шеко	7,067	35,5	1930	+	MN817319	MN817477	MN817396	MN817437	MN817512
<i>L.simensis</i>													

1111	simensis north II	H_54	Эфиопия	Гора Гуна	11,717	38,25	3800	+	MH297544	-	-	-	-
1119	simensis north I	H_38	Эфиопия	Гора Гуна	11,717	38,25	3800	+	MN817325	MH325009	MH297496	MH297509	MH297522
1120	simensis north I	H_38	Эфиопия	Гора Гуна	11,717	38,25	3800	-	MN817326	MH325010	MH297497	MH297510	MH297523
1148	simensis north I	H_41	Эфиопия	Гуна (Ванзай)	11,783	37,667	1800	-	MH297543	-	-	-	-
1149	simensis north II	-	Эфиопия	Гуна (Ванзай)	11,783	37,667	1800	+	-	MH325011	MH297498	MH297511	MH297524
1159	simensis north I	-	Эфиопия	гора Гуна (Дебре Табор)	11,783	37,667	1800	+	-	-	-	-	-
1160	simensis north I	-	Эфиопия	гора Гуна (Дебре Табор)	11,783	37,667	1800	+	-	-	-	-	-
1187	simensis north II	H_48	Эфиопия	Гуна (Ванзай)	11,917	37,95	2250	-	MH297556	MN817481	MN817402	MN817443	MN817518
1188	simensis north II	H_49	Эфиопия	Гуна (Ванзай)	11,917	37,95	2250	-	MH297557	MN817482	MN817403	MN817444	MN817519
1189	simensis north I	H_39	Эфиопия	Гуна (Ванзай)	11,917	37,95	2250	-	MH297558	MN817483	MN817404	MN817445	MN817520
1329	simensis north II	H_50	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,233	38,05	3250	-	MN817327	MN817484	MN817405	MN817446	MN817521
1345	simensis north II	H_52	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,233	38,05	3250	-	MN817328	MN817485	MN817406	MN817447	MN817522
1398	simensis north II	H_53	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,25	38,217	3800	-	MN817329	MN817486	MN817407	MN817448	MN817523
1417	simensis north II	H_55	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,25	38,217	3800	-	MN817330	MH325012	MH297499	MH297512	MH297525
3223	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,705	37,845	3961	+	-	-	-	-	-
3227	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,706	37,843	3965	+	-	-	-	-	-
3230	simensis north I	H_40	Эфиопия	Гора Чока	10,705	37,845	3961	-	MN817351	MN817503	MN817426	MN817467	MN817541
3231	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,705	37,845	3961	+	-	-	-	-	-
3233	simensis north I	H_45	Эфиопия	Гора Чока	10,706	37,843	3965	-	-	-	-	-	-

3235	simensis north I	H_46	Эфиопия	Гора Чока	10,706	37,843	3965	-	-	-	-	-	-
3244	simensis north I	H_47	Эфиопия	Гора Чока	10,705	37,845	3961	-	MT084824	-	-	-	-
3247	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,706	37,843	3965	+	-	-	-	-	-
3249	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,705	37,845	3961	+	-	-	-	-	-
3274	simensis north I	-	Эфиопия	Сакала	11,033	37,181	2372	+	-	-	-	-	-
3275	simensis north I	-	Эфиопия	Сакала	11,033	37,181	2372	+	MN817353	-	-	-	-
3276	simensis north I	-	Эфиопия	Сакала	11,033	37,181	2372	+	-	-	-	-	-
3286	simensis north I	-	Эфиопия	Сакала	11,033	37,181	2372	+	-	-	-	-	-
3299	simensis north I	-	Эфиопия	Сакала	11,033	37,181	2372	+	MN817352	MN817504	MN817427	MN817468	MN817542
3303	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	MN817354	-	-	-	-
3304	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	MT084827	-	-	-	-
3306	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	MN817355	MN817505	MN817428	MN817469	MN817543
3310	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	MT084829	-	-	-	-
3311	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	MT084830	-	-	-	-
3313	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	-	-	-	-	-
3315	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	-	-	-	-	-
3316	simensis north I	-	Эфиопия	Дебре Маркос	10,421	37,563	2342	+	-	-	-	-	-
3322	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,834	3779	+	MT084831	-	-	-	-
3330	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,828	3733	-	MN817356	-	MN817429	MN817470	MN817544
3382	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,828	3733	+	MT084837	-	-	-	-
3398	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,828	3733	+	MT084839	-	-	-	-

ETH0565	simensis north II	H_56	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,232	38,038	3239	+	MT084840	-	-	-	-
ETH0567	simensis north II	H_55	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,232	38,038	3239	+	MT084841	-	-	-	-
ETH0571	simensis north II	H_55	Эфиопия	Симиен Н.П.	13,232	38,038	3239	+	MT084842	-	-	-	-
ETH0621	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0626	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0627	simensis north I	H_40	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	-	MT084843	MN817497	MN817419	MN817460	MN817534
ETH0628	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0629	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0639	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0640	simensis north I	H_43	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	-	MN817338	-	-	-	-
ETH0641	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0642	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH0643	simensis north I	-	Эфиопия	Гора Чока	10,638	37,835	3780	+	-	-	-	-	-
ETH1130	simensis north I	H_44	Эфиопия	Або- Гара	12,072	39,369	3783	+	MT084845	-	-	-	-
ETH1131	simensis north I	H_42	Эфиопия	Або- Гара	12,072	39,369	3783	+	MN817339	MN817498	MN817420	MN817461	MN817535
ETH1141	simensis north I	-	Эфиопия	Або- Гара	12,072	39,369	3783	+	-	-	-	-	-
ETH1142	simensis north I	-	Эфиопия	Або- Гара	12,072	39,369	3783	+	-	-	-	-	-
ETH1147	simensis north I	H_44	Эфиопия	Або- Гара	12,072	39,369	3783	-	-	-	-	-	-
ETH1163	simensis north I	H_44	Эфиопия	Або- Гара	12,079	39,368	3642	-	MT084846	-	-	-	-
ETH1191	simensis north I	H_44	Эфиопия	Або- Гара	12,084	39,362	3533	-	MT084847	-	-	-	-
ETH1194	simensis north I	-	Эфиопия	Або- Гара	12,084	39,362	3533	+	-	-	-	-	-

ETH1201	simensis north I	-	Эфиопия	Або- Гара	12,084	39,362	3533	+	-	-	-	-	-
ETH1202	simensis north I	H_44	Эфиопия	Або- Гара	12,084	39,362	3533	+	MT084848	-	-	-	-
ETH1212	simensis north I	-	Эфиопия	Або- Гара	12,084	39,362	3533	+	-	-	-	-	-
ETH1213	simensis north I	H_44	Эфиопия	Або- Гара	12,084	39,362	3533	+	MT084849	-	-	-	-
ETH1260	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MN817357	MN817499	MN817421	MN817462	MN817536
ETH1261	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	-	MN817358	MN817500	MN817422	MN817463	MN817537
ETH1265	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	-	-	-	-	-
ETH1267	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	-	-	-	-	-
ETH1268	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MT084853	-	-	-	-
ETH1269	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MT084854	-	-	-	-
ETH1292	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MT084855	-	-	-	-
ETH1293	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MT084856	-	-	-	-
ETH1294	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	-	-	-	-	-
ETH1295	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MT084857	-	-	-	-
ETH1296	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэинт	10,85	38,792	3273	+	MT084858	-	-	-	-
ETH1310	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,874	38,786	3121	+	MN817361	-	-	-	-
ETH1311	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,874	38,786	3121	+	MN817362	-	-	-	-
ETH1312	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,874	38,786	3121	-	MT084859	-	-	-	-
ETH1313	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,874	38,786	3121	+	-	-	-	-	-
ETH1316	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,874	38,786	3121	+	MN817363	-	-	-	-
ETH1346	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,892	38,81	3406	+	MN817359	MN817501	MN817423	MN817464	MN817538
ETH1347	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,892	38,81	3406	+	MN817360	MN817502	MN817424	MN817465	MN817539
ETH1349	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,892	38,81	3406	+	MN817364	-	-	-	-
ETH1348	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,892	38,81	3406	+	-	-	-	-	-
ETH1350	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэинт	10,892	38,81	3406	+	-	-	-	-	-
ETH1351	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэинт	10,892	38,81	3406	+	MT084860	-	-	-	-

ETH1352	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,892	38,81	3406	+	MT084861	-	-	-	-
ETH1365	menageshae	H_94	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,892	38,81	3406	+	MT084862	-	-	-	-
ETH1366	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,892	38,81	3406	+	-	-	-	-	-
ETH1367	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,892	38,81	3406	+	-	-	-	-	-
ETH1368	menageshae	-	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,892	38,81	3406	+	-	-	-	-	-
ETH1624	menageshae	H_102	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,85	38,794	3198	-	-	-	-	-	-
ETH1639	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,85	38,794	3198	-	MN817379	-	-	-	-
ETH1671	menageshae	H_101	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,85	38,794	3198	-	MN817380	-	-	-	-
ETH1693	menageshae	H_64	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,878	38,816	3514	-	MN817381	-	-	-	-
ETH1698	menageshae	H_64	Эфиопия	Борена Сэйнт	10,878	38,816	3514	-	MN817382	-	-	-	-
ETH1742	menageshae	-	Эфиопия	Комбольча	11,01	39,663	2641	-	MN817383	-	-	-	-
EWC_122 32	simensis north II	H_51	Эфиопия	Симиен Н. П. (Лима Лимо)	13,197	37,893	2898	-	MN223624	-	-	-	-
EWC_122 46	simensis north II	H_108	Эфиопия	Симиен Н.П. (Санкабер)	13,233	38,038	3234	+	MN223627	-	-	-	-
EWC_122 51	simensis north II	H_53	Эфиопия	Симиен Н.П. (Санкабер)	13,233	38,038	3234	+	MN223630	-	-	-	-
EWC_123 01	simensis north II	H_109	Эфиопия	Симиен Н.П. (Санкабер)	13,233	38,038	3234	+	MN223626	-	-	-	-
EWC_123 02	simensis north II	H_110	Эфиопия	Симиен Н.П. (Санкабер)	13,233	38,038	3234	+	MN223632	-	-	-	-
WTS_119 73	simensis north II	H_107	Эфиопия	Симиен (Ченнек)	13,26	38,192	3601	+	MN223625	-	-	-	-
WTS_119 85	simensis north II	H_53	Эфиопия	Симиен (Ченнек)	13,259	38,192	3608	+	MN223631	-	-	-	-
WTS_120 18	simensis north II	H_108	Эфиопия	Симиен (Ченнек)	13,26	38,192	3601	+	MN223629	-	-	-	-
WTS_120 49	simensis north II	H_108	Эфиопия	Симиен (Ченнек)	13,261	38,192	3606	+	MN223628	-	-	-	-

Таблица 2П. Список генетически неподтвержденных образцов эфиопских *Lophuromys* (по литературным данным), видовая принадлежность которых основана только на морфологическом анализе.

Вид	Локалитет	Широта	Долгота	Высота	Источник
<i>L.brevicaudus</i>	Арси (Ширка)	7,533	39,333	3294	Kostin et al., 2019
<i>L.chrysopus</i>	Арси (Чилало)	7,933	39,133	2500	Kostin et al., 2019
<i>L.brevicaudus</i>	Арси (Бадда)	7,917	39,450	3300	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	лес Белетта	7,533	36,550	2050	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brunneus</i>	лес Белетта	7,533	36,550	2050	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brunneus</i>	лес Белетта (Бонга)	7,250	36,250	1900	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.simensis</i>	Симиен (Ченнек)	13,250	38,217	3800	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brevicaudus</i>	Арси (Чилало)	7,833	39,333	-	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.simensis</i>	гора Гуна (Дебре Табор)	11,917	37,950	2550	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brevicaudus</i>	Бале (Динчу)	7,100	39,783	3200	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.melanonyx</i>	Бале (Динчу)	7,100	39,783	3200	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brevicaudus</i>	Бале (Гедеб)	6,917	39,167	-	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	лес Годаре	7,350	35,217	1200	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.simensis</i>	гора Гуна	11,717	38,250	3800	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chercherensis</i>	Черчерские горы (Хирна)	9,217	41,100	2000	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chercherensis</i>	Черчерские горы (Хирна)	9,333	41,267	2700	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	Бале (лес Харенна)	6,700	39,733	2400	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.melanonyx</i>	Бале	6,850	39,883	4050	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brevicaudus</i>	Бале (Котера)	7,000	39,683	3500	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.menageshae</i>	лес Менагеша	8,950	38,550	2600	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.flavopunctatus</i>	лес Менагеша	8,950	38,550	2600	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.simensis</i>	Симиен (Рас Дашен)	13,233	38,417	3400	Lavrenchenko et al., 2007

<i>L.brevicaudus</i>	Бале (лес Харенна)	6,750	39,733	2760	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.simensis</i>	Симиен (Санкабер)	13,233	38,050	3250	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.pseudosikapusi</i>	лес Шеко	7,067	35,500	1930	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	лес Шеко	7,067	35,500	1930	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	Бале (лес Харенна)	6,450	39,733	1680	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.simensis</i>	гора Гуна (Ванзай)	11,783	37,667	1800	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	Сидамо (окрестности Адолы Вадеры)	6,550	38,467	2500	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	гора Гуге	6,333	37,667	2500	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.chrysopus</i>	гора Гуге	6,217	37,667	2400	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.flavopunctatus</i>	Аддис Абеба	9,033	38,750	2600	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.flavopunctatus</i>	Дебре Сина (Анкобер)	9,583	39,750	3000	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.flavopunctatus</i>	Бонке (Валамо)	6,967	37,883	1900	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brunneus</i>	Гимби (окрестности Дати Велел)	9,167	35,833	2150	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brunneus</i>	лес Белетта (Джимма)	7,667	36,833	1800	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brunneus</i>	Манно	8,833	37,333	2800	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.brevicaudus</i>	гора Гуге	6,083	37,383	3200	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.menageshae</i>	Аддис Абеба	9,033	38,750	2600	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.menageshae</i>	Дебре Маркос	10,350	37,717	2500	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.menageshae</i>	окрестности леса Менагеша	9,917	38,250	2100	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.melanonyx</i>	Дере Сина	9,833	39,733	3300	Lavrenchenko et al., 2007
<i>L.melanonyx</i>	Бале (Динчу)	7,110	39,747	-	Yalden et al., 1976
<i>L.melanonyx</i>	Бале (Гарба)	6,917	39,833	-	Yalden et al., 1976
<i>L.melanonyx</i>	Бале	6,950	39,750	-	Yalden et al., 1976

Таблица 3П. Последовательности адаптеров и iTru праймеров, использованных для подготовки ddRad библиотек. Жирным шрифтом в таблице обозначены уникальные комбинации адаптеров (баркоды) и праймеров (индексы), необходимые для дальнейшей идентификации образцов (ДНК-баркодирование).

Название адаптера	Последовательность (5'—3')
i5-upper_01	ACGACGCTCTCCGATCTCATCC*A
i5-lower_01	[PHO]AATTT <b>TGGATG</b> AGATCGGAAGAGCGTCGTGTAGGGAAAGAGTGT
i5-upper_02	ACGACGCTCTCTCCGATCTAGCAAT*C
i5-lower_02	[PHO]AATTT <b>GATTGCT</b> AGATCGGAAGAGCGTCGTGTAGGGAAAGAGTGT
i5-upper_03	ACGACGCTCTCTCCGATCTGTGTTGG*T
i5-lower_03	[PHO]AATT <b>ACCAACAC</b> AGATCGGAAGAGCGTCGTGTAGGGAAAGAGTGT
i7-upper_01	[PHO]CGAGATCGGAAGAGCACACGTaatcc
i7-lower_01	GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCGATC*T
i7-upper_02	[PHO]CGTAGATCGGAAGAGCACACGTaatcc
i7-lower_02	GTGACTGGAGTTCAGACGTGTGCTCTTCCGATCT*A
Название праймера	Последовательность (5'—3')
iTru5_03_A	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACA <b>ACACCAC</b> ACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_B	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACT <b>GAGCTGT</b> ACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_C	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACC <b>CAGGAA</b> ACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_D	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACT <b>GACA</b> ACCACACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_E	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACT <b>GTTCCG</b> TACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_F	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACC <b>CTAGAGA</b> ACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_G	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC <b>GCATA</b> ACGACTCTTTCCC TA*C
iTru5_03_H	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACC <b>AGTGCT</b> TACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_A	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC <b>GGTACG</b> AAACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_B	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACA <b>AGCAT</b> CGACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_C	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC <b>GCCA</b> ATACACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_D	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC <b>CTGTAT</b> GCACACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_E	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACAC <b>CTTAGG</b> ACACTCTTTCCC TA*C

iTru5_05_F	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACTCAGCCTTACACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_G	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACACATGCCAACACTCTTTCCC TA*C
iTru5_05_H	AATGATACGGCGACCACCGAGATCTACACGATGGAGTACACTCTTTCCC TA*C
iTru7_201_10	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGGTATCCGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_201_11	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATGATGTCGAGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_204_10	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATGAGAAGGTGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_204_11	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTCTTACGGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_205_10	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATAACAGGTGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_206_01	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATAGTCTTGGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_206_09	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGTCAGTGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_206_11	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATACAGTGACGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_206_12	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATGTTGGCATGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_208_03	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGCAAGACGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_210_03	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTCACTCGAGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_401_08	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATAACCTACGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_201_09	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATCAACCGTAGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_202_07	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATAGAGACTCGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_202_12	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATCACGCAATGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_203_05	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGGTTCGAGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_204_06	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATATCCGTTGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_206_03	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATACACTACCGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_208_04	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGCACTTGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_208_12	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATAGTTTCGCAGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_210_06	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTCACCTAGGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_401_01	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTCGTGCATGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_401_02	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATATGGCGATGTGACTGGAGTTCA*G
iTru7_402_11	CAAGCAGAAGACGGCATAACGAGATTGCTTGCTGTGACTGGAGTTCA*G

Таблица 4П. Схема разбиения на партиции и оптимальные модели нуклеотидных замещений, определенные PartitionFinder для филогенетического анализа.

Оптимальные модели	Партиции
GTR+I+G	12SrRNA, 16SrRNA, tRNA (Thr)
TRN+G	ND6b, ATP6a
K81UF	ATP6b, CYTBb
GTR+I+G	ND5c, ATP6c
TRN+I+G	ATP8a, tRNA_Pro
F81+G	ATP8b
TRN+G	ATP8c
SYM+I+G	COX1a, tRNA (Leu), COX3a, tRNA (Tyr)
HKY+I	COX1b
GTR+I+G	ND4Lc, COX1c, COX2c
TRN+I+G	COX2a, ND1a, CYTBa
HKY+I	COX3b, COX2b
TIM+I+G	COX3c, ND1c, ND6a, ND3c, ND4c
TRN+I+G	ND2c, CYTBc
TRN+I+G	ND1b
GTR+I+G	ND2a, ND4a, tRNA (Val)
TVM+I+G	ND2b, ND4Lb, ND3b, ND5b, ND4b
GTR+G	tRNA (Met), ND3a, ND4La
TVM+I+G	ND5a, tRNA (Gln), tRNA (Cys), tRNA (Ser), tRNA (Trp), tRNA (Gly), tRNA (phe)
TRN+I	ND6c
HKY+I+G	tRNA (Lys), tRNA (Glu), tRNA (Ile), tRNA (Ala), tRNA (Arg)
HKY	tRNA (Asn), tRNA (Ser)
HKY+I	tRNA (Asp), tRNA (His)
HKY+I	tRNA (Leu)

Для последующего филогенетического анализа было выделено 24 партиции. Для белок-кодирующих генов первая кодон-позиция кодона обозначена буквами «a», вторая позиция - «b», а третья позиция - «c».

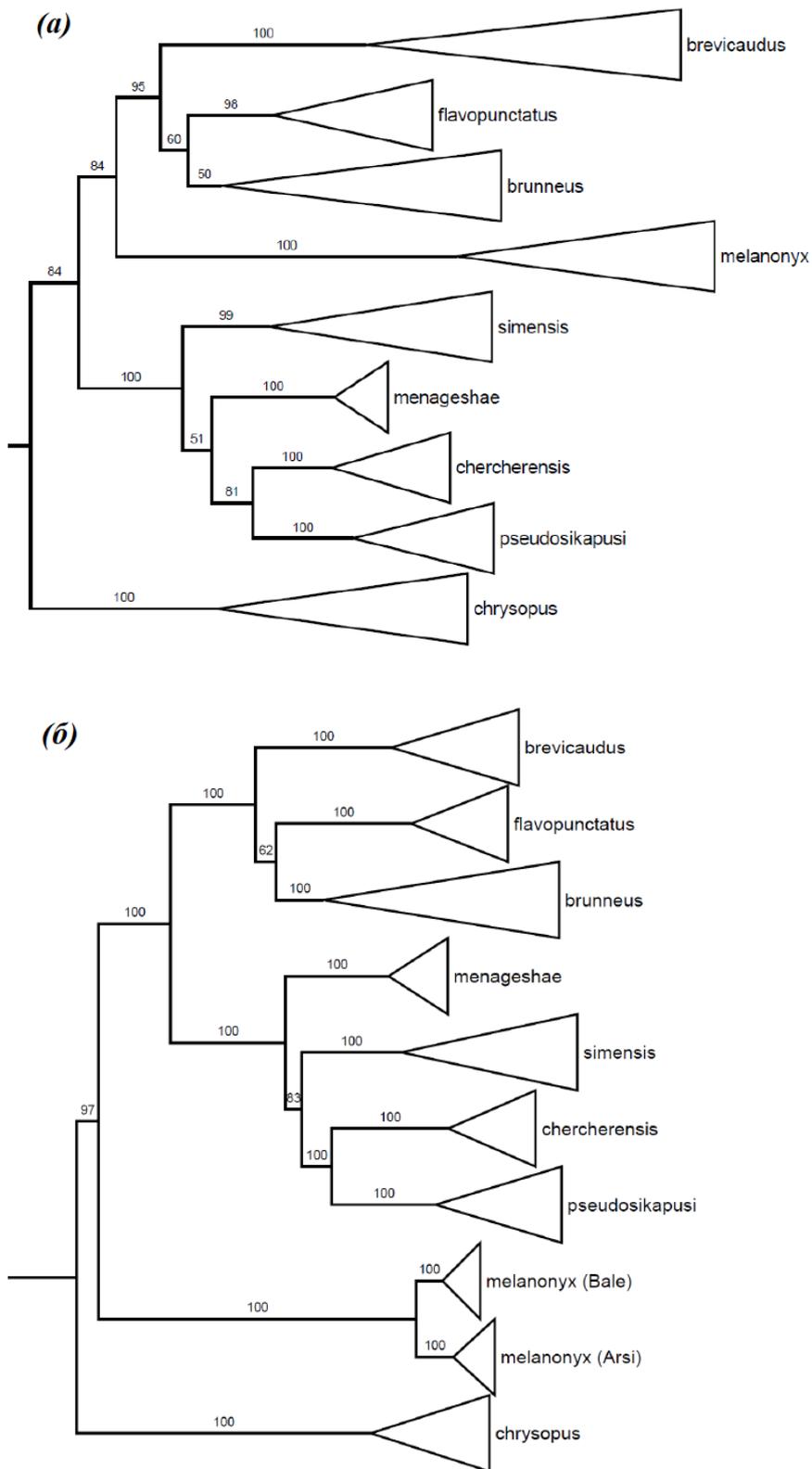
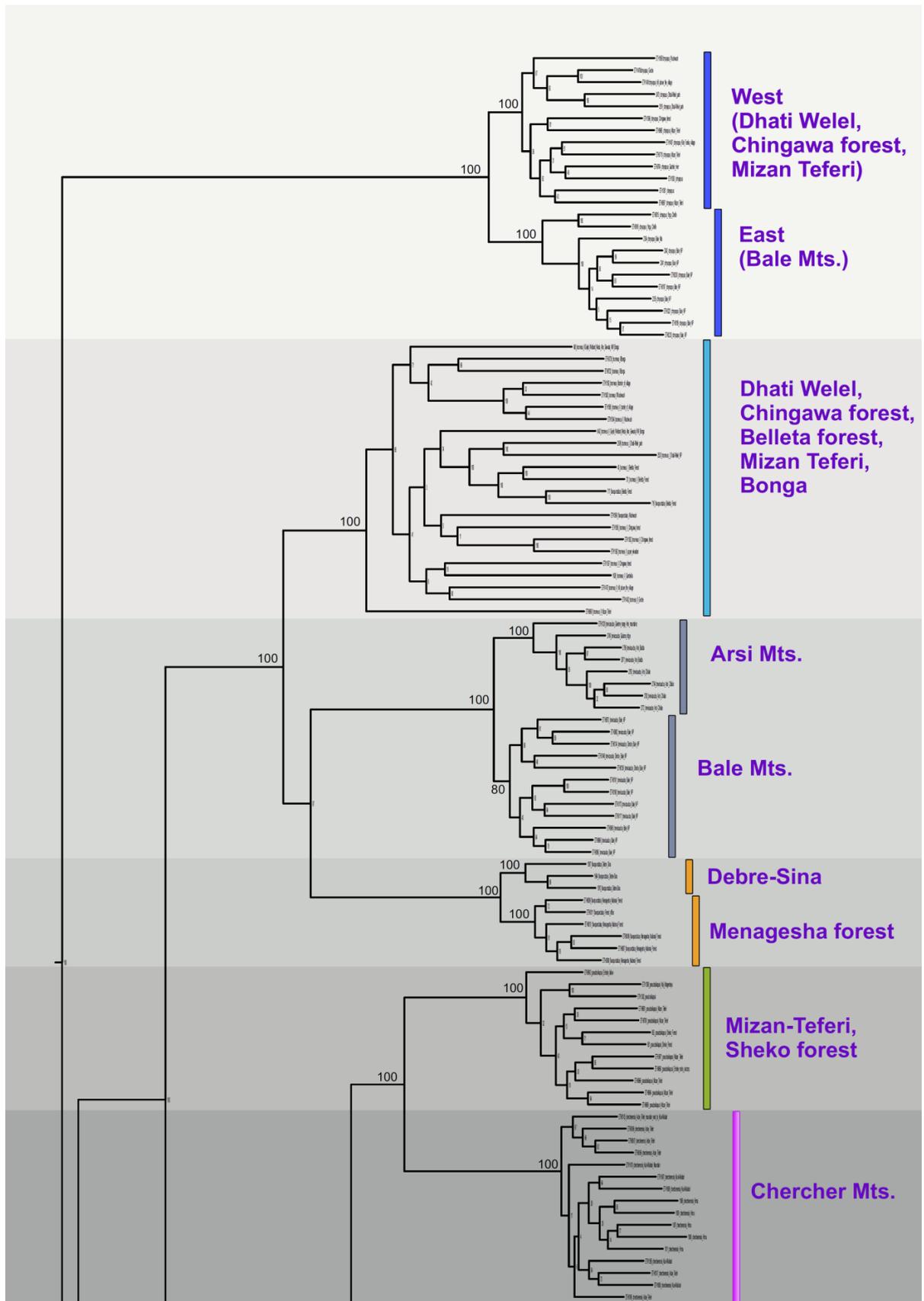


Рисунок 1П. ML реконструкция эфиопских *Lophuromys*, полученная на основе альтернативных наборов объединенных SNP данных ddRAD с низким количеством отсутствующей информации (a) 699 SNP присутствующих у 90% образцов; (б) 13 184 SNP, присутствующих у 30% образцов, соответственно.



- |   |  |   |
|---|--|---|
| <span style="color: blue;">█</span> <i>L. chrysopus</i>     | <span style="color: grey;">█</span> <i>L. brevicaudus</i>      | <span style="color: green;">█</span> <i>L. pseudosikapusi</i> |
| <span style="color: lightblue;">█</span> <i>L. brunneus</i> | <span style="color: orange;">█</span> <i>L. flavopunctatus</i> | <span style="color: pink;">█</span> <i>L. chercherensis</i>   |

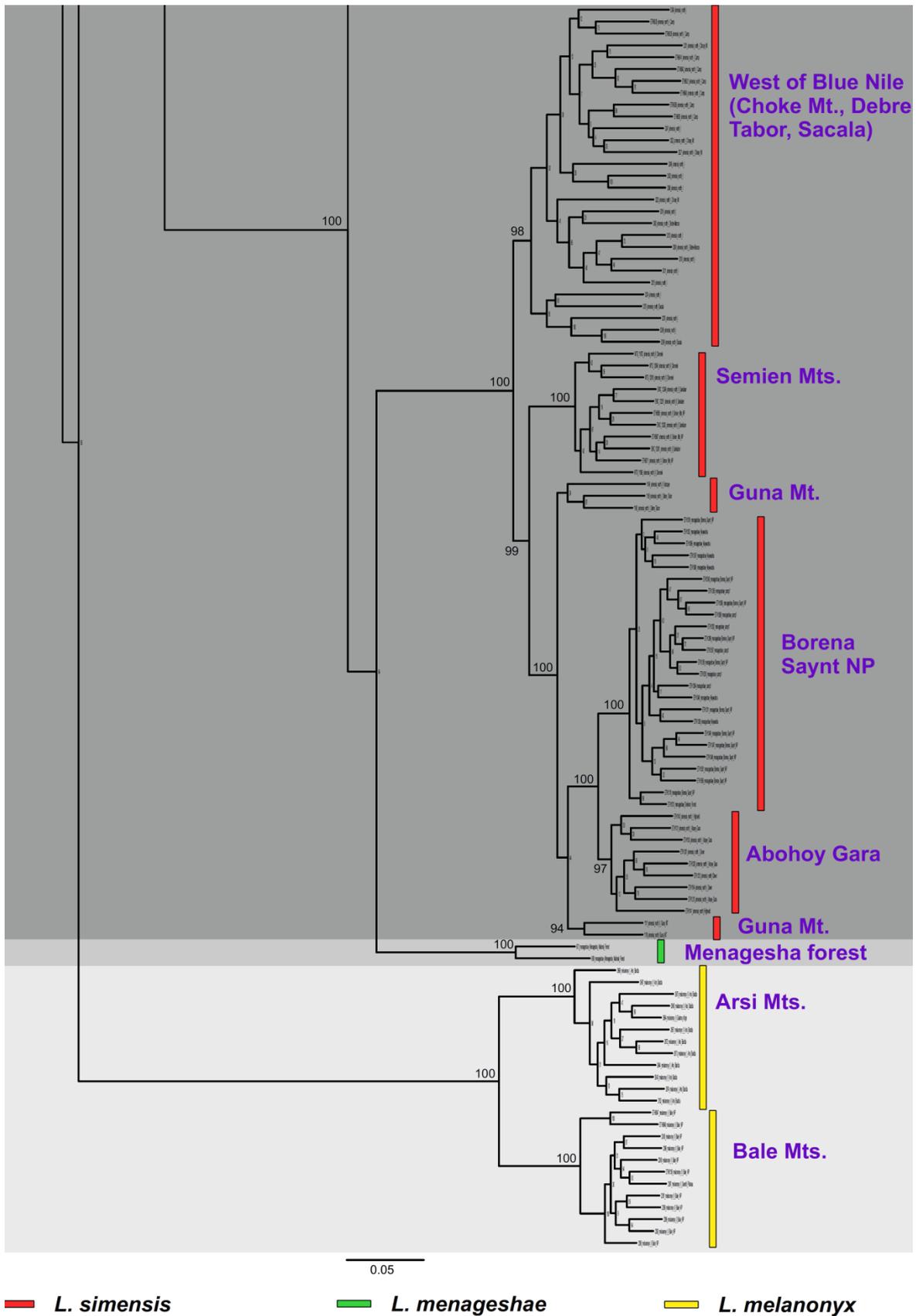


Рисунок 2П. Полное филогенетическое ML дерево на основе объединенных 71 341 SNP из генотипирования ddRAD.

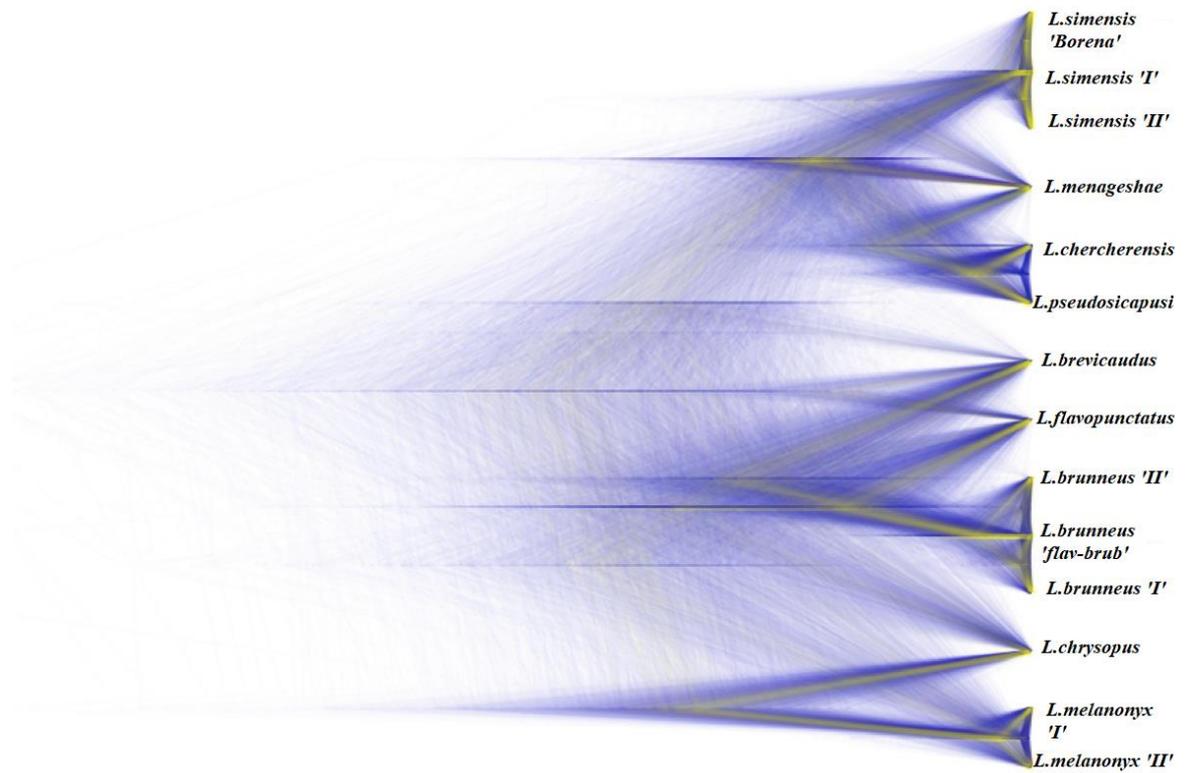


Рисунок 3П. Расширенная визуализация 4 500 деревьев, полученных при помощи алгоритма МСМС в DensiTree. Линии желтого цвета обозначают топологию консенсусного дерева эфиопских *Lophuromys*.

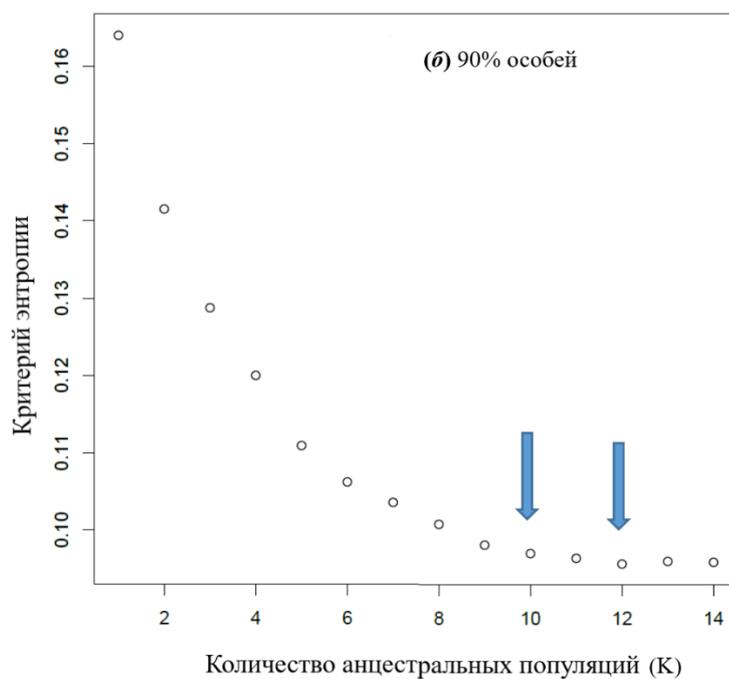
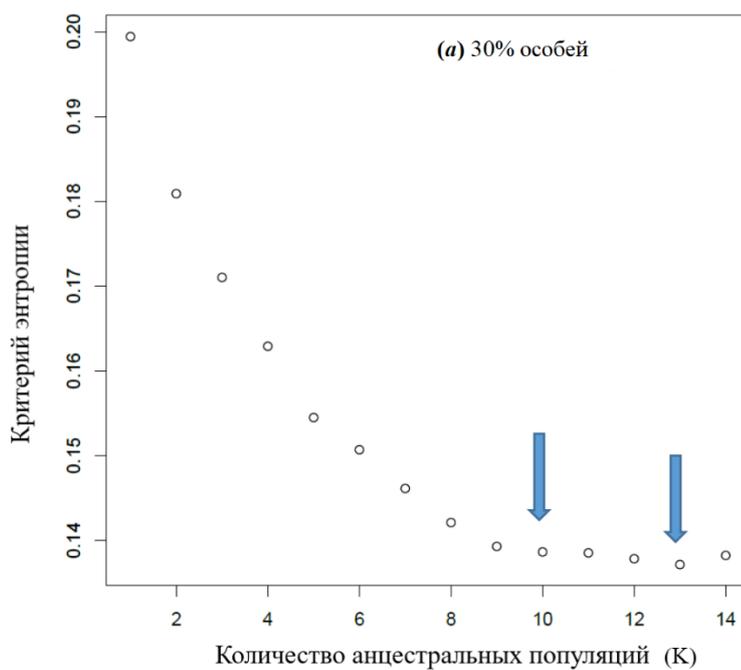


Рисунок 4П. Значения критерия энтропии в зависимости от количества популяций в анализе sNMF. (а) Для SNP, присутствующих у 30% особей; (б) Для SNP, присутствующих у 90% особей. Результаты, представленные на рис. 12, указаны стрелками.

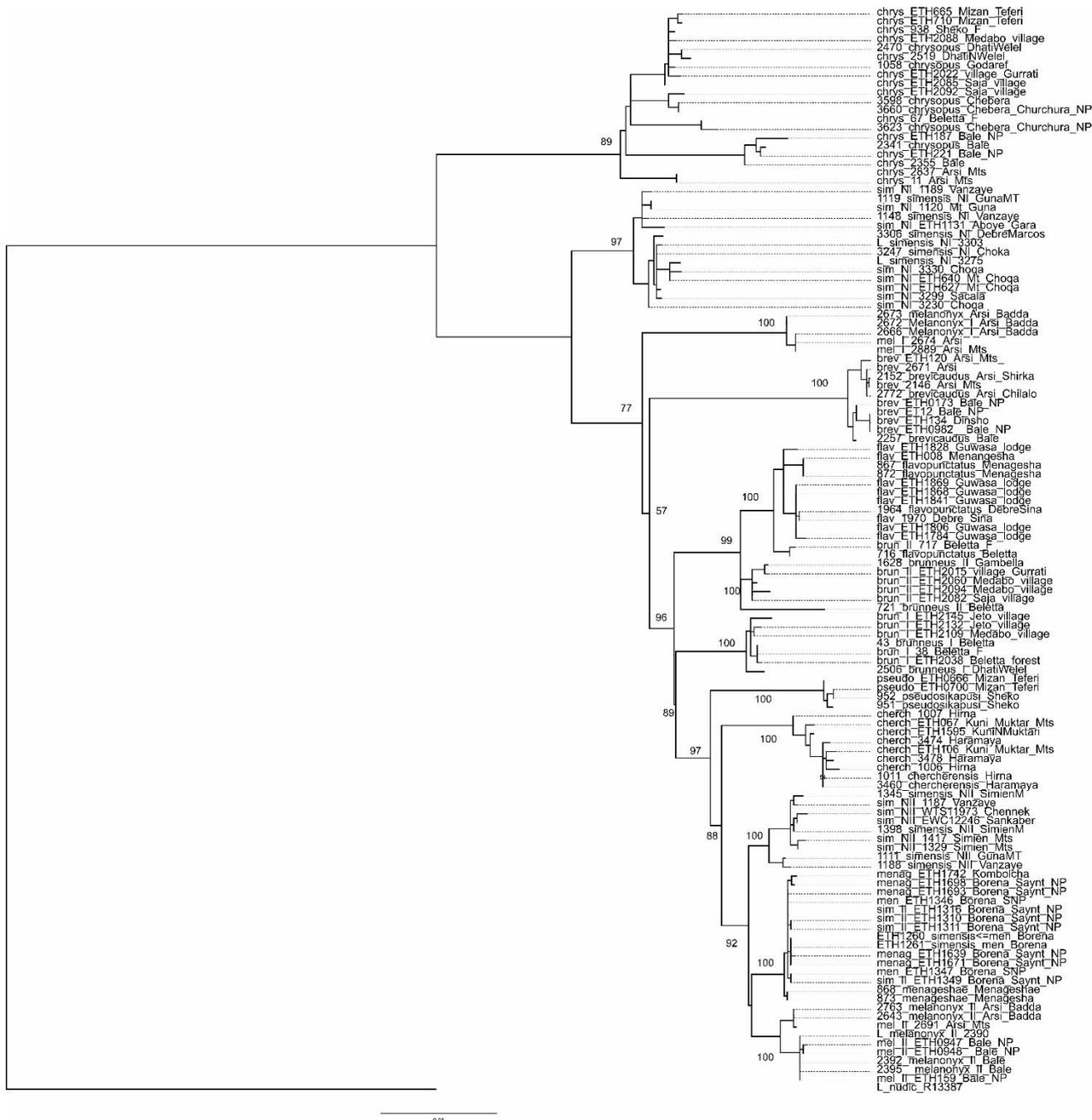


Рисунок 5П. Расширенное филогенетическое ML дерево эфиопских *Lophuromys* на основе гена *CYTB*.

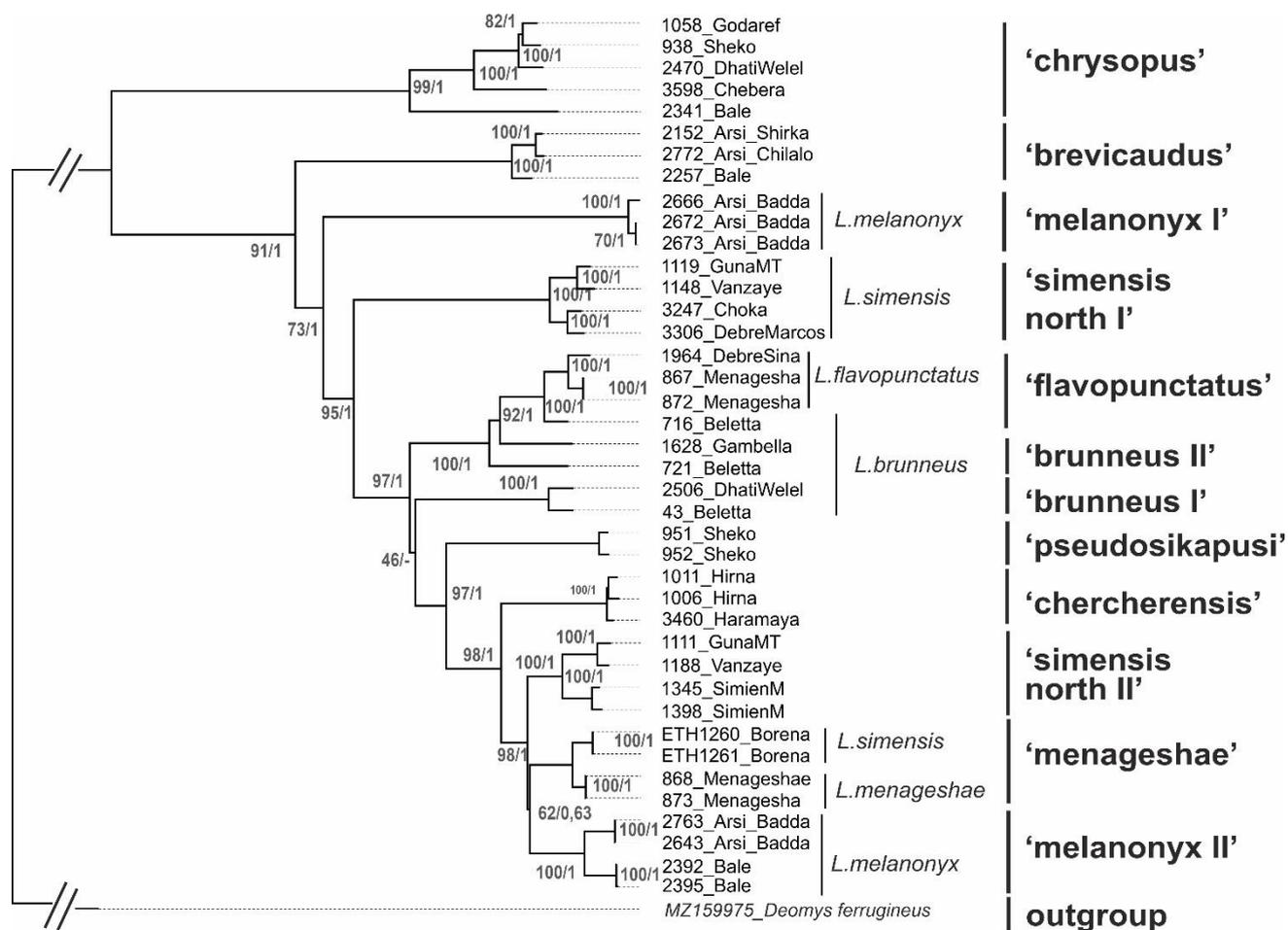


Рисунок 6П. Расширенное филогенетическое ML дерево эфиопских *Lophuromys* на основе объединенных последовательностей 37 митохондриальных генов (13 белок-кодирующих PCGs, 2 рРНК и 22 тРНК). Цифрами над узлами обозначены бутстреп поддержки ML-анализа и апостериорные вероятности BI.