На правах рукописи

ЛАВРЕНЧЕНКО Леонид Александрович

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЭФИОПСКОГО НАГОРЬЯ: ПУТИ И ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ГОРНЫХ ТРОПИКОВ

03.00.08 – зоология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва 2009

Работа выполнена в Учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор, Никольский Александр Александрович

доктор биологических наук, Холодова Марина Владимировна

доктор биологических наук, Баклушинская Ирина Юрьевна

Ведущая организация: Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет

Защита диссертации состоится 27 октября 2009 г. в 14 часов на заседании Диссертационного Совета Д 002.213.01 в учреждении Российской академии наук Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, телефон/факс (495) 952-35-84

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д.33.

Автореферат разослан "_____" _____2009 г.

Ученый секретарь
Диссертационного Совета
кандидат биологических наук

Т.П. Крапивко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Сохранение биологического разнообразия, большая часть которого сконцентрирована в тропиках, является одной из наиболее актуальных проблем современности. Исследование процессов, создающих и поддерживающих тропическое биоразнообразие, имеет особое значение как для тестирования ряда гипотез, сформулированных в рамках эволюционной теории, так и для разработки основных концепций биологии охраны природы. Хотя уже в классических работах А. Уоллеса (Wallace, 1878) и Ф. Добржанского (Dobzhansky, 1950) были предприняты попытки объяснения происхождения богатства и разнообразия тропических биот, до сих пор предметом острых дискуссий остаются возможные модусы диверсификации и видообразования в тропиках (Hill, Hill, 2001). Гипотезы о природе данных процессов могут быть разделены на две основные категории: 1) аллопатрические модели, исходящие из физической изоляции дивергирующих популяций, и 2) “градиентная” модель, постулирующая парапатрическое видообразование на выраженном градиенте природных условий (Haffer, 1997; Moritz et al., 2000). Для верификации этих гипотез необходимо тестирование реальных природных ситуаций методами молекулярной филогении (Patton, Smith, 1992; Orr, Smith, 1998; Moritz et al., 2000). Подобных работ пока явно недостаточно, вследствие чего механизмы диверсификации, ответственные за возникновение современного тропического биоразнообразия, остаются неясными. Тропические горные регионы традиционно рассматриваются как своеобразные эволюционные центры – источники пополнения видового разнообразия соседних равнинных областей (Reig, 1986; Roy, 1997; Jetz et al., 2004). Широко распространенное представление о том, что в возникновении и поддержании современного биологического разнообразия особую роль играют тропические горные леса (где “нивелирование” особенностями местного рельефа глобальных колебаний климата способствует как выживанию старых филетических линий, так и образованию новых) основано на анализе очень немногих групп организмов (Fjeldsa, Lovett, 1997; Fjeldsa et al., 1999; Garcia-Moreno, Fjeldsa, 2000) и нуждается в дополнительном эмпирическом подтверждении. Неоднократно постулировались более высокие темпы эволюционной диверсификации в горных областях по сравнению с равнинными территориями (в пределах тропической зоны) (для обзора см. Moritz et al., 2000). Однако подобный анализ в континентальном масштабе выполнен пока только для птиц Южной Америки (Weir, 2006). Эфиопия включает 50% среднегорий (выше 2000 м над ур. м.) и 80% высокогорий (выше 3000 м над ур. м.) всего Афротропического региона (Yalden, 1983). Своеобразие фауны Эфиопского нагорья обусловлено его изолированным положением, выраженным высотным градиентом природных условий, их резкими изменениями в плейстоцене, исключительно разнообразной геоморфологией и островным характером современных горных местообитаний. Вследствие этого, млекопитающие данной территории представляют удобную модель для изучения особенностей генезиса эндемичной фауны горных тропиков в условиях изоляции, экологических аспектов эволюции и эмпирической проверки конкурирующих гипотез видообразования.

Цели и задачи исследования

Цель работы: выявление путей и особенностей формирования териофауны Эфиопского нагорья в условиях изоляции; установление закономерностей процессов эволюционной диверсификации наземных позвоночных в горных тропиках. В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию фауны млекопитающих Эфиопии с использованием современных методов систематики; установить состав, таксономическую структуру, филогенетические и зоогеографические связи млекопитающих – эндемиков Эфиопии.

2. Реконструировать молекулярные филогении избранных модельных групп видов млекопитающих – эндемиков Эфиопского нагорья и на основании гипотезы молекулярных часов определить возраст дивергенции отдельных форм.

3. На основе реконструированных филогений, временных датировок, особенностей современного распространения, а также палеонтологических и палеогеографических данных восстановить эволюционные истории этих групп.

4. Выявить особенности формирования в условиях изоляции современного разнообразия млекопитающих лесов и высокогорий Эфиопии.

5. На основании сопоставления полученных данных с имеющимися литературными сведениями установить закономерности процессов эволюционной диверсификации наземных позвоночных в горных тропиках.

Научная новизна

Впервые с использованием результатов анализа молекулярных филогений совокупности модельных групп предпринята попытка реконструкции истории формирования материковой региональной териофауны. Благодаря использованию современных методов систематики показано, что видовое разнообразие мелких млекопитающих Эфиопии существенно выше, чем предполагалось ранее. Впервые проведена реконструкция эволюционных историй ряда групп млекопитающих (рода *Desmomys*, *Stenocephalemys*, *Otomys*, надвидовой комплекс *Lophuromys flavopunctatus* s. l., группа эндемичных видов *Crocidura*). Показано, что эфиопские представители надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s. l. представляют собой пример множественной ретикуляции (включающей как современную, так и древнюю гибридизацию) среди видов, населяющих ограниченную территорию. Показано, что белозубки *Crocidura*, эндемичные для Эфиопии, представляют относительно недавнюю радиацию достаточно древней группы. Впервые на материале по млекопитающим подтверждена гипотеза об особой эволюционной роли ограниченных районов горных тропиков, где долговременная климатическая стабильность способствует как выживанию старых филетических линий, так и образованию новых. Выдвинута гипотеза об “усилении” в условиях Эфиопского нагорья общей для горных тропиков тенденции к более высоким темпам диверсификации интенсивной адаптивной радиацией местных форм, спровоцированной предполагаемой исходной бедностью лесной фауны и формированием на рубеже плиоцена и плейстоцена высокогорных ландшафтов. Впервые на материале по африканским млекопитающим проведена эмпирическая

проверка двух конкурирующих гипотез видообразования (“градиентной” модели и модели “рефугиумов”).

Теоретическая и практическая значимость

Результаты работы вносят вклад в понимание процессов, создающих и поддерживающих современное тропическое биоразнообразие. Данное исследование дополняет инструментарий историко-фаунистического анализа молекулярно-филогенетическими подходами, что, в частности, открывает новые возможности для выявления разновозрастных “пластов” отдельных фаун. Полученные сведения по систематике, экологии, распространению и природоохранному статусу были использованы при написании видовых очерков эндемичных грызунов, землероек и рукокрылых для международного пятитомного издания, в котором впервые были обобщены данные по млекопитающим всего африканского континента (The Mammals of Africa, vol. 3 (Rodentia), vol. 4 (Soricomorpha, Chiroptera), ed. D. Happold. London: Academic Press, 2009). Кариотипы восьми видов грызунов были включены в “Атлас хромосом млекопитающих” (Atlas of Mammalian chromosomes, eds. S. O’Brien, J. Menninger, W. Nash. Hoboken, NY: Wiley-Liss. 2006, 714 p.), который является наиболее полной на сегодняшний день сводкой кариологических данных в объеме класса.

Полученные данные по инвентаризации редких млекопитающих, их генетической структуре и идентификации ключевых местообитаний, а также предложения по охране этих видов переданы эфиопским организациям (Министерству по науке и технологии, Управлению по охране дикой природы). Эти сведения используются для разработки отдельных природоохранных проектов и мероприятий, в частности, при организации новых национальных парков. Результаты настоящей работы были включены в мировую базу данных по охране млекопитающих (рабочее совещание экспертов африканской секции программы МСОП “Оценка биоразнообразия млекопитающих”, Лондон, январь 2004 г.). Все виды грызунов, землероек и рукокрылых – эндемиков Эфиопии и несколько более широко распространенных видов грызунов охарактеризованы автором в категориях Международной Красной Книги (2006 IUCN Red List of Threatened Species. <www.iucnredlist.org>).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Анализ молекулярных филогений совокупности модельных групп представляет необходимую составляющую реконструкции истории региональной фауны.

2. Фауна млекопитающих лесов Эфиопии была сформирована в основном тремя путями: диверсификацией исходно лесных древних автохтонных групп, “рекрутированием” видов из смежных высотных зон с последующим адаптивным формообразованием, ограниченной иммиграцией лесных видов из Центральной и Восточной Африки.

3. Возникновение богатой и разнообразной фауны млекопитающих высокогорий Эфиопии определялось историей формирования Эфиопского нагорья и его географическим положением.

4. Эмпирические данные не подтверждают популярные ныне представления о значительной роли процессов парапатрического видообразования в формировании современного тропического биоразнообразия.

5. На защиту также выносятся: новые данные о таксономической структуре териофауны Эфиопии, оригинальные данные о видовом составе и филогенетической структуре модельных групп млекопитающих, реконструированные эволюционные истории этих групп.

Апробация работы

Основные положения работы были представлены на 5-ом съезде Всесоюзного териологического общества (Москва, 1990); на 5-ом международном конгрессе систематической и эволюционной биологии (Будапешт, 1996); на 4-ом ("Изолированные сообщества позвоночных в тропиках") и 5-ом ("Африканское биоразнообразие: молекулы, организмы, экосистемы") международных симпозиумах по тропической биологии (Бонн, 1999, 2004); на 8-ом и 9-ом международных симпозиумах по мелким млекопитающим Африки (Париж, 1999 и Морогоро, 2003); на международной конференции по биоразнообразию Эфиопии (Аддис-Абеба, 2000); на международных совещаниях "Териофауна России и сопредельных территорий" (Москва, 2003, 2007); на 13-ом Зоологическом конгрессе стран Бенилюкса (Лувен, 2006); на конференции "Современные проблемы биологической эволюции" (Москва, 2007); на международной конференции "Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики" (Черноголовка, 2007); на юбилейной конференции "Совместная Российско-Эфиопская Биологическая Экспедиция: 20 лет научного сотрудничества" (Аддис-Абеба, 2007); на конференции "Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих" (Пенза, 2009).

Публикации. По теме диссертации опубликованы 64 научные работы, включая 22 статьи в журналах из списка ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 302 страницах машинописного текста и состоит из введения, 9 глав, выводов и списка цитируемой литературы, включающего 497 наименований, иллюстрирована 54 рисунками и 18 таблицами, дополнена 1 приложением.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во Введении обосновывается актуальность избранной темы, определены цели и задачи исследования.

Глава 1. Природные условия Эфиопии, история исследований териофауны страны

В главе дана физико-географическая и палеогеографическая характеристика Эфиопии. Большую часть территории страны занимает обширное нагорье (средняя высота которого около 2200 м над ур. м.), самое большое среди обособленных горных массивов Африки. Горный характер страны определяет четко выраженную высотную поясность ландшафтов. С увеличением высоты друг друга последовательно сменяют зона саванн, леса различного типа, верещатники и афро-альпийская зона. Возникновение Эфиопского нагорья – результат процесса отложения вулканических извержений, происходивших с середины эоцена вплоть до плиоцена. Образование собственно плато относится к позднему олигоцену – миоцену. Значительная высота нагорья является следствием, как общего поднятия территории, так и интенсивных извержений в третичном периоде. Возникновение рифта, рассекающего Эфиопское нагорье на две неравные части: основную северо-западную и меньшую по размеру юго-восточную, относится к миоцену, полностью он был сформирован в раннем плиоцене. Ископаемые растительные ассоциации (представленные макрофоссилиями и палиноспектрами), обнаруженные в нескольких регионах Эфиопского нагорья, позволяют предполагать существование здесь на протяжении миоцена биома, физиономически и таксономически сходного с современными лесами Западной и Центральной Африки. Палинологические данные свидетельствуют о возникновении в позднем плиоцене на Эфиопском нагорье высокогорных травянистых сообществ, горных лесов и верещатников. Периодические колебания климата в плейстоцене определяли значительную динамику высотных границ растительных поясов. Так, верхняя граница леса, ныне находящаяся на уровне около 3300 м над ур. м., во времена гляциальных максимумов проходила ниже на 1000-1500 м (т.е. на уровне 1800-2300 м над ур. м.). По некоторым данным (Kingdon, 1990) во времена максимальных оледенений плейстоцена альпийские и субальпийские области северной части Эфиопского нагорья и Анатолийского полуострова соединялись через узкую полосу схожих биотопов Ближнего Востока и берегов Красного моря. Естественно, что такая связь давала уникальные предпосылки для ограниченного проникновения палеарктических видов растений и животных в глубь африканского континента.

Представлен обзор палеонтологических данных по млекопитающим Эфиопии (плиоцен – плейстоцен). Относительно хорошо изученные фауны этого возраста известны в основном из знаменитых мест находок ископаемых гоминид. Эти локальности ограничены долинами среднего течения реки Аваш и нижнего течения реки Омо и относятся к эфиопской части Великого Африканского Рифта. Показано, что такие черты, как высокая степень эндемизма и наличие неафриканских по происхождению элементов, были свойственны фауне млекопитающих Эфиопии уже с начала плиоцена. Так как своеобразие современной териофауны страны определяется в основном афро-альпийскими и горно-лесными видами, наибольший интерес для нас представляют палеонтологические находки из собственно Эфиопского нагорья. К сожалению, подобных ископаемых остатков известно гораздо меньше и изучены они несравненно хуже. Кроме того, во всей тропической Африке лесные мелкие

млекопитающие по тафономическим причинам представлены в палеонтологической летописи крайне скудно, вследствие чего использование современных молекулярно-генетических методов при реконструкции эволюционных историй отдельных групп является особенно востребованным.

Представлена краткая история изучения современных млекопитающих Эфиопии. Определены регионы страны, наименее изученные в этом отношении: обширные лесные массивы юго-запада и ряд изолированных горных массивов центральной и северной частей Эфиопского нагорья. Особо следует отметить практически полное отсутствие до конца 80-х годов работ с использованием цитогенетических и молекулярных методов, что делало невозможным как инвентаризацию фауны на современном уровне, так и филогенетические реконструкции отдельных (в том числе и эндемичных) групп видов. Действующая с 1986 г. и получившая официальный статус в 1987 г., Совместная Российско-Эфиопская (до 1991 г. Советско-Эфиопская) Биологическая Экспедиция, является наиболее долго действующим международным научным проектом в Эфиопии. Настоящее исследование – результат участия автора в работах данной Экспедиции в течение всего периода ее существования.

Глава 2. Материал и методы

Общие сведения. Основой работы послужили данные по млекопитающим Эфиопии, полученные автором в 1986-2008 гг. во время семнадцати экспедиционных поездок в составе Совместной Российско-Эфиопской Биологической Экспедиции (общая длительность полевых исследований составляет 652 дня). Предпочтение отдавалось наименее изученным или наиболее многообещающим с фаунистической точки зрения территориям. Особое внимание уделялось изучению высотного аспекта распространения млекопитающих. При обследовании значительных высотных градиентов с сохранившейся естественной растительностью площадки для сбора материала закладывались через каждые 100 метров (по высоте). Всего было собрано 3528 мелких и средних млекопитающих, большая часть сборов сдана на постоянное хранение в Зоологический музей МГУ, остальная часть находится в Музее естественной истории Аддис-Абебского Университета. Кроме того, автором обработано 876 экземпляров грызунов, землероек, рукокрылых и даманов из Эфиопии и других стран Восточной и Центральной Африки в следующих зоологических хранилищах: Британском Музее (Естественной Истории) (Лондон, Великобритания), Харрисоновском Институте (Центре исследований по биоразнообразию, Севенокс, Кент, Великобритания), Ливерпульском музее (Великобритания), Королевском музее Центральной Африки (Тервюрен, Бельгия), Зоологическом Институте и Музее Александра Кенига (Бонн, Германия), Музее Естественной Истории Аддис-Абебского университета (Эфиопия).

В качестве модельных групп избраны грызуны и землеройки из родов *Desmomys*, *Lophuromys*, *Stenocephalemys*, *Otomys* и *Crocidura*. Виды, относящиеся к этим родам, составляют основу населения мелких млекопитающих различных высотных поясов Эфиопского нагорья. Обилие среди них эндемиков страны (рода *Desmomys* и *Stenocephalemys* целиком эндемичны для Эфиопии) позволяет предполагать, что

ключевые события эволюционных историй данных групп происходили на исследуемой территории.

Реконструкция филогений избранных модельных видовых групп грызунов проводилась в основном с использованием данных по нуклеотидным последовательностям двух митохондриальных генов (цитохрома *b* и 16S рРНК). На первом этапе наших исследований для этой цели также применялся метод электрофоретического анализа белков. Выявленное нами широкое распространение ретикулярных процессов среди эфиопских *Lophuromys* потребовало дополнительных исследований этой группы с использованием ядерных маркеров (RAPD-PCR анализ). При изучении филогенетических отношений представителей семейства Soricidae, помимо секвенирования гена цитохрома *b*, использовался метод inter-SINE-PCR. Молекулярно-генетическое исследование белозубок рода *Crocidura* проводилось совместно с Банниковой А.А., RAPD-PCR анализ *Lophuromys* – совместно с Потаповым С.Г. При определении видового разнообразия рукокрылых Эфиопии использовались нуклеотидные последовательности стандартного маркера для ДНК-штрихкодирования животных (митохондриального гена 1 субъединицы цитохром С оксидазы). Подобные последовательности длиной около 600 н.п. для собранных нами 118 экземпляров 24 видов определены Ивановой Н.В. на базе Канадского центра ДНК-штрихкодирования (Canadian Center for DNA barcoding, Biodiversity institute of Ontario) в рамках проекта “Рукокрылые Эфиопии”.

Морфометрия и многомерная краниометрия. Помимо взятия стандартных промеров тела, для отдельных групп проводились краниометрические исследования. Всего краниометрически исследовано 1147 мелких млекопитающих (из них 649 экземпляров из модельных групп) из Эфиопии. При работе с модельными группами использовалось следующее число краниальных промеров: *Desmomys* и *Otomys* – 21, *Stenocephalemys* – 16, *Lophuromys* – 24, *Crocidura* – 14. Для разграничения форм, относящихся к таксономически сложным надвидовым комплексам, и выявления их возможной морфологической специфики краниометрические признаки обрабатывались методами многомерной статистики (методом главных компонент и дискриминантным анализом) с использованием программного пакета STATISTICA, версия 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

Цитогенетический анализ. Всего кариологически изучено 523 особи грызунов, землероек, рукокрылых, даманов и зайцеобразных, относящихся к 79 видам (в том числе 267 экземпляров 31 вида из модельных групп). Впервые описаны кариотипы 44 видов млекопитающих (включая 29 видов из модельных групп). Препараты метафазных хромосом приготавливались из клеток костного мозга по стандартной методике воздушно-высушенных препаратов с предварительным колхицинированием живых зверьков (Ford, Hamerton, 1956). Дифференциальное окрашивание хромосом проводили с использованием методик С- (Sumner, 1972) и G- (Seabright, 1971) окрасок. В связи со спецификой полевой работы часть хромосомных препаратов изучена на уровне рутинной и С- окрасок. G-окраска использовалась в основном при работе с привезенными животными в лабораторных условиях. Цитогенетический анализ проводился совместно с Булатовой Н.Ш. и Анискиным В.М.

Аллозимный анализ. Методами аллозимного анализа исследовано 436 экземпляров грызунов и землероек, относящихся к 23 видам (из них 267 особей 12 видов из модельных групп). Использованы стандартные методы электрофореза в горизонтальном блоке крахмального геля и вертикальном блоке полиакриламидного геля, а также гистохимического выявления спектров ферментов и неферментных белков (Davis, 1964; Peacock et al., 1965; Selander et al., 1971; Harris, Hopkinson, 1978). Всего исследовано 34 аллозимных локуса, в единовременных анализах по отдельным группам млекопитающих исследовано от 17 до 28 локусов. Данная работа проводилась совместно с Милишниковым А.Н. и Лихновой О.П. Уровни генетической дивергенции оценивались с использованием дистанций Неи (Nei, 1978) и Роджерса (Rogers, 1972), которые вычислялись при помощи программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1989). Филогенетические отношения между отдельными формами были реконструированы на основе этих генетических дистанций с использованием метода наименьших квадратов Фитча-Марголиаша (Fitch, Margoliash, 1967) и метода ближайшего связывания (Saitou, Nei, 1987) при помощи программы PHYLIP v.3.5c (Felsenstein, 1993), а также дистантного метода Вагнера (Farris, 1972) при помощи программы BIOSYS-1 (Swofford, Selander, 1989).

Анализ нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов. Нуклеотидные последовательности одного или двух митохондриальных генов (цитохрома *b* или цитохрома *b* и 16S рРНК) прочитаны для 215 экземпляров 40 видов грызунов, землероек и прыгунчиков из Эфиопии (из них 174 экземпляра 28 видов относились к модельным группам). Автором определены также нуклеотидные последовательности двух данных генов у 65 особей 18 видов рода *Lophuromys* из других регионов Африки. Филогенетический анализ проводился с использованием данных по последовательностям гена цитохрома *b* или по объединенным последовательностям генов цитохрома *b* и 16S рРНК. В последнем случае гипотеза об однородности объединенных последовательностей проверялась с использованием ILD-теста (Farris et al., 1995). Помимо оригинальных данных, в эти анализы были также включены гомологичные последовательности представителей как конспецифических популяций, так и родственных видов и родов, взятые из базы данных GenBank и обширной базы данных Молекулярной лаборатории Королевского Института Естественных Наук Бельгии (Брюссель). Реконструкция филогении проводилась при помощи алгоритмов максимальной экономии (MP), ближайшего связывания (NJ) и максимального правдоподобия (ML) с использованием программы PAUP*, версия 4.0b4a (Swofford, 2000). Для анализа методами NJ и ML, с помощью программы ModelTest 3.06 (Posada, Crandall, 1998), определялась оптимальная модель эволюции данных последовательностей. При анализе методом NJ использовались также более простые двухпараметрическая модель Кимуры (K2P) (Kimura, 1980) и модель Тамуры-Неи (TrN) (Tamura, Nei, 1993). Степень устойчивости полученных филогенетических реконструкций оценивалась при помощи метода бутстрепа (10000 и 100 реплик для NJ-MP и ML анализов, соответственно). В качестве показателей относительных времен дивергенции отдельных форм грызунов использовались высоты узлов ультраметрических ML деревьев, полученных на основе оптимальной модели и с привлечением условия молекулярных часов, при анализе как

объединенных данных по последовательностям генов цитохрома *b* и 16S рРНК, так и последовательностей только гена цитохрома *b*. Возраст дивергенции отдельных клад был определен также с использованием средних некорректированных p-дистанций по полным последовательностям гена цитохрома *b* (учитывались только трансверсии в третьем положении кодона). Для проверки соответствия полученных данных гипотезе молекулярных часов были выполнены тест на относительную скорость (Tajima, 1993) с использованием программы MEGA, версия 2.1 (Kumar et al., 2001) и тест отношения правдоподобий (LRT) (Felsenstein, 1981). Для модельных групп грызунов оценки абсолютных времен вычислялись исходя из традиционно принимаемой датировки времени дивергенции *Mus*/*Rattus* (12 млн. лет) (Jaeger et al., 1986; Jacobs, Downs, 1994). Времена дивергенции для землероек рода *Crocidura* определялись на основе оценки скорости накопления трансверсий третьего положения (μ_{tv3}) равной 0.0187 замен за млн. лет (Bannikova et al., 2006) с использованием нелинейного регрессионного анализа, позволяющего оценивать скорость накопления мутаций в полной последовательности гена цитохрома *b*, исходя из значения μ_{tv3}. Возраст событий колонизации, предположительно приведших к формированию определенных клад, определялся как временной интервал между: 1) дивергенцией между данной кладой и ее сестринской группой, обитающей в предковой области, и 2) наиболее базальной диверсификацией в пределах этой клады (по Vences, 2005).

Глава 3. Род лесных бороздчатозубых крыс *Desmomys*

Проведенные нами морфологические и цитогенетические исследования показали, что род лесных бороздчатозубых крыс *Desmomys* включает два вида, *D. harringtoni* и *D. yaldeni*, оба они являются эндемиками Эфиопского нагорья. Эти виды хорошо различаются по особенностям внешней и краниальной морфологии, а также структуре их кариотипов (Lavrenchenko, 2003). Хотя хромосомные наборы обоих видов имеют одинаковое диплоидное число (2n=52), использование С-окраски позволило выявить существенные различия между ними. *D. harringtoni* обитает на большей части территории Эфиопии (как к западу, так и к востоку от Рифтовой долины) на высотах от 1350 до 3300 м над ур. м., занимая достаточно разнообразные лесные и кустарниковые местообитания. Ареал недавно описанного нами *D. yaldeni* включает небольшой район юго-запада страны и ограничен узким высотным поясом (1800-1930 м над ур. м.), где распространен определенный тип влажных вечнозеленых горных лесов. Последнее позволяет предположить, что этот вид является стенобионтным, будучи намного более специализированной лесной формой, чем *D. harringtoni*. Проведенный нами филогенетический анализ (Lavrenchenko, Verheyen, 2005), основанный на объединенных последовательностях фрагментов двух митохондриальных генов (цитохрома *b* и 16S рРНК, всего 907 н.п.), выявил монофилию как “африканской линии” (в понимании Ducroz et al., 2001), включающей трибы Arvicanthini и Otomyini, так и арвикантин. Оба вида *Desmomys* образуют монофилетическую группу, которая является сестринской по отношению к другому представителю арвикантин, роду *Rhabdomys* (рис. 1). *D. harringtoni* и *D. yaldeni* относятся к глубоко дивергировавшим линиям, различаясь по 6.4% нуклеотидных замен для гена 16S рРНК и 12.0% для гена цитохрома *b*. Данные дистанции лежат в

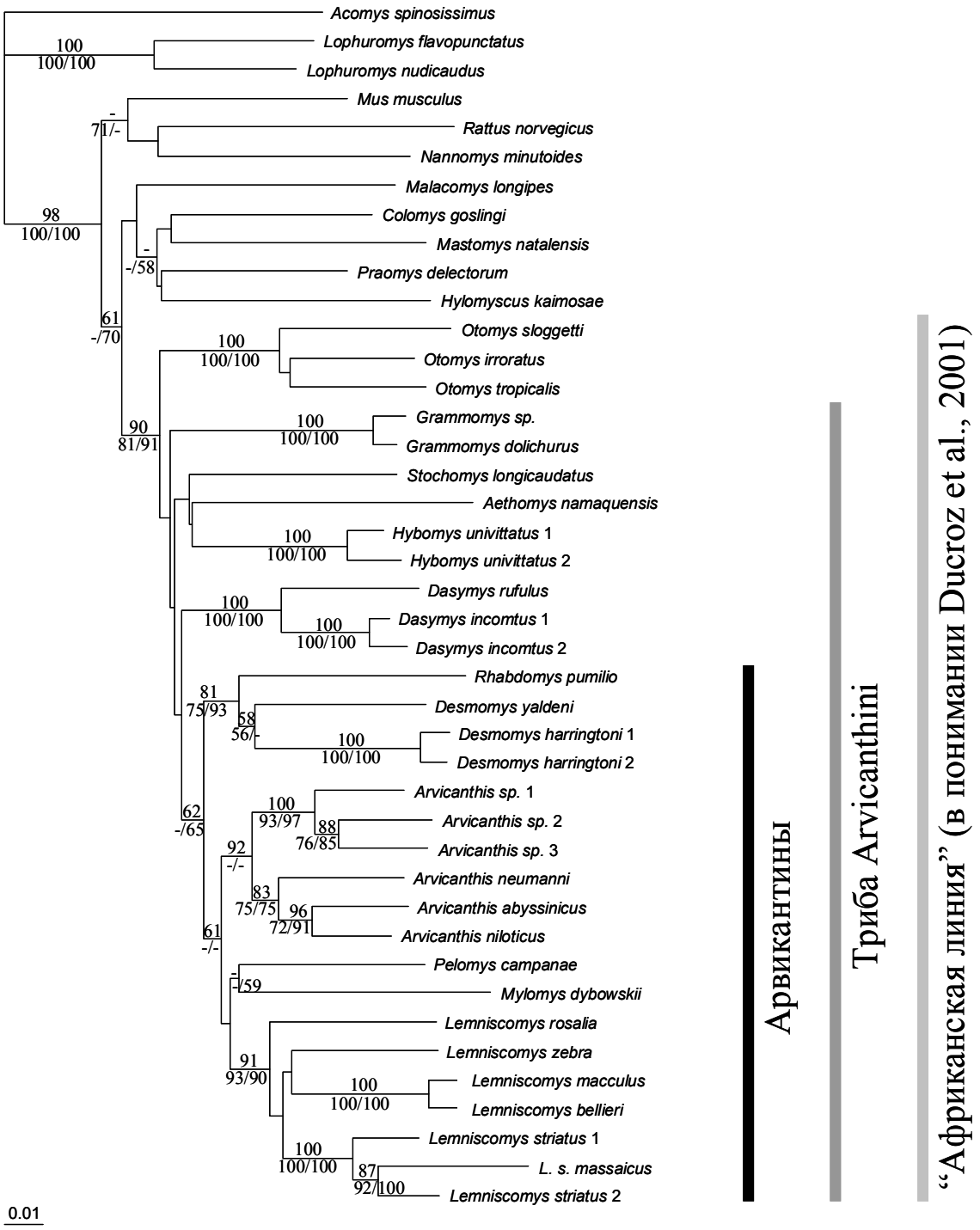

Рис. 1. Филогенетическое дерево трибы Arvicanthini и родственных групп, построенное на основании объединенных последовательностей генов цитохрома *b* и 16S рРНК. Топология дерева и длины ветвей соответствуют таковым NJ дерева, полученного с использованием модели TrN. Значения индексов бутстрепа (>50%) показаны верхними цифрами для NJ анализа, нижними – для MP и ML анализов.

пределах, обычных для хорошо дифференцированных видов или даже близких родов африканских Murinae. Также был проведен филогенетический анализ Arvicanthini на основе полных последовательностей гена цитохрома *b* (1140 н.п.) меньшего числа сиквенсов (n=35), включая два экземпляра *D. harringtoni* из горного массива Сымен. Топологии полученных в результате данного анализа кладограмм соответствуют

таковым по объединенным фрагментам генов цитохрома *b* и 16S рРНК. Следует отметить необычно высокий уровень генетической дифференциации между конспецифическими линиями, выявленный у *D. harringtoni*. Так, различия по гену цитохрома *b* между экземплярами из леса Менагеша и массива Сымен (в среднем – 5.0% замен) превышают верхний предел внутривидовой генетической изменчивости, обычно фиксируемой для данного гена у Muroidea (Patton, Smith, 1992).

Временные оценки дивергенции между *D. harringtoni* и *D. yaldeni*, полученные с использованием как длин ветвей ультраметрического дерева, так и принципа регрессии, оказались поразительно схожи (4.97-5.10 и 5.00 млн. лет, соответственно), что позволяет отнести диверсификацию в пределах данного рода к раннему плиоцену. Выявленные сестринские отношения *Desmomys* и преимущественно южноафриканского *Rhabdomys* (дивергенция которых отнесена к позднему миоцену, полученные оценки возраста этого события – 7.45-8.42 млн. лет) могут свидетельствовать о древней связи между фаунами Эфиопского нагорья и Южной Африки. В настоящее время ископаемые остатки *Desmomys* не известны (Turner et al., 1999; C. Denys, личное сообщение). Поскольку оба современных вида этого рода являются эндемиками Эфиопского нагорья и могут быть отнесены к категории лесных, наиболее непротиворечивым является предположение о протекании всей эволюции *Desmomys* в лесных биотопах данной территории. Полученные на основе гипотезы молекулярных часов временные оценки показали относительно более раннюю базальную диверсификацию в пределах рода *Desmomys* по сравнению с другими изученными надвидовыми комплексами грызунов – эндемиков Эфиопского нагорья (см. далее). Раннее обособление (отнесенное к началу плиоцена) столь специализированного лесного вида как *D. yaldeni* свидетельствует о древнем происхождении некоторых элементов лесной фауны мелких млекопитающих Эфиопии.

Глава 4. Надвидовой комплекс крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s. l.

Представители надвидового комплекса крапчатых жестковолосых мышей *Lophuromys flavopunctatus* s. l. широко распространены в лесных и кустарниковых местообитаниях на территории северо-восточной Анголы, Д. Р. Конго, Руанды, Бурунди, Уганды, Кении, Танзании, Малави, северной Замбии и северного Мозамбика (Verheyen et al., 2002). Северная область распространения данной группы ограничена Эфиопским нагорьем и изолирована от основной части ареала аридными территориями, непригодными для обитания жестковолосых мышей. На основании изменчивости метрических признаков и особенностей окраски из Эфиопии было описано семь форм жестковолосых мышей, позднее все они были сведены в синонимы единого вида *L. flavopunctatus* (Musser, Carleton, 1993). Кроме того, морфологически хорошо дифференцированный *L. melanonyx* был описан из горного массива Бале (Petter, 1972), позднее его обитание было обнаружено в окрестностях Дебре Сина (Yalden et al., 1976). Особенности внешнего облика (крупный размер, светлая окраска) и социальной организации (ярко выраженный колониальный образ жизни, групповой сигнал предупреждения об опасности) резко отличают этого

специализированного обитателя афро-альпийской зоны от остальных жестковолосых мышей. Таким образом, считалось, что в Эфиопии обитают только два вида *Lophuromys*: эндемичный *L. melanonyx* и *L. flavopunctatus*, широко распространенный в Центральной и Восточной Африке. Проведенные нами исследования с использованием молекулярно-генетических и цитогенетических анализов, а также методов многомерной морфометрии, позволили оценить реальное таксономическое разнообразие данной группы на территории страны (Lavrenchenko et al., 1998, 2000, 2001, 2004, 2007; Анискин и др., 1997; Милишников и др., 2000, Лавренченко, 2007). Описаны три новых вида (*L. pseudosikapusi*, *L. menageshae*, *L. chercherensis*), видовой статус подтвержден также для четырех ранее описанных таксонов (*L. chrysopus*, *L. brevicaudus*, *L. brunneus* и *L. simensis*). Таким образом, сейчас мы признаем существование на территории Эфиопии девяти видов *Lophuromys*. Все они являются эндемиками Эфиопского нагорья, относятся к видовой группе *L. flavopunctatus* s. l. и хорошо различаются по ряду молекулярно-генетических (аллозимы, RAPD-PCR, мтДНК), морфологических и, частично, цитогенетических признаков.

В то же время, показано неполное соответствие выявленных митохондриальных линий видовым границам эфиопских *Lophuromys*. Так, две глубоко дивергировавшие линии (“North-I” и “North-II”, различаются по 6.5% нуклеотидных замен для гена цитохрома *b*) сосуществуют в некоторых популяциях *L. simensis* (рис. 2). Гаплотипы “Flav-Brun” и “Brun-I” (различающиеся по 6.7% нуклеотидных замен) найдены в популяциях *L. brunneus*, при этом только первая группа обнаружена у другого вида *L. flavopunctatus* s. str. Напротив, гаплотипы, представляющие морфологически “хорошие” виды *L. melanonyx* и *L. menageshae* (первый из них также обладает резко отличающимся хромосомным набором), очень близки как друг к другу, так и к группе “North-II” (различаются по 1.5-2.1% нуклеотидных замен). Подобные генетические дистанции соответствуют среднему уровню внутривидовой изменчивости, отмеченному для гена цитохрома *b* у Muroidea (Patton, Smith, 1992).

RAPD-PCR анализ выявил, что *L. brunneus*, обладающие гаплотипами “Flav-Brun”, занимают в определенной степени промежуточное положение между “чистыми” *L. brunneus* и *L. flavopunctatus* s. str. Этим же методом показаны высокая степень обособления между *L. simensis*, *L. menageshae* и *L. melanonyx*, а также отсутствие дифференциации между носителями двух глубоко дивергировавших митохондриальных гаплотипов (“North-I” и “North-II”) первого вида. Подобное несоответствие уровней дифференциации по митохондриальным и ядерным маркерам может быть объяснено современной гибридизацией между *L. flavopunctatus* s. str. и *L. brunneus*, и успешной интрогрессией “чужеродной” мтДНК в некоторых популяциях *L. simensis* в результате древней гибридизации (Lavrenchenko et al., 2004). Результаты многомерного анализа краниальной морфологии показали, что предполагаемые гибриды *brunneus* x *flavopunctatus* s. str. занимают в пространстве двух первых главных компонент промежуточное положение между “чистыми” *L. brunneus* и *L. flavopunctatus* s. str. Дискриминантным анализом краниальных промеров показана явно выраженная дифференциация между тремя группами, обладающими очень близкими митохондриальными гаплотипами (*L. simensis* с гаплотипами “North-II”, *L. menageshae* и *L. melanonyx*), в то время как две группы *L. simensis* (“North-I” и “North-

II"), оказались практически неразличимы (Lavrenchenko et al., 2007). Этот результат хорошо согласуется с выдвинутой гипотезой об интрогрессии "чужеродной" мтДНК вследствие давних событий гибридизации между *L. simensis*, *L. menageshae* и *L. melanonyx*.

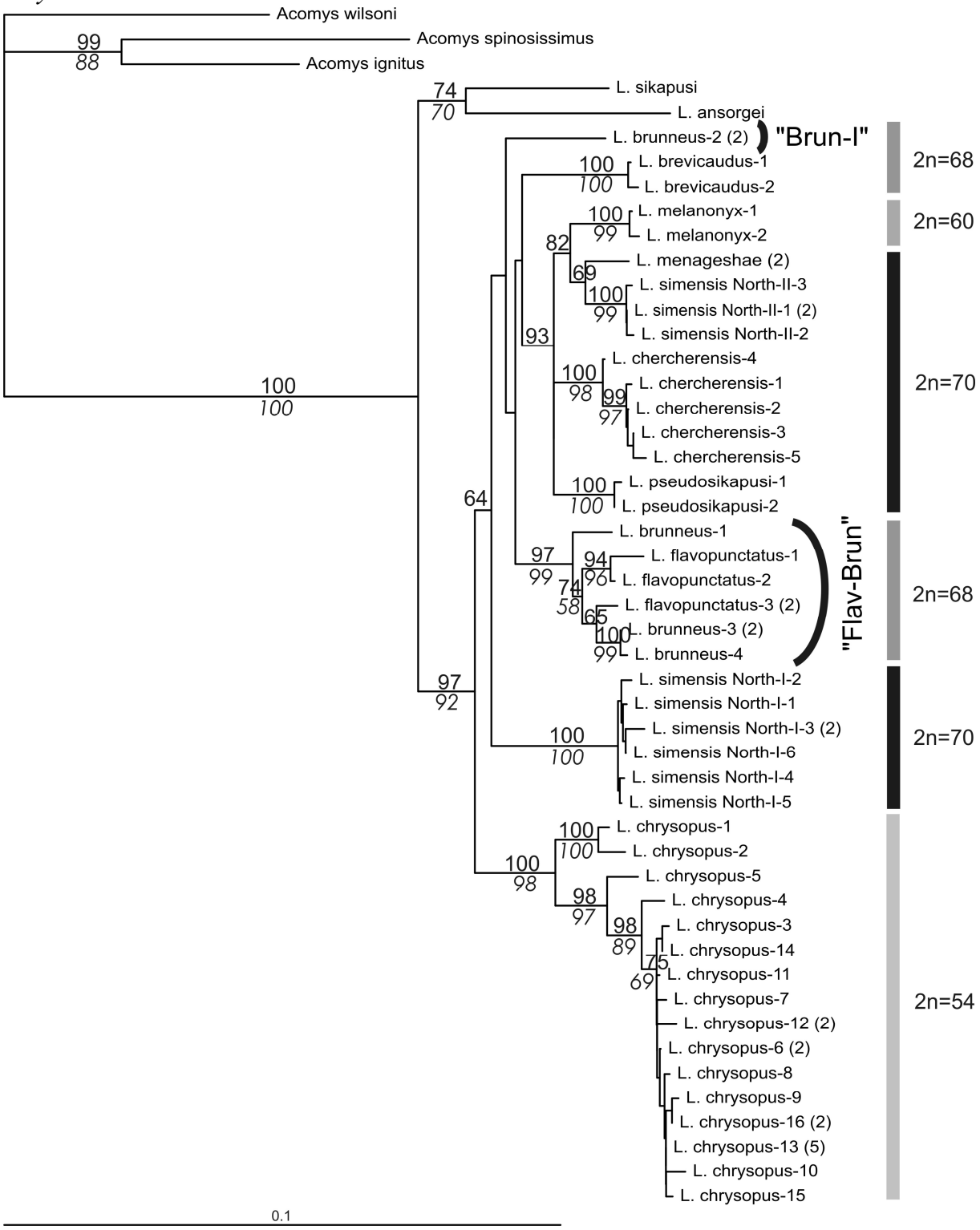

Рис. 2. Филогенетическое дерево эфиопских *Lophuromys*, построенное на основании анализа объединенных последовательностей генов цитохрома *b* и 16S рРНК. Топология дерева и длины ветвей соответствуют таковым дендрограммы, полученной методом NJ с использованием оптимальной модели (TrN+G+I). Значения индексов бутстрепа (>50%) показаны верхними цифрами для NJ, нижними – для MP анализов. Три вида *Acomys* использованы в качестве внешней группы.

Число видов крапчатых жестковолосых мышей, населяющих Эфиопское нагорье (девять), сопоставимо с таковым, известным для территории остальной части ареала данного надвидового комплекса (двенадцать) (рис. 3). Следует отметить следующие существенные различия между этими двумя непересекающимися наборами видов: (1) общий уровень межвидового морфологического разнообразия существенно выше среди эфиопских таксонов (Lavrenchenko et al., 2007); (2) обитание в условиях локальной симпатрии показано для семи из девяти эфиопских видов, в то время как все неэфиопские виды строго аллопатричны (Lavrenchenko et al., 2007; Verheyen et al., 2007); (3) по контрасту с данными, подтверждающими широкую распространенность ретикулярных процессов у *L. flavopunctatus* s. l. Эфиопского нагорья, не выявлено никаких свидетельств межвидового переноса мтДНК среди неэфиопских видов.

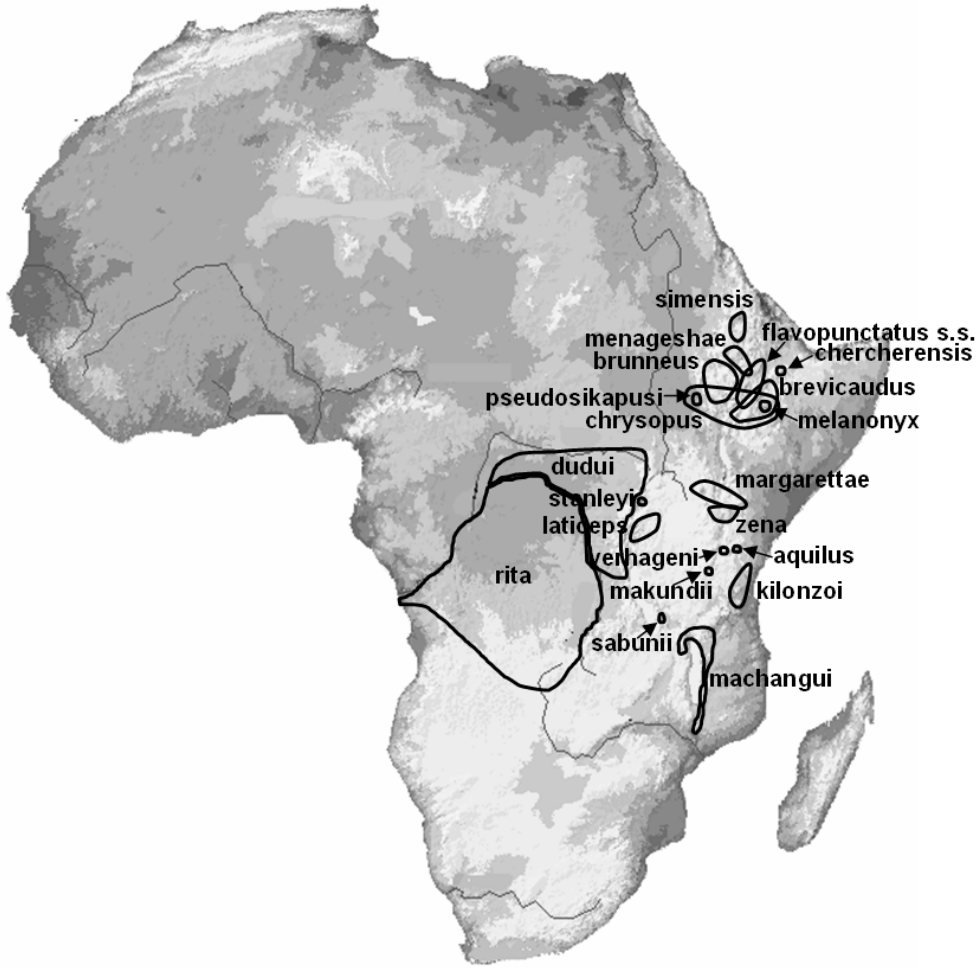

Рис. 3. Распространение видов *Lophuromys flavopunctatus* s. l.

Для реконструкции эволюционной истории *L. flavopunctatus* s. l. нами был проведен филогенетический анализ (Лавренченко, 2007), основанный на объединенных последовательностях генов цитохрома *b* и 16S рРНК (всего 1642 н.п.). Помимо эфиопских форм *L. flavopunctatus* s. l., в анализ были включены прочитанные нами объединенные последовательности 23 экземпляров данного надвидового комплекса, представляющих практически все виды из других регионов Африки (кроме *L. margarettae*). За немногими исключениями, филогенетические деревья, полученные различными методами, имели сходную топологию (рис. 4). Наиболее

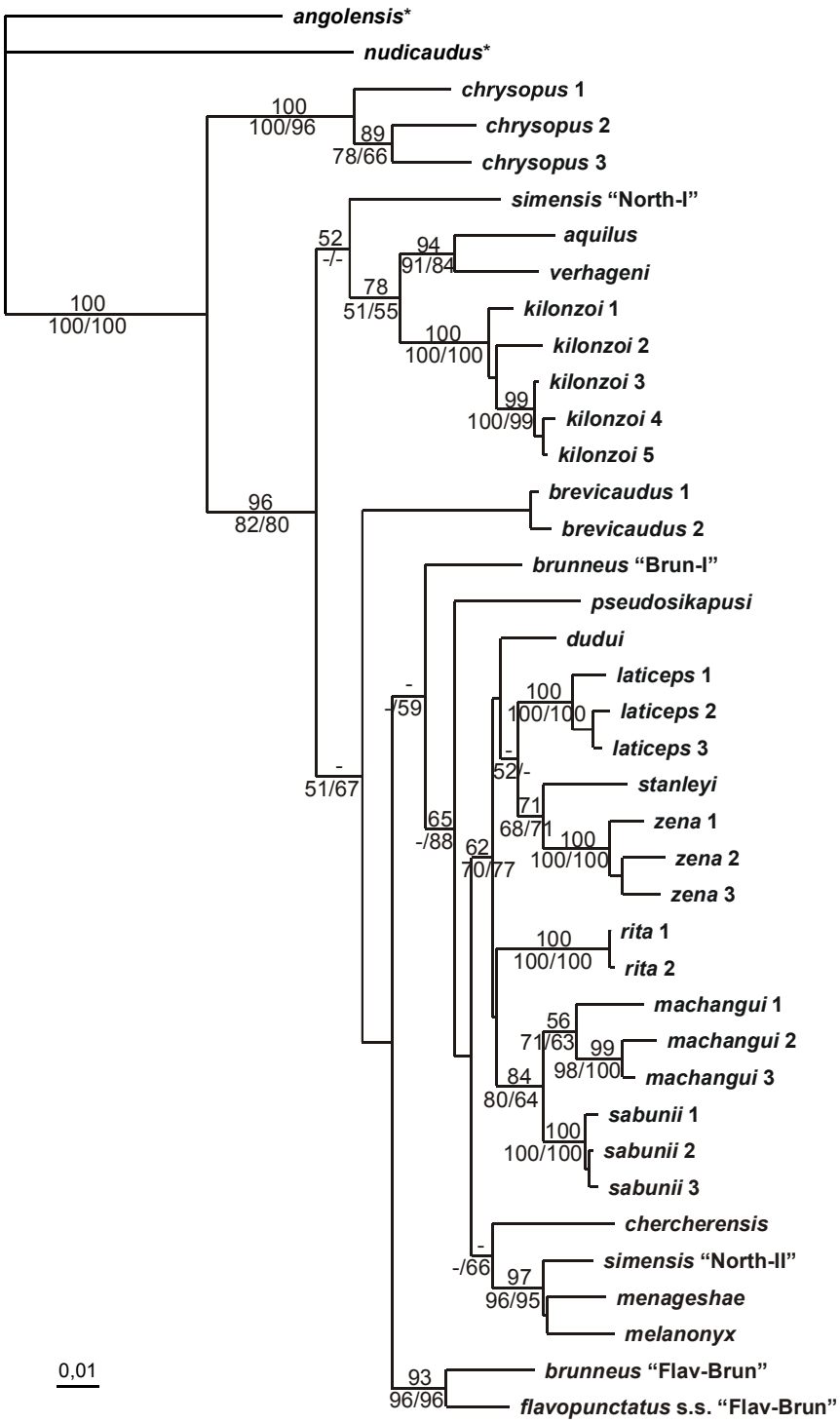

Рис. 4. Филогенетическое дерево *L. flavopunctatus* s. l., построенное на основании объединенных последовательностей генов цитохрома *b* и 16S рРНК. Топология дерева и длины ветвей соответствуют таковым ML дерева, полученного с использованием оптимальной модели (GTR+G+I). Таксоны, использованные в качестве внешней группы, обозначены звездочками. Значения индексов бутстрепа (>50%) показаны верхними цифрами для NJ анализа, нижними – для MP и ML анализов. Дополнительный анализ, включающий две более коротких объединенных последовательности (902 н.п.) *L. makundii*, показал принадлежность этого вида к "большой" неэфиопской кладе.

базальное положение неизменно занимает эфиопский эндемик *L. chrysopus*. Остальные виды образуют две клады: (1) одна из митохондриальных линий ("North-I") эфиопского эндемика *L. simensis* и монофилетическая группа видов (*L. aquilus*, *L. verhageni* и *L. kilonzoi*), обитающих в изолированных горных массивах северо-

восточной Танзании; (2) эфиопские таксоны и монофилетическая группа остальных неэфиопских видов, населяющих как некоторые горные массивы к востоку от Рифта (*L. laticeps*, *L. stanleyi*, *L. zena*, *L. machangui*, *L. sabunii* и *L. makundii*), так и обширные лесные пространства бассейна р. Конго (*L. dudui* и *L. rita*). Базальное положение *L. chrysopus* и неразрешенность филогенетических отношений между большинством эфиопских форм позволяют предположить, что Эфиопское нагорье является областью происхождения и интенсивной относительно ранней диверсификации *L. flavopunctatus* s. l. Все таксоны этого надвидового комплекса из других регионов Африки образуют две монофилетические клады, которые могут быть рассмотрены как результат независимых вселений из данной предковой области.

Следует отметить полное отсутствие представителей рода *Lophuromys* в палеонтологической летописи (Turner et al., 1999; C. Denys, личное сообщение). По этой причине, временные параметры основных событий эволюционной истории *L. flavopunctatus* s. l. могут быть определены только на основе данных по нуклеотидным последовательностям. Временные оценки дивергенции между различными кладами *L. flavopunctatus* s. l., полученные с использованием как длин ветвей ультраметрического дерева, так и принципа регрессии, оказались достаточно схожими. Оценки возраста обособления комплекса крапчатых жестковолосых мышей (3.85-5.13 млн. лет) позволяют отнести данное событие к началу плиоцена. Так как в это время уже завершилось формирование Эфиопского нагорья (Davidson, Rex, 1980), можно предположить, что это обособление произошло в результате изоляции на данной территории общего предка *L. flavopunctatus* s. l. Полученные временные оценки обособления *L. chrysopus* (2.21-2.45 млн. лет) и начала интенсивной диверсификации в пределах комплекса (1.54-1.59 млн. лет) позволяют отнести эти события, соответственно, к позднему плиоцену и раннему плейстоцену. В позднем плиоцене на Эфиопском нагорье возникли высокогорные травянистые сообщества, горные леса и верещатники, существенно потеснившие вечнозеленые влажные леса, что могло создать предпосылки для интенсивной диверсификации *L. flavopunctatus* s. l. Наиболее рано обособившийся *L. chrysopus*, населяющий вечнозеленые леса, вполне мог сохранить исходную экологическую специализацию общего предка исследуемой группы. Полученные временные оценки позволяют предполагать две волны колонизации неэфиопской части тропической Африки представителями *L. flavopunctatus* s. l.: в раннем плейстоцене (1.00-1.36 млн. лет назад) и на рубеже раннего и среднего (0.73-0.90 млн. лет назад) плейстоцена. Вероятно, эти вселения осуществлялись по лесным “коридорам”, соединявшим Эфиопское нагорье с аналогичными местообитаниями Центральной и Восточной Африки во времена межледниковых периодов раннего и среднего плейстоцена. Анализ палеогеографических данных выявил вероятное существование в прошлом двух таких “коридоров”: 1) южная Эфиопия – нагорья центральной Кении, и 2) юго-западная Эфиопия – горы Иматонг в южном Судане. Расположение современных ареалов неэфиопских *L. flavopunctatus* s. l. (рис. 3) позволяет предположить, что первая волна колонизации проходила по южному “коридору”, а вторая – по юго-западному. Таким образом, все представители крапчатых жестковолосых мышей из других регионов Африки являются, вероятно, производными двух разновременных вселений с

территории Эфиопского нагорья. Можно предположить, что относительно долгое сосуществование различных эволюционных линий привело к большему межвидовому морфологическому разнообразию (вследствие адаптивной радиации), локальной симпатрии и симбиотопии и широко распространенным ретикулярным процессам среди эфиопских форм. В свою очередь, более низкий уровень морфологического разнообразия неэфиопских форм, аллопатрическое распространение и отсутствие ретикулярных процессов среди них могут быть связаны с их относительно недавней эволюционной историей.

Глава 5. Род узкоголовых крыс *Stenocephalemys*

Представители эндемичного для Эфиопии рода узкоголовых крыс *Stenocephalemys* характеризуются своеобразным обликом: длинным, мягким и густым волосяным покровом, относительно крупными глазами, широко расставленными скуловыми дугами и ярко выраженным сужением межорбитальной области черепа. Данные признаки могут быть рассмотрены как адаптации к обитанию в высокогорье. Предполагалось, что *Stenocephalemys* включает только два вида: *S. griseicauda* и *S. albocaudata* (Musser, Carleton, 1993). Первый из них населяет горные луга и верещатники Эфиопского нагорья по обе стороны от Рифтовой зоны на высотах от 2400 до 4000 м над ур. м., распространение второго ограничено афро-альпийской зоной горных массивов Бале и Арусси (3000–4100 м над ур. м.) на юго-востоке страны (Yalden et al., 1976, 1996). Проведенные нами цитогенетические исследования (Lavrenchenko et al., 1999) показали, что хромосомные наборы этих двух видов достаточно сходны (соответственно, 2*n* = 54, NFa = 58 и 2*n* = 54, NFa = 62). Недавно, из горных массивов Гуна и Сымен на севере Эфиопии, нами был описан новый кариотип *Stenocephalemys* (2n = 50, NFa = 52, 56) (Bulatova, Lavrenchenko, 2005; Лавренченко, Наджафова, 2007), что позволяет предполагать обитание в этой местности еще одного вида данного рода (обозначаемого как *Stenocephalemys* sp. A). Род *Stenocephalemys* рассматривался как производный от рода *Praomys* и особо близкий к другому эндемику Эфиопии, *Praomys albipes*, обитающему по обеим сторонам от Рифтовой долины в лесной зоне на высотах от 800 до 3300 м над ур. м. (Yalden, Largen, 1992). Последний вид значительно отличается от *Stenocephalemys* spp. как неспециализированными признаками экстернальной и краниальной морфологии (типичными для многих лесных видов африканских крыс), так и особенностями строения хромосомного набора (2*n* = 46, NFa = 58). Нашими исследованиями (Lavrenchenko et al., 1999) также выявлено, что glans penis *P. albipes* обладает поразительно удлиненными боковыми сосочками (особенность, достаточно уникальная для всего подсемейства в объеме мировой фауны), тогда как у *Stenocephalemys* spp. строение данной структуры принципиально не отличается от такового у большинства африканских Murinae.

Филогенетический анализ группы родов *Praomys* s. l., основанный на данных по полным последовательностям (1140 п.н.) гена цитохрома *b* (Лавренченко, Верхейен, 2006), выявил слабую степень разрешения основных базальных клад и монофилию “эфиопской” клады (*Stenocephalemys* spp. + *Praomys albipes*) (рис. 5). Последняя

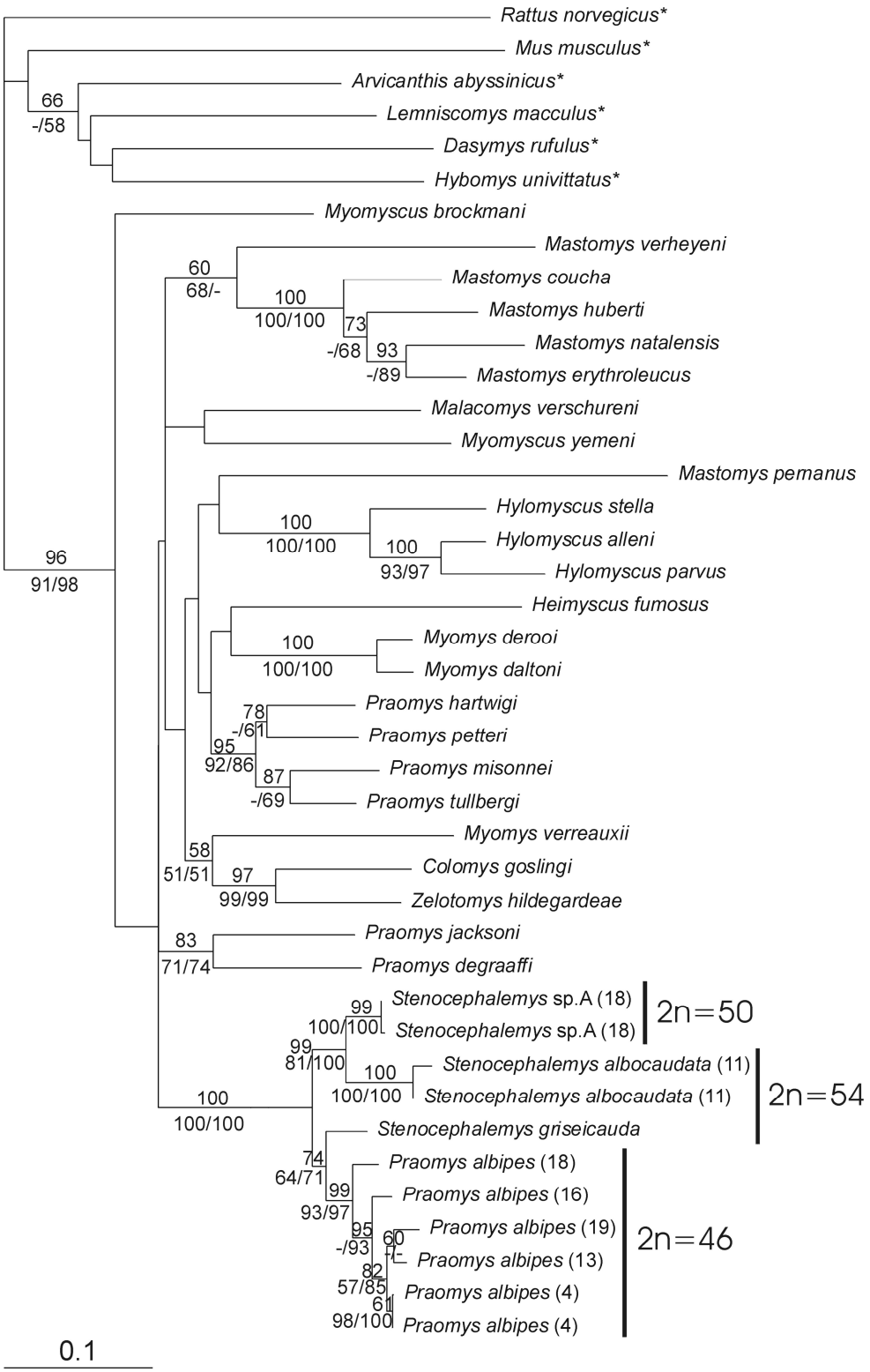

Рис. 5. Филогенетическое дерево *Praomys* s. l., построенное на основании последовательностей гена цитохрома *b*. Топология дерева и длины ветвей соответствуют таковым дендрограммы, полученной методом NJ с использованием оптимальной модели (GTR+G+I). Таксоны, использованные в качестве внешней группы, обозначены звездочками. Значения индексов бутстрепа (>50%) показаны верхними цифрами для NJ анализа, нижними – для MP и ML анализов.

состоит из двух кластеров, в каждом из них присутствуют виды, крайне близкие цитогенетически (*S. griseicauda* и *S. albocaudata*), сестринские по отношению к ним формы (соответственно, *P. albipes* и *Stenocephalemys* sp. A) характеризуются

существенными различиями в хромосомных наборах. Эти результаты позволяют предположить анцестральный для *Stenocephalemys* s. l. характер кариотипа с 2n = 54 и "ускоренность" хромосомной эволюции в линии *P. albipes*, последний вид должен быть также отнесен к данному роду.

Постулируя неспециализированную "праомисную" форму черепа как предковое состояние для данной группы, можно предположить либо, по меньшей мере, два параллелизма при переходе к "стеноцефалии" у видов *Stenocephalemys* s. str. (как результат независимой адаптации отдельных форм к открытым каменистым местообитаниям), либо реверсию к неспециализированному состоянию у *P. albipes* (как результат адаптации к лесным местообитаниям). Результаты многомерного анализа краниальной морфологии ряда представителей *Praomys* s. l. (не включающего *Stenocephalemys* s. str.) показали, что именно выраженное межглазничное сужение *P. albipes* определяет "аберрантный" характер этого таксона среди видов родов *Praomys* s. str., *Myomys*, *Myomyscus* и *Mastomys* (Van der Straeten, Robbins, 1997). Так как в целом *P. albipes* является типичным лесным видом, достаточно сходным по экологии с другими лесными видами *Praomys* s. l., подобное морфологическое отклонение можно рассматривать как результат неполной реверсии исходной для данного таксона "стеноцефалемисной" формы черепа. Таким образом, гипотеза об одной реверсии при формировании *P. albipes* выглядит предпочтительней таковой о нескольких (по меньшей мере, двух) параллелизмах у *Stenocephalemys* s. str. Внешнее сходство *P. albipes* с рядом лесных видов *Praomys* s. l. (*Praomys* s. str. и *Myomys*) из других регионов Африки, вероятно, является результатом параллельной морфологической эволюции в сходных местообитаниях. Более сложен для интерпретации тот факт, что *P. albipes* обладает рядом особенностей пениальной морфологии (т.е. признаков, не подверженных прямому контролирующему влиянию факторов окружающей среды), уникальных для африканских Murinae в целом (см. выше). Тем не менее, и в этом случае можно говорить о значительной "ускоренности" морфологической эволюции при формировании данного вида.

Полученные нами с использованием молекулярных данных оценки предположительного возраста обособления "эфиопской" клады (5.63-6.70 млн. лет) позволяют отнести данное событие к самому концу миоцена. Поскольку именно в это время завершается формирование Эфиопского нагорья, где обитают все современные виды данной группы, наиболее непротиворечивым является предположение о протекании всей ее эволюции на этой территории. Полученные временные оценки (1.75-2.13 млн. лет) позволяют предполагать, что базальная диверсификация этой клады произошла на рубеже плиоцена и плейстоцена. В позднем плиоцене на Эфиопском нагорье возникли высокогорные луга и верещатники, что могло создать экологические предпосылки для адаптивной радиации *Stenocephalemys* s. l. Тот факт, что древнейшие остатки *Stenocephalemys* s. str. известны из отложений возрастом не ранее среднего плейстоцена (0.7 млн. лет; Sabatier, 1978), может быть объяснен крайней ограниченностью находок ископаемых грызунов на собственно Эфиопском нагорье. Сестринские взаимоотношения близких генетически и морфологически *S. albocaudata* и *Stenocephalemys* sp. A, имеющих ограниченные, но разобщенные ареалы, могут свидетельствовать об их происхождении путем аллопатрического

видообразования. Полученные оценки возраста дивергенции этих видов (1.30-1.44 млн. лет) позволяют предполагать их формирование в рефугиумах, обособившихся в результате одного из межледниковых эпизодов фрагментации афро-альпийских местообитаний во времена раннего плейстоцена. Вероятно, к этому же периоду относится дивергенция *P. albipes* и *S. griseicauda*, возраст которой оценен в 1.43-1.69 млн. лет. Можно предположить, что широкое распространение вечнозеленых лесов с обедненной фауной мелких млекопитающих во времена межледниковых периодов раннего плейстоцена и явилось фактором, провоцирующим поразительно быструю морфологическую эволюцию первого вида.

Глава 6. Род болотных пластинчатозубых крыс *Otomys*

До начала наших исследований в Эфиопии признавалось существование единственного представителя трибы болотных пластинчатозубых крыс Otomyini, *Otomys typus* (Musser, Carleton, 1993). Результаты морфологических (включая многомерную морфометрию) и цитогенетических анализов (Lavrenchenko et al., 1997; Bulatova, Lavrenchenko, 2005; Лавренченко, 2008) показали обитание на территории Эфиопии шести видов, относящихся к двум надвидовым комплексам: *O. typus* s. l. - (1) *O. typus* s. str. (горные массивы Сымен и Гуна), (2) *O. fortior* (леса юго-запада страны), (3) *Otomys* sp. B (горный массив Бале), (4) *Otomys* sp. C (горные массивы между оз. Тана и Дэбрэ-Макросом); *O. tropicalis* s. l. - (5) *Otomys* sp. A (горный массив Бале), (6) *Otomys* sp. D (горный массив Сымен). Также выявлено достаточно четкое разделение высотного градиента отдельными представителями *O. tropicalis* s. l. и *O. typus* s. l., обитающими на одних и тех же горных склонах (на высотах 3100-4100 м над ур. м.). *O. fortior*, населяющий влажные вечнозеленые леса юго-запада Эфиопии (1700-2350 м над ур. м.), выглядит явно аберрантным по предпочитаемым местообитаниям (как в пределах видового комплекса *O. typus* s. l., так и рода *Otomys* s. str.). Следует отметить также, что как *O. typus* s. l., так и *O. tropicalis* s. l. представлены в Эфиопии строго аллопатрическими видами. В то же время, отдельные формы, относящиеся к разным надвидовым комплексам, могут обитать в условиях парапатрии и даже локальной симпатрии.

Реконструкция филогении Otomyini была проведена нами с использованием данных по полным последовательностям гена цитохрома *b* (*Otomys* sp. A и sp. C не были включены в этот анализ) (Лавренченко, 2008). В целом, полученные филогенетические деревья характеризуются слабой степенью разрешения базальных ветвлений и относительно высокой статистической поддержкой терминальных (рис. 6). Эфиопская форма *Otomys* sp. D входит в состав восточноафриканской клады *O. tropicalis* s. l., включающей также *O. tropicalis* и *O. orestes* из Кении, *O. zinki* из Килиманджаро (северо-восточная Танзания) и *O. kempi* из Бурунди. Отдельную кладу образуют члены эндемичного для Эфиопии надвидового комплекса *O. typus* s. l. (*O. fortior*, *O. typus* s. str. и *Otomys* sp. B). Филогенетические взаимоотношения между описанными кладами остались неразрешенными. Так, при анализе методами NJ и ML (на основе оптимальной модели) сестринской группой по отношению к кладе *O. typus* s. l. является *O. tropicalis* s. l., а при MP анализе – клада *O. maximus* + *O. angoniensis* + *O. uzungwensis*. Ни одна из этих возможных филогенетических связей клады *O. typus*

s. l. никогда не подтверждалась статистически. В любом случае, эфиопские представители *O. typus* s. l. и *O. tropicalis* s. l. относятся к двум глубоко дивергировавшим митохондриальным линиям (различающимся по 8.7-10.5% нуклеотидных замен). В то же время, гаплотипы отдельных форм, относящихся к первому надвидовому комплексу (*O. typus* s. str., *O. fortior* и *Otomys* sp. B) и представляющих морфологически "хорошие" виды, оказались достаточно близкими друг к другу (различаются по 2.3-3.4% нуклеотидных замен). Подобные дистанции для гена цитохрома *b* у грызунов могут соответствовать как уровню выраженной внутривидовой дифференциации, так и различиям между близкими сестринскими видами (Baker, Bradley, 2006).

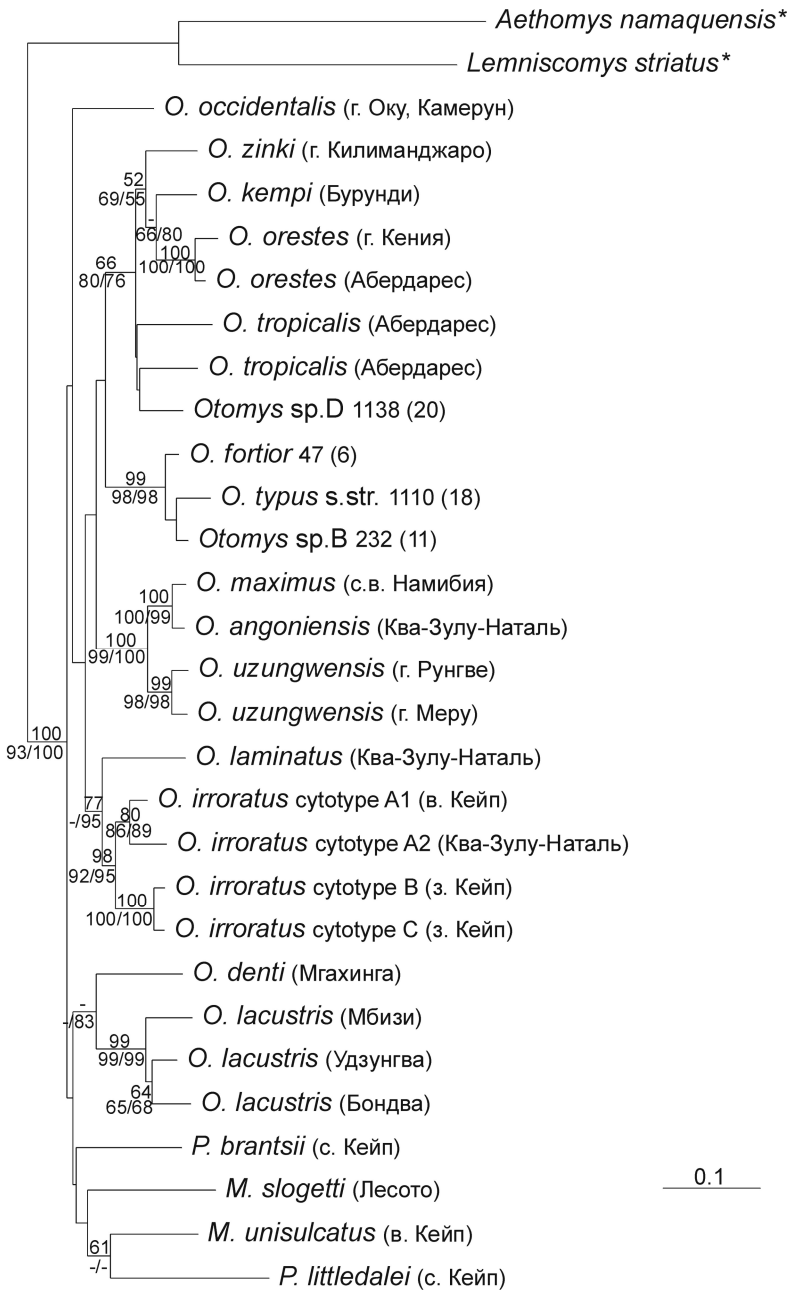

Рис. 6. Филогенетическое дерево трибы Otomyini, построенное на основании последовательностей гена цитохрома *b*. Топология дерева и длины ветвей соответствуют таковым ML дерева, полученного с использованием оптимальной модели (GTR+G+I). Таксоны, использованные в качестве внешней группы, обозначены звездочками. Значения индексов бутстрепа (>50%) показаны верхними цифрами для NJ анализа, нижними – для MP и ML анализов.

Временные оценки дивергенции между различными кладами Otomyini, полученные с использованием, как длин ветвей ультраметрического дерева, так и принципа регрессии, оказались достаточно схожими. Оценки возраста базальной диверсификации в пределах этой группы (3.89-3.95 млн. лет) позволяют отнести данное событие к раннему плиоцену и находятся в хорошем соответствии с возрастом наиболее древних находок бесспорных представителей Otomyini - *Otomys* cf. *gracilis* и *Prototomys campbelli* (3.5-3.7 млн. лет, Макапансгат, Трансвааль, Южная Африка, по Partridge, 1973; Mc Fadden, Brock, 1984; Pocock, 1987). Полученные временные оценки (2.23-2.66 млн. лет) обособления линии *O. typus* s. l. соответствуют наиболее раннему появлению представителей рода за пределами Южной Африки (2.3 млн. лет назад, Луссо (Д. Р. Конго), по Denys, 1999). Исходя из этого, мы можем предположить, что дифференциация данной линии соответствует наиболее раннему выселению *Otomys* из Южной Африки. При этом сценарии вполне вероятно, что предки линий *O. typus* s. l. и *O. tropicalis* s. l. относились к двум последовательным волнам колонизации представителями рода *Otomys* территорий, расположенных к северу от Южной Африки. Также возможно, что наиболее ранней волне колонизации соответствует обособление общей клады *O. typus* s. l. + *O. tropicalis* s. l. (которое, по нашим оценкам, имело место 2.79-2.91 млн. лет назад). Следует, однако, учитывать, что сестринские взаимоотношения между *O. typus* s. l. и *O. tropicalis* s. l. не имеют надежной статистической поддержки. Любой из этих двух сценариев подразумевает, что обособление линии *O. typus* s. l. не связано с изоляцией на Эфиопском нагорье, куда общий предок всех ее ныне существующих представителей попал, видимо, гораздо позже. Полученная оценка базальной дивергенции клады *O. tropicalis* s. l. (1.99-2.03 млн. лет), все современные представители которой обитают в Восточной Африке, хорошо совпадает с датировкой наиболее древних находок *Otomys* в этом регионе (*O.* cf. *petteri*, 1.8-2.0 млн. лет назад, Олдувай, северная Танзания, по Denys, 2003). Вероятно, вселение предков современных *Otomys* на Эфиопское нагорье происходило во времена ледниковых периодов раннего или начала среднего плейстоцена, когда окружающие данную территорию аридные низменности были частично покрыты лугами и редколесьями – аналогами современных горных местообитаний. Нам трудно судить о времени колонизации Эфиопского нагорья линиями *O. typus* s. l. и *O. tropicalis* s. l., поскольку формально определенные интервалы этих событий достаточно широки (2.66-0.65 и <1.83 млн. лет назад, соответственно). Отметим лишь, что полученные оценки возраста базальной диверсификации *O. typus* s. l. (0.65-0.95 млн. лет) соответствуют возрасту наиболее древних из известных ископаемых находок *Otomys* в Эфиопии (*O.* cf. *typus*, 0.7 млн. лет, Мелка-Кунтуре, Sabatier, 1978, Denys, 1989; *Otomys* sp., 0.6-0.8 млн. лет, Асболе, Geraads et al., 2004). Учитывая крайнюю ограниченность находок ископаемых грызунов на Эфиопском нагорье, вполне можно предположить существенно более ранние сроки (но не ранее начала плейстоцена) вселения *O. typus* s. l. и *O. tropicalis* s. l. на данную территорию. Вероятно, интенсивная диверсификация *O. typus* s. l. была связана с широким распространением афро-альпийских местообитаний во времена ледниковых периодов в среднем и позднем плейстоцене. Обитание относящегося к этой группе *O. fortior* во влажных вечнозеленых лесах юго-запада Эфиопии носит явно вторичный характер.

Оценка возраста обособления данной формы (0.65 млн. лет), полученная с использованием длин ветвей ультраметрического дерева, позволяет отнести это событие к началу среднего плейстоцена.

Глава 7. Род белозубок *Crocidura*

На территории Эфиопии мы признаем существование 30 видов землероек семейства Soricidae, в том числе два недавно обнаруженных нами (*Crocidura* sp. A и *Crocidura* sp. B). Подавляющее большинство этих видов (за исключением *Suncus megalura* и *S. etruscus*) относятся к роду *Crocidura*. Из 24 видов белозубок Эфиопии, биотопическая приуроченность которых надежно установлена, 50% связаны с саваннами различных типов, 33% – с лесными местообитаниями и только 17% – с высокогорьями. Эндемиками страны являются 11 видов *Crocidura*, все они относятся к лесным (7 видов) или высокогорным (4 вида) формам, распространение которых ограничено высотным интервалом 1200-4050 м над ур. м.

Проведенный цитогенетический анализ (Lavrenchenko et al., 1997; Анискин и др., 1998; Bannikova et al., 2001) показал, что за исключением *C. macmillani*, все исследованные кариологически эндемики Эфиопии (*C. bottegoides*, *C. glassi*, *C. thalia*, *C. harenna*, *C. lucina*, *Crocidura* sp. A и *Crocidura* sp. B) характеризуются весьма сходной структурой кариотипа (2n=36, NF=52-56). Хромосомный набор *C. macmillani* (2n=28, NFa=52), состоящий исключительно из двуплечих элементов, является, вероятно, производным от 36-хромосомного кариотипа остальных эфиопских эндемиков; его формирование можно объяснить робертсоновскими транслокациями акроцентрических хромосом последнего. Представленные результаты достаточно неожиданны, так как подавляющее большинство африканских видов рода *Crocidura* имеет кариотипы с высокими диплоидными числами (в среднем 2n=50, NF>60). Напротив, представители данного рода, населяющие Палеарктику и Юго-Восточную Азию, обычно характеризуются кариотипами, состоящими из 40 и менее хромосом и относительно низкими фундаментальными числами (Maddalena, Ruedi, 1994). Хотя африканские виды белозубок исключительно многочисленны и кариологически разнообразны, известны всего два таксона *Crocidura* с 2n=36 из неэфиопской части Афротропической области: *C.* cf. *bottegi* (NF=56) из Западной Африки и *C. luna* (NF=56), достаточно широко распространенный в Восточной и Центральной Африке (Maddalena, Ruedi, 1994; Schlitter et al., 1999). Нами показано обитание этих видов и в Эфиопии (пойманные зверьки не были исследованы цитогенетически, степень обособленности эфиопских *C. bottegi* и *C.* cf. *bottegi* пока не установлена).

Интересно, что *C. canariensis* – эндемик Канарских островов, *C. sicula* – эндемик Сицилии и Мальты и *C. tarfayaensis*, населяющий юго-запад Марокко, по структуре кариотипа идентичны или очень близки 36-хромосомным эндемикам Эфиопии (Hutterer et al., 1987a; Vogel, 1988; Vogel et al., 1990, 2006). Стоит отметить, что хромосомные наборы всех этих видов оказались поразительно близки к исходному предковому кариотипу рода *Crocidura* (2n=38, NF=54-58, Xm, Yst), реконструированному на основе выявленной гомеологии дифференциально окрашенных хромосом (Maddalena, Ruedi, 1994). Филогенетические исследования, основанные на анализе как аллозимных данных (Maddalena, 1990), так и

объединенных последовательностей митохондриальных и ядерных генов (Dubey et al., 2007, 2008), показали существование в пределах рода *Crocidura* двух основных клад, соответствующих евроазиатским и афротропическим видам.

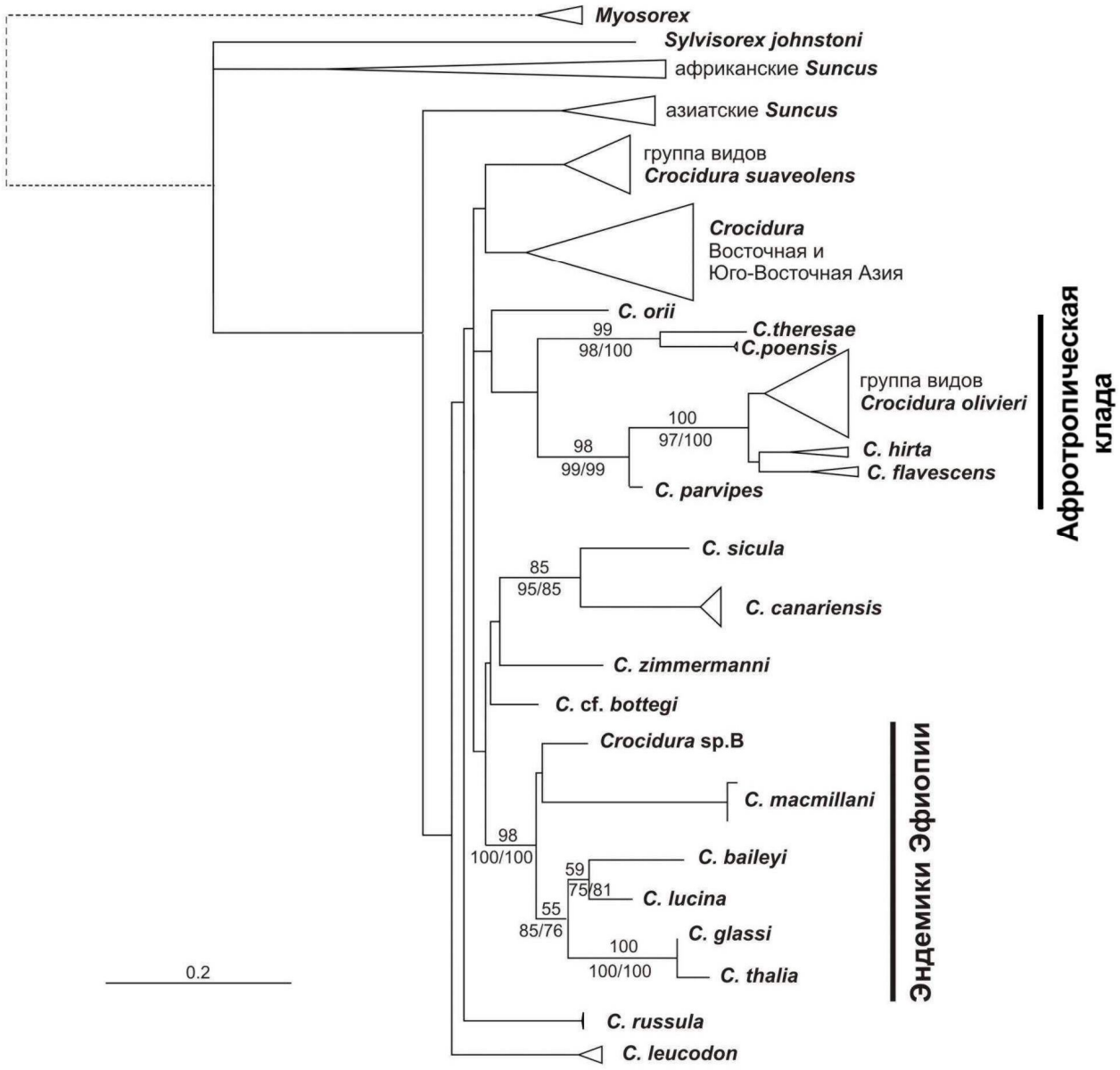

Рис. 7. Филогенетическое дерево рода *Crocidura*, построенное на основании последовательностей гена цитохрома *b*. Топология дерева и длины ветвей соответствуют таковым NJ-дерева, полученного с использованием дистанции ML, рассчитанной по оптимальной модели (GTR+G+I). Ветви, соединяющие внешнюю группу (род *Myosorex*) с остальными таксонами, приводятся в произвольном масштабе. Длины ветвей "эфиопской" клады увеличены в 2 раза. Значения индексов бутстрепа (>50%) показаны верхними цифрами для NJ-анализа, нижними – для MP- и ML-анализов.

Проведенный нами филогенетический анализ (Лавренченко и др., 2009) ряда видов белозубок (включая эндемиков Эфиопии), основанный на данных по полным последовательностям (1140 п.н.) гена цитохрома *b*, выявил слабую степень разрешения базальных ветвлений. Тем не менее, подтверждено существование евроазиатской и афротропической клад, хотя некоторые палеарктические виды (*C. leucodon*, *C. russula*), возможно, относятся к самостоятельным линиям. Группа эфиопских эндемиков (*C. glassi*, *C. thalia*, *C. macmillani*, *C. baileyi*, *C. lucina* и *Crocidura* sp. B) неизменно формирует отдельную кладу, филогенетически далекую

от афротропической (рис. 7). В пределах первой клады выявлены сестринские взаимоотношения между *C. glassi* и *C. thalia*, а также между *C. baileyi* и *C. lucina*. Интересно, что при анализе методом NJ сестринской по отношению к "эфиопской" группе является клада, состоящая из видов, крайне близких к ней цитогенетически (*C. canariensis*, *C. sicula* и *C.* cf. *bottegi*) и эндемика Крита, *C. zimmermanni*, характеризующегося схожим диплоидным числом (2n=34, NF=44; Vogel et al., 1990). Хотя эта филогенетическая связь и не подтверждена статистически, сходство хромосомных наборов большинства представителей двух данных групп позволяет предполагать ее весьма вероятной. Таким образом, возможно, что "эфиопская" клада принадлежит к одной из наиболее базальных линий в пределах рода, характеризующейся примитивным кариотипом (см. выше) и явно реликтовым распространением (Эфиопское нагорье, прибрежная часть северо-западной Африки, острова Средиземноморья и Макаронезии). Результаты нашего дополнительного филогенетического анализа неизменно демонстрировали сестринские взаимоотношения между *C. luna* из Бурунди и *C. macmillani* из Эфиопии; первый вид является, вероятно, единственным представителем клады эфиопских эндемиков, расширившим свой ареал за пределы Эфиопского нагорья.

Полученные с использованием гипотезы молекулярных часов оценки возраста обособления "эфиопской" клады (2.02 млн. лет) и наиболее базальной дивергенции в пределах последней (1.09 млн. лет) позволяют отнести данные события, соответственно, к позднему плиоцену и концу раннего плейстоцена. Обособление гипотетической линии, сохранившей структуру кариотипа, близкую к исходной для рода ("эфиопская" клада + островные эндемики + *C.* cf. *bottegi*), может быть отнесено к среднему плиоцену (полученная оценка возраста этого события – 3.03 млн. лет).

Будучи морфологически сходными и преимущественно насекомоядными, подавляющее большинство землероек подсемейства Crocidurinae представляет функционально близкие виды, разделяющие градиент одного и того же ресурса. Следовательно, различия в размерах между видами в сообществе землероек могут служить непрямым свидетельством дифференциации их экологических ниш. Примечателен тот факт, что все восемь лесных видов землероек Эфиопии (являющихся, за исключением *C. luna*, эндемиками страны) относятся к одной обособленной линии рода *Crocidura*. Укажем для сравнения, что семь лесных видов Crocidurinae Руанды (все они являются эндемиками Центральной Африки) относятся к пяти различным родам – *Sylvisorex*, *Paracrocidura*, *Ruwenzorisorex*, *Crocidura* и *Scutisorex* (Hutterer et al., 1987b). Для двух данных сообществ землероек отмечен практически идентичный размах межвидовых различий в размерах особей (средняя масса тела = 3.4 - 26 г), если не рассматривать морфологически явно аберрантную белозубку-броненоску *Scutisorex somereni*. Таким образом, можно предположить, что лесные сообщества землероек Эфиопии и Руанды имеют соизмеримые уровни насыщенности и структурированности. Первое из них может быть охарактеризовано филогенетически как яркий пример адаптивной радиации "островного" типа (относительно недавнее происхождение всех членов сообщества от общего предка), тогда как второе может быть отнесено к "континентальному" типу (члены сообщества представлены филогенетически отдаленными линиями). Вероятно, бедность фауны

землероек горных лесов Эфиопии в раннем плейстоцене спровоцировала интенсивную адаптивную радиацию в пределах древней линии *Crocidura*. Интересно, что в этой ситуации достаточно многочисленные саванновые виды белозубок Эфиопии не воспользовались открывшейся перспективой освоения новых для них лесных биотопов. Можно предположить, что обитание в лесах было исходным как для общего предка эндемиков Эфиопии, так и для рода *Crocidura* в целом. Косвенным подтверждением этого предположения может служить тот факт, что современные представители *Crocidura*, обладающие наиболее "примитивными" морфологическими признаками (в том числе и принадлежащие к иным филогенетическим линиям, т.е. *C. monax*, *C. dolichura*, *C. niobe*, *C. lanosa* и *C. kivuana*) населяют горные леса (Kingdon, 1974; Butler, 1998).

Глава 8. Структура и история формирования современной фауны млекопитающих Эфиопского нагорья

8.1. Общие замечания о составе териофауны Эфиопии

Проведенные нами исследования позволили существенно расширить систематический список млекопитающих Эфиопии. Впервые для фауны страны указаны отряд Pholidota, семейство Manidae, четыре новых рода (*Manis*, *Myonycteris*, *Uranomys*, *Aethomys*) и шесть видов (*Myonycteris torquata*, *Pipistrellus aero*, *Aethomys hindei*, *Uranomys ruddi*, *Mastomys erythroleucus*, *Crocidura luna*) (Лавренченко и др., 1989, 1992; Лавренченко, 1993; Lavrenchenko et al., 2004). Установлена видовая самостоятельность шести ранее описанных форм, сведенных позднее в синонимы (*Otomys fortior*, *Mus proconodon*, *Lophuromys brunneus*, *L. simensis*, *L. brevicaudus*, *L. chrysopus*), описаны шесть новых видов (*Plecotus balensis*, *Mastomys awashensis*, *Desmomys yaldeni*, *Lophuromys menageshae*, *L. chercherensis*, *L. pseudosikapusi*) (Lavrenchenko et al., 1998a, b, 2007; Lavrenchenko, 2000a, 2003; Kruskop, Lavrenchenko, 2000). Кроме того, нами показана видовая самостоятельность (по крайней мере, по отношению к другим эфиопским таксонам) 14 форм, номенклатурный статус которых пока не определен (относящихся к родам *Crocidura*, *Rhinolophus*, *Miniopterus*, *Otomys*, *Mus*, *Stenocephalemys*, *Acomys*, *Arvicanthis* и *Dasymys*) (Lavrenchenko, 2000b; Baskevich, Lavrenchenko, 2000; Lavrenchenko, Hutterer, 2004; Лавренченко, Верхейен, 2006; Kruskop, Lavrenchenko, 2008; Лавренченко, 2008).

Дополненный этими данными и изменениями, учитывающими результаты недавних ревизий некоторых других групп, список млекопитающих Эфиопии включает 301 вид. Использование зоогеографических категорий (одну из которых составляют эндемики), примененных ранее для анализа фауны различных групп позвоночных Эфиопии (Largen, Rasmussen, 1993; Yalden et al., 1996; Largen, 2001), подтвердило вывод Д. Ялдена с соавторами (Yalden et al., 1996) о преобладании в фауне млекопитающих страны саванновых видов (45.9% от общего числа видов). Большинство из них (21.3%) достаточно широко распространены в Афротропическом регионе, распространение 14.6% видов ограничено восточной частью континента, ареалы 10.0% видов лежат в поясе саванн к югу от Сахары и достигают своих восточных пределов в Эфиопии. Пустынные виды составляют 13.9%, распространение большинства из них (10.6%) приурочено к полупустынным

ландшафтам Сомали и Восточной Эфиопии, немногочисленны североафриканские (1.0%) и сахаро-синдские (2.3%) пустынные виды. Крайне незначительно представлены палеарктические элементы (1.0% от общего числа видов), к этой категории относятся 1 вид землероек (*Suncus etruscus*) и 2 вида рукокрылых (*Rhinolophus hipposideros* и *Rh. blasii*). Следует отметить, однако, что некоторые эндемики Эфиопии являются очевидными дериватами палеарктических линий (см. ниже). Лесные виды, распространение которых кроме Эфиопии включает и другие афротропические регионы, достаточно немногочисленны (6.0% от общего числа видов); подавляющее их большинство (5.3%) связано с лесным блоком Центральной Африки и лишь 0.7% – с лесами Восточной Африки. Это может отражать как общую бедность лесной фауны Кении и Танзании по сравнению с таковой Центральной Африки (Rodgers et al., 1982), так и особенности истории формирования териофауны лесов Эфиопии. Всего шесть эфиопских видов (2.0% от общего числа видов) обитает также в горах Восточной Африки. Интродуцированные (*Rattus rattus*, *Mus domesticus*) и неклассифицированные виды составляют, соответственно, 0.7% и 12.6%.

8.2. Состав, таксономическая структура, филогенетические и зоогеографические связи млекопитающих – эндемиков Эфиопии

Из 301 вида млекопитающих, известных для Эфиопии, 54 таксона являются эндемиками этой страны, что составляет 17.9% от общего числа видов. Последний показатель уступает подобному для земноводных (39.7%, по Largen, 2001), но значительно превышает таковой для змей Эфиопии (10.3%, по Largen, Rasmussen, 1993). В целом, по уровню эндемизма фауны млекопитающих Эфиопия занимает особое место среди континентальных стран.

Среди млекопитающих – эндемиков Эфиопии, безусловно, доминируют грызуны (35 видов, 64.8% от общего числа эндемиков и 37.6% от общего числа эфиопских видов Rodentia). К данному отряду относятся пять из шести эндемичных для Эфиопии родов млекопитающих (*Megadendromus*, *Muriculus*, *Stenocephalemys*, *Desmomys*, *Nilopegamys*). В отличие от рассмотренных нами выше *Desmomys* и *Stenocephalemys*, остальные три рода являются монотипическими и достаточно слабо изученными. Все эндемичные роды и подроды грызунов представлены специализированными формами: 1) рыбоядная плавающая крыса (*Nilopegamys*); 2) гигантская лазающая мышь, обитающая в густых зарослях вереска (*Megadendromus*); 3) единственный представитель лазающих мышей, перешедший к наземному образу жизни (подрод *Chortomys*); 4) наиболее специализированные петрофилы среди Murinae (*Stenocephalemys*); 5) единственные представители арвикантин, обитающие в лесах (*Desmomys*); 6) близкая к роду *Mus* форма, специализированная к обитанию в условиях высокогорья (*Muriculus*).

Среди эндемичных для Эфиопии млекопитающих достаточно хорошо представлены землеройки (11 видов, 20.4% от общего числа эндемиков и 36.7% от общего числа эфиопских видов Soricomorpha). Как было показано выше (глава 7), группа эндемичных для Эфиопии белозубок связана исключительно с лесами и высокогорьями страны и представляет собой относительно недавнюю радиацию древней эволюционной линии. Двумя эндемичными видами представлены

рукокрылые (*Myotis scotti*, *Plecotus balensis*), приматы (*Theropithecus gelada*, *Cercopithecus djamdjamensis*) и парнокопытные (*Tragelaphus buxtoni*, *Capra walie*), единичными видами – хищные (*Canis simensis*) и зайцеобразные (*Lepus starcki*).

Большинство видов – эндемиков Эфиопии (72.2%) является представителями групп, широко распространенных на территории большей части тропической Африки, в некоторых случаях прослеживаются зоогеографические связи с отдельными частями этого региона (Южная Африка – *Desmomys*, горные системы Восточной Африки – *Tachyoryctes macrocephalus*). Всего четыре вида (7.4% от общего числа эндемиков) имеют палеарктическое происхождение. Три из них, обитающие в высокогорье (*Canis simensis*, *Capra walie*, *Lepus starcki*), являются недавними "вселенцами", один вид рукокрылых (*Plecotus balensis*) связан исключительно с горными лесами. Обращает на себя внимание полное отсутствие видов с палеарктическими связями среди грызунов – самой многочисленной группы эндемиков. 11 видов рода *Crocidura* (20.4% от общего числа эндемиков) относятся к древней группе, не имеющей отчетливых связей с современными фаунами Палеарктики или Афротропического региона (см. гл. 7).

Подавляющее большинство эндемиков связано с собственно Эфиопским нагорьем и обитает в высокогорьях (23 вида), лесах (23 вида), высокогорьях и лесах (*Tragelaphus buxtoni*, *Lophuromys simensis*, *Stenocephalemys ruppi*) и интразональных биотопах (на высотах 1800-2600 м над ур. м. – *Nilopegamys plumbeus*, *Dasymys griseifrons*, *Otomys* sp. C). Всего два эндемичных вида (*Mus proconodon* и *Mastomys awashensis*) связаны с саваннами (950-1750 м над ур. м.).

Анализ как собственных, так и литературных данных (в основном по молекулярной филогении) позволил выделить среди млекопитающих, эндемичных для Эфиопии, следующие группы: 1) единичные представители автохтонных линий, предположительно связанных с древними (рубеж миоцена и плиоцена) лесами Эфиопского нагорья (*Myotis scotti*, *Desmomys* spp., *Tragelaphus buxtoni*); 2) "букеты" видов, возникших в результате адаптивных радиаций достаточно древних групп, предположительно сформировавшихся на Эфиопском нагорье, и/или эволюция которых в основном протекала на данной территории (*Stenocephalemys* spp., *Lophuromys flavopunctatus* s. l., группа эндемичных *Crocidura*); 3) группы, относительно недавно проникшие в этот регион и подвергшиеся здесь интенсивной диверсификации (*Otomys* spp.); 4) относительно поздние "вселенцы" палеарктического происхождения, занявшие свободные ниши в афро-альпийской (*Capra walie*, *Canis simensis*, *Lepus starcki*) и лесной (*Plecotus balensis*) зонах; 5) дериваты широко распространенных афротропических линий, происхождение которых предположительно связано с освоением новых местообитаний (*Cercopithecus djamdjamensis*, *Mus* sp. 1, *Tachyoryctes macrocephalus*, *Grammomys minnae*); 6) реликтовые формы (*Theropithecus gelada*).

8.3. История формирования фауны млекопитающих лесов Эфиопского нагорья

Общепринято представление о бедности териофауны лесов Эфиопии по сравнению с лесными фаунами соседних территорий (Yalden et al., 1996). Всего на

Эфиопском нагорье обнаружено обитание 19 видов млекопитающих, характерных для лесов Центральной и Восточной Африки: 10 видов рукокрылых (*Hypsignathus monstrosus*, *Epomophorus gambianus*, *Micropteropus pusillus*, *Lissonycteris angolensis*, *Myonycteris torquata*, *Hipposideros ruber*, *H. fuliginosus*, *Neoromicia tenuipinnis*, *Mimetillus moloneyi*, *Mops nanulus*), три вида приматов (*Cercopithecus mitis*, *C. neglectus*, *Colobus guereza*), четыре вида парнокопытных (*Hylochoerus meinertzhageni*, *Potamochoerus larvatus*, *Cephalophus weynsi*, *C. natalensis*), один вид грызунов (*Oenomys hypoxanthus*) и один вид землероек (*Crocidura luna*). Последний вид является дериватом группы белозубок – эндемиков Эфиопского нагорья (см. гл. 7); конспецифичность представителей *Oenomys hypoxanthus* из Эфиопии и других регионов Африки пока не подтверждена цитогенетическими и молекулярно-генетическими данными. Показательно полное отсутствие в Эфиопии многочисленных групп как землероек (*Myosorex*, *Congosorex*, *Ruwenzorisorex*, *Sylvisorex*, *Scutisorex*), так и грызунов (*Hybomys*, *Hylomyscus*, *Praomys* s. str., *Deomys*, *Kivumys*, *Lophuromys sikapusi* s. l., *L. nudicaudus* s. l.), столь характерных для лесов Центральной и Восточной Африки. Таким образом, фауна Эфиопии характеризуется отсутствием широко распространенных мелких лесных наземных млекопитающих, для которых как риск локального вымирания, так и возможности расселения являются достаточно низкими. С другой стороны, в фауне страны присутствуют некоторые центрально- и восточноафриканские лесные парнокопытные и приматы (характеризующиеся противоположными характеристиками) и целый ряд видов лесных рукокрылых, способности которых к расселению существенно превышают таковые других млекопитающих. Эти особенности фауны млекопитающих лесов Эфиопии свидетельствуют против гипотезы о формировании ее путем вымирания отдельных представителей лесной фауны, некогда общей для территории Центральной и Восточной Африки, и поддерживают предположение об ограниченной иммиграции лесных видов рукокрылых, парнокопытных и приматов из последних регионов. Практически все лесные грызуны и землеройки Эфиопии являются эндемиками страны, большая их часть относится к достаточно древним группам, предположительно сформировавшимся на Эфиопском нагорье, и/или эволюция которых в основном протекала на данной территории (*Desmomys*, *Stenocephalemys albipes*, большинство эфиопских *Lophuromys flavopunctatus* s. l., эндемичные *Crocidura*). Распространенные исключительно в лесах эндемичные *Otomys fortior*, *Grammomys minnae*, *Mus* sp. 1 и *Cercopithecus djamdjamensis* относятся к надвидовым комплексам, остальные члены которых связаны с иными биотопами (с высокогорьями или саваннами различных типов). Некоторые эндемики Эфиопии демонстрируют поразительное внешнее сходство с представителями “чужих” групп, отсутствующими в лесных массивах, где они обитают: *Stenocephalemys albipes – Praomys* s. str., *Lophuromys pseudosikapusi – L. sikapusi* s. l., *Cercopithecus djamdjamensis – C. mitis* s. l. Это сходство может быть объяснено процессами параллельной эволюции в сходных условиях вечнозеленого горного леса.

Можно заключить, что фауна млекопитающих лесов Эфиопии была сформирована в основном тремя путями: 1) диверсификация исходно лесных древних автохтонных групп, 2) “рекрутирование” видов из смежных высотных зон (саванны и

пояса верещатников) с последующим адаптивным формообразованием, 3) ограниченная иммиграция лесных видов из Центральной и Восточной Африки. Вероятно, первые два процесса были спровоцированы исходной бедностью лесной фауны Эфиопии. Сложно оценить степень этой бедности, можно лишь предположить, что в состав фауны вечнозеленых лесов Эфиопии в среднем и позднем плиоцене уже входили *Desmomys*, *Lophuromys flavopunctatus* s. l., представители линий *Myotis scotti* и *Tragelaphus buxtoni* и, возможно, предок группы эндемичных 36-хромосомных *Crocidura*. Некоторые формы, типичные для современных лесов Западной, Центральной и Восточной Африки (*Myosorex* и *Galagoides demidoff* s. l.) найдены на крайнем юге Эфиопии, в отложениях долины Омо возрастом 3 млн. лет (Turner et al., 1999). Отсутствие этих таксонов в современной эфиопской фауне может быть объяснено тем, что они, "подойдя вплотную" к Эфиопскому нагорью, так и не заселили его, или же их более поздним вымиранием в последнем регионе. В целом, роль процессов вымирания в формировании лесной фауны Эфиопии остается неясной. Общепринято представление о катастрофическом сокращении площади, покрытой лесами, во времена ледниковых периодов на всем африканском континенте (Roberts, 1984). Тем не менее, основанная на палеоклиматических реконструкциях карта растительного покрова тропической Африки во времена последнего ледникового максимума (18000 лет назад) показывает существование трех значительных массивов горных лесов на Эфиопском нагорье (Anhuf et al., 2006). Распространение некоторых эндемичных млекопитающих и амфибий также позволяет предполагать перманентное существование лесных биотопов на протяжении плиоцена – плейстоцена, по меньшей мере, в двух районах данной территории (см. 9.1).

8.4. История формирования фауны млекопитающих высокогорий Эфиопии (пояса верещатников и афро-альпийской зоны)

Не считая случайных заходов (*Papio anubis*, *Sylvicapra grimmia*, *Panthera leo*, *P. pardus*) для высокогорий Эфиопии известно 34 вида млекопитающих, из которых лишь восемь не эндемичны для страны. Семь видов из последних широко распространены и в других высотных поясах Эфиопии, являясь убиквистами (*Canis aureus*, *Hystrix cristata*), или будучи связанными с вертикально расчлененным рельефом со скальными выходами и осыпями (*Oreotragus oreotragus*, *Procavia capensis*) и с открытыми (*Mellivora capensis*) или кустарниковыми (*Atilax paludinosus*, *Dendromus mystacalis*) местообитаниями. Только *D. insignis*, помимо Эфиопского нагорья, распространен также и в высокогорьях Восточной Африки. Однако, конспецифичность представителей этого таксона из двух данных регионов пока не доказана цитогенетическими и молекулярно-генетическими методами. Из 26 видов – эндемиков Эфиопии, обитающих в высокогорьях, преобладают грызуны (17 видов). Остальные таксоны представлены землеройками (*Crocidura glassi*, *C. baileyi*, *C. lucina*, *Crocidura* sp. A), приматами (*Theropithecus gelada*), хищными (*Canis simensis*), парнокопытными (*Tragelaphus buxtoni*, *Capra walie*) и зайцеобразными (*Lepus starcki*).

Показательно, что из четырех видов – эндемиков Эфиопии, имеющих палеарктическое происхождение, три (*Canis simensis*, *Capra walie*, *Lepus starcki*)

обитают в высокогорье; предки этих таксонов, вероятно, относительно недавно проникли на территорию Эфиопского нагорья по горной цепи, пролегающей вдоль западного побережья Красного моря. Очевидно, что этот экологический "коридор" играл роль своеобразного фильтра, "отсекающего" формы, связанные с увлажненными местообитаниями и/или характеризующиеся низкими способностями к расселению. Этим можно объяснить отсутствие в Эфиопии таких палеарктических групп как полевки, некоторые представители которых (*Microtus* (*Sumeriomys*), *Ellobius* (*Afganomys*) и *Chionomys*) обитают (и/или обитали в среднем и позднем плейстоцене) на территории современного Израиля (Tschernov, 1968, 1992, 1994; Shenbrot, Krasnov, 2005), два первых из них проникли и на территорию северной Африки (Громов, Поляков, 1977; Jaeger, 1988).

Сообщество грызунов высокогорий Эфиопии, представленное дериватами типичных афротропических линий, достаточно разнообразно. Экологическую нишу отсутствующих здесь зеленоядных полевок занимают эндемичные виды *Otomys* и *Arvicanthis*. Своеобразная форма специализированного семеноядa-петрофила представлена видами *Stenocephalemys*. Присутствуют также наземная всеядная (*Lophuromys* spp.), лазающая (*Megadendromus nikolausi*) и подземная (*Tachyoryctes macrocephalus*) формы.

Эндемичная фауна млекопитающих пояса верещатников и афро-альпийской зоны Эфиопского нагорья не имеет аналогов на африканском континенте. Верхние пояса отдельных изолированных гор Восточной, Центральной и Западной Африки (Килиманджаро, Кения, Абердарес, Элгон, Рувензори, Киву, Камерун), занятые аналогичными местообитаниями, населены лишь единичными видами грызунов, эндемичными для одного или нескольких массивов; эндемики из других отрядов млекопитающих здесь отсутствуют. На родовом уровне состав таксонов высокогорной териофауны неэфиопской части тропической Африки (*Dendromus*, *Tachyoryctes*, *Otomys* и *Lophuromys*, последние всегда представлены членами надвидового комплекса *L. flavopunctatus* s. l.) является подмножеством такового аналогичной фауны Эфиопского нагорья. В первой фауне совершенно отсутствуют аналоги таких специализированных к обитанию в высокогорье форм как *Megadendromus*, *Muriculus* и *Stenocephalemys*, а также представители рода *Arvicanthis*, широко распространенного на территории большей части Африки. Бедность фауны высокогорий неэфиопской части Афротропического региона очевидным образом связана с тем, что здесь данные местообитания занимают далеко отстоящие друг от друга незначительные по площади фрагменты. Все они (за исключением Рувензори) локализованы на вершинах небольших изолированных массивов вулканического происхождения, большинство из которых представляет геологически недавние образования. Хотя Рувензори и сложен из древних пород, он был поднят до современного уровня относительно недавно (вероятно, его возраст не превышает 2 млн. лет) (Браун, 1976). Таким образом, только Эфиопское нагорье, достигающее значительных высот и достаточно древнее по происхождению, предоставило на африканском континенте арену, необходимую для возникновения богатой и разнообразной фауны млекопитающих высокогорий. Начало ее формирования относится, вероятно, к позднему плиоцену, когда на данной территории возникли

высокогорные луга и верещатники. Можно предположить, что “открытие” большого числа незанятых экологических ниш послужило фактором, провоцирующим как интенсивную диверсификацию определенных групп, так и ускоренную морфологическую эволюцию ряда их представителей.

8.5. Роль географических барьеров в формировании эндемичной фауны млекопитающих Эфиопии

Как было показано выше, в формировании эндемичной фауны Эфиопского нагорья существенную роль сыграл фактор изоляции этого региона от других областей тропической Африки, занятых сходными местообитаниями (лесами и высокогорьями). С другой стороны, высокая степень геоморфологического разнообразия рассматриваемой территории в значительной степени определяется ее внутренней подразделенностью на ряд отдельных горных массивов, в той или иной степени изолированных друг от друга. Рифтовая долина, полностью сформированная в раннем плиоцене и занятая в настоящее время достаточно аридными ландшафтами, непригодными для обитания лесных и высокогорных видов, традиционно рассматривается в качестве основного зоогеографического барьера в пределах страны (Yalden, Largen, 1992). Из 52 эндемичных видов млекопитающих, населяющих леса и высокогорья Эфиопии, 14 обитают на территории юго-восточной части нагорья, 19 – на территории северо-западной части, ареалы остальных 19 видов включают территории обеих частей. Ареалы целого ряда видов (*Crocidura* sp. B, *C. zaphiri*, *Capra walie*, *Lophuromys simensis*, *L. menageshae*, *L. pseudosikapusi*, *Desmomys yaldeni*, *Nilopegamys plumbeus*) ограничены небольшими участками северо-западного нагорья, локализованными географически далеко от Рифтовой долины, что практически исключает изолирующую роль последней при их формировании. Тем не менее, имеется несколько примеров обитания сестринских таксонов на противоположных сторонах Рифта (*Crocidura lucina* – *C. baileyi*; *Stenocephalemys* sp. A – *S. albocaudata*; *Otomys* sp. B – *O. typus*; *Otomys* sp. A – *Otomys* sp. D). Вполне возможно, что дивергенция данных пар видов связана с изолирующим эффектом Рифтовой зоны.

Ранее принималось, что три эндемика (*Canis simensis*, *Tachyoryctes macrocephalus* и *Muriculus imberbis*), населяющие афро-альпийскую зону, представлены различными подвидами в северо-западной и юго-восточной частях Эфиопского нагорья (Yalden, Largen, 1992). Молекулярно-генетическими методами изучена внутривидовая структура только первого из этих видов (Gottelli et al., 2004). Полученные результаты не подтвердили предположений о существенной генетической дифференциации популяций эфиопского волка из данных территорий, что, очевидно, связано с недавней эволюционной историей этого вида. Показательно, что более “древние” лесные и афро-альпийские виды (*Lophuromys chrysopus*, *Theropithecus gelada*) действительно представлены на противоположных сторонах Рифта хорошо дифференцированными (в том числе и генетически) подвидами (не имеющими пока номенклатурного статуса) (Lavrenchenko et al., 2004; Belay, Mori, 2006). С другой стороны, нами показано, что у широко распространенных лесных эндемиков *Desmomys harringtoni* и *Stenocephalemys albipes* локализация наиболее обособленных митохондриальных линий ограничена горными массивами Сымен и

Гуна, орографически отчетливо не обособленных от основной части северо-западного нагорья, где распространены генетически отличающиеся популяции данных видов.

Поскольку во времена гляциальных максимумов высотные границы растительных поясов проходили на 1000-1500 м ниже, чем в настоящее время, отдельные участки центральной части Эфиопского грабена, лежащие на высоте 1800 м над ур. м., предоставляли "мосты" для распространения даже наиболее высокогорных эндемиков (*Canis simensis*, *Lophuromys melanonyx*, *Tachyoryctes macrocephalus*), находящих ныне нижний предел своего распространения на высотах 3000-3100 м над ур. м. В свою очередь, лесные виды, вероятно, расселялись через Рифтовую долину во времена наиболее влажных эпизодов межледниковых периодов, когда отдельные лесные "коридоры" соединяли расширившиеся лесные массивы северо-западного и юго-восточного нагорий. Очевидно, что один из таких "коридоров" располагался между озерами Чамо и Абая, где его крайне фрагментированные остатки сохранились и в настоящее время в виде так называемого "зеленого пояса". Показательно, что узкоареальный лесной эндемик *Grammomys minnae* распространен на противоположных концах этого предполагаемого "коридора", но определенно отсутствует на территории самого Рифта, разделяющей два крошечных участка его обитания (расстояние между которыми по прямой составляет всего 72 км). Очертания современного ареала позволяют предполагать, что именно этим путем воспользовался и *Lophuromys chrysopus* при заселении северо-западного нагорья.

Глубокие каньоны на участках верхнего и среднего течения Текезе, Голубого Нила и Омо, также, видимо, не представляли в прошлом непреодолимого препятствия для лесных и высокогорных видов Эфиопии. Показательно, что относительно небольшой ареал *Lophuromys menageshae* локализован на противоположных сторонах каньона Голубого Нила на его наиболее выраженном участке. Отсутствие ряда эфиопских эндемиков (*Crocidura baileyi*, *Canis simensis*, *Otomys* spp., *Muriculus imberbis*, *Stenocephalemys* sp. A, *Lophuromys simensis*) севернее и восточнее массива Сымен отражает скорее не изолирующие свойства каньона Текезе, а непригодность данной территории для обитания этих видов в связи с ее небольшой высотой и значительно большей аридностью климата.

Можно заключить, что подразделенность Эфиопского нагорья хорошо выраженными географическими барьерами в целом не препятствовала формированию единой для него эндемичной фауны млекопитающих, но способствовала процессам эволюционной диверсификации элементов последней.

Глава 9. Особенности процессов эволюционной диверсификации наземных позвоночных в горных тропиках

9.1. Значение горных тропиков как центров формообразования

Результаты исследований по африканским и южноамериканским птицам позволили предположить, что "нивелирование" глобальных колебаний климата особенностями местного рельефа небольших территорий горных тропиков способствовало как выживанию старых филетических линий, так и образованию новых, что привело к пространственным агрегациям таксонов с крайне ограниченным

распространением (Fjeldsa, Lovett, 1997; Fjeldsa et al., 1999). Подобный сценарий применим и к млекопитающим Эфиопского нагорья. При включении в анализ исключительно узкоареальных таксонов на данной территории могут быть выделены два центра локального эндемизма. Первый из них расположен на южных склонах горного массива Бале, где богатая фауна землероек представлена в основном производными интенсивной и относительно недавней диверсификации древней линии 36-хромосомных *Crocidura* (все они являются эндемиками гор юго-востока Эфиопии). Три вида млекопитающих (*Crocidura harenna, Cercopithecus djamdjamensis* и *Mus* sp. 1) эндемичны для весьма ограниченной территории леса Харенна (Lavrenchenko, 2000b). Четвертый вид, *Crocidura bottegoides*, помимо леса Харенна, известен только из одного близлежащего локалитета (гора Бадда). Лесной массив между Мизан-Тефери и Горе на юго-западе страны представляет второй очаг локального эндемизма. Здесь практически совпадают крошечные ареалы видов грызунов, относящихся как к очень древней (*Desmomys yaldeni*), так и к относительно недавно обособившейся (*Lophuromys pseudosikapusi*) филогенетическим линиям.

Существование узкоареальных реликтов среди других групп наземных позвоночных свидетельствует о том, что климатические условия оставались относительно стабильными на протяжении миллионов лет в некоторых местах южной части Эфиопского нагорья. Подобным примером могут служить эндемичные монотипические рода бесхвостых земноводных (узкорот *Balebreviceps*, лягушка *Ericabatrachus*, живородящие жабы *Altiphrynoides* и *Spinophrynoides*), распространение которых носит явно реликтовый характер, поскольку ближайшие к ним таксоны обитают в горах Танзании, а также Западной и даже Южной Африки (Largen, 2001; Scott, 2005). Показательно, что ареалы первых трех родов полностью совпадают с первым из упомянутых выше центров локального эндемизма млекопитающих, последний род распространен несколько шире. Ареал пятого монотипического и эндемичного для Эфиопии рода амфибий (лесная червяга *Sylvacaecilia*) пересекается со вторым таким центром. Так как эти амфибии и мелкие млекопитающие характеризуются весьма скромными способностями к расселению и разделяют ныне общие местообитания (горные леса и верещатники), можно предположить, что представители обеих групп позвоночных пережили неблагоприятные эпизоды плейстоцена в одних и тех же рефугиумах на юге Эфиопского нагорья. Именно этим могут быть объяснены крайне ограниченные ареалы таких “древних” лесных видов как *Desmomys yaldeni* и *Mus* sp. 1.

Видообразование в таких ограниченных районах долговременной климатической стабильности связывается с изоляцией в них реликтовых популяций некоторых видов, исчезнувших на окружающих территориях вследствие случайности процессов вымирания. Исходной посылкой при этом является предположение о высокой скорости оборота видового состава в климатически нестабильных областях, что приводит к локальным вымираниям редких видов (Garcia-Moreno, Fjeldsa, 2000). Подобная модель аллопатрического видообразования не предполагает существование физических барьеров, изолирующих целые сообщества. Такое происхождение может быть предположено для относительно недавно обособившихся *Lophuromys pseudosikapusi* и *Crocidura* sp. B (распространение второго вида ограничено лесом

Белетта), а также, возможно, для неисследованной молекулярно-генетическими методами *C. harenna*. Ограниченность распространения этих видов крошечными участками обширных сплошных лесных массивов явно не связано с изолирующим влиянием физико-географических факторов.

Предполагается, что в горных областях, благодаря вертикальной зональности, значительное число филетических линий переживало неблагоприятные эпизоды плейстоцена, мигрируя на относительно короткие дистанции вдоль выраженного высотного градиента вместе со своими местообитаниями (Jansson, Dynesius, 2002; Hewitt, 2004). Подобная вертикальная динамика границ местообитаний могла обеспечивать не только выживание данных линий, но и их диверсификацию и дифференциацию (что также обуславливает "аккумулирующую" роль горных территорий, как для древних, так и для молодых филетических линий).

Изложенное выше позволяет предполагать более высокие темпы эволюционной диверсификации в горных областях по сравнению с равнинными территориями (в пределах тропической зоны). Действительно, как показано в обзоре К. Морица с соавторами (Moritz et al., 2000), сестринские виды, населяющие низинные леса, обычно разделены большими генетическими дистанциями, нежели горные виды. Как было предположено в этой же работе, подавляющее большинство современных видов наземных позвоночных (млекопитающих, птиц, ящериц и амфибий) дождевых тропических лесов Африки, Центральной и Южной Америки и Австралии произошло до рубежа между плиоценом и плейстоценом. По оценкам авторов, в плейстоцене имели место только семь из 125 событий видообразования в исследованных ими 22 родах мелких млекопитающих Южной Америки. Хотя эти данные основаны на традиционной оценке скорости нуклеотидных замен в митохондриальном геноме (2% за млн. лет), более поздние исследования, проведенные с тестированием гипотезы молекулярных часов, в целом подтвердили положение об относительно низких темпах эволюционной диверсификации в равнинных тропических лесах. Так, подобный анализ показал, что на протяжении плейстоцена возникли только пять из 30 исследованных видов сумчатых и хомячков Sigmodontinae Амазонии и атлантических лесов юго-восточной Бразилии (Costa, 2003). Исследования, выполненные на отдельных группах птиц (африканские бюль-бюли и южноамериканские танагры), позволили предположить, что подавляющее большинство относительно недавних событий видообразования произошло на территории горных массивов, в то время как равнинные территории населены в основном видами, возникшими в позднем миоцене и плиоцене (Roy, 1997; Fjeldsa, Rahbek, 2006; Fjeldsa et al., 2007). Единственная пока работа, где в рамках одновременного анализа в континентальном масштабе проведено сравнение темпов эволюционной диверсификации у равнинных и горных форм, выполнена на 27 родах и группах близких родов птиц Южной Америки (Weir, 2006). Для равнинных групп показано уменьшение темпов диверсификации с позднего миоцена до современности, в то время как среди горных групп темпы диверсификации оставались относительно постоянными, резко возрастая в течение последнего миллиона лет (в это время возникает около трети современных видов, населяющих Анды).

Имеющиеся данные для мелких млекопитающих тропической Африки в целом согласуются с этой закономерностью. Так, полученные в результате подобных анализов временные оценки подразумевают возникновение в течение плиоцена (2-5 млн. лет назад) практически всех видов двух родов грызунов (*Hylomyscus*, *Praomys* s. str.), населяющих равнинные леса Западной и Центральной Африки (Lecompte, 2003; Nicolas et al., 2005, 2006). Показательно, что данные таксоны относятся к той же группе родов *Praomys* s. l., что и исследованный нами *Stenocephalemys*.

Даже при сравнении с другими регионами горных тропиков, Эфиопское нагорье выделяется выраженным преобладанием "молодых" видов. Полученные временные оценки позволяют предполагать плейстоценовый возраст подавляющего большинства видов в пределах рассмотренных нами модельных групп, а для двух из них (эндемичные *Crocidura*, *Otomys typus* s. l.) – интенсивную диверсификацию на протяжении последнего миллиона лет. Вероятно, общая для горных тропиков тенденция к более высоким темпам диверсификации в условиях Эфиопского нагорья могла быть "усилена" интенсивной адаптивной радиацией местных форм, спровоцированной предполагаемой исходной бедностью лесной фауны и формированием на рубеже плиоцена и плейстоцена высокогорных ландшафтов. Если влияние последнего фактора может быть предположено и для большей части других горных систем в тропической зоне (например, для Анд), то обедненность лесной биоты Эфиопского нагорья (связанная с его древней изоляцией от других лесных массивов) является достаточно уникальной чертой.

9.2. Разделение высотного градиента между близкими видами, тестирование альтернативных гипотез видообразования

В течение нескольких десятилетий основным фактором, ответственным за диверсификацию наземных позвоночных в тропиках, считалась географическая изоляция (модели "рефугиумов", "речных барьеров", "горных изолятов" и др.) (Haffer, 1997). Наибольшую популярность (особенно при объяснении процессов диверсификации лесных видов) получила гипотеза плейстоценовых рефугиумов (Haffer, 1969). При этом существование очагов эндемизма (отождествляемых с подобными рефугиумами) и совпадающих границ между видами и подвидами в различных группах позвоночных традиционно рассматривалось как подтверждение данной гипотезы. Однако, как было показано Дж. Эндлером (Endler, 1977, 1982), возникновение подобных паттернов распространения может быть объяснено как аллопатрической, так и парапатрической ("градиентной") моделями. Последняя модель, получившая широкое распространение в последнее десятилетие, исходит из возможности диверсификации форм (без прерывания потока генов между ними) до достижения ими видового статуса благодаря различным направлениям отбора на выраженном градиенте природных условий (Smith et al., 1997; Orr, Smith, 1998; Moritz et al., 2000). При этом полагается, что репродуктивная изоляция может возникать как побочный продукт адаптации к различающимся местообитаниям (например, за счет плейотропного действия генов и генетического эффекта "попутного транспорта") (Rice, Hostert, 1993; Rundle, Nosil, 2005). "Градиентная" модель пока достаточно хорошо подтверждена только экспериментальными исследованиями лабораторных

популяций дрозофил (Rice, Hostert, 1993) и методами математического моделирования (Doebeli, Dieckmann, 2003; Mizera, Meszena, 2003; Geritz et al., 2004); возможность ее экстраполяции на реальные природные ситуации остается достаточно дискуссионной. Показана необходимость тестирования таких ситуаций методами молекулярной филогении для верификации двух конкурирующих гипотез (“аллопатрической” и “градиентной”) (Patton, Smith, 1992; Orr, Smith, 1998; Moritz et al., 2000). В частности, “градиентная” модель формообразования предсказывает:

1) на внутривидовом уровне – бо̀льшую степень морфологической дивергенции и/или репродуктивной изоляции между популяциями из резко различающихся местообитаний по сравнению с таковой между популяциями из сходных местообитаний (при одинаковых уровнях генетической дивергенции);

2) на уровне близких видов – паттерны распространения, при которых сестринские таксоны занимают соседние, но сильно отличающиеся местообитания.

Попытки эмпирической проверки “градиентной” модели предпринимались в основном путем изучения конспецифических популяций тропических птиц и ящериц, распространенных вдоль выраженного градиента природных условий. Выявлена значительная фенотипическая дивергенция популяций, занимающих смежные, но резко различающиеся местообитания (Smith T.B. et al., 1997, 2001, 2005a,b; Thorpe et al., 2005); в ряде случаев также показано уменьшение потока генов между ними (Schneider et al., 1999; Ogden, Thorpe, 2002) и их генетическая дифференциация по относительно небольшому числу локусов (Smith et al., 2008), что соответствует предсказаниям “градиентной” модели. Эти результаты позволили выдвинуть предположение о значительной роли видообразования без изоляции в формировании поразительного таксономического разнообразия современных тропических биот (Smith et al., 1997, 2005a, b). Следует отметить, однако, что результаты данных исследований свидетельствуют в основном о возможности достижения при подобных процессах значительного уровня внутривидовой дифференциации. Вопрос о том, может ли такая дифференциация привести к законченному акту видообразования, остается открытым. В свете этого, верификация “градиентной” модели методами молекулярной филогении на примере групп родственных видов, распространенных вдоль значительного градиента природных условий, представляет большой интерес.

Распространение надвидовых комплексов грызунов на территории Эфиопского нагорья характеризуется ярко выраженным разделением высотного градиента между близкими формами (Lavrenchenko et al., 2000). Наиболее наглядно это можно продемонстрировать на примере южного склона массива Бале, где различные виды *Lophuromys flavopunctatus* s. l. и *Stenocephalemys* spp. замещают друг друга в смежных высотных поясах (тропический лес – *L. chrysopus*, *S. albipes*; вересковый пояс – *L. brevicaudus*, *S. griseicauda*; афро-альпийская зона – *L. melanonyx*, *S. albocaudata*). В целом, нами не обнаружено особой филогенетической близости форм, обитающих в смежных высотных поясах единого горного массива. В ряде случаев такие виды относятся к древним линиям, занимающим наиболее базальную позицию по отношению к кладам, включающим как эфиопские, так и неэфиопские формы (*L. chrysopus* и *L. brevicaudus*), а филогенетически наиболее близкими друг к другу оказываются виды, населяющие разные горные массивы (*Stenocephalemys* sp. A и *S.*

albocaudata). Филогенетическая позиция *L. melanonyx* остается пока неопределенной из-за вовлеченности этого вида во множественные ретикулярные процессы (см. гл. 4). Происхождение *S. albipes* и *S. griseicauda*, населяющих смежные высотные пояса массива Бале, также не может быть интерпретировано в рамках "градиентной" модели (несмотря на их сестринские взаимоотношения). Наиболее непротиворечивым представляется возникновение первого вида на севере Эфиопии, поскольку именно там отмечена его наиболее рано обособившаяся линия. Ее обитание на одном горном склоне (Гуна, Сымен) с филогенетически относительно далеким *Stenocephalemys* sp. A не соответствует предсказаниям "градиентной" модели. Таким образом, есть все основания полагать, что специфические адаптации отдельных видов *Lophuromys flavopunctatus* s. l. и *Stenocephalemys* spp. к различающимся местообитаниям возникли в результате независимой длительной эволюции и не связаны напрямую с их происхождением. Результаты исследований других групп грызунов – эндемиков Эфиопского нагорья также не подтверждают "градиентной" модели видообразования. Так, формы *Otomys*, замещающие друг друга по высоте на склонах горных массивов Бале, Арусси и Сымен, относятся к различным надвидовым комплексам, *O. tropicalis* s. l. и *O. typus* s. l. (см. гл. 6). Единственный вид *Otomys*, обитающий во влажных вечнозеленых лесах (*O. fortior*), географически хорошо изолирован от остальных эфиопских представителей данного рода, населяющих, в основном, высокогорья. Эндемичные *Nannomys* (род *Mus*), населяющие леса Эфиопии (*Mus* sp. 1 и *M. mahomet*), не связаны близкими филогенетическими взаимоотношениями с представителями этого подрода, обитающими в саваннах, подстилающих лесной пояс (*M.* cf. *tennelus* и *M. proconodon*). Из четырех данных видов только *M. mahomet* и *M. proconodon* относятся к одной и той же видовой группе *M. setulosus* s. l. (*Mus* sp. 1 и *M.* cf. *tenellus* относятся, соответственно, к *M. triton* s. l. и *M. minutoides* s. l.), не являясь, однако, сестринскими таксонами.

Результаты подобных исследований видовых комплексов южноамериканских хомячков из родов *Akodon*, *Thomasomys* и *Oryzomys*, распространенных на восточных склонах Анд, также свидетельствуют скорее в пользу аллопатрического пути видообразования (Patton et al., 1990; Patton, Smith, 1992). Единственная работа по грызунам, подтверждающая "градиентную" модель, выполнена на двух близких видах южноамериканских Sigmodontinae (*Abrothrix olivaceus* и *A. xanthorhinus*), различия между которыми не превышали 2% нуклеотидных замен гена цитохрома *b* (столь небольшая генетическая дистанция приводит авторов к выводу о подвидовом статусе этих форм) (Smith M.F. et al., 2001). Таким образом, имеющиеся молекулярно-генетические данные по грызунам, населяющим смежные пояса горных массивов в тропиках, в целом, не подтверждают реальности видообразования без изоляции, постулируемого "градиентной" моделью, которая справедлива скорее в случаях значительной морфологической дифференциации на внутривидовом уровне.

Существенно более скудные данные по эндемичным белозубкам Эфиопии могут быть истолкованы как подтверждение и "градиентной" и "аллопатрической" моделей видообразования. Из двух пар недавно дивергировавших сестринских таксонов *Crocidura*, одна пара представлена видами, замещающими друг друга в смежных высотных поясах горного массива Бале (тропический лес – *C. thalia*, вересковый пояс

и афро-альпийская зона – *C. glassi*), члены второй пары занимают экологически сходные, но географически разобщенные ареалы (афро-альпийская зона на противоположных сторонах Рифтовой долины – *C. lucina*, *C. baileyi*). Несмотря на высокую степень генетического сходства (различаются всего по 0.5% нуклеотидных замен для гена цитохрома *b*) *C. thalia* и *C. glassi* обладают резко выраженными морфологическими различиями, их видовая самостоятельность никогда не подвергалась сомнению. Особенности распространения этих двух форм соответствуют предсказаниям "градиентной" модели – они парапатричны и на всем протяжении их ареалов населяют различные высотные пояса. Высокогорная *C. glassi* характеризуется более мелкими размерами, чем лесная *C. thalia*, что противоречит правилу Бергмана и может быть объяснено их существенными различиями по физиологии, связанными с адаптациями к резко различающимся местообитаниям. Следует отметить, однако, что поразительная степень сходства митохондриальных геномов двух данных видов может быть и последствием межвидовой гибридизации.

В целом, из 11 пар близких видов млекопитающих Эфиопии, населяющих различающиеся смежные местообитания в пределах единого высотного градиента и относящихся к группам, филогенетическая структура которых была изучена нами, только две (*Stenocephalemys albipes – S. griseicauda* и *Crocidura thalia – C. glassi*) представлены сестринскими таксонами. Всего на территории Эфиопского нагорья нашими исследованиями выявлено шесть пар (троек) относительно "молодых" сестринских таксонов (*Stenocephalemys* sp. A – *S. albocaudata*, *S. albipes – S. griseicauda*, *Otomys* sp. A – *Otomys* sp. D, *O. typus* s. str. – *O. fortior* – *Otomys* sp. B, *Crocidura lucina – C. baileyi*, *C. thalia – C. glassi*); только для последней из них диверсификация может быть объяснена в рамках "градиентной" модели.

Из других наземных позвоночных тестирование методами молекулярной филогении альтернативных гипотез формообразования на уровне близких видов было проведено на некоторых группах птиц (тапакуло *Scytalopus* и крапивники *Henicorhina* Эквадора и Перу, медососы *Meliphaga* Новой Гвинеи и Австралии – Arctander, Fjeldsa, 1994; Dingle et al., 2006; Norman et al., 2007) и амфибий (древолазы *Colostethus* и *Epipedobates* Эквадора и Перу – Graham et al., 2004; Roberts et al., 2006). Результаты всех этих исследований не соответствуют предсказаниям "градиентной" модели, а в ряде случаев – поддерживают "аллопатрическую" модель.

Итак, результаты филогенетических исследований близких видов наземных позвоночных горных тропиков позволяют заключить следующее:

1. Подавляющее большинство имеющихся в настоящее время данных может быть истолковано как подтверждение "аллопатрической", но не "градиентной" модели.

2. Хотя возможность видообразования без изоляции (за счет различных направлений отбора на градиенте природных условий) в некоторых случаях не может быть отвергнута, предположения о значительной роли подобных процессов в формировании современного тропического биоразнообразия (Smith et al., 1997, 2005a, b) представляются совершенно необоснованными.

3. Ярко выраженное разделение высотного градиента относительно близкими видами некоторых групп наземных позвоночных горных тропиков в большинстве

случаев носит вторичный характер и не связано с особым путем их происхождения. В некоторых случаях подобный феномен может быть объяснен специализацией этих видов, возникшей в результате длительной независимой эволюции; в других – конкурентным исключением.

ВЫВОДЫ

1. Проведенное исследование позволило существенно расширить систематический список млекопитающих Эфиопии, включающий ныне 301 вид. По уровню эндемизма фауны млекопитающих (17.9%) Эфиопия занимает особое место среди континентальных стран, подавляющее большинство эндемиков страны (52 из 54 видов) связано с собственно Эфиопским нагорьем.

2. Разнообразные эволюционные истории пяти исследованных модельных групп грызунов и землероек, эндемичных для Эфиопского нагорья, демонстрируют определенные черты сходства: интенсивное видообразование (за исключением *Desmomys*) на относительно ограниченной территории и аккумуляцию выживших линий (в сочетании с последующей гибридизацией между некоторыми из них – в случае *Lophuromys flavopunctatus* s. l.).

3. Полученные временные оценки позволяют предполагать плейстоценовый возраст подавляющего большинства видов исследованных модельных групп, а для двух из них (эндемичные *Crocidura*, *Otomys typus* s. l.) – интенсивную диверсификацию на протяжении последнего миллиона лет. Предположено, что общая для горных тропиков тенденция к более высоким темпам диверсификации в условиях Эфиопского нагорья могла быть “усилена” интенсивной адаптивной радиацией местных форм, спровоцированной исходной бедностью лесной фауны и формированием на рубеже плиоцена и плейстоцена высокогорных ландшафтов. Если влияние последнего фактора не может быть исключено и для других горных тропиков, то обедненность лесной биоты Эфиопского нагорья является достаточно уникальной чертой.

4. Фауна млекопитающих лесов Эфиопии была сформирована в основном тремя путями: 1) диверсификация исходно лесных древних автохтонных групп, 2) “рекрутирование” видов из смежных высотных зон (саванны и пояса верещатников) с последующим адаптивным формообразованием, 3) ограниченная иммиграция лесных видов из Центральной и Восточной Африки. Хотя эта фауна демонстрирует поверхностное сходство с другими африканскими лесными фаунами, разделяя с ними ряд экологических форм, филогенетически она оказывается связанной с ними достаточно слабо.

5. Богатая и разнообразная фауна млекопитающих – эндемиков высокогорий Эфиопии не имеет аналогов на африканском континенте. Ее смешанный характер обусловлен присутствием афротропических и палеарктических элементов, а также представителей древней реликтовой группы, не имеющей отчетливых географических связей. Аналогичные местообитания других регионов тропической Африки населены лишь единичными видами эндемичных грызунов, родовой состав которых является подмножеством (4 из 8 родов) такового родентофауны высокогорий Эфиопии.

6. Результаты проведенного исследования позволили впервые на материале по млекопитающим подтвердить представление об “аккумулирующей” роли крайне

ограниченных районов горных тропиков, где долговременная климатическая стабильность способствует выживанию старых филетических линий и образованию новых, что приводит к пространственным агрегациям узкоареальных таксонов различного эволюционного возраста.

7. Анализ оригинальных и литературных данных по молекулярной филогении наземных позвоночных горных тропиков не подтверждает представлений о значительной роли процессов парапатрического видообразования (постулируемого "градиентной" моделью) в формировании современного тропического биоразнообразия. Характерное для горных тропиков ярко выраженное разделение высотного градиента относительно близкими видами в большинстве случаев носит вторичный характер и не связано с особым путем их происхождения.

Благодарности

Автор искренне признателен за всестороннюю помощь и сотрудничество в проведении полевых работ и лабораторных исследований своим коллегам: Б.Д. Абатурову, В.М. Анискину, Асефе Мебрате, Афеворку Бекеле, А.А. Банниковой, М.И. Баскевич, Н.Ш. Булатовой, А.А. Варшавскому, В. Верхейену, Э. Верхейену, Вольдегабриелю Гебрекидан, А.С. Голубцову, Гурдже Белай, Йозефу Тамрат, Ю.Ф. Ивлеву, С.В. Крускопу, Лайке Мариам Тешоме, В.С. Лебедеву, О.П. Лихновой, В.С. Лобачеву, А.Н. Милишникову, П.Н. Морозову, В.Н. Орлову, В.Н. Павлову, С.Г. Потапову, Соломону Йирга, Т.В. Хохловой и Я. Хулселмансу. Автор глубоко благодарен акад. В.Е. Соколову, акад. Д.С. Павлову, чл.-корр. РАН Ю.Ю. Дгебуадзе, Ю.П. Прищепо, А.А. Даркову и Н.И. Безбатько за неизменную многолетнюю поддержку в организации и проведении териологических исследований в Эфиопии. Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (проекты №№ 99-04-49169, 03-04-48924 и 07-04-00102).

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

(* отмечены статьи из перечня ведущих научных журналов и изданий ВАК РФ)

Статьи, опубликованные в ведущих рецензируемых научных журналах

1. * Лавренченко Л.А., Лихнова О.П., Орлов В.Н., 1992. Гемоглобины многососковых крыс рода *Mastomys* (Muridae, Rodentia): возможное диагностическое значение // Зоологический журнал. Т. 71. № 8. С. 85-93.
2. * Лавренченко Л.А., 1993. *Uranomys ruddi* Dollman, 1909 (Rodentia, Muridae) – новый род и вид в фауне Эфиопии // Зоологический журнал. Т. 72. № 3. С. 133-137.
3. * Баскевич М.И., Лавренченко Л.А., 1994. Сравнительная морфология сперматозоидов грызунов рода *Arvicanthis* (Muridae) из Эфиопии // Зоологический журнал. Т. 73. № 3. С. 104-111.
4. * Baskevich M.I., Lavrenchenko L.A., 1995. On the morphology of spermatozoa in some African murines (Rodentia, Muridae): the taxonomic and phylogenetic aspects // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. V. 33. № 1. P. 9-16.

5. * Lavrenchenko L.A., Baskevich M.I., 1996. Variation of generative system structure in some species of the genus *Mastomys* Thomas, 1915 (Rodentia, Muridae) // Mammalia. V. 60. № 2. P. 277-288.
6. * Анискин В.М., Лавренченко Л.А., Варшавский А.А., Милишников А.Н., 1997. Кариотипы и хромосомная дифференциация двух видов рода *Tachyoryctes* (Rodentia, Tachyoryctinae) из Эфиопии // Генетика. Т. 33. № 9. С. 1266-1272.
7. Lavrenchenko L.A., Milishnikov A.N., Aniskin V.M., Warshavsky A.A., Woldegabriel Gebrekidan, 1997. The genetic diversity of small mammals of the Bale Mountains, Ethiopia // Sinet: Ethiopian Journal of Science. V. 20. № 2. P. 213-233.
8. * 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. Т. 33. № 7. С. 967-973.
9. * 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) // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. V. 68. P. 199-214.
10. * Анискин В.М., Лавренченко Л.А., Варшавский А.А., Милишников А.Н., 1998. Хромосомные наборы и цитогенетическая дифференциация двух видов африканских мышей рода *Mus* (Rodentia, Muridae) // Генетика. Т. 34. № 1. С. 93-99.
11. * Lavrenchenko L.A., Likhnova O.P., Baskevich M.I., Afework Bekele, 1998. Systematics and distribution of *Mastomys* (Muridae, Rodentia) from Ethiopia, with the description of a new species // Mammalian Biology (Zeitschrift für Säugetierkunde). V. 63. № 1. P. 37-51.
12. * Lavrenchenko L.A., Milishnikov A.N., Aniskin V.M., Warshavsky A.A., 1999. Systematics and phylogeny of the genus *Stenocephalemys* Frick, 1914 (Rodentia, Muridae): a multidisciplinary approach // Mammalia. V. 63. № 4. P. 475-494.
13. Kruskop S.V., Lavrenchenko L.A., 2000. A new species of long-eared bat (*Plecotus*; Vespertilionidae, Mammalia) from Ethiopia // Myotis. V. 38. P. 5-17.
14. * Lavrenchenko L.A., 2000. The mammals of the isolated Harenna Forest (southern Ethiopia): structure and history of the fauna // Bonner Zoologische Monographien. V. 46. P. 223-231.
15. * Милишников А.Н., Лавренченко Л.А., Анискин В.М., Варшавский А.А., 2000. Анализ аллозимной изменчивости в популяциях трех видов жестковолосых мышей рода *Lophuromys* (Rodentia, Muridae) Национального парка Бале Эфиопии // Генетика. Т. 36. № 12. С. 1697-1708.
16. * Baskevich M.I., Lavrenchenko L.A., 2000. Review of karyological studies and the problems of systematics of Ethiopian *Arvicanthis* Lesson, 1842 (Rodentia: Muridae) // Bonner Zoologische Monographien. V. 46. P. 209-216.
17. * 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. V. 46. P. 245-253.

18. * Lavrenchenko L.A., Potapov S.G., Lebedev V.S., Ryskov A.P., 2001. The phylogeny and systematics of the endemic Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* species complex based upon random amplified polymorphic DNA (RAPD) analysis // Biochemical Systematics and Ecology. V. 29. № 11. P. 1139-1151.
19. * Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A., Orlov V.N., Milishnikov A.N., 2002. Notes on chromosomal identification of rodent species in western Ethiopia // Mammalia. V. 66. № 1. P. 128-132.
20. Lavrenchenko L.A., 2003. A contribution to the systematics of *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia, Muridae) with the description of a new species // Bonner zoologische Beiträge. Bd. 50. H. 4. S. 313-327.
21. Lavrenchenko L.A., Kruskop S.V., Morozov P.N., 2004. Notes on the bats (Chiroptera) collected by the Joint Ethiopian-Russian Biological Expedition, with remarks on their systematics, distribution, and ecology // Bonner zoologische Beiträge. Bd. 52, H. 1/2. S. 127-147.
22. * Lavrenchenko L.A., Verheyen E., Potapov S.G., Lebedev V.S., Bulatova N.Sh., Aniskin V.M., Verheyen W.N., Ryskov A.P., 2004. 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. V. 83. № 3. P. 301-316.
23. * Bannikova A.A., Lavrenchenko L.A., Kramerov D.A. 2005. Phylogenetic relationships between Afrotropical and Palaearctic *Crocidura* species inferred from Inter-SINE-PCR // Biochemical Systematics and Ecology. V. 33. № 1. P. 45-59.
24. * Лавренченко Л.А., Верхейен Э., 2006. Реконструкция эволюционной истории узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (Rodentia, Muridae) на основе анализа полных последовательностей гена цитохрома b // Генетика. Т. 42. № 4. С. 549-557.
25. Kruskop S.V., Lavrenchenko L.A., 2006. First bat records in the Simien Mountains (Northern Ethiopia) // Russian Journal of Theriology. V. 5. № 2. P. 59-62.
26. * Lavrenchenko L.A., Verheyen W.N., Verheyen E., Hulselmans J., Leirs H., 2007. Morphometric and genetic study of Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 species complex with description of three new 70-chromosomal species (Muridae – Rodentia) // Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. V. 77. P. 77-117.
27. Kruskop S.V., Lavrenchenko L.A., 2008. Primary results of a bat survey in south-western Ethiopia, with a new Ethiopian record of *Kerivoula lanosa* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Russian Journal of Theriology. V. 7. № 2. P. 71-76.
28. * Лавренченко Л.А., Банникова А.А., Лебедев В.С., 2009. Эндемичные землеройки-белозубки (*Crocidura*) Эфиопии: недавняя адаптивная радиация древней группы // Доклады Академии Наук. Т. 424. № 5. С. 705-708.

Статьи, опубликованные в отечественных и зарубежных сборниках

1. Лавренченко Л.А., Абатуров Б.Д., Лущекина А.А. 1989. Видовой состав населения грызунов и некоторые черты их экологии в центральной части междуречья Баро-Акобо // Эколого-фаунистические исследования в юго-западной Эфиопии. Ред. В.Е. Соколов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 110-119.

2. Лавренченко Л.А., Орлов В.Н., Милишников А.Н. 1989. Систематика и распространение млекопитающих в междуречье Баро-Акобо // Эколого-фаунистические исследования в юго-западной Эфиопии. Ред. В.Е. Соколов. М.: ИЭМЭЖ АН СССР. С. 72-94.
3. Лавренченко Л.А., 1995. Формирование фауны синантропных грызунов в центральной части междуречья Баро-Акобо (юго-западная Эфиопия) // Териологические исследования в Эфиопии. М.: Наука. С. 21-31.
4. Lavrenchenko L.A., Abaturov B.D., Luschekina A.A., 1997. The ecology of rodents in the central part of the Baro-Akobo interfluve // Ecological and faunistic studies in Ethiopia. Part1. Addis-Ababa. P. 45-50.
5. Lavrenchenko L.A., Orlov V.N., Milishnikov A.N., 1997. A checklist of the mammals of the Baro-Akobo interfluve // Ecological and faunistic studies in Ethiopia. Part1. Addis-Ababa. P. 24-44.
6. Анискин В.М., Лавренченко Л.А., Милишников А.Н., Варшавский А.А., 1998. Кариотипы мелких млекопитающих (Insectivora, Rodentia) Национального Парка Бале, Эфиопия // Поведение, коммуникация и экология млекопитающих (ред. Соколов В.Е., Рожнов В.В., Сербенюк М.А.). Москва: ИПЭЭ РАН. С. 217-236.
7. Milishnikov A.N., Lavrenchenko L.A., 2000. Microgeographic differentianion of *Lophuromys* species (Rodentia, Muridae) from the Bale Mountains National Park of Ethiopia // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Ред. А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов. М. С. 116-119.
8. Aniskin V.M., Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A., Orlov V.N., 2000. The karyological synopsis of endemic rodents of the Ethiopian plateaux // Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных. Ред. А.К. Агаджанян, В.Н. Орлов. М. С. 10-12.
9. Bannikova A.A., Lavrenchenko L.A., Lomov A.A., Mednikov B.M., 2001. Molecular diversity of some *Crocidura* species (Insectivora, Soricidae) from Ethiopia // African Small Mammals. Denis C., Granjon L., Poulet A. (eds.). IRD Editions, Paris. P. 55-64.
10. Банникова А.А., Лавренченко Л.А., Крамеров Д.А., 2003. Молекулярная филогения землероек-белозубок Палеарктики // Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. Ред. А.О. Аверьянов, Н.И. Абрамсон. Санкт-Петербург. С. 35-39.
11. Lavrenchenko L.A., Verheyen E., 2005. An assessment of the systematics of the genus *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia: Muridae) using mitochondrial DNA sequences // African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems. Huber B.A., Sinclair B.J., Lampe K.-H. (eds.). New York: Springer Science. P. 363-369.
12. Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A., 2005. Possible karyological affinities of small mammals from North of the Ethiopian Plateau // African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems. Huber B.A., Sinclair B.J., Lampe K.-H. (eds.). New York: Springer. P. 315-319.
13. Лавренченко Л.А., 2007. Молекулярная филогеография надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s. lat. (Rodentia, Muridae) // “Молекулярно-генетические основы сохранения биоразнообразия млекопитающих Голарктики”. Москва, КМК. С. 135-144.

14. Lavrenchenko L.A., 2008. The Ethiopian mammals: a model for research in evolutionary biology // Ecological and faunistic studies in Ethiopia. Moscow, KMK. P. 114-139.
15. Лавренченко Л.А., 2008. Млекопитающие Эфиопского нагорья как модель в эволюционных исследованиях // "Современные проблемы биологической эволюции", Москва, ГДМ. С. 149-184.

Тезисы докладов

1. Лавренченко Л.А., Орлов В.Н., 1990. Распространение и взаимоотношения двух видов-двойников многососковых крыс рода *Mastomys* центральной и западной Эфиопии // Тез. докл. 5 съезда Всесоюзн. териол. о-ва., М., т. 1. С. 74-75.
2. Aniskin V.M., Lavrenchenko L.A., Milishnikov A.N., Warshavsky A.A., 1996. Chromosome studies in small mammals of the Bale Mountain National Park, Ethiopia // Abstracts of the Fifth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, Budapest. P. 225.
3. Lavrenchenko L.A., 1996. New view on the diversity of Ethiopian rodent fauna // Abstracts of the International workshop on rodent biology and integrated pest management in Africa. Morogoro, Tanzania. P. 38-39.
4. Bannikova A.A., Lavrenchenko L.A., Lomov A.A., Mednikov B.M., 1999. Molecular diversity of some *Crocidura* species (Insectivora, Soricidae) from Ethiopia // Abstracts of 8th International African Small Mammal Symposium, Paris. P. 47.
5. Lavrenchenko L.A., Milishnikov A.N., Aniskin V.M., Warshavsky A.A., 1999. Systematics and phylogeny of the genus *Stenocephalemys* Frick, 1914 (Rodentia, Muridae): a multidisciplinary approach // Abstracts of 8th International African Small Mammal Symposium, Paris. P. 37.
6. Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A., Orlov V.N., Milishnikov A.N., 1999. Chromosome identification of mammalian species in western Ethiopia // Abstracts of 8th International African Small Mammal Symposium, Paris. P. 18.
7. Lavrenchenko L.A., 1999. The mammals of the isolated Harenna Forest, South Ethiopia // Abstracts of 4th International Symposium "Isolated Vertebrate Communities in the Tropics". Bonn. P. 24.
8. Baskevich M.I., Lavrenchenko L.A., 1999. Review of karyological studies and the problems of systematics of Ethiopian *Arvicanthis* (Rodentia: Muridae) // Abstracts of 4th International Symposium "Isolated Vertebrate Communities in the Tropics". Bonn. P. 10.
9. Lavrenchenko L.A., Milishnikov A.N., Warshavsky A.A., 1999. The allozymic phylogeny: evidence for coherent adaptive patterns of speciation in Ethiopian endemic rodents from an isolated mountaine massif // Abstracts of 4th International Symposium "Isolated Vertebrate Communities in the Tropics". Bonn. P. 25.
10. Lavrenchenko L.A., 2000. Three dimensions of biodiversity of Ethiopian rodents: a new look // Abstracts of International Conference "Ethiopia: a biodiversity challenge". The Biological Society of Ethiopia and the Linnean Society of London, Addis Ababa. P. 126-127.
11. Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Верхейен Э., 2003. Чередование дивергентных и ретикулярных процессов в эволюции эфиопских представителей *Lophuromys*

flavopunctatus. Материалы международного совещания “Териофауна России и сопредельных территорий”, Москва. С. 192.
12. Verheyen E., Dillen M., Colyn M., Lavrenchenko L.A., Kerbis J., Verheyen W., 2003. Phylogeography of the brush-furred rats (*Lophuromys*, Muridae) inferred from mitochondrial DNA sequences: insight into deep and shallow history of Sub-Sahara Africa // Abstracts of 9th International African Small Mammal Symposium, Morogoro, Tanzania. P. 75.
13. Lavrenchenko L.A., Verheyen E., Potapov S.G., 2003. A comparison of mitochondrial and nuclear DNA differentiation patterns supports presence of both divergent and reticulate evolutionary processes in Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* species-complex // Abstracts of 9th International African Small Mammal Symposium, Morogoro, Tanzania. P. 45.
14. Bannikova A.A., Lavrenchenko L.A., Kramerov D.A., 2003. Phylogenetic relationships between Afrotropical and Palaearctic *Crocidura* species // Abstracts of 9th International African Small Mammal Symposium, Morogoro, Tanzania. P. 17.
15. Lavrenchenko L.A., Hutterer R., 2004. Diversity of shrews in Ethiopia, including two new species of *Crocidura* (Mammalia: Soricidae) // Abstracts of the 5th International Symposium on Tropical Biology “African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems”, Bonn. P. 81.
16. Bulatova N.Sh., Lavrenchenko L.A., 2004. Possible karyological affinities of small mammals collected from the north of Ethiopian Highlands // Abstracts of the 5th International Symposium on Tropical Biology “African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems”, Bonn. P. 30.
17. Lavrenchenko L.A., Verheyen E., 2004. An assessment of the systematics of the genus *Desmomys* Thomas, 1910 using mitochondrial DNA sequences // Abstracts of the 5th International Symposium on Tropical Biology “African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems”, Bonn. P. 82.
18. Lavrenchenko L., Verheyen E., Verheyen W., Leirs H., 2006. Molecular study suggests the Ethiopian Plateau to be a cradle for the *Lophuromys flavopunctatus* species complex. 13th Benelux Congress of Zoology. Lecture and posters abstracts. K.U. Leuven. P. 51.
19. Лавренченко Л.А., 2007. Млекопитающие Эфиопского нагорья как модель в эволюционных исследованиях // Материалы конференции “Современные проблемы биологической эволюции”, Москва, ГДМ, С. 87-88.
20. Лавренченко Л.А., Наджафова Р.С., 2007. Новые кариотипические варианты у грызунов Северной Эфиопии // Материалы международного совещания “Териофауна России и сопредельных территорий”, Москва, КМК. С. 247.
21. Лавренченко Л.А., 2009. Структура и история формирования фауны млекопитающих Эфиопского нагорья // Материалы конференции “Современные проблемы зоо- и филогеографии млекопитающих”, Москва, КМК. С. 44.