МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. Ломоносова
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Распопова Александра Андреевна

Эволюционная история видовой группы *Sorex araneus* s.l. и филогеография *S. araneus* s.str.

1.5.12 Зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Анна Андреевна Банникова

Москва – 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 5
ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ И СИСТЕМАТИКИ ВИДОВОЙ ГРУППЫ SOREX ARANEUS 13
1.1. ОБЪЕМ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРУППЫ *SOREX ARANEUS-ARCTICUS.* 13
1.2. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ГРУППЫ 13
1.3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОТИПА И ХРОМОСОМНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ 18
1.3.1. Механизм образования и номенклатура хромосомных рас 18
1.3.2. Хромосомная эволюция видовой группы «araneus» 19
1.3.3. Внутривидовой хромосомный полиморфизм в видовой группе «araneus» 21
1.4. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ 28
1.4.1 Филогенетические отношения в группе «araneus» 28
1.4.2. Молекулярно-генетическая дивергенция хромосомных рас S. araneus 30
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ 41
2.1. ОБЪЕМ МАТЕРИАЛА 41
2.2. ЛАБОРАТОРНЫЕ МЕТОДЫ 43
2.3. ПЕРВИЧНАЯ ОБРАБОТКА ДАННЫХ 45
2.3.1. Обработка данных, полученных методом Сэнгера 45
2.3.2. Обработка данных NGS 46
2.4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В ГРУППЕ «ARANEUS» 47
2.4.1 Филогенетические реконструкции по последовательности мтДНК 47
2.4.2. Филогенетические реконструкции на основании последовательности 20 ядерных генов 48
2.4.3. Анализ согласованности и гибридизационные сети 50
2.4.4. Филогенетические реконструкции на основе SNP 51
2.4.5 Анализ ретикулярных процессов на основании данных о SNP 52
2.5. ФИЛОГЕОГРАФИЯ *S. ARANEUS* 53
2.5.1. Структура генетической изменчивости 53
2.5.2. Демографический анализ 56
2.5.3. Филогенетические реконструкции 58

2.5.4. Сопоставление хромосомной изменчивости и молекулярной филогении. 59
2.6. ОЦЕНКА ВРЕМЕН ДИВЕРГЕНЦИИ 60
2.6.1. Оценка времен дивергенции в группе «araneus». 60
2.6.2. Оценка времен дивергенции у S. araneus s. str. 61
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ. ГРУППА «ARANEUS». 65
3.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ *CYTB* 65
3.2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ, ОСНОВАННЫЕ НА ОТДЕЛЬНЫХ ЯДЕРНЫХ ГЕНАХ. 66
3.3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ, ОСНОВАННЫЕ НА ДАННЫХ SNP 68
3.4. СРАВНЕНИЕ ЯДЕРНЫХ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ФИЛОГЕНИЙ 69
3.5. ЧИСЛО СИНАПОМОРФИЙ В ЯДЕРНЫХ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ВЫРАВНИВАНИЯХ 70
3.6. ВИДОВОЕ ДЕРЕВО И СОГЛАСОВАННОЕ ДЕРЕВО 70
3.7. ВИДОВЫЕ СЕТИ. ГИБРИДИЗАЦИЯ 73
3.8. МОЛЕКУЛЯРНОЕ ДАТИРОВАНИЕ 76
ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ *S. ARANEUS* S.STR. 81
4.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ 81
4.2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ SNP 84
4.2. ABBA|BABA ТЕСТЫ 89
4.3. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ. 91
4.4. ОЦЕНКА СКОРОСТИ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ РОДА SOREX ПО МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ ДАННЫМ 105
4.5. ИСТОРИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ 106
4.5.1. Митохондриальная ДНК 106
4.5.2. Данные SNP 111
4.6. РЕКОНСТРУКЦИЯ ПРЕДКОВОГО АРЕАЛА 112
4.7. СОПОСТАВЛЕНИЕ ХРОМОСОМНЫХ ДАННЫХ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ 114

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ 116
5.1 ГРУППА ВИДОВ «ARANEUS» 116
5.1.1. Разногласия в топологиях, основанных на ядерных генах 116
5.1.2. Проблемы молекулярного датирования группы «araneus» 122
5.1.3. Географическое происхождение группы 124
5.2. *SOREX ARANEUS* S. STR 125
5.2.1. Эволюционная история обыкновенной бурозубки 125
5.2.2. Проблема интерпретации сибирской гаплогруппы 130
5.3. ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА 132
5.3.1. Молекулярная и кариотипическая эволюция в группе “araneus” .. 132
5.3.2. Молекулярная и кариотипическая эволюция в группе S. araneus s.str. 133
ЗАКЛЮЧЕНИЕ 136
ВЫВОДЫ 137
БЛАГОДАРНОСТИ 138
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 139
ПРИЛОЖЕНИЕ 1. ИСПОЛЬЗОВАННЫЙ МАТЕРИАЛ 159
ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ПРАЙМЕРЫ И ПРОТОКОЛЫ 183
ПРИЛОЖЕНИЕ 3. МОДЕЛИ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ 187
ПРИЛОЖЕНИЕ 4. МИТОХОНДРИАЛЬНЫЕ ФИЛОГЕНИИ *S. ARANEUS* S. STR. 189
ПРИЛОЖЕНИЕ 5. ИСТОРИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ *S. ARANEUS* S. STR. 193
ПРИЛОЖЕНИЕ 6. РЕЗУЛЬТАТЫ ТЕСТОВ ABBA|BABA ДЛЯ ГРУППЫ «ARANEUS» 196
ПРИЛОЖЕНИЕ 7. РЕЗУЛЬТАТЫ ТЕСТОВ ABBA|BABA ДЛЯ *SOREX ARANEUS S. STR.* 199
ПРИЛОЖЕНИЕ 8. МОЛЕКУЛЯРНОЕ ДАТИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ПОЛНЫХ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНОМОВ. 249
ПРИЛОЖЕНИЕ 9. РЕЗУЛЬТАТ АНАЛИЗА ХРОМОСОМНЫХ ДАННЫХ МЕТОДОМ МАКСИМАЛЬНОЙ ЭКОНОМИИ В ПРОГРАММЕ PAUP*VER.4. 251

ВВЕДЕНИЕ

1. Актуальность и степень разработанности темы исследования, цели и задачи исследования

В настоящее время внимание филогенетических исследований от эволюции высокоуровневых таксонов млекопитающих сместилось к изучению эволюционной истории и взаимоотношений внутри многовидовых групп относительно недавнего происхождения. Вследствие относительной молодости таких видов, эти исследования, как правило, осложнены целым рядом факторов, включая недостаточную информативность классических генетических маркеров и частые расхождения между генными и видовыми деревьями из-за анцестрального полиморфизма и интрогрессий.

Группа видов *Sorex araneus* — пример быстрой и недавней радиации, которая произошла в течение плейстоцена (Bannikova et al., 2018). Важной эволюционной особенностью этой группы является межвидовая изменчивость в строении кариотипа (Bulatova et al., 2019) и особенно ярко выраженный хромосомный полиморфизм у типового вида *S. araneus* s.str. (Searle, Wójcik, 1998; Bulatova et al., 2019). Благодаря этому группа «araneus» стала объектом многочисленных цитогенетических, а также молекулярно-генетических исследований. Множество работ, охватывающих широкий таксономический и географический диапазон и использующих разнообразные генетические маркеры, показали, что хромосомная и митохондриальная эволюция в данной группе в значительной степени представляют собой независимые процессы (Catzeflis, 1982; Taberlet et al., 1994; Ratkiewicz, 2002; Basset et al., 2006[3]). Предпринимались неоднократные попытки реконструировать филогению группы на основании хромосомных данных (Volobuev, 1989; Biltueva et al., 2011). Однако результаты филогенетического анализа последовательностей митохондриальной ДНК (мтДНК) (Mackiewicz et al., 2017) и аллозимов (Catzeflis et al., 1982; Ruedi, 1998) не соответствовали предсказаниям принятой модели хромосомной эволюции. Потенциально это противоречие могло бы быть разрешено на основе репрезентативных данных по ядерным генам.

Однако, поскольку такие данные до сих пор отсутствовали, истинные филогенетические взаимоотношения внутри группы *S. araneus* оставались неясными.

Выраженный внутривидовой хромосомный полиморфизм *S. araneus* s.str рассматривается как ценный источник информации для реконструкции эволюционной истории вида (White et al., 2010). Наличие общих метацентрических хромосом и концепция WART (whole-arm Robertsonian translocation)-цепей позволили объединять расы в несколько кариотипических групп (Searle, 1984, White et al., 2019, Щипанов, Павлова, 2017, 2019). В ряде случаев удалось восстановить последовательность хромосомных перестроек для географически смежных рас (Polyakov et al., 1997; Halkka et al., 1994; White et al., 2019). Однако в целом причина формирования рас и филогенетические отношения между ними и их группами остались нерешенными (Searle, 1993; White et al., 2019).

Ряд авторов предполагает, что сложная расовая структура обыкновенной бурозубки сформировалась в результате изоляции мелких локальных популяций в нескольких ледниковых рефугиумах, часть которых находилась в северных районах современного ареала вида (Орлов, Козловский, 2002; Orlov et al., 2007; Щипанов, Павлова, 2017). Согласно другой точке зрения *S. araneus* пережила последний ледниковый максимум в рефугиумах, которые находились не только в Западной Европе — как это принято считать для ряда других видов со сходным ареалом (Herman, Searle, 2011; McDevitt et al., 2010; Filipi et al., 2015; Thaw et al., 2019), — но и в более восточных районах. Отдельные рефугиальные популяции положили начало группам рас, в частности, Сибирский рефугиум рассматривался как источник Сибирской группы рас (Поляков и др., 2001; Polly et al., 2013).

В отличие от хромосомных данных, молекулярные маркеры — митохондриальные и микросателлитные — не выявляют сложной генетической структуры (Ratkiewicz et al., 2002; Balloux et al., 2003; Moska et al., 2012; Horn et al., 2012; Thaw et al., 2019), что напрямую противоречит

гипотезе о длительной эволюционной истории формирования хромосомного разнообразия. Остается неясным, связано ли это несоответствие с недостаточной информативностью использованных маркеров или отражает реальный конфликт между молекулярными и цитогенетическими данными. В последнем случае несоответствие может объясняться либо несогласованностью генных деревьев с реальной филогенетической структурой, либо сложным характером хромосомной эволюции, протекающей независимо от других геномных компонентов (Horn et al., 2012; Wójcik, 1993). В любом случае, ограниченная разрешающая способность доступных ранее молекулярных данных (мтДНК, микросателлиты) затрудняет реконструкцию филогеографической истории вида, вследствие чего число и положение рефугиумов в позднем плейстоцене, а также пути и сроки последующей реколонизации ареала остаются предметом дискуссии (White et al., 2019; Thaw et al., 2019; Polly, 2019[1,2]).

Таким образом, актуальность нашего исследования определяется общей проблемой соответствия хромосомной и молекулярной эволюции у млекопитающих и длительными, но практически безуспешными попытками ее решения на примере видовой группы *S. araneus*, которая представляет собой хорошую модель для такого рода исследований.

Целью настоящей работы является установление последовательности событий видообразования, закономерностей формирования филогеографической структуры, и поиск соответствия между молекулярно-генетической и хромосомной эволюцией в группе видов *Sorex araneus*.

В рамках этой цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Получить разрешенную филогению группы видов *S. araneus* s.l.

2. Установить роль ретикулярных процессов в эволюции группы видов *S. araneus* s.l.

3. Установить филогеографическую структуру *S. araneus* s.str. по ядерным и митохондриальным данным и определить возможные пути формирования современного ареала.

4. Сопоставить филогеографические данные с представлениями о характере хромосомной эволюции *S. araneus* s.str.

2. Объект и предмет исследования

Объектом исследования являются бурозубки рода *Sorex* видовой группы “araneus”. Предмет исследования — эволюционная история этой группы с особенным вниманием к истории формирования ареала типового вида рода — обыкновенная бурозубка *S. araneus* Linnaeus, 1758.

3. Научная новизна

Впервые филогения группы *Sorex araneus* реконструирована на основе мультилокусных ядерных данных, а также геномных данных, полученных методом RADseq. Показана важная роль ретикулярных событий в эволюции группы. Впервые филогеографическая структура вида *S. araneus* s.str. исследована на основе геномных данных, полученных методом RADseq, результаты анализа SNP сопоставлены с существенно расширенными данными по мтДНК. Эти данные позволили обосновать гипотезу о формировании современного ареала *S. araneus* за счет расселения из ледникового рефугиума, расположенного в Южной Европе (Балканы, бассейн Дуная). Показаны несоответствия между генетической структурой и делением на хромосомные расы.

4. Теоретическая и практическая значимость

Результаты работы вносят вклад в исследования следующих теоретических проблем современной биологии: пути видообразования у млекопитающих, роль ретикулярных процессов в эволюции, соотношение между генетической и хромосомной эволюцией, филогенетическая значимость разных групп признаков, история фауны Евразии в плейстоцене и голоцене. Практическая значимость определяется тем, что в работе исследована филогеографическая структура обыкновенной бурозубки, широкоареального вида, являющегося резервуаром природно-очаговых инфекций опасных для человека. Полученные данные и методологические

подходы к анализу и интерпретации результатов могут быть использованы в курсах экологии и популяционной генетики.

5. Методология и методы исследования

Работа выполнена на основе коллекции проб кафедры Зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, а также материала, собранного лично автором в ходе экспедиций в Тверскую, Ленинградскую области, в Карелию и на Южный Урал. Выделение ДНК, проведение ПЦР, подготовка к секвенированию, обработка данных проводились на базе кабинета молекулярных методов в зоологии кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ. Секвенирование ДНК выполнено в лабораториях ЗАО «Евроген». Подготовку библиотек для полногеномного секвенирования проводили на базе лаборатории эволюционной геномики МГУ им. М.В. Ломоносова. Секвенирование библиотек осуществлено в Центре генетики и репродуктивной медицины Genetico. Полученные данные геномного и сэнгеровского секвенирования анализировали с помощью современных программ и алгоритмов.

6. Положения, выносимые на защиту

1. В эволюционной истории видовой группы *Sorex araneus* значительную роль играли ретикулярные события, что обусловило различия между ядерной и митохондриальной филогенией группы.

2. Формирование современного ареала *S. araneus* происходило в результате недавнего, послеледникового, расселения из рефугиума, расположенного на Балканском полуострове или в Карпатском регионе.

3. Наличие тех или иных метацентрических хромосом в кариотипе не может служить надежными синапоморфиями как при анализе группы видов “araneus”, так и при анализе изменчивости *S. araneus* s.str.

7. Личный вклад автора

Соискатель принимал личное непосредственное участие на всех этапах исследования: планирование всех этапов работы; сбор материала в полевых условиях в Тверской, Ленинградской области, в Карелии, на Южном Урале;

экспериментальная работа в молекулярно-генетической лаборатории, включая изготовление библиотек RadSeq; обработка и анализ генетических данных, интерпретация полученных результатов; подготовка публикаций, статей и докладов.

8. Степень достоверности результатов

Достоверность полученных результатов обеспечивается большим объемом оригинальных данных. Применение адекватных поставленным задачам молекулярных методов, и методов обработки полученных данных, и их подробное описание гарантируют воспроизводимость проведенного исследования. Использование современных методов филогенетического и филогеографического анализа гарантирует корректность интерпретации результатов и сделанных выводов. Полученные генетические данные, относящиеся к опубликованным статьям, находятся в открытой базе Genbank.

9. Апробация результатов

Результаты работы были доложены на заседании лаборатории териологии (2023), а также на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (2025).

Основные результаты работы были представлены на конференциях:

- Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI Съезд Териологического общества при РАН) г. Москва, 2022 год.
- Международная научная конференция “Генетика популяций: прогресс и перспективы” г. Москва, 2017 год.
- Международная научная конференция “Современные проблемы биологической эволюции” г. Москва, 2017 год.
- Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). г. Москва, 2016 год.
- Структура вида у млекопитающих. г. Москва ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2015 год.

10. Публикации по теме диссертации

По теме диссертации было опубликовано 5 статей в рецензируемых журналах, индексируемых в базах данных Web of Science, Scopus. В публикациях, посвященных митохондриальной изменчивости обыкновенной бурозубки (Распопова и Щипанов, 2011, Распопова и др. 2018, Raspopova et al., 2020) вклад автора состоял в сборе материала (с участием остальных соавторов), его лабораторной и компьютерной обработке, написании текста работы (с участием остальных соавторов), подготовке материала к публикации. В публикации, посвященной эволюционной истории рода *Sorex* (Bannikova et al., 2018), вклад автора состоял в компьютерной обработке части данных, подготовке материала к публикации (с участием других соавторов). В публикации, посвященной филогении группы видов «araneus» (Raspopova et al., 2023), вклад автора состоял в лабораторной и компьютерной обработке материала, написании текста работы (с участием остальных соавторов), подготовке статьи к публикации.

1. **Raspopova A. A.**, Lebedev V. S., Searle J. B., and Bannikova A. A. Discordant phylogenies in the Sorex araneus group (Soricidae, Mammalia): Footprints of past reticulations. // Zoologica Scripta. – 2023. – V. 52. – № 4. – P. 331-344. DOI: 10.1111/zsc.12590. EDN: XXGEZO SJR: 0,833. 0.5 п.л./0.8 п.л.

2. **Raspopova A. A.**, Bannikova A. A., Sheftel B. I., Kryštufek B., Kouptsov A. V., Illarionova N. A., Pavlova S. V., and Lebedev V. S. A never-ending story of the common shrew: searching for the origin. // Mammal Research. – 2020. – V. 65. – № 4. – P. 729–742. DOI: 10.1007/s13364-020-00498-8. EDN: TPYPXF SJR: 0,560. 0.6 п.л./0.8 п.л.

3. Bannikova A., Chernetskaya D., **Raspopova A.**, Alexandrov D., Yun Fang, Dokuchaev N., Sheftel B. and Lebedev V. Evolutionary history of the genus Sorex (Soricidae, Eulipotyphla) as inferred from multigene data. // Zoologica Scripta. – 2018. – V. 47. – № 5. – P. 518–538. DOI: 10.1134/S102279541812013X. EDN: YCEQST SJR: 0,833. 0.2 п.л./1.3 п.л

4. **Распопова А. А.**, Банникова А. А. и Лебедев В. С. Филогеография и демографическая история обыкновенной бурозубки Sorex araneus L., 1758 (Eulipotyphla, Mammalia). // Генетика. – 2018. – Т. 54. – № 12. – С. 1426–1441. EDN: YLRWVV. РИНЦ: 0,791. 0.6 п.л./0.9 п.л.

5. **Распопова А. А.** и Щипанов Н. А. Изменчивость участка гена цитохрома b в разных хромосомных расах и популяциях обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758. // Генетика. – 2011. – Т. 47. – № 4. – С. 527–536. EDN: NEFWWD. РИНЦ: 0,791. 0.4 п.л./0.6 п.л.

ГЛАВА 1. ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ И СИСТЕМАТИКИ ВИДОВОЙ ГРУППЫ SOREX ARANEUS

1.1. ОБЪЕМ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГРУППЫ *SOREX ARANEUS-ARCTICUS*.

Среди всех бурозубок рода *Sorex* группу видов «*araneus*» объединяет образование у самцов в мейозе полового тривалента – XY_1Y_2. X хромосома у них включает в себя настоящую X хромосому и присоединившуюся к ней аутосому, а среди двух Y хромосом одна (Y_1) является истинной, а вторая (Y_2) – аутосомой, гомологичной аутосомной части X хромосомы. Эта особенность группы была обнаружена еще в пятидесятых годах XX века (Sharman, 1956) и ее обнаружение положило начало продолжающимся до сих пор сериям работ, посвященных изучению экстраординарного внутривидового и межвидового хромосомного полиморфизма видов этой группы. Кроме собственно обыкновенной бурозубки, *S. araneus* sensu stricto (1), широко распространенной в Палеарктике от Британских островов до восточного берега озера Байкал и арктического побережья, к этой группе относятся сибирская крупнозубая бурозубка, *S. daphaenodon* (2) распространенная от Урала до берега Тихого океана, тундряная бурозубка, *S. tundrensis* (3) с голарктическим ареалом, североамериканская *S. arcticus* (4). Также в группу входят узкоареальные виды – западноевропейский (от Испании до Германии) *S. coronatus* (5), иберийский *S. granarius* (6), кавказский (северная Турция и Кавказ) *S. satunini* (7), альпийский и аппенинский *S. antinorii* (8), обитающий на восточном побережье северной Америки *S. maritimensis* (9) и центральноазиатский (Тянь-Шань) *S. asper* (10).

1.2. ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ИСТОРИЯ ГРУППЫ

Виды рода *Sorex* широко представлены в палеонтологической летописи плейстоцена. Благодаря тому, что эти виды, как правило, достигают высокой численности они обнаруживаются в многочисленных отложениях на обширной территории Европы, Азии и Северной Америки. Однако, анализ

этих находок не позволяет однозначно восстановить историю группы по нескольким причинам. Прежде всего, использование палеонтологических остатков для реконструкции истории группы может быть ограничено благодаря сложности точного их определения. Нередко остатки, диагностированные как определенный вид, даже специалистами, позднее, с учетом новых данных и опыта пересматриваются и атрибутируются как другой вид. Например остатки, обнаруженные в локалитете Nixloch (Австрия) и изначально определенные как *S. cf. coronatus,* по результатам молекулярно-генетического анализа оказалис принадлежащими *S. tundrensis* (Prost et al., 2013). Различение близких видов группы (*S. araneus, S. coronatus, S. granarius, S. antinorii*) зачастую невозможно без морфометрического анализа и для современных образцов, а значит, для достоверной атрибуции палеонтологических материалов требуется особенно хорошая их сохранность (Brünner et al., 2002[1]; Zaitsev and Rzebik-Kowalska, 2003; Polly 2019[1]). В результате этого, небольшие по размеру, ископаемые остатки бурозубок распределены неравномерно и хорошо сохраняются только в местонахождениях с хорошими условиями захоронения, в карстовых ландшафтах, в которых есть карстовые пещеры и воронки. Таким образом, в местах, которые были в четвертичном периоде покрыты льдом (например, в Скандинавии, Великобритании) палеонтологическая летопись бедна находками бурозубок, а в более южных регионах – в южной Европе, на юге и в центральных областях восточной Европы, на южном Урале, на юге Сибири, наоборот относительно богата.

Кроме того, значительная морфологическая изменчивость видов группы как в пространстве, так и во времени (Polly, 2007; Polly, 2019 [2] Щипанов и др., 2011) затрудняет восстановление истории группы на основании палеонтологических находок.

К сожалению, до настоящего момента не обнаружено морфологических признаков, позволяющих достоверно отнести ископаемую бурозубку к группе

araneus. Обычно к группе относят находки, которые оказываются морфологически более или менее близки к современными видам группы.

Наиболее старые, датированные приблизительно 2.5 млн лет, находки вида, потенциально входящего в группу *araneus* ассоциируются с *S. rutonensis*. Однако, принадлежность этого вида к группе *araneus* не очевидна. С одной стороны В. Осипова (2006) отмечает сходство *S. rutonensis* с *S. tundrensis*, с другой стороны, полноценного исследования, которое одновременно включало бы в себя как современные формы группы *araneus*, так и вымершие, не было проведено, а сравнение в работе Осиповой было проведено только между современными *S. caecutiens*, *S. tundrensis* и *S. rutonensis*.

S. subaraneus, описанный из раннего плейстоцена Германии и Венгрии, среднего плейстоцена Болгарии, Чехии, Франции, Германии, Польши, Венгрии и Румынии (Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan, 1998), одними авторами рассматривается как предковая форма *Sorex araneus*, другими, рассматривается как общий предок *S. araneus* и *S. coronatus* (Jammot, 1977 цит. по Rzebik-Kowalska, 1994), третьими ассоциируется с кавказским среднеплейстоценовым *S. satunini*. Более того, некоторые авторы объединяют *S. subaraneus* и *S. rutonensis* в «морфологический континуум» одного вида (Rofes et al., 2016). Самые поздние находки *S. subaraneus* обнаружены на территории Франции (Combe Grenal, Jammot, 1977 цит. по Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan, 1998) и Бельгии (Trou Jadot Cave, Cordy and Toussaint, 1993 цит. по Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan, 1998). В детальном сравнительном исследовании этих видов Ржебик-Ковальская (Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan, 2018) показала, что *S. subaraneus* следует рассматривать как отдельный вид, не только отличающийся морфологически от *S. runtonensis*, *S. satunini* и *S. araneus*, но и встречавшийся совместно с двумя последними видами на территории Европы.

Еще один, вероятно входящий в группу видов «*araneus*» - *Sorex macrognatus* - обнаруживается на территории Европы, начиная со среднего плейстоцена (790 т.л.н.) и является морфологически обособленным. Однако,

анализ ДНК, находок этого вида, по крайней мере, из двух локалитетов Австрии последнего ледникового максимума и Bølling Allerød (Nixloch cave ~ 18,300±580 ^{14}C л.н. и Gamssulzen cave ~14,000-10,180 ^{14}C л.н.) показывает их принадлежность к *S. araneus s. str* (Prost et al., 2013).

Самой ранней несомненной находкой существующего в настоящий момент вида группы «*araneus*» является датированная приблизительно 750 тыс. лет назад находка *S. daphaenodon* в районе нижнего течения р. Колыма, во II горизонте Olyorian формации (Шер, 1974; Вирина и др., 1984).

К сожалению, ископаемые данные не дают прямых указаний на время возникновения близких к обыкновенной бурозубке *S. coronarus, S. antinorii* и *S. granarius*. Происхождение этих видов связывают с изоляцией в рефугиумах во время одного из похолоданий плейстоцена. Верхняя граница этого события – первое появление *S. daphaenodon* в ископаемой летописи. После этого прошло несколько ледниковых циклов, каждый из которых включал сокращения и последующее расширение ареалов (Stewart, 2008). Происхождения *S. coronatus, S. antinorii* и *S. granarius* могли быть связаны с любым из этих циклов (или несколькими из них).

Чаще всего ископаемые остатки этих видов, определяются на основании близости точки их обнаружения к современному ареалу вида. Например, так были определены остатки *S. granarius* зарегистрированные в ископаемых отложениях Гибралтара (Duckworth, 1912, цит. по Polly, 2019 [2]), а *S. antinorii* в Италии (Kotsakis et al., 2011). *S. cf. coronatus*, обнаруженный в LGM Австрии (Nixloch cave), был определен как S. *coronatus* во многом благодаря близости локалитета к современному ареалу *S. coronatus*. Некоторые авторы (Hausser, 1990 цит. по Polly, 2019 [2]) предполагали, что эта находка принадлежит, скорее, более адаптированной к холоду тундряной бурозубке. Эта гипотеза подтвердилась анализом ДНК (Prost et al., 2013). Одна из немногих попыток идентифицировать эти виды в ископаемых отложениях была предпринята Томассеном (1996, цит. по Polly, 2019 [2]), который обнаружил и *S. araneus* и

S. coronatus в пещере Сессельфельс в южной Германии (MIS 3, 50–70 тыс. лет назад).

S. araneus (в широком смысле) впервые встречается на Иберийском полуострове около 450 тыс. лет назад в пещере Эль-Игуэрон в Малаге (López Martínez, 1972; Sesé, 1994 цит. по Polly, 2019 [2]). В Италии самое раннее появление *S. araneus* – около 400 тыс. лет назад (Kotsakis et al., 2003). С этого момента прошло несколько ледниковых циклов во время любого из которых (или во время нескольких) генный поток между популяциями мог прекращаться.

Достаточно обширная палеонтологическая история обыкновенной бурозубки в узком смысле не позволяет однозначно восстановить историю формирования ареала этого вида. Существуют данные, позволяющие морфологически ассоциировать некоторые ископаемые доледниковые находки с отдельными современными хромосомными расами (Polly, 2001, 2003, 2007). Так, например, расы Оксфорд и Абердин встречающиеся сейчас на территории центральной Великобритании и северной Шотландии соответственно, морфометрически сходны с находками из южной Англии периода Bølling–Allerød. А раса Hermitage, которая сейчас населяет южную Англию, оказалась связана с кладой, включавшей ископаемые популяции популяции из последнего межледниковья южной Германии (Polly, 2001, 2003). Такие данные косвенно указывают на доледниковое разделение по крайней мере нескольких хромосомных рас и возможность реколонизации ареала из нескольких ледниковых рефугиумов.

Моделирование экологических ниш для периода LGM показывает, что благоприятные условия для обыкновенной бурозубки были на значительной части Центральной и Восточной Европы, Северной Иберии, в Италии, на северных Балкан и на юго-востоке Сибири. Ископаемые находки обыкновенной бурозубки были обнаружены на северных склонах Пиренеев, в Восточной Франции, Центральной Европе, на Аппенинском полуострове и северных Балканах (Polly, 2019[2]). При масштабных исследованиях

плейстоценовых отложений в районе Алтая в большинстве случаев не было обнаружено достоверных остатков *S. araneus* в слоях датируемых MIS3 (Agadjanian, 2005; Serdyuk, 2006; Serdyuk, and Zenin, 2016). Исключением являются некоторые отложения Денисовой пещеры, где этот вид был обнаружен во всех горизонтах (Agadjanian, 2005). Сложность достоверного различения остатков позволяет трактовать эти находки как обыкновенную бурозубку в широком смысле. Так Итальянские находки могут представлять *S. antinorii*, обнаруженные в Пиренеях и Восточной Франции – *S. coronatus*, а Алтайские – *S. tundrensis*.

1.3. ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАРИОТИПА И ХРОМОСОМНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ

1.3.1. Механизм образования и номенклатура хромосомных рас

Акроцентрические хромосомы (или плечи метацентриков) кариотипа *S. araneus* различаются индивидуальным рисунком G-полос, обнаруживаемых при G-окраске. Для описания кариотипа была принята система, в которой каждое хромосомное плечо обозначается маленькой курсивной латинской буквой от *a* до *r*, плечи условно ранжированы по величине от крупных к мелким: *a* – самое большое, а *r* – самое маленькое (Halkka et al. 1974). Поскольку степень гомологии хромосомных плеч видов группы *araneus-arcticus* достаточно велика (Bulatova et al., 2019), эту номенклатуру используют и для обозначения хромосомных плеч в кариотипах видов группы. В половом триваленте X-хромосома – метацентрик, образованный слиянием плеч *d* и *e*, Y_1 – собственно Y-хромосома, представленная небольшим акроцентриком, и Y_2 – очень большой акроцентрик, гомолог плеча *d* X-хромосомы. Возникновение подобных комплексов половых хромосом объясняют предковой транслокацией между собственно X-хромосомой (гомолог плеча *e*) и аутосомой (*d*), которые в мейозе синаптируют с образованием полового тривалента (Орлов, Булатова, 1983).

Предполагается, что эволюция кариотипа группы видов «*araneus*» происходит прежде всего за счет Робертсоновских перестроек, полноплечевых

транслокаций, теломер-центромерных транслокаций и сдвигов центромер. Согласно классической схеме слияния акроцентрических (одноплечевых) хромосом более вероятны, и играют большую роль в эволюции кариотипа, чем разделения метацентрических (двуплечевых) (Taberlet et al., 1994; Zima et al., 1994).

Было предпринято большое количество усилий для реконструкции филогении на основании хромосомного полиморфизма как рода *Sorex* в целом, так и для группы «*araneus*», в частности (Biltueva et al., 2011; Mackiewicz et al., 2017; Volobouev & Dutrillaux, 1991). Высокий уровень гомологии паттернов G окрашивания между видами позволяет производить реконструкцию филогенетических отношений между видами. (Volobouev, 1989; Volobouev and Dutrillaux, 1991; Borisov and Orlov, 2012). Результаты реконструкций основанных на кариологических данных изменяются в зависимости от используемого алгоритма и априорной модели трансформации признаков (например, относительная вероятность робертсоновских слияний и разделений).

1.3.2. Хромосомная эволюция видовой группы «araneus»

Согласно основанной на R окрашивании реконструкции Волобуева (Volobouev, 1989, рис. 1.1) эволюция группы в целом идет по пути слияния хромосомных плеч и уменьшения диплоидного числа хромосом. В рамках такого представления об эволюции кариотипа группы Volobuev 1989 и Volobuev and Dutrillaux 1991 предполагают, что кариотип *S. tundrensis* близок к предковому, а сама тундряная бурозубка занимает базальное положение в филогении вида. Акроцентрический кариотип пиренейской бурозубки (*S. granarius*) также рассматривается как примитивный, что предполагает ее базальное положение, по крайней мере по отношению к европейским видам *S. araneus, S. coronatus* и *S. antinorii*.

Кариотип гипотетического предка группы видов «*araneus*» включал в себя, вероятно, 44 аутосомы (52 хромосомных плеча). Наиболее базальный, согласно этой реконструкции *S. tundrensis*, отделен от него восемью

Робертсоновскими слияниями. Линия, ведущая к остальным видам, претерпела пять перестроек – в ее начале лежит похожий на *S. granarius* кариотип, содержащий 34 акроцентрические аутосомы. Согласно предположению автора, отдельные популяции этого предка, давшие начало линии *S. arcticus* / *S. maritimensis*, попали на территорию Северной Америки, используя Берингийский сухопутный мост. Современные популяции *S. tundrensis*, вероятно, проникли в Северную Америку позднее, воспользовавшись последним Берингийским мостом (Volobouev and Dutrillaux, 1991).

Гипотетического предка всей группы от пиренейского вида *S. granarius*, обладающего практически полностью акроцентрическим набором аутосом (Hausser et al., 1975; Wójcik and Searle, 1988, Volobouev, 1989), отделяет единственная перестройка (слияние ***tu***). В линии, ведущей к остальным европейским видам, происходит слияние ***af***. Кариотип *S. coronatus* образуется в результате восьми хромосомных перестроек (шести слияний и двух центромерных сдвигов). Линию *S. araneus/S.antinorii/S.satunini* объединяет слияние ***bc***.

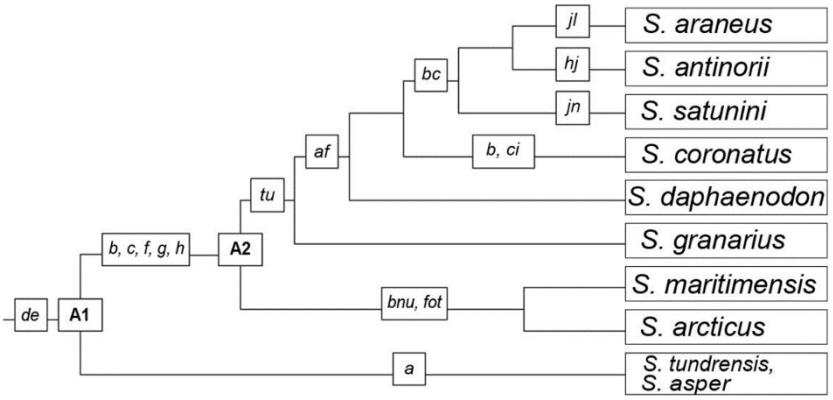


Рис. 1.1. Филогения группы «araneus» на основании R-окрашивания хромосом по Volobuev 1989 (из Bulatova, 2019).

С помощью гибридизации с хромосом-специфическими ДНК-зондами был проведен более детальный анализ гомологии отдельных хромосомных плеч и их участков (Biltueva et al., 2011, рис. 1.2.). Этот анализ, в комбинации

с анализом G и R окрашиванием позволили достаточно точно обнаружить многочисленные слияния, разделения и центромерные сдвиги, сформировавшие видовые различия в кариотипах видов группы и реконструировать уточненную филогению.

Несмотря на то, что при сравнении паттернов G окраски обнаруживается значительное сходство кариотипов тундряной и обыкновенной бурозубок, большинство хромосомных плеч обыкновенной бурозубки оказывается в кариотипе тундряной бурозубки в диссоциированном, разделенном между отдельными хромосомами виде (Volobouev, 1989; Biltueva et al., 2011), что подтверждает базальное положение этого вида. *S. grananrius*, согласно построению Biltueva et al. (2011) занимает сестринское положение по отношению к *S. araneus*. Это построение предполагает, что эволюция кариотипа в группе происходит не только путем слияния акроцентрических хромосом, но также возможен обратный процесс – разделение метацентриков.

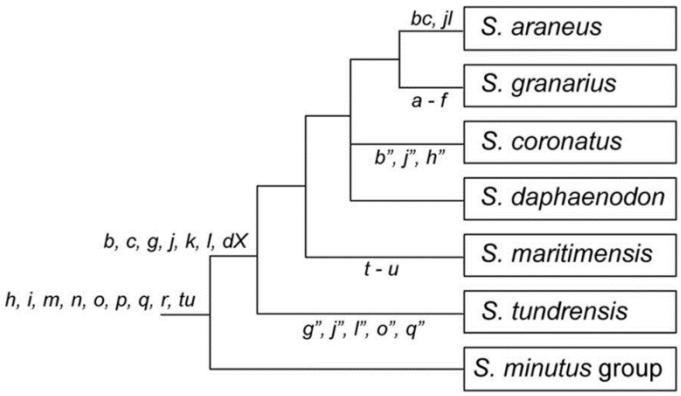


Рис. 1.2. Наилучшее (парсимониальное) дерево для некоторых видов группы «araneus», полученное в результате кладистического анализа общих хромосомных признаков (консервативных сегментов и ассоциаций, выявленных методом FISH и G-окрашиванием) в соответствии с Biltueva et al. (2011). В качестве внешней группы используется S. minutus. (Из Bulatova 2019).

1.3.3. Внутривидовой хромосомный полиморфизм Sorex araneus s.str

Внутривидовой хромосомный полиморфизм обнаружен по крайней мере у двух видов группы «*araneus*» *S. araneus* и *S. tundrensis*.

Для тундряной бурозубки не было обнаружено закономерного распределения хромосомных вариантов на ареале вида (Biltueva et al., 2011) и не обнаруживается тенденции к уменьшению диплоидного набора хромосом (Lukáčová et al., 1996).

Исследованию внутривидового хромосомного полиморфизма обыкновенной бурозубки посвящено огромное количество публикаций. Харктерный для этого вида меж- и внутрипопуляционный полиморфизм по числу хромосом (диплоидное число хромосом *S. araneus* варьирует от 2n=20 до 2n=33, FN=40), помимо Робертсоновских слияний и разделений, включает также реципрокные полноплечевые транслокации, т.е. обмен плечами между двумя метацентриками или метацентриком и акроцентриком. Изначально описанные для *Sorex araneus* лишь гипотетически (Searle, Wójcik, 1998), подобные перестройки были показаны впервые для гибридов рас Москва и Селигер Павловой с коллегами только в 2008 году (Pavlova at al. 2008). В 2009 году WART была обнаружена у гибрида рас Drnholec and Łegucki Młyn (Fedyk and Chetnicki, 2009).

Четыре метацентрические хромосомы инвариантны на всем ареале вида: *af*, *bc*, *tu* никогда не разделяются и встречаются также у других видов группы, а *jl* встречается как метацентрик и как неслившиеся акроцентрики *j* и *l* в гомозиготном или гетерозиготном состоянии в различных популяциях с низкой частотой.

Оставшиеся 10 исходно самостоятельных хромосом (*g, h, i, k, m, n, o, p, q, r*) либо находятся в акроцентрическом состоянии, либо соединяются в различных сочетаниях в метацентрики, обеспечивая межпопуляционный и внутрипопуляционный робертсоновский полиморфизм. Такие хромосомы определяют формулу хромосомной расы (Searle, Wójcik, 1998; Wójcik et al., 2002) и являются диагностическими. К настоящему моменту на ареале вида *S. araneus* описано 37 хромосомных перестроек (из 45 возможных) и более 70 хромосомных рас, обладающих различными наборами диагностических хромосом (Bulatova et al., 2019).

Происхождение хромосомных рас

Вопросы возникновения и распространения хромосомных рас не имеют в настоящий момент общепринятого решения. Образование их происходило, по-видимому, в позднем плейстоцене или голоцене и продолжается по настоящее время. Во всяком случае, многие авторы связывают происхождение хромосомных рас с последним оледенением (Wójcik 1993; Taberlet et al., 1994; Ratkiewicz et al., 2002).

До сих пор обсуждается возможное расположение рефугиумов, в которых вид сохранялся на протяжении ледникового периода, а также возможные пути реколонизации. Так, одна из теорий утверждает, что западная Европа заселялась из рефугиумов на Балканах и в Южных Альпах (Hewitt, 1999), в то время как Билтон (Bilton et al 1998) с соавторами считает более вероятным, что реколонизация могла происходить из рефугиумов Центральной Европы, Северного Причерноморья, Южного Урала, чем из какого-либо средиземноморского рефугиума.

Большинство известных в Восточной Европе хромосомных рас обнаружены в зоне Поздневалдайского оледенения. Более того, для этих территорий характерны расы с редким или неповторимым сочетанием метацентриков. Это позволило предположить, что возникновение рас может быть связано с краем ледника, вдоль которого возникали множественные, изолорованные друг от друга рефугиумы, в которых мог бы сохраниться и пережить оледенение ряд хромосомных рас – Псков, Западная Двина, Санкт-Петербург, Селигер (Орлов, 2004, Борисов, 2014.)

Группы хромосомных рас

Как указано выше, считается, что предковый кариотип для группы видов «*araneus*» был полностью акроцентрическим, а дальнейшая эволюция шла по пути фиксации робертсоновских слияний. Анализируя распределение хромосомных вариантов в современных расах обыкновенной бурозубки, можно выделить четыре кариотипические группы: западноевропейская кариотипическая группа включает расы, распространенные от

Великобритании до Украины и несущие в своем хромосомном наборе метацентрики ***hi*** и ***gm***. Однако, расы, несущие оба эти метацентрика (Зима) или только ***hi*** (Алтай, Байкал, Стрелка, Томск) встречаются и в самой восточной части ареала. Вопрос о том, определяется это сходство независимыми хромосомными перестройками или является следствием разделения ареала в результате климатических изменений до настоящего времени остается нерешенным. Расы восточной Европы (восточно-европейская кариотипическая группа) характеризуются метацентриком ***gr***. В северно-европейскую кариотипическую группу входят расы, ареалы которых лежат от северной Скандинавии, через Урал, до западной Сибири. Их объединяет наличие метацентрика ***ip***. И, наконец, несущие метацентрики ***gk*** и ***hi***, расы южной и центральной Сибири составляют Сибирскую группу (Searle, 1984; Wójcik, 1993; Ivanitskaya, 1994; Polyakov et al., 2001).

Среди рас Сибири и Урала исследователи выделяют две ветви (Polyakov et al 2001). Одна из них, характеризующаяся метацентриками ***go*** и ***hn***, включает расы Сок, Юрюзань, Серов и Новосибирск, последовательно сменяющие друг друга с запада на восток, от Южного Урала до восточной границы Западно-Сибирской равнины. Расы этой группы обладают полностью метацентрическим кариотипом, и каждая отличается от соседней одной полноплечевой транслокацией. Такой же «каскад» транслокаций наблюдается среди рас, обитающих на территории Дании, Швеции (Fredga 1996) и Финляндии (Halkka et al., 1994). Вторая ветвь образована расами Восточной Сибири и Алтая и имеет более сложную пространственную конфигурацию. Расы этой группы отличаются друг от друга преимущественно числом и составом метацентриков, образовавшихся в результате Робертсоновского слияния (Polyakov et al 2001)

Хромосомная филогения *S. araneus*

Было предпринято множество попыток реконструкции хромосомной филогении *S. araneus*. Кроме простейшего алгоритма, учитывающего лишь количество общих метацентриков (Поляков и др., 2001) был использован

парсимониальный анализ с условием, что возможно только робертсоновское слияние (Ivanitskaya, 1994), или и робертсоновское слияние и робертсоновское разделение (Searle and Wojcik 1998). Некоторые исследователи учитывают в своих построениях, что наличие общих метацентриков в хромосомных расах может быть результатом гибридизации (Searle 1984).

При реконструкции хромосомных филогений, альтернативой бифуркационным филогенетическим деревьям могут являться сети. Этот, достаточно гибкий, метод анализа может учитывать большое количество хромосомных перестроек и, вместе с тем, допускает ретикулярную эволюцию – гибридизацию (White et al., 2010).

Гибридные зоны хромосомных рас

Хромосомные расы обыкновенной бурозубки парапатричны и, встречаясь, образуют зоны гибридизации. В этом случае гибридная зона представляет собой территорию, на которой встречаются Робертсоновские гетерозиготы по хромосомам, различающим контактирующие расы (Wójcik et al., 2002).

К настоящему моменту обнаружено 36 гибридных зон на территории Европы и в Сибири (Fedyk et al., 2019). Все известные гибридные зоны у обыкновенной бурозубки рассматриваются как вторичные, а поскольку приспособленность гибридов у этого вида априори принимается пониженной, все гибридные зоны считаются напряженными (Searle 1986, 1988, 1993, Garagna et al. 1989, Wallace and Searle 1994).

Хромосомные различия между расами не накладывают ограничений на образование гибридов первого поколения. Однако, фертильность робертсоновских гетерозигот, теоретически, может быть понижена за счет нарушения спаривания и расхождения хромосом при мейозе. В случае простой гетерозиготы (присутствуют метацентрическая хромосома и два гомологичных ее плечам акроцентика) в профазе I мейоза вместо бивалентов образуются триваленты. У комплексной гетерозиготы (акроцентрические хромосомы одной гомологичной пары участвуют в разных робертсоновских

перестройках) в мейозе формируются кольцевые или линейные мультиваленты.

Нарушения мейоза как у простых, так и у комплексных гетерозигот были неоднократно показаны для обыкновенной бурозубки (Wallace and Searle 1994, Garagna et al. 1989, Searle 1990, Narain and Fredga 1996, Banaszek et al. 2000, Fedyk, S. and Chętnicki, 2010). Однако, доля таких нарушений невелика и не приводит к существенному снижению фертильности гибридов (Fedyk, S. and Chętnicki, 2010). Гибель зародышевых половых клеток во время первого деления мейоза у комплексных гетерозигот повышена, однако недостаточно, чтобы оказать значительное влияние на их плодовитость. У простых гетерозигот этот параметр значимо не отличается от такового у гомозигот (Banaszek et al 2000, Garagna et al. 1989).

Если хромосомные различия не накладывают ограничений на гибридизацию, то ширина гибридной зоны ограничена лишь возможностью особей расселяться за пределы ареала своей расы. Эта возможность может зависеть как от внешних, так и от внутрипопуляционных факторов (Щипанов и др., 2009).

Одним из таких факторов могут служить географические преграды, препятствующие обмену мигрантами. Так, ареалы некоторых рас разделены крупными реками (Bystrakova et al., 2003; Mercer, Searle, 1991; Narain, Fredga, 1996). Непреодолимыми для бурозубок оказались сухие южные склоны Альп. В то время, как горные перевалы (St-Bernard и Simplon) не являются существенной преградой для миграции этих животных, а, напротив, играли значительную роль в процессе реколонизации европейской территории из апеннинских рефугиумов (Lugon-Moulin and Hausser 2002). Вместе с этим, граница между расами Drnholec и Białowieża проходит по железнодорожной насыпи (Szałaj et al., 1996).

Однако, во многих случаях никаких физических преград, способных ограничить расселение расы, не наблюдаются. Так, например, раса Сок пересекая р. Кама в нижнем течении, встречается с расой Мантурово на

участке, где видимые физические преграды отсутствуют (Bystrakova et al., 2003). Расы Кириллов, Сок, Мантурово, Серов пересекают такие крупные реки как Северная Двина, Вычегда, Печора, Мезень и встречаются на пространствах, где видимые препятствия для расселения отсутствуют (Щипанов и др., 2008).

Другим фактором, ограничивающим расселение хромосомных рас, могут являться их различные биотопические предпочтения. Так, А. Поляков с соавторами (Polyakov et al., 2003) обнаружили, что распределение хромосомных рас Томск и Новосибирск и расположение границы между ними определяется высотой над уровнем моря. Равнинная раса Новосибирск проникает на территорию расы Томск вдоль долин пересекающих гористую местность рек, а раса Томск, в свою очередь, распространяется на территорию расы Новосибирск по вершинам холмистых гряд. Расы встречаются на высоте около 200 м. В Западной Сибири на этой высоте сменяется тип растительности: лесостепная зона расположена здесь ниже 200 м над уровнем моря, а выше – таежная. Авторы объясняют такое разделение разными условиями в рефугиумах, где формировались расы во время последнего оледенения. Раса Новосибирск, которая распространялась в зону контакта со стороны Урала, оказалась адаптированной к условиям лесостепи. Раса Томск, согласно представлениям авторов, спускалась с Алтая и связана с таежными местообитаниями.

Сходная ситуация была обнаружена Щипановым с соавторами у некоторых хромосомных рас на Европейском Севере (Щипанов и др., 2005, 2008). Раса Серов, распространенная на Урале, заходит в европейскую часть, следуя ареалу кедра – эдификатора полидоминантной темнохвойной тайги (Щипанов и др., 2005). Раса Печора занимает северную часть Тимана и ее распространение, по-видимому, связано с участком северной европейской тайги (Щипанов и др., 2008). Однако, внутри своего ареала расы достигают высокой численности в различных местообитаниях. Поэтому трудно

предположить, что локализация гибридной зоны может определяться различиями только в биотопических предпочтениях.

Также, фактором, ограничивающим распространение хромосомных рас, могут являться климатические условия. Так, показано, что *S. araneus* предпочитает более влажные и холодные условия, чем родственный ему вид *S. coronatus* (Neet and Hausser 1990). Другим примером может служить граница между *S. antinorii* и хромосомными расами Vaud и Cordon также в Швейцарии (Hausser et al., 1991; Brünner, Hausser, 1996). Однако ареалы многих рас охватывает несколько совершенно разных природных зон. Так, раса Сок простирается от южных островных лесов Саратовской обл. до европейской средней тайги в верховьях р. Вычегда (Щипанов и др., 2005, 2008).

1.4. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ

1.4.1 Филогенетические отношения в группе «araneus»

Отсутствие простой взаимосвязи между хромосомной и молекулярной эволюцией группы видов «*araneus*» было неоднократно показано, на основании значительного количества видов и с использованием различных генетических маркеров (Catzeflis, 1982; Taberlet et al., 1994; Ratkiewicz, 2002; Basset et al., 2006[1,2]).

Предпринято множество попыток восстановить отношения видов внутри группы и хромосомных рас молекулярно-генетическими методами. Образование тривалента половых хромосом в мейозе позволяет говорить о монофилии группы, что подтверждается данными изменчивости аллозимов (George, 1988), митохондриальной ДНК (Fumagalli et al., 1999, Ohdachi et al., 2006, Bannikova et al., 2018), и ядерных генов (Bannikova et al., 2018). Согласно молекулярному датированию (Bannikova et al., 2018), группа «araneus» быстро радиировала в раннем плейстоцене, в результате чего образовались все современные филогенетические линии. В случае такой недавней радиации нередко митохондриальные филогении оказываются более разрешенными, чем ядерные, из-за быстрого разделения генетических линий.

Филогенетические отношения в группе «araneus» остаются противоречивыми. Согласно митохондриальной филогении (Mackiewicz et al., 2017, Bannikova et al., 2018) базальное положение занимает *S. arcticus* (и близкий к нему *S. maritimensis*), далее отделяется линия *S. tundrensis* и *S. asper*, а *S. daphaenodon* оказывается сестринским по отношению к европейским видам.

Базальное положение *S. granarius* по отношению к европейским видам (исходя из акроцентрического состояния его кариотипа) не подтверждается митохондриальными данными. Он оказывается ближайшим сестринским видом по отношению к обыкновенной бурозубке. Более того, гаплотип обнаруженный на территории одной из хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Carlit), обитающей изолированно в восточных Пиренеях, оказывается ближе к гаплотипам пиренейской бурозубки чем к таковым обыкновенной. *S. antinorii*, кариотипически наиболее близкая к обыкновенной бурозубке, оказывается сестринской по отношению к *S. granarius* и *S. araneus* (Taberlet et al., 1994; Yannic et al., 2008). Среди гаплотипов *S. satunini* обнаруживается две митохондриальных линии, одна из которых (*S. satunini* B, северная) близка к *S. antinorii*, а другая (*S. satunini* A, южная) занимает базальное положение по отношению к остальным европейским видам группы (Банникова и Лебедев 2010).

Было предпринято несколько попыток восстановить филогению группы на основании ядерных маркеров (Yannic et al., 2008; 2010 Bannikova et al., 2018). Однако ни в одной из этих работ не удалось получить филогению, разрешенную на надвидовом уровне. Единственная хорошо поддержанная ассоциация внутри группы *S. tundrensis*+*S. asper* и *S. daphaenodon*. *S. satunini* оказывается монофилетична, однако ее положение относительно других видов неустойчиво (Bannikova et al., 2018). Анализ Y-хромосомных маркеров поддерживает монофилетичность *S. satunini*. Неустойчивое положение кавказской бурозубки на дереве и противоречие между ядерной и митохондриальной филогениями может быть объяснено древним событием гибридизации и интрогрессии митохондриальной ДНК между предковой

формой обыкновенной бурозубки и северными популяциями кавказской (Банникова и Лебедев 2010).

Филогенетические реконструкции, основанные на X-сцепленных, Y-сцепленных и аутосомных маркерах противоречат митохондриальным реконструкциям также в отношении положения *S. granarius* и не подтверждают ее близость к обыкновенной бурозубке. Y-сцепленные маркеры указывают на близость *S. granarius* к *S. coronatus* (Taberlet et al., 1994; Yannic et al., 2008), а X-сцепленные сближают ее с *S. coronatus* and *S. antinorii* (Yannic et al., 2010). Это противоречие также может быть следствием заимствования мтДНК *S. granarius* от пиренейской популяции *S. araneus*.

События древней гибридизации могут служить объяснением не только противоречию между митохондриальной и ядерной филогениями, но и недостаточному разрешению ядерного дерева группы «*araneus*».

1.4.2. Молекулярно-генетическая дивергенция хромосомных рас S. araneus

Большая часть молекулярно-генетических исследований S. *araneus* (s.str) сосредоточена в области контакта различных хромосомных рас. Поток генов через гибридную зону изучали с помощью самых разнообразных маркеров: кодоминантных изоферментов (Frykman and Bengtsson 1984, Ratkiewicz et al. 2002) и аутосомных микросателлитов (Horn et al 2011, Andersson et al 2004, Jadwiszczak et al. 2006), наследуемой по материнской линии мтДНК (Ratkiewicz et al 2002, Andersson et al. 2005, Jadwiszczak et al. 2006) и по отцовской – микросателлитного локуса L8Y, расположенного в Y-хромосоме (Balloux et al 2000, Jadwiszczak et al. 2006).

<u>Изоферменты</u>

Электрофорез белков – метод, основанный на различной электрофоретической подвижности изоформ ферментов, служил инструментом огромного количества популяционно-генетических работ (Алтухов, 1982). Однако, небольшое количество известных для обыкновенной бурозубки диагностических белковых локусов затрудняет оценку генного

потока через гибридную зону с помощью этого маркера. Единственной гибридной зоной, для которой было подтверждено значительное ограничение генного потока, была зона контакта рас Cordon и Valais (Brünner and Hausser 1996), которая, на самом деле, является межвидовой – в 2002 году раса Valais была выделена в отдельный вид – *Sorex antinorii* (Brünner et al., 2002[1]). Во множестве других исследованных гибридных зонах значительного ограничения генного потока обнаружено не было (Frykman and Bengtsson 1984, Bengtsson and Frykman 1990, Ratkiewicz et al., 1994, 2003, 2002). Ratkiewicz с коллегами (2003) показали, что межпопуляционная структурированность (на основании данных по 31 аллозимному локусу) в контактной зоне Guzowy Młyn (Gu) и Lęgucki Młyn (Lg) значительно превышает межрасовую. Авторы объясняют это явление значительной ландшафтной структурированностью участка, на котором проводились исследования.

Следует учитывать, однако, что существенным ограничением белковых маркеров является тот факт, что анализ белков позволяет тестировать изменения только в белоккодирующих последовательностях, а также их зависимость от модифицирующих условий среды.

Микросателлиты

Перспективным инструментом для изучения генетического своеобразия популяций и рас обыкновенной бурозубки, а также для оценки величины потока генов, являются микросателлитные последовательности. Это высоко-полиморфные последовательности ДНК, состоящие из коротких – от 1 до 6 повторов. Высокий уровень аллельного полиморфизма, кодоминантный характер наследования и относительно небольшая длина амплифицируемого фрагмента позволяет применять этот маркер в самых разнообразных областях, в частности, для исследования генетической изменчивости на видовом и внутривидовом уровнях.

Хотя микросателлиты считаются селективно-нейтральным маркером, немало известно об их функциях. Эти последовательности участвуют в

организации хроматина, регуляции рекомбинации ДНК, транскрипции и трансляции, экспрессии генов, динамики клеточного цикла (Chistiakov et al. 2006).

Для обыкновенной бурозубки описано более 40 микросателлитных локусов, расположенных в аутосомах (Wyttenbach et al. 1997, Balloux et al. 1998, Lugon-Moulin et al. 2000, Basset et al. 2006[1], Basset et al. 2006[2]) и локус L8Y, локализованный в Y-хромосоме (Balloux et al. 2000).

К настоящему моменту существуют данные об изменчивости микросателлитов в семи зонах контакта рас. Исследовались расы принадлежащие как к одной (Wittenbach et al 1999, Moska et al 2011), так и к разным кариотипическим группам (Andersson 2004, Jadwiszczak et al 2006). В большинстве случаев, между популяциями гибридной зоны наблюдается слабая, но значимая дифференциация, тогда как дифференциация между расами не превышает межпопуляционной (Andersson 2004, Ratkiewicz et al., 2000, 2002), а в ряде случаев оказывается значительно меньше (Horn et al 2011, Wittenbach et al 1999).

Иерархический анализ тонкой генетической структуры гибридной зоны Hällefors и Uppsala показал, что внутрирасовый уровень дифференциации превышает межрасовый. N_m (число мигрантов) между отдельными популяциями в этой гибридной зоне составило 11 особей на поколение, тогда как межрасовая миграция достигла 92 особей. При анализе выборок каждой расы независимо, был обнаружен слабый, но значимый дефицит гетерозигот (Fst=0.009—0.01), что может свидетельствовать о подразделенности выборки (Wittenbach et al 1999).

Достоверный дефицит гетерозигот обнаружен также в гибридной зоне рас Łęgucki Młyn и Popielno (Fis=0.13) при анализе *общей* выборки. Дифференциации ни между географическими выборками, ни между хромосомными расами не обнаружено (Fst=0.027, P>0.05; Fst=0.003, P>0.05, соответственно). Иерархический анализ (AMOVA) показал, что 99% изменчивости в изученных аутосомных микросателлитных локусах

определяется внутрипопуляционным разнообразием. Для локуса L8Y 90% общей изменчивости сосредоточено внутри выборок, 6.97% обеспечивается межпопуляционными различиями и только 3.03% составляет межрасовая изменчивость (Moska et al 2011).

Интересно, что тенденция к преобладанию межпопуляционной структурированности над межрасовой сохраняется даже в зоне контакта рас, принадлежащих к различным кариотипическим группам.

Так, например, в зоне контакта рас Drnholec (WEKG) и Bialowieza (EEKG) не найдено значимой межрасовой дифференциации ни по аутосомным микросателлитам ($F_{ст}$=0.00169; P=0.2737), ни по локусу L8Y, локализованному в Y-хромосоме ($F_{ст}$=0.00; P=0.7322). Значимая дифференциация, была обнаружена между популяциями внутри расы, как по аутосомным локусам, так и по L8Y. Для локуса L8Y 12% разнообразия объясняется различиями между выборками (AMOVA), для аутосомных локусов – 2% (Jadwiszczak et al. 2006). Достоверного эффекта изоляции расстоянием не было обнаружено ни для аутосомных микросателлитов (R = 0.124, P = 0.371) ни для L8Y (R = −0.216, P = 0.734). Значимый коэффициент инбридинга, по мнению авторов, свидетельствует о существовании отбора против гибридов, отсутствие же дифференциации между расами объясняется их близким родством и сохранением предковой изменчивости. Эта гипотеза, однако, не объясняет значительной внутрирасовой подразделенности (Jadwiszczak et al. 2006). Заметим, что дифференциация по маркеру, передающемуся только через самцов в этом случае, как и для рас Łęgucki Młyn и Popielno значительно больше, чем по аутосомным локусам.

В гибридной зоне рас Abisko (NEKG) и Sidensjö (WEKG) межрасовая дифференциация по шести микросателлитным локусам была несколько ниже (Fst=0.015), чем дифференциация между географическими выборками (Fst=0.018). Зависимость генетической дистанции между выборками от географической была значима и положительна (Andersson et al. 2004). Анализ молекулярного разнообразия (AMOVA) для локуса L8Y, показал, что 80%

изменчивости в выборке определяется различиями между кариотипическими расами.

Роль хромосомных перестроек в ограничении потока генов

Серия работ посвящена роли хромосомных перестроек в ограничении потока генов между расами. В гибридных зонах некоторых рас у гибридов, гетерозиготных по различающим расы хромосомам, в профазе I мейоза, вместо обычных бивалентов образуются триваленты (структуры из трех хромосом), а также другие аномальные структуры (цепочки из нескольких хромосом, кольца). Самый сложный из известных на данный момент вариантов – цепочка из 11 хромосом, которая образуется при мейозе гибридов рас Москва и Селигер (Булатова и Павлова, 2007).

Отсутствие рекомбинации в «несовпадающих», «перестроенных» хромосомах, а также мейотический дрейф могут стать причиной того, что поток генов расположенных в них через границу рас ограничен сильнее, чем по «общим». Создание карты расположения 46 микросателлитных локусов в хромосомных плечах обыкновенной бурозубки и нескольких близких видов дало возможность анализировать поток генов с учетом их локализации (Basset et al 2006[1]).

Basset с коллегами (2006[2]) рассматривая контакт двух хромосомных рас обыкновенной бурозубки (Cordon и Vaud) с *Sorex antinorii*, используя микросателлитные последовательности, локализованные как в неизменных («общих») для этих таксонов хромосомах, так и участвующих в перестройке («перестроенных»), показал, что поток генов ограничен сильнее в гибридной зоне с расой Vaud, хромосомная несовместимость которой с *S. antinorii* больше (триваленты в мейозе у гибридов *S. araneus* Cordon + *S. antinorii* и цепочки из 11 элементов у *S. araneus* Vaud + *S. antinorii*). Во всех случаях дефицит гетерозигот (Fis) для локусов, локализованных в «перестроенных» хромосомах, был больше, чем в «общих». Эти различия, однако, оказались недостоверны.

Анализ степени дифференциации по локусам, расположенным в «общих» и «перестроенных» хромосомах, на разных уровнях подразделенности был проведен также для пяти кариотипичесикх таксонов в группе *S. araneus s.l.* В сравнении участвовали три хромосомных расы *S. araneus* – Vaud, Cordon и Białowieza (между которыми до сих пор не было обнаружено сколько-нибудь значимого ограничения потока генов) и *S. antinorii* – близкий к обыкновенной бурозубке вид. Несмотря на существенно ограниченный поток генов, интрогрессия между этими видами отмечалась неоднократно (Lugon-Moulin et al., 1999; Brunner et al., 2002; Basset et al., 2006[2]). Третий уровень представлял собой вид *S. coronatus*, для которого отсутствуют достоверные свидетельства о гибридизации с обыкновенной бурозубкой. Иерархический анализ не позволил обнаружить значимых различий ни для одной из десяти сравниваемых пар, хотя межгрупповые F-статистики для «перестроенных» хромосом в большинстве случаев превышали таковые для «общих». При совокупном анализе всех пар таксонов, различия между двумя группами хромосом оказались достоверными (P=0.016). Аналогичная картина наблюдалась при анализе генетических дистанций ($[\delta\mu]^2$). Интересно отметить, что при сравнении хромосомных рас в двух из трех случаях внутригрупповые F-статистики превышают межгрупповые. Этого эффекта не наблюдается при сравнении генетических дистанций (Basset et al., 2008).

Для уточнения влияния участия хромосом, несущих определенные локусы, в перестройках на степень дифференциации по этим локусам Horn с соавторами (2011) провели анализ вариабельности шестнадцати микросателлитных локусов в пяти гибридных зонах, различающихся по степени сложности мейотических структур, формируемых гетерозиготами. Исследовали гибридные зоны между расами Drnholec-Ulm (гибриды образуют триваленты в мейозе), Oxford-Hermitage (триваленты и цепочки из пяти хромосом), Томск-Новосибирск (триваленты и цепочки из девяти хромосом), Drnholec-Byaloweza (цепочки из десяти хромосом) и Москва-Селигер

(цепочки из одиннадцати хромосом). Не обнаружено корреляции между степенью сложности гибридной зоны и степенью дифференциации (Fst) в ней. Во всех случаях генетическая структурированость на межрасовом уровне (Fct) была слабой, как для локусов расположенных в «общих», так и в «перестроенных» хромосомах. Fct также не коррелировала со степенью сложности гибридной зоны. Ни в одной гибридной зоне не показано значимых различий генетической структурированности для «общих» и «перестроенных» хромосом.

Интересно, что во всех гибридных зонах было достоверно показано наличие генетической структурированности – величина Fsc варьировала от 0.013 до 0.036 – тогда как значимой межрасовой генетической структуры в большинстве случаев обнаружено не было.

Как было отмечено выше, поток генов, оцененный с помощью локализованного в Y-хромосоме микросателлитного локуса L8Y, нередко оказывается ниже такового для аутосомных локусов (Moska et al. 2011, Jadwiszczak et al. 2006, Andersson 2004). Проще всего объяснить этот факт пониженной фертильностью гибридных самцов, как иллюстрацией к правилу Халдана (Haldane, 1922). Это предположение, однако, оказывается не столь очевидным в свете того, что внутрирасовая дифференциация по локусу L8Y также превышает таковую по аутосомным локусам (Jadwiszczak et al. 2006). Альтернативное объяснение можно предложить, опираясь на особенности расселения обыкновенной бурозубки. Для многих видов принято считать, что расселение количественно смещено в сторону самцов, а самки филопатричны. Существуют данные, позволяющие предположить, что это положение не соблюдается для исследуемого нами вида. Так, образование вида *S. antinorii* (до недавнего времени *S. ar. Valais*) связывают с миграцией именно самок (Fivaz et al., 2003). Склонность самок обыкновенных бурозубок к миграции, в частности большая средняя дистанция расселения и присутствие в значительном количестве среди нерезидентного населения взрослых,

репродуктивно активных особей, показано и при прямых наблюдениях (Щипанов и др., 2005).

Митохондриальная ДНК

Несмотря на то, что митохондриальная ДНК представляет собой незначительную часть генома, будучи маркером разнообразия материнских линий в популяциях, она является классическим маркером в филогеографических исследованиях и важным инструментом для понимания как генетической структуры видового населения, так и исследования демографических процессов, происходивших в популяциях животных (Холодова 2009).

Митохондриальная ДНК млекопитающих, это кольцевая молекула длинной 16–18 тысяч нуклеотидных пар, содержащая в себе 37 генов и не несущая интронов. Единственный некодирующий участок ДНК (1–2 тысячи пар нуклеотидов) – контрольный регион – участвует в регуляции репликации и транскрипции. Отсутствие рекомбинации и наследование преимущественно по материнской линии делает митохондриальную ДНК привлекательным инструментом для эволюционных исследований.

Данных о дифференциации на границе рас передающихся по материнской линии маркеров митохондриальной ДНК у обыкновенной бурозубки катастрофически мало. Причиной этого может являться высокое гаплотипическое и низкое нуклеотидное разнообразие *cytb* у обыкновенной бурозубки. Большое количество слабо дифференцированных гаплотипов не позволяет отслеживать различия в частотах между популяциями, по крайней мере, на небольших выборках. Так, при анализе десяти выборок нескольких рас, принадлежащих разным кариотипическим группам (WEEKG и EEKG) все величины Fst, как между кариотипическими группами, так между расами и между популяциями были равны нулю (Ratkiewicz et al. 2002). Этот эффект, кроме прочего, может быть обусловлен небольшим числом особей, для которых проводился анализ цитохрома b (n от 1 до 6). Из 21 обнаруженного гаплотипа (N=28) восемнадцать встретились единожды и только два более,

чем в одной выборке. Анализ изменчивости восьми полиморфных аллозимных локусов для этих популяций (n от 12 до 42) также не показал значимой дифференциации ни на межгрупповом, ни на межрасовом, ни на межпопуляционном уровне.

В гибридной зоне рас Drnholec и Bialowieza отсутствовали расоспецифичные гаплотипы, значимой межрасовой дифференциации обнаружено не было (Jadwiszczak et al. 2006).

Не обнаружено расоспецифичных гаплотипов и при анализе изменчивости участка митохондриального генома в контактной зоне рас Abisko/Sidensjö. Межрасовая дифференциация здесь была также невысока (Fst=0.051), хотя и значима (Andersson, 2004). Дифференциация по L8Y также значима и лишь ненамного превышает митохондриальную (Fst=0.054).

Внутрирасовая изменчивость

Большая часть молекулярно-генетических исследование сосредоточена в контактных зонах хромосомных рас. Лишь в небольшом количестве работ описана изменчивость в глубине ареала расы, а если такие данные и присутствуют, то редко включают более одной выборки на расу. Тем не менее, как и в случае популяций находящихся в контактной зоне рас, в глубине их ареалов существует значимая популяционная подразделенность, а дифференциация между самими хромосомными расами невысока (Searle 1985, Frykman et al 1983, Wojcik et al., 1996).

Анализ изоферментов в нескольких выборках на ареале расы Oxford показал, что значительная вариабельность аллельных частот здесь не связана с кариотипом. Наибольшие частотные различия наблюдались между кариотипически сходными выборками, взятыми в схожих местообитаниях и незначительно удаленными друг от друга. Авторы объясняют этот факт скорее следствием генетического дрейфа, произошедшего из-за ограничения потока генов, чем результатом локального давления отбора (Searle 1985).

Значимую дифференциацию (Fst=0.014, $p<0.005$) между выборками, взятыми в различных биотопах на небольших расстояниях друг от друга,

обнаружили исследуя изменчивость 11-ти аллозимных локусов у обыкновенной бурозубки расы Bialowieza (Wojcik et al.,1996).

Исследование изменчивости одиннадцати микросателлитных локусов в шестнадцати локалитетах шести хромосомных рас обыкновенной бурозубки показало, что внутрирасовая (Fst=0.076) генетическая дифференциация превышает межрасовую (Fst=0.124) (Григорьева, 2012). Также значимый, хотя и невысокий уровень внутривидовой дифференциации (F_{SR}=0.031, p<0.001) по микросателлитным локусам был обнаружен у *Sorex araneus* вблизи его гибридной зоны с *Sorex antinorii* (Brünner et al 2002[2]).

Аналогичные результаты получены и для митохондриальных маркеров. Так, при анализе изменчивости митохондриальной последовательности, включающей в себя участок цитохрома b и участок контрольного региона, в 28 выборках из шести хромосомных рас (Abisko, Sidensjö, Uppsala, Hällefors, Öland, Åkarp), 25.5% разнообразия общей выборки обеспечивалось варьированием между популяциями в пределах одной расы (Andersson et al 2005). Не было обнаружено дифференциации, между хромосомными расами и даже между различными кариотипическими группами. Не было обнаружено ее и при исследовании изменчивости пяти восточноевропейских хромосомных рас (Białowieza, Gołdap, Łegucki Młyn, Nogat, Drnholec), также принадлежащих к различным кариотипическим группам (Ratkiewicz et al. 2002). К сожалению, в работе не приведены данные об изменчивости внутри рас, для которых исследовали более, чем одну выборку.

Таким образом, данные об изменчивости молекулярно-генетических маркеров различных рас в разных частях ареала обыкновенной бурозубки, хотя и не отражают хромосомной подразделенности, оказываются согласованы между собой и складываются в единую картину. Отсутствуют существенные ограничения потока генов через границу хромосомных рас, по крайней мере, не превышающие таковые между двумя популяциями. Более того, генетическая дифференциация хромосомных рас, как для выборок из

зоны контакта, так и, по некоторым данным, из центральных частей ареала, не превышает межпопуляционную дифференциацию.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1. ОБЪЕМ МАТЕРИАЛА

В исследовании использовали данные для 544 образцов рода *Sorex* (оригинальные последовательности и последовательности из Генбанка см. таблицу материала в Приложении 1: табл. П1.1-1.3), из них 498 − *Sorex araneus*. Остальные образцы относятся к другим 9 видам группы «araneus»: *S. arcticus, S. tundrensis, S. daphaenodon, S. satunini, S. coronatus, S. granarius, S. antinorii, S. asper, S. maritimensis* (для последних двух в нашем распоряжении были только митохондриальные данные). При исследовании отношений в группе видов «araneus» в качестве внешней группы мы использовали *S. roboratus, S. caecutiens, S. minutus, S. thibetanus, S. minutissimus, S. volnuchini, S. shinto, S. cansulus, S. isodon, S. unguiculatus, S. raddei, S. samniticus*.

Всего в выборке представлен материал из 120 локалитетов для обыкновенной бурозубки и из 23 локалитетов для видов группы «araneus» (см. таблицу П1.1, П1.2, П1.4, Рис. 2.1).

В работу вошла 981 последовательность митохондриального гена *cytb* (см. таблицу материала в Приложении 1: табл. П1.1-1.3) из них 247 оригинальных, остальные депонированные в Генбанке ранее), и 135 оригинальных последовательностей митохондриального гена *ND2*. Из ядерных последовательностей мы использовали частичные последовательности 11-и экзонов: ген α-2B адренергического рецептора (*A2AB*), ген адренорецептора B2 (*ADRB2*), ген аполипопротеина (*ApoB*), ген бутирилхолинэстеразы (*BCHE*), гены белка восприимчивости к раку молочной железы 1 и 2 типов (*BRCA1* и *BRCA2*), ген рецептора гормона роста (*GHR*), ген интерфоторецепторного ретиноидсвязывающего белка (*IRBP*), ген палладина, ассоциированный с цитоскелетом (*PALL*), ген фактора активации рекомбинаций 2 (*RAG2*) и ген белка

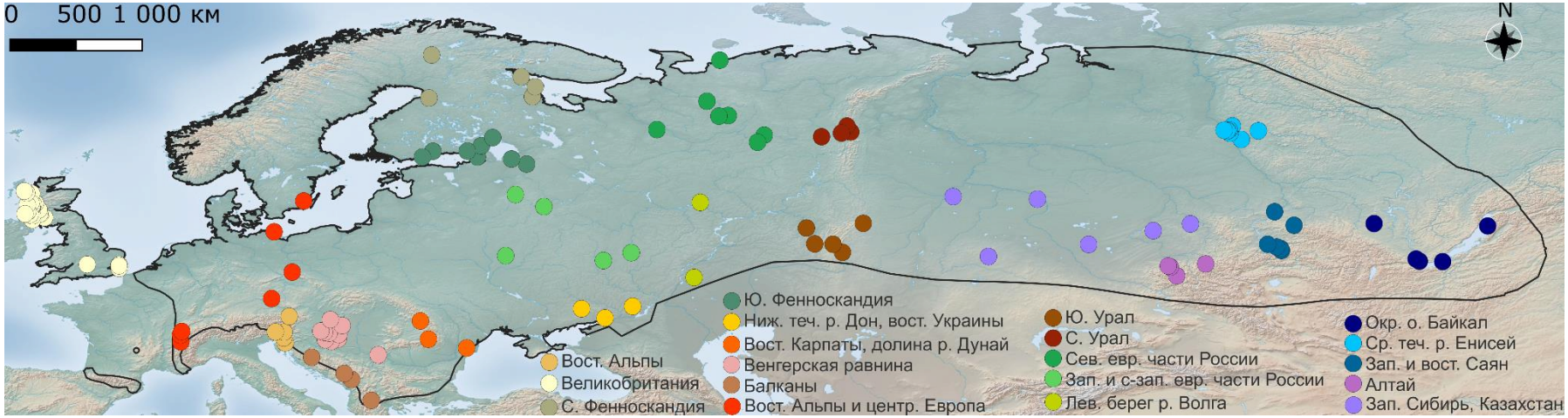


Рис. 2.1. Места сбора образцов S. araneus s.str, использованных в работе. *омера и цветовые обозначения соответствуют номерам и цветовым обозначениям в таблице П1.1. и используются в иллюстрациях во всем тексте работы.*

титина (*TTN*), а также 9-и интронов (местами с участками экзонов): 5-й интрон гена полипептид N-ацетилгалактозаминилтрансферазы (*GLANT5*), интрон гена фактора роста тучных клеток (*MCGF*), интрон гена протеинкиназы C (*PRKC*), интрон гена киназы белка RIO, интрон гена 11-го домена альфа/бета-гидролазы (*ABDH11*), интрон гена дегидратазы дельта-аминолевулиновой кислоты (*AlaD*), интрон гена репликативного фактора *MCM3* (*MCM3*), интрон гена белка, ассоциированного с белком c-MYC (MYCB) и интрон гена *ROGDI*. В общей сложности было использовано 533 последовательности, 433 из которых оригинальные (см. таблицу материала П1.2 в Приложении 1).

Все последовательности, полученные в работе, были депонированы в базе данных Генбанк. Номера доступа приведены в таблице материала (Приложение 1, табл. П1.1 и П1.2)

В анализ Rad-seq вошли 59 образцов *S. araneus* из 22 локалитетов, 20 образцов других видов группы «araneus», а также образец *S. roboratus*, использованный в качестве внешней группы (Приложение 1, табл. П1.1 и П1.4). Всего было создано 11 библиотек и получено около 700 млн чтений: в среднем 9689538 (180052-36850914) на образец (табл. П1.5).

2.2. ЛАБОРАТОРНЫЕ МЕТОДЫ

ДНК выделяли из заспиртованных тканей стандартным методом лизирования протеиназой K, фенол-хлороформной депротеинизацией и осаждением изопропанолом (Sambrook et al., 1989).

Условия амплификации и последовательности праймеров, использованных для амплификации и секвенирования приведены в таблице в Приложении П2.1.

Продукты ПЦР визуализировали в 1% агарозном геле и очищали осаждением NH_4EtOH или набором Diatom DNA PCR Clean-Up. Секвенирование ДНК проводили с помощью набора реактивов ABI PRISM® BigDye™ Terminator v. 3.1 с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer в ООО «ЦКП Геном» и ЗАО «Евроген».

Используемый протокол ddRadseq является модификацией протокола quaddRADSeq (Franchini et al., 2017). Модификации позволяют нам получать достаточное количества SNP (около 80 тысяч), для решения наших задач с одной стороны и максимально удешевить процедуру, уменьшив количество чтений на образец до 10 млн, с другой. Недостатком модифицированного протокола является необходимость высокой концентрации входящей тотальной ДНК, поскольку доля генома, отбираемого для секвенирования этим методом небольшая.

После выделения тотальной ДНК, ее подвергали дополнительной очистке с помощью магнитных частиц (MagPure A4 XP, Magen, либо Agencourt AMPure XP, Beckman Coulter), чтобы удостовериться в отсутствии в пробах веществ, которые способны повлиять на эффективность рестрикции. Концентрацию очищенной ДНК измеряли на Qubit 2.0 (Thermo Fisher Scientific).

Рестрикция и лигирование проводились в единой реакции. В реакцию добавляли избыток ДНК (2000 − 3000 нг, в зависимости от общего качества пробы). Адаптеры подготавливались заранее, что необходимо для попарного соединения каждого одноцепочечного адаптера с его комплементарной парой. Адаптеры содержали внутренние индексы позволяющие увеличить количество проб в рамках одного запуска секвенатора. Для того, чтобы уменьшить фракцию генома, которую мы будем секвенировать, мы заменили одну из рестриктаз, рекомендуемых в оригинальном протоколе (вместо MSPI используется BSAHI, ее паттерн узнавания встречается в геноме реже, но она оставляет такой же липкий конец, как MSPI, что позволяет не менять предложенные в протоколе последовательности адаптеров).

Оригинальный протокол предполагает пулирование результатов рестрикции и лигирования перед дальнейшей очисткой и фракционированием (size-selection) на магнитных частицах. В нашем случае, когда входящая ДНК может сильно различаться по качеству, такой подход является слишком рискованным. Фракционирование проводили для каждой пробы отдельно до

результирующего размера 200 − 400 п.о. Концентрацию измеряли с помощью Qubit. Пулирование, с учетом концентрации и последовательностей внутренних индексов, производили уже перед обогатительной ПЦР с добавлением quaddRADSeq-праймеров (Franchini et al., 2017), содержащих индексы Illumina. Для удаления оставшихся праймеров и их димеров продукты ПЦР подвергали очистке магнитными частицами 1 − 2 раза. После очистки измеряли концентрацию библиотеки на Qubit. Качество очистки и концентрацию целевых фрагментов дополнительно контролировали с помощью помощью капиллярного электрофореза на приборе QIAxcel (QIAGEN).

Пробы низкого качества амплифицировали отдельно, так как фрагментированная ДНК не удаляется при фракционировании на магнитных частицах и, в результате, доля фрагментов этой пробы в пуле может оказаться заниженной. Детали методики приведены в Приложении П2.2.

2.3. ПЕРВИЧНАЯ ОБРАБОТКА ДАННЫХ

2.3.1. Обработка данных, полученных методом Сэнгера

Первичную обработку и оценку качества чтения методом Сэнгера проводили в программах Chromas (v. 2.6.6 (2018), Technelysium Pty Ltd, South Brisbane, Queensland, Australia.) и SeqMan (DNASTAR Inc., Madison, WI). Все последовательности были выровнены с помощью алгоритма CLUSTAL W (Thompson et al., 1994) реализованного в программе Bioedit v7.0.9.0 (Hall, 1999) с настройками по умолчанию, а затем проверены вручную.

Для ускорения анализа все филогенетические построения для гена *cytb* группы “araneus”, изначальное выравнивание которой включало 981 последовательность, осуществлялись на выборке гаплотипов. Гаплотипы определялись, как последовательности с нулевой дистанцией между друг другом. Генетические *p*-дистанции между последовательностями рассчитывались в программе PAUP (Swofford, 2003). Окончательное

выравнивание включало 624 гаплотипа *cytb* группы *S. araneus* (таблица в Приложении П1.3.).

Гетерозиготные позиции в ядерных генах, то есть позиции, в которых на хроматограмме присутствовали два пика приблизительно одинаковой высоты, были закодированы с помощью IUPAC кодов. Для большинства анализов мы использовали нефазированные последовательности. Для реконструкции видового дерева, мы фазировали последовательности с помощью модуля Phase (Stephens et al., 2001; Stephens & Donnelly, 2003) программы DnaSP v.6 (Rozas et al., 2017).

Модели эволюции нуклеотидных последовательностей и разбиение на партиции как для митохондриальных, так и для ядерных генов определяли в программе IQtree (Nguyen et al., 2015) с помощью команды TESTMERGE (Chernomor et al., 2016, Kalyaanamoorthy et al., 2017) и критерия BIC. Соответствие эволюционного процесса модели молекулярных часов проверяли для каждого гена отдельно с использованием теста отношения правдоподобий. Величины правдоподобий рассчитывались в PAML 4.7 (Yang, 2007). Результаты приведены в таблицах П3.1 и П3.2 в Приложении.

2.3.2. Обработка данных NGS

При первичной обработке данных полногеномного секвенирования полученные чтения очищали от ПЦР-дупликатов с помощью модуля clone_filter и демультиплексировали в соответствии с внутренними индексами модулем process_radtags пакета программ Stacks (Catchen et al., 2013). Удаление участков с низким качеством чтения, адаптеров и первичная фильтрация чтений производили программой Trimmomatic (Bolger et al., 2014). Далее последовательности картировали на геном *S. araneus* (номер доступа в Генбанке: GCA_027595985.1) с помощью программы bowtie2 (Langmead and Salzberg, 2012). После картирования, с помощью модуля gstacks пакета программ Stacks были созданы библиотеки SNP отдельно для выборок *S. araneus* s.str. и группы «araneus». На этом этапе производили фильтрацию чтений по качеству картирования и SNP по качеству и по сбалансированности

количества чтений двух аллелей для гетерозигот. Поскольку пакет программ Stacks не подразумевает фильтрации по покрытию, библиотеки SNP экспортировали в формат vcf и фильтрация по покрытию производилась в программе vcftools (Danecek et al., 2011). Далее образцы с низким, по сравнению с остальной выборкой, количеством оставшихся SNP исключали из дальнейшего анализа.

Для дальнейших анализов (с помощью модуля populations пакета программ Stacks) мы создавали выборки SNP, представленные у 95 или 75% образцов. Кроме того, чтобы исключить влияние сцепления на результаты анализов, были созданы выборки, включающие в себя только один SNP на 1500 нп (эта фильтрация производилась в программе vcftools).

Таким образом, для каждой выборки было сформировано 4 набора данных – все SNP, представленные у 95% образцов выборки (**95all**), заведомо несцепленные SNP представленные у 95% образцов выборки (**95ul**), все SNP, представленные у 75% образцов выборки (**75all**), заведомо несцепленные SNP представленные у 75% образцов выборки (**75ul**). Эти обозначения будут в дальнейшем использоваться для описания деталей отдельных анализов.

Часть анализов проводили с выравниванием, в котором гетерозиготы были закодированы IUPAC кодами, а для части данные были представлены в формате igenestrut, где гетерозигота обозначается как 1, гомозигота по референсному аллелю как 2, а гомозигота по альтернативному аллелю как 0.

2.4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ В ГРУППЕ «ARANEUS»

2.4.1 Филогенетические реконструкции по последовательности мтДНК

Филогенетическое ML дерево, основанное на выравнивании гена *cytb,* было восстановлено в программе IQTREE (Nguyen et al., 2015). Стабильность топологии оценивали с помощью алгоритма Ultrafast Bootstrap (Hoang et al., 2018) с 10,000 реплик.

Байесово ультраметрическое дерево получено в программе BEAST 1.10.4 (Suchard et al., 2018) с использованием логнормальной модели

свободных часов и априорного распределения формы дерева, соответствующего модели рождения-смерти (birth-death), с длинной цепи 500 млн шагов. В качестве внешней группы использовали 28 последовательностей *cytb* 4 видов р. *Sorex* других видовых групп (*S. minutus, S. caecutiens, S. roboratus* и *S. samniticus*). Чтобы уточнить филогенетические взаимоотношения *S. daphaenodon, S. tundrensis* и *S. araneus* мы провели анализ дополнительных белок-кодирующих генов, извлеченных из 17 полных митохондриальных геномов, доступных в Генбанке (*S. araneus*: KT210896, MN122909, MN122847; *S. daphaenodon*: MK110676; *S. tundrensis*: KM067275; *S. mirabilis*: MF438265; *S. ex gr. cylindricauda*: KF696672, KT023074; *S. unguiculatus*: AB061527; *S. isodon*: MG983792; *S. caecutiens*: MF374796; *S. cansulus* (*S. sinalis* в Генбанке): KY814925; *S. minutus*: MN122904; *S. minutissimus*: MK641805, MH823669; *S. gracillimus*: MF426913; *S. roboratus*: KY930906). Мы использовали 12 белоккодирующих генов, расположенных на тяжелой цепи мтДНК. Длина выравнивания составила 10,779 п.о. (3,593 кодонов). ML дерево было получено в программе IQTREE для всех позиций кодонов митохондриальных белок-кодирующих генов. Стабильность топологии оценивали с помощью алгоритма Ultrafast Bootstrap (Hoang et al., 2018) с 10,000 реплик.

2.4.2. Филогенетические реконструкции на основании последовательности 20 ядерных генов

Филогенетическое ML дерево, основанное на конкатенате 20 ядерных генов восстановлено в программе IQTREE (Nguyen et al., 2015). Стабильность топологии оценивали с помощью алгоритма Ultrafast Bootstrap (Hoang et al., 2018) с 10,000 реплик.

Байесов анализ ядерного конкатената производили в программах MrBayes 3.27 (Ronquist et al., 2012) и BEAST 1.10.4 (Suchard et al., 2018). Подходы этих двух программ отличаются тем, что вторая использует эксплицитный алгоритм изменения скоростей эволюции в отдельных ветвях

дерева. Использовали те же модели молекулярной эволюции и разбиение на партиции, что и для анализа ML.

В анализе MrBayes в качестве априорного распределения длин ветвей использовали распределение Дирихле, общее для всех партиций. Прогон включал 2 цепи по 5 млн генераций каждая.

В анализе BEAST для каждого гена использовали свою модель часов (строгие или нестрогие – uncorrelated lognormal), см. таблицу П3.2) в зависимости от результатов теста отношения правдоподобий. Априорное распределение формы дерева соответствовало birth-death модели. Калибровочной информации в этом анализе не использовали, скорость эволюции для гена A2AB была фиксирована, для остальных генов использовали равномерное распределение (0, 100) для скорости эволюции и параметра ucld.mean. Для остальных априорных распределений и параметров были оставлены значения по умолчанию. Длина цепи составила 50 млн генераций.

Байесовский анализ для отдельных генов производили в MrBayes используя как фазированные, так и нефазированные данные, с теми же условиями, что и анализ для конкатената.

Сходимость всех байесовых анализов оценивали в программе Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2018). В каждом случае исключали 10% burn-in и считали сошедшимся анализ с ESS (эффективный размер выборки) всех оцениваемых параметров более 200.

Чтобы оценить относительный вклад кодирующих и некодирующих последовательностей были проведены дополнительные ML и Байесов анализы независимо для конкатенированных последовательностей экзонов и интронов (8416 и 4668 н.п., соответственно). Параметры и детали методики совпадали с предыдущими анализами.

Для восстановления видового дерева мы использовали программы ASTRAL ver. 5.7.74 (Zhang et al., 2018) и BEAST2 (алгоритм StarBEAST Bouckaert et al., 2019) с использованием фазированных данных.

Для анализа ASTRAL мы использовали 20 наборов деревьев для ядерных генов (3600 деревьев для каждого), извлеченных из апостериорного распределения, полученного в результате Байесова анализа отдельных генов в MrBayes. Аллели случайным образом присваивались гаплоидным псевдо-экземплярам. Для учета ошибки оценки дерева генов использовалась процедура мультилокусного бутстрепа ("-b" option, 1,000 replicates).

При реконструкциях видового дерева StarBEAST априорно в качестве видов рассматривали следующие группы: *S. araneus, S. antinorii, S. arcticus, S. daphaenodon, S. coronatus, S. granarius, S. satunini* с Северного Кавказа (N), *S. satunini* закавказский (T), *S. tundrensis* неарктический и *S. tundrensis* палеарктический. В анализе использовали выравнивания для 20 ядерных генов и гена *cytb*. Поскольку алгоритм StarBEAST не учитывает интрогрессию генов, мы включили в выравнивание *cytb* только линию A *S. satunini* и линию II *S. granarius*, поскольку линия B *S. satunini* и линия I *S. granarius*, вероятно, являются результатом интрогрессии (см. Главы 3 и 5). Для ускорения схождения анализа выравнивание *cytb* было сокращено до 90 последовательностей. Неполные последовательности *S. tundrensis, S. antinorii* и *S. araneus* были исключены, а из оставшихся были случайным образом выбраны по 20 последовательностей для каждого из этих видов. Чтобы уменьшить число параметров в анализе, *cytb* был разделен на три позиции кодонов, ядерные гены на партиции не разделяли. Применяли независимые модели часов для отдельных генов в соответствии с анализами BEAST для ядерного конкатената и гена *cytb*. В качестве априорного распределения формы дерева использовали модель Yule, для всех остальных параметров использовались распределения, заданные по умолчанию. Длина цепи составила 500 миллионов. Сходимость была протестирована в Tracer 1.7; ESS превышал 100 для всех параметров с учетом burnin 10%.

2.4.3. Анализ согласованности и гибридизационные сети

Согласованное дерево (concordance tree) построено в программе BUCKy (Larget et al., 2010) на основании апостериорных распределений полученных

MrBayes при анализе индивидуальных генов. Учитывая, что алгоритм BUCKy чувствителен к отсутствующим данным, мы сконцентрировали анализ на отношениях между видами (*S. roboratus* выступал в качестве внешней группы, а *S. satunini* был разделен на линии T (Закавсказскую) и N (Северо Кавказскую), см. Главу 3.) и не принимали во внимание отношения между образцами в пределах видов. Для этого анализ проводили с топологическими ограничениями, сохраняющими монофилию видовых клад, а деревья в апостериорных распределениях были отредактированы так, что каждый из 10 оставшихся видов был представлен одной последовательностью. Используя программу *mbsum* из пакета BUCKy, мы объединили топологии апостериорных распределений, удалив первые 10% burnin. Факторы согласия оценивали в BUCKy с параметром α (Larget et al., 2010) равным 1.0, 1000, и 0.001. В каждом случае программу запускали дважды, длина цепи составила 10 млн шагов.

Чтобы оценить влияние возможных ретикуляций на реконструкцию филогении группы «araneus», мы использовали алгоритм SNAQ (Species Networks applying Quartets) реализованный в программе PhyloNetworks v.0.6.0 (Solís-Lemus & Ané, 2016), пакета программ Julia (Bezanson et al., 2014). Анализ производили на основании таблицы факторов согласия (CFs) для всех возможных квартетов, оцененные в BUCKy с параметром α = 1. Мы проделали 30 запусков программы с максимальным числом возможных ретикуляций (*hmax*) от 0 до 4. Учитывали лучший запуск для каждого *hmax*. Согласованное дерево, полученное в BUCKy использовали как начальное для анализа с *hmax* = 0.

2.4.4. Филогенетические реконструкции на основе SNP

ML деревья были построены в программе IQTREE (Nguyen et al., 2015) для всех четырех наборов данных. В анализе использовали модель нуклеотидных замен GTR+G+ASC для всех SNP. Модель коррекции выборочного смещения (ascertainment bias correction +ASC) (Lewis, 2001) применяется в том случае, если неизменчивые позиции не включаются в набор

данных и позволяет ввести соответствующую поправку в вычисление правдоподобия. Стабильность топологии оценивали с помощью алгоритма Ultrafast Bootstrap с 10,000 реплик. Максимальное разрешение достигается при использовании набора данных 75all (см. раздел 2.3.2).

Кроме того, на основании набора данных 75ul, с помощью метода svdq (Chifman & Kubatko, 2014), реализованного в программе PAUP, было реконструировано видовое дерево как на уровне отдельных экземпляров, так и на уровне видов.

2.4.5 Анализ ретикулярных процессов на основании данных о SNP

С помощью функции snptovcf (Olave & Meyer, 2020), реализованной в пакете R (R Core Team, 2021), на основе набора данных 75ul были подсчитаны факторы согласия для всех возможных квартетов, составленных из образцов. Набор факторов согласия был редуцирован таким образом, что для каждой четверки видов оставался один квартет, представленный максимальным числом локусов. Получившуюся матрицу использовали для построения филогенетических сетей в программе PhyloNetworks v.0.6.0. Параметр *hmax* (число потенциальных ретикуляций) изменялся от 1 до 4. В качестве начального дерева использовали ML филогению для набора данных 75all.

В связи с тем, что алгоритм PhyloNetworks не способен реконструировать сети высокой сложности, на втором этапе мы проверили, как влияет на результаты анализа исключение таксонов, участвовавших в ретикуляциях на первом этапе.

Также для выявления возможных событий гибридизации мы проводили ABBA|BABA тесты (Durand et al., 2011) с помощью функции CalcD в пакете EvobiR (Blackmon et al., 2013) для R. Для этого анализа мы оставляли в выборке по одному образцу каждого вида, с наибольшим количеством SNP. Этот тест проводится на основании дерева для 4 таксонов (ABCD), два из которых являются заведомо сестринскими по отношению друг к другу (A и B), а один является заведомо внешним (D). Проверяется гипотеза о том, что число общих продвинутых аллелей для пары A и C достоверно больше, чем для пары

B и C (или наоборот). Таким образом тестируется предположение о гибридизации таксона C с таксоном A или с таксоном B. Было проведено в общей сложности 117 тестов. Для некоторых возможных сочетаний видов, в частности некоторые тесты, в которых должны были участвовать *S. satunini* и *S. roboratus*, не проводили в связи с тем, что для этих образцов получено недостаточно SNP. Достоверность теста оценивали с помощью 1000 бутстреп реплик.

2.5. ФИЛОГЕОГРАФИЯ *S. ARANEUS*

2.5.1. Структура генетической изменчивости

Для митохондриальных данных генетические дистанции между выборками (Fst, Net-дистанции), показатели генетического разнообразия (нуклеотидное (π) и гаплотипическое (H) разнообразие оценивали для выборок с N≥5) в программе Arlequin 3.1 (Excoffier et al. 2005), только по гену cyt*b*.

Для данных SNP мы использовали генетические дистанции между образцами, оцененные как средние дистанции (Manhattan distance) по всем локусам в программе PAUP. Наблюдаемую гетерозиготность оценивали для каждого образца в программе vcftools (Danecek et al., 2011), затем вычисляли среднее для популяции. Ожидаемую гетерозиготность оценивали для отдельных популяций с помощью пакета *hierfstat* для R (Goudet et al., 2015). Дистанции Fst для SNP данных также вычисляли в программе *hierfstat*.

Интерполяцию параметров разнообразия (нуклеотидное и гаплотипическое разнообразие для cyt*b* и ожидаемая и наблюдаемая гетерозиготность для SNP) на пространстве географических координат проводили в программе QGIS 3.8.3 (QGIS Development Team, 2019) с использованием весов, обратно пропорциональным дистанциям (Inverse Distance Weighting, IDW) (Mitas & Mitasova, 1999), с размером ячеек 0.4x0.2, для пространства 300x300 и коэффициентом расстояния = 4.

Мы провели анализ Net-дистанций по гену *cytb* между крупными географическими выборками методом главных координат (Gower, 1966,

Mardia, 1978), используя команду cmdscale для R (пакет stats). Для этого анализа некоторые выборки были объединены по региональному признаку. Количество осей в данном анализе первоначально соответствовало количеству используемых выборок. Однако, поскольку 99,7% дисперсии описывалось первыми двумя осями, мы ограничились анализом в пространстве двух координат.

Структуру отношений между экземплярами по SNP исследовали с помощью:

1. Метода главных координат на основании матрицы Манхеттен дистанций, рассчитанных для набора данных *75all*, с использованием команды cmdscale в R.

2. Метода DAPC, реализованного в пакете *adegenet* для R (Jombart, 2008). В этом анализе мультилокусные генотипы трансформируются, с использованием метода главных компонент, в независимые переменные, которые в дальнейшем используются в качестве переменных при дискриминантном анализе.

3. Метода кластеризации в программе ADMIXTURE v1.3.0 (Alexander et al. 2009) на основе набора данных *75ul*. Использовался набор параметров по умолчанию, тестировались значения K (число кластеров) от одного до десяти. Оптимальную величину K определяли методом кросс-валидации.

4. Метода кластеризации в программе Structure v2.3.4 (Pritchard et al. 2000) на основе набора данных *75ul*. Использовалась модель admixture без использования априорной информации о принадлежности особей к популяциям, с оптимизацией параметра α, общего для всех популяций, фиксированным параметром λ (равным 1,0) и коррелированными частотами аллелей. Каждый запуск включал 110000 шагов (10% burn-in) MCMC. Для каждого значения K выполнялось по 3–5 независимых запусков. В связи с высокой вычислительной нагрузкой и слабой сходимостью при больших значениях K анализ был ограничен диапазоном K от 1 до 6. Оптимальное значение K определяли на основе значений lnP(D) в соответствии с подходом

Pritchard et al. (2003). Дополнительно, для определения наилучшего значения K в диапазоне 1–4, применялся метод Evanno et al. (2005), реализованный в пакете CLUMPAK (Kopelman et al. 2015).

Анализ молекулярной изменчивости (AMOVA) также был произведен в пакете Arlequin 3.1. для данных cyt*b* и SNP. Значимость статистик оценивалась на основании 1000 пермутаций. Для митохондриальной ДНК мы провели три варианта теста: 1) общую выборку разделили на группы популяций в соответствии с региональным делением (см. таблицу П1.1. в Приложении 1) 2) с двумя или тремя крупными группами, соответствующими основным подразделениям ареала вида (Центральная Сибирь, Юго-Восточная Европа и другие части Европы+Западная Сибирь); 3) отдельно для каждой из этих крупных групп. Для данных SNP анализ был произведен на основании матрицы 75ul, с разбиением на четыре группы: южная Европа, запад европейской России+Фенноскандия, Заволжье+Урал, Сибирь. Такое разбиение обусловлено структурой дерева (см. Глава 4).

Для исследования географической структуры изменчивости *cytb* мы использовали программу SAMOVA (Dupanloup et al., 2002). Анализ проводили при K (число групп) от 2 до 15, числе шагов 1000, числе начальных условий 1000, в качестве генетической дистанции использовали K2P-дистанцию. Из этого анализа были исключены выборки, включающие менее трех образцов и островные выборки Великобритании.

Зависимость между параметрами разнообразия и географическим положением выборки мы оценивали с помощью теста ранговой корреляции Спирмена (реализован в пакете R, R Core Team 2013).

Интерполяцию генетического ландшафта на основании последовательностей гена cyt*b* осуществляли в программе AIS (Miller, 2005). Этот метод позволяет создавать трехмерное графическое представление распределения генетических дистанций в географическом пространстве, что дает возможность визуализировать гетерогенность генетического разнообразия. В соответствии с рекомендациями разработчиков мы

использовали остаточные генетические дистанции, полученные от линейной регрессии всех попарных генетических дистанций на географические дистанции. Интерполяция проводилась методом IWD для решетки 50X50, с параметром взвешивания (*a*) =0.1. Чтобы привести пространство координат к Евклидову мы трансформировали координаты локалитетов с помощью метода главных координат.

Тест Мантела использовался для оценки корреляции между p-дистанцией по *cytb* и географической дистанцией между выборками (N≥5) в программе Arlequin 3.1. Для данных SNP оценивали корреляцию между показателем Fst для пар выборок и географической дистанцией в пакете *vegan* для R (Oksanen et al., 2013)

2.5.2. Демографический анализ

Параметры модели внезапной экспансии (SEM) – время экспансии (τ) и его доверительный интервал (Schneider and Excoffier 1999), тесты на соответствие распределения попарных дистанций SEM (SSD и индекс шероховатости (raggedness index)), статистики D Таджимы (Tajima's D, Tajima 1989) и Fs Фу (Fu's Fs, Fu 1997) рассчитывали в программе Arlequin 3.1 (Excoffier et al. 2005). Для того, чтобы протестировать значимость статистик мы генерировали 1000 случайных выборок.

Статистику Таджимы для данных SNP мы оценили с помощью пакета *hierfstat* для R. Для оценки достоверности статистики делали 100 реплик бутстрепа с помощью самостоятельно написанного скрипта.

Для описания общего характера демографической истории по митохондриальным данным мы использовали метод BSP (Bayesian Skyline Plot, Drummond et al., 2005), позволяющий оценить изменение эффективной численности популяции во времени. Анализ проводили с помощью программы BEAST 1.10.4 (Suchard et al., 2018) при длине цепи 10^8 шагов, числе групп 10. Использованные модели молекулярной эволюции приведены в таблице П.3.1. Приложения 3). Каждый анализ проводили не менее двух раз, сошедшимися считали цепи, в которых параметр ESS ≥ 200. Визуализацию

результатов анализа, построение BSP проводили в программе Tracer 1.7. Положение точки максимального роста численности популяции определяли в соответствии с методикой Hope et al. (2014).

Для реконструкции общего характера демографической истории по спектру частот SNP мы использовали программу Stairwayplot v2.1 (Liu & Fu, 2020). На основании матрицы 95all (были исключены 3 экземпляра с наименьшим числом SNP) были определены спектры частот SNP (количество SNP которое встречается с определенной частотой). Уникальные аллели (встречающиеся 1 раз и в гетерозиготе) при этом игнорировались. Общая длина последовательности предполагалась равной 4 млн п.о. Время генерации считалось равным 1 году. В качестве остальных параметров использовались величины по умолчанию.

Чтобы оценить вероятную область распространения предкового гаплотипа мтДНК *S. araneus* был использован метод парсимонии. Для этого матрица двумерных географических координат современных популяций анализировалась в программе TNT с использованием алгоритма, разработанного для пространственных меток (landmark) (Goloboff and Catalano 2018) на основе топологии филогенетического дерева гаплотипов. Этот алгоритм предполагает реконструкцию двумерных предковых состояний с использованием модификации парсимонии Санкова (Sankoff parsimony) (Catalano et al. 2010). Множество возможных состояний (географического положения узлов дерева) было определено путем дискретизации пространства с использованием решетки 12 x 12 и добавлением координат современных выборок. Оценивалось только географическое положение корня дерева. Чтобы скорректировать неточность, вызванную неопределенностью топологии митхондриального дерева, мы повторили анализ 100 раз, используя деревья из апостериорного распределения сгенерированного BEAST.

Тот же метод был использован для оценки географического происхождения (локализации корневого узла) филогенетического дерева *S. araneus* на основании данных SNP. В качестве опорной использовалась

топология ML-дерева, реконструированного по матрице 75all. Помимо корневого узла, наиболее парсимониальные реконструкции были получены также для предковых узлов основных хорошо поддержанных клад.

2.5.3. Филогенетические реконструкции

Для построения медианной сети (Bandelt et al., 1999) гаплотипов cyt*b* использовали программу Network 5.0 (Fluxus Technology Ltd. (2010) [1]), для упрощения топологии сети − метод упрощения звезд (star contraction), рекомендованный разработчиками программы (Fluxus Technology Ltd. (2010) [2]). Этот алгоритм позволяет идентифицировать кластеры, образующиеся в результате локальной экспансии, и включает узлы такого кластера в узел основателя, что значительно упрощает топологию сети. Для построения медианной сети использовались только полные последовательности длиной 1140 пар оснований (336 последовательностей).

Митохондриальное филогенетическое дерево реконструировали на основе конкатенированного выравнивания генов *cytb* и *ND2* методом ML IQ-TREE (Nguyen et al. 2015) и Байесовым методом в BEAST 1.10.4 (Suchard et al., 2018). В качестве внешней группы использовали образцы из северокавказской филогруппы *S. satunini*. Использованное в ML анализе разбиение на партиции и модели нуклеотидных замен приведены в таблице П3.1. в Приложении 3. Стабильность топологии оценивали с помощью алгоритма Ultrafast bootstrap (Hoang et al., 2018) с 10000 реплик. Дополнительный ML анализ, с использованием стандартной процедуры бутстреп (1000 реплик) был проведен в Treefinder (Jobb, 2011) с применением такого же разделения на партиции и моделей нуклеотидной эволюции, как и в анализе IQ-TREE.

При реконструкции ультраметрического дерева в BEAST на основе конкатенированного выравнивания генов *cytb* и *ND2* была использована модель строгих часов, т.к. гипотеза о наличии молекулярных часов для этих данных не была отвергнута (тест отношения правдоподобия, $p>0.05$, программа baseML пакета PAML, Yang, 2007). Для формы дерева использовалась модель skyline с 10 группами. Высоты узлов дерева были

откалиброваны с использованием оцененной ранее скорости замен для *cytb*: средняя скорость = 0.18 замен на сайт за млн. лет, SD = 0.02; в качестве априорного мы использовали гамма распределение с параметрами α = 15.86 и β = 0.0116. Методика оценки скорости эволюции разъяснена подробно в разделе 2.6. Для скорости эволюции гена *ND2* было введено малоинформативное априорное распределение, а для остальных параметров сохранили априорные распределения, заданные по умолчанию. Использованные нами модели нуклеотидной эволюции для шести партиций приведены в таблице П.3.1. Приложения 3. Длина цепи была равна 200 млн.

Для данных SNP NJ деревья построены на основании матрицы манхэттен дистанций в программе PAUP. Устойчивость топологии оценивали с использованием процедуры бутстреп (1000 реплик).

ML деревья по данным SNP были построены в программе IQtree для всех матриц, кроме 95ul. В анализе использовали модель нуклеотидных замен GTR+G+ASC для всех SNP (см. 2.4.4). Стабильность топологии оценивали с помощью алгоритма Ultrafast bootstrap (Hoang et al., 2018) с 10000 реплик.

Видовое дерево было восстановлено с помощью метода svdq (Chifman & Kubatko, 2014), реализованного в программе PAUP на основании набора данных 75ul. В качестве видов было использованы региональные выборки.

2.5.4. Сопоставление хромосомной изменчивости и молекулярной филогении.

Для проверки того, может ли наличие каких-либо двуплечих хромосом рассматриваться в качестве потенциальных синапоморфий, бинарные признаки, соответствующие наличию (1) или отсутствию (0) метацентрика, были закартированы на филогенетическое дерево, построенное по SNP-данным, с использованием критерия парсимонии. Анализ проводился в программе PAUP* с опцией ACCTRAN.

2.6. ОЦЕНКА ВРЕМЕН ДИВЕРГЕНЦИИ

2.6.1. Оценка времен дивергенции в группе «araneus».

Возраст узлов дивергенции в группе «*araneus*» оценивали независимо для ядерных и митохондриальных данных. Для ядерных данных (20 ядерных генов) анализ производили в StarBEAST, используя тот же набор параметров, как и для реконструкции видового дерева, но данные для cyt*b* были исключены. В этом анализе мы использовали три вторичных калибровочных точки, соответствующие оценкам времени разделения основных групп р. *Sorex*, полученным Банниковой с соавторами (2018) (Supplementary S4, точки B, G и H). Для каждой калибровочной точки априорная плотность распределения определялась лог-нормальным распределением со средним и стандартным отклонением равными величинам, оцененным Банниковой с соавторами (Bannikova et al. 2018).

Для оценки митохондриальных времен дивергенции также использовались калибровочные точки, полученные Банниковой с соавторами (Bannikova et al. 2018). Однако на уровне межгрупповой дивергенции (на котором находятся калибровочные точки) транзиции третьих позиций кодонов могут оказаться насыщенными. Вместе с тем, замен в 1-й и 2-й позициях кодонов и трансверсий в 3-х позициях недостаточно для достоверной оценки времени дивергенции внутри групп. Чтобы уменьшить ошибку датирования на основе мтДНК, мы применили двухэтапную процедуру, используя дополнительные митохондриальные данные, доступные в GenBank. В частности, мы использовали 17 полных митохондриальных геномов 13 палеарктических видов р. *Sorex* и оценили времена их дивергенции основываясь на последовательностях 12 белок-кодирующих генов. Чтобы избежать смещения оценки времени в связи с насыщением, мы использовали в анализе только трансверсии третьего положения, которые для этого были перекодированы в A и C. Анализ проводили в BEAST 1.10.4 со следующими параметрами: частоты нуклеотидов оценивались эмпирически, параметр κ для модели HKY был равен 0.5. В выборку вошли три вида группы «araneus»: *S.*

araneus, *S. daphaenodon*, and *S. tundrensis*, что позволило нам оценить время дивергенции между *S. araneus* и остальными двумя видами. На следующем этапе мы использовали эти апостериорные оценки в качестве априорных распределений для калибровки анализа, основанного на выравнивании гена *cytb* группы *S. araneus*. Параметры этого анализа были указаны ранее (раздел 2.4.1).

Чтобы оценить относительные времена дивергенции на основании данных SNP мы использовали основанный на методе наименьших квадратов алгоритм LSD2 (To et al., 2016), реализованный в программе IQtree2. Алгоритм предполагает построение дерева исходя из допущения, что молекулярные часы не соблюдаются, скорости в соседних ветвях не коррелируют и подчинены единому нормальному распределению. В данном анализе не использовалась калибровочная информация, поэтому на выходе мы получали относительные времена дивергенции. Чтобы перевести относительные времена в абсолютные мы сопоставляли их с абсолютными датировками, полученными при анализе 20 отдельных ядерных генов. Анализ проводили на основании лучшей топологии для матриц 95all, 95ul, 75 ul. Для набора данных 75all анализ не проводили так как дерево для этого набора имеет непропорционально низкую дистанцию между S. *roboratus* и группой «araneus».

2.6.2. Оценка времен дивергенции у S. araneus s. str.

Оценка возраста образования хромосомных рас с помощью молекулярных часов затруднена, во-первых, отсутствием ясной связи между хромосомной и молекулярно-генетической структурированностью, а во-вторых, отсутствием достаточного количества калибровочных данных, позволяющих оценить скорость молекулярной эволюции этого вида. Учитывая феномен замедления молекулярных часов со временем (Ho et al., 2005, Ho, 2007), корректная датировка относительно недавних событий должна производиться с помощью калибровочных точек, сопоставимых с ними по возрасту. Нам представляется возможным использование для

калибровки молекулярных часов послеледниковой экспансии некоторых бореальных и суббореальных видов рода *Sorex*, которую связывают с восстановлением лесной растительности на территории Евразии после окончания последнего оледенения.

Мы использовали для калибровки следующие события:

Экспансия S. antinorii в западных и северо-западных Альпах

Считается, что этот вид образовался аллопатрически в результате изоляции на Аппенинском полуострове во время оледенения позднего или среднего плейстоцена (Taberlet et al., 1998, Brünner et al., 2002[1,2], Hewitt, 1996). Колонизация долин западных Альп происходила, вероятно, на границе плейстоцена и голоцена 15000 – 18000 лет назад (Yannic et al., 2012). Несколько позже *S. antinorii* появилась в северо-западных Альпах – заселение этой территории могло происходить через перевалы Simplon и Grand St Bernard (Lugon-Moulin, & Hausser, 2002, Yannic et al., 2008, Yannic et al., 2012), минимальное время освобождения которых ото льда – 12850 лет назад (Schlüchter, 1988, Burga, 1988). Это время мы принимаем за жесткую верхнюю границу экспансии северо-западной популяции *S. antinorii*.

Экспансия отдельных популяций S. minutus.

На ареале малой бурозубки выделяют несколько филогрупп, соответствующих рефугиумам, на территории которых этот вид переживал последнее оледенение (McDevitt, 2010). Северо-центральная филогруппа расселялась из гипотетического северного рефугиума в послеледниковье после окончания Позднего Дриаса, то есть не раньше 11,5 т.л.н. (Vega et al., 2010), в это же время происходила, вероятно, экспансия центральной клады в материковой Англии (Searle et al., 2009). Верхняя граница этого события около 8 т.л.н. – время исчезновения сухопутного моста в районе Па де Кале. Примерно в это же время могли быть заселены внутренние Гебриды. Ирландия заселена особями пиренейской филогруппы, вероятно, одновременно с заселением этой территории человеком – около 6 т.л.н. (McDevitt et al., 2009, Mascheretti et al., 2003).

Экспансия сибирской группы S. minutissimus и ее производной – S. yukonicus на Аляске.

Экспансия *S. yukonicus* на Аляске происходила в позднем плейстоцене – голоцене как результат расселения восточной группы *S. minutissimus* (Hope et al., 2010). Нижняя граница этого события 12.9 т.л.н. – время, когда в центральной части Берингии стала появляться высококустарниковая тундра и лиственные леса (Lozhkin et al., 2011). За верхнюю границу появления на Аляске *S. yukonicus* можно принять затопление Берингийского моста, которое произошло не позже 11 т.л.н. Экспансия Сибирской группы *S. minutissimus* произошла не раньше окончания сартанского оледенения – 15 т.л.н. и не позже экспансии *S. yukonicus* – 12,9 т.л.н.

Экспансия материковых популяции S. caecutiens и S. isodon.

Согласно нашей гипотезе, колонизация современного ареала этими видами происходила после последнего оледенения и была связана с расширением таежной зоны в Сибири (McDonald et al., 2000, Velichko et al., 1997). Экспансия континентальной группы средней бурозубки произошла не ранее, чем в бореальный период – 10-9 т.л.н., а более теплолюбивой равнозубой бурозубкой позднее, не ранее 8 т.л.н.

Экспансия Sorex asper.

Судя по тому, как изменялись (уменьшался во время LGM и увеличивался в послеледниковое время) ареалы совместно распространенных с тяньшанской бурозубкой видов (Zhang & Zhang, 2012, Böhner & Lehmkuhl, 2005), можно предполагать, что увеличение численности тяньшанской бурозубки происходило в раннем голоцене.

За оценку скорости молекулярной эволюции р. *Sorex* на популяционных временах мы принимали медиану оценок для шести видов. В тех случаях, когда было получено несколько видовых оценок (*S. minutus*, *S. antinorii*, *S. minutissimus*/*yukonikus*), итоговую скорость также вычисляли как их медиану.

Для оценки ошибки скорости мы использовали процедуру, сочетавшую параметрический и непараметрический бутстрэп. Чтобы учесть ошибку

параметра τ, мы моделировали его как логнормально распределенную случайную величину со средним и дисперсией, рассчитанными в программе Arlequin 3.1 для каждого вида. На основании этих распределений с помощью непараметрического бутстрэпа мы формировали псевдореплики для расчета ошибки оценки скорости для рода в целом.

Ошибки оценок времен отдельных событий в истории *S. araneus* мы рассчитывали с учетом ошибок скорости и τ с помощью дельта-метода (Oehlert, 1992).

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ. ГРУППА «ARANEUS».

3.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ *CYTB*

Филогенетическое дерево, реконструированное на основании выравнивания гена *cytb* (Рис. 3.1.) в целом согласуется с более ранними реконструкциями (Taberlet et al., 1994; Fumagalli et al., 1996; 1999; Yannic et al., 2008; 2010; Mackiewicz et al., 2017). Исключение составила *S. granarius*, представленная двумя неродственными филогруппами, одна из которых (I) оказалась близка к хромосомной расе Carlit *S. araneus*, тогда как вторая (II) находилась либо в трихотомии с *S. coronatus* и кладой *S. araneus* + *antinorii* (ML анализ), либо оказывалась сестринской группой к *S. coronatus* (Байесов анализ).

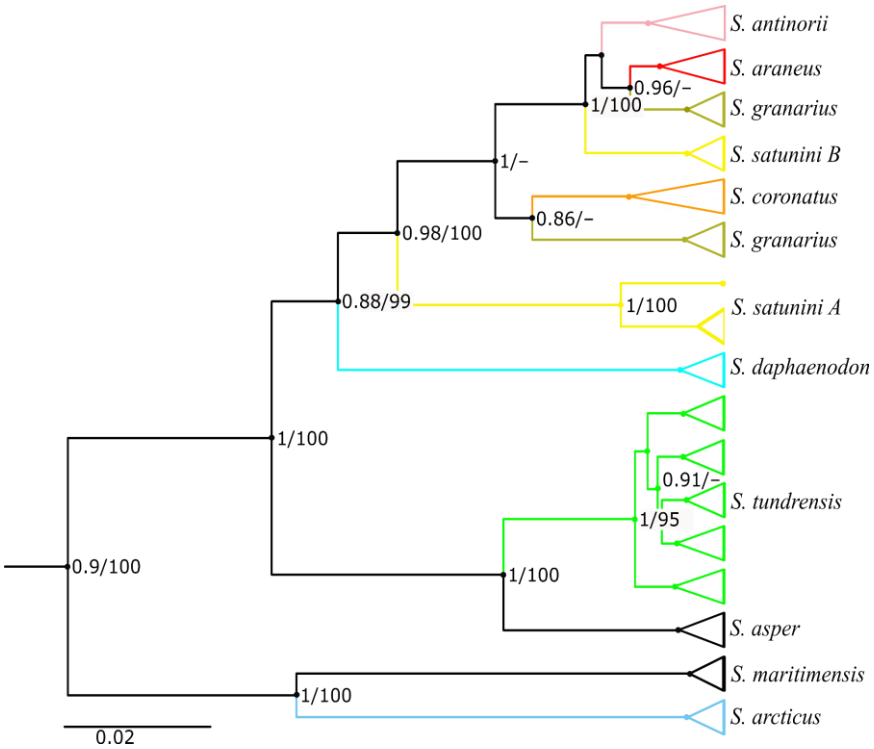


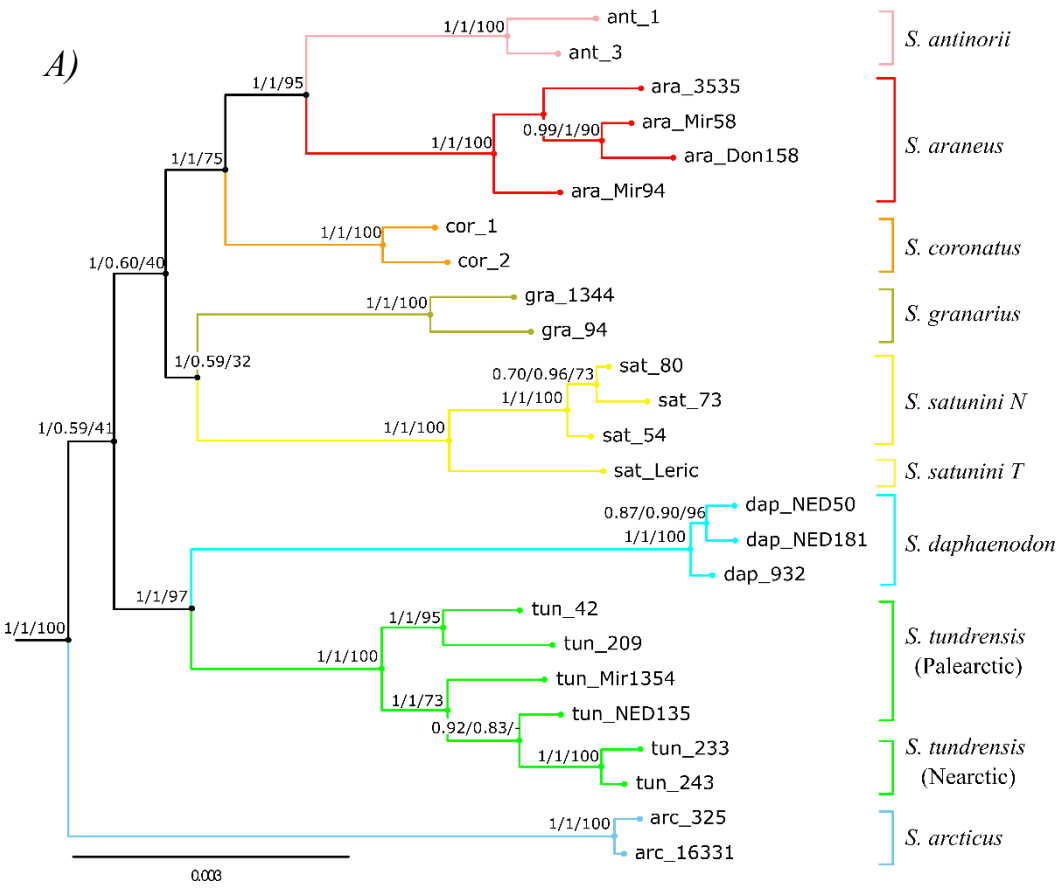
Рис. 3.1. Байесовское ультраметрическое дерево, построенное на основе гаплотипов гена cyt b. Треугольниками обозначены хорошо поддержанные группы. Числа над ветвями показывают уровень поддержки клад (BPP (апостериорная вероятность Байеса) по данным BEAST / процент быстрой бутстреп-поддержки (fast bootstrap) в IQTREE).»

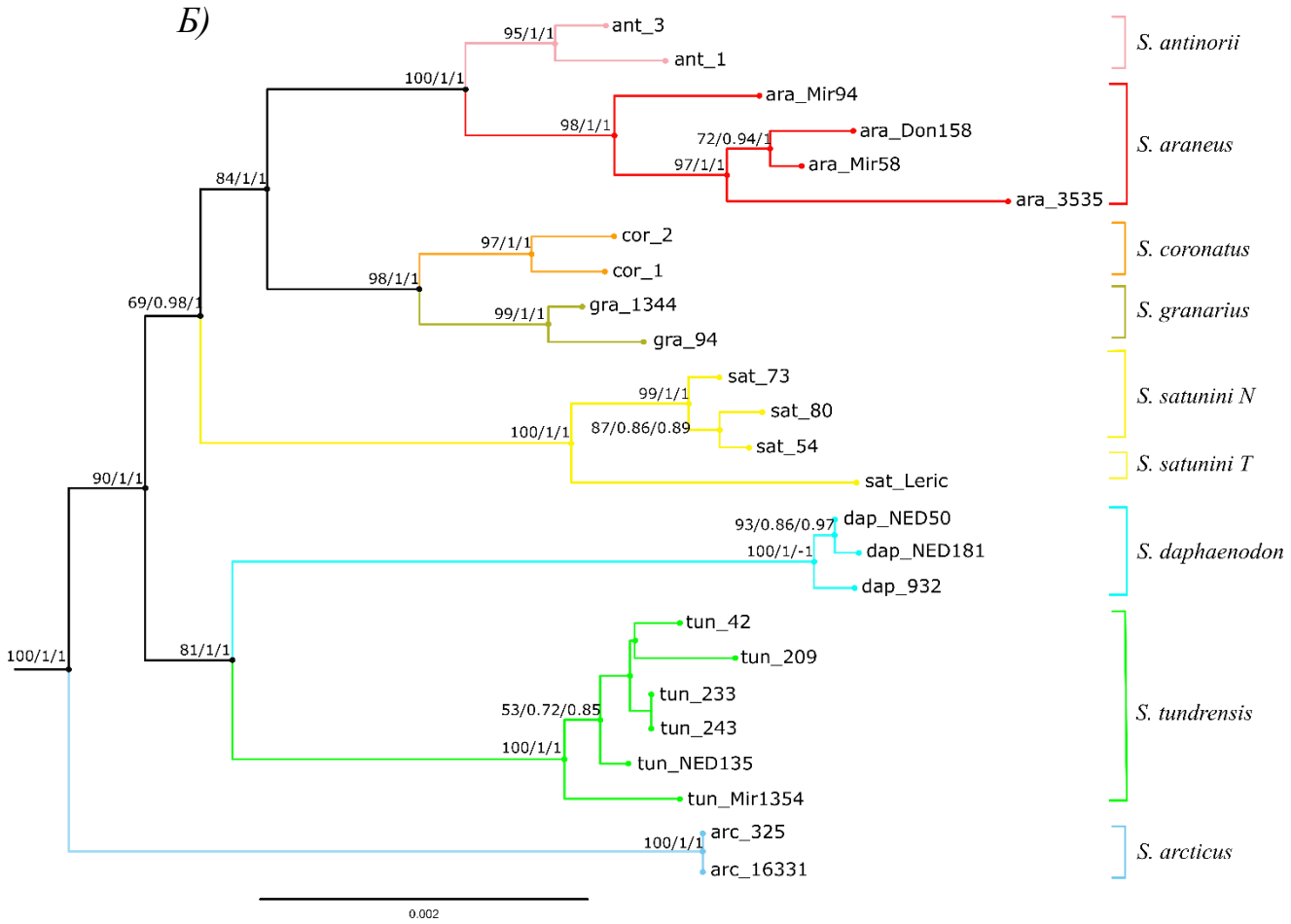
3.2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ, ОСНОВАННЫЕ НА ОТДЕЛЬНЫХ ЯДЕРНЫХ ГЕНАХ.

В филогенетической реконструкции методом ML на основании выравнивания 20 ядерных генов (Рис. 3.2.А.), все видовые клады имели абсолютные поддержки. Кроме этого, на дереве присутствовало лишь несколько поддержанных клад: группа «araneus» в целом, ассоциация *S. tundrensis* + *S. daphaenodon* и ассоциация *S. antinorii* + *S. araneus*. *S. coronatus* с умеренной поддержкой оказалась сестринской по отношению к кладе *S. araneus* + *S. antinorii*. *S. arcticus* занимала базальное положение в группе, а *S. satunini* оказалась сестринской к *S. granarius*, однако в обоих случаях отсутствовала поддержка. Дерево, реконструированное в BEAST имело такую же топологию и поддержку в большинстве узлов.

Дерево, полученное методом ML на основании выравнивания экзонов (Рис. 3.2. Б), отличалось от описанного выше только положением *S. granarius*, которая занимала сестринское положение к *S. coronatus.* Исключение интронов привело к увеличению поддержек в большинстве надвидовых клад. Эта же топология была получена в обоих Байесовых анализах, апостериорные вероятности всех клад превышали 0,95.

В анализе ML на основании выравнивания интронов (Рис. 3.2. В) большинство узлов имели низкую поддержку. Объединение *S. tundrensis* + *S. daphaenodon* оказалось единственной кладой, общей с деревом по полному выравниванию. *S. araneus* заняла сестринское положение к *S. coronatus, S. antinorii* расположилась на отдельной базальной ветви, в то время как *S. arcticus* и *S. satunini* сформировали кладу, объединившуюся с *S. granarius.* Топология дерева, полученного в MrBayes, идентична дереву ML. Дерево, полученное в BEAST отличалось положением *S. antinorii,* оказавшимся сестринским к объединению *S. araneus* + *S. coronatus.* Поддержки в Байесовых реконструкциях значительно выше таковых для анализа ML.


А)
ant_1
ant_3
ara_3535
ara_Mir58
ara_Don158
ara_Mir94
cor_1
cor_2
gra_1344
gra_94
sat_80
sat_73
sat_54
sat_Leric
dap_NED50
dap_NED181
dap_932
tun_42
tun_209
tun_Mir1354
tun_NED135
tun_233
tun_243
arc_325
arc_16331
1/1/100
1/1/95
1/1/75
1/0.60/40
1/1/100
0.99/1/90
1/1/100
1/1/100
1/1/100
1/0.59/32
0.70/0.96/73
1/1/100
1/0.59/41
1/1/100
0.87/0.90/96
1/1/100
1/1/97
1/1/100
1/1/95
1/1/100
1/1/73
0.92/0.83/-
1/1/100
1/1/100
0.003
S. antinorii
S. araneus
S. coronatus
S. granarius
S. satunini N
S. satunini T
S. daphaenodon
S. tundrensis
(Palearctic)
S. tundrensis
(Nearctic)
S. arcticus


Б)
ant_3
ant_1
ara_Mir94
ara_Don158
ara_Mir58
ara_3535
cor_2
cor_1
gra_1344
gra_94
sat_73
sat_80
sat_54
sat_Leric
dap_NED50
dap_NED181
dap_932
tun_42
tun_209
tun_233
tun_243
tun_NED135
tun_Mir1354
arc_325
arc_16331
95/1/1
100/1/1
98/1/1
72/0.94/1
97/1/1
84/1/1
97/1/1
98/1/1
99/1/1
69/0.98/1
99/1/1
87/0.86/0.89
100/1/1
90/1/1
93/0.86/0.97
100/1/-1
100/1/1
81/1/1
53/0.72/0.85
100/1/1
100/1/1
0.002
S. antinorii
S. araneus
S. coronatus
S. granarius
S. satunini N
S. satunini T
S. daphaenodon
S. tundrensis
S. arcticus

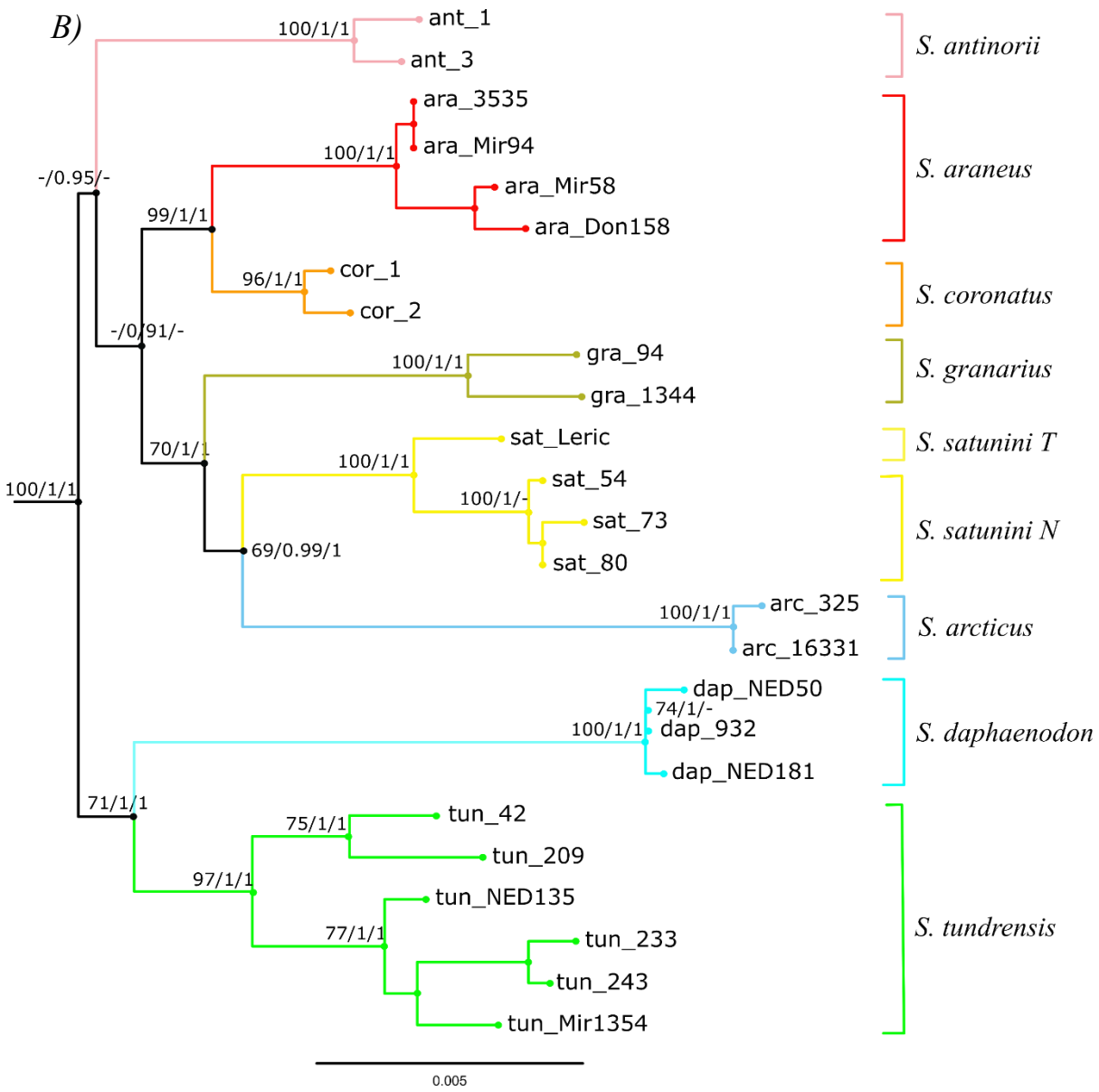


Рис. 3.2. Дерево ML, реконструированное в программе IQTREE на основе конкатенированных последовательностей 20 ядерных генов (A), конкатенации экзонов (B) и конкатенации интронов (C). Числа над ветвями соответствуют значениям поддержки клад: BPP по результатам конкатенированного анализа в BEAST / BPP по данным MrBayes / fast bootstrap в IQTREE. Значения поддержки внутривидовых клад для B и C не показаны.

3.3. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ, ОСНОВАННЫЕ НА ДАННЫХ SNP

Филогенетические реконструкции методом ML для четырех матриц данных SNP приведены на рис (Рис. 3.3.). В трех из четырех случаев топология

дерева соответствовала таковой ML дерева, восстановленной по экзонам. В четвертом случае (95ul) *S. tundrensis* не объединился с *S. daphaenodon*, а располагался (с низкой поддержкой) в качестве сестринской группы к кладе, объединяющей все виды группы, кроме *S. daphaenodon* и *S. arcticus*. Показатели поддержки зависели от набора данных и максимальны для матрицы 75all и, за редким исключением, оказались абсолютными во всех узлах, даже внутри видов. Для матрицы 95all поддержки были также высоки, за исключением базального положения *S. arcticus*, где она составила 90.

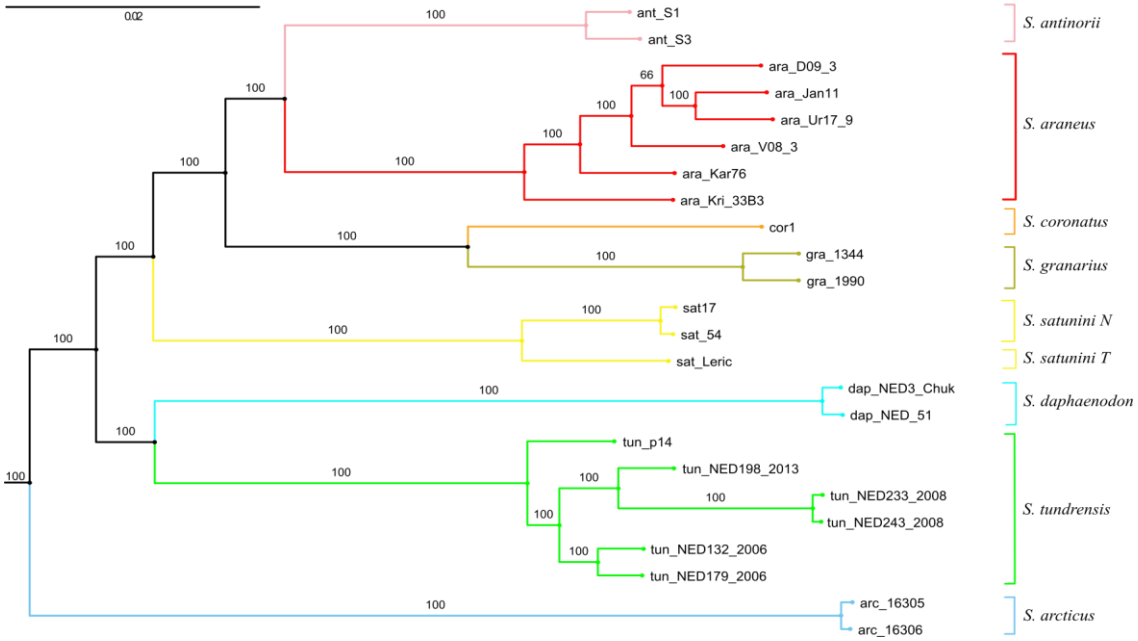


Рис. 3.3. ML реконструкция филогении группы araneus, на основании данных SNP. В узлах указаны проценты fast bootstrap в IQTREE для матрицы 75all.

3.4. СРАВНЕНИЕ ЯДЕРНЫХ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ФИЛОГЕНИЙ

(1) На митохондриальном дереве виду *S. satunini* соответствуют две неродственные митохондриальные ветви: южная (A) и северная (B), этот же результат был показан ранее Банниковой и Лебедевым (2010). Гаплотипы северной митохондриальной линии оказываются в неразрешенных политомических отношениях с *S. antinorii* и *S. araneus*, тогда как гаплотипы южной занимают сестринское положение по отношению к кладе *S. araneus* + *S. coronatus* + *S. granarius* + *S. antinorii*. В пределах южной линии также

обнаруживается две клады (p-distance = 2.5%), одна из которых (T) представлена единственным гаплотипом из ЮВ Закавказья. Вторая клада (N) включает гаплотипы с северного Кавказа. Это положение *S. satunini* согласуется с топологией ядерного дерева.

(2) На дереве по *cytb S. daphaenodon* занимает сестринское положение не по отношению к *S. tundrensis* (как на ядерных), а ко всем видам группы, кроме *S. arcticus* (вместе с *S. maritimensis*) и *S. tundrensis* с умеренной или высокой поддержкой. Однако на дереве по 12 белок кодирующим митохондриальным генам *S. tundrensis* объединяется *S. daphaenodon* с относительно высокой поддержкой (Приложение 8).

(3) Клада *S. arcticus* + *S. maritimensis* оказывается хорошо поддержанной и ответвляется на митохондриальном древе первой. Кроме того, уровень дивергенции между *S. arcticus* / *S. maritimensis* и остальными видами группы значительно выше, чем уровень дивергенции между последними.

3.5. ЧИСЛО СИНАПОМОРФИЙ В ЯДЕРНЫХ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ВЫРАВНИВАНИЯХ

И для 20 ядерных генов, и для митохондриальных данных сумма длин внутренних ветвей дерева группы «araneus» равна 44 заменам. Доля пропущенных данных в обоих выравниваниях примерно одинакова (12% и 14%, соответственно), но индекс согласованности был выше для ядерных данных (0.82 по сравнению 0.55 для митохондриальных). Исходя из этого, можно ожидать, что ядерные данные должны быть, по крайней мере, столь же информативными, как данные *cytb*. Тем не менее, мы наблюдаем дефицит разрешения ядерного дерева, проявляющийся в относительно низкой поддержке шести вышеупомянутых узлов в анализе ML.

3.6. ВИДОВОЕ ДЕРЕВО И СОГЛАСОВАННОЕ ДЕРЕВО

Видовые деревья, реконструированные в ASTRAL и StarBEAST на основании последовательностей 20 ядерных генов и *cytb*, представлены на Рис. 3.4.

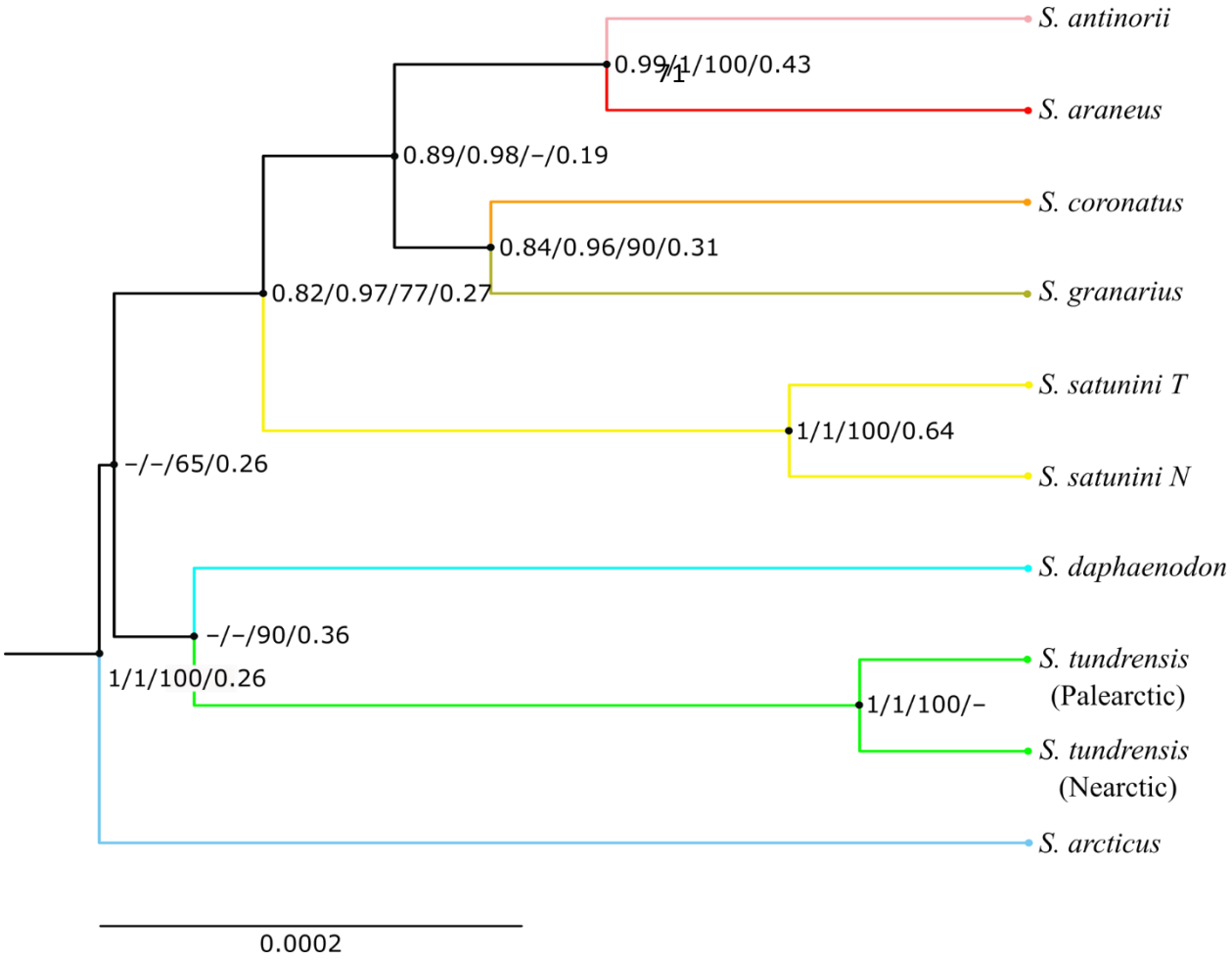


Рис. 3.4. Видовое дерево, реконструированное в программе StarBEAST на основе ядерных и митохондриальных данных. Числа над ветвями соответствуют значениям поддержки клад (BPP по результатам анализа StarBEAST на ядерных данных / BPP по результатам анализа StarBEAST на ядерных и митохондриальных данных / процент бутстреп-поддержки в ASTRAL / фактор согласованности в BUCKy).

В анализе ASTRAL все видовые клады получили 100% (или близкую к ней) поддержку. Объединения *S. araneus* + *S. antinorii*, *S. granarius* + *S. coronatus* и *S. daphaenodon* + *S. tundrensis* имели высокие поддержки – около 85%. *S. arcticus* занимает базальное положение с небольшой поддержкой. Линии *S. satunini*, *S. coronatus* + *S. granarius* и *S. antinorii* + *S. araneus* находятся в отношениях неразрешенной политомии.

На видовом дереве, реконструированном в StarBEAST, хорошо поддержанная ассоциация *S. coronatus* и *S. granarius* оказывается в сестринском положении по отношению к кладе *S. araneus* + *S. antinorii*, а *S. satunini*, в свою очередь, занимает сестринское положение по отношению к

этим четырем видам. Этот паттерн идентичен полученному для конкатената экзонов. Таким образом, поддерживается европейская клада, включающая 3 распространенных в западной Европе вида (*S. coronatus, S. granarius, S. antinorii)* и широкоареальный *S. araneus.* Ассоциация этой клады с *S. satunini* (западная клада) также имеет высокую поддержку. Базальные узлы видового дерева, включая кладу *S. daphaenodon* + *S. tundrensis*, поддержаны слабо. Исключение гена *cytb* из этого анализа приводит к уменьшению величин апостериорных вероятностей во всех узлах.

Топология согласованного дерева, восстановленная в BUCKy для матриц SNP (Рис. 3.5.) идентична топологии видового дерева, основанного на объединенных митохондриальных данных и 20 ядерных локусах. Результаты анализа оказались нечувствительны к выбору параметра альфа (характеризующего априорное распределение вероятностей различных топологий генных деревьев).

Топология видового дерева, построенного с помощью алгоритма svdq на основании SNP согласуется с таковой, построенной по совокупности выравниваний гена *cytb* и 20 ядерных генов. Поддержки для всех надвидовых узлов близки к 100% за исключением клады *S. daphaenodon*+*S. tundrensis*. (Рис. 3.5.)

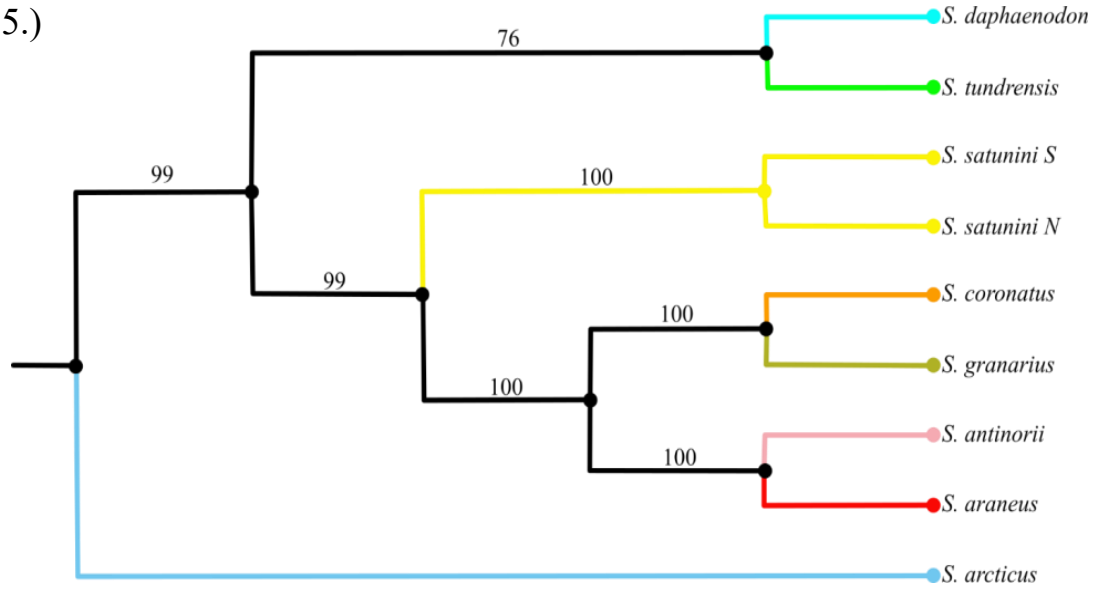


Рис. 3.5. Согласованное дерево реконструированное в BUCKy на основании матрицы SNP (75all). Над ветвями указаны бутстреп-поддержки узлов.

3.7. ВИДОВЫЕ СЕТИ. ГИБРИДИЗАЦИЯ

Видовые сети реконструированные в SNAQ по 20 ядерным локусам и *cytb* приведены на Рис 3.6.

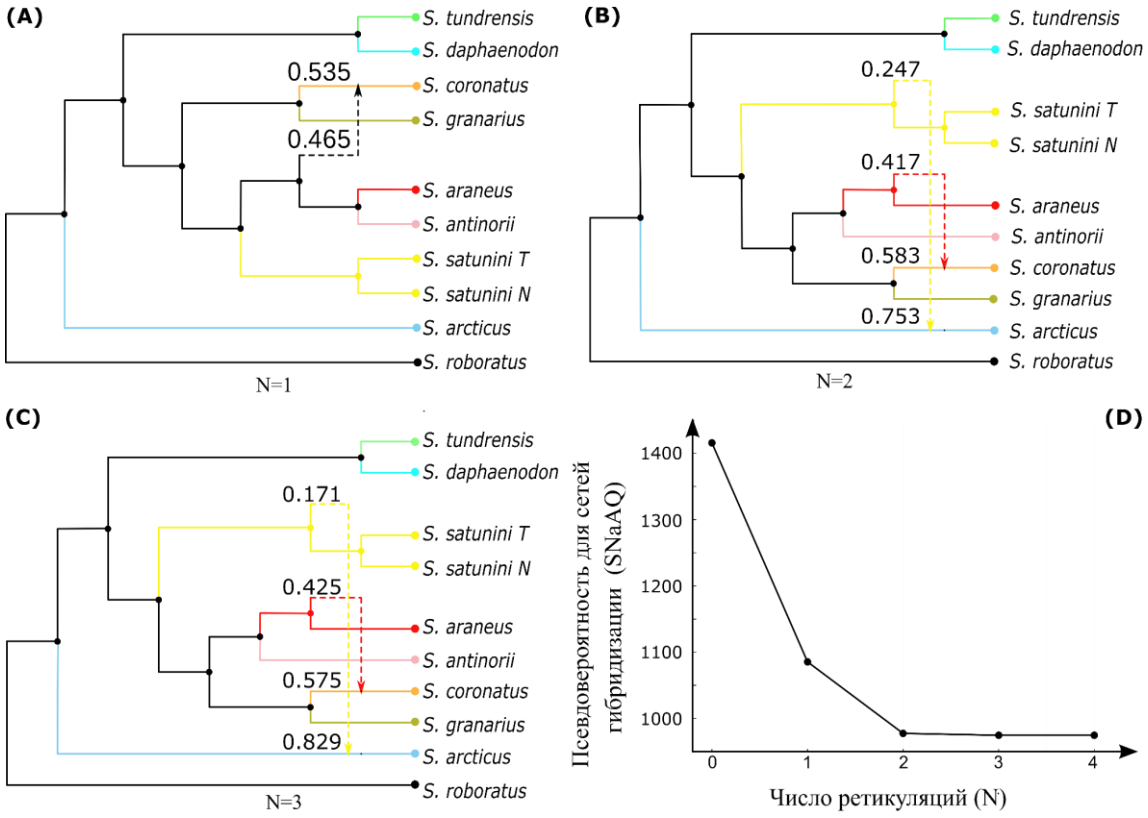
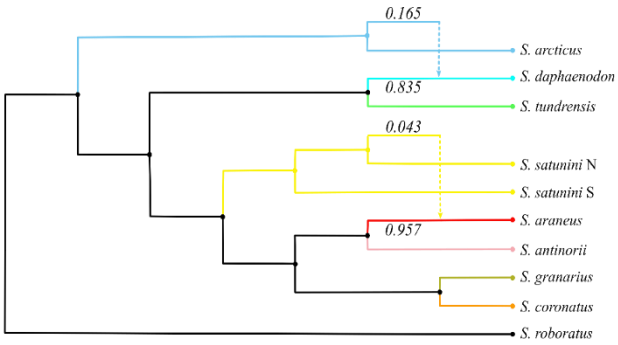


Рис. 3.6. Видовые сети, реконструированные с использованием алгоритма SNAQ. Максимальное число допустимых ретикуляций равно 1 (A), 2 (B) и 3 (C). Стрелки указывают направление интрогрессии, числа на ветвях соответствуют значениям γ (доля генома, унаследованная от родительских линий). На рис. 3D показана зависимость значений псевдовероятности от максимального числа допустимых ретикулляций.

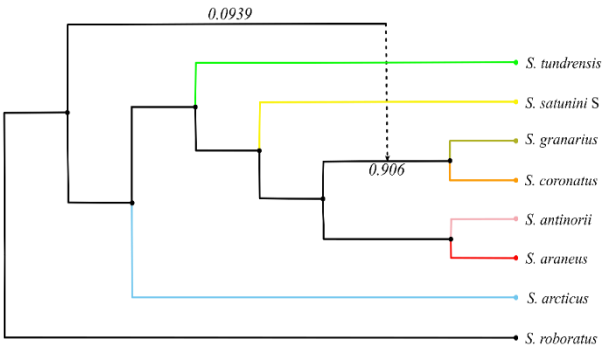
График величин псевдо-правдоподобия (pseudo-loglikelihood) демонстрирует, что качество модели перестает увеличиваться при числе потенциальных ретикуляций (*hmax*) больше 2 (Рис. 3.6 D). Более того, только две ретикуляции обнаруживаются, даже когда параметр *hmax* равен 3 или 4. Во всех вариантах анализа *S. coronatus* имел гибридное происхождение с приблизительно равным вкладом родственных *S. granarius* и *S. araneus* линий. Если допускалось второе событие гибридизации, то это была

гибридизация между *S. satunini* и линией *S. arcticus*, причем последняя получила 24,7-17,1% генома от первой (Рис. 3.6.).

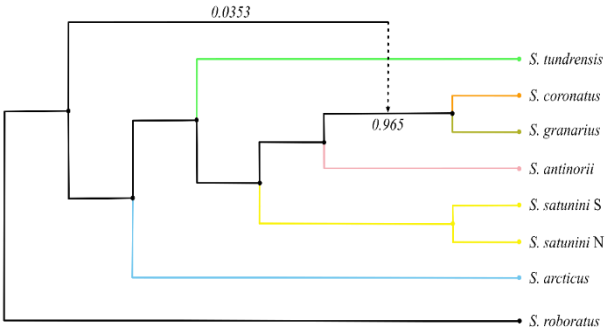
Видовые сети, построенные на основании матрицы SNP существенно отличаются (Рис. 3.7.). При значении параметра *hmax* от 2 до 4 реконструировалось две ретикуляции. Одна состояла в интрогрессии 16,5% генома от предка *S. arcticus* к предку *S. daphaenodon*, а вторая в заимствовании 4,5% генома предком *S. araneus* от предка *S. satunini* (N).



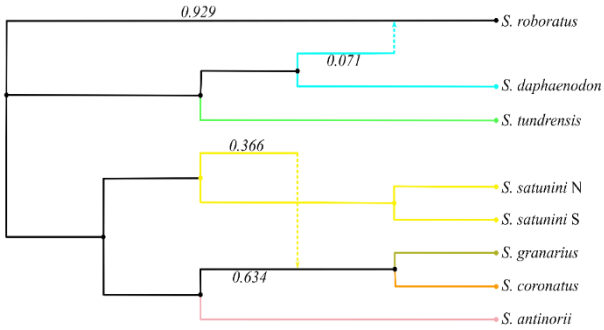
Все виды



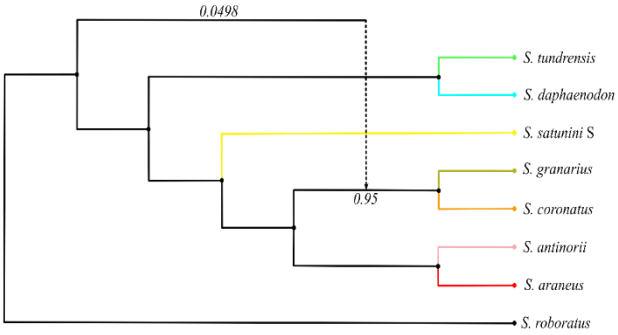
Исключены S. daphaenodon и S. satunini N



Исключены S. daphaenodon и S. araneus



Исключены S. arcticus и S. araneus



Исключены S. daphaenodon и S. arcticus.

Рис. 3.7. Видовые сети, основанные на данных SNP, реконструированные с использованием алгоритма SNAQ, реализованного в программе PhyloNetworks для разных наборов таксонов. Стрелки указывают направление интрогрессии, числа на ветвях соответствуют значениям γ (доля генома, унаследованная от родительских линий).

На втором этапе мы исключали из анализа по одному таксону из каждой пары, участвовавшей в двух ретикуляциях, выявленных на первом этапе. Из четырех вариантов полученных сочетаний, три продемонстрировали единственную дополнительную ретикуляцию – заимствование общим предком *S. granarius* и *S. coronatus* 3,5-9,5 % генома от линии, сестринской ко всем современным видам группы «araneus». В четвертом случае (исключены *S. arcticus* и *S. araneus*) анализ не поддается интерпретации из-за невозможности укоренить сеть через внешнюю группу, так как предполагается перенос генов от предка *S. daphaenodon* к предку *S. roboratus*. В последнем случае, присутствует дополнительная ретикуляция – перенос 36,5% генов от общего предка *S. satunini* к общему предку *S. granarius* + *S. coronatus*.

При интерпретации ABBA|BABA тестов следует учитывать, что *S. roboratus, S. satunini N, S. satunini S* имели значительно меньшее количество SNP по сравнению с остальными видами, поэтому число квартетов с их участием оказалось существенно меньше и мощность тестов также уменьшилась. Количество и ABBA и BABA паттернов было меньше 50 в большинстве тестов с участием этих видов, поэтому к результатам таких тестов нужно относиться с осторожностью. Всего было проведено 117 тестов (Приложение 6). Высоко достоверным оказалось преобладание ABBA паттерна над BABA в тех случаях, когда вид A представлен *S. daphaenodon*, вид B – *S. tundrensis*, вид D – *S. arcticus*, а вид C одним из четырех видов европейской клады. Этот результат можно было бы интерпретировать как свидетельство гибридизации предка европейской клады с предком *S. tundrensis*. Однако, к такому же результату могла бы привести гибридизация между *S. daphaenodon* и *S. arcticus*. В этом случае новые замены, заимствованные при гибридизации между этими двумя видами, будут трактоваться как предковое состояние. Действительно, если в аналогичных тестах в качестве внешней группы (D) используется *S. roboratus*, то D-статистика не отличается значимо от 0. Если же, в качестве таксона C

выступает *S. arcticus*, а в качестве внешней группы используется *S. roboratus*, то тесты, в которых в качестве таксона B используется *S. daphaenodon* оказываются достоверными (преобладают ABBA паттерны) в 4 случаях (таксон A: *S. araneus*, *S. antinorii*, *S.coronatus*, *S. granarius*) из 5. Это подтверждает гипотезу о наличии ретикулярных событий между линиями *S. arcticus* и *S. daphaenodon*.

Кроме того, достоверными являются тесты (преобладают BABA паттерны), в которых в качестве внешней группы выступает *S. arcticus*, в качестве таксона C — *S. satunini* S, а в качестве таксонов A и B — *S. araneus* и один из видов европейской клады. Это может свидетельствовать о гибридизации *S. satunini* с *S. araneus*.

Несмотря на то, что анализы с участием *S. satunini* S и *S. satunini* N крайне ненадежны из-за маленького числа SNP, следует отметить, что в тестах, в которых в качестве таксона C участвует *S. araneus*, а в качестве таксонов A и B *S. satunini* N и *S. satunini* S, соответственно, преобладание BABA паттернов над ABBA было достоверно ($p<0,05$) в 2 случаях (таксон D: *S. daphaenodon* или *S. tundrensis*) из 3. Это можно интерпретировать в пользу гипотезы о гибридизации между *S. satunini* N и *S. araneus*.

Кроме того, достоверными ($p<0.01$) оказываются несколько тестов, в которых в качестве внешней группы используется *S. arcticus*, в качестве таксона C *S. daphaenodon* или *S. tundrensis*, а в качестве таксона A и B разные представители западной клады. Этот результат требует дальнейшей проверки

3.8. МОЛЕКУЛЯРНОЕ ДАТИРОВАНИЕ

Времена дивергенции, оцененные с помощью алгоритма StarBEAST на основании ядерных данных (20 локусов) приведены на Рис. 3.8. и в Таблице 3.1. Возраст большинства узлов был отнесен к раннему плейстоцену, самое раннее ветвление (обособление *S. arcticus* и *S. tundrensis* + *S. daphaenodon*) датируется 1.25—1.39 млн. лет назад. *S. coronatus* и *S. granarius* разделились на границе раннего и среднего плейстоцена (~770 тыс. лет назад).

Единственный узел, датированный средним плейстоценом – разделение *S. araneus* и *S. antinorii* (~650 тыс. лет назад).

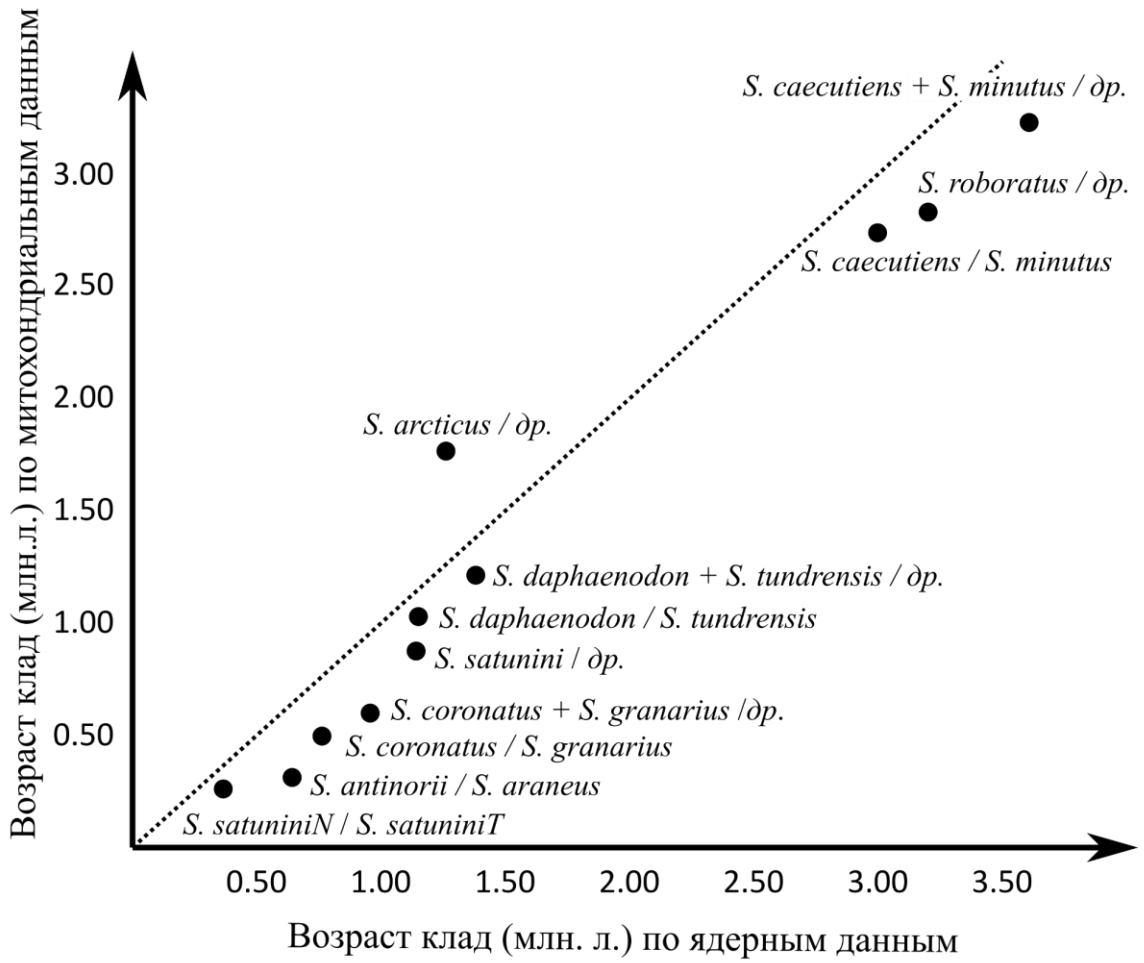


Рис. 3.8. Возраст узлов, оцененный по ядерным и митохондриальным данным, представлен в виде средних значений с 95% HPD-интервалами, рассчитанными в программах StarBEAST и BEAST соответственно. Пунктирная линия соответствует линейной регрессии y = x.

Время разделения *S. araneus* и *S. tundrensis*, оцененное из трансверсий третьих положений кодонов 12 митохондриальных генов (1.21 млн. лет назад) оказалось несколько меньше, чем оценка, основанная на анализе ядерных генов (1.39 млн. лет назад). Однако, возраст остальных узлов (за исключением отделения *S. arcticus*), оцененных на основании выравнивания *cytb* оказался

заметно меньше полученный по ядерным данным. Оцененное на основании митохондриальной ДНК время дивергенции *S. arcticus* (1.76 млн. лет назад), напротив, оказалось заметно больше, чем оцененное на основании ядерных данных (1.27 млн. лет назад).

Таблица 3.1. Оценки времен дивергенции (млн. лет) видов группы «araneus» по ядерным и митохондриальным данным

Узел	**По ядерным данным, среднее значение (95% HPD)**	**По митохондриальным данным, среднее значение (95% HPD)**
S. arcticus / другие	1.27 (0.99–1.55)	1.76 (1.08–2.48)
S. daphaenodon + *S. tundrensis* / др.	1.39 (1.09–1.72)	1.21 (0.82–1.68)
S. daphaenodon / *S. tundrensis*	1.15 (0.83–1.47)	1.02 (0.64–1.43)
S. satunini / другие	1.15 (0.87–1.46)	0.87 (0.54–1.24)
S. satuniniN / *S. satuniniT*	0.37 (0.21–0.55)	0.26 (0.14–0.40)
S. coronatus + *S. granarius* / др.	0.96 (0.71–1.22)	0.59 (0.36–0.86)
S. coronatus / *S. granarius*	0.77 (0.52–1.01)	0.49 (0.28–0.73)
S. antinorii / *S. araneus*	0.65 (0.41–0.88)	0.31 (0.17–0.44)
S. roboratus / другие	3.21 (2.70–3.73)	2.83 (1.71–4.01)
S. caecutiens / *S. minutus*	3.00 (2.49–3.51)	2.74 (1.71–3.97)
S. caecutiens + *S. minutus* / др.	3.61 (3.07–4.17)	3.23 (2.01–4.63)

Времена, полученные с помощью регрессии относительных времен, оцененных на основании трех матриц SNP на абсолютные времена, оцененные на основании 20 ядерных локусов приведены в таблице 3.2.

Таблица 3.2. Оценки времен дивергенции (млн. лет) видов группы «araneus» по данным SNP.

Узел	**Для матрицы 75ul**	**Для матрицы 95all**	**Для матрицы 95ul**
S. arcticus/др.	1,51	1,60	1,57
S. daphaenodon + *S. tundrensis* / др.	1,33	1,43	1,36
S. daphaenodon / *S. tundrensis*	1,18	1,25	1,24
S. satunini / др.	1,15	1,24	1,16
S. satuniniN / *S. satuniniT*	0,38	0,21	0,30
S. coronatus + *S. granarius* / др.	0,95	1,00	0,98
S. coronatus / *S. granarius*	0,52	0,47	0,48
S. antinorii / *S. araneus*	0,78	0,78	0,78
S. roboratus / др.	3,12	2,95	3,04
*S. tundrensis*_basal	0,24	0,04	0,09
*S. araneus*_basal	0,26	0,10	0,07

Графики регрессии иллюстрируют линейный характер зависимости между этими двумя наборами данных (Рис 3.9.).

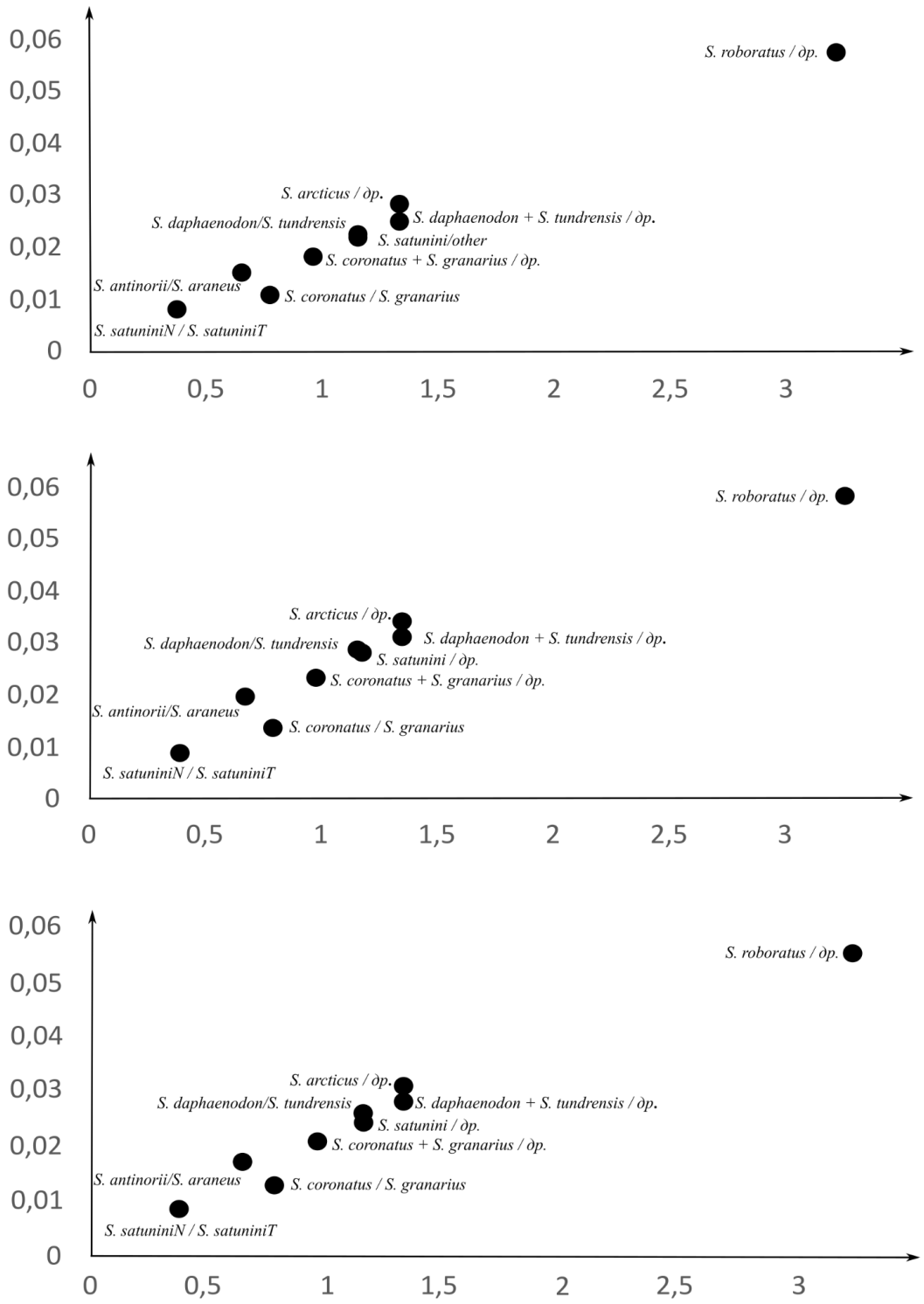


Рис. 3.9. Регрессия относительных времен дивергенции по SNP на оценки абсолютных времен по 20 ядерным генам.

ГЛАВА 4. РЕЗУЛЬТАТЫ *S. ARANEUS* S.STR.

4.1. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ

Байесово филогенетическое древо, построенное на основании конкатенированной последовательности *cytb* и *ND2*, приведено на рис. (Рис. 4.1, и в Приложении 4 Рис. П.4.1 и П.4.2). На базальном уровне дерево представлено неразрешенной политомией двух широко распространенных, имеющих высокую поддержку клад и нескольких индивидуальных гаплотипов (например, FS20, Bal1, Bal2), один из которых происходит из Карелии, остальные из Южной Европы.

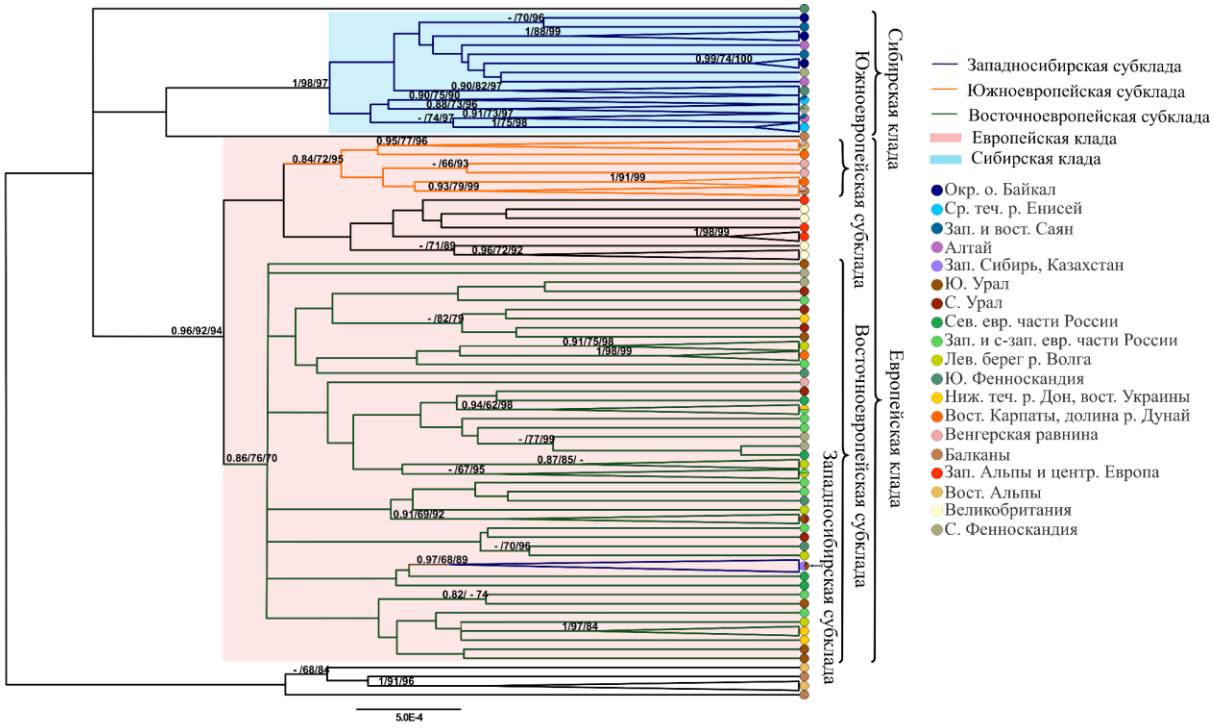


Рис. 4.1 Байесово филогенетическое дерево, восстановленное на основании конкатенированной последовательности митохондриальных генов cytb и ND2. Величины над ветвями соответствуют байесовой апостериорной вероятности/ML стандартной поддержке бутстреп/ML Ultrafast бутстреп. Величины ниже 0.8/60/70 не указаны. Рисунок, на котором присутствует корень, а также рисунок, включающий обозначения образцов приведен в Приложении 4. На рис. П4.1. и П4.2.

Две крупные широкоареальные клады отделены друг от друга 4

диагностическими заменами (по две в каждом из исследуемых генов) – транзициями в третьем положении кодона. Ареал первой из клад (Сибирской) включает в себя две разобщенные территории – более крупная распространена в центральной Сибири, менее крупная – от Южной Финляндии и района Ладоги до центральной Карелии. Гаплотипы, происходящие с этих двух территорий, не образуют обособленных клад на дереве. Вторая крупная клада (Европейская) распространена от Великобритании до Западной Сибири.

Европейская клада включает несколько неподдержанных группировок гаплотипов центральной и Южной Европы и две хорошо поддержанные субклады, одна из которых (Южноевропейская) распространена на Балканах, другая (Восточноевропейская) в Восточной Европе и Западной Сибири. Гаплотипы последней субклады распространены очень широко – на территории от Румынии до Новосибирской области. Единственная хорошо поддержанная ассоциация (Западносибирская субклада) в пределах Восточноевропейской субклады включает выборки из Западной Сибири, восточного склона южного Урала и два образца с северного Урала.

Медианные сети гаплотипов *cytb* и конкатенированной последовательности *cytb* и *ND2*, построенные с использованием алгоритма «star contraction» приведена на рисунках Рис. 4.2. и Рис. 4.4.

На сети, основанной на последовательности cytb можно выделить два основных узла E81 и S1, разделенные тремя заменами. Гаплотипы узла E81 и связанные с ними (код гаплотипа начинается с E) распространены преимущественно на территории Европы и западной Сибири. Сюда относится подавляющее большинство представителей Европейской клады филогенетического дерева по по *cytb* и *ND2*. Гаплотипы узла S1 и связанные ними (код гаплотипа начинается с S) распространены в центральной и восточной Сибири, а также в южной Фенноскандии. Они соответствуют Сибирской кладе на дереве по *cytb* и *ND2*. Доля гаплотипов Сибирской линии

в популяциях восточной Фенноскандии уменьшается с юга на север (Рис. 4.3; коэффициент ранговой корреляции Спирмена, r = -0.83, p<0.05).

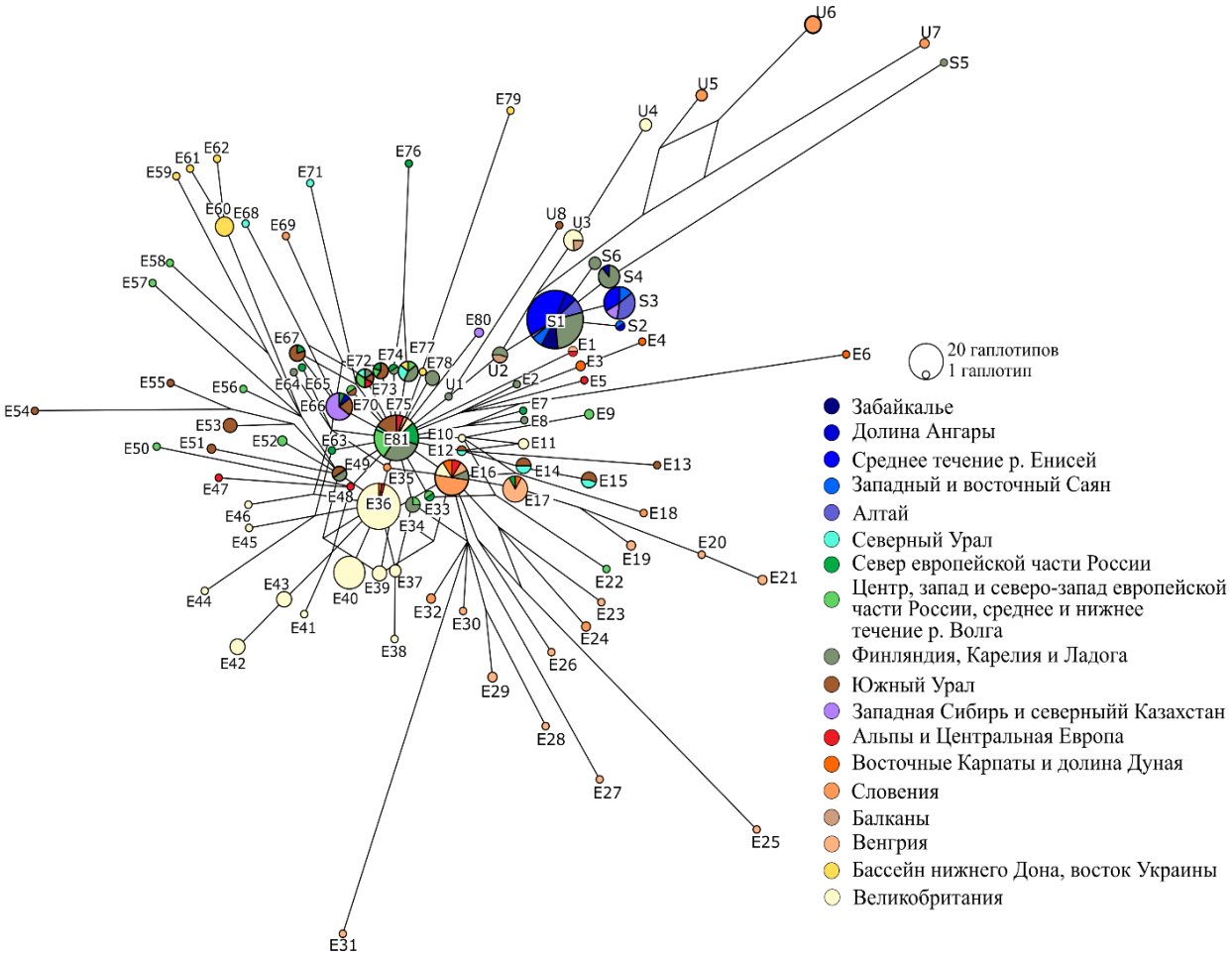


Рис. 4.2 Медианная сеть гаплотипов, реконструированная на основании выравнивания последовательностей cytb. S – гаплотипы сибирской гаплогруппы; E – гаплотипы европейской гаплогруппы; U – неопределенные гаплотипы.

Некоторые гаплотипы, обнаруженные в Словении, на Балканах, в Великобритании и Карелии занимают промежуточное положение (код гаплотипа начинается с U). Такой паттерн отношений между гаплотипами не содержит противоречий с топологией филогенетического дерева.

Сеть, реконструированная на основании конкатенированной последовательности *cytb* и *ND2* (рис. 4.4.) включает в себя несколько центральных узлов. Большая часть гаплотипов из выборок с территории

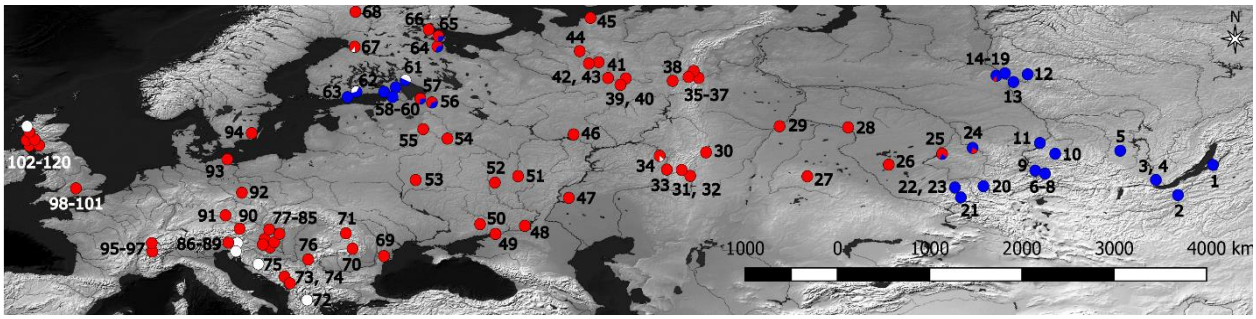


Рис. 4.3. Распределение гаплотипов cytb Сибирской и Европейской групп в выборках S. araneus. Синим цветом обозначены гаплотипы сибирской группы, красным европейской, белым – неопределенные гаплотипы. Номера локалитетов соответствуют таблице материала (Таблица П1.1).

Европы и западной Сибири объединены с двумя медианными векторами, отличающимися друг от друга на одну замену. При этом с одним из них объединяются преимущественно гаплотипы Великобритании, центральной, южной Европы, юга восточной Европы, а также часть гаплотипов из выборок Фенноскандии. С другим объединяются преимущественно гаплотипы севера, центра восточной Европы, северного и южного Урала и Западной Сибири. Большая часть гаплотипов из выборок восточной, северной и южной Сибири объединяются с частью гаплотипов восточной Фенноскандии и с третьим медианным вектором, отстоящим от первых двух на 4 и 5 замен.

4.2. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ НА ОСНОВАНИИ ДАННЫХ SNP

ML деревья, восстановленные на основании трех матриц SNP (95all, 75all, 75ul) приведены на рис 4.5. Наилучшие поддержки получены для набора данных 75all. Для всех трех вариантов базальное положение занимали Балкано-Дунайские выборки. Два образца румынского происхождения занимают сестринское положение по отношению к образцам из Сибири и Восточной Европы. Клада, объединяющая все образцы из Восточной Европы и Сибири (Восточноевропейско-Сибирская, ВЕС) всегда имеет высокую поддержку. Базальное положение в ней занимают 3 восточноевропейские

ветви, взаимоотношения между которыми не до конца разрешены: экземпляры Карельской субклады (1), 2 образца из Тверской области (2) и единственный экземпляр из Брянской области (3).

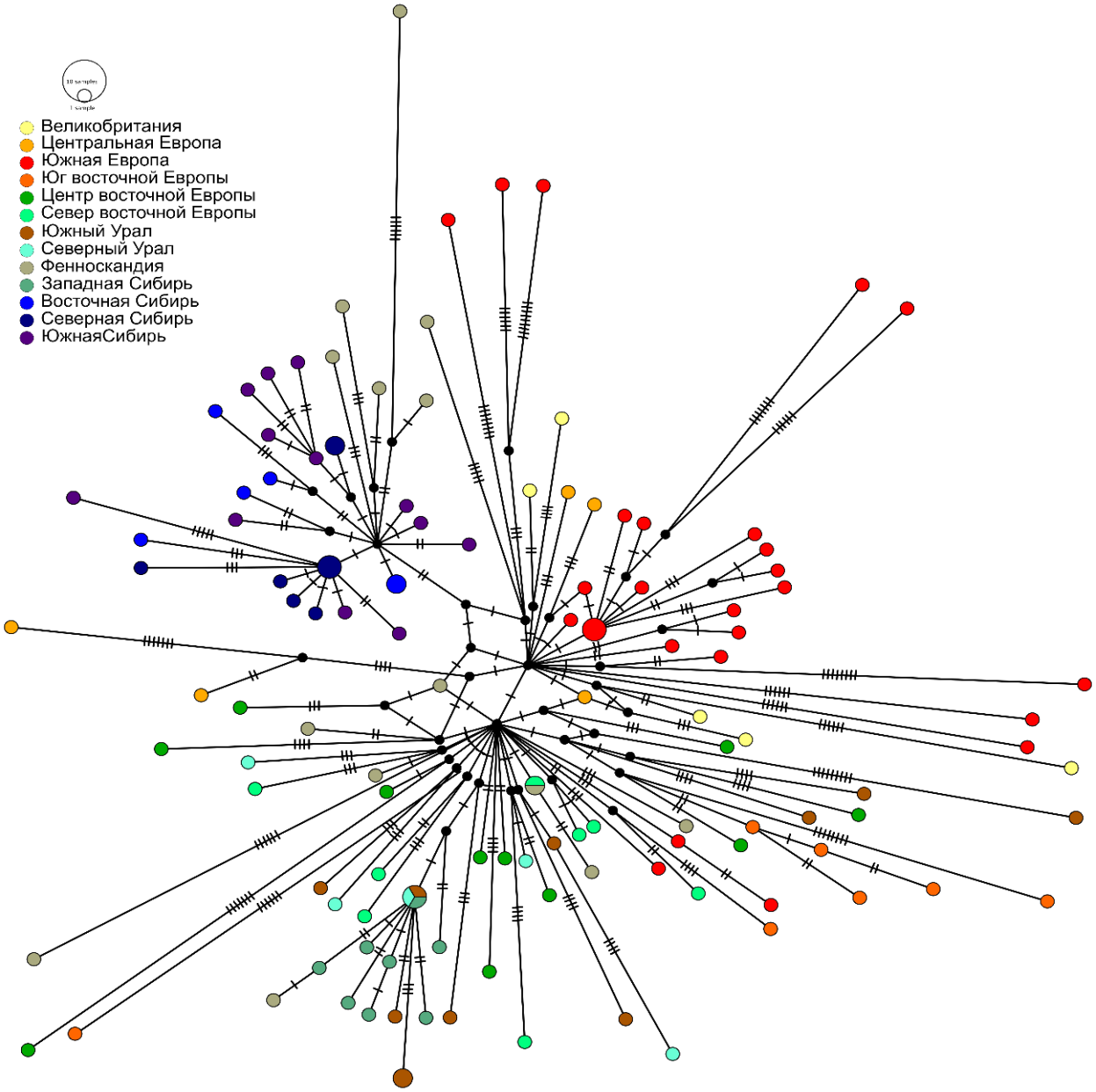


Рис. 4.4 Медианная сеть гаплотипов, пострроенная на основании выравнивания конкатенированных последовательностей cytb и ND2. Число штрихов на линии, соединяющей гаплотипы, обозначает число замен.

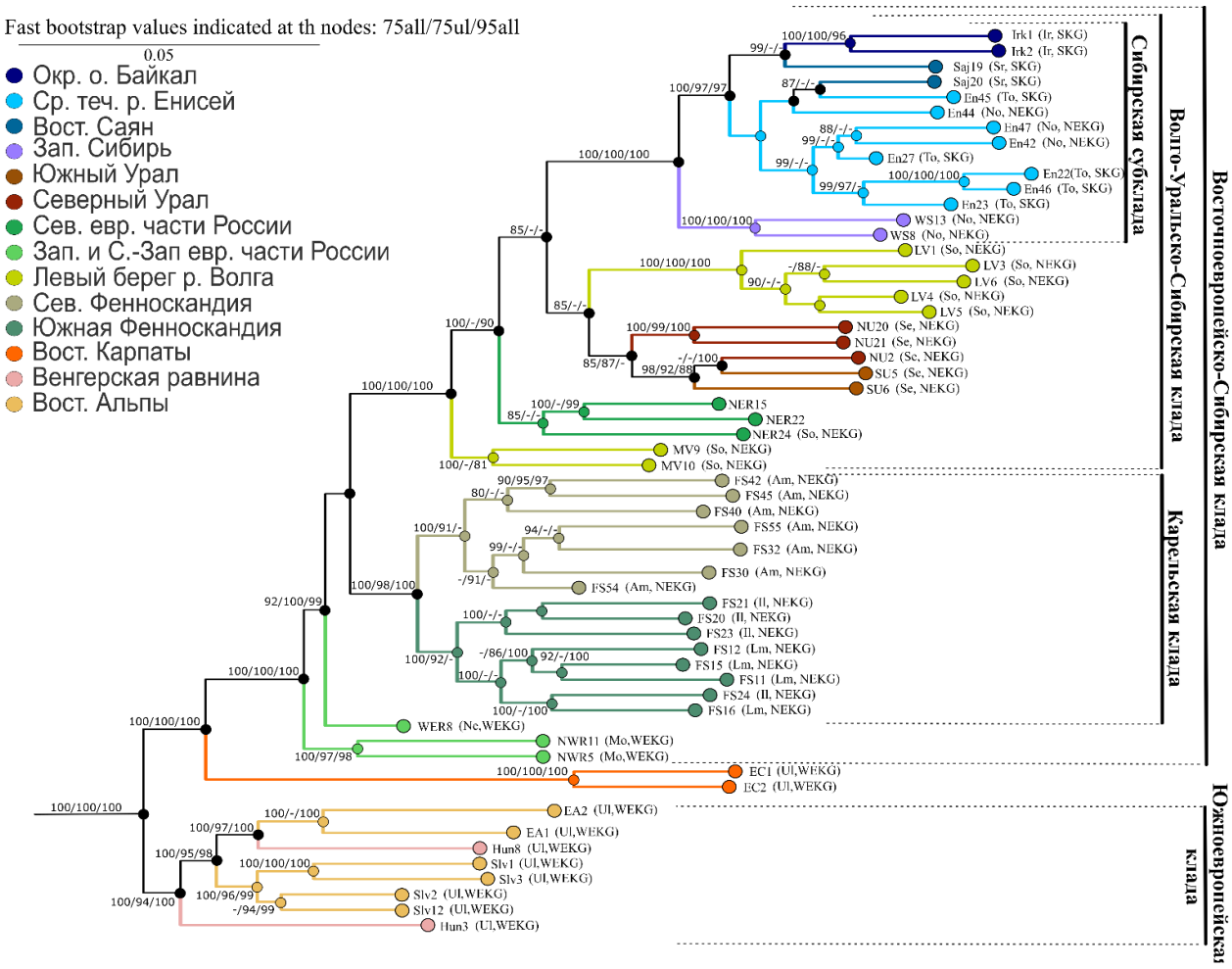


Рис. 4.5. Дерево ML на основании трех матриц SNP (95all, 75all, 75ul), в узлах расположены поддержки fast bootstrap.

В пределах Карельской субклады наблюдается разделение на северный и южный кластеры. Все остальные образцы, происходящие с территории от левого берега р. Волга, до центральной Сибири объединяются в одну хорошо поддержанную кладу (Волго-Уральско-Сибирская, ВУС). Базальное положение в кладе ВУС занимают экземпляры со средней Волги и северо-востока европейской части России. Выборки с южного и северного Урала имеют тенденцию к объединению. Все выборки из западной и центральной Сибири образуют хорошо поддержанную субкладу, которую можно назвать Сибирской субкладой.

Деревья NJ, построенные по манхеттен-дистанциям имеют сходную топологию (рис. 4.6.).

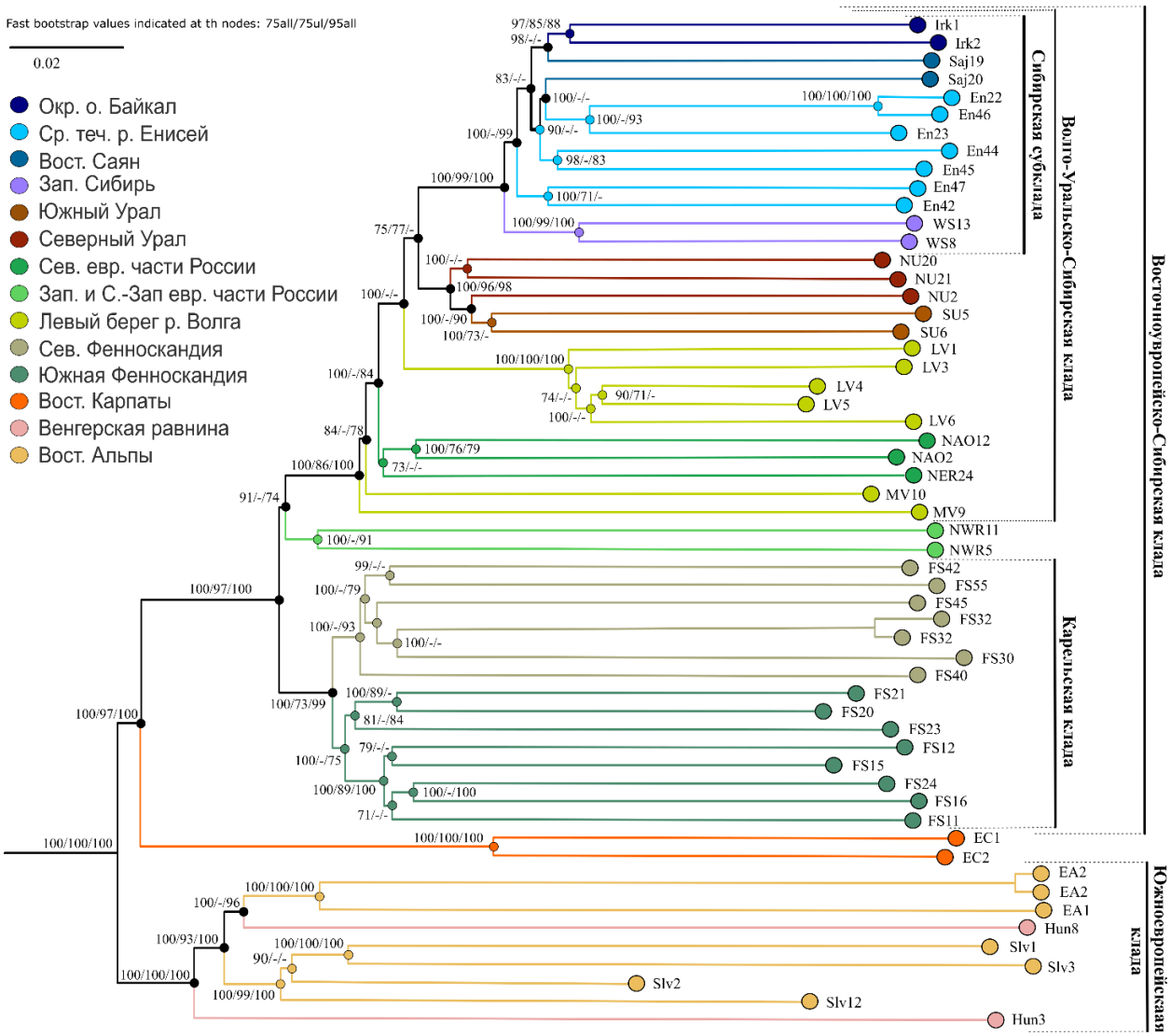


Рис. 4.6. Дерево NJ (манхеттен-дистанции) на основании трех матриц SNP (95all, 75all, 75ul), в узлах расположены бутстреп-поддержки.

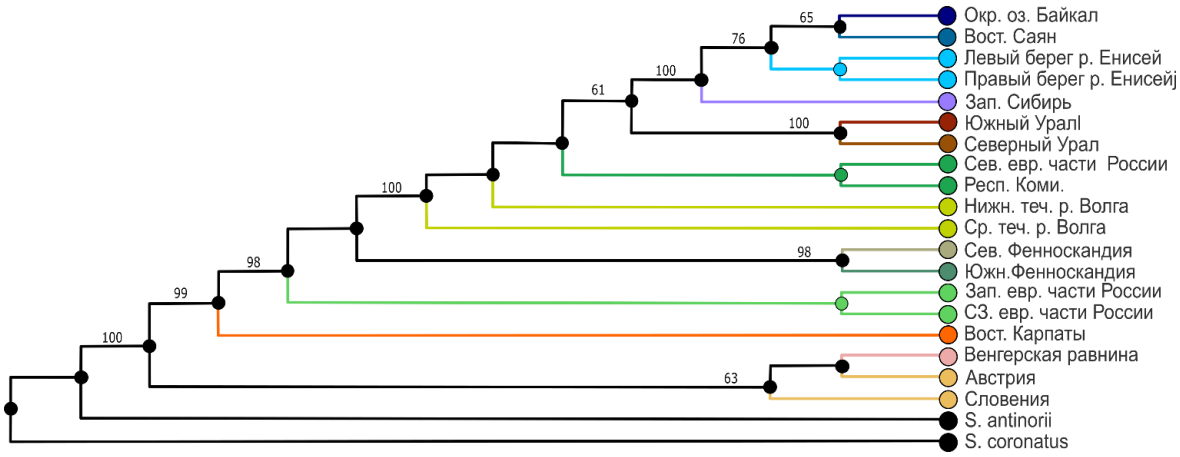


Рис. 4.7. Филогенетическое дерево популяционного уровня, реконструированное методом SVDQuartets, получено на основе матрицы SNP 75ul. Числа над ветвями обозначают значения бутстреп-поддержки.

Топология видового дерева, построенного на основании матрицы 75ul (Рис. 4.7.), согласуется с топологией ML и NJ деревьев. Основные объединения, отмеченные выше хорошо поддержаны и в этом анализе.

Сеть, построенная с помощью алгоритма Neighobour Net на основании 75all приведена на Рис. 4.8. Топология сети согласуется с филогенетическими реконструкциями. Можно выделить несколько областей сети, одна из которых соответствует образцам из Балкано-Дунайского региона, к ней присоединяется внешняя группа. В следующем узле присоединяются образцы из Восточной Европы и Карельская субклада, которая состоит из двух групп. Следующий узел соответствует расхождению образцов из северо-восточной Европы, Поволжья и Урала. Наиболее удаленный от корня узел соответствует радиации сибирских образцов.

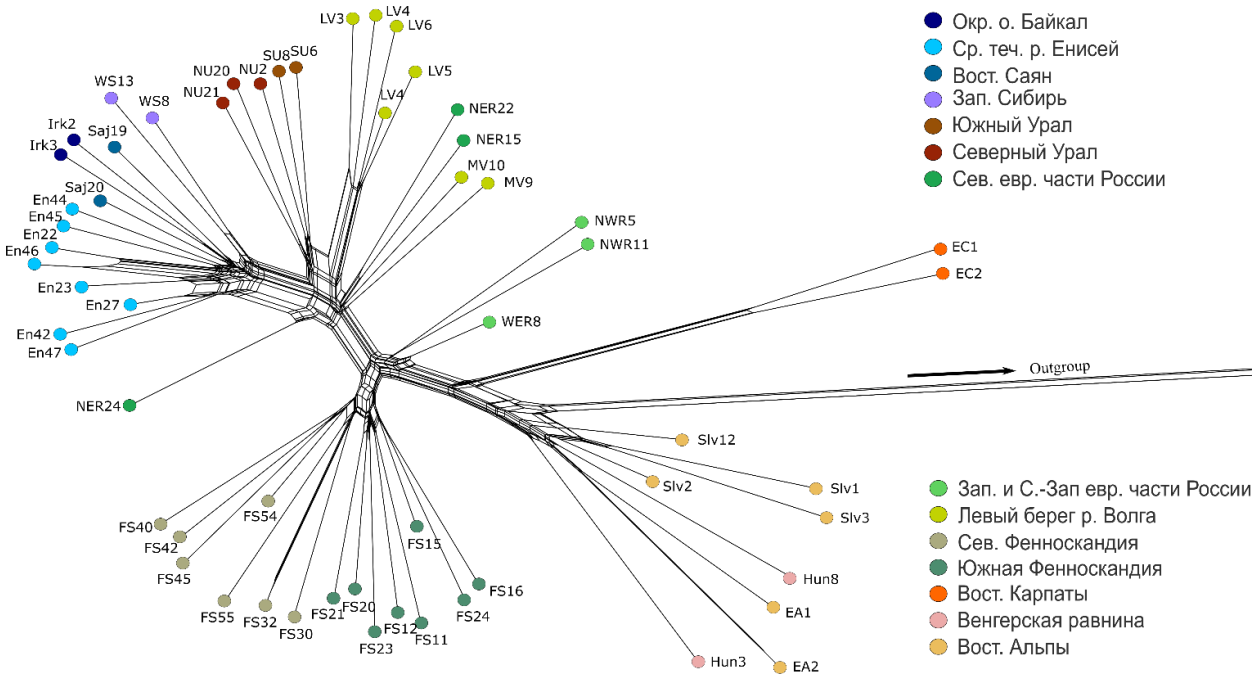


Рис.4.8. Филогенетическая сеть, построенная методом Neighbour-Net на основе матрицы 75all. Внешние группы (S. antinorii и S. coronatus) не показаны.

4.2. ABBA|BABA ТЕСТЫ

Результаты ABBA|BABA тестов приведены в Приложении 7. Из 2440 проведенных тестов 258 оказались значимыми при $p < 0,05$, и лишь 87 сохранили значимость при более строгом пороге $p < 0,01$.

1. Для того, чтобы прояснить взаимоотношения популяций северной и южной Карелии с другими, и в частности подтвердить или опровергнуть близость популяций южной Карелии с популяциями Сибири, мы рассматриваем отдельно результаты ABBA|BABA тестов в котором таксоны A и B соответствуют образцам из южной и северной Карелии, соответственно, а в качестве таксона C выступали все остальные экземпляры, кроме южноевропейских, которые выполняли роль внешней группы (Приложение 7 таблицы П7а-е). Результаты теста неоднозначны, поскольку достоверные значения есть как для варианта ABBA так и для варианта BABA. Тем не менее количество достоверных тестов для варианта ABBA значительно больше, чем для варианта BABA. В частности для тестов в которых в качестве таксона C использовались экземпляры из центральной Сибири подавляющее большинство достоверных тестов соответствует ABBA варианту (при $p < 0.01$ 13 из 14). Последний результат указывает на то, что преимущественная близость популяций именно южной Карелии к сибирским не поддерживается. Тем самым наши данные указывают, что если какая-то из популяций Карелии и испытывала влияние ретикулярных процессов, то это была северная, а не южная Карелия.

2. Мы проверяем гипотезу о существовании потока генов между популяциями расы Новосибирск и более западными (Урал, Поволжье). Это должно проявляться в большей близости образцов рас Сок и Серов к расе Новосибирск, чем к популяциям, относящимся к сибирской группе хромосомных рас (центральная и восточная Сибирь).

В качестве таксонов A использовались экземпляры из нескольких точек центральной Сибири, а в качестве таксона B представители расы Новосибирск

из окрестностей города Новосибирск и левого берега Енисей. В качестве таксона С представители рас Сок и Серов. (Приложение 7 таблицы П7 f, j)

Если использовали представителей уральских популяций (раса Серов), большинство достоверных тестов (13 из 16) соответствовали ABBA варианту, то есть указывали на большую близость расы Новосибирск (по сравнению с сибирскими) к представителям расы Серов. При этом результаты не дают основания предполагать существенные различия в степени интрогрессированности между образцами с левого берега р. Енисей и из окрестностей Новосибирска.

Если в качестве таксона С использовали представителей расы Сок, то результат был неоднозначным. Примерно поровну достоверных тестов поддерживают ABBA и BABA паттерны, что говорит об отсутствии сигнала о сближении расы Сок с расой Новосибирск по сравнению с представителями рас сибирской группы.

3. Проверяем гипотезу о том, что существует (или существовал) поток генов между популяциями Заволжья и Урала (а также северо-востока европейской части России) и популяциями центральной России (раса Москва). В качестве таксона А использовали экземпляры, принадлежащие расе Сок или расе Серов, в качестве таксона В использовали экземпляры из западной и центральной Сибири, а в качестве таксона С – представители расы Москва (Приложение 7 таблицы П.7.h-k). Все достоверные тесты во всех вариантах анализа указывают на конфигурацию BABA, что говорит о вероятном существовании потока генов между популяциями Заволжья/Урала и центральной России.

Результаты ABBA|BABA тестов в целом указывают на поток генов между географически близкими регионами, а именно популяции Заволжья и Урала, которые объединяются в одну кладу с популяциями Сибири, оказываются ближе к популяциям центральной России, чем сибирские. В свою очередь, популяции Западной Сибири оказываются ближе к уральским, чем центральносибирские.

4.3. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ.

Значения параметров генетического разнообразия для выборок приведены в таблице (Таблица 4.1.).

Таблица 4.1. Параметры разнообразия гена cytb S. araneus в целом и в отдельных группах и регионах: В первой колонке приведены названия выборок и их номер в соответствии с таблицей материала. N – число образцов, nH – число гаплотипов, H (sd) – гаплотипическое разнообразие и его стандартное отклонение, Pi (sd) – нуклеотидное разнообразие и его стандартное отклонение.

Название выборки (номер локалитета на карте)	**N**	**H**	**H (sd)**	**Pi (sd) *10^2**
Бурятия (2)	5	3	0.800 (0.164)	0.14 (0.12)
Прибайкалье и Забайкалье (1-5)	12	8	0.894 (0.078)	0.18 (0.12)
Багазюль (7)	12	9	0.955 (0.047)	0.34 (0.20)
Танзыбей-Оя (8, 9)	5	2	0.400 (0.237)	0.11 (0.09)
Западный Саян **(6-9)**	18	12	0.922 (0.051)	0.27 (0.16)
Топольное-Солонечное (22, 23)	8	5	0.857 (0.108)	0.15 (0.11)
Алтай (20-23)	13	8	0.910 (0.056)	0.17 (0.12)
Кемерово (24)	5	4	0.900 (0.161)	0.42 (0.29)
Новосибирск (25)	6	4	0.867 (0.129)	0.32 (0.22)
Южная Сибирь (6-11, 20-25)	45	27	0.955 (0.017)	0.31 (0.18)
Гаплотипы сибирской группы в южной Сибири	39	23	0.942 (0.022)	0.24 (0.14)
Тунгуска 1 (12)	7	6	0.952 (0.096)	0.18 (0.13)
Тунгуска 2 (13)	6	5	0.933 (0.122)	0.19 (0.14)
Сухая Бахта (14)	5	3	0.700 (0.218)	0.14 (0.12)
Среднее течение Енисея, правый берег (16, 17)	13	3	0.410 (0.154)	0.07 (0.06)
Среднее течение Енисея, левый берег (18, 19)	9	5	0.806 (0.120)	0.29 (0.19)
Центральная Сибирь (12-19)	43	20	0.893 (0.037)	0.16 (0.10)
Сибирь (за исключением западной Сибири)	100	42	0.934 (0.019)	0.24 (0.14)
Гаплотипы сибирской группы в Сибири	93	37	0.901 (0.021)	0.20 (0.12)
Все сибирские гаплотипы	122	66	0.936 (0.017)	0.21 (0.13)

Ильменский заповедник (30)	9	7	0.944 (0.070)	0.32 (0.20)
Сибай (31)	9	5	0.889 (0.071)	0.28 (0.17)
Западная Сибирь (26-32)	24	14	0.938 (0.028)	0.28 (0.17)
Гаплотипы европейской группы в Сибири	31	18	0.942 (0.025)	0.27 (0.16)
Иткулово (33)	10	8	0.933 (0.077)	0.41 (0.25)
Юматово (34)	8	5	0.857 (0.108)	0.46 (0.28)
Южный Урал (30-34)	37	21	0.957 (0.016)	0.39 (0.22)
Ян-Пупу-Ньер (35)	5	5	1.000 (0.127)	0.48 (0.32)
Горевка (37)	5	5	1.000 (0.127)	0.32 (0.23)
Якша (38)	7	7	1.000 (0.076)	0.41 (0.26)
Северный Урал (35-38)	20	19	0.995 (0.018)	0.40 (0.23)
Урал и западная Сибирь (26-38)	62	41	0.980 (0.007)	0.38 (0.21)
р. Вычегда (39, 41)	5	5	1.000 (0.127)	0.30 (0.21)
НАО (45)	9	8	0.972 (0.064)	0.38 (0.24)
Север европейской части России (39-45)	21	20	0.995 (0.017)	0.38 (0.22)
Кокшага (46)	8	8	1.000 (0.063)	0.42 (0.26)
Савички (53)	9	8	0.972 (0.064)	0.45 (0.27)
Крутицы (54)	5	5	1.000 (0.127)	0.42 (0.28)
Селигер (55)	5	5	1.000 (0.127)	0.49 (0.33)
Центральная Россия (46, 51-55)	31	30	0.998 (0.009)	0.43 (0.24)
Приозерск (59)	7	7	1.000 (0.076)	0.28 (0.19)
Сегежа (66)	11	8	0.927 (0.067)	0.37 (0.22)
р. Кемь (65)	15	9	0.914 (0.052)	0.29 (0.18)
Пояконда (66)	5	2	0.400 (0.237)	0.07 (0.07)
Оулун (67)	7	4	0.810 (0.130)	0.31 (0.20)
Восточная Фенноскандия и прилегающие территории (56-68)	70	50	0.984 (0.007)	0.40 (0.22)
Европейские гаплотипы восточной Фенноскандии	37	24	0.967 (0.015)	0.33 (0.19)
Сибирские гаплотипы восточной Фенноскандии	29	23	0.961 (0.028)	0.24 (0.15)
Цимлянские пески (48)	9	4	0.583 (0.183)	0.06 (0.07)
Юг европейской части России (47-50)	18	12	0.863 (0.080)	0.43 (0.25)
Кисбалатон (76)	7	5	0.905 (0.103)	0.43 (0.28)

Зала (82, 83)	5	4	0.900 (0.161)	0.33 (0.24)
Гер-Мошон-Шопрон (85)	6	5	0.933 (0.122)	0.70 (0.44)
Снежник (86)	20	10	0.934 (0.028)	0.42(0.24)
Южная Европа (70-89)	63	46	0.990 (0.005)	0.63 (0.33)
Европа (33-120)	351	238	0.996 (0.001)	0.54 (0.29)
Sorex araneus	475	275	0.992 (0.002)	0.53 (0.28)
Европейские гаплотипы в восточной Европе	145	106	0.990 (0.003)	0.44 (0.24)
Европейские гаплотипы в Европе	298	198	0.995 (0.001)	0.50 (0.26)
Все европейские гаплотипы	329	212	0.995 (0.001)	0.48 (0.26)

Нуклеотидное разнообразие гена *cytb* значимо уменьшается в направлении с запада на восток ареала вида (коэффициент ранговой корреляции Спирмана R = -0.45, $p < 0.01$). Достоверной взаимосвязи между разнообразием гаплотипов и долготой не наблюдается (коэффициент ранговой корреляции Спирмана R = -0.22, $p > 0.05$). Оба параметра генетической изменчивости не продемонстрировали достоверной взаимосвязи с долготой также в сибирской и европейской подвыборках. Тем не менее, гаплотипическое разнообразие в популяциях Сибири оказалось значимо ниже, чем в европейских как в целом, так и на уровне отдельных регионов (южная, восточная, центральная и северная части Восточной Европы) (Z-test, $p < 0.05$). Значимой корреляции между широтой и обоими параметрами генетического разнообразия как в выборке в целом, так и в пределах ее европейской и сибирской подвыборок не обнаружено. Оба параметра генетического разнообразия оказались выше у гаплотипов европейской линии чем у гаплотипов сибирской (Z-test, $p < 0.05$).

Эти тенденции хорошо иллюстрируются интерполяцией нуклеотидного разнообразия на пространство географических координат (Рис. 4.9.)

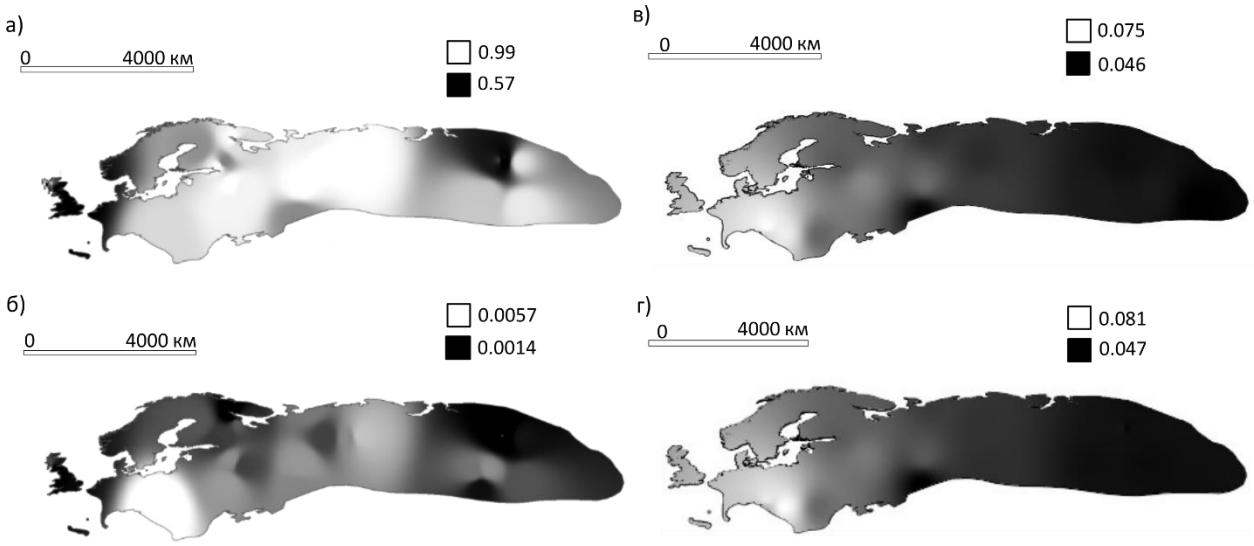


Рис. 4.9. Интерполяция гаплотипического (а) и нуклеотидного (б) разнообразия cytb, наблюдаемая (в) и ожидаемая (г) гетерозиготность данных SNP S. araneus на пространстве географических координат.

Параметры разнообразия по данным SNP (рассчитанные на основании матриц 95ul) представлены в таблице 4.2.

Таблица 4.2. Параметры разнообразия по данным SNP (рассчитанные на основании матриц 95ul).

Регион	**He**	**Ho**	**Fis**
Забайкалье и Прибайкалье	0,049	0,046	0,053
Восточный Саян	0,048	0,049	-0,016
Среднее течение р. Енисей (правый берег)	0,047	0,048	-0,019
Среднее течение р. Енисей (левый берег)	0,051	0,048	0,063
Западная Сибирь	0,049	0,049	-0,009
Южный Урал	0,053	0,053	0,000
Северный Урал	0,053	0,051	0,041
Север европейской части России	0,063	0,062	0,024

Нижнее течение р. Волга	0,047	0,047	-0,004
Среднее течение р. Волга	0,059	0,058	0,004
Запад и северо-запад европейской части России	0,055	0,052	0,058
Южная Фенноскандия	0,059	0,056	0,054
Северная Фенноскандия	0,060	0,056	0,056
Восточные Карпаты	0,061	0,058	0,054
Среднедунайская равнина	0,081	0,073	0,112
Австрия	0,079	0,075	0,051
Словения	0,071	0,070	0,013

Как наблюдаемая, так и ожидаемая гетерозиготность уменьшаются с запада на восток (корреляция Спирмена: $\rho = -0{,}84$ для обеих, $p < 0{,}05$). Значимой корреляции между показателями разнообразия и широтой не выявлено ($\rho = -0{,}33$ для обоих, $p > 0{,}05$). Эти результаты сохранялись и после исключения высоковариабельных популяций из Южной Европы (ρ для долготы: –0,70 и –0,68, $p < 0{,}05$; для широты: 0,46 и 0,35, $p > 0{,}05$).

Результат анализа главных координат на основании средних выборочных межгаплотипических p-дистанций (ген cytb) приведен на рис 4.10.

По первой оси выборки Сибирской клады отделяются от остальных. По второй оси от Европейских гаплотипов отделяются, с одной стороны выборка из Цимлянских песков, а с другой стороны выборки из Венгрии и Словении. В пределах европейского кластера, выборки из Фенноскандии, в которых присутствуют на небольшой частоте гаплотипы сибирской группы, смещены в сторону сибирского кластера.

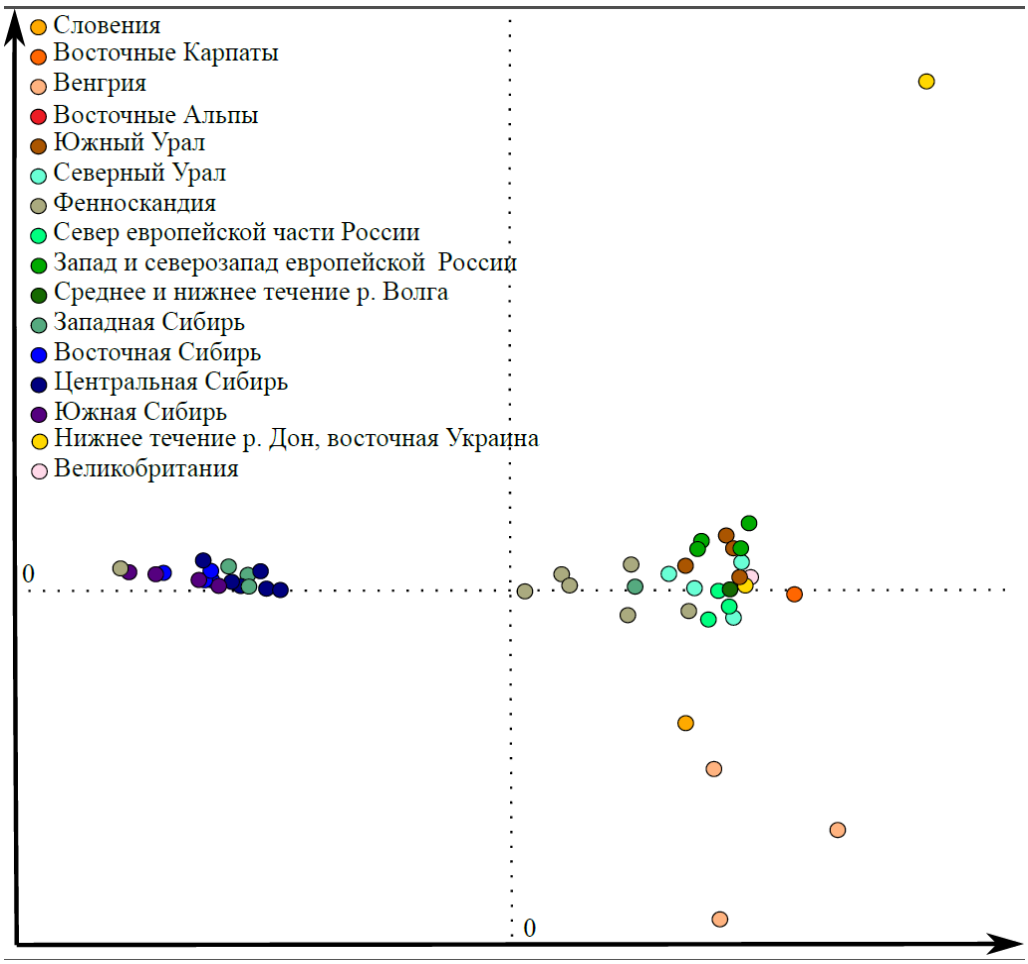


Рис. 4.10. Результаты анализа главных координат (PCoA) на основе Net дистанций по гену cytb между выборками. Данные спроецированы на плоскость первых двух главных координат, масштабы по осям одинаковы.

Результат анализа главных координат на основании Манхэттен-дистанций между SNP-генотипами представлен на рисунке 4.11. Первая ось примерно соответствует разделению по долготе — крайние положения занимают западные выборки из южной Европы и восточные выборки из Сибири. В центре располагаются выборки из Карелии и близкие к ним образцы из центральной России. Они же отделяются по второй оси. Выборки Поволжья, Урала и северо-восточной части Европы оказывается близка к сибирской группировке. Образцы из восточных Карпат занимают промежуточное положение между южноевропейскими и восточноевропейскими выборками.

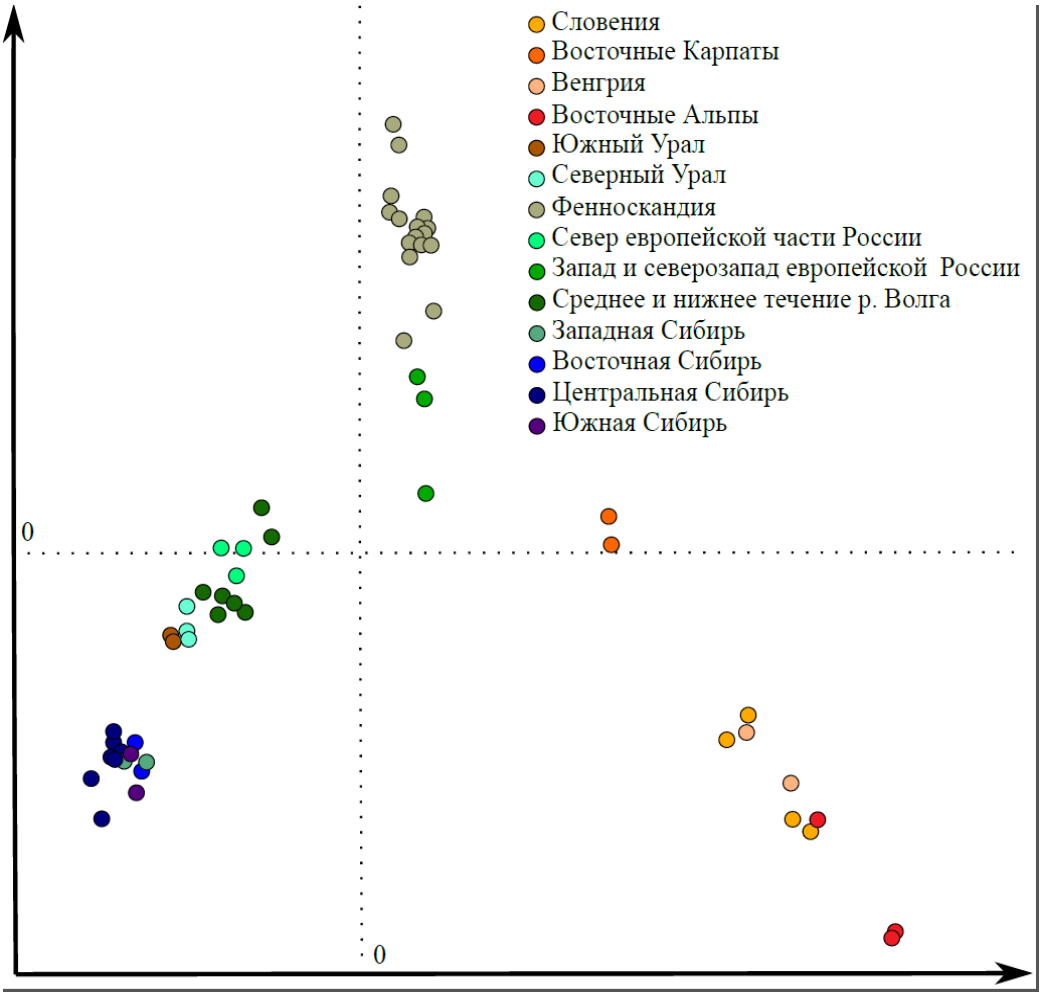


Рис.4.11. Анализ главных координат (PCoA) на основе Манхэттен-дистанций между образцами, рассчитанных по набору данных 75all. Данные спроецированы на плоскость первых двух координат, масштабы по осям одинаковы.

Кластеризация, проведенная с помощью функции find.clusters библиотеки adegenet (R) показала, что оптимальное число кластеров K= 2 (56 осей PC) (рис. 4.12). Однако, оптимальное число кластеров зависит от числа PC (рис. 4.13.), включенных в анализ и при числе осей от 44 до 31 оптимальное значение кластеров 3. Между 30 и 25 оптимальное K=5. После уменьшения числа PC до 25 определить число кластеров становится невозможным, так как лучшее решение оказывается в области максимально разрешенного числа кластеров.

Рис. 4.12. Значения BIC в зависимости от числа кластеров при 56 главных компонент в анализе DAPC.

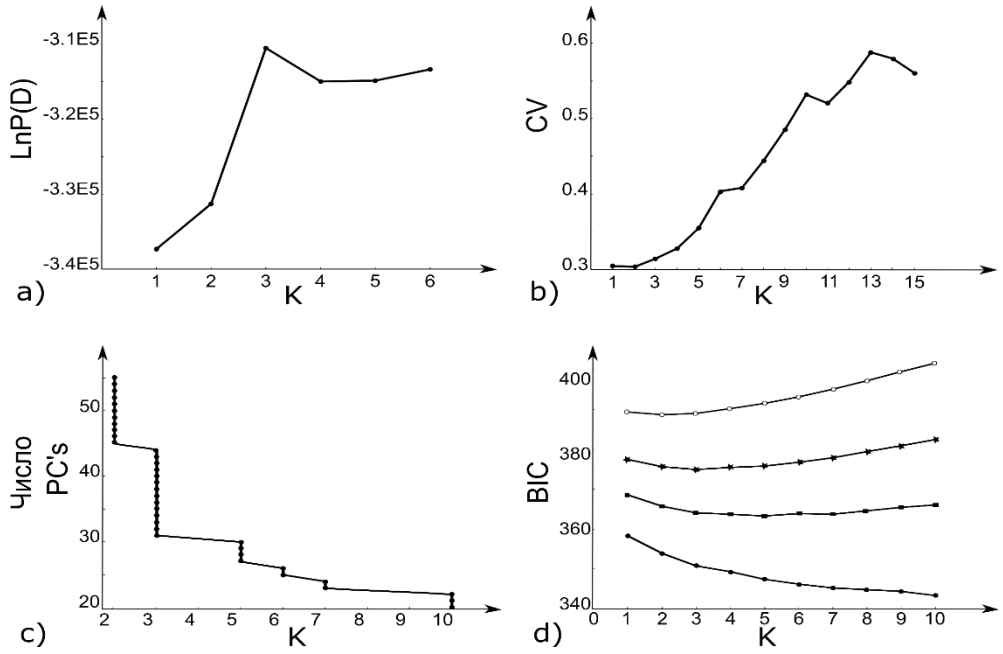


Рис. 4.13. Выбор оптимального числа кластеров различными методами классификации. A — зависимость lnP(D) от числа кластеров в анализах STRUCTURE. B — зависимость ошибки кросс-валидации от числа кластеров в анализах ADMIXTURE. C — оптимальное число кластеров (в диапазоне 1–10) в зависимости от числа сохраненных главных компонент в анализе DAPC. D — значения BIC в зависимости от числа кластеров при различном числе сохраненных главных компонент в анализе DAPC: пустые кружки — nPC = 50, звездочки — 35, квадраты — 27, закрашенные кружки — 22.

На рис. 4.14. приведены результаты классификации для 2, 3 и 5 кластеров.

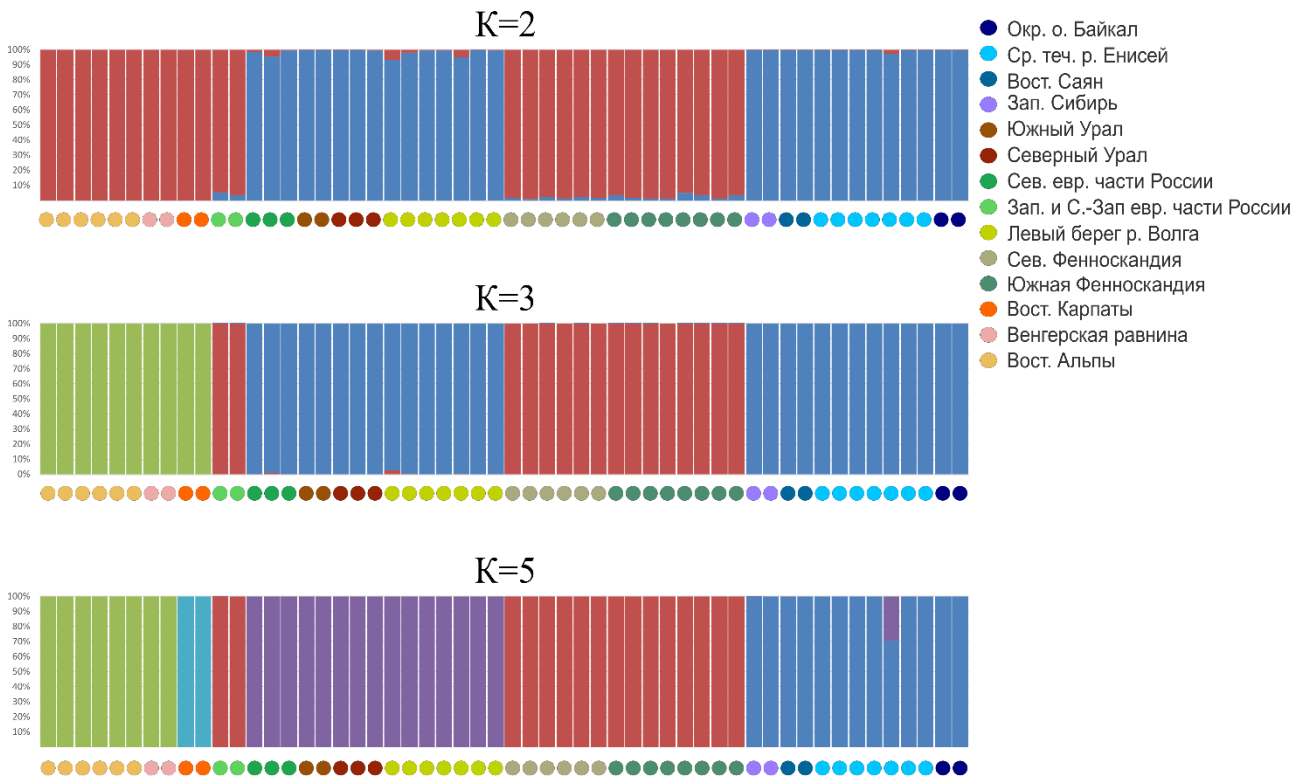


Рис. 4.14. Результаты дискриминантного анализа главных компонент (DAPC) при числе кластеров K = 2, 3 и 5. Цветные кружки под столбцовыми диаграммами обозначают регионы происхождения образцов.

Результаты анализа происхождения в программе ADMIXTURE приведены на рис. 4.15.

Кроссвалидационный тест показал, что минимальное значение ошибки достигается при K=2 (рис. 4.13.). В этом случае одна предковая компонента соответствует популяциям Балкано-Дунайского региона, а другая соответствует популяциям Сибири, Урала и востока европейской части России. Образцы из Карелии и запада европейской части России имеют смешанный характер. При K=3 сохраняется компонента, соответствующая Сибири, Уралу и востоку европейской части России. Вторая компонента преобладает во всех популяциях балкано-дунайского региона, кроме Румынии. Третья, преобладает в Карелии, Румынии и на западе Европейской части России. При увеличении K до 4 появляются отдельные компоненты для Сибири и Волго-Уральской группы, а Румынские образцы объединяются с

другими образцами южной Европы. При K=5 появляется дополнительная компонента для некоторых образцов южной Европы. При K=6 на западе европейской части появляется компонента, отдельная от Карелии.

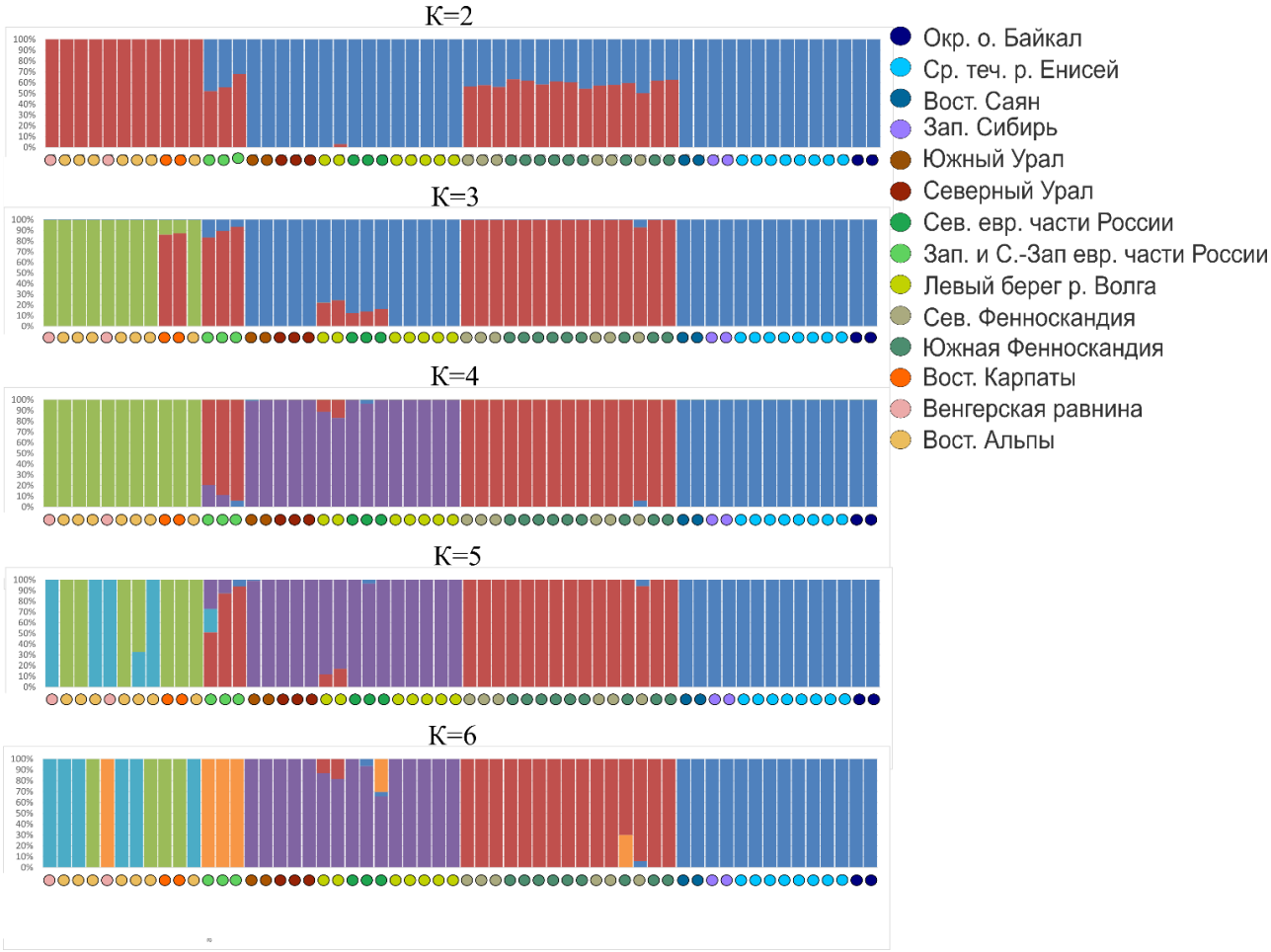


Рис. 4.15. Результаты анализа в программе ADMIXTURE при числе кластеров K = 2–6. Цветные кружки под столбцовыми диаграммами обозначают регионы происхождения образцов.

Результаты анализа STRUCTURE показаны на рисунке 4.16. Максимальный прирост правдоподобия наблюдается при переходе от K=2 к K=3 (рис. 4.13). При K=2 во всех популяциях преобладает одна предковая компонента, а вторая присутствует на небольшой частоте во всех образцах, с несколько более высокими значениями в южной Европе, Карелии и на западе европейской части России. При K=3 одна предковая компонента присутствует почти во всех популяциях, приближаясь к 100% в Сибири, составляя порядка 80-90% на востоке Европейской части России и Урале, 40-50% в Карелии и западе европейской части России и относительно редка 0-10% в южной Европе.

Вторая компонента присутствует на высокой частоте в южной Европе. Третья составляет около 40-60% в Карелии и на западе европейской части России и полностью отсутствует в Сибири. При увеличении K до 4-6 структура меняется мало, новые компоненты присутствуют в основном на небольших и средних частотах в южной Европе, а их доля в остальных популяциях исчезающе мала (рис. 4.16.).

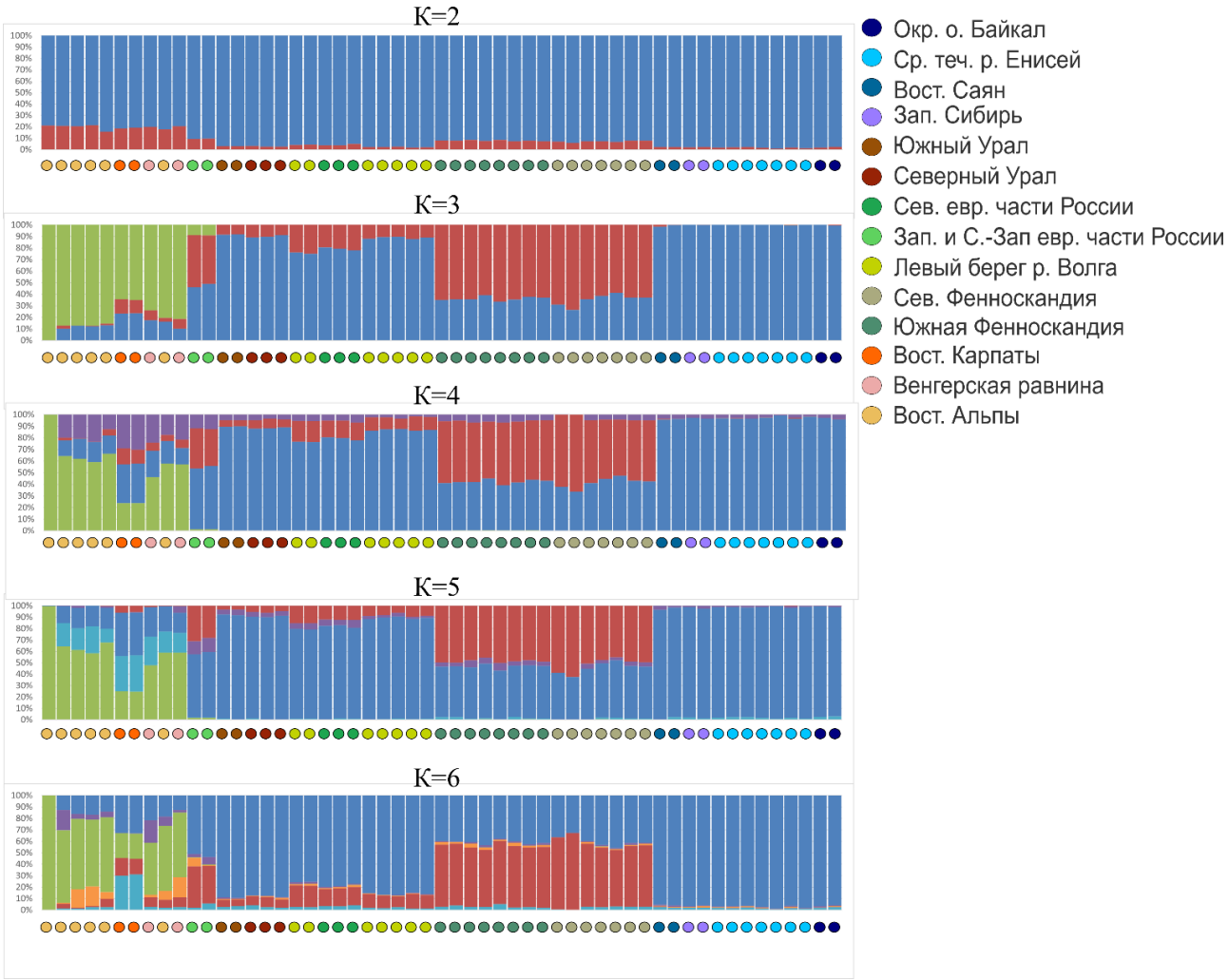


Рис. 4.16. Результаты анализа в программе STRUCTURE при числе кластеров K = 2–6. Цветные кружки под столбцовыми диаграммами обозначают регионы происхождения образцов.

Результаты AMOVA на основании данных мтДНК представлены в таблице 4.3.

Таблица 4.3. Результаты анализа молекулярной изменчивости (AMOVA) S. araneus, основанные на последовательности гена cytb. Курсивом приведены величины, не отличающиеся от нуля достоверно.

	Число групп	**Доля межгрупповой изменчивости (%)**	**Доля изменчивости между популяциями в пределах групп (%)**	**Доля внутрипопуляционной изменчивости (%)**	CT	SC	ST
Группы регионального уровня							
Все выборки	29	26.6	13.3	60.2	0.27	0.18	0.40
Сибирские выборки	6	6.3	1.0	92.7	*0.06*	*0.01*	*0.07*
Европейские выборки	23	15.3	17.7	67.1	0.15	0.21	0.33
Европейские выборки без южной Европы	19	17.5	10.7	71.8	0.18	0.13	0.28
Европейские выборки без Фенноскандии	18	14.1	17.1	68.9	0.14	0.20	0.31
Южная Европа	4	0.7	36.8	62.5	*0.01*	0.37	0.38
Макрорегиональные группы							
Сибирь – Европа (включая южную Европу)	2	28.9	21.4	49.8	0.29	0.30	0.50
Сибирь – южная Европа – остальная часть Европы	3	24.0	21.9	54.1	0.24	0.29	0.46

Межгрупповая изменчивость незначительно отличалась между вариантами анализа с разбиением на макрорегиональные группы и на группы регионального уровня (28.9 – 24.0 %). Анализ с разделением на региональные группы демонстрирует слабую структурированность сибирской группы – внутригрупповая изменчивость составила ~92% от общей изменчивости, все индексы фиксации оказались недостоверными. Относительно высокая межгрупповая (и внутрирупповая) изменчивость на Европейской части ареала не может быть объяснена исключительно гетерогенностью выборок из Фенноскандии и Южной Европы, так как при исключении этих выборок из анализа результаты изменяются лишь незначительно. Вероятно, низкие

показатели межгрупповой изменчивости в Южно-Европейской выборке связаны с высокой изменчивостью на внутригрупповом уровне, однако этот аспект нуждается в более детальном исследовании.

При пространственном анализе молекулярной изменчивости (SAMOVA) доля межгрупповой дисперсии (F_{CT}) и межгрупповая компонента изменчивости (*Va*) оказываются максимальными при числе групп (K) = 2. При разделении на две группы обособляется одна из венгерских выборок (№ 83). Поскольку нас интересовала структурированность на всем ареале вида, мы повторили анализ, исключив венгерские выборки (№ 76-85).

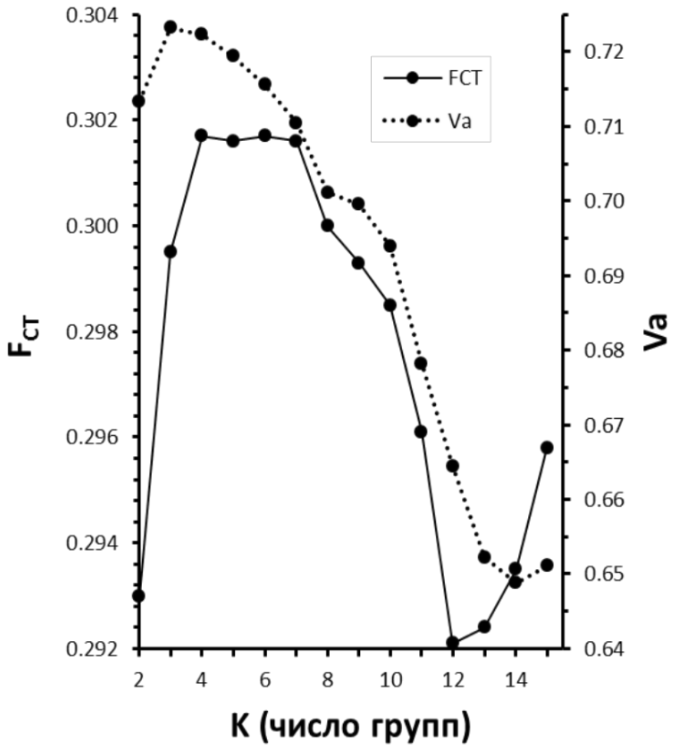


Рис. 4.17. Изменение межгрупповой дисперсии (F_{CT}) и межгрупповой компоненты изменчивости (Va) в зависимости от числа групп при пространственном анализе молекулярной изменчивости (SAMOVA).

В этом анализе *Va* достигает максимума при K=3 (Рис. 3.6. SAMOVA), а F_{CT} выходит на плато при K = 4 и при K = 5, 6, 7 изменяется незначительно. Максимальный прирост обоих показателей наблюдается при K=3. При таком значении K сибирские и европейские выборки образуют отдельные группы, также обособляется одна из выборок из юго-восточной Фенноскандии (№ 61), в которой обнаружены как «сибирские», так и «европейские» гаплотипы.

Выборка из Бердска (№ 25), которая несет европейские гаплотипы группируется с европейскими выборками. При K = 4 обособляется также выборка из окрестностей Новосибирска (№ 26).

Результаты анализа AMOVA на основании данных SNP (75ul) представлены в таблице 4.4.

Таблица 4.4. Результаты AMOVA на основании матрицы SNP (75ul) с учетом (A) и без учета (B) изменчивости в пределах генотипа особи. Все компоненты дисперсии достоверно отличаются от нуля (P < 0,0001).

Источник изменчивости	Компоненты дисперсии	Процент изменчивости
A		
Между группами	45,75	9,6
Между популяциями внутри групп	30,65	6,43
Между особями в популяции	29,98	6,29
Внутри особи	369,97	77,67
B		
Между группами	45,19	9,49
Между популяциями внутри групп	38,34	8,05
Между особями в популяции	392,86	82,47

Около 78% изменчивости приходится на наблюдаемую гетерозиготность. Изменчивость между особями внутри популяции составляет 6% от общей изменчивости выборки, приблизительно столько же приходится на различия между популяциями в пределах групп. Оставшиеся 10% составляет межгрупповая изменчивость.

Результаты теста Мантела как для *cytb* так и для данных SNP подтверждают достоверную взаимосвязь между генетической и географической дистанциями между образцами (r=0.29, $p < 0.001$; r=0.70, p<0.0001).

Генетический ландшафт, отражающий дистанции между образцами по гену *cytb* (Рис. 4.18.) также демонстрирует уменьшение генетической гетерогенности в направлении с юго-запада к северо-востоку ареала.

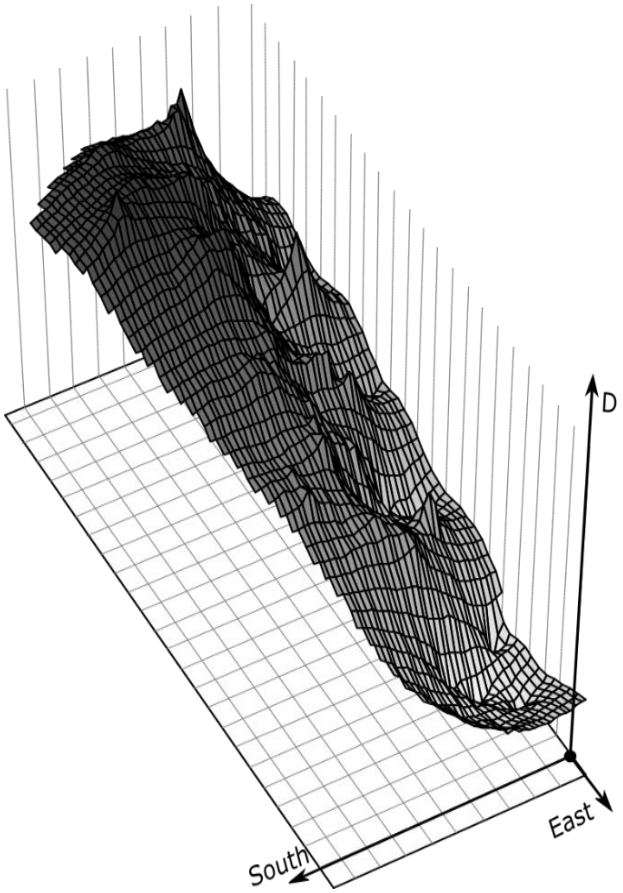


Рис. 4.18. Генетический ландшафт – распределение генетических дистанций в пространстве географических координат. D – генетическая дистанция (p-дистанция).

4.4. ОЦЕНКА СКОРОСТИ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ РОДА SOREX ПО МИТОХОНДРИАЛЬНЫМ ДАННЫМ

Во всех исследованных популяциях видов рода *Sorex* наблюдаются признаки недавней экспансии – статистики Таджимы и Фу достоверно отрицательны, распределение попарных нуклеотидных дистанций унимодально и не отклоняется достоверно от ожидаемого, исходя из модели внезапной экспансии. Полученные нами времена экспансии (τ) и скорости молекулярной эволюции приведены в таблице (Таблица 4.5).

Таблица 4.5. Скорость молекулярной эволюции у некоторых видов рода Sorex, оцененная на основании распределения попарных нуклеотидных дистанций.

Вид	Группа	N	τ (95% ДИ)	Скорость (95% ДИ)
S. antinorii	Северо-западные Альпы	64	2.6 (2.0 -3.3)	10.11 (7.55-12.70)
	Западные Альпы	47	4.4 (1.7-6.4)	13.18 (5.05-19.20
S. minutus	Северная клада	90	5.9 (4.9-8.8)	23.00 (19.03-34.28)
	Восточно-европейская клада	20	4.9 (3.1-6.4)	20.04 (12.72-26.41)
	Центральная Великобритания	88	6.0 (5.2-7.3)	26.42 (22.91-32.16)
	Ирландия	57	2.9 (2.1-3.6)	21.58 (15.60-26.69)
	Внутренние Гебриды	38	5.7 (2.3-12.4)	22.25 (9.01-48.50)
S. minutissimus		29	1.9 (0.3-3.8)	7.18 (1.07-14.07)
S. yukonicus		20	2.3 (1.0-3.6)	8.02 (3.64-12.37)
S. caecutiens		31	5.8 (4.0-7.2)	30.40 (21.02-37.49)
S. isodon		23	3.8 (2.3-6.8)	19.79 (12.10-35.63)
S. asper		22	5.3 (2.2-11.9)	20.65 (8.45-46.09)

Полученная нами и используемая в дальнейших расчетах скорость накопления мутаций (скорость замен, substitution rate) для недавних событий для р. *Sorex* составила 18.4 ± 4.6% за миллион лет. Этот результат сопоставим со скоростью, оцененной для событий популяционного уровня для р. *Sorex* в работе Банниковой с соавторами (Bannikova et al., 2018; substitution rate = 13.9%).

4.5. ИСТОРИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ

4.5.1. Митохондриальная ДНК

Результаты анализа распределения попарных дистанций по гену *cytb*, величины SSD, индекса шероховатости (raggedness index, RI), величины статистики D Таджимы и Fs Фу и их значения p приведены в Приложении 5.

В большинстве выборок попарные различий распределены унимодально и не отличается значимо от предсказания модели внезапной экспансии (SEM). Значение RI во всех случая также не противоречило предсказаниям нулевой гипотезы. Среди южноевропейских гаплотипов распределение попарных

дистанций также унимодально, но сумма квадратов отклонений между наблюдаемым и симулированным (с учетом SEM) распределением значимо отличается от ожидаемой при нулевой гипотезе. Распределение попарных различий в Балкано-Дунайской линии (Словения и Венгрия), наоборот, оказалось заметно бимодальным, но не отличалось значимо от SEM. Выборки с территории северной Сибири демонстрируют достоверное отклонение от SEM, что может быть вызвано низким генетическим разнообразием выборки правого берега Енисея.

Тесты на нейтральность Таджимы и Фу отвергают гипотезу селективной нейтральности во всех случаях, кроме выборок из Словении и Венгрии. В последнем случае FS Фу оказывается незначимым.

Значения TMRCA для основных групп, τ (исходя из модели внезапной экспансии) а также времена начала популяционной экспансии оцененные исходя из модели внезапной экспансии и из анализа Скайлайн приведены в Таблице 4.6. и на Рисунке 4.19.

Основываясь на средних и медианных величинах полученных оценок времени, можно предположить следующий сценарий демографической истории *S. araneus*:

1. Медианное значение TMRCA для полной выборки *S. araneus* соответствует последнему ледниковому максимуму (22.7 т.л.н.).

2. Радиация европейской линии (включая отделение восточно-европейской и южно-европейской линии) началась в конце последнего оледенения.

3. TMRCA's ее южно- и восточно-европейской субклад, а также сибирской клады датируются периодом потепления Bølling-Allerød. Последний общий предок образцов из западно-сибирской субклады по нашей оценке жил в бореальном периоде голоцена.

4. Все оценки указывают на то, что рост численности популяций обыкновенной бурозубки начался после (или в конце) Younger Dryas (YD) во всех регионах Европы, за исключением южной Европы, где рост начался в

Bølling-Allerød (в соответствии с результатами Скайлайн). Во всех европейских популяциях, за исключением южной Европы скорость роста численности достигла максимума во время относительно теплых бореальной и атлантической фаз голоцена.

5. Рост численности популяций обыкновенной бурозубки на территории Урала и западной Сибири, в соответствии с данными Скайлайн, также начался после YD, в пребореальном или даже атлантическом периоде. На востоке сибирской части ареала рост численности начался после бореального периода и достиг максимума в суббореальном периоде, одновременно с достижением максимальной скорости роста популяциями Урала и западной Сибири.

Вместе с тем, следует отметить, что доверительные интервалы для наших оценок времени оказались достаточно велики, в первую очередь, благодаря высокой дисперсии использованной нами оценки скорости накопления замен. Однако, даже такие широкие доверительные интервалы оказались несовместимы с гипотезой, подразумевающей, что увеличение численности популяций происходило в период до максимума последнего оледенения (например, во время относительно теплого межледниковья MIS3).

Таблица 4.6. Параметры демографической истории S. araneus в целом и отдельных ее гаплогрупп групп и региональных популяций: TMRCA, τ и время экспансии в соответствии с моделью внезапной экспансии, время начала роста численности популяции (0.1 от максимального роста численности), время достижения максимума роста численности и конец роста (скорость роста=0) в соответствии с анализом Скайлайн.

	TMRCA, т.л.н. (95%CI)	Модель внезапной экспансии		Скайлайн		
		Tau (95%CI)	Время, kya (95%CI)	Начало роста, kya (95%CI)	Макс рост, kya (95%CI)	Конец роста, kya (95%CI)
Южная Сибирь (6-11, 21-25; сибирские гаплотипы)		3.3 (1.0-5.8)	7.8 (2.6-18.2)			
Южная Сибирь (6-11, 20-25)		3.5 (0.9-9.0)	8.5 (2.1-23.4)			

Центральная Сибирь (12-19)		0.5 (0.2-1.3)	1.4 (0.4-3.6)			
Сибирские гаплотипы в Сибири		2.5 (0.9-4.4)	5.9 (1.5-15.9)	4.5 (2.5-8.3)	3.8 (2.0-7.2)	1.6 (0.8-3.0)
Сибирская клада	14.7 (5.1-36.3)	2.2 (0.7-4.6)	5.3 (1.7-12.9)	4.7 (2.6-8.6)	4.0 (2.1-7.6)	1.9 (1.1-3.5)
Западносибирская клада	8.7 (2.8-31.3)	3.0 (1.5-5.9)	7.1 (2.8-14.9)			
Западная сибирь (26-32)***		3.5 (1.4-4.8)	8.3 (3.6-16.7)			
Европейские гаплотипы в Сибири		3.1 (0.9-5.1)	7.4 (2.5-17.5)			
Южный Урал (30-34)		4.8 (1.8-6.1)	11.4 (4.9-23.0)			
Урал и Западная Сибирь (26-38)		4.4 (2.3-5.3)	10.6 (5.3-19.0)	7.3 (3.9-14.0)	4.7 (2.3-9.7)	1.4
Северный Урал (35-38)		4.5 (2.4-6.1)	10.7 (5.2-19.7)			
Север Европейской территории России (39-45)		4.2 (2.3-5.4)	10.1 (5.1-18.2)			
Центральная Россия (46, 51-55)		5.1 (2.9-6.4)	12.2 (6.2-21.2)			
Восточная Фенноскандия и прилежащие территории (56-68)		5.1 (1.8-6.2)	12.2 (5.2-24.1)			
Европейские гаплотипы в восточной Фенноскандии и на прилежащих территориях		3.6 (1.1-5.3)	8.7 (3.1-19.4)			
Сибирские гаплотипы в восточной Фенноскандии и на прилежащих территориях		2.7 (1.2-3.5)	6.4 (2.9-12.2)			
Южная Европа (70-89)	14.3 (4.4-32.7)	5.0 (3.2-5.7)	11.9 (6.5-20.0)	14.2 (7.8-26.6)	12.2 (6.7-22.4)	6.5 (3.7-11.4)
Венгрия и Словения	12.7 (3.9-28.8)					
Восточная Европа (европейские гаплотипы)	13.2 (6.9-20.5)	4.8 (3.1-5.8)	11.4 (6.2-19.5)	9.1 (5.2-16.0)	7.2 (4.0-12.7)	3.7 (2.0-6.9)
Европейская клада	17.3 (5.8-50.1)	4.7 (4.1-6.6)	11.1 (6.3-18.3)	13.1 (7.5-23.0)	9.1 (5.0-16.7)	5.2 (3.0-9.3)
Вся выборка	22.7 (7.9-68.3)	6.3 (4.6-7.0)	15.0 (8.5-24.4)	8.7 (5.0-15.2)	8.0 (4.5-14.3)	4.9 (2.8-8.5)

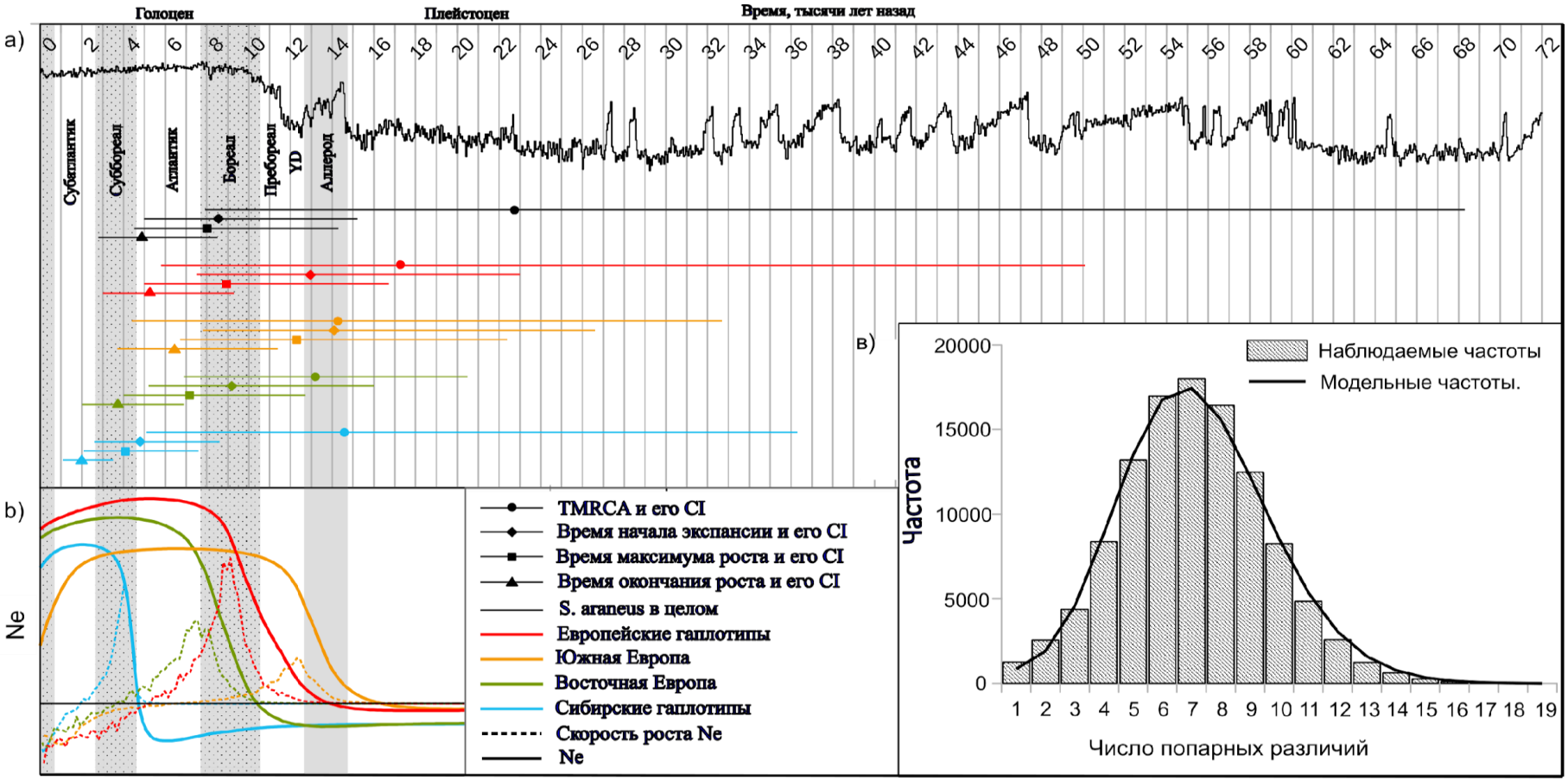


Рис. 4.19. Историческая демография S. araneus. a — графическое представление хронологии демографических изменений у Sorex araneus в целом и в основных гаплогруппах; кривая вверху показывает ледниково-межледниковые циклы, оцененные по морской кислородно-изотопной записи ($\delta^{18}O$). b — анализ исторической демографии основных гаплогрупп S. araneus методом Bayesian Skyline Plot. c — распределение несоответствий (mismatch distribution) в выборке S. araneus.

4.5.2. Данные SNP

Результаты теста Таджимы на основании матрицы SNP (95all) как для совокупной выборки, так и для выборок, представляющих четыре основных географических подразделения (юг, запад европейской части России, Урал, восток европейской части России и Сибирь) во всех случаях указывают на рост эффективной численности популяции (Таблица 4.7.).

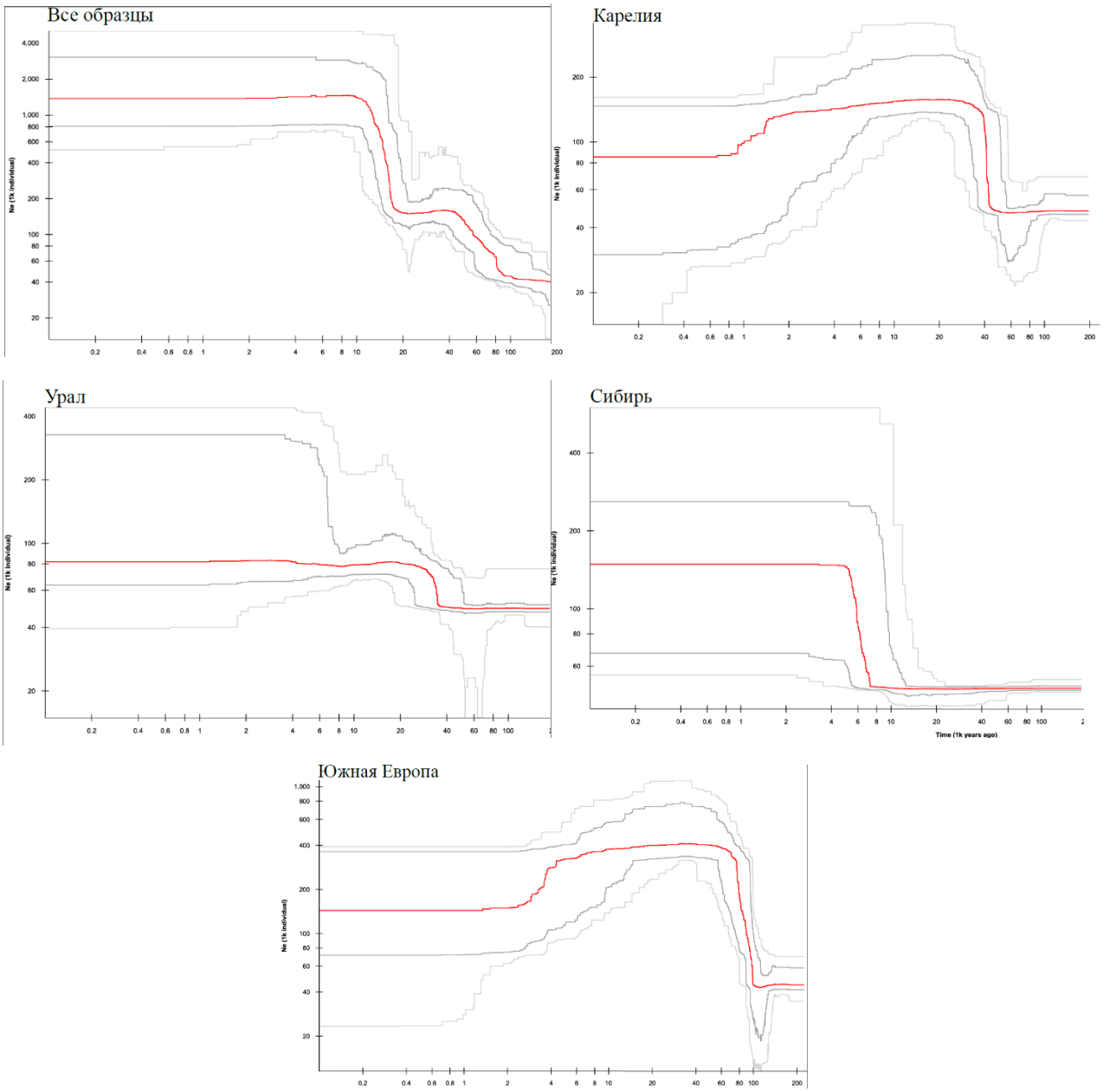


Рис. 4.20. Результаты анализа с StairwayPlot. Графики показывают изменения эффективной численности популяций обыкновенной бурозубки.

Таблица 4.7. Результаты теста Таджимы, выполненного на основе SNP-матрицы 95all.

	Все пробы	Балканы	Европейская территория России	Волга + Урал	Сибирь
Tadjima's D	**-1,814**	**-1,294**	**-1,011**	**-0,726**	**-0,384**
Sd	0,015	0,015	0,020	0,024	0,031

Динамика изменения эффективной численности обыкновенной бурозубки, оцененная в программе Stairwayplot приведена на рисунке (рис. 4.20.). Во всех пяти случаях наблюдается быстрый рост, за которым следует плато. При этом раньше всего рост наступает в Южной Европе, затем в Карелии, несколько позже на Урале и существенно позже в Сибири.

4.6. РЕКОНСТРУКЦИЯ ПРЕДКОВОГО АРЕАЛА

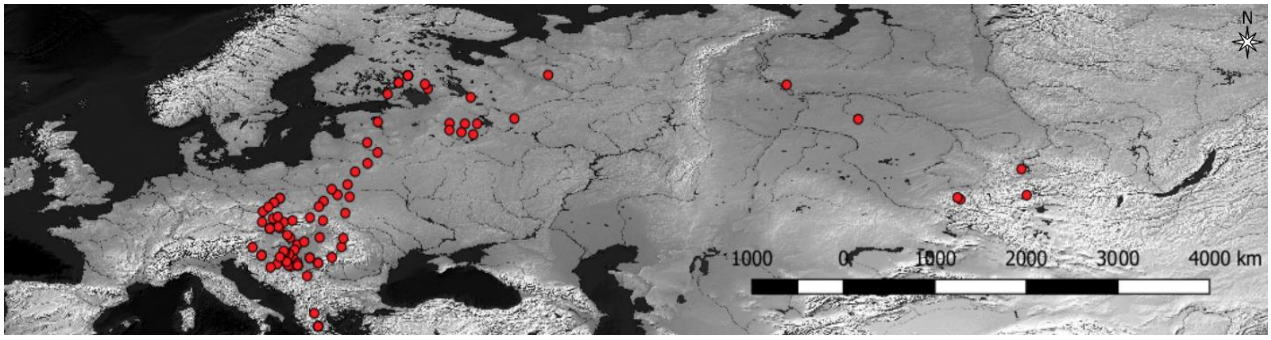


Рис. 4.21. Распределение предполагаемых предковых ареалов последнего общего предка S. araneus.

Результаты реконструкции предкового ареала на основании выравнивания гена *cytb* для корня (root node) изображены на рисунке (Рис. 4.21.) демонстрирует, что последний общий предок современной *Sorex araneus* скорее всего обитал в Южной Европе. Восстановленный ареал предкового гаплотипа расположен к югу от Карпат более чем в 60% реплик. Вместе с тем, в ряде случаев, предковый ареал оказывается в Карелии или даже в Сибири. Это можно объяснить низким разрешением базальной области дерева по *cytb* и наличием обособленного базального гаплотипа в Карелии.

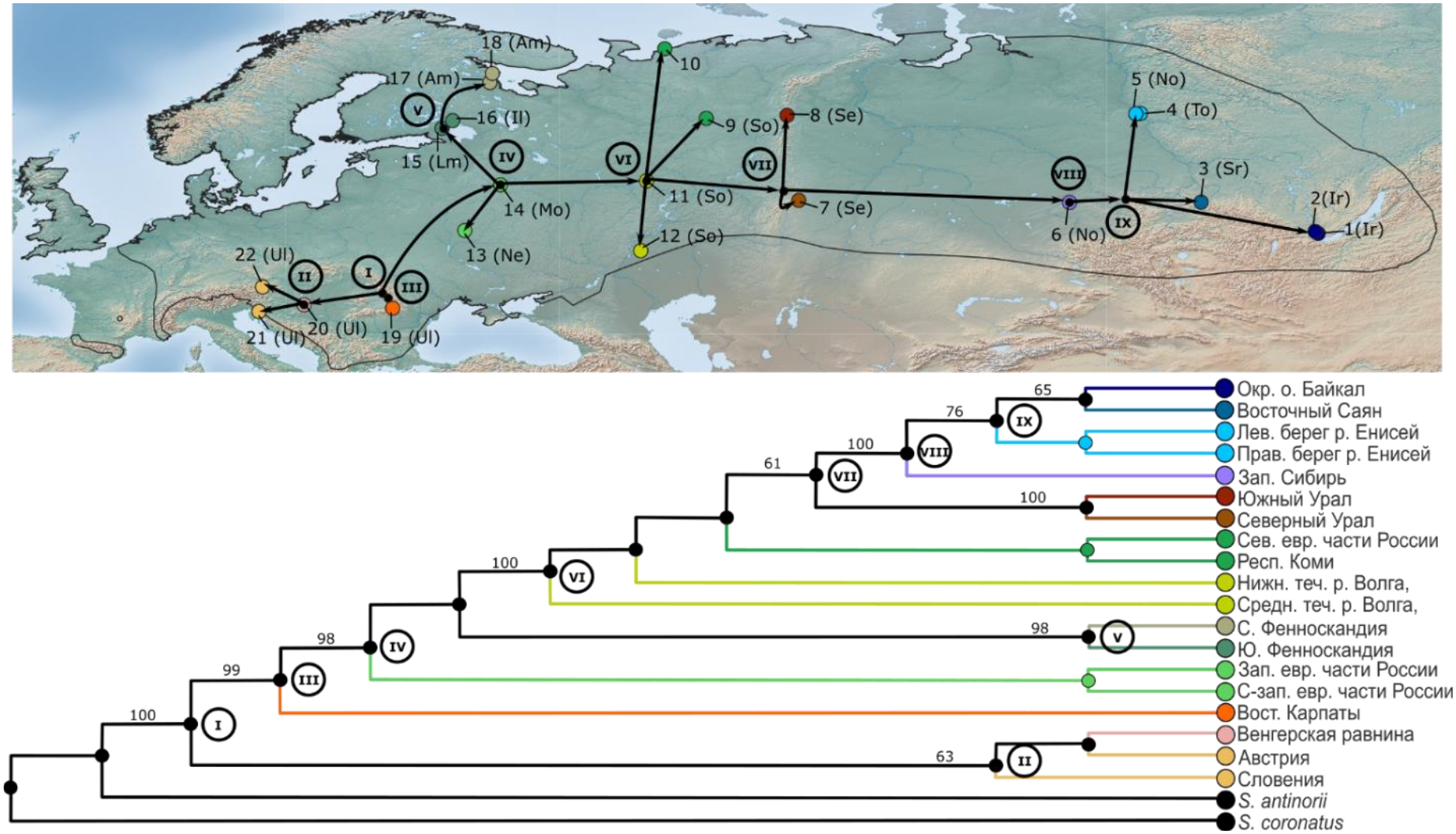


Рис.4.22. Реконструкция предковых ареалов и видовое дерево, построенное методом SVDQuartets. На карте показана MP реконструкция географического положения гипотетических предков, хорошо поддержанных клад, обозначенных римскими цифрами (черные точки). Стрелками показаны возможные пути колонизации.

Географическое положение предка (соответствующего корню дерева) реконструировалось также на основании топологии дерева ML полученного для матрицы SNP (75all). Так как топология дерева была хорошо разрешена и поддержки на большинстве ветвей были относительно высокими, топологическая неопределенность не принималась во внимание. Распространение предка было локализовано в южной Европе (см. рис. 4.22.). Положение предковой популяции для клады ВЕС (IV) реконструировано в центре европейской части России, для клады ВУС (VI) – в среднем Поволжье, для сибирской клады (VIII) – на юге западной Сибири.

4.7. СОПОСТАВЛЕНИЕ ХРОМОСОМНЫХ ДАННЫХ И ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ

Реконструкция истории формирования метацентрических хромосом методом парсимонии (Приложение 9) показывает, что почти ни один из признаков (то есть наличие определенного метацентрика) не может рассматриваться как надежная синапоморфия для каких-либо из хорошо поддержанных молекулярными данными клад. Так, ствол восточноевропейско-сибирской (ВЕС) клады характеризуется появлением метацентриков *kr* и *pq*; однако первый возникает независимо внутри карельской клады, тогда как второй вторично теряется как в карельской, так и в кладе ВУС. Клада ВУС поддерживается появлением метацентрика *mr*, но данный признак вторично утрачивается и независимо приобретается в более поздних узлах. Для стволов сибирской и карельской клад реконструируются исключительно потери метацентриков (*ip* и *go*, соответственно). Примечательно, что уральские образцы расы Серов формируют кладу, поддержанную наличием метацентрика *km*, который не демонстрирует гомоплазии в нашем анализе. Аналогично, все особи расы Ammarnas из Северной Карелии группируются вместе, с высокой поддержкой. В противоположность этому, монофилия рас Illomantsy и Lemi из Южной Карелии нарушается положением одного экземпляра из Lemi. Образцы с левого и правого берегов Енисея (соответствующие расам Новосибирск и Томск) не формируют кластеров в соответствии с расовой принадлежностью. Особи, отнесенные к расе Сок,

образуют парафилетическую группу по отношению к расам Серов, Новосибирск и сибирским расам (Рис. 4.5).

ГЛАВА 5. ОБСУЖДЕНИЕ

5.1 ГРУППА ВИДОВ «ARANEUS»

5.1.1. Разногласия в топологиях, основанных на ядерных генах

Ранее неоднократно предпринимались попытки реконструировать филогенетические связи внутри группы «araneus» или между отдельными ее видами, используя наборы данных из четырех-шести ядерных маркеров (Yannic et al., 2008; 2010; Kunerth et al., 2022; Bannikova et al., 2018). Однако ни одно из этих исследований не привело к получению хорошо разрешенной филогении. К примеру, в работе Bannikova et al. (2018), с использованием различных алгоритмов, были получены три разные топологии для группы «araneus», при этом все они не имели поддержки, за исключением ассоциации *S. tundrensis* + *S. daphaenodon*, что резко контрастировало с гораздо более высокой разрешающей способностью в других частях филогенетического дерева рода *Sorex*. При увеличении количества генов с шести (Bannikova et al., 2018) до двадцати, нам удалось в значительной степени разрешенное дерево, особенно в случае реконструкций, основанных на экзонах.

Деревья, построенные на основе ядерных данных, существенно различались в зависимости от метода реконструкции и типа данных. Неожиданным результатом стало то, что наши наборы данных по экзонам и интронам содержали противоречивые филогенетические сигналы. Дерево на основе экзонов оказалось лучше разрешено по сравнению с деревом на основе интронов. Учитывая, что интроны эволюционируют примерно в два раза быстрее, чем экзоны (Hughes & Yeager, 1997), недостаток информации в интронах не может служить удовлетворительным объяснением этого факта. В целом, интроны считаются надежным источником филогенетической информации, часто превосходящим экзоны как на видовом, так и на более глубоких уровнях (Chen et al., 2017; Foley et al., 2015). Мы полагаем, что наш результат можно объяснить конфликтами внутри набора данных по интронам,

которые трудно выявить из-за недостаточной разрешенности отдельных генетических деревьев.

Топология дерева, построенного на основе суперматрицы из 20 генов, отличается от топологии видового дерева только положением *S. granarius*, однако в обоих случаях только некоторые клады имеют хорошую поддержку. При этом, топология видового дерева совпадает с полученной на основе конкатената экзонов и согласованного дерева (BUCKy) (рис 3.2. A, B и 3.4.). При интерпретации данных, следует учитывать также, что методы построения видовых деревьев более эффективны, по сравнению с использованием суперматриц, на нижних таксономических уровнях (Ogilvie et al., 2016).

Недостаток поддержек в реконструкциях, основанных на 20 ядерных генах, можно объяснить неопределенным положением таких таксонов, как *S. arcticus* и *S. coronatus*, что становится ясным из сравнения экзонных и интронных деревьев. В отличие от экзонного дерева, на интронной топологии *S. arcticus* оказывается в глубине радиации группы, что вероятно приводит к снижению поддержки для базальных узлов. Аналогично, интроны поддерживают кластеризацию *S. coronatus* не с *S. granarius*, а с *S. araneus*, что ухудшает разрешение внутри западной клады.

Филогенетические реконструкции на основании SNP подтверждают правильность топологии, основанной на экзонах и видового дерева. Высокие поддержки всех узлов говорят о достаточности данных, полученных методом Rad-seq для разрешения филогении группы «araneus».

Таким образом, ядерные данные поддерживают следующую топологию. Базальное положение в группе «araneus» занимает *S. arcticus*, за которым следует клада *S. daphaenodon* + *S. tundrensis*. Остальные виды (*S. araneus, S. antinorii, S. satunini, S. coronatus* и *S. granarius*) образуют кладу (мы называем ее западной кладой), в которой *S. satunini* занимает сестринское положение по отношению к остальным видам. *S. granarius* объединяется с *S. coronatus*, в то время как *S. antinorii* оказывается близок к *S. araneus*.

Противоречия между митохондриальными и ядерными филогениями, вероятно, указывают на древние события гибридизации. Сравнение ядерной и митохондриальной топологии позволяет предположить, что существование двух митохондриальных линий *S. satunini* (A и B) объясняется интрогрессией митохондриальной ДНК от предка *S. araneus* или общего предка *S. araneus* и *S. antinorii*, приведшей к появлению гаплогруппы B. Таким образом, южная (A) гаплогруппа *S. satunini* представляет собой истинную митохондриальную ДНК этого вида, как и предполагали ранее Банникова и Лебедев (2010), а также Mackiewicz et al. (2017). Интересно отметить, что, по данным Стахеева и др. (2020), *S. araneus* и *S. satunini*, встречающиеся парапатрически в междуречье Дона и Кубани, способны гибридизировать (был найден один гибридный генотип).

При этом на ядерных филогениях образец *S. satunini* из Закавказья значительно отличается от северокавказских образцов, что коррелирует с существованием двух подгрупп в пределах митохондриальной гаплогруппы A. Закавказский *S. satunini*, возможно, принадлежит к еще не описанному подвиду. Однако генетическое разнообразие этой популяции остается недостаточно изученным для подтверждения ее таксономического статуса.

Подобно *S. satunini*, существование двух митохондриальных гаплогрупп у *S. granarius* можно объяснить интрогрессией мтДНК от *S. araneus*. Все митохондриальные гаплотипы этого вида, секвенированные в более ранних исследованиях Yannic et al. (2008) и Fumagalli et al. (1999), относятся к близкой к *S. araneus* гаплогруппе *S. granarius* I, происходящей из центральной Испании. Более того, гаплотипы *S. araneus* расы Carlit, обитающей в Пиренеях оказываются сестринскими по отношению к *S. granarius* I, как ранее показано Yannic et al. (2008). Вместе с этим вторая митохондриальная линия *S. granarius* (II, Португалия), значительно отличается от *S. araneus* и занимает сестринское положение по отношению к *S. coronatus*. Поскольку такое же положение *S. granarius* занимает на ядерной филогении, можно рассматривать *S. granarius* II как истинную линию мтДНК. *S. granarius* I оказывается линией,

интрогрессированной от *S. araneus*, как и предполагали Yannic et al. (2008, 2010), Makiewicz и др. (2017). Сестринское положение *S. granarius* по отношению к *S. coronatus* также согласуется с результатами Yannic et al. (2008), основанными на изменчивости генов Y-хромосомы. Однако данные по изменчивости аллозимов (Catzeflis et al., 1982; Ruedi, 1998) указывают на близкое родство между *S. araneus* и *S. granarius*, что, напротив, согласуется с тем, что *S. granarius* I – это исходная митохондриальная линия. Вероятно, указанное противоречие является артефактом низкого разрешения используемых аллозимных маркеров.

Митохондриальное дерево противоречит ядерным результатам также и в отношении положения *S. daphaenodon*. Если в митохондриальной (*cytb*) филогении *S. daphaenodon* оказывается сестринской группой по отношению к западной кладе (*S. araneus, S. antinorii, S. coronatus, S. granarius* и *S. satunini*), то по ядерным данным он группируется с *S. tundrensis*. Однако маловероятно, что этот конфликт является проявлением истинного митоядерного несоответствия. Анализ объединенного выравнивания 12 белок-кодирующих митохондриальных генов поддерживает ядерный сценарий, в котором *S. daphaenodon* и *S. tundrensis* - сестринские таксоны с умеренной поддержкой (Приложение 8). Причина, по которой топология *cytb* не совпадает с топологией для всего митохондриального генома, остается неясной. Но, учитывая, что филогенетические отношения между *S. tundrensis, S. daphaenodon* и западной кладой близки к политомии, противоречия между результатами по разным наборам данных, скорее, объясняются недостаточной информативностью отдельных генов.

Относительно низкие поддержки узлов филогении, основанной на последовательности 20 ядерных генов, по сравнению с митохондриальной невозможно объяснить меньшим разрешением, которое дают ядерные гены. 1140 нуклеотидов митохондриального и 13084 ядерного выравнивания содержат сопоставимое количество информативных сайтов. Низкое разрешение может быть следствием разногласия между деревьями для

отдельных ядерных генов в результате неполной сортировки линий или же результатом интрогрессии генов. События гибридизации с участием *S. satunini* и *S. granarius*, описанные выше, указывают на важность ретикулярной эволюции в истории группы *S. araneus*.

Ретикулярный характер эволюции группы видов «araneus» также подтверждается реконструкциями видовых сетей на основании объединенных данных 20 ядерных генов + гена *cytb*, которые предполагают гибридное происхождение *S. coronatus* и *S. arcticus*. Вместе с тем, при использовании для построения сетей более мощных данных – матрицы SNP, поддерживается только одна из этих гипотез – участие *S. arcticus* в гибридизации. Однако второй таксон, участвовавший в этом событии, различается, в первом случае это *S. satunini*, а во втором – *S. daphaenodon*. Сценарий, в котором предок *S. satunini* гибридизирует с предком *S. arcticus*, вряд ли правдоподобен, исходя из современных ареалов этих видов. Гибридизация предков *S. daphaenodon* и *S. arcticus* представляется более вероятной. Гибридизация могла бы происходить на территории Берингии и предшествовать расселению *S. arcticus* по Северной Америке.

Гибридное происхождение *S. arcticus* может объяснить плохую разрешающую способность в основании дерева группы «araneus» по 20 ядерным генам и, кроме того, дает правдоподобное объяснение расхождению между митохондриальными и ядерными оценками времени отделения *S. arcticus* от остальных видов группы. Как видно из Рис. 3.8., первая оценка непропорционально выше, чем вторая.

Второе ретикулярное событие, отраженное в видовых сетях на основании SNP – это гибридизация *S. araneus* и северной линии *S. satunini*. С одной стороны, этот результат согласуется с митохондриальным паттерном, а с другой, не находит отражения в результатах анализа 20 ядерных генов. Последнее может объясняться малой долей (менее 5% по данным анализа SNP).

Однако к результатам реконструкции сетей следует относиться с осторожностью, поскольку, как показано ранее (Kamneva & Rosenberg, 2017), они могут быть чувствительны к деталям методики и объему данных. Также методика не позволяет восстановить сложные сценарии с последовательными гибридизациями, в случае если один таксон участвует во нескольких событиях. (Solis-Lemus & Ane, 2016; Kong et al 2025). Широкоареальный вид *S. araneus* в настоящий момент граничит с несколькими видами группы и, вероятно, граничил с ними ранее. То же самое можно сказать про *S. tundrensis* и *S. daphaenodon*. Кроме того, гибридизация с участием «таксонов-привидений» (ghost lineage, вымерших к настоящему моменту таксонов) тоже не всегда оценивается адекватно (Tricou et al., 2022). В нашем случае подобными таксонами могут оказаться *S. runtonensis* и *S. subaraneus*, которые появились довольно рано в палеонтологической истории группы, имели широкий ареал и возможность контактировать с несколькими современными видами группы «araneus» (Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan, 2018).

Свидетельства гибридизации на основании ABBA|BABA тестов лишь отчасти совпадают с восстановленными по филогенетическим сетям. Вероятны события гибридизации между *S. arcticus* и *S. daphaenodon*, а также между *S. satunini* и *S. araneus.* С другой стороны, часть достоверных тестов (например, указывающие на гибридизацию *S. tundrensis* и предка западноевропейской клады) интерпретировать сложно. Необходимо принимать во внимание, что результаты ABBA|BABA тестов чувствительны (помимо влияния таксонов-приведений) к вариациям эффективной численности (Zheng, Janke, 2018) и скоростей эволюции (Frankel & Ané, 2023).

Таким образом, ядерные гены указывают на наличие в прошлом многократных событий гибридизации между видами группы «araneus», хотя однозначно утверждать, какие именно виды гибридизировали в настоящий момент сложно. С максимальной уверенностью мы можем предполагать наличие следующих ретикулярных событий, которые подтверждаются сопоставлением митохондриальной и ядерной филогений:

1) Гибридизация между *S. granarius* и одной из популяций *S. araneus*. Мы не выявили следов этой ретикуляции в ядерном геноме, что может быть следствием несовершенства использованной методики. Альтернативное объяснение может состоять в фиксации митохондриальных гаплотипов за счет дрейфа в популяции с низкой эффективной численностью, возможно, в сочетании с адаптивным преимуществом более выгодного в условиях похолодания митотипа обыкновенной бурозубки. Адаптивность определенных митотипов в условиях ледниковых похолоданий предполагалась для объяснения ситуации с заимствованием митотипов у иберийских зайцев (Melo-Ferreira et al., 2014). Аналогично, адаптивные различия между митотипами, распространенными на высокогорье и на равнине, была показана для белозубки *Crocidura russula* (Fontanillas et al., 2005).

2) Гибридизация между предковой формой *S. araneus* и *S. satunini*, которая привела к заимствованию мтДНК северной линией *S. satunini*. Следы этой гибридизации в определенной степени сохранились и в ядерном геноме. Это, как и в случае *S. granarius*, может объясняться адаптивными заимствованием.

3) Гибридизация *S. arcticus* с *S. daphaenodon* (наиболее вероятно) или с каким-то другим видом группы. В пользу этого события говорят результаты ABBA|BABA тестов и построения сетей по SNP и по ядерным локусам, а также диспропорция в уровнях митохондриальной и ядерной дивергенции между *S. arcticus* и другими видами группы. Последнее может быть следствием как заимствования митотипа от гипотетической ghost lineage, родственной группе «araneus», так и результатом интрогрессии части ядерного генома от одного из видов группы «araneus».

5.1.2. Проблемы молекулярного датирования группы «araneus»

Наши оценки времен дивергенции видов группы «araneus» по митохондриальным данным оказались несколько выше (на 10%), чем митохондриальные оценки Yannic et al. (2008) и существенно (в 1,5-3,0 раза)

ниже митохондриальных оценок Mackiewicz et al. (2017). Результаты первого анализа основаны на скорости, оцененной на основании трансверсий 3-х положений кодонов, сделанных Fumagalli et al. (1999). Этот метод в целом схож с нашим, поэтому несоответствие, может быть связано с различиями в калибровочных данных, использованных моделях нуклеотидных замен и размере выборки. Различия с Mackiewicz и др. (2017) можно объяснить тем, что в этой работе для калибровки дерева использовали скорость эволюции 3-х положений кодонов около 5,5%, которая, вероятно, является значительно заниженной. Это значение было предложено Hope и др. (2010) для всего гена (всех позиций) *cytb*. В нашем анализе (BEAST) средняя скорость появления замен в гене *cytb* была оценена в 5,7% на миллион лет (95% HPD: 3,5–8,1). Эта скорость (на филогенетических временах) оказалась значительно ниже предыдущих оценок скорости, использованных для датировки недавних событий у *S. araneus* и *S. tundrensis* (Bannikova и др., 2010; Распопова и др., 2018; 2020).

Высокая скорость насыщения митохондриальных генов по сравнению с ядерными может приводить к смещению датировок (Bannikova & Lebedev, 2022). Если калибровочные точки соответствуют более глубоким узлам (как в нашем случае), митохондриальные оценки времен дивергенции окажутся завышенными. Вопреки этому предположению, наши митохондриальные оценки оказались ниже ядерных, за исключением времени отхождения *S. arcticus* (для которого верно обратное). Это означает, что для большинства узлов либо митохондриальные времена недооценены, либо ядерные переоценены. Такое смещение может быть вызвано замедлением эволюции мтДНК при приближении к настоящему времени или ошибкой модели. Альтернативной причиной может быть существенная недооценка ядерного предкового полиморфизма алгоритмом StarBEAST из-за недостаточной географической выборки. Кроме этого, ядерные датировки могут быть искажены интрогрессией, которая, как обсуждалось выше, неоднократно происходила в истории группы «araneus». В случае, когда эффективные

репродуктивные барьеры формируются медленно, а ареалы расширяются быстро, вид имеет высокие шансы вступить в гибридизацию не только при контакте с ближайшей сестринской группой, но и с относительно далеким таксоном. В этом случае интрогрессия генов от генеалогически далекого вида приведет к завышению времени расхождения с ближайшей сестринской группой. Интрогрессия в геном базального вида, напротив, снизит оценку его расхождения с остальной группой. Таким образом, высокая частота ретикулярных событий приведет к усреднению оценок времени.

Противоречие между оценками времени обособления *S. arcticus* можно объяснить двумя альтернативными сценариями. Согласно первому, митохондриальная оценка соответствует истинному времени обособления линии *S. arcticus*, тогда как оценка по ядерным генам занижена из-за гибридизации с неизвестным палеарктическим видом. Согласно второму сценарию, близка к истине как раз оценка по ядерным генам, в то время как митохондриальный геном *S. arcticus* не аутентичен так как был заимствован от неизвестного базального вида. Исходя из топологии видовых сетей, мы считаем первый сценарий более правдоподобным. Однако для подтверждения этой гипотезы необходимы дополнительные данные по изменчивости *S. arcticus* и *S. maritimensis* (который не был рассмотрен в нашем исследовании).

Следует также обратить внимание на различия в оценках времени дивергенции между *S. antinorii* и *S. araneus*. В этом случае датировки по ядерным генам (600 — 800 т.л.н.) оказываются существенно выше митохондриальной оценки (~300 т.л.н.), что указывает на возможность исторической интрогрессии современного митогенома *S. antinorii* от *S. araneus*.

5.1.3. Географическое происхождение группы

Учитывая, что *S. arcticus* и клада *S. daphaenodon* + *S. tundrensis* занимают базальное положение на филогенетическом дереве и все они распространены в Сибири или Неарктике, вероятно, что группа возникла в Восточной

Палеарктике. Это согласуется с реконструкциями ареалов предков, представленными в работе Mackiewicz и др. (2017).

Распространение видов западной клады согласуется с их западно-палеарктическим происхождением и, более того, поддерживает гипотезу о западной Европе как предковой области для *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. araneus* и *S. antinorii*. Это противоречит гипотезе Mackiewicz и др. (2017), предполагающей, что общий предок этих видов имел более широкий ареал, охватывающий как западную, так и восточную Европу. Однако эта гипотеза опирается на допущение о ранней дивергенции *S. granarius* (до обособления линии *S. daphaenodon*). Проверка вышеупомянутых сценариев осложняется неопределенностью филогенетических отношений между ископаемыми и современными видами группы (Rzebik-Kowalska & Pereswiet-Soltan, 2018).

5.2. *SOREX ARANEUS* S. STR

5.2.1. Эволюционная история обыкновенной бурозубки

Число и положение рефугиумов, в которых *S. araneus* сохранялась в период последнего оледенения, а также время возникновения хромосомного полиморфизма до сих пор остаются предметом дискуссий.

Согласно наиболее распространенной гипотезе, группы хромосомных рас (WEKG, NEKG, EEKG и SKG) соответствуют естественным таксономическим группировкам, которые обособились до или во время последнего ледникового максимума в отдельных ледниковых рефугиумах (Searle 1984; Halkka et al. 1987; Taberlet et al. 1994; Hewitt 1996). Этот сценарий подразумевает, что большинство хромосомных рас внутри групп возникли в процессе послеледникового расширения ареала (Ratkiewicz et al. 2002; Shchipanov и Pavlova 2017, 2019) или даже после него, как предполагает стасипатрическая модель (Wójcik 1993; Taberlet et al. 1994). В качестве возможных мест происхождения различных кариогрупп рассматриваются: Алтае-Саянский регион (SKG), южный Урал (NEKG), южные рефугиумы, то есть Балканы или область между Черным морем и Карпатами (WEKG и,

возможно, EEKG) (Searle 1984; Taberlet et al. 1994, 1998; Brünner et al. 2002[3]; Bilton et al. 1998). Важно отметить, что согласно этому сценарию рефугиумы находились в южной части современного ареала вида, где лесные районы могли сохраняться во время последнего ледникового максимума.

Альтернативная точка зрения предполагает, что рефугиумы последнего ледникового максимума располагались в районах с наибольшим современным кариотипическим разнообразием, таких как территория к югу от Балтийского моря, которая была близка к ледниковому фронту в период последнего ледникового максимума (Shchipanov и Pavlova 2017, 2019; Орлов и Козловский 2002; Орлов и др. 2007). Более того, Орлов с соавторами считают, что во время последнего ледникового максимума на этой территории располагались несколько рефугиумов (Орлов и Козловский 2002; Орлов и др. 2007). В этом случае многие (если не большинство) хромосомных рас происходят от отдельных изолированных популяций, переживших последнее оледенение независимо. Основываясь на фенотипических связях между доледниковыми ископаемыми популяциями и современными хромосомными расами Polly (2001, 2019[2]) предполагает доледниковое происхождение некоторых хромосомных рас.

Третий сценарий предлагает происхождение всех современных популяции обыкновенной бурозубки из единого рефугиума, существовавшего во время последнего ледникового максимума. Вероятно, такой рефугиум мог находиться на Балканах и в Карпатах. В рамках этой гипотезы хромосомные расы возникли преимущественно в постледниковый период. Ключевую роль в фрагментации ареала могло играть короткое похолодание позднего дриаса (Распопова и др. 2018; Thaw et al. 2019).

Несмотря на высокую кариотипическую структурированность ареала *S. araneus*, митохондриальное разнообразие демонстрирует очень слабую структуру. Единственное хорошо поддержанное подразделение, это обособление изолированной в Пиренеях популяции *S. araneus* хромосомной расы Carlit. Генетическая дистанция по *cytb* между образцами этой расы и

остальными образцами составляет около 1.25% (Yannic et al., 2008). Ближайшими гаплотипами к гаплотипам расы Carlit являются последовательности *S. granarius* из восточной части ее ареала. Долгое время было непонятно, какие из этих гаплотипов являются аутентичными. Данные секвенирования X-сцепленных и аутосомных генов указывают на то, что сходство *S. araneus* расы Carlit и *S. granarius* скорее всего обусловлено заимствованием мтДНК последним от первого (Yannic et al., 2010). Данные нашей работы окончательно подтвердили эту гипотезу (Raspopova et al., 2023). Положение расы Carlit на митохондриальном дереве указывает на ее реальную обособленность от остальных популяций *S. araneus*. Можно предположить, что ее история связана с изоляцией в течении холодных периодов позднего плейстоцена в отдельном пиренейском рефугиуме. Отсутствие сходных митотипов на остальной части Европы указывает на длительный характер изоляции расы Carlit от остальной части ареала вида. Для подтверждения этой гипотезы требуется более детальное исследование изменчивости ядерного генома представителей этой расы. Учитывая недостаток данных и независимую историю, мы не включаем в анализ данные по расе Carlt, подразумевая, что ее история, вероятно, не связана с историей остальных популяций вида.

Исследования ядерной (Bannikova et al. 2005) и митохондриальной ДНК (Ratkiewicz et al. 2002; Распопова и Щипанов 2011) не показали связи молекулярной изменчивости с хромосомной структурой на уровне рас или даже групп. Единственная работа, продемонстрировавшая значительное митохондриальное подразделение, исследовала изменчивость D-петли в популяциях *S. araneus* Фенноскандии (Lundqvist et al. 2011) и выявила значительную дифференциацию между южной Финляндией и остальной частью Фенноскандии, что, однако, не соответствовало двум основным кариотипическим группам в этом районе.

Наиболее очевидным и прямым объяснением отсутствия генетической структуры является недавняя (постледниковая) экспансия из единого LGM

рефугиума (как, например, предполагалось в Bannikova et al. 2005). В то же время, в ряде других исследований, TMRCA *S. araneus* относят к среднему плейстоцену (Ratkiewicz et al. 2002; Mackiewicz et al. 2017), а время экспансии вида предшествует последнему ледниковому максимуму (Ratkiewicz et al. 2002). Возможно, такие ранние оценка объясняются использованием заниженной скорости накопления мутаций. Это может быть связано с феноменом уменьшения оценки скорости эволюции митохондриальной ДНК при увеличении времени дивергенции (rate decay, Ho et al. 2005). Кроме того, неясно, насколько низкое разрешение митохондриальных реконструкций обусловлено низкой информативностью одного митохондриального гена *cytb*.

Согласно нашим данным, последний общий предок всех современных *S. araneus* жил на территории южной Европы, предположительно, в период последнего оледенения. Общий паттерн генетической изменчивости как митохондриальной, так и ядерной ДНК указывает на то, что основной источник генетического разнообразия обыкновенной бурозубки располагается на Балканах, в Карпатах и в бассейне Дуная. Результаты анализа демографической динамики показывают, что экспансия митохондриальных гаплотипов в этом регионе была менее выраженной, что согласуется с его ролью рефугиума. Гаплотипы из южной Европы занимают базальное положение на филогенетическом дереве, построенном как на основании мтДНК, так и на основании SNP *S. araneus*. Также идею расселения вида с запада на восток подтверждает парсимониальная реконструкция географического положения предковой популяции для ядерных и митохондриальных данных, которая указывает на то, что наиболее вероятной областью происхождения современных *S. araneus* является юго-восточная Европа. Следует отметить, что обыкновенная бурозубка присутствовала в палеонтологических находках в юго-восточной Европе начиная со среднего и верхнего плейстоцена и до голоцена (например, Peshev et al., 2004; Dimitrijevic, 1996). В частности, она обнаружена в верхнеплейстоценовых отложениях в

Divje Babe (Словения), где за последние 100 тысяч лет не происходило существенных изменений фауны (Toškan и Kryštufek, 2007).

В соответствии с нашей оценкой, основанной на относительно высокой скорости митохондриальной эволюции, экспансия *S. araneus* в целом и его основных клад происходила в послеледниковые времена. Эта скорость была получена на основании предположения, что большинство бореальных видов рода *Sorex* прошли период пространственной и демографической экспансии только после восстановления хвойного (таежного) пояса в позднейшем плейстоцена / начале голоцена, как следует из пыльцевых и макрофоссильных данных (Andreev and Tarasov, 2013). При этом, времена существования последнего общего предка для большинства клад попадают в послеледниковое время, тогда как последний общий предок всего вида *S. araneus* можно отнести к последнему ледниковому максимуму (кроме расы Carlit). Время экспансии западных популяций предваряет таковое восточных. Это может быть интерпретировано как указание на относительно недавний возраст колонизации Сибири.

Филогенетические реконструкции на основании SNP отражают многоуровневую структуру изменчивости ареала обыкновенной бурозубки. На первом уровне вид подразделяется на Южно-европейскую группу, распространенную на территории Балкан и в долине Дуная и Восточноевропейско-сибирскую кладу, занимающую территорию восточной Европы и сибирскую часть ареала. Далее обособляется популяции запада европейской части России и Карелии. Следующий уровень объединяет бурозубок волжского левобережья, северо-востока европейской части России и Урала. И наконец, на последнем уровне обособлены популяции Сибири. Тем самым данные SNP свидетельствуют в пользу формирования современного ареала обыкновенной бурозубки за счет расселения из единого рефугиума, располагавшегося на территории Балкан.

Гипотеза о существовании ледникового рефугиума обыкновенной бурозубки на территории Балканского полуострова высказывалась ранее на

основании хромосомных данных (Searle, 1984), однако чаще всего эту территорию рассматривали как центр происхождения WEKG. Гипотеза о происхождении всех современных популяций вида от населения Балканского рефугиума рассматривалась как возможная, но недостаточно доказанная (White et al., 2019). Полученные геномные данные существенно увеличивают поддержку гипотезы единого южно-европейского рефугиума, находившегося на территории Балкан и (или) в долине Дуная. Однако, где именно обитала предковая популяция, пока определить невозможно. Возможно, рефугиум обладал внутренней структурой, т.е. на рефугиальной территории существовали не одна, а несколько региональных популяций, между которыми в определенные моменты восстанавливался поток генов. Подобные региональные популяции могли существовать не только на Балканах, но и на восточном склоне Альп и на южных склонах Карпат, как это предполагают Уайт с коллегами (White et al., 2019). В пользу этого говорит тот факт, что по данным SNP экземпляры из Румынии существенно отличаются от популяций из Венгрии и Словении. Следует отметить, что существование нескольких (возможно связанных между собой) рефугиумов на территории от Альп до восточных Карпат и южных Балкан поддерживается данными по филогеографии основных видов деревьев лесного пояса Европы (Gomory et al., 2020).

5.2.2. Проблема интерпретации сибирской гаплогруппы

Одним из интригующих результатов нашего митохондриального анализа является существование обособленной сибирской митохондриальной клады. Эта гаплогруппа примечательна своим дизъюнктивным распространением: она фиксирована в популяциях центральной Сибири и, в то же время, встречается с высокой частотой в южных частях Карелии и Финляндии. Территория между этими двумя районами (включая Урал) заселена землеройками с исключительно европейскими гаплотипами. Присутствие сибирских гаплотипов в южной Финляндии, но не в других

частях Фенноскандии, объясняет выявленную Lundqvist et al., (2011) картину регионального разнообразия на основе данных по D-петле.

Гаплотипы из Карелии и Сибири не образуют отдельные подклады, что указывает на относительно недавнюю радиацию сибирской клады. Это согласуется с постледниковым временем существования последнего общего предка (TMRCA) сибирской клады. Распределение сибирских гаплотипов объяснить сложно. В качестве гипотезы, можно предположить, что наблюдаемый паттерн является результатом взаимодействия отбора и демографических факторов. Не исключено, что европейские гаплотипы могут обеспечивать селективное преимущество в более теплом климате, а сибирские в более холодном. В начале расселения в растущей популяции могли присутствовать гаплотипы обеих гаплогрупп. Возможно, разнонаправленный отбор в контрастных климатических условиях (теплый умеренный климат против холодного бореального) значительно повлиял на распределение сибирской и европейской линий.

Кроме того, нельзя исключать роль предполагаемых вторичных рефугиумов, которые могли бы быть связаны с временем позднего дриаса (11.6-12.7 т.л.н, YD). Сибирская клада могла сформироваться в результате первой волны колонизации, которая, предположительно, произошла между LGM и YD, например, в Аллереде (12.7-13.9 т.л.н.). Впоследствии она могла сохраниться во время похолодания YD в предполагаемом восточном рефугиуме (например, на Урале или в прилегающей Восточной Европе). Согласно этому сценарию, сибирская группа вновь заселила некоторые части северной России и Сибири после YD, но впоследствии была заменена гаплотипами европейской клады, которые распространились по большей части ареала во время более поздней экспансии из Балканского рефугиума. Эта гипотеза согласуется со сценарием колонизации Британии, который подразумевает две последовательные волны расселения с континента (Searle и Wilkinson, 1987; Searle и др., 2009).

Однако анализ ядерных данных не подтверждает близости карельских и сибирских образцов. Образцы из Карелии формируют единую монофилетическую группу, далекую от сибирской клады. При этом сибирская клада вложена внутрь разнообразия Волго-Уральско-Сибирской клады. Карельская клада разделяется на две подклады, состав которых примерно соответствует популяциям с преобладанием европейских и сибирских митотипов. Таким образом, близость митотипов из южной Карелии и Сибири оказывается феноменом, который затрагивает исключительно мтДНК и не имеет очевидных корреляций с изменчивостью ядерного генома. Тем самым не подтверждается гипотеза о существовании общего источника заселения Карелии и Сибири, что косвенно указывает на большую вероятность селективного сценария.

5.3. ЭВОЛЮЦИЯ КАРИОТИПА

5.3.1. Молекулярная и кариотипическая эволюция в группе “araneus”

Для рода *Sorex* в целом и для группы *S. araneus* в частности было предпринято множество попыток реконструкции филогении на основе хромосомных перестроек (Biltueva et al., 2011; Mackiewicz et al., 2017; Volobouev & Dutrillaux, 1991). Результаты реконструкций на основе кариотипов варьировали в зависимости от используемых априорных моделей преобразования признаков (например, относительная вероятность слияний и разделений) и использованного алгоритма. Сопоставление структуры ядерного филогенетического дерева с кариотипическими данными показывает, что наличие общей хромосомной перестройки (например, метацентрической хромосомы) не обязательно является синапоморфией. Так, метацентрик *af* обнаружен у всех видов, кроме *S. granarius*, *S. tundrensis* и *S. arcticus* (*S. maritimensis*). Согласование распределения *af* с филогенетическим деревом видов указывает на необходимость как минимум двух событий гомоплазии. Отсутствие *af* у *S. maritimensis*, вероятно, является примитивным состоянием. Вместе с тем, согласно Biltueva et al. (2011), кариотип этого вида

включает элемент *af* – *af1*, который был получен из еще меньшей ассоциации *a1f1*, содержащейся в предковом кариотипе рода *Sorex*. Таким образом, отсутствие метацентрика *af* (и присутствие акроцентриков *a* и *f*) у *S. granarius* стоит рассматривать не как унаследованное примитивное состояние, а как результат вторичного центромерного разделения. Также следует отметить, что хотя ядерные данные четко показали, что *S. granarius* более удален от *S. araneus* и *S. antinorii*, чем предполагалось в предыдущих исследованиях мтДНК, его новая филогенетическая позиция не соответствует гипотезе о том, что он унаследовал свой акроцентрический кариотип от общего предка группы. Кариотип *S. tundrensis* является наиболее перестроенным в группе, поэтому неясно, является ли отсутствие *af* у этого вида производным или примитивным состоянием; в последнем случае необходимо объяснить наличие *af* и у его сестринского таксона *S. daphaenodon* и в западной кладе параллелизмом (слияние *af1+f2* → *af*). Другие метацентрики, общие для нескольких видов, включают *bc* (*S. araneus*, *S. antinorii*, *S. satunini*), *jn* (*S. coronatus* и *S. satunini*), и *lo* (*S. coronatus*, *S. satunini*, *S. antinorii*). Ни один из этих наборов таксонов не соответствует монофилетической группе, что также указывает на гомоплазию. Важно подчеркнуть, что отсутствие филогенетического разрешения в хромосомных данных можно объяснить не только параллелизмами, реверсиями или гемиплазией, но и воздействием ретикулярных событий, высокая вероятность которых подчеркивается молекулярными данными.

5.3.2. Молекулярная и кариотипическая эволюция в группе S. araneus s.str.

Несмотря на то, что митохондриальная структура не полностью соответствует хромосомным группам, можно проследить определенные (хотя и неполные) корреляции между хромосомными и молекулярными вариантами.

Во-первых, все исследованные бурозубки Сибирской кариотипической группы (SKG) несут сибирские гаплотипы. Однако распределение этой митохондриальной клады шире, чем у кариотипической группы, так как в восточных популяциях расы Новосибирск (связанной с североевропейской

группой хромосомных рас) также доминируют сибирские гаплотипы. Это несоответствие можно объяснить генным потоком между соседними популяциями двух кариотипических групп. Связь между хромосомным полиморфизмом и распределением сибирских гаплотипов менее очевидна в южной Фенноскандии. Здесь сибирская гаплогруппа ограничена преимущественно скандинавскими хромосомными расами, предположительно восточного происхождения (White et al. 2019), т.е. расами Леми, Иломантси, Калвиса и Кухмо. Одновременно мы не обнаружили сибирских гаплотипов в хорошо изученной расе Серов, которая часто рассматривается как возможный предок восточных скандинавских рас (Polyakov et al. 2000).

Во-вторых, существует очевидная связь между распространением западносибирской субклады и близкими хромосомными расами Новосибирск и Серов. Соответствие это, однако, неполное, поскольку на западном склоне Урала популяции расы Серов содержат значительную долю не-западносибирских гаплотипов.

Наконец, молекулярная гипотеза, постулирующая единый рефугиум в Балкано-Дунайском бассейне, согласуется с тем, что этот регион населен хромосомными расами с большим количеством акроцентриков (Ulm, Pelister), что соответствует вероятному предковому состоянию (Taberlet et al. 1994; Biltueva et al. 2011; Searle and Wójcik 1998). White et al. (2019) предположили, что кариотип предковой популяции *S. araneus* содержал только два метацентрика (*hi* и *gm*) помимо видоспецифичных, что является состоянием, обнаруженным, например, в расе Ulm. Этот сценарий хромосомной эволюции предполагает, что сибирские расы произошли от полностью метацентрических европейских рас и предполагает несколько разделений метацентрических хромосом для объяснения существования высоко акроцентрических рас (например, Байкальской) на восточной периферии ареала.

С другой стороны, основываясь на модели двухволновой колонизации, можно предположить, что только ассоциация *hi* была зафиксирована в

рефугиальной предковой популяции в начале первой волны экспансии, в результате чего она распространилась по большей части современного ареала. Ареал метацентрик *gm* мог сформироваться во время второй волны колонизации или даже после нее (стасипатрическая модель). Этот взгляд поддерживается фактом, что хромосома *hi* является единственным широко распространенным вариабельным метацентриком, присутствующим в нескольких географически удаленных друг от друга “примитивных” акроцентрических расах, таких как раса Байкал в Сибири и Nogat в Западной Европе, тогда как *gm* ограничен в основном европейской частью ареала к западу от Волги. Присутствие последнего в сибирской расе Зима можно объяснить параллелизмом (Pavlova et al. 2017). Согласно данному сценарию, все метацентрические сибирские расы эволюционировали от предковой сибирской расы, идентичной расе Байкал.

На основании данных SNP особи, принадлежащие одной расе, часто не образуют монофилетических групп. Например, не объединяются представители расы Сок с нижней и средней Волги. Раса Новосибирск также не образует монофилетической группы, так как образцы из Бердска не объединяются с образцами с левого берега Енисея. С другой стороны, представители расы Серов из двух географически удаленных локалитетов образуют кладу.

Группы рас также не всегда образуют отдельные клады. В частности, сибирская клада включает в себя всех представителей сибирской группы рас, но также восточные локалитеты расы Новосибирск. Североевропейская группа рас (Серов, Новосибирск, Lemi, Ilomantsi, Ammarnas) формирует парафилетическую ассоциацию относительно сибирских рас. Западноевроепейская группа рас (Ulm, Москва, Нерусса) образует парафилетическую группу относительно всех остальных исследованных рас.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование большого количества ядерных локусов (SNP) позволило получить разрешенную топологию группы “araneus”, что ранее не удавалось ни на основе митохондриальных, ни на основе ограниченного числа ядерных маркеров. Несмотря на то, что, в отличии от других групп рода *Sorex* группа “araneus” характеризуется высокой скоростью хромосомной эволюции, что должно было бы способствовать быстрому формированию репродуктивных барьеров, мы обнаружили значительный вклад ретикулярных событий в эволюцию группы.

Sorex araneus – один из широкоареальных видов группы “araneus”, замечательный своей хромосомной изменчивостью. Ранее было выдвинуто несколько гипотез относительно времени и характера формирования его современного ареала, включая возможную роль ледниковых рефугиумов. На основе анализа митохондриальных и геномных ядерных данных было показано, что формирование современного ареала *S. araneus* происходило в результате недавнего, послеледникового, расселения из рефугиума, расположенного на Балканском полуострове или в Карпатском регионе.

Сопоставление данных SNP и хромосомных данных показывает, что современный уровень знаний о хромосомном полиморфизме в группе *“araneus”* недостаточен для объяснения филогенентических отношений как между видами, так и между хромосомными расами *S. araneus*. Присутствие определенных метацентриков не является надежной синапоморфией ни для видов группы, ни для групп рас обыкновенной бурозубки. Реконструкция филогенетических отношений на основании кариотипов в обоих случаях затруднена как возможными параллелизмами в формировании метацентриков и гемиплазиями, так и вероятными ретикулярными процессами.

ВЫВОДЫ

1. Полученная разрешенная филогения группы видов *Sorex araneus* указывает на базальное положение восточно-палеарктических и неарктических видов и монофилию видов, распространенных в Западной Евразии.

2. В эволюции видовой группы имели место как минимум два ретикулярных события, в которых с одной стороны участвовала *S. araneus*, а с другой *S. granarius* и *S. satunini*, на что указывает сопоставление ядерной и митохондриальной филогении.

3. Анализ ядерных данных позволяет предположить ретикулярное событие с участием *S. arcticus*.

4. Расселение *S. araneus* происходило с запада на восток, сибирская часть ареала была колонизирована последней, на что указывает филогеографическая структура вида.

5. Существование сибирской группы митохондриальных гаплотипов не отражается в ядерной филогении, что затрудняет интерпретацию их дизъюнктивного распространения.

6. И ядерные и митохондриальные данные не полностью соответствуют объединению популяций в хромосомные расы и группы рас.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность моему научному руководителю Банниковой Анне Андреевне за неоценимую помощь, поддержку, направление и терпение на всех этапах работы. Благодарю Владимира Святославовича Лебедева за большую помощь в работе с данными и интерпретации результатов.

Я благодарна А.В. Купцову, Н.А. Щипанову, С.В. Павловой за сотрудничество в полевых исследованиях, Н.А. Щипанову, Б.И. Шефтелю, А.В. Абрамову, В.М. Малыгину, С.В. Павловой и многих других за предоставленный материал.

Также хочу поблагодарить Т.В. Неретину за помощь в освоении методик и предоставленный доступ к возможностям лаборатории эволюционной геномики, У.В. Симакову и В.Н. Москаленко за помощь в лабораторной работе, И.В. Артюшина за помощь в обработке полногеномных данных.

Благодарю коллектив кафедры Зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова за поддержку.

Выражаю глубокую признательность своей семье, друзьям и коллегам за помощь и поддержку.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алтухов Ю. П. Биохимическая генетика популяций и эволюция // Молекулярные механизмы генетических процессов: молекулярная генетика, эволюция и генетическая инженерия. — М.: Наука, — 1982. — С. 89–112.
2. Банникова А.А., Лебедев В.С. Молекулярно-генетическая неоднородность кавказской землеройки-бурозубки *Sorex satunini* (Mammalia, Lipotyphla, Soricidae) по маркерам мтДНК как вероятное последствие древней гибридизации // Молекулярная биология. – 2010. – Т. 44. – №. 4. – С. 746-750.
3. Булатова Н.Ш., Павлова С.В. Хромосомная раса в эпицентре гибридных зон // Информационный вестник ВОГиС. – 2007. – Т. 11. – №. 2. – С. 432-435.
4. Вирина Е.И., Зажигин В.С., Шер А.В. Палеомагнитная характеристика типовых местонахождений олерского фаунистического комплекса (Колымская низменность) // Известия АН СССР. Серия Геология. – 1984. – №. 11. – С. 61-72.
5. Григорьева О.О., Опарин М.Л., Потапов С.Г., Орлов В.Н. Генетическая структура изолированной популяции обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Mammalia) по данным изменчивости микросателлитных локусов // Доклады Академии наук. – 2012. – Т. 446. – №. 2. – С. 232.
6. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука. – 1983.
7. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш., Козловский А.И., Балакирев А.Е. Иерархия внутривидовых таксонов обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora), и таксономическая структура вида млекопитающих // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83. – №. 2. – С. 199-212.
8. Орлов В.Н., Козловский А.И. Роль ледниковых эпох в формировании хромосомного полиморфизма у обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. (Insectivora, Mammalia) // Доклады Академии наук. Серия биологическая. – 2002. – Т. 386. – С. 462-465.
9. Орлов В.Н., Козловский А.И., Окулова Н.М., Балакирев А.Е. Послеледниковая реколонизация Европейской России обыкновенной бурозубкой *Sorex araneus* // Russian Journal of Theriology. – 2007. – Т. 6. – №. 1. – С. 97-104.
10. Поляков А.В., Панов В.В., Ладыгина Т.Ю., Бочкарев М.Н., Родионова М.И., Бородин П.М. Хромосомная эволюция обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L. в послеледниковое время на Южном Урале и в Сибири // Генетика. – 2001. . – Т.37. №. 4. – С. 448-455.
11. Распопова А.А., Банникова А.А., Лебедев В.С. Филогеография и демографическая история обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L.,

1758 (Eulipotyphla, Mammalia) // Генетика. – 2018. – Т. 54. – №. 12. – С. 1426-1441.
12. Распопова А.А., Щипанов Н.А. Вариабельность участка гена цитохрома b у разных хромосомных рас и популяций обыкновенной бурозубки *Sorex araneus* L., 1758 // Генетика. – 2011. – Т. 47. – №. 4. – С. 462-470.
13. Стахеев В.В., Махоткин М.А., Григорьева О.О., Корниенко С.А., Макариков А.А., Панасюк Н.В., Орлов, В.Н. Первые сведения о зоне контакта и гибридизации криптических видов бурозубок *Sorex araneus* и *Sorex satunini* (Eulipotyphla, Mammalia) // Доклады Российской академии наук. Науки о жизни, – 2020. – Т. 494. №. 1. – С..517-521.
14. Холодова М.В. Сравнительная филогеография: молекулярные методы, экологическое осмысление // Молекулярная биология. – 2009. – Т. 43. – №. 5. – С. 910-917.
15. Шер А.В. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. – М.: Наука. – 1971.
16. Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Булатова Н.Ш., Калинин А.А., Куприянова И.Ф. Уральская хромосомная раса Серов обыкновенной бурозубки *(Sorex araneus* L.: Insectivora, Mammalia) в полидоминантной темнохвойной тайге на севере Европейской части России // Доклады Академии наук. – 2005. – Т. 404. – №. 2. – С. 281-285.
17. Щипанов Н.А., Бобрецов А.В., Куприянова И.Ф., Павлова С.В. Межрасовая и межпопуляционная изменчивость фенотипических (краниальных) признаков обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L., 1758) // Генетика. – 2011. – Т. 47. – №. 1. – С. 76-86.
18. Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В. Распределение обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus* L.) двух хромосомных рас в зоне интерградации: может ли изменение типа расселения поддерживать независимость генных частот? // Генетика. – 2008. – Т. 44. – №. 6. – С. 734-745.
19. Щипанов Н.А., Булатова Н.Ш., Павлова С.В., Щипанов А.Н. Обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*) – модельный вид эколого-эволюционных исследований // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88. – №. 8. – С. 975-989.
20. Щипанов Н.А., Павлова С.В.. Роль популяционного структурирования в формировании кариотипического разнообразия обыкновенной бурозубки Sorex araneus (Lipotyphla, Mammalia) // Экология. – 2019. – Т. 50. – №. 2. – С. 101-111.
21. Abramov A.V., Bannikova A.A., Chernetskaya D.M., Lebedev V.S., Rozhnov V.V. The first record of *Episoriculus umbrinus* from Vietnam, with notes on the taxonomic composition of *Episoriculus* (Mammalia, Soricidae) // Russian Journal of Theriology. – 2017. – V. 16. – №. 2. – P. 117-128.

22. Agadjanian A.K. The history of mammalian communities and paleogeography of Altai Mountains in the Paleolithic // Paleontological Journal. – 2005. – V. 39. – №. 6. – P. 645-820.
23. Andersson A.C. Postglacial Population History of the Common Shrew (*Sorex araneus*) in Fennoscandia: Molekylära studier av återkolonisation, könsbundet genflöde och kromosomrasbildning (Doctoral dissertation). – Acta Universitatis Upsaliensis. – 2004.
24. Andersson A.C., Alström-Rapaport C., Fredga K. Lack of mitochondrial DNA divergence between chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus*, in Sweden. Implications for interpreting chromosomal evolution and colonization history // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14. – №. 9. – P. 2703-2716.
25. Andreev A.A., Tarasov P.E. Northern Asia. In: Elias S.A. (ed) The Encyclopedia of Quaternary Science, vol. 4. – Amsterdam: Elsevier, – 2013. – P. 164-172.
26. Balloux F., Brunner H., Lugon-Moulin N., Hausser J., Goudet J. Microsatellites can be misleading: an empirical and simulation study // Evolution. – 2000. – V. 54. – №. 4. – P. 1414-1422.
27. Balloux F., Ecoffey E., Fumagalli L., Goudet J, Wyttenbach A, Hausser J. Microsatellite conservation, polymorphism, and GC content in shrews of the genus *Sorex* (Insectivora, Mammalia) // Molecular Biology and Evolution. – 1998. – V. 15. – P. 473-485.
28. Balloux F., Lugon-Moulin N., Hausser J. Estimating gene flow across hybrid zones: how reliable are microsatellites? // Acta Theriologica. – 2000. – V. 45. – Suppl. 1. – P. 93-101.
29. Banaszek A., Fedyk S., Szałaj K.A., Chętnicki W. A comparison of spermatogenesis in homozygotes, simple Robertsonian heterozygotes and complex heterozygotes of the common shrew (*Sorex araneus*) // Heredity. – 2000. – V. 84. – P. 570-577.
30. Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Molecular Biology and Evolution. – 1999. – V. 16. – №. 1. – P. 37-48.
31. Bannikova A.A., Bulatova N.S., Lebedev V.S., Kramerov D.A. Mitochondrial and nuclear DNA variability of the East European and Siberian chromosome races of the common shrew *Sorex araneus*. In: Evolution in the *Sorex araneus* Group: Cytogenetic and Molecular Aspects: 7th Meeting Intern. *Sorex araneus* Cytogenetics Committee (ISACC). – St. Petersburg, – 2005. – P. 14-15.
32. Bannikova A.A., Chernetskaya D., Raspopova A., Alexandrov D., Fang Y., Dokuchaev N., Sheftel B., Lebedev V. Evolutionary history of the genus *Sorex* (Soricidae, Eulipotyphla) as inferred from multigene data // Zoologica Scripta. – 2018. – V. 47. – №. 5. – P. 518-538.
33. Bannikova A.A., Dokuchaev N.E., Yudina E.V., Bobretzov A.V., Sheftel B.I., Lebedev V.S. Holarctic phylogeography of the tundra shrew (*Sorex*

tundrensis) based on mitochondrial genes // Biological Journal of the Linnean Society. – 2010. – V. 101. – №. 3. – P. 721-746.
34. Bannikova A.A., Lebedev V.S. The concept of the modern molecular clock and experience in estimating divergence times of Eulipotyphla and Rodentia // Biology Bulletin Reviews. – 2022. – V. 12. – №. 5. – P. 459-482.
35. Basset P., Yannic G., Brünner H., Hausser J. Restricted gene flow at specific parts of the shrew genome in chromosomal hybrid zones // Evolution. – 2006[2]. – V. 60. – №. 8. – P. 1718-1730.
36. Basset P., Yannic G., Hausser J. Chromosomal rearrangements and genetic structure at different evolutionary levels of the *Sorex araneus* group // Journal of Evolutionary Biology. – 2008. – V. 21. – №. 3. – P. 842-852.
37. Basset P., Yannic G., Hausser J. Genetic and karyotypic structure in the shrews of the *Sorex araneus* group: are they independent? // Molecular Ecology. – 2006[3]. – V. 15. – №. 6. – P. 1577-1587.
38. Basset P., Yannic G., Yang F., O'Brien P.C., Graphodatsky A.S., Ferguson-Smith M.A., Balmus G., Volobouev V.T., Hausser J. Chromosome localization of microsatellite markers in the shrews of the *Sorex araneus* group // Chromosome Research. – 2006[1]. – V. 14. – P. 253-262.
39. Bengtsson B.O., Frykman I. Karyotype evolution: evidence from the common shrew (*Sorex araneus* L.) // Journal of Evolutionary Biology. – 1990. – V. 3. – №. 1-2. – P. 85-101.
40. Bezanson J., Karpinski S., Shah V., Edelman A. Julia Language Documentation. The Julia Manual [Electronic resource]. – 2014. – URL: http://docs.julialang.org/en/release-0.2/manual (accessed: 01/02/2020). – P. 1-261.
41. Bilton D.T., Mirol P.M., Mascheretti S., Fredga K., Zima J., Searle J.B. Mediterranean Europe as an area of endemism for small mammals rather than a source for northwards postglacial colonization // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 1998. – V. 265. – №. 1402. – P. 1219-1226.
42. Biltueva L., Vorobieva N., Perelman P., Trifonov V., Volobouev V., Panov V., Ilyashenko V., Onischenko S., O’Brien P., Yang F., Ferguson-Smith M.. Graphodatsky A. Karyotype evolution of Eulipotyphla (Insectivora): the genome homology of seven *Sorex* species revealed by comparative chromosome painting and banding data // Cytogenetic and Genome Research. – 2011. – V. 135. – №. 1. – P. 51-64.
43. Blackmon H., Adams R.H., Blackmon M.H. Package 'evobiR'. – 2013. – URL: https://cran. r-project. org/web/packages/evobiR/index.html (accessed: 01/02/2020).
44. Böhner J., Lehmkuhl F. Environmental change modelling for Central and High Asia: Pleistocene, present and future scenarios // Boreas. – 2005. – V. 34. – №. 2. – P. 220-231.

45. Bolger A.M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // Bioinformatics. – 2014. – V. 30. – №. 15. – P. 2114-2120.
46. Borisov Y.M., Kryshchuk I.A., Cherepanova E.V., Gajduchenko H.S., Orlov V.N. Chromosomal polymorphism of populations of the common shrew, *Sorex araneus* L. in Belarus // Acta Theriologica. – 2014. – V. 59. – P. 243-249.
47. Borisov Y.M., Orlov V.N. A comparison of the chromosome G-banding pattern in two *Sorex* species, *S. satunini* and S. *araneus* (Mammalia, Insectivora) // Comparative Cytogenetics. – 2012. – V. 6. – №. 3. – P. 267.
48. Bouckaert R., Vaughan T.G., Barido-Sottani J., Duchêne S., Fourment M., Gavryushkina A., ... Drummond A.J. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis // PLoS Computational Biology. – 2019. – V. 15. – №. 4. – P. e1006650.
49. Brünner H., Hausser J. Genetic and karyotypic structure of a hybrid zone between the chromosomal races Cordon and Valais in the common shrew, *Sorex araneus* // Hereditas. – 1996. – V. 125. – №. 2-3. – P. 147-158.
50. Brünner H., Lugon-Moulin N., Balloux F., Fumagalli L., Hausser J. A taxonomical reevaluation of the Valais chromosome race of the common shrew *Sorex araneus* (Insectivora: Soricidae) // Acta Theriologica. – 2002[1]. – V. 47. – P. 245-275.
51. Brünner H., Lugon-Moulin N., Hausser J. Alps, genes, and chromosomes: their role in the formation of species in the *Sorex araneus* group (Mammalia, Insectivora), as inferred from two hybrid zones // Cytogenetics and Cell Genetics. – 2002[2]. – V. 96. – №. 1-4. – P. 85-96.
52. Brünner H., Turni H., Kapischke H.J., Stubbe M., Vogel P. New *Sorex araneus* karyotypes from Germany and the postglacial recolonization of central Europe // Acta Theriologica. – 2002[3]. – V. 47. – №. 3. – P. 277-293.
53. Bulatova N.S., Biltueva L.S., Pavlova S.V., Zhdanova N.S., Zima J. Chromosomal differentiation in the common shrew and related species. In: Searle J.B., Polly P.D., Zima J. (Eds.) Shrews, chromosomes and speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, – 2019. – P. 134-184.
54. Burga C.A. Swiss vegetation history during the last 18 000 years // New Phytologist. – 1988. – V. 110. – №. 4. – P. 581-662.
55. Bystrakova N., Bulatova N., Kovalskaya Y., et al. Geographical limits of chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* L. in the Middle Volga (East European Russia) // Mammalia. – 2003. – V. 67. – P. 187-191.
56. Catalano S.A., Goloboff P.A., Giannini N.P. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework // Cladistics. – 2010. – V. 26. – P. 539-549.
57. Catchen J., Hohenlohe P.A., Bassham S., Amores A., Cresko W.A. Stacks: an analysis tool set for population genomics // Molecular Ecology. – 2013. – V. 22. – №. 11. – P. 3124-3140.

58. Catzeflis F., Graf J.D., Hausser J., Vogel P. Biochemical-comparison in shrews of the genus *Sorex* from Western-Europe (Soricidae, Mammalia) // Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung. – 1982. – V. 20. – №. 3. – P. 223-233.
59. Chen M.Y., Liang D., Zhang P. Phylogenomic resolution of the phylogeny of laurasiatherian mammals: Exploring phylogenetic signals within coding and noncoding sequences // Genome Biology and Evolution. – 2017. – V. 9. – №. 8. – P. 1998-2012.
60. Chernomor O., Von Haeseler A., Minh B.Q. Terrace aware data structure for phylogenomic inference from supermatrices // Systematic Biology. – 2016. – V. 65. – №. 6. – P. 997-1008.
61. Chifman J., Kubatko L. Quartet inference from SNP data under the coalescent // Bioinformatics. – 2014. – V. 30. – №. 23. – P. 3317-3324.
62. Chistiakov D.A., Hellemans B., Volckaert F.A. Microsatellites and their genomic distribution, evolution, function and applications: a review with special reference to fish genetics // Aquaculture. – 2006. – V. 255. – №. 1-4. – P. 1-29.
63. Cordy J.-M., Toussaint M. Bio- et chronostratigraphie des dépôts du Trou Jadot à partir des Micromammifères. In: Toussaint M., Becker A., Burhenne M., Cordy J.-M., Gilot É., Heim J., Juvigné É. (eds.) Le Trou Jadot à Comblain-au-Pont (Province de Liège, Belgique) Paléoécologie et archéologie d'un site du Paléolithique supérieur récent. – Liège: Étude et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, – 1993. – V. 58. – P. 39-53.
64. Danecek P., Auton A., Abecasis G., Albers C.A., Banks E., DePristo M.A., Handsaker R.E., Lunter G., Marth G.T., Sherry S.T., McVean G., Durbin R., 1000 Genomes Project Analysis Group. The variant call format and VCFtools // Bioinformatics. – 2011. – V. 27. – №. 15. – P. 2156-2158.
65. Dimitrijević V. Upper Pleistocene mammals from cave deposits of Serbia // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1996. – V. 39. – №. 1. – P. 117-120.
66. Drummond A.J., Rambaut A., Shapiro B., Pybus O.G. Bayesian coalescent inference of past population dynamics from molecular sequences // Molecular Biology and Evolution. – 2005. – V. 22. – №. 5. – P. 1185-1192.
67. Duckworth W.L.H. Cave exploration at Gibraltar in 1911 // Journal of the Royal Anthropological Institute. – 1912. – V. 42. – P. 515-528.
68. Dupanloup I., Schneider S., Excoffier L. A simulated annealing approach to define the genetic structure of populations // Molecular Ecology. – 2002. – V. 11. – №. 12. – P. 2571-2581.
69. Durand E.Y., Patterson N., Reich D., Slatkin M. Testing for ancient admixture between closely related populations // Molecular Biology and Evolution. – 2011. – V. 28. – P. 2239-2252.
70. Esselstyn J.A., Timm R.M., Brown R.M. Do geological or climatic processes drive speciation in dynamic archipelagos? The tempo and mode of

diversification in Southeast Asian shrews // Evolution. – 2009. – V. 63. – №. 10. – P. 2595-2610.
71. Excoffier L., Laval G., Schneider S. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis // Evolutionary Bioinformatics. – 2005. – V. 1. – P. 117693430500100003.
72. Fedyk S., Chętnicki W. Non-disjunction frequency in male complex Robertsonian heterozygotes of the common shrew // Acta Theriologica. – 2010. – V. 55. – P. 1-8.
73. Fedyk S., Chętnicki W. Whole-arm reciprocal translocation in a hybrid population of *Sorex araneus* // Chromosome Research. – 2009. – V. 17. – P. 451-454.
74. Fedyk S., Pavlova S.V., Chetnicki W., Searle J.B. Chromosomal Hybrid Zones (chapter 8). In: Searle J., Polly P., Zima J. (Eds.). Shrews, Chromosomes and Speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, 2019. – P. 271-312.
75. Fivaz F., Basset P., Lugon-Moulin N., Hausser J. Postglacial recolonization of the Valais (Switzerland) by the shrew *Sorex antinorii*: is dispersal sex-biased? A preliminary study // Mammalia. – 2003. – V. 67. – №. 2. – P. 253-262.
76. Fluxus Technology Ltd. Network 4.6.0.0. User Guide [Electronic resource]. – 2010. – URL: http://www.fluxus-engineering.com/sharenet.htm (accessed: 01/02/2020).
77. Foley N.M., Thong V.D., Soisook P., Goodman S.M., Armstrong K.N., Jacobs D.S., Puechmaille S.J., Teeling E.C. How and why overcome the impediments to resolution: Lessons from rhinolophid and hipposiderid bats // Molecular Biology and Evolution. – 2015. – V. 32. – №. 2. – P. 313-333.
78. Fontanillas P., Dépraz A., Giorgi M.S., Perrin N. Nonshivering thermogenesis capacity associated to mitochondrial DNA haplotypes and gender in the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14. – №. 2. – P. 661-670.
79. Franchini P., Monné Parera D., Kautt A.F., Meyer A. quaddRAD: A new high-multiplexing and PCR duplicate removal ddRAD protocol produces novel evolutionary insights in a nonradiating cichlid lineage // Molecular Ecology. – 2017. – V. 26. – №. 10. – P. 2783-2795.
80. Frankel L.E., Ané C. Summary tests of introgression are highly sensitive to rate variation across lineages // Systematic Biology. – 2023. – V. 72. – №. 6. – P. 1357-1369.
81. Fredga K. The chromosome races of *Sorex araneus* in Scandinavia // Hereditas. – 1996. – V. 125. – P. 123-135.
82. Frykman I., Bengtsson B. Genetic differentiation in *Sorex*: III. Electrophoretic analysis of a hybrid zone between two karyotypic races in *Sorex araneus* // Hereditas. – 1984. – V. 100. – №. 2. – P. 259-270.

83. Frykman I., Simonsen V., Bengtsson B.O. Genetic differentiation in *Sorex*: Electrophoretic analysis of the karyotypic races of *Sorex araneus* in Sweden // Hereditas. – 1983. – V. 99. – №. 2. – P. 279-292.
84. Fu Y.X. Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection // Genetics. – 1997. – V. 147. – №. 2. – P. 915-925.
85. Fumagalli L., Taberlet P., Stewart D.T., Gielly L., Hausser J., Vogel P. Molecular Phylogeny and Evolution of *Sorex* Shrews (Soricidae: Insectivora) Inferred from Mitochondrial DNA Sequence Data // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1999. – V. 11. – №. 2. – P. 222-235.
86. Garagna S., Zuccotti M., Searle J.B., Redi C.A., Wilkinson P.J. Spermatogenesis in heterozygotes for Robertsonian chromosomal rearrangements from natural populations of the common shrew, *Sorex araneus* // Journal of Reproduction and Fertility. – 1989. – V. 87. – P. 431-438.
87. George S.B. Systematics, historical biogeography, and evolution of the genus *Sorex* // Journal of Mammalogy. – 1988. – V. 69. – №. 3. – P. 443-461.
88. Goloboff P.A., Catalano S.A. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics // Cladistics. – 2016. – V. 32. – №. 3. – P. 221-238.
89. Gömöry D., Zhelev P., Brus R. The Balkans: a genetic hotspot but not a universal colonization source for trees // Plant Systematics and Evolution. – 2020. – V. 306. – №. 1. – P. 5.
90. Goudet J., Jombart T., Goudet M.J. Package 'hierfstat'. Estimation and Tests of Hierarchical F-Statistics [Electronic resource]. – 2015. – URL: https://cloud.r-project.org (accessed: 01/02/2020).
91. Gower J.C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis // Biometrika. – 1966. – V. 53. – №. 3-4. – P. 325-338.
92. Haldane J.B. Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals // Journal of Genetics. – 1922. – V. 12. – P. 101-109.
93. Halkka L., Halkka O., Skarén U., Söderlund V. Chromosome banding pattern in a polymorphic population of *Sorex araneus* from northeastern Finland // Hereditas. – 1974. – V. 76. – №. 2. – P. 305-314.
94. Halkka L., Kaikusalo A., Vakula N. Revision of *Sorex araneus* L. chromosome nomenclature, and race N new to Finland // Annales Zoologici Fennici. – 1994. – V. 31. – P. 283-288.
95. Halkka L., Söderlund V., Skarén U., Heikkilä J. Chromosomal polymorphism and racial evolution of *Sorex araneus* L. in Finland // Hereditas. – 1987. – V. 106. – №. 2. – P. 257-275.
96. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. In: Nucleic Acids Symposium Series. – 1999. – V. 41. – №. 41. – P. 95-98.

97. Hausser J. *Sorex* coronatus Millet, 1882 – Schabrackenspitzmaus. In: Niethammer J., Krapp F. (eds.) Handbuch der Säugetiere Europas, Band 3/1. – Wiesbaden: Aula-Verlag, – 1990. – P. 279-286.
98. Hausser J., Bosshard F., Taberlet P., Wójcik J.M. Relationships between chromosome races and species of *Sorex* of the *araneus* group in the western Alps // Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – V. 19. – P. 79-95.
99. Hausser J., Catzeflis F., Meylan A., Vogel P. Speciation in the *Sorex araneus* complex (Mammalia: Insectivora) // Acta Zoologica Fennica. – 1985. – V. 170. – P. 125-130.
100. Hewitt G.M. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation // Biological Journal of the Linnean Society. – 1996. – V. 58. – №. 3. – P. 247-276.
101. Hey J., Nielsen R. Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2007. – V. 104. – №. 8. – P. 2785-2790.
102. Hey J., Nielsen R. Multilocus methods for estimating population sizes, migration rates and divergence time, with applications to the divergence of Drosophila pseudoobscura and D. persimilis // Genetics. – 2004. – V. 167. – №. 2. – P. 747-760.
103. Ho S.Y.M. Calibrating molecular estimates of substitution rates and divergence times in birds // Journal of Avian Biology. – 2007. – V. 38. – №. 4. – P. 409-414.
104. Ho S.Y.W., Phillips M.J., Cooper A., Drummond A.J. Time dependency of molecular rate estimates and systematic overestimation of recent divergence times // Molecular Biology and Evolution. – 2005. – V. 22. – №. 7. – P. 1561-1568.
105. Hoang D.T., Chernomor O., Von Haeseler A., Minh B.Q., Vinh L.S. UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation // Molecular Biology and Evolution. – 2018. – V. 35. – №. 2. – P. 518-522.
106. Hope A.G., Ho S.Y., Malaney J.L., Cook J.A., Talbot S.L. Accounting for rate variation among lineages in comparative demographic analyses // Evolution. – 2014. – V. 68. – №. 9. – P. 2689-2700.
107. Hope A.G., Waltari E., Dokuchaev N.E., et al. High-latitude diversification within Eurasian least shrews and Alaska tiny shrews (Soricidae) // Journal of Mammalogy. – 2010. – V. 91. – №. 5. – P. 1041-1057.
108. Horn A., Basset P., Yannic G., Banaszek A., Borodin P.M., Bulatova N.S., Jadwiszczak K., Jones R.M., Polyakov A.V., Ratkiewicz M., Shchipanov N., Searle J., Hausser J. Chromosomal rearrangements do not seem to affect the gene flow in hybrid zones between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Evolution. – 2012. – V. 66. – №. 3. – P. 882-889.

109. Hughes A.L., Yeager M. Comparative evolutionary rates of introns and exons in murine rodents // Journal of Molecular Evolution. – 1997. – V. 45. – №. 2. – P. 125-130.
110. Igea J., Juste J., Castresana J. Novel intron markers to study the phylogeny of closely related mammalian species // BMC Evolutionary Biology. – 2010. – V. 10. – №. 1. – P. 1-13.
111. Ivanitskaya E.Y. Comparative cytogenetics and systematics of *Sorex*: a cladistic approach. In: Merritt J.F., Kirkland G.L. Jr., Rose R.K. (eds.) Advances in the Biology of Shrews. – Pittsburgh: Carnegie Museum of Natural History, Special Publication No. 18, – 1994. – P. 313-323.
112. Jadwiszczak K.A., Ratkiewicz M., Banaszek A. Analysis of molecular differentiation in a hybrid zone between chromosomally distinct races of the common shrew *Sorex araneus* (Insectivora: Soricidae) suggests their common ancestry // Biological Journal of the Linnean Society. – 2006. – V. 89. – №. 1. – P. 79-90.
113. Jammot D. Les musaraignes (Soricidae-Insectivora) du Plio-Pléistocène d'Europe: Unpublished PhD Thesis. – Dijon: University of Dijon, – 1977.
114. Jobb G. TREEFINDER version of March 2011 [Electronic resource]. – Munich, 2011. – URL: www.treefinder.de (accessed: 01.02.2012).
115. Jombart T. Adegenet: a R package for the multivariate analysis of genetic markers // Bioinformatics. – 2008. – V. 24. – №. 11. – P. 1403-1405.
116. Kalyaanamoorthy S., Minh B.Q., Wong T.K., Von Haeseler A., Jermiin L.S. ModelFinder: fast model selection for accurate phylogenetic estimates // Nature Methods. – 2017. – V. 14. – №. 6. – P. 587-589.
117. Kamneva O.K., Rosenberg N.A. Simulation-based evaluation of hybridization network reconstruction methods in the presence of incomplete lineage sorting // Evolutionary Bioinformatics. – 2017. – V. 13. – P. 1176934317691935.
118. Kang, H. J., Arai, S., Hope, A. G., Song, J. W., Cook, J. A., & Yanagihara, R. Genetic diversity and phylogeography of Seewis virus in the Eurasian common shrew in Finland and Hungary // Virology Journal. – 2009. – V. 6. – № 1. – 208.
119. Kong S., Solís-Lemus C., Tiley G.P. Phylogenetic networks empower biodiversity research // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2025. – V. 122. – №. 31. – P. e2410934122.
120. Kotsakis T., Abbazzi L., Angelone C., Argenti P., Barisone G., Fanfani F., ... Masini F. Plio-Pleistocene biogeography of Italian mainland micromammals // Deinsea. – 2003. – V. 10. – №. 1. – P. 313-342.
121. Kotsakis T., Marcolini F., De Rita D., Conti M., Esu D. Three Late Pleistocene small mammal faunas from the Baccano maar (Rome, central Italy) // Bollettino della Società Paleontologica Italiana. – 2011. – V. 50. – P. 103-110.

122. Kunerth H.D., Tapisso J.T., Valente R., Mathias M.D.L., Alves P.C., Searle J.B., Vega R., Paupério J. Characterising mitochondrial capture in an Iberian shrew // Genes. – 2022. – V. 13. – №. 12. – P. 2228.
123. Langmead B., Salzberg S.L. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 // Nature Methods. – 2012. – V. 9. – №. 4. – P. 357-359.
124. Larget B.R., Kotha S.K., Dewey C.N., Ané C. BUCKy: gene tree/species tree reconciliation with Bayesian concordance analysis // Bioinformatics. – 2010. – V. 26. – №. 22. – P. 2910-2911.
125. Lewis K.G., Ritland K., El-Kassaby Y.A., McLean J.A., Glaubitz J., Carlson J.E. Randomly amplified polymorphic DNA reveals fine-scale genetic structure in Pissodes strobi (Coleoptera: Curculionidae) // The Canadian Entomologist. – 2001. – V. 133. – №. 2. – P. 229-238.
126. Liu X., Fu Y.X. Stairway Plot 2: demographic history inference with folded SNP frequency spectra // Genome Biology. – 2020. – V. 21. – №. 1. – P. 280.
127. López Martínez N. Los Micromamíferos del Cuaternario de Rincón de la Victoria // Boletín de la Real Sociedad Espanola de Historia Natural (Geologia). – 1972. – V. 70. – P. 223-233.
128. Lozhkin A.V., Anderson P., Eisner W.R., Solomatkina T.B. Late glacial and holocene landscapes of central Beringia // Quaternary Research. – 2011. – V. 76. – №. 3. – P. 383-392.
129. Lugon-Moulin N., Brünner H., Balloux F., Hausser J., Goudet J. Do riverine barriers, history or introgression shape the genetic structuring of a common shrew (*Sorex araneus*) population? // Heredity. – 1999. – V. 83. – №. 2. – P. 155-161.
130. Lugon-Moulin N., Hausser J. Phylogeographical structure, postglacial recolonization and barriers to gene flow in the distinctive Valais chromosome race of the common shrew (*Sorex araneus*) // Molecular Ecology. – 2002. – V. 11. – №. 4. – P. 785-794.
131. Lukáčová L., Zima J., Volobouev V.T. Karyotypic variation in *Sorex* tundrensis (Soricidae, Insectivora) // Hereditas. – 1996. – V. 125. – P. 233-238.
132. Lundqvist A.C., Alström-Rapaport C., Tegelström H. Fennoscandian phylogeography of the common shrew *Sorex araneus*. Postglacial recolonisation—combining information from chromosomal variation with mitochondrial DNA data // Acta Theriologica. – 2011. – V. 56. – №. 2. – P. 103-116.
133. Mackiewicz P., Moska M., Wierzbicki H., Gagat P., Mackiewicz D. Evolutionary history and phylogeographic relationships of shrews from *Sorex araneus* group // PLoS One. – 2017. – V. 12. – №. 6. – P. e0179760.
134. Mardia K.V. Some properties of classical multi-dimensional scaling // Communications in Statistics-Theory and Methods. – 1978. – V. 7. – №. 13. – P. 1233-1241.

135. Mascheretti S., Rogatcheva M.B., Gündüz İ., Fredga K., Searle J.B. How did pygmy shrews colonize Ireland? Clues from a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b sequences // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 2003. – V. 270. – №. 1524. – P. 1593-1599.
136. McDevitt A.D., Rambau R.V., O'Brien J., et al. Genetic variation in Irish pygmy shrews *Sorex* minutus (Soricomorpha: Soricidae): implications for colonization history // Biological Journal of the Linnean Society. – 2009. – V. 97. – №. 4. – P. 918-927.
137. McDevitt A.D., Yannic G., Rambau R., O'Brien J.O., McDevitt C.D., Hayden T.J., Searle J.B. Postglacial recolonization of continental Europe by the pygmy shrew (*Sorex minutus*) inferred from mitochondrial and Y chromosomal DNA sequences. In: Habel J.C., Assmann T. (eds.) Relict Species. – Berlin, Heidelberg: Springer, – 2010. – P. 217-236.
138. McDonald G.M., Velichko A.A., Kremenetski C.V., Borisova O.K., Goleva A.A., Andreev A.A., Cwynar L.C., Riding R.T., Forman S.L., Edwards T.W., Aravena R. Holocene treeline history and climate change across northern Eurasia // Quaternary Research. – 2000. – V. 53. – №. 3. – P. 302-311.
139. Melo-Ferreira J., Vilela J., Fonseca M.M., Da Fonseca R.R., Boursot P., Alves P.C. The elusive nature of adaptive mitochondrial DNA evolution of an Arctic lineage prone to frequent introgression // Genome Biology and Evolution. – 2014. – V. 6. – P. 886-896.
140. Mercer S.J., Searle J.B. Preliminary analysis of a contact zone between karyotypic races of the common shrew (*Sorex araneus*) in Scotland // Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – V. 19. – P. 73-78.
141. Miller M.P. Alleles In Space (AIS): computer software for the joint analysis of interindividual spatial and genetic information // Journal of Heredity. – 2005. – V. 96. – №. 6. – P. 722-724.
142. Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O., Schrempf D., Woodhams M.D., Von Haeseler A., Lanfear R. IQ-TREE 2: new models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era // Molecular Biology and Evolution. – 2020. – V. 37. – №. 5. – P. 1530-1534.
143. Mitas L., Mitasova H. Spatial interpolation. In: Longley P.A., Goodchild M.F., Maguire D.J., Rhind D.W. (eds.) Geographical information systems: principles, techniques, management and applications. – 1999. – V. 1. – P. 481-492.
144. Moska M., Wierzbicki H., Macierzyńska A., Strzała T., Maślak R., Warchałowski M. A microsatellite study in the Łęgucki Młyn/Popielno hybrid zone reveals no genetic differentiation between two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) // Acta Theriologica. – 2011. – V. 56. – P. 117-122.

145. Mouchaty S.K., Gullberg A., Janke A., Arnason U. The phylogenetic position of the Talpidae within Eutheria based on analysis of complete mitochondrial sequences // Molecular Biology and Evolution. – 2000. – V. 17. – I. 1. – P. 60-67.
146. Narain Y., Fredga K. A hybrid zone between the Hällefors and Uppsala chromosome races of *Sorex araneus* in central Sweden // Hereditas. – 1996. – V. 125. – P. 137-145.
147. Neet C.R., Hausser J. Habitat selection in zones of parapatric contact between the common shrew *Sorex araneus* and Millet's shrew *S. coronatus* // Journal of Animal Ecology. – 1990. – V. 59. – P. 235-250.
148. Nguyen L.T., Schmidt H.A., von Haeseler A., Minh B.Q. IQ-TREE: A Fast and Effective Stochastic Algorithm for Estimating Maximum-Likelihood Phylogenies // Molecular Biology and Evolution. – 2015. – V. 32. – P. 268-274.
149. Oehlert G.W. A note on the delta method // The American Statistician. – 1992. – V. 46. – №. 1. – P. 27-29.
150. Ogilvie H.A., Bouckaert R.R., Drummond A.J. StarBEAST2 brings faster species tree inference and accurate estimates of substitution rates // Molecular Biology and Evolution. – 2017. – V. 34. – №. 8. – P. 2101-2114.
151. Ohdachi S.D., Hasegawa M., Iwasa M.A., Vogel P., Oshida T., Lin L.K., Abe H. Molecular phylogenetics of soricid shrews (Mammalia) based on mitochondrial cytochrome b gene sequences: with special reference to the Soricinae // Journal of Zoology. – 2006. – V. 270. – №. 1. – P. 177-191.
152. Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H., Oksanen M.J. Package 'vegan'. Community ecology package, version 2.9. – 2013. – P. 1-295.
153. Osipova V.A., Rzebik-Kowalska B. Zaitsev M.V. 2006. Intraspecific variability and phylogenetic relationships of the Pleistocene shrew *Sorex runtonensis* (Soricidae) // Acta Theriologica. – V. 51. – №. 2. – P. 129-138.
154. Pavlova S.V., Borisov S.A., Timoshenko A.F., Sheftel B.I. "European" race-specific metacentrics in East Siberian common shrews (*Sorex araneus*): a description of two new chromosomal races, Irkutsk and Zima // Comparative Cytogenetics. – 2017. – V. 11. – №. 4. – P. 797.
155. Pavlova S.V., Kolomiets O.I., Bulatova N.S., Searle J.B. Demonstration of a WART in a hybrid zone of the common shrew (*Sorex araneus* Linnaeus, 1758) // Comparative Cytogenetics. – 2008. – V. 2. – P. 115-120.
156. Peshev T.C., Peshev D.T., Popov V.V. Fauna Bulgarica, 27, Mammalia. – Sofia: Editio Academica "Marin Drinov", – 2004. – 632 p. (in Bulgarian with title page in English).
157. Polly P.D. Climate, diversification and refugia in the common shrew: evidence from the fossil record. In: Searle J., Polly P., Zima J. (eds.) Shrews,

Chromosomes and Speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, – 2019[1]. – P. 407-454.
158. Polly P.D. Geometric morphometric tests for phenotypic divergence between chromosomal races. In: Searle J., Polly P., Zima J. (eds.) Shrews, Chromosomes and Speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, – 2019[2]. – P. 336-364.
159. Polly P.D. On morphological clocks and paleophylogeography: towards a timescale for *Sorex* hybrid zones // Genetica. – 2001. – V. 112/113. – P. 339-357.
160. Polly P.D. Paleophylogeography of *Sorex araneus*: molar shape as a morphological marker for fossil shrews // Mammalia. – 2003. – V. 68. – P. 233-243.
161. Polly P.D. Phylogeographic differentiation in *Sorex araneus*: morphology in relation to geography and karyotype // Russian Journal of Theriology. – 2007. – V. 6. – P. 73-84.
162. Polly P.D., Wójcik J.M., Searle J.B., Zima J. Geometric morphometric tests for phenotypic divergence between chromosomal races. In: Searle J., Polly P., Zima J. (eds.) Shrews, Chromosomes and Speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, – 2019. – P. 336-364.
163. Polyakov A.V., Borodin P.M., Lukáčová L., Searle J.B., Zima, J. The hypothetical Old-Northern chromosome race of Sorex araneus found in the Ural Mts. In: Annales Zoologici Fennici. - Finnish Zoological and Botanical Publishing Board. – 1997.- P. 139-142.
164. Polyakov A.V., Volobouev V.T., Aniskin V.M., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M. Altitudinal partitioning of two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*) in West Siberia // Mammalia. – 2003. – V. 67. – P. 201-207.
165. Polyakov A.V., Zima J., Searle J.B., Borodin P.M., Ladygina T. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in the Ural Mts: a link between Siberia and Scandinavia? // Acta Theriologica. – 2000. – V. 45. – Suppl. 1. – P. 19-26.
166. Prost S., Klietmann J., Van Kolfschoten T., Guralnick R.P., Waltari E., Vrieling K., Stiller M., Nagel D., Rabeder G., Hofreiter M., Sommer R.S. Effects of late quaternary climate change on Palearctic shrews // Global Change Biology. – 2013. – V. 19. – №. 6. – P. 1865-1874.
167. QGIS Development Team. QGIS Geographic Information System [Electronic resource]. – Open Source Geospatial Foundation Project, 2019. – URL: http://qgis.osgeo.org (accessed: 01.02.2020).
168. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing [Electronic resource]. – Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2021. – URL: https://www.R-project.org/ (accessed: 01.02.2022).

169. Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7 // Systematic Biology. – 2018. – V. 67. – №. 5. – P. 901-904.
170. Raspopova A.A., Bannikova A.A., Sheftel B.I., Kryštufek B., Kouptsov A.V., Illarionova N.A., Pavlova S.V., Lebedev V.S. A never-ending story of the common shrew: searching for the origin // Mammal Research. – 2020. – V. 65. – №. 4. – P. 729-742.
171. Raspopova A.A., Lebedev V.S., Searle J.B., Bannikova A.A. Discordant phylogenies in the *Sorex araneus* group (Soricidae, Mammalia): Footprints of past reticulations? // Zoologica Scripta. – 2023. – V. 52. – №. 4. – P. 331-344.
172. Ratkiewicz M., Banaszek A., Jadwiszczak K., Chętnicki W., Fedyk S. Genetic diversity, stability of population structure and barriers to gene flow in a hybrid zone between two *Sorex araneus* chromosome races // Mammalia – 2003. – V. 68. – №. 2. – P. 275-283..
173. Ratkiewicz M., Banaszek A., Lobodziwka J. Isoenzyme variation in the common shrew (*Sorex araneus*) from the hybrid zone between the chromosomal races Druino and Łęgucki Młyn: preliminary results // Folia Zoologica. – 1994. – V. 43. – Suppl. I. – P. 21-28.
174. Ratkiewicz M., Fedyk S., Banaszek A., Gielly L., Chętnicki W., Jadwiszczak K., Taberlet P. The evolutionary history of the two karyotypic groups of the common shrew, *Sorex araneus*, in Poland // Heredity. – 2002. – V. 88. – №. 4. – P. 235-242.
175. Ratkiewicz M., Supruniuk J., Fedyk S., Banaszek A., Chętnicki W., Szałaj K.A. Genetic differentiation and gene flow between the Drnholec and Łęgucki Młyn chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in northern Poland // Acta Theriologica. – 2000. – V. 45. – Suppl. 1. – P. 79-91.
176. Rofes J., Moya-Costa R., Bennàsar M., Blain H.A., Cuenca-Bescós G. Biostratigraphy, palaeogeography and palaeoenvironmental significance of *Sorex runtonensis* Hinton, 1911 (Mammalia, Soricidae): First record from the Iberian Peninsula // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2016. – V. 459. – P. 508-517.
177. Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space // Systematic Biology. – 2012. – V. 61. – №. 3. – P. 539-542.
178. Rozas J., Sánchez-DelBarrio J.C., Messeguer X., Rozas R. DnaSP, DNA polymorphism analyses by the coalescent and other methods // Bioinformatics. – 2003. – V. 19. – №. 18. – P. 2496-2497.
179. Ruedi M. Protein evolution in shrews. In: Wojcik J.M., Wolsan M. (eds.) Evolution of shrews. – Białowieża: Mammal Research Institute, – 1998. – P. 269-294.

180. Rzebik-Kowalska B. Pliocene and Quaternary Insectivora (Mammalia) of Poland // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1994. – V. 37. – №. 1.
181. Rzebik-Kowalska B., Pereswiet-Soltan A. Contribution to the validity and taxonomic status of the European fossil shrew *Sorex subaraneus* and the origin of *Sorex araneus* (Soricidae, Eulipotyphla, Insectivora, Mammalia) // Palaeontologia Electronica – 2018. – V. 21.2.33A. – P. 1-29.
182. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. Molecular Cloning: A Laboratory Manual. – New York: Cold Spring Harbor Lab., – 1989. – 545 p.
183. Schlüchter C. The deglaciation of the Swiss-Alps: a paleoclimatic event with chronological problems // Bulletin de l'Association Française pour l'étude du Quaternaire. – 1988. – V. 25. – №. 2. – P. 141-145.
184. Schneider S., Excoffier L. Estimation of past demographic parameters from the distribution of pairwise differences when the mutation rates vary among sites: application to human mitochondrial DNA // Genetics. – 1999. – V. 152. – №. 3. – P. 1079-1089.
185. Searle J.B. A cytogenetical analysis of reproduction in common shrews (*Sorex araneus*) from a karyotypic hybrid zone // Hereditas. – 1990. – V. 113. – №. 2. – P. 121-132.
186. Searle J.B. Chromosomal hybrid zones in eutherian mammals. In: Harrison R.G. (ed.) Hybrid Zones and the Evolutionary Process. – New York: Oxford University Press, – 1993. – P. 309-353.
187. Searle J.B. Isoenzyme variation in the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain, in relation to karyotype // Heredity. – 1985. – V. 55. – P. 175-180.
188. Searle J.B. Meiotic studies of Robertsonian heterozygotes from natural populations of the common shrew, *Sorex araneus* L. // Cytogenetic and Genome Research. – 1986. – V. 41. – №. 3. – P. 154-162.
189. Searle J.B. Selection and Robertsonian variation in nature: the case of the common shrew. In: Daniel A. (ed.) The Cytogenetics of Mammalian Autosomal Rearrangements. – New York: Alan R. Liss, – 1988. – P. 507-531.
190. Searle J.B. Three new karyotypic races of the common shrew *Sorex araneus* (Mammalia: Insectivora) and a phylogeny // Systematic Biology. – 1984. – V. 33. – №. 2. – P. 184-194.
191. Searle J.B., Hübner R., Wallace B.M.N., Garagna S. Robertsonian variation in wild mice and shrews // Chromosomes Today. – 1990. – V. 10. – P. 253-263.
192. Searle J.B., Kotlík P., Rambau R., Markova S., Herman J.S., McDevitt A.D. The Celtic fringe of Britain: insights from small mammal phylogeography // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. – 2009. – V. 276. – №. 1677. – P. 4287-4294.
193. Searle J.B., Wilkinson P.J. Karyotypic variation in the common shrew (*Sorex araneus*) in Britain–a "Celtic Fringe" // Heredity. – 1987. – V. 59. – №. 3. – P. 345

194. Searle J.B., Wójcik J.M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus*. In: Wójcik J.M., Wolsan M. (eds.) Evolution of Shrews. – Białowieża: Mammal Research Institute, – 1998. – P. 219-268.
195. Serdyuk N., Zenin A. Small mammals from the Strashnaya cave (Northwest Altai, West Siberia, Russia) // Quaternary International. – 2016. – V. 406. – P. 162-168.
196. Serdyuk N.V. Paleoreconstruction of Pleistocene environments of human habitats in the Late Pleistocene and Holocene near the Charyshskii Naves cave, Central Altai, Russia // Paleontological Journal. – 2006. – V. 40. – P. S501-S507.
197. Sesé C. Paleoclimatological interpretation of the Quaternary small mammals of Spain // Geobios. – 1994. – V. 27. – P. 753-767.
198. Sharman G.B. Chromosomes of the common shrew // Nature. – 1956. – V. 177. – №. 4516. – P. 941-942.
199. Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Y., Aleksandrov D.Y., Kouptzov A.V. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus*, and *S. isodon*, in central Russia. In: Merritt J.F., Churchfield S., Hutterer R., Sheftel B.I. (eds.) – Advances in the biology of shrews II. – New York: International Society of Shrew Biologists, – 2005. – P. 199-214.
200. Shchipanov N.A., Pavlova S.V. Density-dependent processes determine the distribution of chromosomal races of the common shrew *Sorex araneus* (Lipotyphla, Mammalia) // Mammal Research. – 2017. – V. 62. – №. 3. – P. 267-282.
201. Solís-Lemus C., Ané C. Inferring phylogenetic networks with maximum pseudolikelihood under incomplete lineage sorting // PLoS Genetics. – 2016. – V. 12. – №. 3. – P. e1005896.
202. Stephens M., Donnelly P. A comparison of bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data // The American Journal of Human Genetics. – 2003. – V. 73. – №. 5. – P. 1162-1169.
203. Stephens M., Smith N.J., Donnelly P. A new statistical method for haplotype reconstruction from population data // The American Journal of Human Genetics. – 2001. – V. 68. – №. 4. – P. 978-989.
204. Stewart J.R. The progressive effect of the individualistic response of species to Quaternary climate change: an analysis of British mammalian faunas // Quaternary Science Reviews. – 2008. – V. 27. – P. 2499-2508.
205. Suchard M.A., Lemey P., Baele G., Ayres D.L., Drummond A.J., Rambaut A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10 // Virus Evolution. – 2018. – V. 4. – №. 1. – P. vey016.
206. Swofford D.L., Sullivan J. Phylogeny inference based on parsimony and other methods using PAUP*. In: Lemey P., Salemi M., Vandamme A.M. (eds.) – The phylogenetic handbook a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing. – Cambridge University Press. – 2003. – P. 160-206.

207. Szałaj K.A., Fedyk S., Banaszek A., Chętnicki W., Ratkiewicz M. A hybrid zone between two chromosome races of the common shrew, *Sorex araneus*, in eastern Poland: preliminary results // Hereditas. – 1996. – V. 125. – P. 169-176.
208. Taberlet P., Fumagalli L., Hausser J. Chromosomal versus mitochondrial DNA evolution: tracking the evolutionary history of the southwestern European populations of the *Sorex araneus* group (Mammalia, Insectivora) // Evolution. – 1994. – V. 48. – P. 623-636.
209. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G., Cosson J.F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // Molecular Ecology. – 1998. – V. 7. – №. 4. – P. 453-464.
210. Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism // Genetics. – 1989. – V. 123. – №. 3. – P. 585-595.
211. Thaw S., White T.A., Bannikova A.A., Searle J.B. Phylogeography. In: Searle J., Polly P., Zima J. (eds.) Shrews, Chromosomes and Speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, 2019. – P. 113-133.
212. Thomassen H. De Midden Paleolitische kleine zoogdierfauna uit de Sesselfels-grot (Zuid-Duitsland), met nadruk op de spitsmuizen (Mammalia, Insectivora, Soricidae) // Cranium. – 1996. – V. 13. – P. 47-52.
213. Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Research. – 1994. – V. 22. – №. 22. – P. 4673-4680.
214. To T.H., Jung M., Lycett S., Gascuel O. Fast dating using least-squares criteria and algorithms // Systematic Biology. – 2016. – V. 65. – №. 1. – P. 82-97.
215. Toškan B., Kryštufek B. Small terrestrial mammals (Erinaceomorpha, Soricomorpha, Chiroptera, Rodentia) from Divje Babe I. In: Turk I. (ed.) Divje Babe I. Upper Pleistocene Palaeolithic site in Slovenia. Part I: Geology and palaeontology. – Ljubljana: ZRC, – 2007. – P. 193-219.
216. Tricou T., Tannier E., de Vienne D.M. Ghost lineages highly influence the interpretation of introgression tests // Systematic Biology. – 2022. – V. 71. – №. 5. – P. 1147-1158.
217. Vega R., Fløjgaard C., Lira-Noriega A., Nakazawa Y., Svenning J.C., Searle J.B. Northern glacial refugia for the pygmy shrew *Sorex minutus* in Europe revealed by phylogeographic analyses and species distribution modelling // Ecography. – 2010. – V. 33. – №. 2. – P. 260-271.
218. Velichko A.A., Andreev A.A., Klimanov V.A. Climate and vegetation dynamics in the tundra and forest zone during the Late Glacial and Holocene // Quaternary International. – 1997. – V. 41. – P. 71-96.
219. Volobouev V.T. Phylogenetic relationships of the *Sorex araneus–arcticus* species complex (Insectivora, Soricidae) based on high-resolution

chromosome analysis // Journal of Heredity. – 1989. – V. 80. – №. 4. – P. 284-290.
220. Volobouev V.T., Dutrillaux B. Chromosomal evolution and phylogenetic relationships of the *Sorex araneus-arcticus* group // Mémoires de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles. – 1991. – V. 19. – P. 131-139.
221. Wallace B.M.N., Searle J.B. Oogenesis in homozygotes and heterozygotes for Robertsonian rearrangements from natural populations of the common shrew, *Sorex araneus* // Journal of Reproduction and Fertility. – 1994. – V. 100. – P. 231-237.
222. White T.A., Bordewich M., Searle J.B. A network approach to study karyotypic evolution: the chromosomal races of the common shrew (*Sorex araneus*) and house mouse (*Mus musculus*) as model systems // Systematic Biology. – 2010. – V. 59. – №. 3. – P. 262-276.
223. White T.A., Searle J.B. The colonization of Scottish islands by the common shrew, *Sorex araneus* (Eulipotyphla: Soricidae) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2008. – V. 94. – I. – 4. – P. 797-808.
224. White T.A., Wójcik J.M., Searle J.B. Phylogenetic Relationships of Chromosomal Races. In: Searle J., Polly P., Zima J. (eds.) Shrews, Chromosomes and Speciation. – Cambridge: Cambridge University Press, – 2019. – P. 186-216.
225. Wójcik J.M. Chromosome races of the common shrew *Sorex araneus* in Poland: a model of karyotype evolution // Acta Theriologica. – 1993. – V. 38. – P. 315-315.
226. Wójcik J.M., Ratkiewicz M., Searle J.B. Evolution of the common shrew, *Sorex araneus*: chromosomal and molecular aspects // Acta Theriologica. – 2002. – V. 47. – P. 139-167.
227. Wójcik J.M., Searle J.B. The chromosome complement of *Sorex granarius* – the ancestral karyotype of the common shrew (*Sorex araneus*)? // Heredity. – 1988. – V. 61. – P. 225-229.
228. Wójcik J.M., Wójcik A.M., Zalewska H., Rychlik L. Allozyme differentiation in four sympatric species of European shrews (Soricidae: Mammalia) // Biochemical Systematics and Ecology. – 1996. – V. 24. – №. 4. – P. 291-298.
229. Wyttenbach A., Favre L., Hausser J. Isolation and characterization of simple sequence repeats in the genome of the common shrew // Molecular Ecology. – 1997. – V. 6. – P. 797-800.
230. Wyttenbach A., Narain Y., Fredga K. Genetic structuring and gene flow in a hybrid zone between two chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*, Insectivora) revealed by microsatellites // Heredity. – 1999. – V. 82. – P. 79-88.
231. Yang Z. PAML 4: phylogenetic analysis by maximum likelihood // Molecular Biology and Evolution. – 2007. – V. 24. – №. 8. – P. 1586-1591.

232. Yannic G., Basset P., Hausser J. A new perspective on the evolutionary history of western European *Sorex araneus* group revealed by paternal and maternal molecular markers // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – V. 47. – №. 1. – P. 237-250.
233. Yannic G., Dubey S., Hausser J., Basset P. Additional data for nuclear DNA give new insights into the phylogenetic position of *Sorex granarius* within the *Sorex araneus* group // Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2010. – V. 57. – №. 3. – P. 1062-1071.
234. Yannic G., Pellissier L., Dubey S., et al. Multiple refugia and barriers explain the phylogeography of the Valais shrew, *Sorex antinorii* (Mammalia: Soricomorpha) // Biological Journal of the Linnean Society. – 2012. – V. 105. – №. 4. – P. 864-880.
235. Zaitsev M.V., Rzebik-Kowalska B. Variation and taxonomic value of some mandibular characters in red-toothed shrews of the genus *Sorex* L. (Insectivora: Soricidae) // Russian Journal of Theriology. – 2003. – V. 2. – №. 2. – P. 97-104.
236. Zhang C., Rabiee M., Sayyari E., Mirarab S. ASTRAL-III: polynomial time species tree reconstruction from partially resolved gene trees // BMC Bioinformatics. – 2018. – V. 19. – P. 15-30.
237. Zhang H.X., Zhang M.L. Genetic structure of the Delphinium naviculare species group tracks Pleistocene climatic oscillations in the Tianshan Mountains, arid Central Asia // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. – 2012. – V. 353. – P. 93-103.
238. Zheng Y., Janke A. Gene flow analysis method, the D-statistic, is robust in a wide parameter space // BMC Bioinformatics. – 2018. – V. 19. – №. 1. – P. 10.
239. Zima J., Macholán M., Filippucci M.G., Reiter A., Andreas M., Lípa M., Krystufek B. Karyotypic and biochemical status of certain marginal populations of *Sorex araneus* // Folia Zoologica. – 1994. – V. 43. – P. 43-51.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. ИСПОЛЬЗОВАННЫЙ МАТЕРИАЛ

Таблица П1.1.

Список использованных последовательностей cytB и ND2 *Sorex araneus s. str.*: коды образцов, номера, названия и координаты локалитетов, региональное подразделение, номер узла на сети гаплотипов cytb.

Ячейки таблицы окрашены в соответствии с основными гаплогруппами (синий — сибирский, красный — европейский, белый — гаплотипы неясного положения). Звездочкой обозначены гаплотипы, которые не включены в сеть из-за небольшой длины, но классифицированы на основе специфичных для гаплогруппы нуклеотидных полиморфизмов в позициях 9 и 867 cytb: TA в сибирских и CG в европейских гаплогруппах. Гаплогруппы определены на основании конкатенированной филогении, цвета соответствуют рисункам в тексте (S — сибирские, E — европейские, EE — восточноевропейские, EEW — западносибирские, ES — южноевропейские, B — базальные гаплотипы). Для образцов, участвовавших в анализе Rad-seq приведен название библиотеки и номера внутренних индексов. Обозначения источников: [1] – Bruner et al., 2002[1], [2] – Распопова и др., 2018, [3] – Raspopova et al., 2020, [3] – Kang et al., 2009, [5] – Mouchaty et al., 2000, [6] – White and Searle, 2008.

Номер образца	Код образца	Номер локалитета	Локалитет	Координаты		Регион	Номер узла на сети	Гапло-группа	GB-номер Cyt B	Источник	GB-номер ND2	Rad-seq
				N	E							
1	Bur1	1	Баргузинский р-н., р. Бурятия, Россия	53.8	109.6	Забайкалье	S1		AJ312029	[1]		
2	Bur2	2	Селенгинский р-н., р. Бурятия, Россия	50.9	106.0	Забайкалье	S1	S	MH025255	[2]	MT313548	
3	Bur3	2	Селенгинский р-н., р. Бурятия, Россия	50.9	106.0	Забайкалье	S1	S	MT313321	[3]	MT313549	
4	Bur4	2	Селенгинский р-н., р. Бурятия, Россия	50.954	106.019	Забайкалье	S1	S	MT313322	[3]	MT313550	
5	Bur5	2	Селенгинский р-н., р. Бурятия, Россия	50.954	106.019	Забайкалье	S1	S	MH025255	[2]	MT313551	
6	Bur6	2	Селенгинский р-н., р. Бурятия, Россия	50.954	106.019	Забайкалье	S1		MT313323	[3]		
7	Irk1	3	Маркова, Иркутская обл., Россия	52.187	104.181	Долина р. Ангара	S1		MT313405	[3]		Sorex9_2_1
8	Irk2	4	Стеклянка, Иркутская обл., Россия	52.363	103.916	Долина р. Ангара	S4		MH025255	[2]		Sorex9_3_1
9	Irk3	4	Стеклянка, Иркутская обл., Россия	52.363	103.916	Долина р. Ангара	S1	S	MT313406	[3]	MT313597	
10	Irk4	4	Стеклянка, Иркутская обл., Россия	52.363	103.916	Долина р. Ангара	S2	S	MT313407	[3]	MT313598	
11	Irk5	5	Р. Илир, Иркутская обл., Россия	55.155	100.593	Долина р. Ангара	S1		MT313408	[3]		

12	Irk6	5	Р. Илир, Иркутская обл., Россия	55.155	100.593	Долина р. Ангара	S1		MH025255	[2]		
13	Saj1	6	Хр. Егарки, Красноярская обл., Россия	52.852	93.268	Западн. Саян	S3	S	MH025254	[2]	MT313644	
14	Saj10	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*	S	MH025260	[2]	MT313639	
15	Saj11	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MH025262	[2]		
16	Saj12	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MH025254	[2]		
17	Saj13	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MT313464	[3]		
18	Saj2	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MT313469	[3]		
19	Saj3	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MT313470	[3]		
20	Saj4	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S1		MH025263	[2]		
21	Saj5	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MH025264	[2]		
22	Saj6	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S1		MH025265	[2]		
23	Saj7	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S3		MH025263	[2]		
24	Saj8	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MT313471	[3]		
25	Saj9	7	Р. Багазюль, Красноярская обл., Россия	52.994	93.213	Западн. Саян	S*		MT313472	[3]		
26	Saj14	8	Танзыбей, Красноярская обл., Россия	53.138	92.885	Западн. Саян	S*	S	MH025286	[2]	MT313640	
27	Saj15	8	Танзыбей, Красноярская обл., Россия	53.138	92.885	Западн. Саян	S2	S	MT313465	[3]	MT313641	
28	Saj16	8	Танзыбей, Красноярская обл., Россия	53.138	92.885	Западн. Саян	S*	S	MT313466	[3]	MT313642	
29	Saj17	9	Р. Оя, Красноярская обл., Россия	53.348	92.169	Западн. Саян	S*	S	MT313467	[3]	MT313643	
30	Saj18	9	Р. Оя , Красноярская обл., Россия	53.348	92.169	Западн. Саян	S*		MT313468	[3]		
31	Saj19	10	Г. Соболиная, Красноярская обл., Россия	54.847	94.258	Вост. Саян	S1		MH025287	[2]		S2_3_2
32	Saj20	10	Г. Соболиная, Красноярская обл., Россия	54.847	94.258	Вост. Саян	S1		MH025255	[2]		Sorex5_1_1
33	Saj21	11	ГЗ “Столбы”, Красноярская обл., Россия	55.915	92.724	Вост. Саян	S3	S	MH025254	[2]	MT313645	
34	En1	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025267	[2]		
35	En2	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S*		MH025255	[2]		
36	En3	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S3		MT313349	[3]		
37	En4	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S1	S	MH025255	[2]	MT313571	
38	En5	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025270	[2]		
39	En6	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025269	[2]		
40	En7	12	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	62.287	91.436	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313352	[3]		
41	En10	13	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	61.601	90.089	Ср. теч. р. Енисей	S3		MT313338	[3]		
42	En11	13	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	61.601	90.089	Ср. теч. р. Енисей	S1	S	MH025255	[2]	MT313564	
43	En12	13	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	61.601	90.089	Ср. теч. р. Енисей	S1	S	MH025255	[2]	MT313565	
44	En13	13	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	61.601	90.089	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025269	[2]		
45	En8	13	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	61.601	90.089	Ср. теч. р. Енисей	S3	S	MH025254	[2]	MT313572	

46	En9	13	Р. Тунгузка, Эвенкия, Россия	61.601	90.089	Ср. теч. р. Енисей	S*	S	MT313353	[3]	MT313573	
47	En14	14	Р. Сухая Бахта, Красноярская обл., Россия	62.664	89.381	Ср. теч. р. Енисей	S*		MH025255	[2]		
48	En15	14	Р. Сухая Бахта, Красноярская обл., Россия	62.664	89.381	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025255	[2]		
49	En16	14	Р. Сухая Бахта, Красноярская обл., Россия	62.664	89.381	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025255	[2]		
50	En17	14	Р. Сухая Бахта, Красноярская обл., Россия	62.664	89.381	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025270	[2]		
51	En18	14	Р. Сухая Бахта, Красноярская обл., Россия	62.664	89.381	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313339	[3]		
52	En19	15	Лебедь, Красноярская обл., Россия	62.095	89.184	Ср. теч. р. Енисей	S*		MH025255	[2]		
53	En20	15	Лебедь, Красноярская обл., Россия	62.095	89.184	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025358	[2]		
54	En21	15	Лебедь, Красноярская обл., Россия	62.095	89.184	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313340	[3]		
55	En22	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей	S*	S	MH025255	[2]	MT313566	Sorex5_1_2
56	En23	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей	S*	S	MT313341	[3]	MT313567	Sorex4_1_3
57	En24	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей	S*		MH025255	[2]		
58	En25	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313342	[3]		
59	En26	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313343	[3]		
60	En27	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313344	[3]		Sorex5_1_3
61	En45	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей						Sorex5_2_1
62	En46	16	Р. Малая Варламовка, Красноярская обл., Россия	62.368	89.127	Ср. теч. р. Енисей						Sorex6_1_3
63	En28	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313345	[3]		
64	En29	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S*		MH025255	[2]		
65	En30	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S*		MT313346	[3]		
66	En31	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025255	[2]		
67	En32	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025323	[2]		
68	En33	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025255	[2]		
69	En34	17	Пр. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.298	89.034	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313347	[3]		
70	En35	18	Лев. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.285	88.966	Ср. теч. р. Енисей	S3		MH025322	[2]		
71	En36	18	Лев. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.285	88.966	Ср. теч. р. Енисей	S1	S	MH025323	[2]	MT313568	
72	En37	18	Лев. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.285	88.966	Ср. теч. р. Енисей	S1		MT313348	[3]		
73	En38	18	Лев. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.285	88.966	Ср. теч. р. Енисей	S3		MH025254	[2]		
74	En39	18	Лев. берег р. Енисей, стац. Мирное, Красноярская обл., Россия	62.285	88.966	Ср. теч. р. Енисей	E66		MH025254	[2]		
75	En40	19	Р. Сарчиха, Красноярская обл., Россия	62.334	88.721	Ср. теч. р. Енисей	S*	S	MH025325	[2]	MT313569	
76	En41	19	Р. Сарчиха, Красноярская обл., Россия	62.334	88.721	Ср. теч. р. Енисей	S*		MH025254	[2]		
77	En42	19	Р. Сарчиха, Красноярская обл., Россия	62.334	88.721	Ср. теч. р. Енисей	S1		MH025254	[2]		Sorex3_3_3
78	En43	19	Р. Сарчиха, Красноярская обл., Россия	62.334	88.721	Ср. теч. р. Енисей	S3	S	MT313350	[3]	MT313570	
79	En44	19	Р. Сарчиха, Красноярская обл., Россия	62.334	88.721	Ср. теч. р. Енисей	S3		MT313351	[3]		Sorex4_1_1

80	En47	19	Р. Сарчиха, Красноярская обл., Россия	62.334	88.721	Ср. теч. р. Енисей	S3		MT313351	[3]		Sorex1_3_3
81	Alt1	20	Оз. Телецкое, Алтай, Россия	51.796	87.266	Алтай	S*	S	MH025255	[2]	MT313536	
82	Alt2	20	Оз. Телецкое, Алтай, Россия	51.796	87.266	Алтай	S3		MH025255	[2]		
83	Alt3	20	Оз. Телецкое, Алтай, Россия	51.796	87.266	Алтай	S1	S	MT313312	[3]	MT313538	
84	Alt4	20	Оз. Телецкое, Алтай, Россия	51.796	87.266	Алтай	S1		MT313313	[3]		
85	Alt5	20	Оз. Телецкое, Алтай, Россия	51.796	87.266	Алтай	S3	S	MT313314	[3]	MT313539	
86	Alt6	21	Кырлык, р. Алтай, Россия	50.856	84.977	Алтай	S1	S	MH025253	[2]	MT313540	
87	Alt7	22	Топольное, р. Алтай, Россия	51.552	84.467	Алтай	S3		MH025254	[2]		
88	Alt10	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S3	S	MH025255	[2]	MT313541	
89	Alt11	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S3		MH025257	[2]		
90	Alt12	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S1		MH025256	[2]		
91	Alt13	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S3	S	MT313310	[3]	MT313537	
92	Alt14	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S3		MT313311	[3]		
93	Alt8	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S1		MH025254	[2]		
94	Alt9	23	Солонешное, р. Алтай, Россия	51.633	84.299	Алтай	S3		MH025254	[2]		
95	WS1	24	Кемеровская обл., Россия	55.352	86.061	Зап. Сибирь	E*		MH025255	[2]		
96	WS2	24	Кемеровская обл., Россия	55.352	86.061	Зап. Сибирь	S*		MT313534	[3]		
97	WS3	24	Кемеровская обл., Россия	55.352	86.061	Зап. Сибирь	S3		MH025254	[2]		
98	WS4	24	Кемеровская обл., Россия	55.352	86.061	Зап. Сибирь	S3		MH025359	[2]		
99	WS5	24	Кемеровская обл., Россия	55.352	86.061	Зап. Сибирь	S1		GU564723	[2]		
100	WS10	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	E66	EEW	MT313532	[3]	MT313674	
101	WS11	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	E66	EEW	MH025266	[2]	MT313669	
102	WS6	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	S3		MT313535	[3]		
103	WS7	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	E66		MH025266	[2]		
104	WS8	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	E66	EEW	MH025324	[2]	MT313675	Sorex5_2_2
105	WS9	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	E80	EEW	MH025269	[2]	MT313676	
106	WS13	25	Бердск, Новосибирская обл., Россия	54.817	83.113	Зап. Сибирь	E80	EEW	MH025269	[2]	MT313676	Sorex4_2_1
107	WS12	26	Карасук, Новосибирская обл., Россия	53.734	78.002	Зап. Сибирь	E66	EEW	MH025326	[2]	MT313670	
108	Kaz1	27	Щучинск, Акмолинская обл., Казахстан	52.782	70.072	Сев. Казахстан	E66	EEW	MH025266	[2]	MT313599	
109	WS13	28	Омская обл., Россия	57.306	73.951	Зап. Сибирь	E66	EEW	MH025266	[2]	MT313671	
110	WS14	28	Омская обл., Россия	57.306	73.951	Зап. Сибирь	E66	EEW	MH025266	[2]	MT313672	
111	WS15	29	Тюменская обл., Россия	57.504	67.279	Зап. Сибирь	E66	EEW	MT313533	[3]	MT313673	
112	SU1	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E81		MH025335	[2]		
113	SU2	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	CA		MT313516	[3]		

114	SU3	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E12		MT313525	[3]		
115	SU4	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E81		MH025266	[2]		
116	SU5	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E55		MT313526	[3]		Sorex9_3_3
117	SU6	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E72		MT313527	[3]		Sorex6_3_3
118	SU7	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E66		MT313528	[3]		
119	SU8	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E66	EEW	MT313529	[3]	MT313665	
120	SU9	30	Ильменский ГЗ, Челябинская обл., Россия	54.993	60.167	Южный Урал	E66	EEW	MT313530	[3]	MT313666	
121	SU10	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E51		MT313496	[3]		
122	SU11	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E15	EE	MT313497	[3]	MT313656	
123	SU12	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E81	EE	MT313498	[3]	MT313657	
124	SU13	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E81		MT313499	[3]		
125	SU14	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E49		MT313500	[3]		
126	SU15	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E49	EE	MT313501	[3]	MT313658	
127	SU16	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E51		MT313502	[3]		
128	SU17	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E67	EEW	MT313503	[3]	MT313659	
129	SU18	31	Сибай, Башкоторстан, Россия	52.705	58.519	Южный Урал	E67	EEW	MT313504	[3]	MT313660	
130	SU19	32	Башкирский ГЗ, Башкоторстан, Россия	53.345	57.769	Южный Урал	E67		MT313505	[3]		
131	SU20	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E73		MT313506	[3]		
132	SU21	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E81		MT313507	[3]		
133	SU22	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E54	EE	MT313508	[3]	MT313661	
134	SU23	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E53		MT313509	[3]		
135	SU24	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E73	EE	MT313510	[3]	MT313662	
136	SU25	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E15		MT313511	[3]		
137	SU26	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E15		MT313512	[3]		
138	SU27	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E73		MT313513	[3]		
139	SU28	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E81		MT313514	[3]		
140	SU29	33	Иткулово, Башкоторстан, Россия	53.374	56.326	Южный Урал	E67		MT313515	[3]		
141	SU30	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	U8		MT313517	[3]		
142	SU31	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E70		MT313518	[3]		
143	SU32	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E53		MT313519	[3]		
144	SU33	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E53	EE	MT313520	[3]	MT313663	
145	SU34	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E14		MT313521	[3]		
146	SU35	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E13		MT313522	[3]		
147	SU36	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E14	EE	MT313523	[3]	MT313664	

148	SU37	34	Иткулово, Башкоторстан, Россия	54.625	55.667	Южный Урал	E53		MT313524	[3]		
149	NU1	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал	E*		MH025332	[2]		
150	NU2	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал	E15		MH025334	[2]		Sorex5_2_3
151	NU3	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал	E75		MT313453	[3]		
152	NU4	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал	E72		MT313454	[3]		
153	NU5	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал	E*	EEW	MT313455	[3]	MT313630	
154	NU20	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал						Sorex4_2_2
155	NU21	35	Яньпупыньер, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.199	59.175	Северный Урал						Sorex6_2_2
156	NU6	36	Кыбла-Кырта, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.659	58.873	Северный Урал	E14		MH025340	[2]		
157	NU7	36	Кыбла-Кырта, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.659	58.873	Северный Урал	E14		MH025340	[2]		
158	NU8	36	Кыбла-Кырта, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.659	58.873	Северный Урал	E68	EEW	MT313456	[3]	MT313631	
159	NU10	37	Гаревка, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.110	58.440	Северный Урал	E*	EE	MH025342	[2]	MT313624	
160	NU11	37	Гаревка, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.110	58.440	Северный Урал	E81		MT313446	[3]		
161	NU12	37	Гаревка, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.110	58.440	Северный Урал	E71		MT313447	[3]		
162	NU13	37	Гаревка, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.110	58.440	Северный Урал	E*		MT313448	[3]		
163	NU9	37	Гаревка, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	62.110	58.440	Северный Урал	E*		MH025341	[2]		
164	NU14	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E12	EE	MH025335	[2]	MT313625	
165	NU15	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E15	EE	MH025336	[2]	MT313626	
166	NU16	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E*		MT313449	[3]		
167	NU17	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E*	EE	MT313450	[3]	MT313627	
168	NU18	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E75	EE	MT313451	[3]	MT313628	
169	NU19	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E*		MH025344	[2]		
170	NU20	38	Якша, Печоро-Илычский ГЗ, р. Коми, Россия	61.819	56.866	Северный Урал	E*	EE	MT313452	[3]	MT313629	
171	NER1	39	Сторожевск, р. Коми, Россия	61.945	52.327	Сев. европ. России	E81		MT313437	[3]		
172	NER2	39	Сторожевск, р. Коми, Россия	61.945	52.327	Сев. европ. России	E66	EE	MT313440	[3]	MT313622	
173	NER23	39	Сторожевск, р. Коми, Россия	61.945	52.327	Сев. европ. России						S4_3_2
174	NER24	39	Сторожевск, р. Коми, Россия	61.945	52.327	Сев. европ. России						S4_3_3
175	NER3	40	Дань, лев. берег р. Лохчим, р. Коми, Россия	61.388	51.801	Сев. европ. России	E73		MH025292	[2]		
176	NER4	40	Дань, лев. берег р. Лохчим, р. Коми, Россия	61.388	51.801	Сев. европ. России	E*		MH025293	[2]		
177	NER5	41	Малая Слуда, р. Коми, Россия	62.006	50.589	Сев. европ. России	E*		MT313441	[3]		
178	NER6	41	Малая Слуда, р. Коми, Россия	62.006	50.589	Сев. европ. России	E81		MT313442	[3]		
179	NER7	41	Малая Слуда, р. Коми, Россия	62.383	43.835	Сев. европ. России	E67	EE	MT313443	[3]	MT313623	
180	NER8	42	Глотово, р. Коми, Россия	63.486	49.479	Сев. европ. России	E33		MT313444	[3]		
181	NER9	43	Кослан, р. Коми, Россия	63.440	48.740	Сев. европ. России	E*		MT313445	[3]		

182	NER10	44	Подгорелое, р. Коми, Россия	64.614	47.793	Сев. европ. России	E7		MT313433	[3]		
183	NER11	44	Подгорелое, р. Коми, Россия	64.614	47.793	Сев. европ. России	E*		MT313434	[3]		
184	NER12	44	Подгорелое, р. Коми, Россия	64.614	47.793	Сев. европ. России	E*		MT313435	[3]		
185	NER13	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E81		MT313436	[3]		
186	NER14	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E74		MH025312	[2]		
187	NER15	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E65		MH025309	[2]		Sorex4_1_2
188	NER16	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E81	EE	MH025310	[2]	MT313618	
189	NER17	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E76	EE	MH025311	[2]	MT313620	
190	NER18	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E81		MH025308	[2]		
191	NER19	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E17	EE	MH025308	[2]	MT313621	
192	NER20	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E63	EE	MT313438	[3]	MT313619	
193	NER21	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России	E81		MT313439	[3]		
194	NER22	45	Оз. Янемдейто, Ненецкий АО, Россия	67.850	48.815	Сев. европ. России						Sorex6_1_1
195	MV1	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E*		MH025347	[2]		
196	MV2	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E81		MT313427	[3]		
197	MV3	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E22	EE	MH025346	[2]	MT313616	
198	MV4	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E81	EE	MT313428	[3]	MT313617	
199	MV5	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E*		MT313429	[3]		
200	MV6	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E*		MT313430	[3]		
201	MV7	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E*		MT313431	[3]		
202	MV8	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга	E73		MT313432	[3]		
203	MV9	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга						Sorex9_1_1
204	MV10	46	ГЗ Большая Кокшага, р. Марий Эл, Россия	56.643	47.266	Ср. теч. р. Волга						Sorex7_1_1
205	LV1	47	Дьяковка, Саратовская обл., Россия	50.72575	46.7745	Ниж. теч. р. Волга	?G	EE	HM036162	[3]	MT313607	Sorex1_3_2
206	LV2	47	Дьяковка, Саратовская обл., Россия	50.72575	46.7745	Ниж. теч. р. Волга	?A	EE	HM036160	[3]	MT313608	
207	LV3	47	Дьяковка, Саратовская обл., Россия	50.72575	46.7745	Ниж. теч. р. Волга	?A	EE	HM036157	[3]	MT313609	Sorex2_3_3
208	LV4	47	Дьяковка, Саратовская обл., Россия	50.72575	46.7745	Ниж. теч. р. Волга	?G	EE	HM036158	[3]	MT313610	Sorex3_3_2
209	LV5	47	Дьяковка, Саратовская обл., Россия	50.72575	46.7745	Ниж. теч. р. Волга						Sorex2_3_1
210	LV6	47	Дьяковка, Саратовская обл., Россия	50.72575	46.7745	Ниж. теч. р. Волга						Sorex2_3_2
211	LD1	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E60		MT313412	[3]		
212	LD2	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E60	EE	MT313413	[3]	MT313604	
213	LD3	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E60	EE	MT313414	[3]	MT313605	
214	LD4	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E62	EE	MT313415	[3]	MT313606	
215	LD5	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E*		MT313416	[3]		

216	LD6	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E60		MT313417	[3]		
217	LD7	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E60		MT313418	[3]		
218	LD8	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E60		MT313419	[3]		
219	LD9	48	Цымлянский р. Ростовская обл., Россия	47.917	42.467	Ниж. басс. р. Дон	E61		MT313420	[3]		
220	LD10	49	Ростовская обл., Россия	47.221	39.699	Ниж. басс. р. Дон	E60	EE	MT313409	[3]	MT313600	
221	LD11	49	Ростовская обл., Россия	47.221	39.699	Ниж. басс. р. Дон	E59	EE	MT313410	[3]	MT313601	
222	LD12	50	Ждановка, Днепропетровская обл., Украина	48.156	38.258	Вост. Украина	E79	EE	MH025361	[2]	MT313602	
223	LD13	50	Ждановка, Днепропетровская обл., Украина	48.156	38.258	Вост. Украина	E75	EE	MT313411	[3]	MT313603	
224	LD14	50	Ждановка, Днепропетровская обл., Украина	48.156	38.258	Вост. Украина	E77		MH025360	[2]		
225	CER1	51	Тамбовская обл., Россия	52.679	41.801	Центр евр. России	E81		MT313328	[3]		
226	CER2	52	Липецкая обл., Россия	52.061	39.598	Центр евр. России	E81	EE	MH025289	[2]	MT313555	
227	CER3	52	Липецкая обл., Россия	52.061	39.598	Центр евр. России	E52		MH025290	[2]		
228	CER4	52	Липецкая обл., Россия	52.061	39.598	Центр евр. России	E52	EE	MH025288	[2]	MT313556	
229	WER1	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E34		MH025313	[2]		
230	WER2	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E75		MH025316	[2]		
231	WER3	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E9		MH025317	[2]		
232	WER4	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E57		MH025314	[2]		
233	WER5	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E9		MH025315	[2]		
234	WER6	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E70		MH025315	[2]		Sorex3_3_1
235	WER7	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E*	EE	MH025318	[2]	MT313667	
236	WER8	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E*	EE	MH025319	[2]	MT313668	Sorex1_3_1
237	WER9	53	Савички, Брянская обл., Россия	52.440	31.864	Зап. европ. России	E*		MT313531	[3]		
238	NWR1	54	Крутицы, Тверская обл., Россия	56.309	34.892	С-зап. евр. России	E58		MT313457	[3]		
239	NWR2	54	Крутицы, Тверская обл., Россия	56.309	34.892	С-зап. евр. России	E33	EE	MT313458	[3]	MT313633	
240	NWR3	54	Крутицы, Тверская обл., Россия	56.309	34.892	С-зап. евр. России	E81	EE	MT313459	[3]	MT313634	
241	NWR4	54	Крутицы, Тверская обл., Россия	56.309	34.892	С-зап. евр. России	E81	EE	MT313460	[3]	MT313635	
242	NWR5	54	Крутицы, Тверская обл., Россия	56.309	34.892	С-зап. евр. России	E72	EE	MT313461	[3]	MT313636	Sorex7_3_2
243	NWR11	54	Крутицы, Тверская обл., Россия	56.309	34.892	С-зап. евр. России						Sorex8_3_2
244	NWR10	55	Оз. Селигер, Тверская обл., Россия	57.257	32.634	С-зап. евр. России	E81	EE	MH025345	[2]	MT313632	
245	NWR6	55	Оз. Селигер, Тверская обл., Россия	57.257	32.634	С-зап. евр. России	E72		MT313462	[3]		
246	NWR7	55	Оз. Селигер, Тверская обл., Россия	57.257	32.634	С-зап. евр. России	E81		MH025302	[2]		
247	NWR8	55	Оз. Селигер, Тверская обл., Россия	57.257	32.634	С-зап. евр. России	E50	EE	MH025307	[2]	MT313637	

248	NWR9	55	Оз. Селигер, Тверская обл., Россия	57.257	32.634	С-зап. евр. России	E56	EE	MT313463	[3]	MT313638	
249	FS1	56	Тихвин, Ленинградская обл., Россия	59.660	33.522	Ладожский регион	E8	EE	MT313359	[3]	MT313576	
250	FS2	56	Тихвин, Ленинградская обл., Россия	59.660	33.522	Ладожский регион	E81	EE	MT313362	[3]	MT313578	
251	FS3	56	Тихвин, Ленинградская обл., Россия	59.660	33.522	Ладожский регион	S5	S	MT313369	[3]	MT313581	
252	FS4	57	Юшково, пр. берег р. Волхов, Ленинградская обл., Россия	60.066	32.329	Ладожский регион	E75		MT313375	[3]		
253	FS5	57	Юшково, пр. берег р. Волхов, Ленинградская обл., Россия	60.066	32.329	Ладожский регион	E75		MT313384	[3]		
254	FS6	57	Юшково, пр. берег р. Волхов, Ленинградская обл., Россия	60.066	32.329	Ладожский регион	E75		MT313387	[3]		
255	FS7	57	Юшково, пр. берег р. Волхов, Ленинградская обл., Россия	60.066	32.329	Ладожский регион	S4		MT313388	[3]		
256	FS8	58	Юшково, станция, Ленинградская обл., Россия	60.221	29.626	Ладожский регион	S4		MT313389	[3]		
257	FS9	58	Юшково, станция, Ленинградская обл., Россия	60.221	29.626	Ладожский регион	S4		MT313390	[3]		
258	FS10	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S1		MH025278	[2]		
259	FS11	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S1		MH025280	[2]		Sorex9_2_2
260	FS12	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S1		MH025281	[2]		Sorex8_2_2
261	FS13	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S4		MH025276	[2]		
262	FS14	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S4	S	MT313354	[3]	MT313574	
263	FS15	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S6		MH025274	[2]		Sorex7_2_2
264	FS16	59	Приозерск, Ленинградская обл., Россия	61.102	29.936	Ладожский регион	S6	S	MT313355	[3]	MT313575	S9_2_3
265	FS17	60	Лазаревка, Ленинградская обл., Россия	60.689	28.821	Ладожский регион	S4		MT313356	[3]		
266	FS18	60	Лазаревка, Ленинградская обл., Россия	60.689	28.821	Ладожский регион	S4		MT313357	[3]		
267	FS19	60	Лазаревка, Ленинградская обл., Россия	60.689	28.821	Ладожский регион	S4		MT313358	[3]		
268	FS20	61	Сартавала, р. Карелия, Россия	61.754	30.841	Ладожский регион	U2	B	MH025277	[2]	MT313577	Sorex7_2_1
269	FS21	61	Сартавала, р. Карелия, Россия	61.754	30.841	Ладожский регион	U2		MH025277	[2]		Sorex7_2_3
270	FS22	61	Сартавала, р. Карелия, Россия	61.754	30.841	Ладожский регион	U2		MT313360	[3]		
271	FS23	61	Сартавала, р. Карелия, Россия	61.754	30.841	Ладожский регион	S1		MT313361	[3]		Sorex8_2_1
272	FS24	61	Сартавала, р. Карелия, Россия	61.754	30.841	Ладожский регион	S1		MH025255	[2]		Sorex7_1_3
273	FS25	61	Сартавала, р. Карелия, Россия	61.754	30.841	Ладожский регион	S1		MH025279	[2]		
274	FS26	62	Этела-Суомен, Финляндия	60.671	26.110	Ю. Финляндия	U2		GQ374427	[4]		
275	FS27	62	Этела-Суомен, Финляндия	60.671	26.110	Ю. Финляндия	S1		GQ374428	[4]		
276	FS28	62	Этела-Суомен, Финляндия	60.671	26.110	Ю. Финляндия	S6		GQ374426	[4]		
277	FS29	63	Уусимаа, Финляндия	60.223	25.274	Ю. Финляндия	S1		AJ000416	[1]		
278	FS30	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E2		MT313363	[3]		Sorex9_1_3
279	FS31	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E74	EE	MT313364	[3]	MT313579	
280	FS32	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E78		MH025285	[2]		Sorex8_1_3
281	FS33	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E78		MT313365	[3]		

282	FS34	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E78		MT313366	[3]		
283	FS35	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E78	EE	MH025285	[2]	MT313580	
284	FS36	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E81		MT313367	[3]		
285	FS37	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	S1	S	MT313368	[3]	MT313587	
286	FS38	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	S1		MH025282	[2]		
287	FS39	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	S1		MH025283	[2]		
288	FS40	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	S1	S	MH025284	[2]	MT313582	S4_2_2
289	FS41	64	Сегежа, р. Карелия, Россия	64.978	33.985	Сев. Карелия	E*		MT313370	[3]		
290	FS42	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E49		MH025272	[2]		Sorex7_1_1
291	FS43	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E49		MH025272	[2]		
292	FS44	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E64		MT313371	[3]		
293	FS45	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E81	EE	MH025273	[2]	MT313583	S2_2_2
294	FS46	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E81		MT313372	[3]		
295	FS47	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E81		MT313373	[3]		
296	FS48	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E81		MT313374	[3]		
297	FS49	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	S1	S	MH025255	[2]	MT313584	
298	FS50	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	S1		MT313376	[3]		
299	FS51	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	S1	S	MH025255	[2]	MT313585	
300	FS52	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	S1		MH025255	[2]		
301	FS53	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E*		MT313377	[3]		
302	FS54	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E*		MT313378	[3]		Sorex9_1_2
303	FS55	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E*	EE	MT313379	[3]	MT313586	S2_2_3
304	FS56	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E*	EE	MT313380	[3]	MT313588	
305	FS57	65	Кемь, р. Карелия, Россия	65.758	34.195	Сев. Карелия	E*		MT313381	[3]		
306	FS58	66	Пояконда, Мурманская обл., Россия	66.550	33.100	Сев. Карелия	E81		MT313382	[3]		
307	FS59	66	Пояконда, Мурманская обл., Россия	66.550	33.100	Сев. Карелия	E81		MT313383	[3]		
308	FS60	66	Пояконда, Мурманская обл., Россия	66.550	33.100	Сев. Карелия	E81		MT313385	[3]		
309	FS61	66	Пояконда, Мурманская обл., Россия	66.550	33.100	Сев. Карелия	E81		MH025327	[2]		
310	FS62	66	Пояконда, Мурманская обл., Россия	66.550	33.100	Сев. Карелия	E81		MT313386	[3]		
311	FS63	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	U1		GQ374433	[4]		
312	FS64	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	E16		GQ374432	[4]		
313	FS65	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	E16		GQ374431	[4]		
314	FS66	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	E34		GQ374430	[4]		
315	FS67	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	E34		GQ374435	[4]		

316	FS68	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	E34		GQ374429	[4]		
317	FS69	67	Оулун, Финляндия	64.872	25.791	Центр. Финляндия	S1		GQ374434	[4]		
318	FS70	68	Лаппи, Финляндия	68.264	26.009	Сев. Финляндия	E72		GQ374425	[4]		
319	ED1	69	Добруджа, Тулча, Бая-Доброжа, Румыния	45.167	28.775	В.-Дунайская равн.	E17	ES	MT313337	[3]	MT313563	
320	EC1	70	Дельта Дуная, Сфынту-Георге, Румыния	45.860	25.750	Вост. Карпаты	E16	ES	MT313331	[3]	MT313559	Sorex9_2_3
321	EC2	70	Дельта Дуная, Сфынту-Георге, Румыния	45.860	25.750	Вост. Карпаты	E16	ES	MT313332	[3]	MT313560	Sorex8_2_3
322	EC3	71	Сучава, Ватра-Дорней, Тиновул-Маре, Румыния	47.299	25.117	Вост. Карпаты	E36	EE	MT313333	[3]	MT313561	
323	EC4	71	Сучава, Ватра-Дорней, Пояна Стампей, Тиновул-Маре, Румыния	47.299	25.117	Вост. Карпаты	E3	EE	MT313334	[3]	MT313562	
324	EC5	71	Сучава, Ватра-Дорней, Пояна Стампей, Тиновул-Маре, Румыния	47.299	25.117	Вост. Карпаты	E3		MT313335	[3]		
325	EC6	71	Сучава, Ватра-Дорней, Пояна Стампей, Тиновул-Маре, Румыния	47.299	25.117	Вост. Карпаты	E4		MT313336	[3]		
326	Bal1	72	Пелистер, Македония	41.036	21.226	Балканы	U2	BS	MT313315	[3]	MT313542	
327	Bal2	72	Пелистер, Македония	41.036	21.226	Балканы	?G	B	MT313316	[3]	MT313543	
328	Bal3	72	Пелистер, Македония	41.036	21.226	Балканы	U2		AJ312031	[1]		
329	Bal4	73	Ком Васоевички, Штавна, Черногория	42.688	19.665	Балканы	E31	ES	MT313317	[3]	MT313544	
330	Bal5	74	Добри До, Черногория	43.150	19.090	Балканы	E30	ES	MT313318	[3]	MT313545	
331	Bal6	75	Клековача, Босния и Герцеговина	44.431	16.510	Балканы	U3	B	MT313319	[3]	MT313546	
332	Bal7	75	Клековача, Босния и Герцеговина	44.431	16.510	Балканы	U3		MT313320	[3]		
333	Hun1	76	Бела Црква, Врачев Гай, Ясеново, Сербия	44.896	21.417	Венгерская равнина	E26	ES	MT313396	[3]	MT313592	
334	Hun2	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E17		MT313397	[3]		
335	Hun3	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E19	ES	MT313398	[3]	MT313593	Sorex8_1_1
336	Hun4	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E17	ES	MT313399	[3]	MT313594	
337	Hun5	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E28	ES	MT313400	[3]	MT313595	
338	Hun6	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E17		MT313401	[3]		
339	Hun7	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E28		MT313402	[3]		
340	Hun8	77	Кисбалатон, Арпадтето, Венгрия	46.140	18.243	Венгерская равнина	E19		MT313403	[3]		S2_2_1
341	Hun9	78	Кетуйфалу, Венгрия	45.965	17.712	Венгерская равнина	E81	EE	MT313404	[3]	MT313596	
342	Hun10	79	Лодка, Визвар, Венгрия	46.090	17.234	Венгерская равнина	E17	ES	MT313391	[3]	MT313589	
343	Hun11	80	Дьюла, Венгрия	46.509	18.294	Венгерская равнина	E1		MT313392	[3]		
344	Hun12	81	Чоменд-Таска, Венгрия	46.615	17.531	Венгерская равнина	E16	ES	MT313393	[3]	MT313590	
345	Hun13	81	Чоменд-Таска, Венгрия	46.615	17.531	Венгерская равнина	E25	ES	MT313394	[3]	MT313591	
346	Hun14	82	Кестхей, Залавар, Венгрия	46.671	17.159	Венгерская равнина	E17		MT313395	[3]		
347	Hun15	83	Зала, Венгрия	46.775	16.871	Венгерская равнина	E17		GQ374412	[4]		
348	Hun16	83	Зала, Венгрия	46.775	16.871	Венгерская равнина	E20		GQ374412	[4]		

349	Hun17	83	Зала, Венгрия	46.775	16.871	Венгерская равнина	E21		GQ374412	[4]		
350	Hun18	83	Зала, Венгрия	46.775	16.871	Венгерская равнина	E25		GQ374412	[4]		
351	Hun19	84	Веленце, Венгрия	47.208	18.563	Венгерская равнина	E16		AJ312028	[1]		
352	Hun20	85	Дьёр-Мошон-Шопрон, Венгрия	47.677	17.626	Венгерская равнина	E17		GQ374418	[4]		
353	Hun21	85	Дьёр-Мошон-Шопрон, Венгрия	47.677	17.626	Венгерская равнина	E17		GQ374416	[4]		
354	Hun22	85	Дьёр-Мошон-Шопрон, Венгрия	47.677	17.626	Венгерская равнина	E17		GQ374417	[4]		
355	Hun23	85	Дьёр-Мошон-Шопрон, Венгрия	47.677	17.626	Венгерская равнина	E27		GQ374420	[4]		
356	Hun24	85	Дьёр-Мошон-Шопрон, Венгрия	47.677	17.626	Венгерская равнина	E29		GQ374421	[4]		
357	Hun25	85	Дьёр-Мошон-Шопрон, Венгрия	47.677	17.626	Венгерская равнина	E23		GQ374419	[4]		
358	Slv1	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E24		MT313483	[3]		Sorex5_3_1
359	Slv10	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E18		MT313473	[3]		
360	Slv11	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16	ES	MT313474	[3]	MT313647	
361	Slv12	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	U6		MT313475	[3]		Sorex8_1_2
362	Slv13	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	U6	B	MT313476	[3]	MT313649	
363	Slv14	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16	ES	MT313477	[3]	MT313650	
364	Slv15	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16		MT313478	[3]		
365	Slv16	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E35	ES	MT313479	[3]	MT313651	
366	Slv17	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16		MT313480	[3]		
367	Slv18	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E24	ES	MT313481	[3]	MT313646	
368	Slv19	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16		MT313482	[3]		
369	Slv2	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E32		MT313488	[3]		Sorex4_2_3
370	Slv20	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16		MT313484	[3]		
371	Slv3	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16		MT313489	[3]		Sorex4_3_1
372	Slv4	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E32	ES	MT313490	[3]	MT313652	
373	Slv5	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16	ES	MT313491	[3]	MT313653	
374	Slv6	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16	ES	MT313492	[3]	MT313654	
375	Slv7	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	U6		MT313493	[3]		
376	Slv8	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16	ES	MT313494	[3]	MT313648	
377	Slv9	86	Снежник, Словения	45.571	14.419	Словения	E16	ES	MT313495	[3]	MT313655	
378	Slv21	87	Врхника, Словения	45.967	14.298	Словения	U5		MT313485	[3]		
379	Slv22	88	Караванке, под Зеленико, Словения	46.425	14.329	Словения	U7		MT313486	[3]		
380	Slv23	89	Мангрт, Дом на Мангартс Седлу, Словения	46.440	13.643	Словения	E69		MT313487	[3]		
381	EA1	90	Штирия, Ландл, Австрия	47.658	14.732	Вост. Альпы	E16	B	MT313329	[3]	MT313557	Sorex4_3_2
382	EA2	90	Штирия, Ландл, Австрия	47.658	14.732	Вост. Альпы	E16	B	MT313330	[3]	MT313558	Sorex6_3_2

383	CE1	91	Линдберг, Германия	49.060	13.340	Центр. Европа	E36	E	MT313324	[3]	MT313552	
384	CE2	91	Линдберг, Германия	49.060	13.340	Центр. Европа	?G	E	MT313325	[3]	MT313553	
385	CE3	92	Саксония, Германия	51.151	14.969	Центр. Европа	E81	E	MT313326	[3]	MT313554	
386	CE4	93	Вильм, Германия	54.326	13.536	Центр. Европа	E48	E	MT313327	[3]	MT313547	
387	CE5	94	Мадесжо возле Нюбро, Лан-Кальмар, Швеция	56.752	15.883	Центр. Европа	E47		AJ245893	[5]		
388	CE6	95	Кордон, Верхняя Савойя, Франция	45.650	6.156	Зап. Альпы	E72		AJ312032	[1]		
389	CE7	96	Шампери, Вале, Швейцария	46.187	6.123	Зап. Альпы	E81		AJ312033	[1]		
390	CE8	97	Бассен, Во, Швейцария	46.468	6.230	Зап. Альпы	E5		AJ000415	[1]		
391	ME1	98	Эрмитаж, Великобритания	33.220	36.200	Англия	E36	E	MT313421	[3]	MT313611	
392	ME2	98	Эрмитаж, Великобритания	27.580	36.850	Англия	E36	E	MT313422	[3]	MT313612	
393	ME3	98	Эрмитаж, Великобритания	30.680	36.190	Англия	E36	E	MT313423	[3]	MT313613	
394	ME4	99	Oxford, 1, Великобритания	51.718	1.260	Англия	E46		AJ312030	[1]		
395	ME5	100	Oxford 2, Великобритания	51.750	-1.259	Англия	E36		MT313424	[3]		
396	ME6	100	Oxford 2, Великобритания	51.750	-1.259	Англия	E36	E	MT313425	[3]	MT313614	
397	ME7	101	Oxford 3, Великобритания	47.650	45.630	Англия	E36	E	MT313426	[3]	MT313615	
398	MS1	102	Эйр, Шотландия, Великобритания	55.454	-4.625	Матер. Шотландия	E36		EU121259	[6]		
399	MS2	102	Эйр, Шотландия, Великобритания	55.454	-4.625	Матер. Шотландия	E36		EU121258	[6]		
400	MS3	102	Эйр, Шотландия, Великобритания	55.454	-4.625	Матер. Шотландия	E36		EU121258	[6]		
401	MS4	102	Эйр, Шотландия, Великобритания	55.454	-4.625	Матер. Шотландия	E36		EU121258	[6]		
402	MS5	102	Эйр, Шотландия, Великобритания	55.454	-4.625	Матер. Шотландия	E36		EU121240	[6]		
403	IS1	103	Большая Камбра, Шотландия, Великобритания	55.765	-4.926	Шотл. острова	E36		EU121260	[6]		
404	IS2	103	Большая Камбра, Шотландия, Великобритания	55.765	-4.926	Шотл. Острова	E36		EU121260	[6]		
405	IS3	103	Большая Камбра, Шотландия, Великобритания	55.765	-4.926	Шотл. Острова	E36		EU121260	[6]		
406	IS4	103	Большая Камбра, Шотландия, Великобритания	55.765	-4.926	Шотл. Острова	E36		EU121260	[6]		
407	IS5	103	Большая Камбра, Шотландия, Великобритания	55.765	-4.926	Шотл. Острова	E36		EU121260	[6]		
408	IS10	104	Бьют, Шотландия, Великобритания	55.731	-5.020	Шотл. Острова	E36		EU121255	[6]		
409	IS6	104	Бьют, Шотландия, Великобритания	55.731	-5.020	Шотл. острова	E36		EU121239	[6]		
410	IS7	104	Бьют, Шотландия, Великобритания	55.731	-5.020	Шотл. острова	E36		EU121239	[6]		
411	IS8	104	Бьют, Шотландия, Великобритания	55.731	-5.020	Шотл. острова	E36		EU121239	[6]		
412	IS9	104	Бьют, Шотландия, Великобритания	55.731	-5.020	Шотл. острова	E36		EU121239	[6]		
413	MS10	105	Коуэл, Шотландия, Великобритания	56.058	-5.074	Матер. Шотландия	E36		EU121241	[6]		
414	MS6	105	Коуэл, Шотландия, Великобритания	56.058	-5.074	Матер. Шотландия	E16		EU121241	[6]		
415	MS7	105	Коуэл, Шотландия, Великобритания	56.058	-5.074	Матер. Шотландия	E16		EU121241	[6]		
416	MS8	105	Коуэл, Шотландия, Великобритания	56.058	-5.074	Матер. Шотландия	E16		EU121238	[6]		

417	MS9	105	Коуэл, Шотландия, Великобритания	56.058	-5.074	Матер. Шотландия	E36		EU121238	[6]		
418	MS11	106	Эпин, Шотландия, Великобритания	56.562	-5.359	Матер. Шотландия	E45		EU121271	[6]		
419	MS12	106	Эпин, Шотландия, Великобритания	56.562	-5.359	Матер. Шотландия	E40		EU121271	[6]		
420	MS13	106	Эпин, Шотландия, Великобритания	56.562	-5.359	Матер. Шотландия	E40		EU121272	[6]		
421	MS14	106	Эпин, Шотландия, Великобритания	56.562	-5.359	Матер. Шотландия	E36		EU121272	[6]		
422	MS15	106	Эпин, Шотландия, Великобритания	56.562	-5.359	Матер. Шотландия	E36		EU121273	[6]		
423	IS11	107	Лисмор, Шотландия, Великобритания	56.501	-5.527	Шотл. острова	E36		EU121270	[6]		
424	IS12	107	Лисмор, Шотландия, Великобритания	56.501	-5.527	Шотл. острова	E40		EU121242	[6]		
425	IS13	107	Лисмор, Шотландия, Великобритания	56.501	-5.527	Шотл. острова	E40		EU121242	[6]		
426	IS14	107	Лисмор, Шотландия, Великобритания	56.501	-5.527	Шотл. острова	E40		EU121242	[6]		
427	IS15	107	Лисмор, Шотландия, Великобритания	56.501	-5.527	Шотл. острова	E40		EU121242	[6]		
428	IS16	108	Санда, Шотландия, Великобритания	55.279	-5.583	Шотл. острова	E36		EU121279	[6]		
429	IS17	108	Санда, Шотландия, Великобритания	55.279	-5.583	Шотл. острова	E36		EU121279	[6]		
430	IS18	108	Санда, Шотландия, Великобритания	55.279	-5.583	Шотл. острова	E36		EU121279	[6]		
431	IS19	108	Санда, Шотландия, Великобритания	55.279	-5.583	Шотл. острова	E36		EU121279	[6]		
432	IS20	108	Санда, Шотландия, Великобритания	55.279	-5.583	Шотл. острова	E36		EU121279	[6]		
433	MS16	109	Кинтайр, Шотландия, Великобритания	55.584	-5.584	Матер. Шотландия	E36		EU121240	[6]		
434	MS17	109	Кинтайр, Шотландия, Великобритания	55.584	-5.584	Матер. Шотландия	E36		EU121278	[6]		
435	MS18	109	Кинтайр, Шотландия, Великобритания	55.584	-5.584	Матер. Шотландия	E40		EU121277	[6]		
436	MS19	109	Кинтайр, Шотландия, Великобритания	55.584	-5.584	Матер. Шотландия	E40		EU121276	[6]		
437	MS20	109	Кинтайр, Шотландия, Великобритания	55.584	-5.584	Матер. Шотландия	E41		EU121275	[6]		
438	IS21	110	Шуна, Шотландия, Великобритания	56.232	-5.617	Шотл. острова	E36		EU121262	[6]		
439	IS22	110	Шуна, Шотландия, Великобритания	56.232	-5.617	Шотл. острова	E36		EU121262	[6]		
440	IS23	110	Шуна, Шотландия, Великобритания	56.232	-5.617	Шотл. острова	E36		EU121262	[6]		
441	IS24	110	Шуна, Шотландия, Великобритания	56.232	-5.617	Шотл. острова	E36		EU121262	[6]		
442	IS25	110	Шуна, Шотландия, Великобритания	56.232	-5.617	Шотл. острова	E36		EU121236	[6]		
443	IS26	111	Луинг, Шотландия, Великобритания	56.237	-5.640	Шотл. острова	E37		EU121235	[6]		
444	IS27	111	Луинг, Шотландия, Великобритания	56.237	-5.640	Шотл. острова	E36		EU121235	[6]		
445	IS28	111	Луинг, Шотландия, Великобритания	56.237	-5.640	Шотл. острова	E36		EU121235	[6]		
446	IS29	111	Луинг, Шотландия, Великобритания	56.237	-5.640	Шотл. острова	E36		EU121256	[6]		
447	IS30	111	Луинг, Шотландия, Великобритания	56.237	-5.640	Шотл. острова	E38		EU121233	[6]		
448	IS31	112	Сейл, Шотландия, Великобритания	56.300	-5.649	Шотл. острова	E36		EU121263	[6]		
449	IS32	112	Сейл, Шотландия, Великобритания	56.300	-5.649	Шотл. острова	E36		EU121263	[6]		
450	IS33	112	Сейл, Шотландия, Великобритания	56.300	-5.649	Шотл. острова	E37		EU121256	[6]		

451	IS34	112	Сейл, Шотландия, Великобритания	56.300	-5.649	Шотл. острова	E37		EU121254	[6]		
452	IS35	112	Сейл, Шотландия, Великобритания	56.300	-5.649	Шотл. острова	E39		EU121234	[6]		
453	MS21	113	Плоктон, Шотландия, Великобритания	57.340	-5.652	Матер. Шотландия	E40		EU121253	[6]		
454	MS22	113	Плоктон, Шотландия, Великобритания	57.340	-5.652	Матер. Шотландия	E40		EU121243	[6]		
455	MS23	113	Плоктон, Шотландия, Великобритания	57.340	-5.652	Матер. Шотландия	E40		EU121244	[6]		
456	MS24	113	Плоктон, Шотландия, Великобритания	57.340	-5.652	Матер. Шотландия	E40		EU121245	[6]		
457	MS25	113	Плоктон, Шотландия, Великобритания	57.340	-5.652	Матер. Шотландия	E40		EU121242	[6]		
458	MS26	114	Морвен, Шотландия, Великобритания	56.595	-5.696	Матер. Шотландия	E40		EU121248	[6]		
459	MS27	114	Морвен, Шотландия, Великобритания	56.595	-5.696	Матер. Шотландия	E40		EU121248	[6]		
460	MS28	114	Морвен, Шотландия, Великобритания	56.595	-5.696	Матер. Шотландия	E40		EU121248	[6]		
461	MS29	114	Морвен, Шотландия, Великобритания	56.595	-5.696	Матер. Шотландия	E40		EU121246	[6]		
462	MS30	114	Морвен, Шотландия, Великобритания	56.595	-5.696	Матер. Шотландия	E40		EU121247	[6]		
463	IS36	115	Гига, Шотландия, Великобритания	55.699	-5.763	Шотл. острова	E40		EU121274	[6]		
464	IS37	115	Гига, Шотландия, Великобритания	55.699	-5.763	Шотл. острова	E39		EU121274	[6]		
465	IS38	115	Гига, Шотландия, Великобритания	55.699	-5.763	Шотл. острова	E39		EU121274	[6]		
466	IS39	115	Гига, Шотландия, Великобритания	55.699	-5.763	Шотл. острова	E39		EU121242	[6]		
467	IS40	115	Гига, Шотландия, Великобритания	55.699	-5.763	Шотл. острова	E44		EU121274	[6]		
468	IS41	116	Юра, Шотландия, Великобритания	55.910	-5.960	Шотл. острова	E43		EU121261	[6]		
469	IS42	116	Юра, Шотландия, Великобритания	55.910	-5.960	Шотл. острова	E43		EU121261	[6]		
470	IS43	116	Юра, Шотландия, Великобритания	55.910	-5.960	Шотл. острова	E43		EU121261	[6]		
471	IS44	116	Юра, Шотландия, Великобритания	55.910	-5.960	Шотл. острова	E43		EU121261	[6]		
472	IS45	116	Юра, Шотландия, Великобритания	55.910	-5.960	Шотл. острова	E43		EU121237	[6]		
473	IS46	117	Малл, Шотландия, Великобритания	56.440	-6.001	Шотл. острова	E11		EU121249	[6]		
474	IS47	117	Малл, Шотландия, Великобритания	56.440	-6.001	Шотл. острова	E10		EU121250	[6]		
475	IS48	117	Малл, Шотландия, Великобритания	56.440	-6.001	Шотл. острова	E11		EU121251	[6]		
476	IS49	117	Малл, Шотландия, Великобритания	56.440	-6.001	Шотл. острова	E81		EU121257	[6]		
477	IS50	117	Малл, Шотландия, Великобритания	56.440	-6.001	Шотл. острова	E81		EU121252	[6]		
478	IS51	118	Раасай, Шотландия, Великобритания	57.398	-6.049	Шотл. острова	U3		EU121264	[6]		
479	IS52	118	Раасай, Шотландия, Великобритания	57.398	-6.049	Шотл. острова	U3		EU121264	[6]		
480	IS53	118	Раасай, Шотландия, Великобритания	57.398	-6.049	Шотл. острова	U3		EU121264	[6]		
481	IS54	118	Раасай, Шотландия, Великобритания	57.398	-6.049	Шотл. острова	U3		EU121264	[6]		
482	IS55	118	Раасай, Шотландия, Великобритания	57.398	-6.049	Шотл. острова	U3		EU121264	[6]		
483	IS56	119	Айлей, Шотландия, Великобритания	55.734	-6.177	Шотл. острова	E42		EU121281	[6]		
484	IS57	119	Айлей, Шотландия, Великобритания	55.734	-6.177	Шотл. острова	E42		EU121280	[6]		

485	IS58	119	Айлей, Шотландия, Великобритания	55.734	-6.177	Шотл. острова	E42		EU121280	[6]		
486	IS59	119	Айлей, Шотландия, Великобритания	55.734	-6.177	Шотл. острова	E42		EU121280	[6]		
487	IS60	119	Айлей, Шотландия, Великобритания	55.734	-6.177	Шотл. острова	E42		EU121280	[6]		
488	IS61	120	Скай, Шотландия, Великобритания	57.538	-6.228	Шотл. острова	U4		EU121268	[6]		
489	IS62	120	Скай, Шотландия, Великобритания	57.538	-6.228	Шотл. острова	U3		EU121267	[6]		
490	IS63	120	Скай, Шотландия, Великобритания	57.538	-6.228	Шотл. острова	U3		EU121269	[6]		
491	IS64	120	Скай, Шотландия, Великобритания	57.538	-6.228	Шотл. острова	U4		EU121266	[6]		
492	IS65	120	Скай, Шотландия, Великобритания	57.538	-6.228	Шотл. острова	U4		EU121265	[6]		
493	Hun26		Венгрия			Венгерская равнина	E29		GQ374415	[4]		
494	Eur		Европа				E1		GQ374414	[4]		
495	Hun27		Венгрия				E17		GQ374423	[4]		

Таблица П1.2.

Список использованных в работе последовательностей гена *cytB* и ядерных генов для группы видов «*araneus*»: видовая принадлежность, коды образцов, номера в музейных каталогах или в коллекции тканей кабинета молекулярной зоологии кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ, названия и координаты локалитетов, номер последовательности в Генбанке.

№	Виды	Код образца	Номер в музейном каталоге или код в коллекции материала	Локалитет	CYT	A2AB	ABDH	ADRB2	ALAD
1	S.caecutiens	cae_11	ZMMU: S-188557	Монголия, Хентей, Селенгийский аймаг (49°05′N, 107°17′E)	OP356181	OP355760	OP355947	OP355786	OP355973
2	S.roboratus	rob_96	ZMMU: S-181914	Россия, Красонярский кр., плато Путорана	MH332351		OP355948	OP355787	OP355974
3	S.roboratus	rob_250	ZMMU: S-184032	Россия, Красноярский кр. ср. теч. р. Енисей (62º17′N, 88º58′E)	MH332350			OP355788	
4	S.minutus	min_BBS	VZMU: Smin BBS	Россия, респ. Карелия, пос. Пояконда	OP356182	OP355761	OP355949	OP355789	OP355975
5	S.daphaenodon	dap_NED50	IBPN:NED50	Россия, Омолон (65°23′N, 160°55′E)	MH332354	OP355762	OP355950	OP355790	OP355976
6	S.daphaenodon	dap_NED932	ZMMU: S-186489	Россия, Приморский кр. Сихоте-Алинь (42°20′N, 136°09′E)	OP356183	OP355763	OP355951	OP355791	OP355977
7	S.daphaenodon	dap_NED181	IBPN: 6069	Россия, Камчатка, Пиначево (53°20′N, 158°23′E)	MH332361	OP355764		OP355792	
8	S.tundrensis	tun_42	SZMN: Chi42	Россия, Читинская обл., Торейские озера (50º11′N, 115º43′E)	GU564816	OP355765	OP355952	OP355793	OP355978
9	S.tundrensis	tun_NED135	UAM: 84247	Россия, Чукотка, Дионисия (64º34`N, 177º18`E)	GU564766	OP355766	OP355953	OP355794	OP355979
10	S.tundrensis	tun_NED209	ZMMU: S-181057	Монголия, Архангайский аймаг, С. Хангай (48º10′N, 99º54′E)	GU564749	OP355767	OP355954	OP355795	OP355980
11	S.tundrensis	tun_NED233	UAM: 102208	США, Аляска, Фэрбанкс (64°52′N, 147°46′E)	GU564843	OP355768	OP355955	OP355796	OP355981
12	S.tundrensis	tun_NED243	UAM: 71547	США, Аляска, Анкоридж, 61º17`43``N, 149º32`10``W	GU564844	OP355769	OP355956	OP355797	OP355982
13	S.tundrensis	tun_Mir1354	ZMMU: S-184034	Россия, Красноярский кр., ср. Енисей (62º17′N, 88º58′E)	GU564750	OP355770	OP355957	OP355798	OP355983
14	S.satunini	sat_Leric	VZMU: Ssat Lerik	Азербайджан, Талышские г., Лерик (38°46′N, 48°24′E)	HM036128	OP355771	OP355958	OP355799	OP355984
15	S.satunini	sat_54	VZMU: Ssat KB54	Россия, Кабардино-Балкария, р-н Эльбруса (43°22′N, 42°37′E)	HM036132	OP355772	OP355959	OP355800	OP355985
16	S.satunini	sat_73	VZMU: Ssat KB73	Россия, Кабардино-Балкария, Шхельда (43°09′N, 42°39′E)	HM036131	OP355773	OP355960	OP355801	OP355986
17	S.satunini	sat_80	VZMU: Ssat KB80	Россия, Кабардино-Балкария, Шхельда (43°09′N, 42°39′E)	HM036129	OP355774	OP355961	OP355802	OP355987
18	S.coronatus	cor_1	IBE-C1918	Испания, Аренас-де-Кабралес, рег. Астурия		OP355775	OP355962	OP355803	OP355988
19	S.coronatus	cor_2	VZMU: Scor 2	Испания, Кальдес-де-Бои, Льейда	OP356184	OP355776	OP355963	OP355804	OP355989
20	S.arcticus	arc_325	HLC-16325	Канада, Альберта, Кананаскис (51° 8′N, 115° 6′E)		OP355777	OP355964		OP355990
21	S.arcticus	arc_331	HLC-16331	Канада, Альберта, Кананаскис (51° 8′N, 115° 6′E)	OP356185	OP355778	OP355965	OP355805	OP355991
22	S.araneus	ara_3535	VZMU: Ya08-3535	Россия, р. Коми, Якша, Печоро-Илычский ГПЗ (61°49′N, 56°51′E)	HM036123	OP355779	OP355966	OP355806	OP355992
23	S.araneus	ara_Mir58	VZMU: Mirn58	Россия, Красноярский кр., ср. Енисей (62º17′N, 88º58′E)	GU564730	OP355780	OP355967	OP355807	OP355993
24	S.araneus	ara_Mir94	VZMU: Mirn94	Россия, Красноярский кр., ср. Енисей (62º17′N, 88º58′E)	HM036155	OP355781	OP355968	OP355808	OP355994
25	S.araneus	ara_Don158	ZMMU: Don158	Россия, Ростовская обл., долина р. Дона, Азов (47°5′N, 39°24′E)	OP356186	OP355782	OP355969	OP355809	OP355995
26	S.antinorii	ant_1	Sant1	Италия, Прасёта, Сондрио, Ломбардия	OP356187	OP355783	OP355970	OP355810	OP355996
27	S.antinorii	ant_3	Sant3	Италия, Прасёта, Сондрио, Ломбардия	OP356188	OP355784		OP355811	OP355997
28	S.granarius	gra_94	SM 1990	Португалия, НП Пенеда-Жереш	OP356189	OP355785	OP355971		OP355998
29	S.granarius	gra_1344	SM 1344	Португалия, Бертиандос	OP356190		OP355972	OP355812	OP355999

Таблица П1.2. Продолжение

	Виды	APOB	BCHE	BRCA1	BRCA2	GHR	GLAN	IRBP	MCGF	MCM3	MYCB	PALL
1	S.caecutiens	MH332057	OP355825	MH332125	MH332201	MH332258	OP356000	MH332320	OP356027	OP356054	OP356080	OP355736
2	S.roboratus	MH332066	OP355826	MH332136	OP355868	MH332266	OP356001	OP355896	OP356028	OP356055	OP356081	OP355737
3	S.roboratus	MH332065	OP355827	MH332135	MH332210	OP355880		MH332265	OP356029	OP356056	OP356082	OP355738
4	S.minutus	MH332038	OP355828	OP355853	OP355869	OP355881	OP356002	MH332306	OP356030	OP356057		OP355739
5	S.daphaenodon	MH332024	OP355829	MH332099	MH332169	MH332237	OP356003	MH332294	OP356031	OP356058	OP356083	OP355740
6	S.daphaenodon	MH332027	OP355830	MH332102	MH332172	MH332240	OP356004	MH332295	OP356032	OP356059	OP356084	OP355741
7	S.daphaenodon	MH332025	OP355831	MH332100	MH332170	MH332238	OP356005	OP355897	OP356033	OP356060	OP356085	OP355742
8	S.tundrensis		OP355832	MH332094	MH332164	MH332233	OP356006	MH332287	OP356034	OP356061	OP356086	OP355743
9	S.tundrensis	MH332019	OP355833	MH332097	MH332166		OP356007	MH332290	OP356035	OP356062	OP356087	
10	S.tundrensis	OP355813	OP355834	OP355854	OP355870	OP355882	OP356008	OP355898	OP356036	OP356063	OP356088	OP355744
11	S.tundrensis		OP355835	HM036125	MH332163	MH332232	OP356009	MH332286	OP356037	OP356064	OP356089	OP355745
12	S.tundrensis	OP355814	OP355836	MH332096	MH332165	MH332234	OP356010	MH332289	OP356038	OP356065	OP356090	OP355746
13	S.tundrensis	OP355815		OP355855	OP355871	OP355883		OP355899	OP356039			OP355747
14	S.satunini	MH332036	OP355837	OP355856	MH332181	OP355884	OP356011	MH332304	OP356040	OP356066	OP356091	OP355748
15	S.satunini	MH332035	OP355838	OP355857	MH332180	OP355885	OP356012	MH332303	OP356041	OP356067	OP356092	OP355749
16	S.satunini	OP355816	OP355839	OP355858	OP355872	OP355886	OP356013	OP355900	OP356042	OP356068		OP355750
17	S.satunini	OP355817	OP355840	OP355859	OP355873	OP355887	OP356014	OP355901	OP356043	OP356069		OP355751
18	S.coronatus	MH332028	OP355841	MH332103	MH332173	MH332242	OP356015	MH332297	OP356044	OP356070	OP356093	OP355752
19	S.coronatus	MH332029	OP355842	MH332104	MH332174	OP355888	OP356016	MH332306	OP356045	OP356071	OP356094	OP355753
20	S.arcticus	MH332016	OP355843	MH332093	MH332160	MH332230	OP356017	OP355902	OP356046	OP356072	OP356095	OP355754
21	S.arcticus	OP355818	OP355844	OP355860	OP355874	OP355889	OP356018	OP355903	OP356047	OP356073	OP356096	OP355755
22	S.araneus	MH332031	OP355845	OP355861	MH332177	MH332245	OP356019	MH332300	OP356048	OP356074	OP356097	OP355756
23	S.araneus	OP355819	OP355846	OP355862	OP355875	OP355890	OP356020	OP355904	OP356049	OP356075	OP356098	OP355757
24	S.araneus	MH332030	OP355847	HM036123	MH332175	MH332243	OP356021	MH332298	OP356050	OP356076	OP356099	
25	S.araneus	OP355820	OP355848	OP355863	OP355876	OP355891	OP356022	OP355905	OP356051	OP356077	OP356100	OP355758
26	S.antinorii	OP355821	OP355849	OP355864	OP355878	OP355892	OP356023	OP355906	OP356052	OP356078	OP356101	
27	S.antinorii	OP355822	OP355850	OP355865	OP355878	OP355893	OP356024	OP355907		OP356079	OP356102	OP355759
28	S.granarius	OP355823	OP355851	OP355866		OP355894	OP356025	OP355908			OP356103	
29	S.granarius	OP355824	OP355852	OP355867	OP355879	OP355895	OP356026	OP355909	OP356053		OP356104	

Таблица П.1.2. Продолжение

	Виды	PRKC	RAG2	RIOK	ROGD	TTN
1	S.caecutiens	OP356105	MH331975	OP356131	OP356153	OP355919
2	S.roboratus	OP356106	MH331986	OP356132	OP356154	OP355920
3	S.roboratus	OP356107	MH331985		OP356155	OP355921
4	S.minutus	OP356108	MH331957		OP356156	OP355922
5	S.daphaenodon	OP356109	MH331944	OP356133	OP356157	OP355923
6	S.daphaenodon	OP356110	MH331947	OP356134	OP356158	OP355924
7	S.daphaenodon	OP356111	MH331945		OP356159	OP355925
8	S.tundrensis	OP356112	MH331937	OP356135	OP356160	OP355926
9	S.tundrensis	OP356113	MH331940		OP356161	OP355927
10	S.tundrensis	OP356114	OP355910	OP356136	OP356162	OP355928
11	S.tundrensis	OP356115	MH331936	OP356137	OP356163	OP355929
12	S.tundrensis	OP356116	MH331939	OP356138	OP356164	OP355930
13	S.tundrensis	OP356117		OP356139	OP356165	OP355931
14	S.satunini	OP356118	MH331955	OP356140	OP356166	OP355932
15	S.satunini	OP356119	MH331954	OP356141	OP356167	OP355933
16	S.satunini	OP356120	OP355911	OP356142	OP356168	OP355934
17	S.satunini	OP356121	OP355912	OP356143	OP356169	OP355935
18	S.coronatus	OP356122			OP356170	OP355936
19	S.coronatus	OP356123	MH331948	OP356144	OP356171	OP355937
20	S.arcticus	OP356124	MH331933	OP356145	OP356172	OP355938
21	S.arcticus		OP355913	OP356146	OP356173	OP355939
22	S.araneus	OP356125	MH331951	OP356147	OP356174	OP355940
23	S.araneus	OP356126	OP355914	OP356148	OP356175	OP355941
24	S.araneus	OP356127	MH331949	OP356149	OP356176	OP355942
25	S.araneus	OP356128	OP355915		OP356177	OP355943
26	S.antinorii		OP355916		OP356178	OP355944
27	S.antinorii	OP356129		OP356150	OP356179	OP355945
28	S.granarius	OP356130	OP355917	OP356151		
29	S.granarius		OP355918	OP356152	OP356180	OP355946

Таблица П1.3.
Номера доступа в Генбанке для дополнительных последовательностей гена cytB рода Sorex, использованных в работе:

S.thibetanus	MH332363, MH332362
S.minutissimus	AB028589.2, GU223630, AB668084
S.minutus	AB175132, AB175133, MH332368
S.volnuchini	MH332355
S.caecutiens	AB062721, AB028551, AB028561
S.shinto	AB028546, AB028543
S.cansulus	NC_037174
S.isodon	AB028500, AB062736
S.unguiculatus	AB028531, KX754479
S.raddei	HM036153
S.roboratus	MK410317, GQ374411, AB175128
S.samniticus	AJ000429.2, EF636523, EF636522, AJ000430
S.arcticus	JF439298, JF439297, AJ000428, DQ788810, DQ788809, AJ000427, GU223666
S.maritimensis	EU035317, EU035318
S.daphaenodon	GU564735, GU564734, GU564733, GU564732, AB175126, MH332361, MH332354, JF439299, GU223669
S.tundrensis	MK341538, MK430027, HM992754, HM992749, HM992746, HM992745, HM992744, HM992742, HM992735, HM992734, HM992733, HM992732, HM992731, HM992729, HM992727, HM992726, HM992723, HM992648, HM992646, HM992642, HM992641, HM992640, HM992639, HM992638, HM992637, HM992636, HM992635, HM992634, HM992633, HM992632, HM992631, HM992630, HM992629, HM992628, HM992625, HM992623, HM992622, HM992621, HM992620, HM992619, HM992618, HM992616, HM992614, HM992612, HM992609, HM992605, HM992604, HM992603, HM992602, HM992601, HM992600, HM992599, HM992598, HM992597, HM992596, HM992595, HM992594, HM992590, HM992589, HM992588, HM992585, GU564842, GU564841, GU564840, GU564839, GU564838, GU564837, GU564836, GU564834, GU564833, GU564823, GU564821, GU564818, GU564817, GU564815, GU564814, GU564813, GU564812, GU564811, GU564810, GU564806, GU564805, GU564803, GU564802, GU564798, GU564795, GU564785, GU564782, GU564781, GU564780, GU564779, GU564778, GU564774, GU564772, GU564763, GU564761, GU564760, GU564758, GU564757, GU564756, GU564755, GU564754, GU564752, GU564751, GU564748, GU564747, GU564746, GU564744, GU564743, GU564739, GU564738, GU564737, GU564736, AB175127, AB244646, AB244645, AJ000424
S.asper	AJ000425, AJ000426, HM992658, HM992659, HM992660, HM992663, HM992665, HM992666, HM992667, HM992668, HM992670, HM992672, HM992673, HM992674, HM992675, HM992677
S.satunini	JN984120, KT175150, KT175170, MT513193, HM036166, GU827397, GU827396, GU827398, HM036167, HM036169, HM036170, KT175164, KT175169, KT175171, MT513192, GU827404, GU827401
S.coronatus	AJ0004192, AY332688, AY332689, AY332690, AY332691, AY332692, EF636516, EF636517
S.granarius	AJ0004172, AJ000418, EF636513, EF636515
S.antinorii	AB175124, AB175125, EF636518, EF636521, HQ901808, HQ901809, HQ901810, HQ901811, HQ901814, HQ901815, HQ901816, HQ901817, HQ901819, HQ901820, HQ901821, HQ901823, HQ901824, HQ901825, HQ901826, HQ901827, HQ901828, HQ901829, HQ901830, HQ901831, HQ901832, HQ901833, HQ901834, HQ901835, HQ901836, HQ901837, HQ901838, HQ901840, HQ901841, HQ901842, HQ901843, HQ901844, HQ901845, HQ901846, HQ901847, HQ901848, HQ901849, HQ901850, HQ901851, HQ901852, HQ901853, HQ901854, HQ901855, HQ901856, HQ901857, HQ901858, HQ901859, HQ901860, HQ901861, HQ901862, HQ901863, HQ901864, HQ901865, HQ901866, HQ901867, HQ901868, HQ901869, HQ901870, HQ901871, HQ901872, HQ901873, HQ901874, HQ901875, HQ901876, HQ901877, HQ901878, HQ901879, HQ901880, HQ901881, HQ901882, HQ901883, HQ901884, HQ901885, HQ901886, HQ901890, HQ901891, HQ901892, HQ901893, HQ901894, HQ901895, HQ901896, HQ901897, HQ901898, HQ901900, HQ901901, HQ901902, HQ901903, HQ901904, HQ901905, HQ901907, HQ901908, HQ901909, HQ901910

Таблица П1.4.

Список образцов, использованных для анализа Rad-seq для группы видов «*araneus*»: видовая принадлежность, коды образцов, номера в музейных каталогах или в коллекции тканей кабинета молекулярной зоологии кафедры зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ, названия и координаты локалитетов, название библиотеки и номера внутренних индексов. Курсивом выделены коды образцов, вошедших также в выборку для ядерных генов.

№	Вид	Код образца	Номер в музейном каталоге или код в коллекции материала	Локалитет	Название библиотеки и номера внутренних индексов
1	S.roboratus	rob_BSH66	VZMU: BSH66	Россия, Иркутская обл., Братский р-н, р. Илир	S9_3_2
2	S.daphaenodon	dap_NED51		Россия, Чукотка, пос. Омолон (65°23′N, 160°55′E)	Sorex2_2_2
3	S.daphaenodon	dap_NED3		Россия, Чукотка, пос. Омолон (65°23′N, 160°55′E)	Sorex1_2_2
4	S.tundrensis	*tun_NED233*	UAM: 102208	США, Аляска, Фэрбанкс (64°52′N, 147°46′E)	Sorex2_1_2
5	S.tundrensis	*tun_NED243*	UAM: 71547	США, Аляска, Анкоридж (61º17`43``N, 149º32`10``W)	Sorex1_1_2
6	S.tundrensis	tun_132		Россия, Чукотка, Анадырьский р-н. г. Дионисия (64°34′04″N, 177°18′48″E)	Sorex1_1_3
7	S.tundrensis	tun_198		Россия, Якутия, ср. теч. Р. Лена (62°04′12″N, 128°56′18″E)	Sorex1_2_1
8	S.tundrensis	tun_179		Россия, Якутия, ср. теч. Р. Лена (62°04′12″N, 128°56′18″E)	Sorex2_1_3
9	S.tundrensis	tun_296			Sorex2_2_1
10	S.tundrensis	tun_p14		Россия, р. Коми, Якша, Печоро-Илычский ГПЗ (61°49′N, 56°51′E)	Sorex3_1_2
11	S.tundrensis	tun_124_put	ZMMU S-181856	Россия, Красонярский кр., плато Путорана	Sorex3_1_3
12	S.satunini	*sat_Leric*	VZMU: Ssat Lerik	Азербайджан, Талышские г., Лерик (38°46′N, 48°24′E)	Sorex1_1_1
13	S.satunini	*sat_54*	VZMU: Ssat KB54	Россия, Кабардино-Балкария, р-н Эльбруса (43°22′N, 42°37′E)	Sorex2_1_1
14	S.satunini	sat_17	VZMU: Ssat KB17	Россия, Кабардино-Балкария, Шхельда (43°09′N, 42°39′E)	Sorex3_1_1
15	S.coronatus	*cor_1*	IBE-C1918	Испания, Аренас-де-Кабралес, рег. Астурия	Sorex3_2_2
16	S.arcticus	arc_305	HLC-16305	Канада, Альберта, Кананаскис (51° 8′N, 115° 6′E)	Sorex1_2_3
17	S.arcticus	arc_306	HLC-16306	Канада, Альберта, Кананаскис (51° 8′N, 115° 6′E)	Sorex3_2_3
18	S.antinorii	*ant_1*	Sant1	Италия, Прасёта, Сондрио, Ломбардия	Sorex6_3_1
19	S.antinorii	*ant_3*	Sant3	Италия, Прасёта, Сондрио, Ломбардия	Sorex3_2_1
20	S.granarius	*gra_94*	SM 1990	Португалия, НП Пенеда-Жереш	Sorex8_3_3
21	S.granarius	*gra_1344*	SM 1344	Португалия, Бертиандос	Sorex7_3_3

Таблица П.1.5.
Статистика по данным Radseq и количество SNP при разных методах фильтрации для *S. araneus* s.str.

Образец	Число чтений: прямые+ обратные	Доля закар-тиро-ванных чтений	Доля чтений с качес-твом ниже порога	Доля неза-кар-тиро-ванных чтений	Среднее покрытие	Число локусов (фрагментов)	Доля отсутст-вующих локусов	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст вующи х SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсут-ствую-щих SNP
						До фильтрации N= 2690006		До фильтрации n= 3968033		После фильтрации в vcftools (DP>5) n= 3020017		% MD<75, n= 345094		% MD <75, 1SNP/1500bp n= 20141		% MD<95, n= 32137			
ara_BSH17-45	11874702	0.823	0.125	0.052	20.663	398116	0.852	2270816	0.4277	1632779	0.4593	340269	0.014	19838	0.015	32072	0.002		
ara_BSH17-53	13875536	0.84	0.108	0.051	24.643	425573	0.8418	2183434	0.4497	1504515	0.5018	334952	0.0294	19516	0.031	32114	0.0007		
ara_D07_2	12581342	0.802	0.117	0.081	19.203	482515	0.8206	2368262	0.4032	1651154	0.4533	339316	0.0167	19795	0.0172	32116	0.0007		
ara_D07_6	12650080	0.803	0.115	0.082	19.511	492204	0.817	2340168	0.4102	1616161	0.4649	340182	0.0142	19862	0.0139	32119	0.0006		
ara_D07_7	2935776	0.477	0.086	0.438	4.747	193279	0.9281	1138626	0.7131	430420	0.8575	203273	0.411	12173	0.3956	31080	0.0329		
ara_D07_8	11550243	0.776	0.120	0.104	17.997	452329	0.8318	2237281	0.4362	1503381	0.5022	335907	0.0266	19679	0.0229	31985	0.0047		
ara_D09_3	13111381	0.799	0.124	0.077	20.517	476793	0.8228	2337781	0.4108	1621010	0.4632	340122	0.0144	19877	0.0131	32120	0.0005		
ara_Jan11	24728263	0.729	0.202	0.069	42.026	396997	0.8524	1949471	0.5087	1398595	0.5369	340535	0.0132	19859	0.014	32116	0.0007		
ara_Jan14	12945290	0.781	0.165	0.053	23.914	344500	0.8719	1985123	0.4997	1390727	0.5395	340150	0.0143	19845	0.0147	32081	0.0017		
ara_Jan7	5601715	0.684	0.240	0.076	13.708	196391	0.927	1180771	0.7024	691101	0.7712	293753	0.1488	17261	0.143	32079	0.0018		
ara_Jo_7	11550465	0.844	0.098	0.058	18.786	468294	0.8259	2340439	0.4102	1607904	0.4676	339342	0.0167	19782	0.0178	32089	0.0015		
ara_Jo_8	3941069	0.837	0.104	0.059	8.787	275660	0.8975	1639846	0.5867	891947	0.7047	302069	0.1247	17148	0.1486	32014	0.0038		
ara_Kar106	5947105	0.824	0.112	0.064	11.777	321857	0.8804	1858621	0.5316	1132910	0.6249	330702	0.0417	19111	0.0511	32076	0.0019		
ara_Kar109	11994744	0.761	0.152	0.087	21.468	392089	0.8529	1972147	0.503	1300976	0.5692	337191	0.0229	19672	0.0233	32119	0.0006		
ara_Kar110	15352389	0.778	0.125	0.097	23.413	500174	0.815	2350137	0.4077	1688448	0.4409	340792	0.0125	19860	0.014	32097	0.0012		
ara_Kar21	10413838	0.86	0.094	0.046	16.87	438778	0.8369	2435948	0.3861	1707431	0.4346	325058	0.0581	18766	0.0683	31846	0.0091		
ara_Kar48	7489975	0.864	0.087	0.048	14.705	350887	0.8696	2019856	0.491	1289801	0.5729	320518	0.0712	18500	0.0815	31835	0.0094		
ara_Kar49	13581066	0.854	0.092	0.053	24.679	416381	0.8452	2207601	0.4437	1544733	0.4885	336917	0.0237	19573	0.0282	32082	0.0017		
ara_Kar5	2728594	0.84	0.107	0.053	6.681	230961	0.9141	1470007	0.6295	720514	0.7614	281747	0.1836	15846	0.2132	31899	0.0074		
ara_Kar50	3508829	0.835	0.098	0.068	7.836	268482	0.9002	1581295	0.6015	821038	0.7281	277741	0.1952	15403	0.2352	31824	0.0097		
ara_Kar67	11275296	0.756	0.162	0.082	19.064	395676	0.8542	1805269	0.545	1187415	0.6068	339501	0.0162	19804	0.0167	32111	0.0008		
ara_Kar67_2	1348049	0.843	0.094	0.063	4.742	151607	0.9436	987505	0.7511	363851	0.8795	202663	0.4127	11003	0.4537	29891	0.0699		
ara_Kar73	8010872	0.85	0.094	0.056	12.927	436447	0.8378	2305745	0.4189	1520638	0.4965	322213	0.0663	18482	0.0824	32086	0.0016		
ara_Kar76	17617901	0.801	0.135	0.064	27.611	497628	0.8141	2339876	0.4103	1649693	0.4537	340084	0.0145	19849	0.0145	32087	0.0016		
ara_Kar8	2391123	0.796	0.114	0.090	6.01	224451	0.9166	1291090	0.6746	569022	0.8116	264606	0.2332	14903	0.2601	31663	0.0147		
ara_Kar_105	429807	0.837	0.120	0.043	2.544	80559	0.9701	505915	0.8725	82319	0.9727	54784	0.8412	3380	0.8322	16167	0.4969		
ara_Kar_2	2969292	0.845	0.101	0.054	6.179	325224	0.8791	1455274	0.6333	678209	0.7754	254148	0.2635	15284	0.2411	31560	0.018		
ara_Kar_4	10707807	0.856	0.093	0.051	17.416	438909	0.8368	2392795	0.397	1665524	0.4485	315505	0.0857	17872	0.1127	31920	0.0068		
ara_Kra460	17357557	0.761	0.153	0.085	31.759	386732	0.8047	2261566	0.4301	1563473	0.4823	339752	0.0155	19863	0.0138	32103	0.0011		
ara_Kra_462	8377446	0.148	0.056	0.797	5.553	153273	0.943	793713	0.8	305842	0.8987	189509	0.4508	11643	0.4219	31375	0.0237		
ara_Kri27A8	10352623	0.783	0.157	0.059	18.516	360371	0.866	2071024	0.4781	1455891	0.5179	337319	0.0225	19685	0.0226	32064	0.0023		
ara_Kri47E4	5470656	0.854	0.099	0.047	11.172	364748	0.8644	1555134	0.6081	894170	0.7039	285420	0.1729	16813	0.1652	31868	0.0084		
ara_Kri_22B9	2722406	0.644	0.247	0.109	8.59	149608	0.9444	771788	0.8055	352846	0.8832	198330	0.4253	11854	0.4114	31681	0.0142		
ara_Kri_22C4	3888399	0.707	0.204	0.089	10.138	203838	0.9242	1110089	0.7202	573692	0.81	291784	0.1545	16758	0.168	32046	0.0028		
ara_Kri_22C6	24421067	0.757	0.176	0.066	35.516	521568	0.8061	2303924	0.4194	1672815	0.4461	322560	0.0653	19016	0.0559	31500	0.0198		
ara_Kri_27A7	5096840	0.739	0.186	0.075	10.038	282145	0.8951	1575679	0.6029	927307	0.6929	319533	0.0741	18653	0.0739	32058	0.0025		
ara_Kri_27A8	2942991	0.696	0.228	0.076	7.846	180421	0.9329	1026795	0.7412	509236	0.8314	237839	0.3108	14332	0.2884	31799	0.0105		

ara_Kri_33B3	36850914	0.863	0.095	0.042	50.309	655452	0.7563	2994625	0.2453	2355623	0.22	336802	0.024	19652	0.0243	31952	0.0058		
ara_Kri_33C4	17247009	0.853	0.098	0.049	30.839	425245	0.8419	2267747	0.4285	1646027	0.455	334833	0.0297	19462	0.0337	31919	0.0068		
ara_Kri_39A8	7842012	0.804	0.116	0.080	15.513	345820	0.8714	1773456	0.5531	1098548	0.6362	332119	0.0376	19196	0.0469	32020	0.0036		
ara_Kri_45P5	2412804	0.816	0.125	0.059	6.473	203345	0.9244	1280306	0.6773	612489	0.7972	245480	0.2887	13951	0.3073	30774	0.0424		
ara_Kru13_2009	9802958	0.772	0.129	0.099	19.237	332514	0.8764	1794837	0.5477	1167663	0.6134	337925	0.0208	19678	0.023	32078	0.0018		
ara_Kru13_909	24995461	0.749	0.135	0.116	39.492	511623	0.8098	2212673	0.4424	1582287	0.4761	340557	0.0131	19910	0.0115	32030	0.0033		
ara_NAO12_2	1477232	0.719	0.208	0.072	4.56	147863	0.945	878382	0.7786	308331	0.8979	210471	0.3901	12674	0.3707	31649	0.0152		
ara_NAO2	8714072	0.733	0.178	0.089	16.019	343968	0.8721	1706768	0.5699	1059917	0.649	338573	0.0189	19731	0.0204	32097	0.0012		
ara_S2	6417573	0.793	0.143	0.064	12.63	321759	0.8804	1802865	0.5457	1102008	0.6351	333102	0.0347	19430	0.0353	32108	0.0009		
ara_S3	10871851	0.805	0.129	0.066	18.021	427725	0.841	2191339	0.4478	1498521	0.5038	337103	0.0232	19681	0.0228	32101	0.0011		
ara_S9	3208296	0.752	0.180	0.068	8.201	206831	0.9231	1208066	0.6956	609679	0.7981	303326	0.121	17811	0.1157	32098	0.0012		
ara_Sk22_09	8173064	0.807	0.130	0.064	15.822	354677	0.8682	1828438	0.5392	1212237	0.5986	340459	0.0134	19853	0.0143	32128	0.0003		
ara_Tel12_1	21588259	0.73	0.192	0.078	36.81	379705	0.8588	1978696	0.5013	1416096	0.5311	340127	0.0144	19825	0.0157	32097	0.0012		
ara_Tel12_13	10755761	0.657	0.251	0.092	22.67	256751	0.9046	1260486	0.6823	767183	0.746	304020	0.119	17691	0.1216	32067	0.0022		
ara_Ur17_8	9987141	0.541	0.328	0.130	16.421	298980	0.8889	1423901	0.6412	753776	0.7504	278691	0.1924	16534	0.1791	32083	0.0017		
ara_Ur17_9	11457714	0.843	0.103	0.054	19.611	425361	0.8419	2279466	0.4255	1575180	0.4784	339020	0.0176	19778	0.018	32098	0.0012		
ara_V08_3	14868431	0.664	0.251	0.086	29.458	284024	0.8944	1421689	0.6417	926207	0.6933	321272	0.069	18723	0.0704	32077	0.0019		
ara_V13_1	3110134	0.679	0.243	0.078	8.083	177886	0.9339	1028305	0.7409	510953	0.8308	245036	0.2899	14758	0.2673	31887	0.0078		
ara_V13_2	774711	0.74	0.194	0.066	3.184	107669	0.96	643342	0.8379	153128	0.9493	120989	0.6494	7332	0.636	29870	0.0705		
ara_V13_3	319684	0.642	0.268	0.090	2.254	52778	0.9804	272363	0.9314	32150	0.9894	27228	0.9211	1911	0.9051	11701	0.6359		
ara_V13_5	7388854	0.765	0.165	0.070	13.628	329438	0.8775	1861757	0.5308	1195565	0.6041	338620	0.0188	19763	0.0188	32120	0.0005		
ara_sav1500	441105	0.795	0.139	0.066	2.744	74740	0.9722	430655	0.8915	79274	0.9738	47624	0.862	3061	0.848	15106	0.5299		

Таблица П.1.6. Статистика по данным Radseq и количество SNP при разных методах фильтрации для группы araneus.

Образец	Число чтений (прямые+ обратные)	Доля закарти-рованных чтений	Доля чтений с качеством ниже порога	Доля незакарти-рованных чтений	Среднее покрытие	Число локусов (фрагментов)	Доля отсутствующих локусов	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутст-вующих SNP	Число SNP	Доля отсутс-твующих SNP
						До фильтрации N= 1888844		До фильтрации n= 5096474		После фильтрации в vcftools (DP>5) n= 3694520		% MD<75, n= 320071		% MD <75, 1SNP/1500 bp n= 20707		% MD<95, n= 45071		% MD <95, 1SNP/1500 bp n= 3951	
tun_NED132_2006	2001050	0.739	0.162	0.099	5.373	181352	0.8743	1848256	0.6373	564314	0.8473	260608	0.1858	16681	0.1944	45071	0.0097	3913	0.0096
tun_NED179_2006	1952620	0.75	0.160	0.090	5.169	184576	0.7336	1911664	0.6249	567832	0.8463	267017	0.1658	17072	0.1755	45136	0.0083	3915	0.0091
tun_NED198_2013	30263101	0.718	0.197	0.086	40.513	508768	0.6934	3608548	0.292	2210131	0.4018	314964	0.016	20433	0.0132	45403	0.0024	3945	0.0015
tun_NED233_2008	8806635	0.748	0.169	0.082	15.537	334782	0.7415	2881953	0.4345	1472862	0.6013	309908	0.0318	20117	0.0285	45394	0.0026	3941	0.0025
tun_NED243_2008	3361548	0.739	0.171	0.089	7.506	228453	0.7129	2210993	0.5662	856080	0.7683	289874	0.0943	18606	0.1015	45382	0.0029	3936	0.0038
tun_p14	3144220	0.711	0.179	0.110	7.622	202956	0.6385	1976938	0.6121	731243	0.8021	277925	0.1317	17752	0.1427	45215	0.0065	3924	0.0068
sat17	1011306	0.743	0.170	0.087	3.931	117789	0.7651	1307849	0.7434	311312	0.9157	159096	0.5029	9807	0.5264	41186	0.0951	3559	0.0992
sat_54	907321	0.737	0.176	0.087	3.307	121242	0.8296	1345144	0.7361	255482	0.9308	149911	0.5316	9333	0.5493	41982	0.0776	3607	0.0871
sat_Leric	2132355	0.735	0.182	0.082	4.84	211722	0.7526	2146783	0.5788	630676	0.8293	246720	0.2292	15609	0.2462	44779	0.0161	3900	0.0129
rob_Bsh66	1931578	0.505	0.254	0.241	4.596	157584	0.8874	904522	0.8225	249223	0.9325	125159	0.609	8373	0.5956	34649	0.2387	3014	0.2372
gra_1344	8985633	0.797	0.130	0.073	17.628	311968	0.707	2831146	0.4445	1470559	0.602	307043	0.0407	19896	0.0392	45384	0.0028	3942	0.0023
gra_1990	14826358	0.656	0.126	0.218	22.611	347529	0.722	2915180	0.428	1612669	0.5635	306461	0.0425	19825	0.0426	45385	0.0028	3939	0.003
dap_NED3_Chuk	16955987	0.743	0.171	0.087	24.603	448777	0.6974	3321823	0.3482	1917194	0.4811	303771	0.0509	19687	0.0493	45375	0.003	3941	0.0025
dap_NED_51	30557107	0.741	0.174	0.086	40.794	541234	0.7507	3584190	0.2967	2226724	0.3973	304454	0.0488	19745	0.0465	45342	0.0037	3936	0.0038
cor1	22699024	0.748	0.172	0.080	30.945	513377	0.7477	3617272	0.2902	2155197	0.4167	305908	0.0442	19889	0.0395	45161	0.0077	3929	0.0056
arc_16305	18753488	0.692	0.204	0.104	27.727	417523	0.8014	3093466	0.393	1789780	0.5156	296150	0.0747	19202	0.0727	45467	0.001	3946	0.0013
arc_16306	2373837	0.686	0.212	0.101	6.553	162789	0.8945	1638896	0.6784	568244	0.8462	239821	0.2507	15438	0.2545	44829	0.015	3896	0.0139
ant_S1	2073573	0.599	0.268	0.133	5.656	152125	0.8965	1420018	0.7214	362577	0.9019	174001	0.4564	12126	0.4144	41265	0.0933	3605	0.0876
ant_S3	19215738	0.772	0.15792	0.07048	27.473	478445	0.7852	3661087	0.2816	2123027	0.4254	308882	0.035	20087	0.0299	45275	0.0052	3939	0.003
ara_D09_3	13111381	0.799	0.124	0.077	19.452	476793	0.7937	3541441	0.3051	1928796	0.4779	314057	0.0188	20345	0.0175	45438	0.0016	3946	0.0013
ara_Jan11	24728263	0.729	0.202	0.069	40.146	396997	0.8158	2874774	0.4359	1628891	0.5591	304694	0.048	19686	0.0493	45374	0.003	3942	0.0023
ara_Kar76	17617901	0.801	0.13512	0.06418	26.218	497628	0.6819	3501447	0.313	1992616	0.4607	314416	0.0177	20371	0.0162	45397	0.0025	3944	0.0018
ara_Kri_33B3	36850914	0.863	0.09496	0.04208	47.342	655452	0.7264	4149372	0.1858	2710324	0.2664	312991	0.0221	20227	0.0232	45349	0.0036	3938	0.0033
ara_Ur17_9	11457714	0.843	0.10309	0.05422	18.773	425361	0.7901	3460545	0.321	1894776	0.4871	313184	0.0215	20223	0.0234	45461	0.0011	3945	0.0015
ara_V08_3	14868431	0.664	0.25088	0.08552	28.479	284024	0.832	2176606	0.5729	1098879	0.7026	270604	0.1546	17713	0.1446	44658	0.0188	3873	0.0197

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. ПРАЙМЕРЫ И ПРОТОКОЛЫ

Таблица П.2.1 Последовательности праймеров, использованных в работе, названия, источник и температура отжига. * – классический ПЦР, ** – Touchdown ПЦР, *** – внутренние праймеры, использовались для секвенирования

Ген	Название праймера	Последовательность праймера	Тотж ºC	Источник
ND2	ND2_F01	5'-TGAGAAATCAAAACTCTCCGTGCTAC-3'	64	Эта работа
	ND2_R01	5'-GCTTTGAAGGCCCTCGGTCT-3'		Эта работа
	F710	5'-GAGGCTGAGGTGGACTTAACCAAACGCAAT-3'	***	Эта работа
CYTB	Lsat_glu	5'-CCATCGTTGTTATTCAACTACAGAAAC-3'	60	Bannikova et al., 2010
	Hsat_thr	5'-CCATCTCTGGTTTACAAGACCAGTATA-3'		Bannikova et al., 2010
	L395	5'-CCTTCCATGAGGACAAATATCATT-3'	***	Bannikova et al., 2010
	L373st	5'-GCCACTGCCTTTATAGGGTACG-3'	***	Bannikova et al., 2010
	H589st	5'-GCCGGTTTCATGCAGGAATAGGAG-3'	***	Bannikova et al., 2010
	H589_sh	5`-CGGTTTCATGCAGGAATAGGAG-3`	***	Эта работа
	SarH760	5`-AGTTGTCTGGGTCTCCTAATAAGTC-3'	***	Эта работа
A2AB	A2ab_F2	5`-CCAGAAYCTGTTYCTGGTGTCGCT-3`	64*	Эта работа
	A2ab_R1170	5`-GGGAACCAGCAGAGCACGAAGAC-3`		Эта работа
ABDH	ABHD_F	5`-CTGCTCACCAACCTGGTGGAGGT-3`	59*	Igea et al., 2010
	ABHD_R	5`-TTVGGCACRGTCTGCATCTGGGC-3`		Igea et al., 2010
ADRB2	ADRB2_F11a	5`-ATCACAGCCATCGCCAAGTTCG-3`	57*	Эта работа
	ADRB2_R11b	5`-CTGAAATCTGGGCTGCGACAGTAG-3`		Эта работа
ALAD	ALAD-F	5`-AGAGTTYGCYATGYTGTGGCA-3`	65-50**	Igea et al., 2015
	ALAD-R	5`-GGYGTGTAGTAGGTRATGATGA-3`		Igea et al., 2015
APOB	APOB-F02	5`-CCATCCCACWTCCTTTGGCTATG-3`	62*	Abramov et al., 2017
	APOB-R494	5`-TAAAGTCCAGCATTGGCATTCAGTG-3`		Abramov et al., 2017
BCHE	BCHE_F10_a_sor	5`-TTCCAATRCCTAAGCCRAAAAATGC-3`	57*	Эта работа
	BCHE_R922a_sor	5`-ATTCAGAAAACTTTTCGGTGAACTCCAA-3`		Эта работа
BRCA1	BRCA1_F12	5`-GCCTAGCTTAGCAAAGAGCCAACAG-3`	64*	Bannikova et al., 2010
	BRCA1_R815	5`-CTTTTTCTGATGACTCTGTTGGGTTAGTAT-3`		Bannikova et al., 2010
BRCA2	BRCA2-F343	5`-GARTTTAAAGGCTTTTATTCAGCACTTGGC-3`	64*	Bannikova et al., 2018
	BRCA2-R646	5`-ATGCTGGCACCTATACATYTATCTTC-3`		Bannikova et al., 2018
GHR	GHR_F44	5`-TCTTGGGTTGAATTCATTGAACTAGATAT-3`	64*	Bannikova et al., 2018
	GHR_R808	5`-GRAGACTGTACTAGATGAATGGAGGTGTAG-3`		Bannikova et al., 2018
GLANT	GLANT_ FN1	5`-GTGTCTCCTGAGATTATRCACATYTTTATATGCT-3`	65-50**	Эта работа
	GLANT_ RN1	5`-GGTAATATGTCMTAYTCCATAAGATATTTCTAA		Эта работа

IRBP	IRBP-F01a	5`-ACCCTCRCCTGGTCATCTCCTATG-3`	62*	Abramov et al., 2017
	IRBP-R1011c	5`-GAGCCTGGGGTCCTCWGATACAG-3`		Abramov et al., 2017
MCGF	MCFG_F56	5`-GAATGTGTGTTYTCYTCAACWTCRAGTCC-3`	57*	Esselstyn et al., 2009
	MCFG_R1a	5`-CTAAATAGAAAGCAATAATGTGTCAGTGTT-3`		Esselstyn et al., 2009
MCM3	MCM3-F	5`-GGAATTTATCAGAGCAAAGTTC-3`	65-50**	Igea et al., 2015
	MCM3-R	5`-RTAGAAYTCYTCRTACTGCTTG-3`		Igea et al., 2015
MYCB	MYCB-F	5`-AAYAAYGGCACVGTGGYCATTT-3`	65-50**	Igea et al., 2015
	MYCB-R	5`-CAGCATYCRVAGAYTTRAAGAA-3`		Igea et al., 2015
PALL	PALL_F	5`-CGAGACCTCCTCCCATGACTCCTTCTAT-3`	62*	Igea et al., 2010
	PALL_R	5`-CGTTKGGGCTCCTGTTTCTCGGCT-3`		Igea et al., 2010
PRKC	PRKC_F1	5`-AGTTGTSAARAAAGARCTTGTCAATGATG-3`	52*	Igea et al., 2010
	PRKC_R1	5`-TTCTGTYTGTACCCARTCAATATCCT-3`		Igea et al., 2010
RAG2	RAG2_F1	5`-GATTCCTGCTAYCTYCCTCCTCT-3`	64*	Abramov et al., 2017
	RAG2_R1	5`-CCCATGTTGCTTCCAAACCATA-3`		Abramov et al., 2017
RIOK	RIOK_F1a	5`-CTCCATGAGAAAAAGGAACATTCTACTGC-3`	57*	Igea et al., 2010
	RIOK_R1	5`-ACATCCCAGAGTTGACCATTTTATACATA-3`		Igea et al., 2010
ROGD	ROGD_F	5`-CTGATGGAYGCYGTGATGCTGCA-3`	59*	Igea et al., 2010
	ROGD_R	5`-CACGGTGAGGCASAGCTTGTTGA-3`		Igea et al., 2010
TTN	TTN_F11a	5`-GTGGAAAATATACTCTCACATTAGAAAACAG-3`	55*	Эта работа
	TTN_R11a	5`-GCATTTCCACAATATACTGAATGATTTTACT-3`		Эта работа

П 2.2. Протокол ddRADseq

0. Приготовление адаптеров:
1) Смешать по 1 мкл Q1 и Q2, добавить 8мкл АВ-буфера.
2) Нагреть до 97,5°С затем остудить до 21°С со скоростью 3°С в 1 мин.

1. Рестрикция и лигирование:
На 1 пробу:
1. Буфер Т4-лигазы – 6 мкл
2. АТР (10мМ) – 4 мкл
3. Pst1-HF – 0.5 мкл
4. BsaHI – 1 мкл
5. Т4-лигаза – 0.5
В каждую пробирку добавить по 12 мкл смеси, 0.75 мкл каждого адаптера, примерно 2000-3000 нг очищенной ДНК, вода до 60 мкл.
Инкубировать 3 часа при 30°С.
Чтобы остановить реакцию, добавить 10µл 0.5М ЭДТА

2. Очистка и фракционирование магнитными частицами.
Магнитные частицы достать из холодильника за 40 минут до начала работы.
1) Добавить магнитных частиц 0.4* объема пробы.
2) 10 мин перемешивать переворачиванием.
3) 5 мин инкубировать в магнитном штативе, супернатант перенести в новую пробирку
4) Добавить 0.7* объема магнитных частиц.
5) 5 мин перемешивать переворачиванием.
6) 5 мин инкубировать в магнитном штативе, супернатант слить
7) Добавить 80%EtOH (2 начальных объема), без ожидания слить спирт.
8) Повторить пункт 7
9) Посушить 1-2 минуты (не дольше).
10) Добавить 20 мкл 0.1х ТЕ, пипетировать, 5 минут инкубировать на столе.
11) 5 мин инкубировать в магнитном штативе, супернатант собрать
12) Измерить концентрацию

3. Пулирование ДНК
До 9 проб можно смешать в одной реакции, так, чтобы количество ДНК в реакции для каждой пробы было одинаково. Сочетания адаптеров в одной реакции не должны повторяться.

4. Rad-ПЦР.

На 1 пробу:
1. 5х Phusion HF buffer 20 мкл
2. dNTP 2 мкл
3. Phusion high-fidelity DNA-polymerase 0.5 мкл

В каждую реакцию добавить:
1) 22,5 мкл смеси
2) 4 мкл каждого RAD праймера
3) примерно 100 нг смеси ДНК
4) H_2O до 100 мкл

Условия амплификации:
98°C – 2мин

15 циклов:
98°C – 10 мин
65°C – 30 мин
72°C – 30 мин

72°C – 5мин

5. Очистка библиотеки.

1) Добавить магнитных частиц 0.8 ***** объема пробы.
2) 5 мин перемешивать переворачиванием.
3) 5 мин инкубировать в магнитном штативе, сбросить супернатант.
4) Добавить 80%EtOH (2 начальных объема), без ожидания слить спирт.
5) Повторить пункт 7
6) Посушить 1-2 минуты (не дольше).
7) Добавить 20 мкл 0.1x TE, пипетировать, 5 минут инкубировать на столе.
8) 5 мин инкубировать в магнитном штативе, супернатант собрать
9) Измерить концентрацию

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. МОДЕЛИ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Таблица П3.1. Модели эволюции последовательности митохондриальных генов, использованные в филогенетическом анализе для *Sorex araneus* s. str

Позиция кодона **Ген**	**1**	**2**	**3**	**Молекулярные часы**
CYT B	K2P+I	HKY+F	TIM2+F+G4	Нет
ND2	HKY+F+I	HKY+F+I	HKY+F+G4	Есть

Таблица П3.2. Модели эволюции последовательности митохондриальных и ядерных генов, использованные в филогенетическом анализе для группы «araneus».

Ген	**Длина выравнивания (bp)**	**Экзон**			**Интрон**	**Одна партиция на ген**	**Молекулярные часы**
		1 позиция	**2 позиция**	**3 позиция**			
A2AB	941	F81+F	JC	HKY+F		HKY+F+I	Есть
ABDH	263	JC		TN+F		TN+F	Есть
ADRB2	784	JC		HKY+F		HKY+F	Нет
ALAD	430	HKY+F+G4				HKY+F+G4	Нет
APOB	469	HKY+F+I				HKY+F+I	Нет
BCHE	886	JC		HKY+F		HKY+F	Есть
BRCA1	720	HKY+F				HKY+F	Есть
BRCA2	896	HKY+F		TPM2u+F		TPM2u+F	Нет
GHR	735	F81+F	HKY+F	HKY+F		K2P+I	Есть
GLAN	434	K3Pu+F				K3Pu+F	Нет
IRBP	860	HKY+F		JC+I		HKY+F+I	Есть
MCGF	713	HKY+F				HKY+F	Нет
MCM3	945	K2P+G4				K2P+G4	Есть

MYCB	661	JC		K2P+G4		K2P+I	Есть
PALL	490	HKY+F		HKY+F		HKY+F+G4	Есть
PRKC	378	HKY+F				HKY+F	Нет
RAG2	731	F81+F		HKY+F+I		HKY+F+I	Есть
RIOK	1139	TPM2u+F				TPM2u+F+ G4	Есть
ROGD	195	TIM+F+I				TN+F+I	Нет
TTN	414	JC		TN+F		TNe+I	Есть
CYTB	1140	TNe+I+G	K3Pu+I+G	GTR+I+G			Нет

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. МИТОХОНДРИАЛЬНЫЕ ФИЛОГЕНИИ *S. ARANEUS* S. STR.

Рис. П4.1. Байесово филогенетическое дерево, восстановленное на основании конкатенированной последовательности митохондриальных генов cytb и ND2. Величины над ветвями соответствуют байесовой апостериорной вероятности/ML стандартной поддержке бутстреп/ML быстрой (ultrafast) поддержке бутстреп. Величины ниже 0.8/60/70 не указаны.

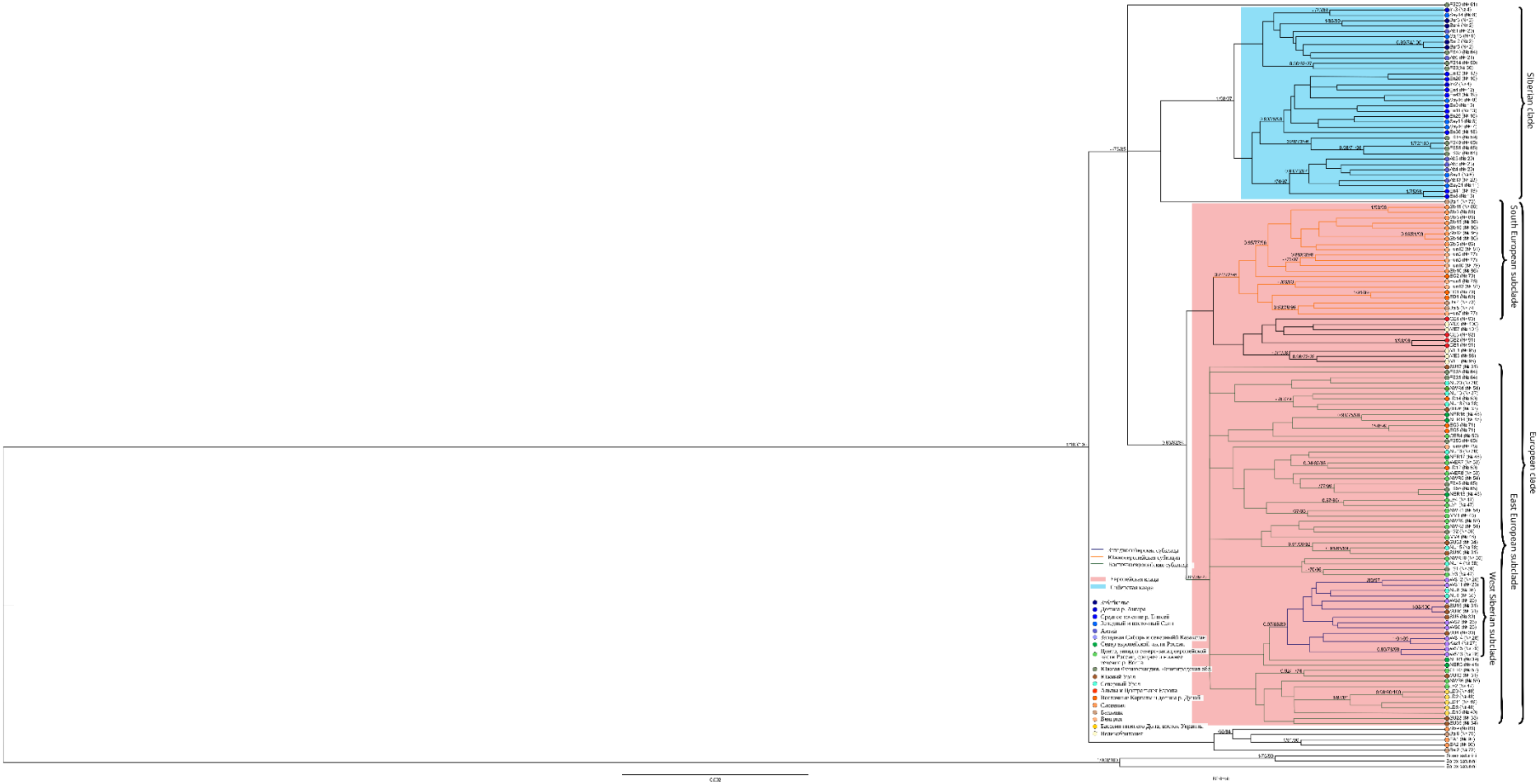
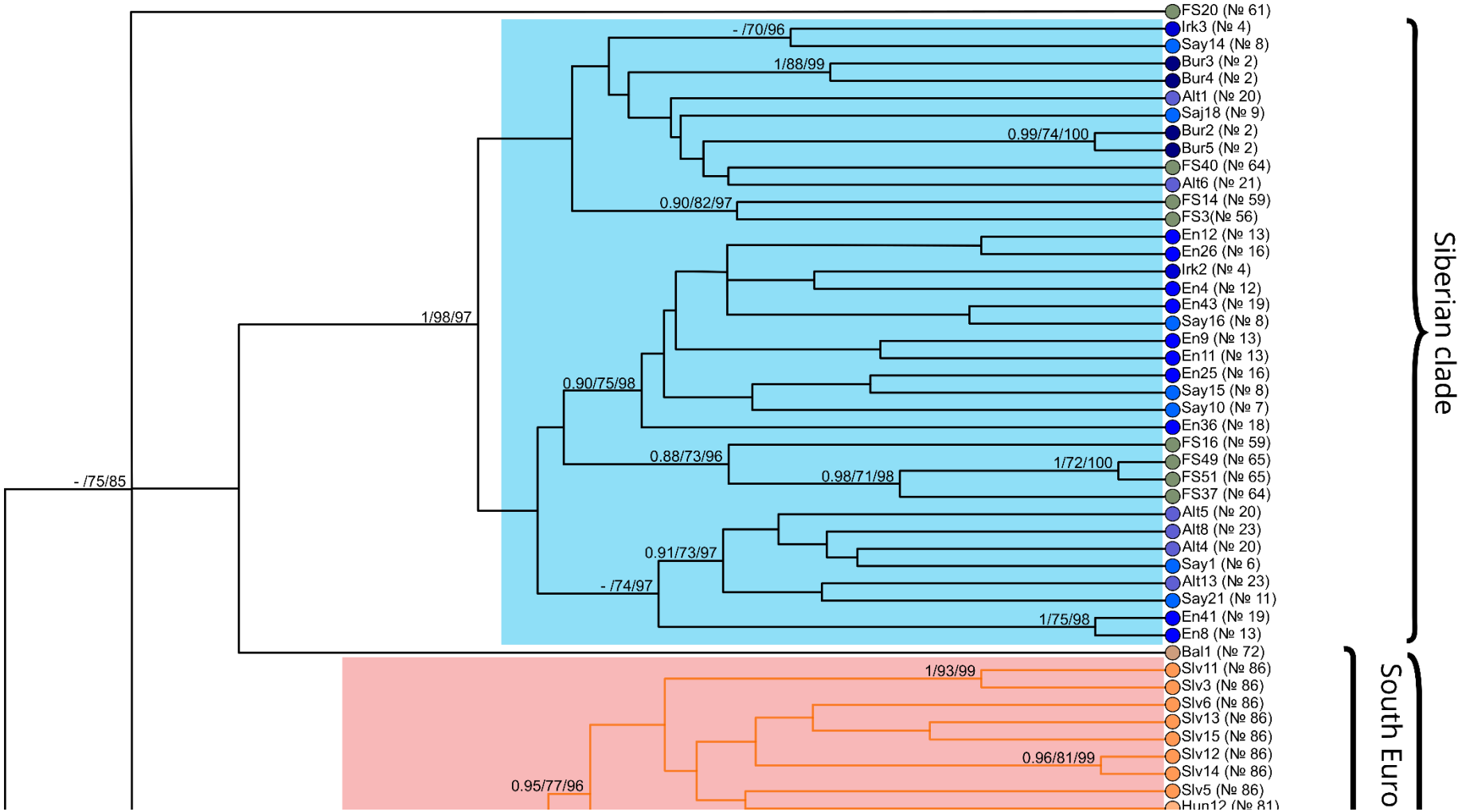
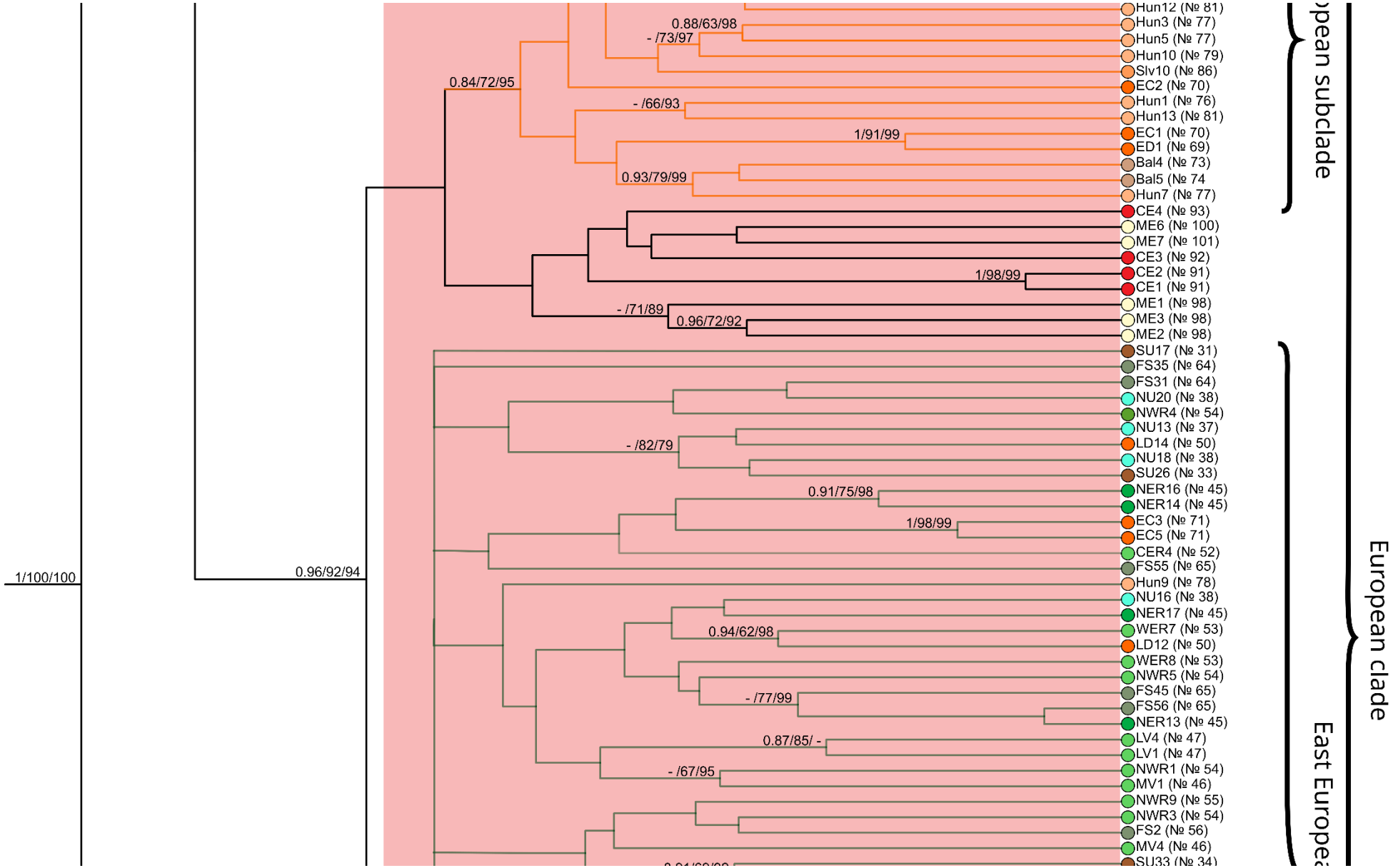
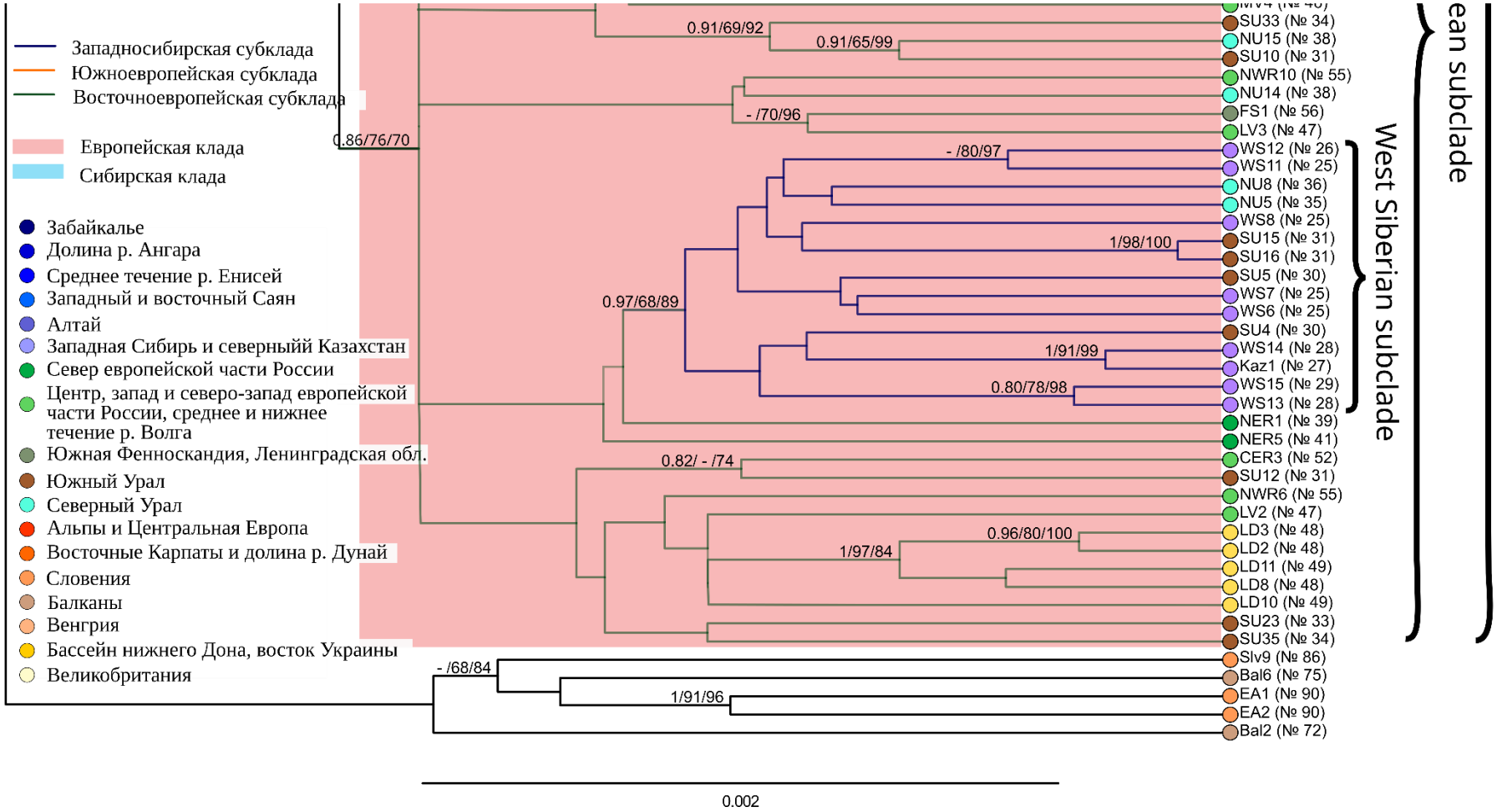


Рис. П4.2. Байесово филогенетическое дерево, восстановленное на основании конкатенированной последовательности митохондриальных генов cytb и ND2. Величины над ветвями соответствуют байесовой апостериорной вероятности/ML стандартной поддержке бутстреп/ML быстрой (ultrafast) поддержке бутстреп. Величины ниже 0.8/60/70 не указаны. На дереве даны коды образцов и их номера, соответствующие таблице маериала (таблица П1.1 Приложения 1)




European clade
pean subclade
East Europea
Hun12 (№ 81)
Hun3 (№ 77)
Hun5 (№ 77)
Hun10 (№ 79)
Slv10 (№ 86)
EC2 (№ 70)
Hun1 (№ 76)
Hun13 (№ 81)
EC1 (№ 70)
ED1 (№ 69)
Bal4 (№ 73)
Bal5 (№ 74
Hun7 (№ 77)
CE4 (№ 93)
ME6 (№ 100)
ME7 (№ 101)
CE3 (№ 92)
CE2 (№ 91)
CE1 (№ 91)
ME1 (№ 98)
ME3 (№ 98)
ME2 (№ 98)
SU17 (№ 31)
FS35 (№ 64)
FS31 (№ 64)
NU20 (№ 38)
NWR4 (№ 54)
NU13 (№ 37)
LD14 (№ 50)
NU18 (№ 38)
SU26 (№ 33)
NER16 (№ 45)
NER14 (№ 45)
EC3 (№ 71)
EC5 (№ 71)
CER4 (№ 52)
FS55 (№ 65)
Hun9 (№ 78)
NU16 (№ 38)
NER17 (№ 45)
WER7 (№ 53)
LD12 (№ 50)
WER8 (№ 53)
NWR5 (№ 54)
FS45 (№ 65)
FS56 (№ 65)
NER13 (№ 45)
LV4 (№ 47)
LV1 (№ 47)
NWR1 (№ 54)
MV1 (№ 46)
NWR9 (№ 55)
NWR3 (№ 54)
FS2 (№ 56)
MV4 (№ 46)
SU33 (№ 34)
0.88/63/98
- /73/97
0.84/72/95
- /66/93
1/91/99
0.93/79/99
1/98/99
- /71/89
0.96/72/92
- /82/79
0.91/75/98
1/98/99
0.94/62/98
- /77/99
0.87/85/ -
- /67/95
1/100/100
0.96/92/94

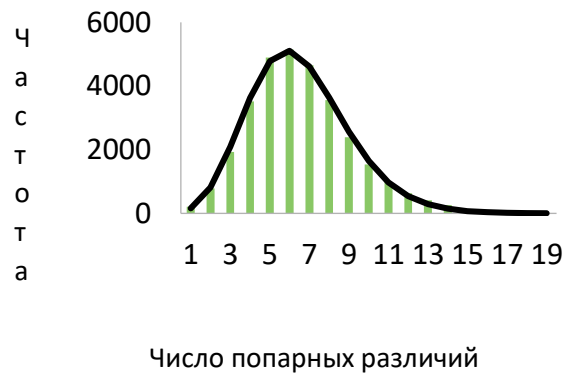

Западносибирская субклада
Южноевропейская субклада
Восточноевропейская субклада
Европейская клада
Сибирская клада
Забайкалье
Долина р. Ангара
Среднее течение р. Енисей
Западный и восточный Саян
Алтай
Западная Сибирь и северныйй Казахстан
Север европейской части России
Центр, запад и северо-запад европейской части России, среднее и нижнее течение р. Волга
Южная Фенноскандия, Ленинградская обл.
Южный Урал
Северный Урал
Альпы и Центральная Европа
Восточные Карпаты и долина р. Дунай
Словения
Балканы
Венгрия
Бассейн нижнего Дона, восток Украины
Великобритания
0.86/76/70
0.91/69/92
0.91/65/99
- /70/96
- /80/97
1/98/100
0.97/68/89
1/91/99
0.80/78/98
0.82/ - /74
0.96/80/100
1/97/84
- /68/84
1/91/96
SU33 (№ 34)
NU15 (№ 38)
SU10 (№ 31)
NWR10 (№ 55)
NU14 (№ 38)
FS1 (№ 56)
LV3 (№ 47)
WS12 (№ 26)
WS11 (№ 25)
NU8 (№ 36)
NU5 (№ 35)
WS8 (№ 25)
SU15 (№ 31)
SU16 (№ 31)
SU5 (№ 30)
WS7 (№ 25)
WS6 (№ 25)
SU4 (№ 30)
WS14 (№ 28)
Kaz1 (№ 27)
WS15 (№ 29)
WS13 (№ 28)
NER1 (№ 39)
NER5 (№ 41)
CER3 (№ 52)
SU12 (№ 31)
NWR6 (№ 55)
LV2 (№ 47)
LD3 (№ 48)
LD2 (№ 48)
LD11 (№ 49)
LD8 (№ 48)
LD10 (№ 49)
SU23 (№ 33)
SU35 (№ 34)
Slv9 (№ 86)
Bal6 (№ 75)
EA1 (№ 90)
EA2 (№ 90)
Bal2 (№ 72)
West Siberian subclade
ean subclade
0.002

ПРИЛОЖЕНИЕ 5. ИСТОРИЧЕСКАЯ ДЕМОГРАФИЯ *S. ARANEUS* S. STR.

Результаты анализа распределения попарных нуклеотидных дистанций по гену *cytb* и тестов нейтральности Таджимы и Фу. Соответствие наблюдаемого и ожидаемого распределений несоответствий в модели внезапной экспансии проверялось с использованием суммы квадратов отклонений (SSD) и индекса шероховатости (raggedness index)

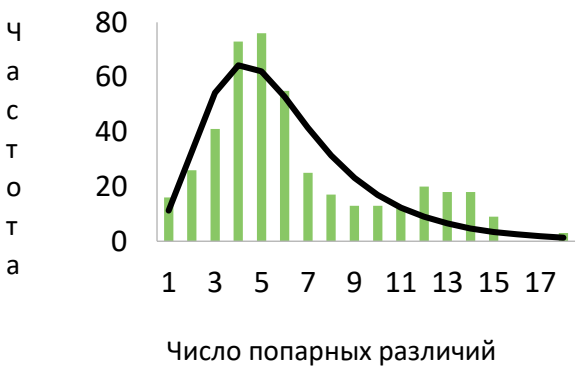
1) *Sorex araneus*

2) Европейские гаплотипы

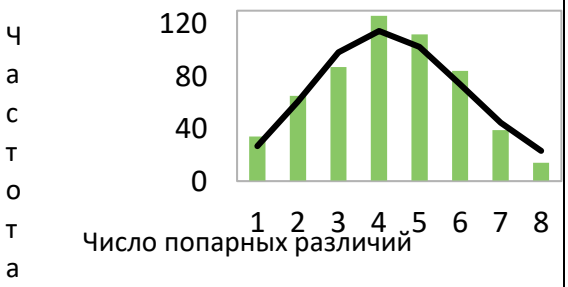


3) Восточноевропейские гаплотипы

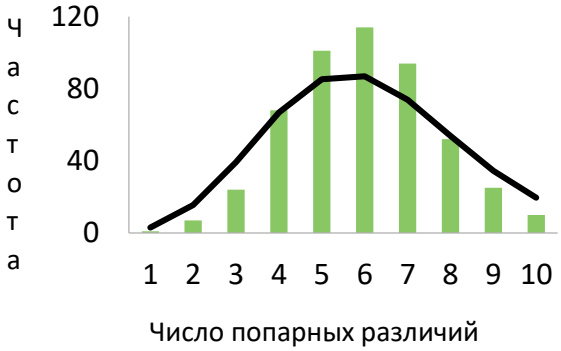
4) Гаплотипы Венгрии и Словении



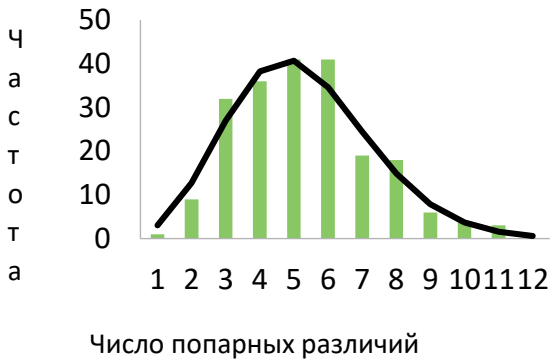
7) Европейская гаплогруппа в Фенноскандии



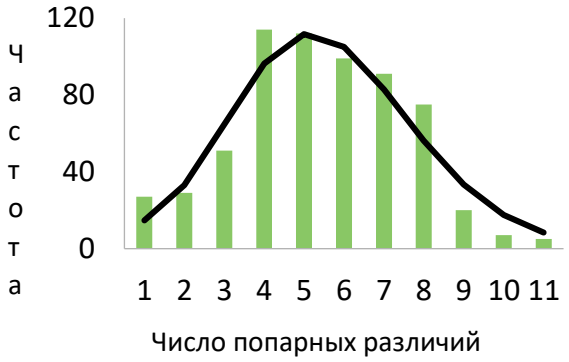
8) Центральная Россия



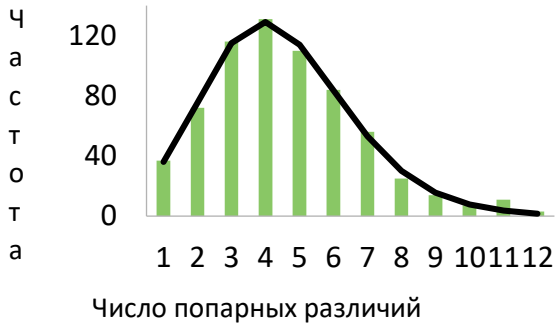
9) Север европейской части России



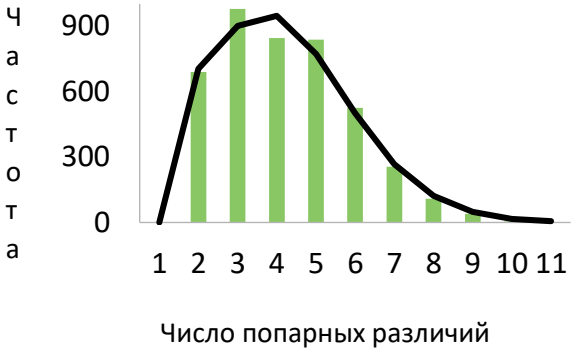
10) Южный Урал



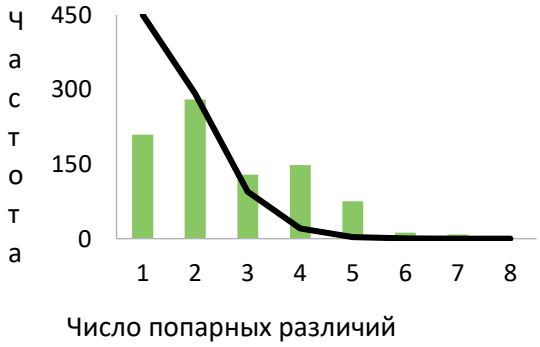
11) Западносибирская гаплогруппа



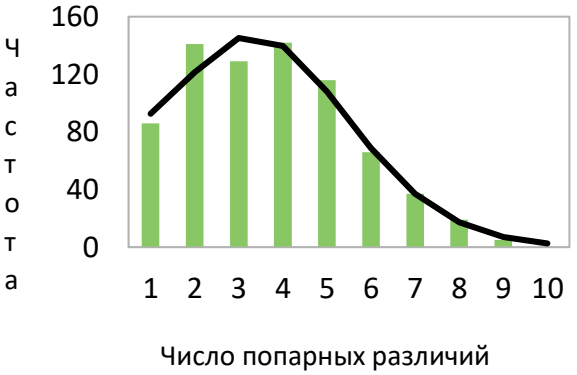
12) Сибирская гаплогруппа в Сибири



13) Север Сибири



14) Юг Сибири



	SSD	RI	D Таджимы	FS Фу
Sorex araneus	0.0002	0.009	*-2.51*	*-24.50*
Европейские гаплотипы	0.0001	0.010	*-2.50*	*-24.56*
Восточноевропейские гаплотипы	0.0001	0.009	*-2.52*	*-25.34*
Гаплотипы Венгрии и Словении	0.008	0.016	*-1.59*	*-4.88*
Южноевропейские гаплотипы	*0.030*	0.004	*-2.23*	*-25.00*
Сибирская гаплогруппа в Фенноскандии	0.033	0.041	*-2.34*	*-22.12*
Европейская гаплогруппа в Фенноскандии	0.0023	0.020	*-2.01*	*-11.94*
Центральная Россия	0.0076	0.027	*-2.41*	*-25.55*
Север европейской части России	0.0031	0.029	*-2.37*	*-19.01*
Южный Урал	0.0041	0.022	*-1.62*	*-8.56*
Западносибирская гаплогруппа	0.0003	0.147	*-2.02*	*-10.71*
Сибирская гаплогруппа в Сибири	0.0012	0.016	*-2.56*	*27.17*
Север Сибири	*0.1094*	0.051	*-1.90*	*-6.88*
Юг Сибири	0.0014	0.143	*-2.23*	*-11.65*

ПРИЛОЖЕНИЕ 6. РЕЗУЛЬТАТЫ ТЕСТОВ ABBA|BABA ДЛЯ ГРУППЫ «ARANEUS»

Таблица П6. Результаты тестов ABBA|BABA для видов группы «araneus». ant – S.antinorii, ara – S. araneus, arc – S. arcticus, cor – S. coronatus, dap – S. daphaenodon, gra – S. granarius, saS – S. satunini южный, saN – S. satunini северный, tun – S. tundrensis.

Состав таксонов				Статистики				
A	B	C	Внешняя Группа	Z статистика	D статистика	Значение P	Число сайтов с ABBA паттерном	Число сайтов с BABA паттерном
ant	ara	gra	saS	0,141714	0,011236	0,887306	90	88
ant	ara	cor	saS	1,035935	-0,07865	0,300232	82	96
gra	cor	ant	saS	1,092017	0,123288	0,274826	41	32
gra	cor	ara	saS	1,203922	0,138889	0,22862	41	31
ant	ara	gra	dap	1,535921	0,104762	0,124558	116	94
ant	ara	cor	dap	0,416786	0,028846	0,676835	107	101
gra	cor	ant	dap	0	0	1	43	43
gra	cor	ara	dap	0,604244	0,0625	0,545682	51	45
ant	ara	gra	tun	1,07198	0,074074	0,283729	116	100
ant	ara	cor	tun	0,401468	0,026316	0,688076	117	111
gra	cor	ant	tun	0,596279	0,058824	0,550989	54	48
gra	cor	ara	tun	0,908674	0,096774	0,363523	51	42
ant	ara	gra	arc	1,939298	0,138614	0,052465	115	87
ant	ara	cor	arc	0,956151	0,067961	0,338996	110	96
gra	cor	ant	arc	0,402964	-0,04082	0,686975	47	51
gra	cor	ara	arc	1,127871	0,106796	0,259374	57	46
ant	ara	saS	dap	1,859236	0,175439	0,062994	67	47
ant	gra	saS	dap	0,4085	0,033113	0,682906	78	73
ant	cor	saS	dap	0,420637	-0,03356	0,67402	72	77
ara	gra	saS	dap	1,591212	-0,12139	0,111562	76	97
ara	cor	saS	dap	1,848001	-0,14634	0,064602	70	94
gra	cor	saS	dap	0,688513	-0,08333	0,49113	33	39
ant	ara	saS	tun	1,350164	0,116279	0,176963	72	57
ant	gra	saS	tun	1,560403	0,116564	0,118665	91	72
ant	cor	saS	tun	1,288759	0,102041	0,197482	81	66
ara	gra	saS	tun	0,293517	0,022989	0,769127	89	85
ara	cor	saS	tun	0,240831	0,019355	0,809686	79	76
gra	cor	saS	tun	0,113934	0,013699	0,90929	37	36
ant	ara	saS	arc	2,380259	0,209677	0,0173	75	49
ant	gra	saS	arc	1,625696	-0,12658	0,104014	69	89
ant	cor	saS	arc	1,699831	-0,14085	0,089163	61	81
ara	gra	saS	arc	3,933098	-0,26966	8,39E-05	65	113
ara	cor	saS	arc	2,58078	-0,2	0,009858	66	99
gra	cor	saS	arc	0,118134	-0,01299	0,905961	38	39
dap	tun	ant	arc	4,881711	0,283582	1,05E-06	172	96

dap	tun	ara	arc	4,942288	0,273973	7,72E-07	186	106
dap	tun	gra	arc	3,935113	0,222615	8,32E-05	173	110
dap	tun	cor	arc	3,021245	0,174825	0,002517	168	118
dap	tun	saS	arc	1,521721	0,095238	0,128079	138	114
ant	ara	dap	arc	0,67229	0,058824	0,501399	72	64
ant	gra	dap	arc	2,25315	-0,16959	0,02425	71	100
ant	cor	dap	arc	1,249819	-0,09877	0,211366	73	89
ant	saS	dap	arc	1,26777	0,096045	0,20488	97	80
ara	gra	dap	arc	2,913542	-0,2	0,003574	82	123
ara	cor	dap	arc	1,289111	-0,09392	0,19736	82	99
ara	saS	dap	arc	0,838517	0,066667	0,401741	88	77
gra	cor	dap	arc	0,335932	0,037037	0,736922	42	39
gra	saS	dap	arc	2,920378	0,198068	0,003496	124	83
cor	saS	dap	arc	1,867651	0,130435	0,061811	104	80
ant	ara	tun	arc	1,332287	0,100592	0,182766	93	76
ant	gra	tun	arc	2,124501	-0,14563	0,033628	88	118
ant	cor	tun	arc	2,600405	-0,18325	0,009311	78	113
ant	saS	tun	arc	0,384251	-0,02793	0,700793	87	92
ara	gra	tun	arc	4,059702	-0,26549	4,91E-05	83	143
ara	cor	tun	arc	3,365336	-0,24103	0,000765	74	121
ara	saS	tun	arc	1,496469	-0,11236	0,134532	79	99
gra	cor	tun	arc	0,102711	-0,01031	0,918192	48	49
gra	saS	tun	arc	2,559938	0,173709	0,010469	125	88
cor	saS	tun	arc	2,083807	0,147059	0,037178	117	87
ant	ara	arc	rob	0,562001	0,08	0,574115	27	23
ant	gra	arc	rob	1,186482	-0,16667	0,235432	20	28
ant	cor	arc	rob	1,542499	-0,2381	0,122952	16	26
ant	saS	arc	rob	0,55866	0,08	0,576394	27	23
ant	dap	arc	rob	2,128803	0,217391	0,033271	56	36
ant	tun	arc	rob	0,790435	0,082353	0,429274	46	39
ara	gra	arc	rob	1,270124	-0,16129	0,204041	26	36
ara	cor	arc	rob	1,938681	-0,24138	0,05254	22	36
ara	saS	arc	rob	0,672467	0,090909	0,501287	30	25
ara	dap	arc	rob	2,064582	0,214286	0,038963	51	33
ara	tun	arc	rob	0,868253	0,095238	0,385256	46	38
gra	cor	arc	rob	0,355869	-0,06667	0,721939	14	16
gra	saS	arc	rob	0,91986	0,122807	0,357646	32	25
gra	dap	arc	rob	2,149845	0,216495	0,031568	59	38
gra	tun	arc	rob	1,479216	0,155556	0,139083	52	38
cor	saS	arc	rob	1,161332	0,147541	0,245507	35	26
cor	dap	arc	rob	2,954511	0,311111	0,003132	59	31
cor	tun	arc	rob	1,831269	0,1875	0,06706	57	39
saS	dap	arc	rob	0,444068	0,05	0,656993	42	38
saS	tun	arc	rob	0,446975	-0,05	0,654893	38	42
dap	tun	arc	rob	0,317475	-0,03371	0,750884	43	46

ant	ara	tun	rob	0,707386	0,102041	0,479327	27	22
ant	gra	tun	rob	0,737868	-0,09091	0,460595	30	36
ant	cor	tun	rob	0,78689	-0,1	0,431346	27	33
ant	saS	tun	rob	0,848582	0,107692	0,396114	36	29
ara	gra	tun	rob	1,741028	-0,18519	0,081679	33	48
ara	cor	tun	rob	1,183964	-0,13514	0,236428	32	42
ara	saS	tun	rob	0,726325	0,083333	0,46764	39	33
gra	cor	tun	rob	0	0	1	23	23
gra	saS	tun	rob	1,252246	0,139241	0,21048	45	34
cor	saS	tun	rob	1,338673	0,157895	0,180677	44	32
ant	ara	dap	rob	0,8301	0,12	0,406483	28	22
ant	gra	dap	rob	0,371442	-0,04762	0,710309	30	33
ant	cor	dap	rob	0,41636	-0,0566	0,677147	25	28
ant	saS	dap	rob	1,320433	0,16129	0,18669	36	26
ara	gra	dap	rob	0,681462	-0,07692	0,495579	36	42
ara	cor	dap	rob	0,58952	-0,06849	0,555512	34	39
ara	saS	dap	rob	0,274009	0,034483	0,784078	30	28
gra	cor	dap	rob	0,532765	-0,09677	0,594197	14	17
gra	saS	dap	rob	0,222041	0,025	0,824282	41	39
cor	saS	dap	rob	0,112979	-0,01449	0,910047	34	35
dap	tun	ant	rob	0,753303	0,075269	0,451268	50	43
dap	tun	ara	rob	0,101782	0,010309	0,91893	49	48
dap	tun	gra	rob	0,288	0,027523	0,773347	56	53
dap	tun	cor	rob	0	0	1	52	52
dap	tun	saS	rob	0,943045	0,094737	0,345658	52	43
saN	saS	ant	dap	0,637452	-0,14286	0,523831	9	12
saN	saS	ara	dap	2,180163	-0,35294	0,029245	11	23
saN	saS	gra	dap	1,513766	-0,30435	0,130085	8	15
saN	saS	cor	dap	0,84361	-0,18182	0,398888	9	13
saN	saS	ant	tun	0,48615	-0,125	0,626861	7	9
saN	saS	ara	tun	2,348998	-0,4	0,018824	9	21
saN	saS	gra	tun	1,05065	-0,21739	0,29342	9	14
saN	saS	cor	tun	1,070844	-0,21739	0,28424	9	14
saN	saS	ant	arc	0,245923	0,066667	0,805742	8	7
saN	saS	ara	arc	0,917648	-0,17241	0,358803	12	17
saN	saS	gra	arc	0,211354	-0,04762	0,832611	10	11
saN	saS	cor	arc	0,233659	-0,05263	0,81525	9	10

ПРИЛОЖЕНИЕ 7. РЕЗУЛЬТАТЫ ТЕСТОВ ABBA|BABA ДЛЯ *SOREX ARANEUS S. STR.*

Таблица П7 а. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Ю. Карелия, таксон B: С. Карелия, таксон C: раса Москва.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Kar48	Kar110	Kru13_2009	Kri22C6	0,224	4,337	**0,000**	221	140
Kar48	Kar110	Kru13_2009	Kri33C4	0,173	3,456	**0,001**	210	148
Kar48	Kar76	Kru13_909	Kri27A7	-0,161	3,130	**0,002**	159	220
Kar48	Kar110	Kru13_2009	Kri39A8	0,157	3,089	**0,002**	210	153
Kar48	Kar76	Kru13_909	Kri33B3	-0,153	3,001	**0,003**	169	230
Kar48	Kar67	Kru13_2009	Kri22C6	0,134	2,656	**0,008**	211	161
Kar21	Kar110	Kru13_2009	Kri33C4	0,128	2,567	**0,010**	225	174
Kar48	Kar67	Kru13_2009	Kri33C4	0,121	2,445	*0,014*	227	178
Kar49	Kar76	Kru13_2009	Kri33B3	-0,109	2,339	*0,019*	184	229
Kar48	Kar76	Kru13_2009	Kri22C6	0,120	2,276	*0,023*	206	162
Kar48	Kar67	Kru13_2009	Kri39A8	0,113	2,247	*0,025*	216	172
Kar48	Kar76	Kru13_909	Kri39A8	-0,108	2,182	*0,029*	174	216
Kar21	Kar110	Kru13_2009	Kri39A8	0,114	2,113	*0,035*	206	164
Kar21	Kar110	Kru13_909	Kri22C6	0,111	1,930	0,054	185	148
Kar21	Kar110	Kru13_2009	Kri33B3	0,097	1,916	0,055	210	173
Kar48	Kar110	Kru13_2009	Kri27A7	0,095	1,901	0,057	208	172
Kar49	Kar110	Kru13_909	Kri27A7	0,090	1,878	0,060	225	188
Kar21	Kar109	Kru13_909	Kri33C4	0,090	1,846	0,065	229	191
Kar48	Kar67	Kru13_2009	Kri27A7	0,094	1,829	0,067	204	169
Kar49	Kar76	Kru13_909	Kri33B3	-0,089	1,804	0,071	189	226
Kar21	Kar76	Kru13_909	Kri27A7	-0,091	1,803	0,071	174	209
Kar49	Kar110	Kru13_909	Kri22C6	0,092	1,801	0,072	201	167
Kar21	Kar109	Kru13_2009	Kri27A7	-0,082	1,721	0,085	184	217
Kar21	Kar110	Kru13_909	Kri39A8	0,093	1,716	0,086	199	165
Kar21	Kar67	Kru13_909	Kri39A8	0,089	1,688	0,091	209	175
Kar21	Kar110	Kru13_2009	Kri22C6	0,087	1,667	0,096	199	167
Kar48	Kar76	Kru13_2009	Kri39A8	0,084	1,663	0,096	207	175
Kar48	Kar110	Kru13_909	Kri33C4	0,080	1,634	0,102	223	190
Kar48	Kar76	Kru13_909	Kri33C4	-0,081	1,615	0,106	199	234
Kar49	Kar109	Kru13_2009	Kri22C6	-0,082	1,592	0,111	167	197
Kar49	Kar76	Kru13_909	Kri33C4	-0,078	1,586	0,113	202	236
Kar21	Kar109	Kru13_909	Kri33B3	0,075	1,484	0,138	207	178
Kar48	Kar109	Kru13_909	Kri27A7	-0,074	1,448	0,148	174	202
Kar48	Kar109	Kru13_909	Kri33C4	0,068	1,441	0,150	228	199
Kar49	Kar67	Kru13_2009	Kri39A8	0,068	1,405	0,160	228	199
Kar21	Kar110	Kru13_909	Kri33C4	0,068	1,359	0,174	212	185
Kar48	Kar110	Kru13_2009	Kri33B3	0,070	1,348	0,177	191	166
Kar49	Kar67	Kru13_909	Kri39A8	0,069	1,313	0,189	208	181
Kar21	Kar67	Kru13_909	Kri33C4	0,063	1,290	0,197	220	194

Kar21	Kar109	Kru13_2009	Kri33C4	0,063	1,268	0,205	211	186
Kar48	Kar109	Kru13_2009	Kri33C4	0,063	1,253	0,210	193	170
Kar49	Kar76	Kru13_2009	Kri33C4	-0,058	1,248	0,212	195	219
Kar48	Kar109	Kru13_2009	Kri39A8	0,063	1,220	0,223	195	172
Kar48	Kar67	Kru13_909	Kri33B3	-0,062	1,203	0,229	188	213
Kar48	Kar109	Kru13_2009	Kri22C6	0,063	1,195	0,232	194	171
Kar21	Kar109	Kru13_2009	Kri33B3	0,061	1,192	0,233	209	185
Kar49	Kar110	Kru13_909	Kri39A8	0,062	1,188	0,235	214	189
Kar21	Kar76	Kru13_909	Kri33C4	-0,057	1,176	0,240	192	215
Kar49	Kar67	Kru13_909	Kri27A7	0,060	1,175	0,240	213	189
Kar49	Kar109	Kru13_2009	Kri33B3	-0,055	1,155	0,248	196	219
Kar49	Kar76	Kru13_909	Kri27A7	-0,059	1,150	0,250	185	208
Kar21	Kar76	Kru13_2009	Kri39A8	0,058	1,143	0,253	201	179
Kar49	Kar110	Kru13_2009	Kri39A8	0,054	1,111	0,267	225	202
Kar49	Kar67	Kru13_2009	Kri27A7	0,055	1,104	0,270	212	190
Kar49	Kar110	Kru13_2009	Kri22C6	0,053	1,051	0,293	189	170
Kar48	Kar76	Kru13_909	Kri22C6	-0,054	1,046	0,295	184	205
Kar48	Kar110	Kru13_909	Kri22C6	0,056	1,045	0,296	189	169
Kar21	Kar110	Kru13_2009	Kri27A7	0,052	0,990	0,322	202	182
Kar49	Kar110	Kru13_909	Kri33C4	0,047	0,990	0,322	223	203
Kar49	Kar67	Kru13_2009	Kri33B3	-0,047	0,986	0,324	201	221
Kar21	Kar109	Kru13_909	Kri22C6	0,051	0,985	0,325	194	175
Kar49	Kar67	Kru13_2009	Kri22C6	0,047	0,972	0,331	201	183
Kar48	Kar110	Kru13_909	Kri27A7	-0,047	0,924	0,356	183	201
Kar48	Kar67	Kru13_2009	Kri33B3	0,043	0,856	0,392	206	189
Kar21	Kar67	Kru13_2009	Kri39A8	0,043	0,852	0,394	205	188
Kar49	Kar110	Kru13_2009	Kri27A7	0,040	0,821	0,411	219	202
Kar48	Kar109	Kru13_909	Kri33B3	0,041	0,819	0,413	203	187
Kar21	Kar110	Kru13_909	Kri27A7	0,045	0,819	0,413	175	160
Kar48	Kar109	Kru13_909	Kri22C6	0,038	0,812	0,417	203	188
Kar49	Kar109	Kru13_2009	Kri33C4	-0,038	0,803	0,422	205	221
Kar49	Kar67	Kru13_909	Kri22C6	0,041	0,796	0,426	201	185
Kar49	Kar109	Kru13_2009	Kri27A7	-0,038	0,790	0,430	205	221
Kar21	Kar109	Kru13_909	Kri39A8	0,039	0,789	0,430	199	184
Kar48	Kar76	Kru13_2009	Kri33C4	0,041	0,784	0,433	204	188
Kar21	Kar67	Kru13_2009	Kri33C4	0,038	0,774	0,439	216	200
Kar21	Kar67	Kru13_2009	Kri22C6	0,037	0,745	0,457	195	181
Kar21	Kar67	Kru13_909	Kri22C6	0,038	0,737	0,461	189	175
Kar49	Kar110	Kru13_2009	Kri33C4	0,032	0,712	0,476	227	213
Kar21	Kar76	Kru13_909	Kri33B3	-0,037	0,708	0,479	181	195
Kar49	Kar110	Kru13_909	Kri33B3	0,036	0,691	0,490	202	188
Kar49	Kar67	Kru13_909	Kri33B3	-0,032	0,665	0,506	195	208
Kar49	Kar76	Kru13_2009	Kri22C6	-0,035	0,653	0,514	181	194
Kar21	Kar67	Kru13_2009	Kri27A7	0,034	0,649	0,516	197	184
Kar21	Kar109	Kru13_909	Kri27A7	-0,033	0,616	0,538	175	187
Kar49	Kar109	Kru13_909	Kri33B3	0,033	0,606	0,545	202	189
Kar48	Kar109	Kru13_2009	Kri33B3	0,028	0,561	0,575	202	191
Kar49	Kar109	Kru13_909	Kri27A7	0,029	0,552	0,581	197	186
Kar48	Kar109	Kru13_2009	Kri27A7	-0,029	0,538	0,590	184	195
Kar21	Kar67	Kru13_2009	Kri33B3	0,028	0,533	0,594	203	192
Kar48	Kar67	Kru13_909	Kri27A7	-0,023	0,465	0,642	191	200

Kar49	Kar110	Kru13_2009	Kri33B3	-0,021	0,435	0,664	211	220
Kar49	Kar76	Kru13_2009	Kri27A7	-0,022	0,414	0,679	198	207
Kar48	Kar67	Kru13_909	Kri33C4	0,018	0,410	0,682	222	214
Kar49	Kar109	Kru13_909	Kri39A8	0,018	0,377	0,706	195	188
Kar21	Kar76	Kru13_2009	Kri27A7	-0,018	0,362	0,717	193	200
Kar48	Kar110	Kru13_909	Kri33B3	-0,018	0,353	0,724	190	197
Kar21	Kar67	Kru13_909	Kri33B3	0,017	0,339	0,735	204	197
Kar49	Kar109	Kru13_909	Kri33C4	0,015	0,308	0,758	205	199
Kar48	Kar67	Kru13_909	Kri39A8	0,015	0,303	0,762	207	201
Kar49	Kar76	Kru13_909	Kri39A8	-0,016	0,303	0,762	189	195
Kar48	Kar110	Kru13_909	Kri39A8	0,015	0,297	0,766	200	194
Kar49	Kar67	Kru13_2009	Kri33C4	-0,014	0,286	0,775	211	217
Kar21	Kar76	Kru13_909	Kri22C6	-0,013	0,260	0,795	183	188
Kar49	Kar67	Kru13_909	Kri33C4	0,012	0,253	0,800	214	209
Kar49	Kar109	Kru13_2009	Kri39A8	-0,009	0,195	0,845	213	217
Kar48	Kar67	Kru13_909	Kri22C6	-0,010	0,193	0,847	190	194
Kar21	Kar76	Kru13_2009	Kri33B3	0,010	0,193	0,847	201	197
Kar21	Kar67	Kru13_909	Kri27A7	0,008	0,157	0,875	184	181
Kar21	Kar76	Kru13_909	Kri39A8	0,008	0,156	0,876	193	190
Kar48	Kar76	Kru13_2009	Kri33B3	0,008	0,148	0,882	197	194
Kar49	Kar76	Kru13_909	Kri22C6	0,006	0,111	0,912	177	175
Kar21	Kar109	Kru13_2009	Kri22C6	-0,005	0,106	0,916	187	189
Kar48	Kar76	Kru13_2009	Kri27A7	0,005	0,102	0,919	184	182
Kar21	Kar109	Kru13_2009	Kri39A8	0,005	0,101	0,919	195	193
Kar48	Kar109	Kru13_909	Kri39A8	-0,005	0,098	0,922	204	206
Kar49	Kar109	Kru13_909	Kri22C6	-0,003	0,056	0,955	186	187
Kar21	Kar76	Kru13_2009	Kri22C6	0,003	0,056	0,955	174	173
Kar21	Kar110	Kru13_909	Kri33B3	-0,003	0,053	0,957	186	187
Kar21	Kar76	Kru13_2009	Kri33C4	-0,003	0,051	0,959	198	199
Kar49	Kar76	Kru13_2009	Kri39A8	-0,003	0,051	0,959	199	200

Таблица П7 b. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Ю. Карелия, таксон B: С. Карелия, таксон C: раса Серов.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z-статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Kar48	Kar110	Sk22_09	Kri22C6	5,221	0,266	0,000	226	131
Kar48	Kar110	Sk22_09	Kri33C4	3,782	0,193	0,000	223	151
Kar48	Kar110	Jan14	Kri22C6	3,621	0,185	0,000	211	145
Kar21	Kar110	Jan14	Kri39A8	3,097	0,152	0,002	212	156
Kar21	Kar110	NAO2	Kri39A8	3,076	0,156	0,002	218	159
Kar49	Kar67	Sk22_09	Kri33B3	3,045	-0,150	0,002	173	234
Kar48	Kar67	Jan11	Kri39A8	3,003	0,146	0,003	224	167
Kar48	Kar76	Sk22_09	Kri39A8	2,975	0,146	0,003	236	176
Kar21	Kar110	Jan14	Kri22C6	2,939	0,142	0,003	197	148
Kar49	Kar76	Sk22_09	Kri33B3	2,850	-0,139	0,004	186	246
Kar48	Kar110	Sk22_09	Kri39A8	2,788	0,141	0,005	211	159
Kar48	Kar67	Sk22_09	Kri33C4	2,779	0,133	0,005	235	180

Kar48	Kar110	Jan14	Kri39A8	2,744	0,132	0,006	228	175
Kar48	Kar110	Jan11	Kri22C6	2,610	0,145	0,009	198	148
Kar21	Kar76	Sk22_09	Kri39A8	2,593	0,130	0,010	217	167
Kar48	Kar109	NAO2	Kri33C4	2,592	0,132	0,010	232	178
Kar48	Kar110	NAO2	Kri22C6	2,586	0,134	0,010	212	162
Kar49	Kar110	Jan14	Kri27A7	2,574	0,120	0,010	243	191
Kar21	Kar110	Sk22_09	Kri22C6	2,545	0,140	0,011	199	150
Kar21	Kar109	NAO2	Kri33C4	2,531	0,129	0,011	236	182
Kar49	Kar109	NAO2	Kri33C4	2,510	0,123	0,012	237	185
Kar21	Kar110	NAO2	Kri33C4	2,505	0,126	0,012	223	173
Kar48	Kar110	Jan14	Kri33C4	2,497	0,123	0,013	215	168
Kar49	Kar110	Jan11	Kri33B3	2,428	-0,121	0,015	181	231
Kar21	Kar76	NAO2	Kri39A8	2,413	0,132	0,016	219	168
Kar48	Kar110	Ur17_9	Kri22C6	2,397	0,131	0,017	198	152
Kar21	Kar76	Jan14	Kri39A8	2,362	0,124	0,018	209	163
Kar48	Kar67	Sk22_09	Kri39A8	2,338	0,116	0,019	221	175
Kar48	Kar67	Sk22_09	Kri22C6	2,281	0,114	0,023	215	171
Kar48	Kar109	Sk22_09	Kri33C4	2,281	0,115	0,023	218	173
Kar49	Kar76	Jan11	Kri33B3	2,270	-0,109	0,023	192	239
Kar49	Kar110	Jan14	Kri22C6	2,208	0,113	0,027	216	172
Kar21	Kar109	Jan11	Kri33C4	2,187	0,105	0,029	227	184
Kar48	Kar109	Jan11	Kri33C4	2,165	0,108	0,030	215	173
Kar48	Kar76	Sk22_09	Kri22C6	2,153	0,114	0,031	210	167
Kar48	Kar67	Jan11	Kri22C6	2,149	0,111	0,032	205	164
Kar21	Kar110	NAO2	Kri22C6	2,141	0,115	0,032	203	161
Kar48	Kar110	NAO2	Kri39A8	2,129	0,101	0,033	218	178
Kar48	Kar110	Jan11	Kri39A8	2,099	0,105	0,036	211	171
Kar48	Kar110	NAO2	Kri33C4	2,093	0,103	0,036	224	182
Kar21	Kar109	NAO2	Kri33B3	2,027	0,103	0,043	215	175
Kar21	Kar110	NAO2	Kri33B3	2,003	0,106	0,045	204	165
Kar48	Kar76	Jan11	Kri22C6	2,002	0,103	0,045	203	165
Kar21	Kar110	Sk22_09	Kri39A8	1,994	0,099	0,046	210	172
Kar48	Kar76	Sk22_09	Kri33C4	1,911	0,098	0,056	218	179
Kar21	Kar109	Jan11	Kri33B3	1,878	0,096	0,060	212	175
Kar49	Kar67	Ur17_9	Kri33C4	1,871	0,094	0,061	210	174
Kar49	Kar76	Sk22_09	Kri27A7	1,869	-0,086	0,062	191	227
Kar48	Kar109	Jan11	Kri33B3	1,840	0,091	0,066	204	170
Kar48	Kar109	Sk22_09	Kri33B3	1,793	0,087	0,073	212	178
Kar49	Kar67	Ur17_9	Kri27A7	1,784	0,091	0,074	210	175
Kar48	Kar76	Jan14	Kri39A8	1,783	0,092	0,075	219	182
Kar21	Kar110	Jan14	Kri33B3	1,764	0,089	0,078	196	164
Kar21	Kar67	Ur17_9	Kri33B3	1,764	0,088	0,078	204	171
Kar21	Kar67	Sk22_09	Kri27A7	1,760	0,084	0,078	207	175
Kar48	Kar76	Jan11	Kri39A8	1,735	0,087	0,083	206	173
Kar48	Kar110	Ur17_9	Kri39A8	1,722	0,086	0,085	214	180
Kar48	Kar110	Sk22_09	Kri33B3	1,720	0,093	0,085	193	160
Kar49	Kar110	NAO2	Kri39A8	1,689	0,086	0,091	234	197
Kar21	Kar110	Ur17_9	Kri22C6	1,686	0,089	0,092	190	159
Kar49	Kar110	Jan14	Kri39A8	1,674	0,082	0,094	224	190
Kar49	Kar67	Jan14	Kri33B3	1,672	-0,085	0,095	177	210
Kar21	Kar109	Sk22_09	Kri33C4	1,664	0,081	0,096	214	182

Kar21	Kar110	Jan14	Kri33C4	1,660	0,087	0,097	199	167
Kar21	Kar67	Ur17_9	Kri39A8	1,651	0,086	0,099	208	175
Kar48	Kar67	Jan14	Kri33B3	1,635	-0,086	0,102	171	203
Kar21	Kar110	Sk22_09	Kri33C4	1,631	0,080	0,103	209	178
Kar21	Kar110	NAO2	Kri27A7	1,622	0,084	0,105	220	186
Kar48	Kar109	Sk22_09	Kri22C6	1,615	0,084	0,106	206	174
Kar21	Kar110	Jan14	Kri27A7	1,612	0,082	0,107	205	174
Kar21	Kar67	Ur17_9	Kri33C4	1,606	0,084	0,108	214	181
Kar21	Kar67	Jan14	Kri39A8	1,591	0,085	0,112	198	167
Kar48	Kar110	Jan14	Kri27A7	1,561	0,082	0,118	205	174
Kar49	Kar110	Jan14	Kri33C4	1,555	0,074	0,120	233	201
Kar21	Kar110	Ur17_9	Kri33C4	1,544	0,084	0,123	200	169
Kar21	Kar67	Jan11	Kri39A8	1,543	0,079	0,123	205	175
Kar48	Kar76	Sk22_09	Kri27A7	1,542	0,078	0,123	201	172
Kar49	Kar110	NAO2	Kri27A7	1,537	0,073	0,124	236	204
Kar49	Kar109	NAO2	Kri27A7	1,529	0,077	0,126	210	180
Kar48	Kar76	NAO2	Kri22C6	1,520	0,078	0,128	207	177
Kar21	Kar76	Ur17_9	Kri39A8	1,511	0,074	0,131	218	188
Kar48	Kar110	Jan11	Kri33C4	1,506	0,079	0,132	219	187
Kar21	Kar109	NAO2	Kri39A8	1,506	0,076	0,132	213	183
Kar21	Kar67	Sk22_09	Kri39A8	1,489	0,071	0,137	220	191
Kar48	Kar67	Ur17_9	Kri39A8	1,486	0,076	0,137	219	188
Kar49	Kar109	Jan11	Kri22C6	1,481	-0,073	0,139	178	206
Kar49	Kar67	NAO2	Kri33B3	1,470	-0,075	0,141	180	209
Kar49	Kar110	Jan11	Kri33C4	1,457	-0,073	0,145	197	228
Kar49	Kar110	Jan14	Kri33B3	1,430	0,069	0,153	210	183
Kar48	Kar110	Sk22_09	Kri27A7	1,414	0,076	0,157	191	164
Kar49	Kar110	Ur17_9	Kri27A7	1,412	0,069	0,158	208	181
Kar21	Kar110	Jan11	Kri39A8	1,406	0,075	0,160	201	173
Kar21	Kar109	Ur17_9	Kri33B3	1,395	0,071	0,163	204	177
Kar48	Kar109	Sk22_09	Kri39A8	1,394	0,070	0,163	214	186
Kar49	Kar76	Sk22_09	Kri33C4	1,387	-0,067	0,165	189	216
Kar48	Kar67	Ur17_9	Kri33C4	1,383	0,066	0,167	217	190
Kar48	Kar67	Jan11	Kri33C4	1,372	0,068	0,170	213	186
Kar21	Kar76	Jan11	Kri39A8	1,359	0,067	0,174	207	181
Kar21	Kar76	NAO2	Kri22C6	1,355	0,067	0,175	216	189
Kar21	Kar110	Jan11	Kri22C6	1,348	0,071	0,178	180	156
Kar21	Kar67	Jan11	Kri33C4	1,347	0,066	0,178	225	197
Kar48	Kar76	Ur17_9	Kri22C6	1,333	0,066	0,183	201	176
Kar49	Kar109	Sk22_09	Kri22C6	1,329	-0,073	0,184	184	213
Kar21	Kar67	Sk22_09	Kri33C4	1,326	0,064	0,185	225	198
Kar48	Kar67	NAO2	Kri33B3	1,316	-0,068	0,188	185	212
Kar48	Kar67	Sk22_09	Kri27A7	1,301	0,065	0,193	206	181
Kar49	Kar110	Sk22_09	Kri33B3	1,301	-0,064	0,193	191	217
Kar49	Kar109	NAO2	Kri33B3	1,300	0,065	0,194	213	187
Kar48	Kar109	Ur17_9	Kri27A7	1,297	-0,068	0,195	179	205
Kar48	Kar109	NAO2	Kri33B3	1,295	0,068	0,195	211	184
Kar48	Kar109	Jan11	Kri22C6	1,295	0,071	0,195	195	169
Kar21	Kar110	Ur17_9	Kri39A8	1,291	0,067	0,197	216	189
Kar21	Kar67	Sk22_09	Kri22C6	1,276	0,062	0,202	231	204
Kar21	Kar109	Jan14	Kri27A7	1,269	-0,067	0,204	181	207

Kar48	Kar76	NAO2	Kri39A8	1,266	0,063	0,205	218	192
Kar21	Kar67	Jan11	Kri22C6	1,256	0,062	0,209	198	175
Kar48	Kar67	Sk22_09	Kri33B3	1,246	0,064	0,213	199	175
Kar48	Kar109	Jan14	Kri27A7	1,238	-0,062	0,216	181	205
Kar49	Kar109	NAO2	Kri39A8	1,235	0,064	0,217	215	189
Kar21	Kar67	NAO2	Kri39A8	1,233	0,063	0,218	204	180
Kar21	Kar109	Ur17_9	Kri33C4	1,232	0,063	0,218	204	180
Kar49	Kar110	NAO2	Kri33C4	1,223	0,057	0,221	230	205
Kar49	Kar76	Ur17_9	Kri33B3	1,208	-0,061	0,227	191	216
Kar49	Kar76	Jan11	Kri27A7	1,198	-0,057	0,231	197	221
Kar49	Kar109	Sk22_09	Kri33B3	1,156	-0,055	0,248	196	219
Kar49	Kar67	Jan11	Kri33B3	1,144	-0,054	0,253	203	226
Kar48	Kar76	Jan14	Kri22C6	1,115	0,055	0,265	210	188
Kar49	Kar109	Sk22_09	Kri27A7	1,112	-0,054	0,266	201	224
Kar21	Kar67	Jan14	Kri22C6	1,098	0,059	0,272	198	176
Kar49	Kar76	NAO2	Kri39A8	1,090	0,054	0,276	223	200
Kar49	Kar110	Ur17_9	Kri33C4	1,088	0,053	0,277	207	186
Kar49	Kar109	Jan11	Kri39A8	1,086	-0,050	0,278	210	232
Kar48	Kar109	NAO2	Kri22C6	1,083	0,056	0,279	208	186
Kar21	Kar76	NAO2	Kri33C4	1,073	0,054	0,283	216	194
Kar21	Kar76	Jan14	Kri22C6	1,066	0,057	0,287	196	175
Kar49	Kar109	Jan11	Kri27A7	1,050	-0,055	0,294	189	211
Kar21	Kar76	Ur17_9	Kri22C6	1,039	0,051	0,299	208	188
Kar21	Kar67	Ur17_9	Kri27A7	1,025	0,053	0,305	200	180
Kar49	Kar109	Jan14	Kri22C6	1,001	-0,051	0,317	177	196
Kar48	Kar67	NAO2	Kri22C6	0,998	0,048	0,318	219	199
Kar21	Kar76	Ur17_9	Kri33C4	0,993	0,049	0,321	204	185
Kar49	Kar109	Ur17_9	Kri39A8	0,990	-0,049	0,322	194	214
Kar21	Kar109	Sk22_09	Kri33B3	0,988	0,048	0,323	198	180
Kar21	Kar109	Sk22_09	Kri22C6	0,972	0,049	0,331	202	183
Kar21	Kar76	NAO2	Kri33B3	0,963	0,053	0,336	210	189
Kar49	Kar109	Ur17_9	Kri22C6	0,962	-0,051	0,336	168	186
Kar21	Kar109	NAO2	Kri22C6	0,961	0,051	0,336	206	186
Kar49	Kar76	Sk22_09	Kri22C6	0,954	-0,048	0,340	177	195
Kar49	Kar110	Jan11	Kri22C6	0,950	-0,052	0,342	164	182
Kar21	Kar67	Ur17_9	Kri22C6	0,943	0,052	0,346	202	182
Kar21	Kar110	Sk22_09	Kri27A7	0,941	0,049	0,347	191	173
Kar21	Kar109	Ur17_9	Kri27A7	0,936	-0,050	0,349	181	200
Kar49	Kar109	Jan14	Kri33B3	0,924	-0,047	0,355	194	213
Kar49	Kar110	NAO2	Kri22C6	0,920	0,044	0,357	212	194
Kar49	Kar76	NAO2	Kri22C6	0,920	0,049	0,357	203	184
Kar49	Kar67	Sk22_09	Kri27A7	0,918	-0,047	0,359	184	202
Kar21	Kar110	Ur17_9	Kri33B3	0,917	0,048	0,359	187	170
Kar49	Kar67	NAO2	Kri27A7	0,915	0,046	0,360	203	185
Kar49	Kar76	NAO2	Kri33C4	0,915	0,043	0,360	228	209
Kar48	Kar67	NAO2	Kri33C4	0,912	0,045	0,362	230	210
Kar49	Kar76	Jan14	Kri39A8	0,912	0,046	0,362	214	195
Kar49	Kar76	Jan14	Kri33B3	0,908	-0,047	0,364	205	225
Kar21	Kar67	NAO2	Kri33C4	0,895	0,045	0,371	221	202
Kar48	Kar110	Ur17_9	Kri33C4	0,892	0,045	0,372	209	191
Kar48	Kar67	Ur17_9	Kri22C6	0,877	0,044	0,380	201	184

Kar48	Kar76	NAO2	Kri33C4	0,869	0,044	0,385	226	207
Kar48	Kar67	Jan14	Kri22C6	0,851	0,043	0,395	204	187
Kar48	Kar67	Jan14	Kri27A7	0,848	-0,043	0,396	177	193
Kar49	Kar110	Jan11	Kri27A7	0,847	-0,042	0,397	195	212
Kar49	Kar76	Sk22_09	Kri39A8	0,841	-0,040	0,400	206	223
Kar21	Kar110	Jan11	Kri33B3	0,840	-0,042	0,401	192	209
Kar49	Kar109	Jan11	Kri33B3	0,826	-0,040	0,409	203	220
Kar49	Kar110	Jan11	Kri39A8	0,819	-0,041	0,413	201	218
Kar21	Kar76	Sk22_09	Kri22C6	0,817	0,042	0,414	199	183
Kar48	Kar109	Ur17_9	Kri39A8	0,798	-0,038	0,425	201	217
Kar48	Kar110	Jan14	Kri33B3	0,791	0,041	0,429	191	176
Kar49	Kar109	Sk22_09	Kri33C4	0,775	-0,037	0,439	206	222
Kar49	Kar76	Jan11	Kri33C4	0,740	-0,035	0,460	206	221
Kar21	Kar76	Jan11	Kri33C4	0,728	0,036	0,467	214	199
Kar49	Kar110	Ur17_9	Kri39A8	0,727	0,037	0,467	209	194
Kar21	Kar76	Sk22_09	Kri33C4	0,727	0,039	0,467	202	187
Kar49	Kar110	NAO2	Kri33B3	0,725	0,037	0,468	210	195
Kar48	Kar110	Jan11	Kri27A7	0,712	0,036	0,477	186	173
Kar21	Kar76	Sk22_09	Kri27A7	0,711	0,035	0,477	206	192
Kar21	Kar109	Jan11	Kri39A8	0,692	0,035	0,489	209	195
Kar49	Kar67	Sk22_09	Kri22C6	0,687	-0,034	0,492	196	210
Kar48	Kar109	Jan11	Kri39A8	0,681	0,034	0,496	212	198
Kar48	Kar76	Jan14	Kri33B3	0,674	-0,033	0,501	207	221
Kar49	Kar76	NAO2	Kri27A7	0,663	0,033	0,507	220	206
Kar49	Kar76	Jan11	Kri39A8	0,656	-0,033	0,512	202	216
Kar49	Kar67	Jan11	Kri39A8	0,656	0,031	0,512	230	216
Kar49	Kar76	Jan11	Kri22C6	0,654	-0,036	0,513	174	187
Kar21	Kar76	Jan11	Kri22C6	0,649	0,033	0,516	187	175
Kar48	Kar67	Ur17_9	Kri27A7	0,635	0,034	0,525	199	186
Kar48	Kar109	NAO2	Kri39A8	0,634	0,031	0,526	202	190
Kar49	Kar109	NAO2	Kri22C6	0,633	0,031	0,526	198	186
Kar48	Kar76	Ur17_9	Kri39A8	0,625	0,032	0,532	208	195
Kar48	Kar76	Ur17_9	Kri33B3	0,623	-0,031	0,533	204	217
Kar21	Kar76	Jan11	Kri33B3	0,602	0,030	0,547	209	197
Kar48	Kar76	Jan11	Kri33C4	0,596	0,029	0,551	215	203
Kar48	Kar67	Jan11	Kri27A7	0,595	0,030	0,552	188	177
Kar48	Kar76	Sk22_09	Kri33B3	0,588	0,029	0,556	215	203
Kar48	Kar109	Ur17_9	Kri22C6	0,584	0,030	0,559	191	180
Kar48	Kar109	Jan14	Kri33C4	0,576	0,031	0,565	199	187
Kar49	Kar67	Sk22_09	Kri39A8	0,571	-0,027	0,568	220	232
Kar49	Kar67	Sk22_09	Kri33C4	0,571	-0,029	0,568	198	210
Kar49	Kar67	Jan11	Kri33C4	0,564	0,028	0,573	220	208
Kar21	Kar76	Ur17_9	Kri33B3	0,555	0,028	0,579	201	190
Kar21	Kar67	Jan11	Kri27A7	0,546	0,030	0,585	191	180
Kar49	Kar67	NAO2	Kri39A8	0,526	0,028	0,599	205	194
Kar48	Kar76	Ur17_9	Kri33C4	0,521	0,026	0,602	215	204
Kar48	Kar76	NAO2	Kri33B3	0,518	-0,027	0,605	196	207
Kar21	Kar76	Ur17_9	Kri27A7	0,514	0,024	0,607	210	200
Kar49	Kar67	Ur17_9	Kri39A8	0,513	0,025	0,608	207	197
Kar21	Kar109	Jan14	Kri22C6	0,512	-0,029	0,608	170	180
Kar49	Kar76	NAO2	Kri33B3	0,501	-0,023	0,617	210	220

Kar49	Kar67	Jan11	Kri22C6	0,491	-0,024	0,623	184	193
Kar21	Kar110	Ur17_9	Kri27A7	0,489	0,024	0,625	194	185
Kar48	Kar76	Jan14	Kri33C4	0,488	0,026	0,625	217	206
Kar49	Kar109	Ur17_9	Kri27A7	0,484	-0,025	0,628	199	209
Kar49	Kar67	NAO2	Kri22C6	0,461	0,024	0,645	194	185
Kar48	Kar109	Jan11	Kri27A7	0,455	-0,023	0,649	190	199
Kar21	Kar109	Jan11	Kri22C6	0,416	0,022	0,678	184	176
Kar48	Kar110	NAO2	Kri27A7	0,410	0,021	0,682	194	186
Kar21	Kar67	NAO2	Kri33B3	0,405	0,021	0,686	195	187
Kar21	Kar109	Jan14	Kri33B3	0,404	0,022	0,686	190	182
Kar49	Kar67	Ur17_9	Kri33B3	0,396	0,020	0,692	200	192
Kar48	Kar109	NAO2	Kri27A7	0,394	0,020	0,693	209	201
Kar21	Kar109	Sk22_09	Kri39A8	0,389	0,020	0,697	207	199
Kar49	Kar67	NAO2	Kri33C4	0,388	0,020	0,698	200	192
Kar48	Kar67	Jan14	Kri39A8	0,379	0,018	0,705	196	189
Kar21	Kar109	Jan11	Kri27A7	0,373	-0,019	0,709	184	191
Kar21	Kar76	Sk22_09	Kri33B3	0,353	-0,018	0,724	186	193
Kar48	Kar67	NAO2	Kri39A8	0,352	0,018	0,725	198	191
Kar49	Kar67	Ur17_9	Kri22C6	0,350	0,018	0,726	198	191
Kar49	Kar67	Jan14	Kri39A8	0,348	0,017	0,728	208	201
Kar49	Kar110	Sk22_09	Kri27A7	0,343	0,017	0,731	213	206
Kar48	Kar76	Jan11	Kri33B3	0,334	0,017	0,738	208	201
Kar48	Kar110	NAO2	Kri33B3	0,318	0,016	0,751	190	184
Kar49	Kar109	Jan14	Kri27A7	0,312	-0,016	0,755	190	196
Kar48	Kar109	Ur17_9	Kri33B3	0,304	-0,016	0,761	189	195
Kar48	Kar67	Jan14	Kri33C4	0,300	0,015	0,764	207	201
Kar21	Kar109	NAO2	Kri27A7	0,299	0,014	0,765	212	206
Kar21	Kar76	NAO2	Kri27A7	0,299	0,015	0,765	206	200
Kar21	Kar76	Jan14	Kri27A7	0,297	0,015	0,766	200	194
Kar21	Kar67	Jan14	Kri27A7	0,297	0,015	0,766	198	192
Kar49	Kar109	Sk22_09	Kri39A8	0,296	-0,014	0,767	219	225
Kar49	Kar109	Jan11	Kri33C4	0,295	-0,014	0,768	213	219
Kar49	Kar110	Sk22_09	Kri22C6	0,293	0,016	0,769	196	190
Kar49	Kar67	Jan14	Kri33C4	0,292	-0,015	0,770	195	201
Kar49	Kar109	Jan14	Kri39A8	0,284	0,014	0,776	216	210
Kar49	Kar110	Sk22_09	Kri39A8	0,282	0,014	0,778	220	214
Kar48	Kar109	Jan14	Kri22C6	0,279	0,014	0,780	176	171
Kar21	Kar110	Sk22_09	Kri33B3	0,267	0,014	0,790	179	174
Kar49	Kar109	Ur17_9	Kri33C4	0,266	0,013	0,790	196	191
Kar21	Kar76	Jan14	Kri33B3	0,261	0,013	0,794	196	191
Kar49	Kar67	Jan14	Kri22C6	0,255	-0,013	0,799	193	198
Kar21	Kar67	Jan14	Kri33B3	0,254	0,013	0,799	188	183
Kar21	Kar109	Jan14	Kri39A8	0,254	0,013	0,800	198	193
Kar21	Kar67	Sk22_09	Kri33B3	0,246	0,013	0,805	202	197
Kar48	Kar67	NAO2	Kri27A7	0,240	-0,012	0,810	198	203
Kar21	Kar76	Jan11	Kri27A7	0,207	0,011	0,836	185	181
Kar21	Kar76	Jan14	Kri33C4	0,207	-0,010	0,836	202	206
Kar48	Kar76	NAO2	Kri27A7	0,203	0,010	0,839	203	199
Kar48	Kar109	Ur17_9	Kri33C4	0,202	0,010	0,840	205	201
Kar49	Kar110	Ur17_9	Kri33B3	0,197	-0,010	0,844	195	199
Kar49	Kar76	Ur17_9	Kri39A8	0,197	0,010	0,844	206	202

Kar49	Kar109	Ur17_9	Kri33B3	0,161	-0,008	0,872	192	195
Kar48	Kar109	Sk22_09	Kri27A7	0,159	0,008	0,873	187	184
Kar48	Kar110	Ur17_9	Kri33B3	0,157	-0,008	0,875	182	185
Kar48	Kar67	Ur17_9	Kri33B3	0,152	0,008	0,879	194	191
Kar48	Kar76	Jan11	Kri27A7	0,152	0,008	0,880	192	189
Kar49	Kar76	Ur17_9	Kri27A7	0,151	-0,008	0,880	197	200
Kar21	Kar67	NAO2	Kri22C6	0,150	0,008	0,880	196	193
Kar21	Kar67	NAO2	Kri27A7	0,108	-0,005	0,914	193	195
Kar21	Kar109	Ur17_9	Kri39A8	0,105	-0,005	0,916	198	200
Kar49	Kar67	Jan11	Kri27A7	0,105	-0,005	0,917	197	199
Kar48	Kar67	Jan11	Kri33B3	0,104	-0,005	0,917	186	188
Kar48	Kar110	Ur17_9	Kri27A7	0,103	0,005	0,918	186	184
Kar21	Kar109	Ur17_9	Kri22C6	0,101	0,006	0,919	180	178
Kar49	Kar76	Jan14	Kri27A7	0,101	-0,005	0,920	209	211
Kar21	Kar109	Jan14	Kri33C4	0,101	0,005	0,920	196	194
Kar21	Kar109	Sk22_09	Kri27A7	0,099	-0,005	0,921	196	198
Kar48	Kar76	Ur17_9	Kri27A7	0,097	0,005	0,923	201	199
Kar48	Kar76	Jan14	Kri27A7	0,055	0,003	0,956	200	199
Kar49	Kar76	Ur17_9	Kri33C4	0,054	-0,003	0,957	192	193
Kar49	Kar76	Jan14	Kri22C6	0,052	0,003	0,958	187	186
Kar49	Kar76	Ur17_9	Kri22C6	0,052	0,003	0,959	186	185
Kar21	Kar110	Jan11	Kri27A7	0,051	-0,003	0,959	189	190
Kar21	Kar67	Jan11	Kri33B3	0,050	0,003	0,960	198	197
Kar21	Kar110	Jan11	Kri33C4	0,050	0,002	0,960	204	203
Kar49	Kar76	Jan14	Kri33C4	0,049	-0,002	0,961	212	213
Kar48	Kar109	Jan14	Kri33B3	0,048	-0,003	0,962	189	190
Kar49	Kar110	Sk22_09	Kri33C4	0,047	-0,002	0,962	225	226
Kar49	Kar67	Jan14	Kri27A7	0,000	0,000		206	206
Kar48	Kar109	Jan14	Kri39A8	0,000	0,000		196	196
Kar48	Kar110	Jan11	Kri33B3	0,000	0,000		187	187
Kar21	Kar67	Jan14	Kri33C4	0,000	0,000		194	194
Kar49	Kar109	Jan14	Kri33C4	0,000	0,000		216	216
Kar49	Kar110	Ur17_9	Kri22C6	0,549	0,028		201	190

Таблица П7 с. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Ю. Карелия, таксон B: С. Карелия, таксон C: раса Сок.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Kar21	Kar110	D07_6	Kri39A8	0,167	3,270	0,001	224	160
Kar49	Kar67	D07_2	Kri33B3	-0,148	3,185	0,001	167	225
Kar49	Kar76	Jo_7	Kri33B3	-0,141	3,140	0,002	195	259
Kar48	Kar110	D07_8	Kri22C6	0,150	2,901	0,004	207	153
Kar21	Kar110	D09_3	Kri39A8	0,151	2,873	0,004	217	160
Kar48	Kar110	D07_6	Kri22C6	0,139	2,818	0,005	213	161
Kar48	Kar109	D07_8	Kri33C4	0,140	2,810	0,005	216	163
Kar21	Kar76	D07_2	Kri39A8	0,127	2,751	0,006	218	169
Kar21	Kar109	D07_6	Kri33C4	0,128	2,642	0,008	233	180
Kar49	Kar109	Jo_7	Kri33B3	-0,126	2,535	0,011	181	233
Kar21	Kar109	D07_6	Kri33B3	0,132	2,518	0,012	219	168

Kar21	Kar76	D07_2	Kri22C6	0,132	2,509	0,012	202	155
Kar21	Kar76	D07_6	Kri39A8	0,120	2,490	0,013	215	169
Kar21	Kar109	D07_8	Kri33C4	0,117	2,433	0,015	219	173
Kar48	Kar109	D07_6	Kri33C4	0,114	2,424	0,015	220	175
Kar21	Kar110	D07_8	Kri39A8	0,126	2,382	0,017	210	163
Kar21	Kar109	D07_2	Kri33C4	0,114	2,368	0,018	215	171
Kar48	Kar109	D07_8	Kri22C6	0,121	2,354	0,019	204	160
Kar49	Kar76	D07_8	Kri33B3	-0,112	2,330	0,020	171	214
Kar21	Kar76	D09_3	Kri39A8	0,120	2,308	0,021	210	165
Kar48	Kar110	Jo_7	Kri22C6	0,113	2,301	0,021	207	165
Kar21	Kar110	D07_8	Kri33C4	0,111	2,255	0,024	200	160
Kar21	Kar110	D07_8	Kri22C6	0,116	2,149	0,032	188	149
Kar48	Kar110	D07_2	Kri22C6	0,113	2,125	0,034	197	157
Kar48	Kar110	D07_8	Kri33C4	0,111	2,106	0,035	206	165
Kar21	Kar109	D07_2	Kri22C6	0,111	2,104	0,035	206	165
Kar21	Kar110	D07_6	Kri22C6	0,107	2,094	0,036	191	154
Kar48	Kar67	D07_6	Kri33C4	0,106	2,092	0,036	225	182
Kar49	Kar67	D07_6	Kri33B3	-0,110	2,066	0,039	174	217
Kar48	Kar110	D09_3	Kri22C6	0,112	2,055	0,040	204	163
Kar21	Kar76	D07_8	Kri39A8	0,104	2,045	0,041	196	159
Kar49	Kar109	Jo_7	Kri22C6	-0,104	2,041	0,041	173	213
Kar49	Kar109	Jo_7	Kri39A8	-0,098	2,009	0,045	188	229
Kar21	Kar109	D07_6	Kri39A8	0,094	1,964	0,050	216	179
Kar21	Kar109	D07_8	Kri33B3	0,103	1,958	0,050	203	165
Kar49	Kar110	Jo_7	Kri33B3	-0,099	1,950	0,051	178	217
Kar21	Kar109	Jo_7	Kri27A7	-0,096	1,935	0,053	183	222
Kar48	Kar109	D09_3	Kri27A7	-0,096	1,929	0,054	183	222
Kar49	Kar67	Jo_7	Kri33B3	-0,093	1,926	0,054	186	224
Kar21	Kar109	D07_8	Kri22C6	0,101	1,878	0,060	201	164
Kar21	Kar67	D07_6	Kri39A8	0,089	1,853	0,064	207	173
Kar21	Kar109	D07_6	Kri22C6	0,100	1,834	0,067	193	158
Kar21	Kar110	D07_2	Kri22C6	0,096	1,826	0,068	182	150
Kar48	Kar110	D09_3	Kri33C4	0,092	1,778	0,075	202	168
Kar48	Kar67	D07_2	Kri33B3	-0,089	1,770	0,077	173	207
Kar21	Kar109	D07_2	Kri33B3	0,088	1,750	0,080	197	165
Kar48	Kar109	D07_8	Kri39A8	0,085	1,747	0,081	217	183
Kar21	Kar110	D09_3	Kri33C4	0,084	1,740	0,082	206	174
Kar49	Kar110	D07_6	Kri33B3	-0,092	1,727	0,084	177	213
Kar21	Kar109	D09_3	Kri27A7	-0,083	1,721	0,085	177	209
Kar48	Kar67	D07_2	Kri27A7	-0,085	1,719	0,086	172	204
Kar21	Kar76	Jo_7	Kri39A8	0,083	1,711	0,087	216	183
Kar49	Kar67	D07_8	Kri33B3	-0,089	1,698	0,090	173	207
Kar49	Kar76	D07_2	Kri33B3	-0,083	1,696	0,090	198	234
Kar48	Kar109	D07_8	Kri33B3	0,086	1,685	0,092	203	171
Kar21	Kar110	D07_2	Kri39A8	0,081	1,670	0,095	206	175
Kar48	Kar76	Jo_7	Kri33C4	0,082	1,660	0,097	238	202
Kar48	Kar110	Jo_7	Kri39A8	0,081	1,606	0,108	213	181
Kar49	Kar110	D07_8	Kri33C4	0,074	1,605	0,108	225	194
Kar21	Kar76	D07_6	Kri22C6	0,082	1,595	0,111	191	162
Kar48	Kar110	Jo_7	Kri33C4	0,077	1,595	0,111	217	186
Kar48	Kar109	D07_2	Kri33B3	0,079	1,593	0,111	197	168

Kar49	Kar110	D07_8	Kri39A8	0,080	1,576	0,115	217	185
Kar48	Kar67	Jo_7	Kri33C4	0,075	1,565	0,118	237	204
Kar48	Kar109	D07_6	Kri22C6	0,081	1,562	0,118	201	171
Kar21	Kar67	D07_6	Kri33C4	0,078	1,554	0,120	207	177
Kar49	Kar67	D09_3	Kri33B3	-0,077	1,553	0,120	192	224
Kar21	Kar109	Jo_7	Kri39A8	-0,077	1,548	0,122	191	223
Kar49	Kar67	D07_8	Kri22C6	-0,081	1,536	0,124	164	193
Kar49	Kar76	D07_6	Kri33B3	-0,078	1,502	0,133	190	222
Kar49	Kar110	D07_8	Kri27A7	0,073	1,498	0,134	221	191
Kar21	Kar67	D07_2	Kri22C6	0,076	1,494	0,135	198	170
Kar48	Kar67	D09_3	Kri33B3	-0,071	1,475	0,140	191	220
Kar21	Kar67	Jo_7	Kri33C4	0,072	1,470	0,142	222	192
Kar21	Kar110	D07_2	Kri33C4	0,078	1,469	0,142	194	166
Kar48	Kar67	Jo_7	Kri39A8	0,065	1,437	0,151	220	193
Kar48	Kar109	D07_2	Kri33C4	0,073	1,431	0,152	206	178
Kar21	Kar67	D07_2	Kri33B3	-0,070	1,423	0,155	178	205
Kar21	Kar109	D07_8	Kri39A8	0,072	1,409	0,159	215	186
Kar49	Kar109	D09_3	Kri27A7	-0,069	1,409	0,159	182	209
Kar21	Kar110	D07_6	Kri33C4	0,074	1,394	0,163	195	168
Kar48	Kar76	D07_8	Kri33B3	-0,069	1,393	0,164	175	201
Kar48	Kar110	D07_8	Kri39A8	0,072	1,389	0,165	201	174
Kar21	Kar67	Jo_7	Kri39A8	0,067	1,387	0,166	222	194
Kar49	Kar76	D07_6	Kri33C4	-0,065	1,362	0,173	188	214
Kar48	Kar76	D07_2	Kri39A8	0,068	1,358	0,174	203	177
Kar21	Kar76	D07_6	Kri33C4	0,073	1,358	0,174	214	185
Kar49	Kar109	Jo_7	Kri27A7	-0,066	1,357	0,175	192	219
Kar49	Kar76	D07_8	Kri22C6	-0,071	1,327	0,185	169	195
Kar48	Kar76	D07_8	Kri27A7	-0,067	1,312	0,190	174	199
Kar48	Kar67	D07_8	Kri27A7	-0,066	1,304	0,192	176	201
Kar49	Kar76	D07_8	Kri33C4	-0,067	1,297	0,195	189	216
Kar49	Kar76	Jo_7	Kri33C4	-0,058	1,270	0,204	211	237
Kar21	Kar110	Jo_7	Kri39A8	0,063	1,267	0,205	203	179
Kar21	Kar110	D09_3	Kri22C6	0,065	1,239	0,215	189	166
Kar48	Kar67	D07_8	Kri33B3	-0,069	1,235	0,217	183	210
Kar48	Kar109	D07_2	Kri22C6	0,064	1,221	0,222	192	169
Kar49	Kar76	Jo_7	Kri22C6	-0,063	1,192	0,233	187	212
Kar21	Kar67	D07_6	Kri33B3	0,061	1,189	0,234	199	176
Kar48	Kar110	D07_2	Kri39A8	0,060	1,174	0,240	203	180
Kar21	Kar76	D07_2	Kri33C4	0,058	1,169	0,242	202	180
Kar48	Kar109	Jo_7	Kri22C6	0,057	1,160	0,246	203	181
Kar21	Kar76	D09_3	Kri22C6	0,060	1,148	0,251	193	171
Kar21	Kar76	D09_3	Kri33C4	0,058	1,143	0,253	209	186
Kar48	Kar76	Jo_7	Kri22C6	0,058	1,142	0,254	218	194
Kar48	Kar109	D07_6	Kri33B3	0,056	1,134	0,257	208	186
Kar49	Kar109	Jo_7	Kri33C4	-0,054	1,130	0,259	203	226
Kar21	Kar109	D09_3	Kri22C6	0,062	1,130	0,259	198	175
Kar49	Kar109	D09_3	Kri33B3	-0,055	1,122	0,262	198	221
Kar21	Kar67	D07_6	Kri22C6	0,056	1,099	0,272	206	184
Kar49	Kar110	D09_3	Kri33B3	-0,055	1,093	0,274	198	221
Kar21	Kar67	D09_3	Kri33C4	0,056	1,072	0,284	199	178
Kar49	Kar76	D07_2	Kri33C4	-0,048	1,068	0,285	207	228

Kar21	Kar67	D09_3	Kri22C6	0,052	1,055	0,291	201	181
Kar49	Kar76	D09_3	Kri27A7	-0,054	1,053	0,292	183	204
Kar48	Kar109	D07_6	Kri39A8	0,052	1,036	0,300	223	201
Kar49	Kar76	D07_8	Kri27A7	-0,054	1,032	0,302	193	215
Kar49	Kar109	D09_3	Kri22C6	-0,054	1,026	0,305	175	195
Kar49	Kar76	D07_6	Kri27A7	-0,052	1,025	0,305	182	202
Kar49	Kar67	D07_2	Kri27A7	-0,050	1,009	0,313	179	198
Kar48	Kar110	Jo_7	Kri27A7	0,051	1,006	0,314	197	178
Kar48	Kar76	D09_3	Kri33B3	-0,048	1,005	0,315	209	230
Kar21	Kar76	D07_2	Kri27A7	0,050	0,997	0,319	210	190
Kar48	Kar110	D07_2	Kri33C4	0,053	0,990	0,322	198	178
Kar49	Kar67	D07_2	Kri33C4	-0,049	0,968	0,333	184	203
Kar48	Kar110	D07_6	Kri33C4	0,051	0,966	0,334	194	175
Kar48	Kar67	D09_3	Kri33C4	0,048	0,964	0,335	207	188
Kar49	Kar67	Jo_7	Kri22C6	-0,047	0,962	0,336	204	224
Kar21	Kar110	D07_8	Kri33B3	0,055	0,961	0,337	181	162
Kar21	Kar67	D07_6	Kri27A7	0,050	0,960	0,337	199	180
Kar48	Kar109	Jo_7	Kri27A7	-0,051	0,958	0,338	187	207
Kar48	Kar76	D07_6	Kri22C6	0,048	0,944	0,345	196	178
Kar21	Kar110	D07_6	Kri33B3	0,051	0,932	0,351	187	169
Kar49	Kar109	D07_8	Kri33C4	0,043	0,926	0,355	219	201
Kar49	Kar67	D09_3	Kri22C6	-0,048	0,912	0,362	169	186
Kar21	Kar76	D07_6	Kri33B3	0,047	0,897	0,370	201	183
Kar49	Kar67	D07_2	Kri22C6	-0,046	0,876	0,381	175	192
Kar49	Kar110	D07_8	Kri22C6	0,044	0,874	0,382	191	175
Kar48	Kar67	D07_8	Kri39A8	0,044	0,864	0,388	201	184
Kar21	Kar109	Jo_7	Kri33B3	-0,044	0,851	0,395	183	200
Kar49	Kar76	D09_3	Kri33B3	-0,040	0,849	0,396	216	234
Kar49	Kar110	Jo_7	Kri33C4	-0,042	0,846	0,397	207	225
Kar48	Kar76	D09_3	Kri39A8	0,043	0,846	0,398	207	190
Kar49	Kar76	D07_6	Kri22C6	-0,044	0,843	0,399	173	189
Kar21	Kar109	D07_2	Kri39A8	0,040	0,837	0,403	206	190
Kar48	Kar67	Jo_7	Kri33B3	-0,042	0,831	0,406	193	210
Kar48	Kar110	D07_2	Kri33B3	-0,042	0,829	0,407	172	187
Kar21	Kar110	D07_6	Kri27A7	0,043	0,825	0,409	194	178
Kar21	Kar109	D09_3	Kri33B3	0,042	0,817	0,414	209	192
Kar49	Kar110	D09_3	Kri39A8	0,041	0,817	0,414	216	199
Kar49	Kar76	Jo_7	Kri27A7	-0,041	0,814	0,416	209	227
Kar21	Kar109	Jo_7	Kri22C6	-0,042	0,797	0,425	184	200
Kar49	Kar67	Jo_7	Kri33C4	-0,039	0,797	0,426	207	224
Kar48	Kar110	D07_6	Kri39A8	0,039	0,796	0,426	199	184
Kar49	Kar109	D07_2	Kri27A7	-0,041	0,788	0,431	187	203
Kar48	Kar109	Jo_7	Kri33C4	0,039	0,784	0,433	211	195
Kar21	Kar110	D09_3	Kri33B3	0,041	0,783	0,433	192	177
Kar48	Kar110	D09_3	Kri39A8	0,041	0,777	0,437	204	188
Kar21	Kar67	D07_8	Kri33C4	0,041	0,777	0,437	205	189
Kar49	Kar110	D07_2	Kri33B3	-0,038	0,773	0,440	188	203
Kar49	Kar67	D07_2	Kri39A8	-0,040	0,772	0,440	193	209
Kar21	Kar110	Jo_7	Kri22C6	0,040	0,765	0,444	196	181
Kar48	Kar67	D07_2	Kri22C6	0,037	0,741	0,459	208	193
Kar21	Kar109	D09_3	Kri33C4	0,037	0,736	0,462	208	193

Kar48	Kar76	D09_3	Kri22C6	0,037	0,733	0,464	196	182
Kar48	Kar76	D07_6	Kri39A8	0,038	0,731	0,465	203	188
Kar49	Kar67	D07_6	Kri22C6	-0,037	0,730	0,465	180	194
Kar49	Kar110	D07_2	Kri39A8	0,034	0,724	0,469	211	197
Kar49	Kar109	D09_3	Kri33C4	-0,036	0,723	0,470	201	216
Kar21	Kar76	Jo_7	Kri33B3	-0,037	0,722	0,470	196	211
Kar48	Kar76	D07_2	Kri22C6	0,038	0,718	0,473	190	176
Kar49	Kar76	D09_3	Kri33C4	-0,035	0,716	0,474	207	222
Kar21	Kar76	Jo_7	Kri27A7	-0,035	0,679	0,497	192	206
Kar49	Kar109	D07_6	Kri33C4	-0,033	0,673	0,501	202	216
Kar48	Kar67	D07_6	Kri39A8	0,033	0,670	0,503	204	191
Kar49	Kar110	D07_6	Kri33C4	-0,035	0,666	0,506	192	206
Kar21	Kar67	D07_2	Kri39A8	0,034	0,661	0,509	199	186
Kar49	Kar109	D07_8	Kri39A8	0,031	0,644	0,520	216	203
Kar48	Kar76	D07_6	Kri33B3	-0,029	0,639	0,523	204	216
Kar49	Kar109	D07_2	Kri33B3	-0,031	0,632	0,527	188	200
Kar48	Kar67	D09_3	Kri22C6	0,031	0,628	0,530	202	190
Kar48	Kar76	D07_6	Kri33C4	0,031	0,614	0,539	216	203
Kar49	Kar109	D09_3	Kri39A8	-0,029	0,604	0,546	204	216
Kar48	Kar67	D07_6	Kri22C6	0,031	0,601	0,548	200	188
Kar21	Kar110	D07_2	Kri33B3	0,032	0,589	0,556	178	167
Kar48	Kar109	Jo_7	Kri33B3	-0,029	0,586	0,558	187	198
Kar21	Kar67	D09_3	Kri27A7	0,030	0,579	0,562	191	180
Kar48	Kar76	D07_8	Kri39A8	0,033	0,579	0,563	188	176
Kar21	Kar67	D07_8	Kri27A7	-0,031	0,577	0,564	174	185
Kar49	Kar76	D09_3	Kri22C6	-0,031	0,576	0,565	173	184
Kar21	Kar76	D07_2	Kri33B3	0,028	0,570	0,569	199	188
Kar21	Kar67	D07_8	Kri22C6	-0,030	0,563	0,574	175	186
Kar21	Kar76	D07_6	Kri27A7	0,029	0,559	0,576	197	186
Kar21	Kar67	D09_3	Kri39A8	0,029	0,551	0,582	195	184
Kar21	Kar109	Jo_7	Kri33C4	-0,027	0,549	0,583	195	206
Kar49	Kar110	D07_6	Kri39A8	0,027	0,546	0,585	210	199
Kar48	Kar67	D07_8	Kri22C6	0,027	0,545	0,586	192	182
Kar49	Kar110	Jo_7	Kri39A8	-0,026	0,541	0,589	205	216
Kar21	Kar76	Jo_7	Kri33C4	0,027	0,533	0,594	213	202
Kar21	Kar109	D09_3	Kri39A8	0,028	0,531	0,595	204	193
Kar49	Kar76	D09_3	Kri39A8	0,023	0,518	0,605	221	211
Kar49	Kar109	D07_6	Kri33B3	-0,025	0,507	0,612	197	207
Kar49	Kar67	D07_6	Kri39A8	0,025	0,505	0,614	206	196
Kar49	Kar109	D07_6	Kri39A8	0,024	0,483	0,629	215	205
Kar48	Kar110	D07_6	Kri33B3	-0,024	0,483	0,629	183	192
Kar49	Kar109	D07_2	Kri39A8	-0,025	0,479	0,632	198	208
Kar21	Kar110	Jo_7	Kri33C4	0,023	0,477	0,633	198	189
Kar48	Kar67	Jo_7	Kri22C6	0,022	0,474	0,636	213	204
Kar48	Kar76	Jo_7	Kri39A8	0,022	0,471	0,638	212	203
Kar48	Kar110	D07_8	Kri27A7	0,025	0,456	0,649	182	173
Kar21	Kar67	Jo_7	Kri27A7	0,022	0,436	0,663	211	202
Kar21	Kar110	Jo_7	Kri33B3	-0,021	0,431	0,667	189	197
Kar49	Kar109	D07_2	Kri22C6	-0,022	0,429	0,668	175	183
Kar49	Kar67	Jo_7	Kri27A7	0,020	0,424	0,671	227	218
Kar48	Kar67	D09_3	Kri27A7	-0,022	0,414	0,679	180	188

Kar48	Kar109	D07_8	Kri27A7	-0,021	0,411	0,681	187	195
Kar48	Kar110	D07_6	Kri27A7	0,022	0,408	0,683	186	178
Kar48	Kar76	D07_2	Kri33C4	0,021	0,406	0,685	198	190
Kar21	Kar76	D07_8	Kri33C4	0,021	0,405	0,686	191	183
Kar48	Kar110	D09_3	Kri27A7	0,022	0,402	0,688	190	182
Kar49	Kar110	Jo_7	Kri22C6	-0,018	0,382	0,703	193	200
Kar48	Kar109	D09_3	Kri39A8	-0,019	0,382	0,703	205	213
Kar21	Kar110	D07_8	Kri27A7	0,019	0,365	0,715	184	177
Kar49	Kar76	D07_2	Kri22C6	-0,019	0,363	0,717	177	184
Kar48	Kar67	D07_8	Kri33C4	0,018	0,362	0,717	198	191
Kar49	Kar76	D07_2	Kri27A7	-0,017	0,359	0,720	199	206
Kar48	Kar67	Jo_7	Kri27A7	0,018	0,357	0,721	195	188
Kar49	Kar76	D07_8	Kri39A8	0,018	0,351	0,725	201	194
Kar48	Kar109	D07_2	Kri39A8	0,017	0,350	0,727	205	198
Kar48	Kar76	D07_2	Kri33B3	-0,018	0,343	0,732	192	199
Kar49	Kar67	D07_8	Kri33C4	-0,018	0,342	0,732	190	197
Kar48	Kar76	Jo_7	Kri33B3	-0,017	0,338	0,736	205	212
Kar21	Kar109	D07_8	Kri27A7	-0,016	0,306	0,760	181	187
Kar49	Kar67	D07_8	Kri27A7	-0,015	0,305	0,760	193	199
Kar48	Kar67	D07_6	Kri27A7	-0,016	0,305	0,760	188	194
Kar21	Kar76	Jo_7	Kri22C6	0,015	0,304	0,761	200	194
Kar48	Kar76	D09_3	Kri27A7	-0,015	0,299	0,765	194	200
Kar48	Kar109	Jo_7	Kri39A8	-0,014	0,295	0,768	205	211
Kar49	Kar76	Jo_7	Kri39A8	-0,014	0,282	0,778	209	215
Kar49	Kar109	D07_6	Kri27A7	-0,015	0,277	0,782	191	197
Kar49	Kar109	D07_6	Kri22C6	-0,014	0,268	0,789	171	176
Kar21	Kar67	D07_2	Kri33C4	0,013	0,267	0,790	191	186
Kar49	Kar67	D07_6	Kri33C4	-0,013	0,266	0,790	192	197
Kar49	Kar67	D07_6	Kri27A7	0,013	0,265	0,791	190	185
Kar21	Kar76	D09_3	Kri27A7	-0,013	0,260	0,795	183	188
Kar49	Kar67	D09_3	Kri27A7	0,013	0,258	0,796	199	194
Kar21	Kar67	D07_8	Kri33B3	-0,013	0,258	0,797	185	190
Kar48	Kar109	D09_3	Kri22C6	0,013	0,257	0,797	199	194
Kar48	Kar76	Jo_7	Kri27A7	0,012	0,245	0,807	212	207
Kar21	Kar76	D09_3	Kri33B3	0,012	0,239	0,811	205	200
Kar49	Kar76	D07_2	Kri39A8	0,012	0,231	0,818	209	204
Kar48	Kar110	D07_8	Kri33B3	0,011	0,220	0,826	177	173
Kar48	Kar76	D07_8	Kri22C6	0,012	0,219	0,826	173	169
Kar49	Kar109	D07_2	Kri33C4	0,010	0,210	0,833	201	197
Kar21	Kar110	Jo_7	Kri27A7	0,011	0,206	0,837	191	187
Kar49	Kar109	D07_8	Kri22C6	0,011	0,206	0,837	182	178
Kar48	Kar67	D09_3	Kri39A8	0,010	0,203	0,839	202	198
Kar49	Kar109	D07_8	Kri33B3	0,010	0,203	0,839	203	199
Kar49	Kar110	D07_2	Kri27A7	0,010	0,197	0,844	201	197
Kar48	Kar76	D09_3	Kri33C4	-0,010	0,196	0,844	202	206
Kar49	Kar67	D07_8	Kri39A8	-0,010	0,194	0,846	199	203
Kar49	Kar110	D09_3	Kri27A7	0,010	0,194	0,846	200	196
Kar49	Kar67	Jo_7	Kri39A8	-0,009	0,188	0,851	226	230
Kar48	Kar76	D07_6	Kri27A7	-0,008	0,160	0,873	184	187
Kar21	Kar67	D07_8	Kri39A8	0,008	0,157	0,875	190	187
Kar21	Kar76	D07_8	Kri33B3	-0,008	0,157	0,875	178	181

Kar48	Kar76	D07_2	Kri27A7	-0,008	0,157	0,875	189	192
Kar49	Kar110	D09_3	Kri33C4	-0,007	0,148	0,882	207	210
Kar21	Kar109	D07_6	Kri27A7	0,008	0,148	0,882	193	190
Kar49	Kar110	D07_2	Kri33C4	-0,007	0,148	0,883	202	205
Kar21	Kar76	D07_8	Kri27A7	-0,006	0,109	0,913	179	181
Kar21	Kar109	D07_2	Kri27A7	-0,005	0,107	0,915	190	192
Kar48	Kar67	D07_2	Kri33C4	0,005	0,105	0,916	191	189
Kar49	Kar110	D07_6	Kri22C6	-0,005	0,105	0,916	184	186
Kar49	Kar110	D07_2	Kri22C6	0,006	0,103	0,918	176	174
Kar49	Kar110	D07_6	Kri27A7	0,005	0,101	0,920	194	192
Kar48	Kar67	D07_2	Kri39A8	-0,005	0,101	0,920	187	189
Kar48	Kar109	D09_3	Kri33C4	0,005	0,100	0,920	199	197
Kar49	Kar67	D09_3	Kri39A8	-0,005	0,096	0,923	202	204
Kar48	Kar76	D07_8	Kri33C4	0,005	0,095	0,925	202	200
Kar21	Kar76	D07_8	Kri22C6	0,003	0,054	0,957	170	169
Kar49	Kar110	D09_3	Kri22C6	0,003	0,053	0,958	178	177
Kar49	Kar109	D07_8	Kri27A7	0,003	0,052	0,958	199	198
Kar48	Kar110	D07_2	Kri27A7	0,003	0,052	0,958	175	174
Kar48	Kar109	D07_2	Kri27A7	-0,003	0,052	0,959	188	189
Kar21	Kar67	Jo_7	Kri33B3	0,003	0,050	0,960	199	198
Kar48	Kar109	D07_6	Kri27A7	0,003	0,050	0,960	195	194
Kar49	Kar110	Jo_7	Kri27A7	-0,002	0,050	0,960	223	224
Kar21	Kar110	D07_2	Kri27A7	-0,003	0,050	0,960	184	185
Kar48	Kar110	Jo_7	Kri33B3	-0,003	0,049	0,961	191	192
Kar48	Kar67	D07_6	Kri33B3	-0,002	0,049	0,961	200	201
Kar49	Kar110	D07_8	Kri33B3	0,003	0,048	0,961	196	195
Kar49	Kar76	D07_6	Kri39A8	0,002	0,047	0,963	205	204
Kar21	Kar67	D07_2	Kri27A7	0,000	0,000	1	189	189
Kar21	Kar110	D09_3	Kri27A7	0,000	0,000	1	183	183
Kar21	Kar67	D09_3	Kri33B3	0,000	0,000	1	193	193
Kar48	Kar109	D09_3	Kri33B3	0,000	0,000	1	207	207
Kar48	Kar110	D09_3	Kri33B3	0,000	0,000	1	188	188
Kar49	Kar67	D09_3	Kri33C4	0,000	0,000	1	202	202
Kar21	Kar67	Jo_7	Kri22C6	0,000	0,000	1	204	204

Таблица П7 d. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Ю. Карелия, таксон B: С. Карелия, таксон C: раса Новосибирск.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Kar48	Kar110	S2	Kri22C6	0,145	2,732	0,006	194	145
Kar48	Kar76	Tel12_1	Kri22C6	0,132	2,639	0,008	219	168
Kar49	Kar109	Tel12_1	Kri22C6	-0,135	2,599	0,009	160	210
Kar21	Kar67	Tel12_1	Kri39A8	0,139	2,554	0,011	209	158
Kar48	Kar67	S2	Kri22C6	0,134	2,459	0,014	211	161
Kar21	Kar110	Tel12_1	Kri22C6	0,138	2,420	0,016	181	137
Kar21	Kar76	Tel12_1	Kri39A8	0,118	2,352	0,019	218	172
Kar21	Kar110	Tel12_1	Kri39A8	0,121	2,292	0,022	204	160
Kar48	Kar67	S3	Kri33C4	0,105	2,139	0,032	221	179
Kar21	Kar76	Tel12_1	Kri22C6	0,108	2,113	0,035	211	170

Kar48	Kar110	S3	Kri22C6	0,113	2,097	0,036	202	161
Kar49	Kar76	Tel12_1	Kri33B3	-0,104	2,073	0,038	186	229
Kar48	Kar110	Tel12_1	Kri22C6	0,109	2,061	0,039	188	151
Kar21	Kar76	S2	Kri39A8	0,106	2,057	0,040	214	173
Kar21	Kar109	S3	Kri33C4	0,097	1,974	0,048	209	172
Kar21	Kar67	Tel12_1	Kri33C4	0,099	1,963	0,050	210	172
Kar48	Kar76	S2	Kri22C6	0,102	1,905	0,057	205	167
Kar48	Kar109	S2	Kri22C6	0,093	1,895	0,058	193	160
Kar49	Kar76	S3	Kri33B3	-0,089	1,872	0,061	189	226
Kar48	Kar67	S2	Kri33C4	0,098	1,849	0,064	218	179
Kar49	Kar67	Tel12_1	Kri33B3	-0,087	1,827	0,068	194	231
Kar21	Kar110	S3	Kri33C4	0,092	1,785	0,074	207	172
Kar49	Kar67	S3	Kri33B3	-0,084	1,774	0,076	180	213
Kar48	Kar67	S2	Kri39A8	0,085	1,729	0,084	216	182
Kar21	Kar109	S2	Kri22C6	0,087	1,711	0,087	199	167
Kar49	Kar110	S2	Kri33B3	-0,081	1,704	0,088	175	206
Kar49	Kar67	S2	Kri22C6	0,084	1,703	0,089	220	186
Kar48	Kar109	S3	Kri33C4	0,084	1,683	0,092	207	175
Kar21	Kar110	S3	Kri39A8	0,086	1,632	0,103	202	170
Kar48	Kar67	Tel12_1	Kri33C4	0,083	1,629	0,103	209	177
Kar21	Kar110	Tel12_1	Kri33C4	0,083	1,610	0,107	202	171
Kar21	Kar67	S3	Kri33C4	0,079	1,573	0,116	211	180
Kar21	Kar67	Tel12_1	Kri27A7	0,077	1,562	0,118	196	168
Kar48	Kar76	S3	Kri22C6	0,077	1,514	0,130	197	169
Kar49	Kar109	Tel12_1	Kri33B3	-0,074	1,491	0,136	188	218
Kar21	Kar67	S2	Kri22C6	0,080	1,472	0,141	196	167
Kar21	Kar67	Tel12_1	Kri22C6	0,080	1,469	0,142	196	167
Kar21	Kar76	Tel12_1	Kri33C4	0,074	1,453	0,146	218	188
Kar21	Kar76	S3	Kri39A8	0,073	1,435	0,151	206	178
Kar48	Kar109	Tel12_1	Kri27A7	-0,072	1,422	0,155	173	200
Kar48	Kar110	S3	Kri33C4	0,072	1,415	0,157	209	181
Kar21	Kar109	S3	Kri33B3	0,077	1,397	0,162	189	162
Kar21	Kar67	S2	Kri33C4	0,075	1,350	0,177	201	173
Kar21	Kar109	S2	Kri33B3	0,067	1,343	0,179	200	175
Kar48	Kar110	Tel12_1	Kri33C4	0,066	1,341	0,180	194	170
Kar48	Kar76	S2	Kri39A8	0,068	1,338	0,181	213	186
Kar48	Kar109	S2	Kri33C4	0,067	1,331	0,183	207	181
Kar21	Kar109	S2	Kri33C4	0,068	1,312	0,190	203	177
Kar21	Kar76	S2	Kri27A7	0,067	1,300	0,194	208	182
Kar49	Kar67	S2	Kri33B3	-0,065	1,297	0,195	188	214
Kar49	Kar76	Tel12_1	Kri33C4	-0,061	1,292	0,196	194	219
Kar48	Kar110	S2	Kri33C4	0,065	1,283	0,200	198	174
Kar48	Kar67	S2	Kri27A7	0,065	1,272	0,203	197	173
Kar48	Kar110	S3	Kri39A8	0,062	1,260	0,208	205	181
Kar49	Kar109	Tel12_1	Kri39A8	-0,061	1,234	0,217	194	219
Kar49	Kar76	S2	Kri33B3	-0,059	1,230	0,219	193	217
Kar48	Kar109	S2	Kri33B3	0,058	1,229	0,219	209	186
Kar21	Kar110	S3	Kri22C6	0,061	1,205	0,228	182	161
Kar21	Kar76	Tel12_1	Kri27A7	0,058	1,202	0,229	209	186
Kar48	Kar76	S2	Kri33C4	0,057	1,193	0,233	215	192
Kar48	Kar76	S3	Kri33B3	-0,056	1,190	0,234	202	226

Kar21	Kar109	Tel12_1	Kri33B3	0,059	1,163	0,245	188	167
Kar48	Kar67	S3	Kri22C6	0,061	1,154	0,248	209	185
Kar48	Kar110	Tel12_1	Kri39A8	0,058	1,143	0,253	201	179
Kar48	Kar109	Tel12_1	Kri39A8	-0,054	1,115	0,265	185	206
Kar21	Kar110	Tel12_1	Kri27A7	0,059	1,106	0,269	189	168
Kar48	Kar67	S3	Kri39A8	0,057	1,095	0,274	203	181
Kar48	Kar67	Tel12_1	Kri22C6	0,057	1,094	0,274	203	181
Kar49	Kar67	S2	Kri27A7	0,054	1,075	0,282	206	185
Kar49	Kar109	S2	Kri22C6	-0,056	1,075	0,282	170	190
Kar49	Kar109	Tel12_1	Kri33C4	-0,054	1,062	0,288	194	216
Kar21	Kar67	S2	Kri27A7	0,057	1,044	0,296	195	174
Kar49	Kar110	S3	Kri39A8	0,052	1,036	0,300	214	193
Kar21	Kar67	S2	Kri39A8	0,053	0,975	0,330	189	170
Kar48	Kar109	S3	Kri27A7	-0,051	0,957	0,338	176	195
Kar21	Kar109	Tel12_1	Kri33C4	0,047	0,941	0,346	199	181
Kar21	Kar67	S3	Kri39A8	0,047	0,916	0,360	190	173
Kar49	Kar110	Tel12_1	Kri27A7	0,044	0,882	0,378	212	194
Kar49	Kar109	S3	Kri33B3	-0,043	0,873	0,383	187	204
Kar21	Kar110	S3	Kri33B3	0,041	0,862	0,389	190	175
Kar49	Kar109	S3	Kri33C4	0,044	0,853	0,394	200	183
Kar49	Kar67	S2	Kri39A8	0,042	0,832	0,406	221	203
Kar49	Kar76	Tel12_1	Kri39A8	-0,037	0,811	0,418	208	224
Kar49	Kar109	Tel12_1	Kri27A7	-0,041	0,798	0,425	188	204
Kar21	Kar67	Tel12_1	Kri33B3	0,042	0,790	0,429	200	184
Kar49	Kar76	Tel12_1	Kri22C6	-0,038	0,787	0,431	176	190
Kar48	Kar76	Tel12_1	Kri39A8	0,040	0,778	0,436	207	191
Kar48	Kar67	Tel12_1	Kri39A8	0,036	0,747	0,455	202	188
Kar21	Kar110	Tel12_1	Kri33B3	0,041	0,742	0,458	176	162
Kar21	Kar76	S3	Kri22C6	0,037	0,741	0,459	198	184
Kar21	Kar76	Tel12_1	Kri33B3	0,038	0,740	0,459	204	189
Kar21	Kar67	S3	Kri33B3	0,038	0,730	0,466	190	176
Kar48	Kar109	S2	Kri27A7	0,037	0,729	0,466	194	180
Kar49	Kar67	S3	Kri33C4	0,037	0,726	0,468	208	193
Kar21	Kar110	S3	Kri27A7	0,036	0,681	0,496	186	173
Kar49	Kar76	Tel12_1	Kri27A7	-0,034	0,670	0,503	199	213
Kar21	Kar110	S2	Kri22C6	0,033	0,637	0,524	171	160
Kar48	Kar67	S3	Kri33B3	0,034	0,628	0,530	185	173
Kar49	Kar67	S3	Kri27A7	0,033	0,622	0,534	202	189
Kar48	Kar76	S2	Kri27A7	0,030	0,615	0,539	203	191
Kar49	Kar76	S2	Kri22C6	-0,034	0,610	0,542	173	185
Kar49	Kar110	S3	Kri27A7	0,033	0,608	0,543	204	191
Kar21	Kar110	S2	Kri33B3	-0,034	0,603	0,547	173	185
Kar48	Kar110	S3	Kri33B3	0,032	0,596	0,551	195	183
Kar49	Kar110	S2	Kri27A7	0,030	0,593	0,553	203	191
Kar48	Kar76	Tel12_1	Kri33C4	0,030	0,588	0,556	204	192
Kar49	Kar109	S3	Kri39A8	0,028	0,583	0,560	217	205
Kar21	Kar76	S2	Kri33C4	0,031	0,583	0,560	199	187
Kar49	Kar76	S3	Kri33C4	-0,030	0,579	0,563	194	206
Kar21	Kar109	S2	Kri39A8	0,028	0,571	0,568	200	189
Kar21	Kar76	S3	Kri33C4	0,029	0,569	0,569	198	187
Kar49	Kar110	S2	Kri39A8	0,028	0,542	0,588	203	192

Kar49	Kar110	S3	Kri33C4	0,027	0,520	0,603	208	197
Kar48	Kar110	S2	Kri39A8	0,026	0,517	0,605	199	189
Kar49	Kar67	Tel12_1	Kri27A7	0,026	0,506	0,613	199	189
Kar49	Kar110	S2	Kri22C6	-0,027	0,495	0,621	182	192
Kar21	Kar109	Tel12_1	Kri22C6	0,026	0,493	0,622	175	166
Kar49	Kar109	S3	Kri22C6	0,024	0,491	0,623	189	180
Kar21	Kar109	Tel12_1	Kri27A7	-0,026	0,490	0,624	171	180
Kar48	Kar67	S2	Kri33B3	0,024	0,469	0,639	193	184
Kar21	Kar67	S2	Kri33B3	0,024	0,465	0,642	194	185
Kar48	Kar76	Tel12_1	Kri33B3	-0,022	0,464	0,642	199	208
Kar49	Kar76	S2	Kri39A8	0,022	0,463	0,644	207	198
Kar48	Kar109	S3	Kri39A8	-0,023	0,440	0,660	189	198
Kar21	Kar109	S3	Kri22C6	0,021	0,422	0,673	191	183
Kar49	Kar67	S2	Kri33C4	0,021	0,399	0,690	198	190
Kar49	Kar110	Tel12_1	Kri33B3	-0,021	0,390	0,696	189	197
Kar21	Kar67	S3	Kri22C6	0,019	0,382	0,703	184	177
Kar49	Kar67	S3	Kri22C6	-0,018	0,373	0,709	191	198
Kar48	Kar109	S2	Kri39A8	0,018	0,362	0,718	200	193
Kar21	Kar67	S3	Kri27A7	0,019	0,354	0,723	190	183
Kar21	Kar109	Tel12_1	Kri39A8	0,018	0,349	0,727	198	191
Kar21	Kar110	S2	Kri27A7	-0,017	0,330	0,741	178	184
Kar48	Kar76	Tel12_1	Kri27A7	-0,015	0,312	0,755	197	203
Kar21	Kar76	S2	Kri22C6	0,016	0,311	0,756	186	180
Kar49	Kar67	Tel12_1	Kri22C6	-0,015	0,309	0,757	193	199
Kar49	Kar109	S2	Kri33B3	-0,016	0,306	0,760	184	190
Kar49	Kar76	S2	Kri27A7	0,015	0,305	0,760	203	197
Kar21	Kar109	S3	Kri39A8	0,016	0,304	0,761	188	182
Kar49	Kar110	Tel12_1	Kri33C4	0,015	0,302	0,763	207	201
Kar48	Kar109	Tel12_1	Kri33C4	0,015	0,297	0,766	200	194
Kar21	Kar76	S3	Kri33B3	-0,015	0,293	0,769	202	208
Kar49	Kar109	S3	Kri27A7	0,015	0,291	0,771	203	197
Kar48	Kar110	S2	Kri27A7	0,014	0,273	0,785	178	173
Kar49	Kar76	S3	Kri22C6	-0,014	0,263	0,792	176	181
Kar48	Kar76	S3	Kri39A8	0,013	0,260	0,795	196	191
Kar49	Kar76	S2	Kri33C4	-0,013	0,250	0,803	194	199
Kar21	Kar110	S2	Kri33C4	0,011	0,210	0,834	181	177
Kar49	Kar109	S2	Kri33C4	-0,011	0,209	0,834	187	191
Kar49	Kar110	S3	Kri33B3	-0,010	0,208	0,836	191	195
Kar48	Kar110	Tel12_1	Kri27A7	0,011	0,202	0,840	176	172
Kar48	Kar76	S2	Kri33B3	0,009	0,195	0,845	214	210
Kar49	Kar67	Tel12_1	Kri33C4	-0,010	0,193	0,847	199	203
Kar48	Kar109	Tel12_1	Kri33B3	-0,010	0,193	0,847	190	194
Kar21	Kar109	S2	Kri27A7	-0,008	0,164	0,870	178	181
Kar48	Kar110	Tel12_1	Kri33B3	0,009	0,157	0,875	175	172
Kar48	Kar76	S3	Kri27A7	-0,008	0,156	0,876	186	189
Kar49	Kar110	S2	Kri33C4	0,007	0,145	0,885	209	206
Kar48	Kar110	S2	Kri33B3	0,006	0,108	0,914	181	179
Kar48	Kar109	S3	Kri22C6	0,005	0,105	0,916	188	186
Kar49	Kar110	S3	Kri22C6	-0,006	0,105	0,917	180	182
Kar21	Kar76	S3	Kri27A7	0,005	0,103	0,918	192	190
Kar48	Kar76	S3	Kri33C4	-0,005	0,099	0,921	200	202

Kar49	Kar109	S2	Kri39A8	-0,005	0,098	0,922	201	203
Kar49	Kar109	S2	Kri27A7	0,005	0,097	0,923	199	197
Kar49	Kar110	Tel12_1	Kri22C6	-0,003	0,054	0,957	179	180
Kar21	Kar110	S2	Kri39A8	0,003	0,053	0,957	182	181
Kar48	Kar110	S3	Kri27A7	0,003	0,052	0,958	178	177
Kar48	Kar67	Tel12_1	Kri27A7	0,003	0,051	0,959	188	187
Kar49	Kar76	S3	Kri39A8	0,002	0,051	0,960	212	211
Kar48	Kar109	Tel12_1	Kri22C6	0,003	0,050	0,960	185	184
Kar21	Kar109	S3	Kri27A7	0,003	0,050	0,960	185	184
Kar49	Kar67	Tel12_1	Kri39A8	-0,002	0,050	0,960	212	213
Kar48	Kar67	S3	Kri27A7	-0,003	0,049	0,961	186	187
Kar49	Kar76	S3	Kri27A7	-0,003	0,049	0,961	192	193
Kar21	Kar76	S2	Kri33B3	0,002	0,048	0,962	204	203
Kar48	Kar67	Tel12_1	Kri33B3	0,003	0,048	0,962	189	188
Kar49	Kar110	Tel12_1	Kri39A8	-0,003	0,048	0,962	194	195
Kar49	Kar67	S3	Kri39A8	-0,002	0,046	0,963	218	219
Kar48	Kar109	S3	Kri33B3	0,000	0,000	Kri27A7	186	186

Таблица П7 е. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Ю. Карелия, таксон B: С. Карелия, таксон C: Сибирские расы.

Состав таксонов				Статистика				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Kar48	Kar110	V13_5	Kri22C6	0,196	3,626	0,000	198	133
Kar21	Kar109	V13_5	Kri33C4	0,171	3,595	0,000	229	162
Kar48	Kar110	Kra460	Kri22C6	0,194	3,559	0,000	191	129
Kar48	Kar67	V13_5	Kri33C4	0,173	3,446	0,001	234	165
Kar48	Kar76	Kra460	Kri22C6	0,168	3,279	0,001	216	154
Kar21	Kar109	V13_5	Kri33B3	0,154	3,143	0,002	213	156
Kar48	Kar109	Kra460	Kri33C4	0,158	3,130	0,002	223	162
Kar48	Kar109	V13_5	Kri33C4	0,157	3,087	0,002	221	161
Kar48	Kar110	Kra460	Kri33C4	0,148	2,963	0,003	217	161
Kar48	Kar110	V13_5	Kri33C4	0,149	2,851	0,004	208	154
Kar48	Kar109	Kra460	Kri22C6	0,137	2,681	0,007	208	158
Kar48	Kar76	V13_5	Kri22C6	0,132	2,660	0,008	197	151
Kar48	Kar109	V13_5	Kri22C6	0,135	2,627	0,009	202	154
Kar49	Kar67	Kra460	Kri33B3	-0,140	2,616	0,009	154	204
Kar21	Kar110	BSH17_53	Kri22C6	0,141	2,575	0,010	186	140
Kar48	Kar109	BSH17_53	Kri27A7	-0,127	2,533	0,011	165	213
Kar21	Kar110	V13_5	Kri33C4	0,125	2,424	0,015	202	157
Kar49	Kar76	BSH17_53	Kri33B3	-0,121	2,397	0,017	189	241
Kar48	Kar109	Kra460	Kri33B3	0,114	2,259	0,024	206	164
Kar48	Kar67	Kra460	Kri33C4	0,120	2,183	0,029	215	169
Kar21	Kar76	V13_5	Kri39A8	0,103	2,124	0,034	220	179
Kar48	Kar110	BSH17_45	Kri33C4	0,115	2,120	0,034	203	161
Kar21	Kar110	BSH17_53	Kri27A7	0,116	2,083	0,037	193	153
Kar21	Kar67	V13_5	Kri33C4	0,107	2,061	0,039	212	171
Kar21	Kar110	V13_5	Kri22C6	0,115	2,037	0,042	179	142
Kar21	Kar67	V13_5	Kri27A7	0,106	1,975	0,048	199	161

Kar49	Kar76	V13_5	Kri33B3	-0,093	1,954	0,051	191	230
Kar48	Kar110	BSH17_45	Kri22C6	0,108	1,945	0,052	185	149
Kar49	Kar109	BSH17_53	Kri22C6	-0,101	1,945	0,052	160	196
Kar48	Kar76	V13_5	Kri39A8	0,098	1,922	0,055	213	175
Kar48	Kar109	V13_5	Kri33B3	0,099	1,908	0,056	199	163
Kar21	Kar109	V13_5	Kri39A8	0,094	1,908	0,056	221	183
Kar49	Kar76	BSH17_53	Kri33C4	-0,093	1,851	0,064	181	218
Kar21	Kar110	BSH17_45	Kri22C6	0,103	1,847	0,065	177	144
Kar48	Kar109	BSH17_45	Kri22C6	0,096	1,844	0,065	194	160
Kar49	Kar67	BSH17_53	Kri33B3	-0,097	1,799	0,072	168	204
Kar48	Kar67	Kra460	Kri39A8	0,088	1,789	0,074	204	171
Kar49	Kar67	BSH17_45	Kri33B3	-0,095	1,784	0,074	177	214
Kar48	Kar110	BSH17_53	Kri22C6	0,095	1,762	0,078	185	153
Kar48	Kar110	Kra460	Kri39A8	0,088	1,752	0,080	198	166
Kar21	Kar76	BSH17_53	Kri39A8	0,093	1,736	0,083	200	166
Kar49	Kar67	V13_5	Kri33B3	-0,090	1,732	0,083	178	213
Kar21	Kar67	BSH17_53	Kri39A8	0,093	1,689	0,091	188	156
Kar48	Kar67	V13_5	Kri39A8	0,086	1,687	0,092	215	181
Kar48	Kar110	V13_5	Kri39A8	0,088	1,644	0,100	203	170
Kar21	Kar110	V13_5	Kri27A7	0,084	1,620	0,105	194	164
Kar48	Kar67	Kra460	Kri22C6	0,084	1,596	0,110	194	164
Kar21	Kar67	V13_5	Kri39A8	0,082	1,583	0,113	198	168
Kar49	Kar76	Kra460	Kri33B3	-0,076	1,560	0,119	183	213
Kar21	Kar109	V13_5	Kri22C6	0,080	1,531	0,126	196	167
Kar48	Kar110	Kra460	Kri33B3	0,081	1,481	0,139	186	158
Kar48	Kar76	Kra460	Kri39A8	0,073	1,476	0,140	207	179
Kar21	Kar67	V13_5	Kri22C6	0,077	1,466	0,143	197	169
Kar49	Kar109	BSH17_53	Kri33B3	-0,072	1,464	0,143	174	201
Kar48	Kar76	BSH17_53	Kri27A7	-0,074	1,454	0,146	181	210
Kar49	Kar76	BSH17_45	Kri33B3	-0,074	1,444	0,149	188	218
Kar21	Kar76	Kra460	Kri39A8	0,070	1,432	0,152	213	185
Kar21	Kar67	Kra460	Kri39A8	0,076	1,426	0,154	198	170
Kar21	Kar109	BSH17_53	Kri33C4	0,075	1,414	0,158	207	178
Kar48	Kar76	BSH17_53	Kri33B3	-0,065	1,371	0,170	193	220
Kar21	Kar110	BSH17_53	Kri33C4	0,070	1,357	0,175	200	174
Kar48	Kar109	BSH17_53	Kri39A8	-0,064	1,339	0,180	189	215
Kar48	Kar109	BSH17_45	Kri33C4	0,066	1,329	0,184	210	184
Kar48	Kar67	V13_5	Kri27A7	0,065	1,323	0,186	212	186
Kar21	Kar67	BSH17_53	Kri33C4	0,070	1,310	0,190	191	166
Kar48	Kar67	V13_5	Kri22C6	0,067	1,306	0,192	200	175
Kar21	Kar76	BSH17_45	Kri39A8	0,065	1,301	0,193	204	179
Kar48	Kar67	BSH17_45	Kri33C4	0,063	1,294	0,196	218	192
Kar49	Kar109	BSH17_53	Kri39A8	-0,062	1,289	0,197	189	214
Kar49	Kar110	BSH17_53	Kri27A7	0,066	1,282	0,200	219	192
Kar21	Kar110	V13_5	Kri39A8	0,068	1,269	0,204	196	171
Kar48	Kar109	V13_5	Kri39A8	0,064	1,265	0,206	209	184
Kar21	Kar67	V13_5	Kri33B3	0,063	1,255	0,209	193	170
Kar21	Kar76	BSH17_53	Kri22C6	0,061	1,240	0,215	190	168
Kar48	Kar67	BSH17_45	Kri33B3	-0,063	1,240	0,215	180	204
Kar48	Kar76	Kra460	Kri33C4	0,065	1,238	0,216	214	188
Kar21	Kar110	BSH17_53	Kri39A8	0,067	1,230	0,219	182	159

Kar48	Kar67	V13_5	Kri33B3	0,062	1,224	0,221	196	173
Kar49	Kar109	BSH17_45	Kri33B3	-0,065	1,220	0,223	181	206
Kar48	Kar67	BSH17_53	Kri33C4	0,060	1,201	0,230	204	181
Kar21	Kar67	Kra460	Kri33C4	0,058	1,197	0,231	202	180
Kar21	Kar76	V13_5	Kri22C6	0,065	1,170	0,242	188	165
Kar21	Kar109	BSH17_53	Kri33B3	0,063	1,166	0,244	186	164
Kar48	Kar67	BSH17_53	Kri33B3	-0,060	1,164	0,244	171	193
Kar49	Kar110	V13_5	Kri33B3	-0,056	1,152	0,249	186	208
Kar49	Kar110	BSH17_53	Kri33C4	-0,058	1,151	0,250	196	220
Kar49	Kar76	V13_5	Kri33C4	-0,056	1,141	0,254	187	209
Kar21	Kar67	BSH17_53	Kri22C6	0,063	1,137	0,255	178	157
Kar48	Kar110	V13_5	Kri33B3	0,061	1,128	0,259	184	163
Kar48	Kar110	V13_5	Kri27A7	0,059	1,116	0,265	189	168
Kar49	Kar76	Kra460	Kri33C4	-0,055	1,094	0,274	190	212
Kar49	Kar110	BSH17_45	Kri33B3	-0,056	1,084	0,278	185	207
Kar48	Kar76	BSH17_45	Kri27A7	-0,055	1,075	0,282	182	203
Kar48	Kar76	BSH17_45	Kri33C4	0,049	1,061	0,289	224	203
Kar48	Kar109	Kra460	Kri39A8	0,054	1,061	0,289	206	185
Kar48	Kar110	Kra460	Kri27A7	0,056	1,048	0,295	188	168
Kar48	Kar110	BSH17_53	Kri39A8	0,051	1,038	0,299	194	175
Kar49	Kar76	V13_5	Kri22C6	-0,057	1,037	0,300	166	186
Kar21	Kar109	Kra460	Kri33C4	0,056	1,036	0,300	209	187
Kar21	Kar110	Kra460	Kri33C4	0,052	1,025	0,305	192	173
Kar21	Kar109	BSH17_53	Kri22C6	0,053	0,989	0,323	179	161
Kar21	Kar76	V13_5	Kri27A7	0,047	0,981	0,327	211	192
Kar21	Kar76	V13_5	Kri33B3	0,045	0,947	0,343	209	191
Kar48	Kar109	V13_5	Kri27A7	0,051	0,939	0,348	186	168
Kar49	Kar76	BSH17_53	Kri27A7	-0,047	0,927	0,354	192	211
Kar21	Kar110	BSH17_45	Kri33C4	0,048	0,927	0,354	187	170
Kar21	Kar76	V13_5	Kri33C4	0,045	0,926	0,355	209	191
Kar48	Kar76	Kra460	Kri33B3	0,046	0,905	0,365	203	185
Kar48	Kar76	V13_5	Kri27A7	0,044	0,904	0,366	203	186
Kar21	Kar109	Kra460	Kri33B3	0,049	0,903	0,367	192	174
Kar48	Kar109	BSH17_45	Kri27A7	-0,043	0,897	0,370	189	206
Kar48	Kar76	BSH17_45	Kri22C6	0,048	0,894	0,371	196	178
Kar21	Kar110	V13_5	Kri33B3	0,048	0,892	0,372	187	170
Kar49	Kar67	BSH17_53	Kri27A7	0,042	0,853	0,394	199	183
Kar48	Kar76	V13_5	Kri33C4	0,041	0,832	0,405	205	189
Kar48	Kar110	BSH17_53	Kri33C4	0,044	0,809	0,418	191	175
Kar21	Kar109	BSH17_45	Kri33C4	0,043	0,802	0,422	204	187
Kar48	Kar67	BSH17_45	Kri22C6	0,043	0,791	0,429	195	179
Kar49	Kar76	BSH17_45	Kri33C4	-0,041	0,785	0,432	188	204
Kar48	Kar109	BSH17_53	Kri33B3	-0,038	0,777	0,437	188	203
Kar21	Kar109	BSH17_45	Kri22C6	0,043	0,770	0,441	181	166
Kar48	Kar67	BSH17_53	Kri27A7	-0,042	0,769	0,442	171	186
Kar49	Kar109	BSH17_53	Kri33C4	-0,037	0,742	0,458	180	194
Kar48	Kar67	BSH17_53	Kri39A8	0,039	0,739	0,460	199	184
Kar21	Kar76	BSH17_53	Kri33C4	0,036	0,738	0,460	202	188
Kar48	Kar76	Kra460	Kri27A7	0,036	0,731	0,465	215	200
Kar21	Kar76	BSH17_45	Kri22C6	0,038	0,730	0,465	192	178
Kar48	Kar110	BSH17_53	Kri33B3	-0,037	0,723	0,470	167	180

Kar49	Kar76	Kra460	Kri27A7	-0,034	0,715	0,474	200	214
Kar48	Kar76	BSH17_53	Kri22C6	0,036	0,698	0,485	187	174
Kar21	Kar109	V13_5	Kri27A7	0,036	0,691	0,490	189	176
Kar49	Kar110	Kra460	Kri33B3	-0,035	0,671	0,502	180	193
Kar49	Kar76	BSH17_53	Kri22C6	-0,036	0,639	0,523	175	188
Kar49	Kar109	BSH17_45	Kri22C6	-0,033	0,636	0,525	174	186
Kar21	Kar76	BSH17_45	Kri33C4	0,032	0,631	0,528	208	195
Kar49	Kar109	Kra460	Kri22C6	-0,032	0,630	0,529	195	208
Kar49	Kar110	BSH17_53	Kri33B3	-0,032	0,617	0,537	179	191
Kar21	Kar76	Kra460	Kri27A7	-0,029	0,585	0,559	202	214
Kar49	Kar110	Kra460	Kri27A7	0,027	0,581	0,561	213	202
Kar49	Kar110	V13_5	Kri27A7	0,030	0,575	0,566	205	193
Kar49	Kar76	V13_5	Kri27A7	-0,028	0,562	0,574	207	219
Kar21	Kar109	BSH17_53	Kri27A7	-0,029	0,562	0,574	184	195
Kar49	Kar67	Kra460	Kri39A8	-0,027	0,561	0,575	196	207
Kar49	Kar109	Kra460	Kri33C4	0,026	0,558	0,577	216	205
Kar21	Kar109	Kra460	Kri27A7	-0,028	0,555	0,579	194	205
Kar21	Kar67	BSH17_45	Kri22C6	0,032	0,552	0,581	178	167
Kar49	Kar109	BSH17_45	Kri33C4	-0,026	0,547	0,584	188	198
Kar49	Kar109	Kra460	Kri33B3	-0,027	0,544	0,587	196	207
Kar21	Kar110	Kra460	Kri22C6	0,031	0,539	0,590	168	158
Kar21	Kar110	BSH17_53	Kri33B3	0,028	0,529	0,597	182	172
Kar49	Kar76	V13_5	Kri39A8	-0,027	0,524	0,600	201	212
Kar49	Kar67	Kra460	Kri33C4	-0,026	0,516	0,606	188	198
Kar21	Kar67	BSH17_45	Kri33B3	-0,027	0,509	0,611	180	190
Kar21	Kar110	BSH17_45	Kri39A8	0,028	0,505	0,614	186	176
Kar49	Kar76	BSH17_45	Kri39A8	0,025	0,497	0,619	207	197
Kar48	Kar67	BSH17_53	Kri22C6	0,026	0,489	0,625	179	170
Kar49	Kar109	V13_5	Kri33C4	0,024	0,485	0,627	191	182
Kar49	Kar109	V13_5	Kri22C6	-0,026	0,485	0,628	171	180
Kar49	Kar67	Kra460	Kri22C6	-0,024	0,484	0,628	182	191
Kar21	Kar110	BSH17_45	Kri27A7	0,025	0,477	0,633	183	174
Kar48	Kar67	BSH17_45	Kri27A7	-0,025	0,470	0,638	178	187
Kar48	Kar109	BSH17_53	Kri33C4	0,023	0,470	0,638	198	189
Kar49	Kar76	BSH17_53	Kri39A8	-0,021	0,460	0,646	206	215
Kar21	Kar67	BSH17_45	Kri39A8	0,025	0,449	0,653	182	173
Kar49	Kar110	V13_5	Kri39A8	0,021	0,444	0,657	214	205
Kar49	Kar67	BSH17_45	Kri22C6	-0,022	0,427	0,670	176	184
Kar48	Kar110	BSH17_45	Kri39A8	0,022	0,421	0,673	188	180
Kar21	Kar109	BSH17_45	Kri27A7	-0,020	0,407	0,684	195	203
Kar49	Kar109	V13_5	Kri33B3	-0,021	0,406	0,685	189	197
Kar49	Kar109	V13_5	Kri27A7	-0,021	0,401	0,688	187	195
Kar21	Kar76	Kra460	Kri33C4	0,020	0,401	0,688	207	199
Kar49	Kar109	Kra460	Kri27A7	0,019	0,383	0,702	220	212
Kar49	Kar67	V13_5	Kri33C4	-0,019	0,372	0,710	185	192
Kar49	Kar109	BSH17_45	Kri39A8	0,017	0,365	0,715	205	198
Kar48	Kar109	BSH17_53	Kri22C6	0,019	0,363	0,717	184	177
Kar49	Kar76	Kra460	Kri22C6	-0,019	0,358	0,720	182	189
Kar48	Kar109	BSH17_45	Kri33B3	0,019	0,353	0,724	188	181
Kar49	Kar76	BSH17_45	Kri27A7	-0,017	0,352	0,725	198	205
Kar21	Kar67	BSH17_45	Kri33C4	0,018	0,352	0,725	196	189

Kar48	Kar109	BSH17_45	Kri39A8	0,018	0,351	0,726	199	192
Kar21	Kar76	BSH17_45	Kri33B3	-0,018	0,350	0,727	196	203
Kar49	Kar110	Kra460	Kri39A8	0,017	0,350	0,727	205	198
Kar49	Kar109	Kra460	Kri39A8	0,017	0,347	0,728	212	205
Kar49	Kar67	BSH17_53	Kri22C6	-0,019	0,346	0,729	185	192
Kar48	Kar76	BSH17_45	Kri33B3	-0,017	0,336	0,737	208	215
Kar48	Kar110	BSH17_45	Kri27A7	0,018	0,331	0,741	168	162
Kar48	Kar110	BSH17_45	Kri33B3	-0,018	0,328	0,743	162	168
Kar49	Kar110	BSH17_45	Kri27A7	0,015	0,310	0,757	209	203
Kar49	Kar109	V13_5	Kri39A8	0,014	0,308	0,758	211	205
Kar49	Kar109	BSH17_53	Kri27A7	-0,015	0,308	0,758	196	202
Kar48	Kar76	BSH17_53	Kri33C4	0,015	0,290	0,772	201	195
Kar21	Kar110	Kra460	Kri39A8	0,014	0,268	0,788	182	177
Kar21	Kar109	BSH17_45	Kri33B3	0,014	0,266	0,790	183	178
Kar21	Kar110	Kra460	Kri33B3	-0,014	0,264	0,792	176	181
Kar49	Kar67	BSH17_53	Kri33C4	-0,013	0,262	0,793	189	194
Kar21	Kar110	Kra460	Kri27A7	0,013	0,261	0,794	190	185
Kar21	Kar110	BSH17_45	Kri33B3	0,014	0,259	0,796	178	173
Kar49	Kar67	Kra460	Kri27A7	0,012	0,258	0,796	208	203
Kar48	Kar67	BSH17_45	Kri39A8	0,014	0,251	0,802	185	180
Kar49	Kar67	BSH17_53	Kri39A8	-0,012	0,244	0,808	203	208
Kar21	Kar67	BSH17_53	Kri27A7	0,012	0,220	0,826	169	165
Kar21	Kar67	BSH17_45	Kri27A7	0,011	0,210	0,834	186	182
Kar49	Kar110	BSH17_45	Kri22C6	-0,011	0,204	0,838	175	179
Kar49	Kar110	BSH17_45	Kri39A8	-0,010	0,202	0,840	194	198
Kar48	Kar76	BSH17_45	Kri39A8	0,010	0,200	0,841	199	195
Kar21	Kar76	Kra460	Kri33B3	-0,010	0,200	0,842	194	198
Kar49	Kar110	BSH17_45	Kri33C4	0,010	0,199	0,842	200	196
Kar49	Kar110	V13_5	Kri22C6	0,008	0,159	0,873	182	179
Kar48	Kar76	V13_5	Kri33B3	-0,008	0,159	0,873	195	198
Kar49	Kar67	V13_5	Kri22C6	-0,008	0,154	0,877	190	193
Kar49	Kar110	BSH17_53	Kri39A8	0,007	0,151	0,880	210	207
Kar49	Kar109	BSH17_45	Kri27A7	-0,007	0,150	0,881	216	219
Kar49	Kar110	Kra460	Kri22C6	-0,008	0,150	0,881	191	194
Kar48	Kar67	Kra460	Kri33B3	0,008	0,148	0,883	182	179
Kar21	Kar109	Kra460	Kri39A8	0,007	0,147	0,883	210	207
Kar49	Kar67	V13_5	Kri39A8	-0,007	0,144	0,886	207	210
Kar21	Kar67	Kra460	Kri27A7	0,008	0,142	0,887	198	195
Kar49	Kar67	V13_5	Kri27A7	0,007	0,139	0,889	212	209
Kar49	Kar110	V13_5	Kri33C4	0,007	0,137	0,891	215	212
Kar21	Kar67	BSH17_53	Kri33B3	-0,006	0,109	0,913	169	171
Kar49	Kar76	BSH17_45	Kri22C6	-0,006	0,108	0,914	162	164
Kar21	Kar109	BSH17_45	Kri39A8	-0,005	0,107	0,915	196	198
Kar48	Kar76	BSH17_53	Kri39A8	-0,005	0,105	0,917	194	196
Kar21	Kar76	BSH17_53	Kri33B3	-0,005	0,100	0,920	189	191
Kar21	Kar67	Kra460	Kri33B3	0,006	0,099	0,921	178	176
Kar49	Kar67	BSH17_45	Kri39A8	-0,005	0,099	0,921	202	204
Kar21	Kar76	BSH17_45	Kri27A7	-0,005	0,098	0,922	201	203
Kar49	Kar67	BSH17_45	Kri27A7	0,005	0,098	0,922	196	194
Kar21	Kar76	Kra460	Kri22C6	0,005	0,096	0,924	203	201
Kar49	Kar110	Kra460	Kri33C4	0,005	0,096	0,924	209	207

Kar21	Kar109	BSH17_53	Kri39A8	0,005	0,095	0,924	190	188
Kar21	Kar109	Kra460	Kri22C6	0,003	0,052	0,958	191	190
Kar48	Kar110	BSH17_53	Kri27A7	-0,003	0,052	0,958	177	178
Kar48	Kar67	Kra460	Kri27A7	0,003	0,052	0,959	190	189
Kar21	Kar76	BSH17_53	Kri27A7	0,003	0,051	0,959	193	192
Kar21	Kar67	Kra460	Kri22C6	0,003	0,051	0,960	188	187
Kar48	Kar109	Kra460	Kri27A7	0,000	0,000	1	183	183
Kar49	Kar76	Kra460	Kri39A8	0,000	0,000	1	206	206
Kar49	Kar67	BSH17_45	Kri33C4	0,000	0,000	1	193	193
Kar49	Kar110	BSH17_53	Kri22C6	0,022	0,421	0.6734032	182	174

Таблица П7 f. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Сибирские расы, таксон B: раса Новосибирск, таксон C: раса Серов.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
BSH17_45	Tel12_1	Jan14	Kri22C6	0,176	3,302	0,001	190	133
BSH17_45	Tel12_1	Ur17_9	Kri22C6	0,174	3,244	0,001	189	133
V13_5	Tel12_1	Jan14	Kri22C6	0,162	2,994	0,003	204	147
V13_5	S3	Jan11	Kri27A7	0,156	2,889	0,004	204	149
BSH17_53	Tel12_1	Sk22_09	Kri22C6	0,148	2,706	0,007	190	141
Kra460	S3	NAO2	Kri33B3	0,124	2,704	0,007	217	169
V13_5	S3	Jan11	Kri33B3	0,138	2,628	0,009	198	150
BSH17_45	Tel12_1	Jan14	Kri39A8	0,131	2,588	0,010	203	156
Kra460	S3	Jan11	Kri33B3	0,129	2,541	0,011	223	172
Kra460	S3	Ur17_9	Kri33B3	0,131	2,529	0,011	211	162
BSH17_53	Tel12_1	Jan11	Kri22C6	0,133	2,466	0,014	192	147
V13_5	Tel12_1	Ur17_9	Kri22C6	0,125	2,403	0,016	184	143
Kra460	S3	Ur17_9	Kri39A8	0,129	2,396	0,017	201	155
BSH17_45	S2	Jan14	Kri39A8	0,113	2,320	0,020	211	168
V13_5	Tel12_1	Jan11	Kri22C6	0,126	2,241	0,025	183	142
BSH17_45	S3	Ur17_9	Kri39A8	0,109	2,233	0,026	228	183
Kra460	S3	Jan14	Kri22C6	-0,120	2,226	0,026	157	200
BSH17_45	S2	Sk22_09	Kri39A8	0,109	2,203	0,028	223	179
Kra460	S2	Jan14	Kri22C6	-0,109	2,157	0,031	160	199
BSH17_53	Tel12_1	Jan14	Kri22C6	0,114	2,118	0,034	201	160
BSH17_53	S3	NAO2	Kri33B3	0,105	2,061	0,039	200	162
BSH17_53	S3	Sk22_09	Kri22C6	0,111	2,039	0,041	190	152
BSH17_45	Tel12_1	Jan11	Kri39A8	0,097	2,033	0,042	203	167
V13_5	S3	Jan11	Kri22C6	0,110	2,021	0,043	182	146
V13_5	Tel12_1	Jan14	Kri27A7	0,099	1,964	0,050	211	173
V13_5	Tel12_1	Jan11	Kri27A7	0,098	1,919	0,055	212	174
BSH17_53	Tel12_1	Ur17_9	Kri22C6	0,097	1,887	0,059	176	145
Kra460	S2	Jan11	Kri39A8	0,088	1,862	0,063	204	171
BSH17_53	Tel12_1	Jan14	Kri39A8	0,091	1,829	0,067	209	174
Kra460	S2	Jan14	Kri27A7	-0,089	1,745	0,081	174	208
BSH17_53	S2	NAO2	Kri33B3	-0,087	1,737	0,082	158	188
BSH17_53	S3	NAO2	Kri27A7	0,092	1,714	0,087	196	163

BSH17_53	S3	Jan11	Kri33B3	0,088	1,713	0,087	205	172
BSH17_45	S3	Jan11	Kri33B3	0,088	1,708	0,088	205	172
Kra460	S2	Sk22_09	Kri33C4	0,093	1,690	0,091	182	151
BSH17_45	Tel12_1	NAO2	Kri22C6	0,087	1,661	0,097	193	162
BSH17_45	S3	NAO2	Kri33B3	0,082	1,644	0,100	204	173
BSH17_45	S3	Jan11	Kri39A8	0,081	1,640	0,101	219	186
BSH17_45	S3	Ur17_9	Kri22C6	0,085	1,635	0,102	197	166
BSH17_45	S2	Jan11	Kri39A8	0,084	1,634	0,102	206	174
BSH17_53	S2	Sk22_09	Kri39A8	0,084	1,633	0,103	214	181
BSH17_45	S3	NAO2	Kri22C6	0,082	1,603	0,109	199	169
V13_5	Tel12_1	Ur17_9	Kri27A7	0,085	1,599	0,110	211	178
V13_5	S3	Jan11	Kri39A8	0,089	1,599	0,110	196	164
BSH17_45	S2	Jan14	Kri22C6	0,085	1,597	0,110	192	162
V13_5	S3	Sk22_09	Kri33C4	-0,083	1,595	0,111	154	182
BSH17_45	Tel12_1	Jan11	Kri22C6	0,088	1,590	0,112	185	155
V13_5	Tel12_1	NAO2	Kri33C4	-0,081	1,585	0,113	176	207
BSH17_45	S3	Jan14	Kri39A8	0,085	1,584	0,113	205	173
Kra460	Tel12_1	Ur17_9	Kri33B3	0,076	1,548	0,122	212	182
V13_5	S2	Jan14	Kri33B3	-0,079	1,547	0,122	175	205
BSH17_53	Tel12_1	Sk22_09	Kri39A8	0,080	1,535	0,125	202	172
BSH17_53	S3	Sk22_09	Kri39A8	0,082	1,532	0,125	198	168
BSH17_45	S2	Sk22_09	Kri22C6	0,086	1,527	0,127	183	154
BSH17_53	S3	Jan11	Kri22C6	0,086	1,519	0,129	170	143
BSH17_45	S3	Jan14	Kri33B3	0,073	1,501	0,133	207	179
Kra460	Tel12_1	Ur17_9	Kri39A8	0,072	1,490	0,136	200	173
BSH17_53	Tel12_1	Jan11	Kri39A8	0,074	1,486	0,137	195	168
V13_5	Tel12_1	Sk22_09	Kri33C4	-0,078	1,480	0,139	160	187
BSH17_53	S3	Sk22_09	Kri27A7	0,078	1,478	0,139	186	159
BSH17_45	S3	Sk22_09	Kri22C6	0,078	1,472	0,141	194	166
BSH17_45	Tel12_1	Jan14	Kri33B3	0,069	1,460	0,144	216	188
Kra460	S3	Ur17_9	Kri27A7	0,075	1,448	0,148	193	166
Kra460	Tel12_1	NAO2	Kri33B3	0,073	1,445	0,149	205	177
BSH17_53	S3	Ur17_9	Kri22C6	0,077	1,412	0,158	174	149
V13_5	S2	Ur17_9	Kri33B3	-0,071	1,408	0,159	170	196
BSH17_53	S3	Ur17_9	Kri33B3	0,076	1,385	0,166	190	163
V13_5	S3	Ur17_9	Kri22C6	0,074	1,367	0,172	182	157
BSH17_53	S3	Jan11	Kri27A7	0,068	1,313	0,189	180	157
Kra460	S3	NAO2	Kri39A8	0,065	1,303	0,193	196	172
BSH17_45	S3	Ur17_9	Kri33B3	0,065	1,300	0,194	198	174
V13_5	S3	Ur17_9	Kri27A7	0,068	1,290	0,197	195	170
V13_5	S3	Ur17_9	Kri33B3	0,067	1,290	0,197	190	166
Kra460	S3	Jan11	Kri39A8	0,065	1,285	0,199	204	179
V13_5	S3	NAO2	Kri27A7	0,064	1,285	0,199	199	175
BSH17_45	S2	NAO2	Kri22C6	0,069	1,283	0,199	194	169
Kra460	S2	NAO2	Kri33C4	0,065	1,281	0,200	204	179
BSH17_45	S2	Sk22_09	Kri27A7	0,069	1,273	0,203	186	162
BSH17_53	Tel12_1	Jan14	Kri33B3	0,063	1,272	0,203	195	172
V13_5	S2	NAO2	Kri33B3	-0,070	1,270	0,204	160	184
Kra460	S3	Jan11	Kri33C4	0,061	1,266	0,206	199	176
BSH17_45	S3	Jan11	Kri22C6	0,062	1,264	0,206	197	174
V13_5	S3	NAO2	Kri33B3	0,067	1,253	0,210	182	159

BSH17_53	Tel12_1	NAO2	Kri33C4	-0,065	1,240	0,215	180	205
Kra460	S2	NAO2	Kri27A7	-0,060	1,232	0,218	189	213
BSH17_53	S2	Jan11	Kri39A8	0,068	1,230	0,219	189	165
BSH17_45	S3	Jan14	Kri22C6	0,066	1,230	0,219	185	162
BSH17_45	S3	Ur17_9	Kri27A7	0,067	1,228	0,219	182	159
V13_5	Tel12_1	Jan11	Kri33B3	0,062	1,220	0,222	196	173
V13_5	Tel12_1	Jan14	Kri39A8	0,062	1,217	0,224	205	181
Kra460	S3	Jan14	Kri27A7	-0,064	1,211	0,226	169	192
BSH17_45	S3	Sk22_09	Kri39A8	0,062	1,209	0,227	205	181
V13_5	S2	Jan14	Kri22C6	0,066	1,196	0,232	177	155
BSH17_45	S2	Ur17_9	Kri39A8	0,054	1,144	0,252	214	192
BSH17_45	S3	Jan11	Kri33C4	0,060	1,141	0,254	195	173
V13_5	S3	Sk22_09	Kri39A8	-0,057	1,113	0,266	164	184
BSH17_53	S3	Jan11	Kri39A8	0,057	1,107	0,268	194	173
BSH17_53	S3	Ur17_9	Kri39A8	0,059	1,101	0,271	188	167
Kra460	S3	Jan11	Kri22C6	0,060	1,099	0,272	177	157
BSH17_45	Tel12_1	Sk22_09	Kri33C4	-0,060	1,093	0,275	165	186
BSH17_53	S2	Sk22_09	Kri33C4	0,060	1,079	0,281	185	164
V13_5	Tel12_1	Jan11	Kri39A8	0,056	1,069	0,285	197	176
V13_5	Tel12_1	Sk22_09	Kri33B3	-0,053	1,062	0,288	169	188
V13_5	S3	Jan14	Kri27A7	0,054	1,048	0,295	185	166
BSH17_45	Tel12_1	Jan11	Kri33C4	-0,053	1,047	0,295	179	199
Kra460	S3	Sk22_09	Kri39A8	0,057	1,044	0,296	186	166
BSH17_45	S2	Ur17_9	Kri22C6	0,055	1,044	0,296	192	172
Kra460	Tel12_1	NAO2	Kri27A7	-0,053	1,042	0,297	188	209
BSH17_53	Tel12_1	Jan14	Kri27A7	0,053	1,032	0,302	198	178
BSH17_45	Tel12_1	Ur17_9	Kri39A8	0,053	1,019	0,308	197	177
Kra460	S2	Ur17_9	Kri39A8	0,051	0,998	0,318	205	185
V13_5	S2	Jan14	Kri39A8	0,048	0,995	0,320	195	177
BSH17_53	S2	Jan11	Kri33C4	0,052	0,986	0,324	181	163
Kra460	Tel12_1	Sk22_09	Kri39A8	0,048	0,974	0,330	196	178
Kra460	S3	Sk22_09	Kri33B3	0,050	0,974	0,330	199	180
Kra460	S2	Ur17_9	Kri22C6	-0,054	0,972	0,331	150	167
Kra460	Tel12_1	Jan11	Kri33B3	-0,049	0,972	0,331	194	214
V13_5	S2	NAO2	Kri33C4	-0,051	0,967	0,333	166	184
Kra460	S2	Ur17_9	Kri33C4	0,052	0,967	0,334	181	163
BSH17_45	S3	NAO2	Kri39A8	0,051	0,967	0,334	197	178
BSH17_45	Tel12_1	Sk22_09	Kri22C6	0,056	0,964	0,335	169	151
BSH17_53	S3	Jan14	Kri33C4	-0,045	0,963	0,335	192	210
V13_5	S2	Jan14	Kri27A7	0,050	0,958	0,338	189	171
V13_5	S2	NAO2	Kri27A7	-0,051	0,947	0,344	168	186
Kra460	S2	Jan11	Kri33C4	0,047	0,920	0,357	189	172
BSH17_45	Tel12_1	NAO2	Kri27A7	-0,045	0,913	0,361	180	197
BSH17_53	S2	Sk22_09	Kri27A7	0,047	0,908	0,364	190	173
V13_5	S2	Jan11	Kri39A8	0,051	0,899	0,369	185	167
Kra460	Tel12_1	Ur17_9	Kri22C6	0,049	0,886	0,376	161	146
Kra460	Tel12_1	Jan14	Kri39A8	0,046	0,881	0,378	206	188
BSH17_53	S3	NAO2	Kri39A8	0,043	0,865	0,387	192	176
BSH17_45	Tel12_1	NAO2	Kri33C4	-0,044	0,855	0,392	184	201
BSH17_53	Tel12_1	Ur17_9	Kri39A8	0,044	0,846	0,397	190	174
BSH17_53	S3	Ur17_9	Kri27A7	0,045	0,844	0,398	184	168

V13_5	S3	Jan14	Kri22C6	0,046	0,843	0,399	169	154
V13_5	Tel12_1	NAO2	Kri33B3	-0,045	0,832	0,405	182	199
BSH17_53	Tel12_1	NAO2	Kri22C6	0,047	0,829	0,407	180	164
BSH17_53	Tel12_1	Jan11	Kri27A7	0,043	0,828	0,408	192	176
V13_5	Tel12_1	Sk22_09	Kri39A8	-0,043	0,822	0,411	176	192
V13_5	Tel12_1	Ur17_9	Kri33C4	0,043	0,820	0,412	192	176
V13_5	S2	Jan11	Kri27A7	0,044	0,817	0,414	178	163
BSH17_53	Tel12_1	Ur17_9	Kri33B3	0,043	0,815	0,415	194	178
Kra460	Tel12_1	Jan11	Kri39A8	0,040	0,813	0,416	209	193
V13_5	Tel12_1	Ur17_9	Kri39A8	0,041	0,810	0,418	204	188
BSH17_45	Tel12_1	NAO2	Kri39A8	0,041	0,807	0,420	191	176
BSH17_53	S3	Jan11	Kri33C4	0,041	0,797	0,425	203	187
BSH17_53	S2	Jan14	Kri27A7	-0,041	0,791	0,429	177	192
V13_5	S2	Sk22_09	Kri22C6	-0,044	0,782	0,434	153	167
BSH17_45	S2	Jan11	Kri27A7	-0,042	0,777	0,437	169	184
Kra460	S2	Jan14	Kri33B3	-0,037	0,765	0,444	193	208
V13_5	Tel12_1	Jan14	Kri33B3	0,037	0,764	0,445	208	193
V13_5	S3	Jan11	Kri33C4	0,040	0,760	0,447	180	166
Kra460	Tel12_1	Sk22_09	Kri33B3	0,040	0,758	0,448	196	181
Kra460	S2	Sk22_09	Kri33B3	0,041	0,757	0,449	192	177
Kra460	S3	Sk22_09	Kri22C6	0,041	0,745	0,457	166	153
BSH17_45	Tel12_1	Sk22_09	Kri27A7	-0,042	0,736	0,462	158	172
V13_5	Tel12_1	NAO2	Kri27A7	-0,038	0,735	0,463	189	204
Kra460	S3	Sk22_09	Kri27A7	0,040	0,734	0,463	182	168
BSH17_53	S2	Ur17_9	Kri39A8	0,039	0,728	0,466	201	186
BSH17_45	Tel12_1	Jan14	Kri27A7	0,037	0,728	0,467	196	182
BSH17_53	S2	Sk22_09	Kri22C6	0,038	0,726	0,468	179	166
BSH17_53	S3	NAO2	Kri22C6	0,039	0,720	0,472	186	172
V13_5	S3	NAO2	Kri22C6	0,040	0,716	0,474	171	158
BSH17_45	S3	Sk22_09	Kri33B3	0,036	0,711	0,477	200	186
V13_5	S3	Jan14	Kri33B3	0,037	0,706	0,480	181	168
V13_5	S3	Ur17_9	Kri39A8	0,034	0,700	0,484	196	183
BSH17_45	Tel12_1	Jan11	Kri27A7	-0,037	0,693	0,488	167	180
Kra460	S2	NAO2	Kri22C6	-0,036	0,689	0,491	174	187
V13_5	Tel12_1	Ur17_9	Kri33B3	0,035	0,686	0,493	193	180
BSH17_53	Tel12_1	Ur17_9	Kri33C4	0,036	0,682	0,495	188	175
BSH17_45	S3	Sk22_09	Kri33C4	-0,034	0,671	0,502	169	181
Kra460	Tel12_1	Sk22_09	Kri27A7	-0,036	0,664	0,507	175	188
Kra460	S2	Jan11	Kri33B3	0,035	0,662	0,508	209	195
Kra460	Tel12_1	Ur17_9	Kri33C4	0,034	0,639	0,523	185	173
V13_5	S2	Sk22_09	Kri33B3	-0,034	0,617	0,537	170	182
BSH17_45	Tel12_1	NAO2	Kri33B3	0,032	0,615	0,538	191	179
BSH17_53	S2	NAO2	Kri33C4	-0,035	0,612	0,541	167	179
BSH17_45	S2	NAO2	Kri39A8	0,032	0,611	0,541	193	181
Kra460	S3	Jan14	Kri39A8	-0,030	0,589	0,556	176	187
BSH17_45	S3	Jan14	Kri27A7	0,031	0,587	0,558	181	170
BSH17_53	S2	NAO2	Kri27A7	-0,030	0,582	0,560	176	187
Kra460	S3	Ur17_9	Kri33C4	0,031	0,576	0,565	184	173
BSH17_53	S2	Jan11	Kri27A7	-0,031	0,573	0,567	173	184
BSH17_45	S2	Jan14	Kri33B3	0,028	0,572	0,568	217	205
Kra460	S2	Sk22_09	Kri39A8	0,029	0,563	0,573	193	182

Kra460	S2	Jan11	Kri22C6	0,030	0,560	0,575	172	162
BSH17_45	S3	NAO2	Kri27A7	0,028	0,559	0,576	185	175
Kra460	S3	Ur17_9	Kri22C6	0,030	0,550	0,582	170	160
BSH17_45	Tel12_1	Sk22_09	Kri39A8	0,029	0,548	0,584	178	168
BSH17_45	S2	NAO2	Kri33B3	-0,028	0,538	0,591	188	199
V13_5	Tel12_1	Sk22_09	Kri27A7	-0,028	0,534	0,593	189	200
V13_5	S2	Jan11	Kri33C4	0,030	0,533	0,594	173	163
Kra460	Tel12_1	NAO2	Kri39A8	0,028	0,532	0,595	185	175
BSH17_45	Tel12_1	Ur17_9	Kri33B3	0,027	0,522	0,601	193	183
V13_5	S3	Sk22_09	Kri33B3	-0,030	0,521	0,602	163	173
Kra460	S2	Ur17_9	Kri33B3	0,025	0,519	0,604	202	192
V13_5	S2	Jan11	Kri22C6	0,028	0,518	0,604	167	158
BSH17_53	S2	Ur17_9	Kri33B3	-0,026	0,518	0,605	187	197
V13_5	S2	Jan11	Kri33B3	-0,027	0,511	0,609	180	190
Kra460	Tel12_1	Ur17_9	Kri27A7	0,027	0,511	0,609	189	179
BSH17_53	S3	Ur17_9	Kri33C4	0,025	0,506	0,613	184	175
BSH17_45	S2	Ur17_9	Kri27A7	0,028	0,505	0,614	186	176
BSH17_45	S3	Jan11	Kri27A7	0,026	0,501	0,616	176	167
Kra460	Tel12_1	Jan14	Kri22C6	-0,026	0,495	0,621	169	178
Kra460	S3	Jan14	Kri33C4	-0,026	0,490	0,624	191	201
BSH17_53	Tel12_1	NAO2	Kri27A7	-0,027	0,485	0,628	177	187
BSH17_53	S2	Ur17_9	Kri33C4	0,026	0,481	0,630	175	166
Kra460	Tel12_1	Sk22_09	Kri33C4	0,026	0,481	0,631	180	171
BSH17_53	Tel12_1	Jan11	Kri33C4	0,023	0,471	0,637	199	190
BSH17_53	S2	Sk22_09	Kri33B3	0,025	0,466	0,642	183	174
BSH17_45	S2	Ur17_9	Kri33B3	-0,023	0,457	0,648	188	197
BSH17_45	S2	NAO2	Kri33C4	-0,024	0,457	0,648	185	194
Kra460	Tel12_1	Jan11	Kri27A7	-0,024	0,456	0,649	183	192
Kra460	S3	NAO2	Kri33C4	0,024	0,454	0,650	195	186
Kra460	S2	Jan14	Kri39A8	-0,022	0,452	0,652	196	205
BSH17_45	S2	Jan14	Kri33C4	0,025	0,448	0,654	186	177
BSH17_53	Tel12_1	Sk22_09	Kri33B3	0,023	0,438	0,662	176	168
BSH17_45	S3	Jan14	Kri33C4	0,024	0,434	0,664	194	185
V13_5	S3	Jan14	Kri39A8	0,023	0,432	0,665	178	170
BSH17_45	S2	Sk22_09	Kri33C4	0,023	0,431	0,667	177	169
BSH17_45	S2	Ur17_9	Kri33C4	0,022	0,427	0,669	185	177
V13_5	Tel12_1	NAO2	Kri39A8	-0,023	0,420	0,675	171	179
V13_5	S3	NAO2	Kri33C4	-0,021	0,392	0,695	167	174
V13_5	S2	NAO2	Kri22C6	-0,022	0,387	0,699	156	163
Kra460	S2	NAO2	Kri39A8	-0,019	0,386	0,700	182	189
Kra460	S2	Sk22_09	Kri22C6	-0,021	0,371	0,710	164	171
BSH17_53	S2	Jan14	Kri39A8	0,018	0,369	0,712	198	191
Kra460	S2	Sk22_09	Kri27A7	0,019	0,365	0,715	191	184
Kra460	S3	Sk22_09	Kri33C4	0,019	0,364	0,716	183	176
V13_5	Tel12_1	Jan11	Kri33C4	0,018	0,358	0,721	195	188
BSH17_45	Tel12_1	Jan14	Kri33C4	0,019	0,352	0,725	192	185
V13_5	S2	Sk22_09	Kri39A8	0,020	0,344	0,731	182	175
V13_5	S2	Sk22_09	Kri27A7	-0,018	0,342	0,732	163	169
Kra460	S3	Jan11	Kri27A7	0,017	0,340	0,734	181	175
BSH17_45	S3	NAO2	Kri33C4	0,018	0,333	0,739	194	187
V13_5	S2	Ur17_9	Kri22C6	-0,018	0,329	0,742	163	169

V13_5	S3	Ur17_9	Kri33C4	0,017	0,319	0,750	179	173
BSH17_45	Tel12_1	Jan11	Kri33B3	0,016	0,315	0,753	191	185
BSH17_53	S3	Sk22_09	Kri33C4	-0,017	0,314	0,753	169	175
Kra460	S2	Jan11	Kri27A7	-0,017	0,313	0,754	172	178
BSH17_53	S2	Jan14	Kri33B3	-0,016	0,306	0,759	187	193
V13_5	Tel12_1	Jan14	Kri33C4	0,015	0,300	0,764	201	195
V13_5	S3	NAO2	Kri39A8	0,015	0,281	0,778	173	168
Kra460	S2	NAO2	Kri33B3	0,015	0,278	0,781	197	191
V13_5	S3	Jan14	Kri33C4	-0,014	0,278	0,781	176	181
BSH17_53	S2	Ur17_9	Kri27A7	0,014	0,275	0,783	182	177
BSH17_53	Tel12_1	NAO2	Kri33B3	0,014	0,271	0,787	185	180
V13_5	S2	Sk22_09	Kri33C4	-0,015	0,266	0,790	169	174
BSH17_53	S3	NAO2	Kri33C4	-0,013	0,259	0,796	186	191
BSH17_53	S2	Jan14	Kri33C4	0,014	0,258	0,796	185	180
Kra460	Tel12_1	Jan14	Kri33C4	0,013	0,253	0,800	195	190
Kra460	Tel12_1	Jan11	Kri33C4	-0,012	0,239	0,811	199	204
BSH17_53	Tel12_1	Ur17_9	Kri27A7	0,011	0,217	0,828	178	174
BSH17_53	S2	NAO2	Kri22C6	0,011	0,216	0,829	176	172
Kra460	Tel12_1	NAO2	Kri33C4	-0,011	0,210	0,833	188	192
BSH17_53	Tel12_1	NAO2	Kri39A8	-0,011	0,206	0,836	183	187
Kra460	Tel12_1	Jan14	Kri27A7	-0,010	0,205	0,838	207	211
BSH17_53	S2	Jan11	Kri33B3	0,011	0,196	0,844	190	186
BSH17_53	S3	Jan14	Kri39A8	-0,010	0,195	0,845	189	193
BSH17_45	S2	Sk22_09	Kri33B3	-0,011	0,190	0,850	184	188
Kra460	Tel12_1	Jan11	Kri22C6	0,009	0,166	0,868	168	165
V13_5	Tel12_1	NAO2	Kri22C6	0,009	0,164	0,870	170	167
BSH17_45	S2	Jan11	Kri22C6	0,009	0,162	0,871	170	167
V13_5	S2	NAO2	Kri39A8	0,008	0,161	0,872	179	176
BSH17_45	S3	Ur17_9	Kri33C4	0,009	0,160	0,873	176	173
BSH17_53	Tel12_1	Jan14	Kri33C4	0,008	0,160	0,873	189	186
BSH17_53	Tel12_1	Jan11	Kri33B3	0,008	0,159	0,874	190	187
BSH17_53	S3	Jan14	Kri22C6	0,008	0,154	0,877	186	183
BSH17_45	S2	NAO2	Kri27A7	-0,008	0,154	0,878	194	197
Kra460	S3	NAO2	Kri22C6	0,008	0,154	0,878	179	176
BSH17_45	Tel12_1	Sk22_09	Kri33B3	-0,008	0,154	0,878	181	184
BSH17_53	S2	NAO2	Kri39A8	0,008	0,153	0,878	186	183
V13_5	S2	Ur17_9	Kri39A8	0,008	0,145	0,885	201	198
BSH17_45	Tel12_1	Ur17_9	Kri27A7	-0,006	0,113	0,910	170	172
Kra460	Tel12_1	Sk22_09	Kri22C6	-0,006	0,112	0,911	159	161
BSH17_53	Tel12_1	Sk22_09	Kri33C4	0,006	0,110	0,912	170	168
BSH17_45	S3	Sk22_09	Kri27A7	0,006	0,110	0,913	173	171
BSH17_53	S2	Ur17_9	Kri22C6	-0,006	0,109	0,913	174	176
BSH17_45	S2	Jan11	Kri33B3	0,005	0,106	0,915	197	195
BSH17_53	Tel12_1	Sk22_09	Kri27A7	0,006	0,106	0,915	173	171
BSH17_53	S2	Jan14	Kri22C6	0,005	0,106	0,916	186	184
Kra460	S3	Jan14	Kri33B3	-0,005	0,101	0,920	181	183
V13_5	S2	Ur17_9	Kri33C4	0,003	0,056	0,955	169	168
BSH17_45	S2	Jan11	Kri33C4	0,003	0,055	0,956	180	179
V13_5	S3	Sk22_09	Kri27A7	-0,003	0,055	0,956	181	182
BSH17_53	S3	Sk22_09	Kri33B3	0,003	0,055	0,956	172	171
Kra460	Tel12_1	NAO2	Kri22C6	-0,003	0,054	0,957	171	172

V13_5	S2	Jan14	Kri33C4	0,003	0,053	0,958	175	174
BSH17_53	S3	Jan14	Kri33B3	-0,003	0,053	0,958	188	189
BSH17_53	S3	Jan14	Kri27A7	-0,003	0,052	0,958	174	175
Kra460	S3	NAO2	Kri27A7	0,003	0,050	0,960	189	188
V13_5	S2	Ur17_9	Kri27A7	-0,003	0,050	0,960	191	192
Kra460	Tel12_1	Jan14	Kri33B3	0,002	0,050	0,960	204	203
BSH17_45	S2	Jan14	Kri27A7	0,000	0,000	1	190	190
Kra460	S2	Ur17_9	Kri27A7	0,000	0,000	1	185	185
Kra460	S2	Jan14	Kri33C4	0,000	0,000	1	188	188
BSH17_45	Tel12_1	Ur17_9	Kri33C4	0,000	0,000	1	186	186
V13_5	Tel12_1	Sk22_09	Kri22C6	0,000	0,000	1	159	159
V13_5	S3	Sk22_09	Kri22C6	0,000	0,000	1	171	171
BSH17_53	S2	Jan11	Kri22C6	0,000	0,000	1	167	167

Таблица П7 g. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: Сибирские расы, таксон B: раса Новосибирск, таксон C: раса Сок.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Kra460	S3	Jo_7	Kri22C6	-0,174	3,390	0,001	142	202
BSH17_53	Tel12_1	Jo_7	Kri33C4	-0,167	3,079	0,002	142	199
V13_5	S3	D07_8	Kri22C6	0,169	3,048	0,002	176	125
BSH17_53	Tel12_1	Jo_7	Kri27A7	-0,156	2,968	0,003	159	218
Kra460	S3	D07_8	Kri33B3	0,143	2,775	0,006	204	153
Kra460	S3	D07_2	Kri33B3	0,137	2,773	0,006	208	158
BSH17_53	Tel12_1	Jo_7	Kri33B3	-0,161	2,757	0,006	133	184
BSH17_53	S3	Jo_7	Kri33C4	-0,135	2,750	0,006	150	197
BSH17_45	S3	D09_3	Kri22C6	0,142	2,746	0,006	205	154
V13_5	Tel12_1	D07_8	Kri22C6	0,156	2,736	0,006	185	135
BSH17_53	S3	Jo_7	Kri27A7	-0,147	2,695	0,007	162	218
V13_5	S3	D07_8	Kri33B3	0,144	2,593	0,010	183	137
BSH17_53	S3	D07_6	Kri39A8	0,130	2,562	0,010	200	154
BSH17_45	Tel12_1	D07_2	Kri22C6	0,140	2,516	0,012	191	144
Kra460	S3	D09_3	Kri33B3	0,129	2,496	0,013	205	158
BSH17_45	Tel12_1	Jo_7	Kri33C4	-0,127	2,383	0,017	154	199
Kra460	Tel12_1	D07_2	Kri33B3	0,123	2,371	0,018	210	164
Kra460	Tel12_1	D07_8	Kri39A8	0,129	2,364	0,018	193	149
V13_5	Tel12_1	D09_3	Kri22C6	0,125	2,328	0,020	176	137
BSH17_45	S3	D09_3	Kri39A8	0,114	2,281	0,023	206	164
BSH17_45	Tel12_1	Jo_7	Kri27A7	-0,125	2,260	0,024	144	185
Kra460	Tel12_1	D07_2	Kri39A8	0,115	2,256	0,024	213	169
Kra460	S3	D09_3	Kri39A8	0,121	2,202	0,028	185	145
BSH17_45	S3	D07_6	Kri27A7	0,110	2,083	0,037	191	153
BSH17_53	S3	D07_6	Kri22C6	0,113	2,058	0,040	182	145
BSH17_45	Tel12_1	D07_6	Kri39A8	0,105	2,055	0,040	205	166
BSH17_45	Tel12_1	D07_2	Kri39A8	0,103	2,052	0,040	215	175
Kra460	Tel12_1	Jo_7	Kri33C4	-0,112	2,048	0,041	159	199
BSH17_53	Tel12_1	D07_6	Kri22C6	0,115	2,020	0,043	179	142

BSH17_53	S2	D07_6	Kri39A8	0,101	2,014	0,044	207	169
Kra460	S3	Jo_7	Kri33C4	-0,097	2,011	0,044	168	204
BSH17_53	S3	Jo_7	Kri39A8	-0,103	1,987	0,047	175	215
Kra460	S3	D07_6	Kri39A8	0,107	1,969	0,049	191	154
BSH17_53	Tel12_1	D07_6	Kri39A8	0,108	1,958	0,050	206	166
Kra460	Tel12_1	D07_6	Kri39A8	0,099	1,955	0,051	200	164
BSH17_53	Tel12_1	D07_2	Kri39A8	0,096	1,911	0,056	206	170
BSH17_53	S3	D07_6	Kri27A7	0,104	1,907	0,056	191	155
Kra460	Tel12_1	Jo_7	Kri22C6	-0,110	1,898	0,058	126	157
Kra460	S2	D07_6	Kri39A8	0,094	1,895	0,058	197	163
BSH17_53	Tel12_1	D07_2	Kri22C6	0,106	1,889	0,059	182	147
Kra460	Tel12_1	Jo_7	Kri33B3	-0,097	1,874	0,061	162	197
BSH17_53	S3	D07_6	Kri33B3	0,099	1,870	0,062	183	150
BSH17_45	Tel12_1	D09_3	Kri22C6	0,102	1,831	0,067	178	145
BSH17_53	Tel12_1	D07_8	Kri39A8	0,096	1,799	0,072	194	160
BSH17_53	Tel12_1	D07_8	Kri22C6	0,102	1,795	0,073	168	137
V13_5	Tel12_1	D07_2	Kri27A7	0,088	1,786	0,074	205	172
BSH17_53	Tel12_1	Jo_7	Kri39A8	-0,090	1,711	0,087	171	205
BSH17_45	S3	D07_6	Kri22C6	0,090	1,711	0,087	194	162
V13_5	S3	D07_8	Kri33C4	0,094	1,710	0,087	180	149
Kra460	S3	Jo_7	Kri39A8	-0,084	1,681	0,093	170	201
V13_5	S3	D09_3	Kri22C6	0,094	1,664	0,096	175	145
V13_5	S3	D07_8	Kri27A7	0,091	1,653	0,098	179	149
BSH17_45	S3	Jo_7	Kri27A7	-0,087	1,642	0,101	152	181
Kra460	S3	Jo_7	Kri27A7	-0,081	1,640	0,101	175	206
BSH17_53	S3	Jo_7	Kri33B3	-0,085	1,591	0,112	162	192
BSH17_45	S3	D07_6	Kri39A8	0,078	1,574	0,116	201	172
V13_5	Tel12_1	D07_2	Kri33B3	0,081	1,571	0,116	200	170
Kra460	Tel12_1	Jo_7	Kri27A7	-0,082	1,563	0,118	169	199
BSH17_53	S2	Jo_7	Kri27A7	-0,079	1,550	0,121	181	212
V13_5	Tel12_1	D07_6	Kri22C6	0,085	1,547	0,122	179	151
BSH17_53	Tel12_1	D07_6	Kri33C4	0,079	1,541	0,123	198	169
Kra460	S3	D07_2	Kri39A8	0,079	1,537	0,124	197	168
Kra460	Tel12_1	D09_3	Kri39A8	0,078	1,528	0,127	200	171
Kra460	Tel12_1	D09_3	Kri33B3	0,081	1,528	0,127	206	175
BSH17_53	S2	Jo_7	Kri39A8	-0,071	1,477	0,140	189	218
Kra460	S3	D07_6	Kri33B3	0,073	1,428	0,153	190	164
V13_5	Tel12_1	D07_2	Kri22C6	0,079	1,424	0,155	170	145
V13_5	Tel12_1	D07_8	Kri39A8	0,072	1,411	0,158	194	168
Kra460	S2	D09_3	Kri39A8	0,075	1,406	0,160	187	161
V13_5	Tel12_1	D07_8	Kri27A7	0,074	1,399	0,162	204	176
BSH17_45	S3	Jo_7	Kri33C4	-0,076	1,397	0,162	163	190
V13_5	S2	D09_3	Kri27A7	-0,076	1,393	0,164	165	192
BSH17_45	S2	D07_8	Kri27A7	-0,073	1,372	0,170	166	192
BSH17_53	S3	Jo_7	Kri22C6	-0,070	1,371	0,170	166	191
BSH17_45	S3	D07_6	Kri33B3	0,072	1,366	0,172	193	167
V13_5	S2	D07_8	Kri33B3	-0,077	1,352	0,176	149	174
BSH17_53	S2	Jo_7	Kri33B3	-0,070	1,347	0,178	174	200
BSH17_45	Tel12_1	D07_2	Kri33B3	0,071	1,343	0,179	197	171
V13_5	S3	Jo_7	Kri39A8	-0,073	1,325	0,185	164	190
Kra460	S3	D07_8	Kri39A8	0,072	1,308	0,191	171	148

BSH17_53	S2	D07_6	Kri33C4	0,069	1,259	0,208	179	156
Kra460	S3	D09_3	Kri33C4	0,064	1,227	0,220	183	161
BSH17_53	S2	D07_8	Kri33C4	0,069	1,223	0,222	178	155
BSH17_53	S3	D09_3	Kri22C6	0,064	1,218	0,223	182	160
BSH17_45	S3	D07_8	Kri22C6	0,064	1,210	0,226	190	167
V13_5	S2	D07_6	Kri33C4	-0,064	1,194	0,233	161	183
BSH17_45	S2	D07_6	Kri39A8	0,058	1,162	0,245	210	187
V13_5	S3	D07_8	Kri39A8	0,063	1,158	0,247	177	156
BSH17_53	Tel12_1	D07_2	Kri27A7	0,059	1,156	0,248	189	168
Kra460	S3	D09_3	Kri27A7	0,062	1,151	0,250	179	158
V13_5	Tel12_1	Jo_7	Kri33C4	-0,061	1,143	0,253	168	190
V13_5	S2	Jo_7	Kri22C6	0,063	1,136	0,256	169	149
BSH17_53	S2	Jo_7	Kri22C6	-0,059	1,132	0,257	167	188
Kra460	Tel12_1	D07_2	Kri33C4	0,060	1,121	0,262	194	172
BSH17_53	S3	D07_8	Kri33B3	0,059	1,120	0,263	188	167
Kra460	Tel12_1	D07_8	Kri33B3	0,059	1,104	0,269	189	168
BSH17_45	S3	D07_2	Kri33C4	-0,055	1,080	0,280	164	183
V13_5	S2	D07_6	Kri33B3	-0,058	1,066	0,287	161	181
BSH17_53	Tel12_1	D09_3	Kri22C6	0,059	1,057	0,290	171	152
BSH17_45	Tel12_1	Jo_7	Kri39A8	-0,054	1,054	0,292	165	184
BSH17_45	Tel12_1	D09_3	Kri39A8	0,054	1,044	0,296	196	176
BSH17_45	Tel12_1	D07_6	Kri33C4	-0,058	1,032	0,302	169	190
BSH17_53	S3	D07_6	Kri33C4	0,055	1,027	0,304	181	162
BSH17_53	S2	D07_8	Kri22C6	-0,057	1,027	0,305	157	176
BSH17_53	S2	D09_3	Kri33C4	0,057	1,025	0,305	167	149
V13_5	S3	D07_6	Kri33C4	-0,053	1,001	0,317	169	188
V13_5	S2	D07_2	Kri22C6	-0,058	1,000	0,318	137	154
BSH17_53	S2	D07_6	Kri27A7	0,053	0,995	0,320	188	169
BSH17_53	Tel12_1	D07_8	Kri33B3	0,057	0,986	0,324	166	148
V13_5	S2	Jo_7	Kri27A7	0,053	0,976	0,329	188	169
V13_5	S2	D09_3	Kri33B3	-0,053	0,971	0,332	170	189
BSH17_45	S2	D07_8	Kri22C6	-0,052	0,964	0,335	163	181
V13_5	Tel12_1	D07_6	Kri27A7	0,051	0,962	0,336	197	178
BSH17_53	S3	D09_3	Kri27A7	0,052	0,949	0,342	173	156
BSH17_45	S2	Jo_7	Kri27A7	-0,052	0,942	0,346	164	182
BSH17_53	S3	D09_3	Kri33C4	-0,049	0,941	0,347	164	181
BSH17_53	S2	D07_6	Kri22C6	0,053	0,938	0,348	180	162
BSH17_53	S3	D07_8	Kri33C4	0,048	0,919	0,358	186	169
V13_5	S3	Jo_7	Kri33C4	-0,049	0,919	0,358	164	181
BSH17_45	Tel12_1	D09_3	Kri33C4	-0,051	0,919	0,358	168	186
Kra460	S2	D07_2	Kri39A8	0,047	0,914	0,361	190	173
BSH17_53	Tel12_1	D07_8	Kri33C4	0,048	0,912	0,362	176	160
Kra460	S3	Jo_7	Kri33B3	-0,049	0,910	0,363	166	183
Kra460	S2	Jo_7	Kri27A7	-0,045	0,909	0,363	190	208
BSH17_53	Tel12_1	D07_6	Kri27A7	0,051	0,907	0,364	175	158
V13_5	S3	D07_2	Kri33B3	0,052	0,904	0,366	171	154
Kra460	S2	Jo_7	Kri22C6	-0,049	0,893	0,372	156	172
BSH17_53	S3	D07_8	Kri22C6	0,050	0,889	0,374	169	153
BSH17_45	S3	D07_8	Kri33B3	0,047	0,882	0,378	178	162
BSH17_45	Tel12_1	D07_8	Kri27A7	-0,046	0,870	0,384	165	181
V13_5	Tel12_1	D07_2	Kri39A8	0,043	0,870	0,385	196	180

BSH17_45	S3	D07_2	Kri22C6	0,045	0,868	0,385	187	171
V13_5	S2	D07_8	Kri22C6	0,052	0,866	0,386	152	137
BSH17_45	Tel12_1	Jo_7	Kri33B3	-0,045	0,864	0,388	169	185
V13_5	Tel12_1	D07_8	Kri33B3	0,046	0,860	0,390	182	166
BSH17_45	S3	D09_3	Kri33B3	0,045	0,856	0,392	210	192
BSH17_45	S3	D07_2	Kri39A8	0,045	0,855	0,393	199	182
BSH17_45	Tel12_1	D07_8	Kri39A8	0,042	0,854	0,393	197	181
V13_5	S3	D07_2	Kri27A7	0,045	0,848	0,397	175	160
V13_5	Tel12_1	D07_6	Kri33C4	-0,044	0,841	0,400	185	202
BSH17_45	S2	Jo_7	Kri33B3	-0,042	0,840	0,401	184	200
Kra460	S2	D09_3	Kri33C4	0,046	0,835	0,404	182	166
BSH17_45	S2	D09_3	Kri39A8	0,041	0,829	0,407	202	186
V13_5	S3	D09_3	Kri33B3	0,042	0,828	0,407	186	171
Kra460	S3	D07_6	Kri22C6	0,048	0,824	0,410	163	148
BSH17_45	S2	D07_2	Kri22C6	0,045	0,821	0,412	184	168
Kra460	Tel12_1	D07_6	Kri33B3	0,044	0,810	0,418	191	175
BSH17_45	Tel12_1	D07_8	Kri33C4	-0,043	0,805	0,421	166	181
V13_5	Tel12_1	D09_3	Kri39A8	-0,041	0,800	0,423	177	192
BSH17_45	S2	D07_2	Kri39A8	0,041	0,797	0,426	204	188
V13_5	S2	Jo_7	Kri33C4	0,042	0,791	0,429	185	170
Kra460	S3	D07_2	Kri33C4	0,043	0,791	0,429	183	168
Kra460	S3	D09_3	Kri22C6	0,045	0,788	0,431	151	138
BSH17_45	S2	D07_2	Kri27A7	-0,042	0,773	0,440	173	188
V13_5	Tel12_1	D07_8	Kri33C4	0,042	0,768	0,442	188	173
BSH17_53	S3	D07_8	Kri27A7	0,040	0,754	0,451	181	167
BSH17_45	S3	D07_2	Kri33B3	0,039	0,748	0,455	185	171
Kra460	S2	D07_8	Kri22C6	-0,040	0,742	0,458	154	167
BSH17_45	Tel12_1	D07_6	Kri22C6	0,043	0,741	0,459	171	157
Kra460	Tel12_1	D07_8	Kri27A7	0,038	0,729	0,466	193	179
BSH17_53	S3	D07_2	Kri33C4	-0,038	0,726	0,468	166	179
BSH17_45	S3	Jo_7	Kri33B3	-0,038	0,724	0,469	178	192
V13_5	Tel12_1	D07_2	Kri33C4	0,040	0,714	0,475	197	182
BSH17_53	S3	D09_3	Kri33B3	0,036	0,714	0,475	187	174
Kra460	S3	D07_6	Kri33C4	0,040	0,712	0,476	180	166
Kra460	S2	D07_6	Kri33B3	0,037	0,710	0,478	183	170
V13_5	Tel12_1	Jo_7	Kri22C6	0,039	0,710	0,478	161	149
BSH17_53	S2	D09_3	Kri39A8	0,039	0,710	0,478	188	174
Kra460	S2	D07_2	Kri33B3	0,037	0,710	0,478	198	184
Kra460	S3	D07_8	Kri27A7	0,039	0,708	0,479	175	162
Kra460	S2	D07_8	Kri39A8	0,038	0,708	0,479	176	163
V13_5	Tel12_1	D07_6	Kri33B3	-0,035	0,701	0,483	177	190
BSH17_45	S2	D07_8	Kri33B3	-0,039	0,701	0,483	174	188
BSH17_45	S2	D09_3	Kri27A7	-0,035	0,694	0,488	180	193
BSH17_45	S2	D07_8	Kri39A8	-0,037	0,693	0,488	181	195
Kra460	S2	D07_6	Kri33C4	0,039	0,673	0,501	173	160
BSH17_45	S3	Jo_7	Kri22C6	-0,037	0,673	0,501	168	181
BSH17_45	S3	Jo_7	Kri39A8	-0,035	0,672	0,502	181	194
Kra460	Tel12_1	D09_3	Kri27A7	0,034	0,667	0,505	199	186
V13_5	S3	D07_6	Kri39A8	-0,034	0,661	0,509	171	183
BSH17_53	Tel12_1	Jo_7	Kri22C6	-0,034	0,640	0,522	155	166
BSH17_45	S2	D07_6	Kri33B3	0,032	0,639	0,523	194	182

BSH17_45	S3	D09_3	Kri27A7	0,034	0,629	0,529	182	170
Kra460	Tel12_1	Jo_7	Kri39A8	-0,035	0,628	0,530	167	179
BSH17_45	S2	D07_8	Kri33C4	-0,033	0,627	0,531	176	188
Kra460	S3	D07_8	Kri33C4	0,035	0,625	0,532	179	167
V13_5	Tel12_1	D07_6	Kri39A8	0,033	0,623	0,533	189	177
V13_5	Tel12_1	Jo_7	Kri39A8	-0,035	0,600	0,549	165	177
V13_5	S3	D07_2	Kri33C4	0,033	0,593	0,553	172	161
BSH17_53	Tel12_1	D09_3	Kri27A7	0,032	0,587	0,557	179	168
BSH17_45	S2	Jo_7	Kri33C4	-0,031	0,571	0,568	172	183
V13_5	S2	D07_2	Kri27A7	-0,031	0,568	0,570	172	183
Kra460	S2	Jo_7	Kri33B3	-0,030	0,565	0,572	177	188
BSH17_45	S3	D07_8	Kri27A7	0,028	0,561	0,575	182	172
Kra460	S2	Jo_7	Kri33C4	0,027	0,534	0,593	193	183
V13_5	S3	D07_6	Kri27A7	-0,029	0,531	0,595	165	175
V13_5	S3	Jo_7	Kri33B3	-0,030	0,526	0,599	163	173
BSH17_45	S2	D09_3	Kri22C6	0,027	0,522	0,602	190	180
BSH17_53	Tel12_1	D09_3	Kri33C4	-0,027	0,514	0,607	163	172
V13_5	S2	D07_6	Kri27A7	-0,027	0,510	0,610	181	191
BSH17_45	S2	D09_3	Kri33C4	0,026	0,510	0,610	195	185
Kra460	S2	D07_2	Kri22C6	-0,029	0,504	0,614	150	159
BSH17_45	Tel12_1	D09_3	Kri27A7	-0,025	0,500	0,617	174	183
V13_5	S2	D09_3	Kri33C4	-0,026	0,499	0,617	166	175
V13_5	S2	Jo_7	Kri33B3	0,026	0,490	0,624	178	169
V13_5	Tel12_1	Jo_7	Kri27A7	-0,024	0,480	0,631	180	189
BSH17_45	S3	D07_6	Kri33C4	-0,025	0,480	0,632	173	182
Kra460	Tel12_1	D07_8	Kri22C6	0,029	0,476	0,634	158	149
BSH17_53	S2	Jo_7	Kri33C4	-0,024	0,472	0,637	181	190
Kra460	Tel12_1	D09_3	Kri22C6	0,026	0,465	0,642	159	151
Kra460	S2	D07_8	Kri33B3	0,022	0,462	0,644	187	179
V13_5	S2	D07_6	Kri22C6	-0,025	0,447	0,655	158	166
V13_5	S3	D07_2	Kri39A8	0,024	0,447	0,655	171	163
V13_5	S2	D07_2	Kri33B3	-0,024	0,442	0,659	166	174
BSH17_53	S2	D07_2	Kri39A8	0,022	0,432	0,666	184	176
V13_5	S2	Jo_7	Kri39A8	0,021	0,429	0,668	197	189
V13_5	S3	D09_3	Kri39A8	0,023	0,429	0,668	177	169
BSH17_45	S3	D07_8	Kri39A8	0,023	0,425	0,671	178	170
Kra460	S2	D09_3	Kri33B3	0,021	0,411	0,681	199	191
BSH17_53	Tel12_1	D07_6	Kri33B3	0,022	0,406	0,684	187	179
BSH17_53	S3	D09_3	Kri39A8	0,023	0,397	0,691	177	169
Kra460	Tel12_1	D07_6	Kri27A7	0,019	0,375	0,707	185	178
V13_5	S3	D09_3	Kri27A7	0,021	0,374	0,709	171	164
BSH17_53	Tel12_1	D09_3	Kri39A8	0,019	0,363	0,717	188	181
Kra460	Tel12_1	D07_6	Kri22C6	0,019	0,340	0,734	160	154
BSH17_45	Tel12_1	D07_8	Kri22C6	0,019	0,336	0,737	159	153
BSH17_45	S2	Jo_7	Kri22C6	0,018	0,336	0,737	174	168
BSH17_45	Tel12_1	D07_8	Kri33B3	-0,017	0,330	0,741	175	181
BSH17_45	S3	D07_2	Kri27A7	0,017	0,330	0,742	176	170
BSH17_53	S2	D07_2	Kri22C6	-0,018	0,322	0,747	164	170
BSH17_45	S2	D07_2	Kri33B3	-0,016	0,321	0,748	183	189
Kra460	S2	D07_8	Kri33C4	0,017	0,321	0,748	177	171
Kra460	S2	D07_8	Kri27A7	0,018	0,319	0,750	173	167

Kra460	S3	D07_6	Kri27A7	0,017	0,318	0,750	184	178
V13_5	S2	D07_6	Kri39A8	-0,016	0,318	0,750	181	187
BSH17_53	S2	D07_8	Kri27A7	-0,017	0,314	0,754	169	175
BSH17_45	S3	D07_8	Kri33C4	-0,017	0,307	0,758	177	183
BSH17_45	S2	D07_2	Kri33C4	-0,016	0,303	0,762	181	187
BSH17_53	S3	D07_2	Kri39A8	0,017	0,301	0,763	181	175
BSH17_45	Tel12_1	D07_6	Kri33B3	0,016	0,298	0,765	194	188
Kra460	S3	D07_2	Kri22C6	-0,015	0,277	0,782	164	169
BSH17_53	Tel12_1	D07_2	Kri33C4	0,014	0,275	0,783	178	173
V13_5	S3	D07_6	Kri33B3	0,014	0,274	0,784	177	172
Kra460	S2	D07_6	Kri27A7	0,014	0,271	0,786	184	179
BSH17_53	S3	D07_8	Kri39A8	0,015	0,269	0,788	165	160
BSH17_53	S2	D07_6	Kri33B3	0,014	0,265	0,791	175	170
BSH17_45	Tel12_1	D07_2	Kri33C4	0,014	0,263	0,792	185	180
V13_5	Tel12_1	Jo_7	Kri33B3	-0,015	0,262	0,794	166	171
BSH17_53	S2	D09_3	Kri33B3	0,014	0,261	0,794	181	176
V13_5	Tel12_1	D09_3	Kri33C4	-0,013	0,260	0,795	183	188
BSH17_53	S3	D07_2	Kri33B3	-0,014	0,252	0,801	177	182
V13_5	S2	D07_8	Kri33C4	0,013	0,219	0,826	156	152
V13_5	S3	Jo_7	Kri27A7	0,011	0,218	0,828	180	176
V13_5	Tel12_1	D09_3	Kri27A7	0,011	0,218	0,828	181	177
BSH17_53	Tel12_1	D07_8	Kri27A7	0,012	0,217	0,828	169	165
BSH17_53	S2	D09_3	Kri22C6	-0,011	0,213	0,831	173	177
V13_5	S3	D09_3	Kri33C4	0,012	0,210	0,833	171	167
Kra460	S2	D09_3	Kri27A7	-0,011	0,210	0,834	174	178
V13_5	Tel12_1	D09_3	Kri33B3	0,011	0,199	0,842	181	177
BSH17_45	S2	D07_6	Kri33C4	-0,008	0,170	0,865	177	180
V13_5	S3	D07_2	Kri22C6	0,010	0,168	0,866	157	154
Kra460	Tel12_1	D07_2	Kri22C6	0,009	0,166	0,868	164	161
BSH17_45	Tel12_1	Jo_7	Kri22C6	-0,009	0,164	0,869	161	164
Kra460	Tel12_1	D07_8	Kri33C4	0,009	0,164	0,870	173	170
Kra460	Tel12_1	D07_6	Kri33C4	0,008	0,163	0,870	182	179
BSH17_53	S2	D07_8	Kri33B3	0,009	0,161	0,872	176	173
V13_5	S3	D07_6	Kri22C6	0,009	0,160	0,873	168	165
Kra460	S2	Jo_7	Kri39A8	-0,008	0,159	0,874	183	186
Kra460	S2	D07_2	Kri33C4	0,009	0,157	0,875	176	173
V13_5	S2	D07_8	Kri39A8	-0,009	0,155	0,877	164	167
Kra460	S2	D07_6	Kri22C6	0,006	0,122	0,903	161	159
BSH17_53	S2	D07_2	Kri33C4	0,006	0,112	0,911	167	165
Kra460	S2	D07_2	Kri27A7	0,006	0,110	0,913	178	176
V13_5	S2	D07_2	Kri33C4	-0,006	0,108	0,914	164	166
BSH17_53	S2	D07_2	Kri27A7	0,006	0,108	0,914	181	179
BSH17_53	S2	D07_8	Kri39A8	0,006	0,107	0,914	175	173
Kra460	S2	D09_3	Kri22C6	0,006	0,107	0,915	163	161
BSH17_45	S2	Jo_7	Kri39A8	0,005	0,107	0,915	189	187
BSH17_45	S2	D07_6	Kri22C6	-0,006	0,104	0,917	178	180
BSH17_53	S3	D07_2	Kri27A7	0,006	0,104	0,918	180	178
BSH17_45	Tel12_1	D07_6	Kri27A7	-0,006	0,103	0,918	168	170
V13_5	S2	D09_3	Kri39A8	-0,006	0,102	0,919	177	179
V13_5	S2	D09_3	Kri22C6	0,003	0,056	0,955	161	160
Kra460	S3	D07_8	Kri22C6	0,003	0,056	0,955	150	149

Kra460	Tel12_1	D09_3	Kri33C4	-0,003	0,056	0,956	176	177
BSH17_53	Tel12_1	D09_3	Kri33B3	-0,003	0,055	0,956	173	174
V13_5	S2	D07_8	Kri27A7	-0,003	0,055	0,956	174	175
BSH17_53	S2	D09_3	Kri27A7	-0,003	0,054	0,957	170	171
BSH17_45	S3	D09_3	Kri33C4	0,003	0,053	0,958	182	181
BSH17_45	Tel12_1	D07_2	Kri27A7	-0,003	0,053	0,958	180	181
BSH17_45	Tel12_1	D09_3	Kri33B3	0,003	0,052	0,958	189	188
Kra460	Tel12_1	D07_2	Kri27A7	-0,003	0,051	0,959	188	189
BSH17_45	S2	D07_6	Kri27A7	-0,003	0,051	0,959	179	180
BSH17_45	S2	D09_3	Kri33B3	0,002	0,051	0,959	204	203
Kra460	S3	D07_2	Kri27A7	0,000	0,000	1	177	177
V13_5	S2	D07_2	Kri39A8	0,000	0,000	1	179	179
BSH17_53	Tel12_1	D07_2	Kri33B3	0,000	0,000	1	175	175
BSH17_53	S2	D07_2	Kri33B3	0,000	0,000	1	180	180
V13_5	S3	Jo_7	Kri22C6	0,000	0,000	1	161	161
BSH17_53	S3	D07_2	Kri22C6	0,000	0,000	1	169	169

Таблица П7 h. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: раса Серов, таксон B: Сибирские расы, таксон C: раса Москва

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Jan11	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,173	3,387	0,001	146	207
Jan11	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,161	3,198	0,001	148	205
Jan11	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,147	2,962	0,003	165	222
Jan11	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,154	2,876	0,004	148	202
Jan11	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,150	2,768	0,006	150	203
Sk22_09	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,149	2,763	0,006	129	174
Jan11	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,133	2,681	0,007	169	221
Sk22_09	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,130	2,641	0,008	177	230
Jan11	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,131	2,582	0,010	166	216
NAO2	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,139	2,495	0,013	139	184
Sk22_09	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,117	2,459	0,014	174	220
NAO2	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,125	2,423	0,015	157	202
Jan11	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,124	2,409	0,016	166	213
Jan11	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,117	2,402	0,016	173	219
NAO2	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,120	2,365	0,018	165	210
NAO2	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,125	2,354	0,019	165	212
NAO2	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,127	2,334	0,020	148	191
Jan11	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,120	2,280	0,023	154	196
Jan11	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,113	2,264	0,024	165	207
Jan11	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,131	2,260	0,024	152	198
Jan14	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,125	2,257	0,024	147	189
Jan11	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,112	2,212	0,027	167	209
Jan11	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	-0,108	2,101	0,036	173	215
Jan11	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,107	2,089	0,037	171	212
Sk22_09	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,110	2,089	0,037	178	222
Sk22_09	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,112	2,030	0,042	151	189

Jan11	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,099	1,945	0,052	169	206
Ur17_9	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,106	1,930	0,054	161	199
Jan14	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,104	1,881	0,060	151	186
Jan11	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,092	1,863	0,062	177	213
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,087	1,848	0,065	195	232
Jan14	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,098	1,785	0,074	147	179
Sk22_09	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,093	1,770	0,077	170	205
Jan11	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,093	1,743	0,081	171	206
Jan11	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	-0,085	1,710	0,087	178	211
Jan11	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,091	1,704	0,088	170	204
Jan11	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,094	1,666	0,096	150	181
NAO2	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	-0,091	1,651	0,099	154	185
NAO2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,081	1,592	0,111	165	194
Jan14	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,078	1,589	0,112	178	208
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,075	1,588	0,112	190	221
Jan11	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	-0,080	1,585	0,113	172	202
Sk22_09	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,077	1,582	0,114	174	203
Jan11	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,081	1,570	0,116	170	200
Jan11	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,084	1,555	0,120	159	188
Sk22_09	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,085	1,554	0,120	161	191
Jan11	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,078	1,532	0,125	177	207
NAO2	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	-0,081	1,505	0,132	158	186
Jan14	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,080	1,504	0,133	166	195
NAO2	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,077	1,483	0,138	174	203
Jan11	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,080	1,483	0,138	155	182
NAO2	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,072	1,482	0,138	187	216
NAO2	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,076	1,472	0,141	183	213
NAO2	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,078	1,453	0,146	159	186
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,082	1,427	0,154	167	197
Jan11	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,079	1,426	0,154	151	177
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,065	1,394	0,163	200	228
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,070	1,381	0,167	178	205
NAO2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,069	1,366	0,172	169	194
NAO2	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	-0,069	1,361	0,173	183	210
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,071	1,359	0,174	184	212
Sk22_09	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,072	1,355	0,175	174	201
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,068	1,354	0,176	171	196
Jan14	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,071	1,354	0,176	156	180
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,065	1,351	0,177	179	204
NAO2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,070	1,313	0,189	165	190
Sk22_09	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,066	1,312	0,190	177	202
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,069	1,300	0,194	169	194
NAO2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,064	1,277	0,201	175	199
Jan11	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,067	1,275	0,202	175	200
Jan11	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	-0,072	1,259	0,208	160	185
NAO2	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,067	1,254	0,210	159	182
Jan11	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,062	1,231	0,218	174	197
Ur17_9	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,056	1,220	0,222	185	207
Ur17_9	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,068	1,219	0,223	150	172
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,065	1,189	0,234	165	188
NAO2	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,062	1,182	0,237	182	206

Ur17_9	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,057	1,175	0,240	191	214
Ur17_9	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,061	1,158	0,247	191	169
Sk22_09	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,059	1,139	0,255	183	206
NAO2	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,054	1,119	0,263	183	204
Jan11	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,063	1,118	0,264	157	178
Jan11	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	-0,058	1,115	0,265	178	200
Jan11	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,061	1,103	0,270	169	191
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	0,054	1,100	0,271	216	194
Jan14	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,055	1,092	0,275	190	212
Jan14	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,062	1,083	0,279	160	181
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,059	1,073	0,283	167	188
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,057	1,069	0,285	173	194
NAO2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,052	1,055	0,291	181	201
Ur17_9	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,054	1,050	0,294	175	195
Jan14	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,055	1,037	0,300	163	182
Jan14	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,053	1,034	0,301	177	197
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	0,053	1,023	0,306	220	198
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,051	0,998	0,318	195	216
Jan11	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	-0,050	0,997	0,319	180	199
Jan11	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	-0,059	0,997	0,319	152	171
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,049	0,996	0,319	186	205
Ur17_9	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,052	0,994	0,320	184	204
Ur17_9	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,051	0,987	0,324	177	196
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,046	0,973	0,331	187	205
Jan11	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	-0,054	0,968	0,333	158	176
Ur17_9	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,050	0,930	0,352	153	169
Ur17_9	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,050	0,929	0,353	181	200
Ur17_9	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	0,045	0,907	0,364	208	190
NAO2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,045	0,903	0,367	180	197
Jan14	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,045	0,899	0,369	189	207
NAO2	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,046	0,897	0,369	188	206
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,046	0,887	0,375	185	203
Jan14	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,048	0,875	0,381	157	173
Sk22_09	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,046	0,863	0,388	178	195
NAO2	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,043	0,855	0,392	191	208
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	-0,043	0,850	0,396	166	181
Jan14	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,042	0,818	0,413	184	200
Jan14	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,041	0,809	0,418	185	201
Jan14	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,043	0,806	0,420	165	180
Jan14	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,042	0,803	0,422	195	212
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	0,046	0,803	0,422	183	167
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	-0,037	0,786	0,432	208	224
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	0,040	0,785	0,432	195	180
Jan14	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,039	0,782	0,434	173	187
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	0,038	0,775	0,438	205	190
NAO2	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,038	0,772	0,440	188	203
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	0,039	0,756	0,449	202	187
NAO2	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	-0,041	0,753	0,451	174	189
Jan11	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,037	0,726	0,468	181	195
Jan14	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,036	0,719	0,472	176	189
NAO2	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,037	0,716	0,474	181	195

NAO2	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	-0,037	0,700	0,484	183	197
NAO2	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,036	0,697	0,486	176	189
Jan14	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	-0,034	0,692	0,489	186	199
Jan11	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,037	0,690	0,490	167	180
NAO2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,034	0,687	0,492	185	198
NAO2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,033	0,685	0,493	191	204
Jan14	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,034	0,666	0,506	184	197
Jan14	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,034	0,642	0,521	186	199
Jan11	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,032	0,626	0,531	193	181
Sk22_09	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,029	0,626	0,531	204	216
Jan14	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,030	0,623	0,533	195	207
Jan14	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	-0,031	0,615	0,539	186	198
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,029	0,606	0,544	202	214
Sk22_09	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,030	0,604	0,546	208	196
Jan14	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,031	0,596	0,551	187	199
NAO2	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,033	0,590	0,555	178	190
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,028	0,548	0,584	171	181
NAO2	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	0,025	0,518	0,605	206	196
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	0,025	0,496	0,620	204	194
Jan14	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	0,027	0,493	0,622	193	183
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,025	0,491	0,623	194	204
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,024	0,485	0,628	201	211
NAO2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	-0,024	0,480	0,631	184	193
Jan14	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	0,025	0,480	0,631	209	199
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,023	0,468	0,640	187	196
NAO2	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,022	0,453	0,651	199	208
Sk22_09	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,024	0,451	0,652	182	191
Ur17_9	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,025	0,442	0,658	165	157
Ur17_9	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	-0,021	0,430	0,667	183	191
Sk22_09	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	-0,022	0,429	0,668	175	183
Jan11	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	-0,021	0,415	0,678	184	192
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	-0,020	0,410	0,682	196	204
Jan14	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	-0,021	0,398	0,691	160	167
Ur17_9	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	0,018	0,357	0,721	195	188
Ur17_9	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	0,018	0,353	0,724	199	192
Jan14	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,018	0,349	0,727	187	194
NAO2	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,017	0,335	0,738	210	203
Ur17_9	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,017	0,326	0,744	172	178
Sk22_09	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,015	0,316	0,752	197	203
Ur17_9	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,016	0,313	0,755	187	193
NAO2	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,015	0,291	0,771	197	203
Jan14	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	-0,014	0,283	0,777	180	185
Jan14	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	0,013	0,264	0,792	188	183
Ur17_9	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,013	0,260	0,795	191	196
NAO2	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	0,014	0,259	0,796	183	178
Jan14	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,014	0,258	0,796	172	177
Jan14	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,013	0,253	0,800	189	194
Jan14	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	0,014	0,250	0,803	186	181
Ur17_9	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	0,013	0,242	0,809	197	192
Sk22_09	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	0,012	0,237	0,813	206	201
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	-0,011	0,215	0,830	174	178

Ur17_9	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	-0,011	0,215	0,830	183	187
Jan14	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,012	0,213	0,831	168	172
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,010	0,211	0,833	196	200
Jan14	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	-0,011	0,210	0,834	184	188
NAO2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,010	0,203	0,839	191	195
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	0,008	0,152	0,879	193	190
Sk22_09	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	0,007	0,149	0,882	207	204
NAO2	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	-0,007	0,149	0,882	201	204
Sk22_09	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	-0,007	0,145	0,885	204	207
Jan14	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	0,006	0,118	0,906	165	163
Ur17_9	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,006	0,106	0,916	172	174
Sk22_09	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	0,005	0,098	0,922	196	194
Jan14	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,003	0,061	0,952	145	144
Jan14	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,003	0,054	0,957	159	160
Jan14	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	0,003	0,054	0,957	177	176
Ur17_9	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,003	0,052	0,959	168	169
NAO2	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,003	0,051	0,960	197	198
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	-0,003	0,058	0,954	154	155
Jan14	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	0,000	0,000	1	182	182
Sk22_09	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	0,000	0,000	1	174	174
Ur17_9	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	0,000	0,000	1	197	197

Таблица П7 i. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: раса Сок, таксон B: Сибирские расы, таксон C: раса Москва

Taxa composition				Statistics				
A	**B**	**C**	**Outgroup**	**Z-score**	**D raw statistic**	**P-value**	**Number of sites with ABBA pattern**	**Number of sites with BABA pattern**
D07_8	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,145	2,805	0,005	153	205
Jo_7	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,139	2,725	0,006	177	234
Jo_7	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,131	2,617	0,009	189	246
Jo_7	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,126	2,608	0,009	180	232
Jo_7	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,129	2,573	0,010	169	219
Jo_7	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,126	2,484	0,013	173	223
D07_8	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,123	2,443	0,015	167	214
D07_8	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,126	2,370	0,018	149	192
Jo_7	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,104	2,277	0,023	190	234
D07_8	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,109	2,199	0,028	172	214
D07_2	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,108	2,092	0,036	174	216
Jo_7	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,109	2,081	0,037	167	208
D07_2	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,109	2,058	0,040	155	193
Jo_7	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,103	2,006	0,045	183	225
D07_8	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,098	1,966	0,049	174	212
D09_3	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,104	1,961	0,050	155	191
D09_3	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,094	1,863	0,062	178	215
Jo_7	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	-0,089	1,825	0,068	185	221
Jo_7	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,086	1,812	0,070	196	233
Jo_7	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	-0,091	1,777	0,076	174	209
Jo_7	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,088	1,751	0,080	181	216

Jo_7	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	-0,088	1,747	0,081	182	217
Jo_7	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,091	1,733	0,083	169	203
Jo_7	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,088	1,666	0,096	166	198
Jo_7	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,087	1,661	0,097	174	207
D07_6	Kra460	Kru13_2009	Kri33B3	-0,090	1,659	0,097	172	206
D09_3	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,082	1,606	0,108	168	198
D07_8	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,077	1,570	0,116	179	209
Jo_7	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	-0,081	1,553	0,120	171	201
Jo_7	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,075	1,548	0,122	184	214
Jo_7	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,075	1,543	0,123	196	228
Jo_7	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,082	1,543	0,123	162	191
D07_8	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,079	1,528	0,127	169	198
Jo_7	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,079	1,511	0,131	176	206
Jo_7	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	-0,075	1,491	0,136	191	222
Jo_7	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	-0,070	1,487	0,137	187	215
Jo_7	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,072	1,481	0,139	187	216
Jo_7	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,078	1,465	0,143	166	194
D07_2	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,070	1,455	0,146	185	213
D07_6	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,074	1,441	0,150	175	203
D07_8	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,072	1,433	0,152	174	201
D07_8	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,077	1,430	0,153	173	202
D07_2	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	0,070	1,425	0,154	222	193
D07_2	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,071	1,407	0,160	184	212
Jo_7	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	-0,072	1,404	0,160	173	200
D07_6	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,071	1,373	0,170	151	174
D07_2	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	0,069	1,359	0,174	210	183
D07_2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,066	1,351	0,177	191	218
D07_2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,065	1,344	0,179	188	214
D07_6	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,069	1,316	0,188	175	201
D07_8	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,063	1,299	0,194	185	210
Jo_7	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,063	1,290	0,197	186	211
D07_2	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,065	1,282	0,200	172	196
D07_2	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,060	1,257	0,209	188	212
D07_2	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,063	1,256	0,209	185	210
D07_8	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,064	1,236	0,217	169	192
D07_8	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	-0,065	1,233	0,218	173	197
D09_3	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,060	1,201	0,230	181	204
D07_2	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,059	1,183	0,237	185	208
Jo_7	V13_5	Kru13_2009	Kri22C6	-0,061	1,162	0,245	170	192
D07_6	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	0,060	1,161	0,246	212	188
D07_6	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	0,060	1,120	0,263	178	158
D07_2	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,058	1,069	0,285	153	172
D07_6	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,056	1,052	0,293	198	177
D07_6	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,057	1,025	0,305	176	157
D07_6	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,050	1,021	0,307	179	198
D07_8	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,050	1,018	0,309	190	210
D09_3	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,053	1,016	0,310	210	189
D07_2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	0,049	1,013	0,311	202	183
D07_6	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	0,049	1,008	0,313	213	193
D07_2	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,046	0,978	0,328	214	195
D07_8	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,050	0,973	0,331	179	198

D09_3	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	-0,046	0,948	0,343	177	194
D07_2	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	0,047	0,943	0,346	200	182
D07_8	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,052	0,943	0,346	154	171
Jo_7	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,046	0,930	0,352	199	218
Jo_7	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	-0,051	0,916	0,359	167	185
D07_2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,048	0,908	0,364	167	184
D09_3	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	0,046	0,906	0,365	204	186
D07_2	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,046	0,903	0,367	166	182
D07_6	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	0,047	0,888	0,375	202	184
D07_8	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,043	0,885	0,376	189	206
D07_8	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	-0,043	0,884	0,377	190	207
D09_3	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,046	0,884	0,377	167	183
Jo_7	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	-0,047	0,875	0,382	192	211
D09_3	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,046	0,872	0,383	165	181
D07_8	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,046	0,863	0,388	188	206
D07_8	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,041	0,855	0,393	188	204
D09_3	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,044	0,853	0,393	186	203
D07_2	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	0,044	0,842	0,400	214	196
D07_6	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	0,042	0,825	0,409	200	184
D09_3	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,042	0,814	0,416	171	186
D09_3	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,039	0,797	0,426	196	212
D07_2	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,038	0,790	0,429	201	217
D07_8	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,042	0,783	0,434	169	184
D07_6	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	0,040	0,783	0,434	206	190
D07_2	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,040	0,780	0,435	170	184
D07_8	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,042	0,777	0,437	171	186
D07_2	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	0,042	0,776	0,438	199	183
D07_6	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	0,040	0,776	0,438	208	192
D09_3	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,040	0,775	0,438	179	194
D09_3	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	0,037	0,771	0,441	212	197
D07_2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,037	0,767	0,443	195	210
D07_2	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	0,038	0,757	0,449	207	192
D09_3	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,038	0,756	0,450	192	207
D07_6	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,038	0,747	0,455	175	189
D07_6	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	0,036	0,737	0,461	215	200
Jo_7	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,036	0,716	0,474	172	185
D07_6	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	0,038	0,707	0,480	192	178
D09_3	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	0,036	0,705	0,481	203	189
D07_6	V13_5	Kru13_909	Kri22C6	-0,039	0,703	0,482	162	175
D09_3	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,036	0,693	0,488	187	201
D09_3	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,033	0,678	0,497	192	205
D07_6	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	0,033	0,635	0,526	202	189
D07_2	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,033	0,623	0,533	188	176
D07_6	BSH17_45	Kru13_2009	Kri39A8	-0,031	0,615	0,539	189	201
D09_3	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	0,032	0,601	0,548	195	183
D07_6	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,029	0,590	0,555	199	211
Jo_7	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,027	0,590	0,555	215	227
D07_6	BSH17_45	Kru13_909	Kri22C6	-0,030	0,582	0,561	164	174
D09_3	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,029	0,582	0,561	202	214
D09_3	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33B3	-0,029	0,573	0,567	199	211
D09_3	Kra460	Kru13_2009	Kri39A8	-0,029	0,572	0,567	184	195

D07_2	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	0,030	0,569	0,570	190	179
D07_8	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	-0,028	0,568	0,570	188	199
D07_2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,030	0,556	0,578	179	190
D07_8	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,028	0,550	0,582	190	201
D09_3	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	0,026	0,539	0,590	196	186
D07_6	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	0,029	0,535	0,593	193	182
D09_3	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,028	0,535	0,593	188	199
D07_6	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	0,027	0,516	0,606	192	182
D07_6	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	-0,026	0,515	0,606	185	195
D07_8	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,024	0,498	0,619	202	212
Jo_7	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,025	0,487	0,627	176	185
Jo_7	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,026	0,486	0,627	168	177
D09_3	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,026	0,482	0,630	169	178
D07_6	V13_5	Kru13_909	Kri33C4	0,024	0,471	0,638	194	185
D07_2	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,023	0,464	0,643	190	199
D07_8	BSH17_53	Kru13_909	Kri27A7	-0,024	0,462	0,644	183	192
D09_3	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	-0,023	0,461	0,645	187	196
D07_6	BSH17_53	Kru13_2009	Kri39A8	-0,022	0,457	0,648	197	206
D09_3	BSH17_45	Kru13_909	Kri39A8	-0,022	0,431	0,666	200	209
D09_3	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	-0,022	0,430	0,667	174	182
Jo_7	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,023	0,425	0,671	168	176
D07_6	Kra460	Kru13_2009	Kri33C4	0,020	0,401	0,688	204	196
D07_8	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	-0,020	0,396	0,692	196	204
D09_3	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	0,018	0,372	0,710	194	187
Jo_7	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,018	0,361	0,718	192	199
D07_6	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,018	0,359	0,719	195	202
Jo_7	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	-0,019	0,352	0,725	184	191
D07_2	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	-0,017	0,349	0,727	204	211
D07_2	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	0,019	0,347	0,729	183	176
Jo_7	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,018	0,345	0,730	196	203
D07_6	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	-0,018	0,344	0,731	193	200
D09_3	Kra460	Kru13_909	Kri39A8	-0,017	0,338	0,736	198	205
D09_3	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,016	0,332	0,740	181	187
D07_6	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	0,018	0,331	0,741	173	167
D07_8	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,016	0,320	0,749	187	193
D07_2	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	0,015	0,290	0,772	197	191
D07_2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	0,014	0,263	0,792	185	180
D07_2	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,013	0,261	0,794	191	196
D07_2	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	0,013	0,252	0,801	188	183
D07_8	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	-0,013	0,250	0,803	191	196
D09_3	Kra460	Kru13_909	Kri33C4	-0,013	0,250	0,803	194	199
D07_8	Kra460	Kru13_909	Kri27A7	0,012	0,234	0,815	209	204
D07_8	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	0,010	0,214	0,830	193	189
D07_8	BSH17_53	Kru13_909	Kri22C6	-0,011	0,214	0,831	173	177
D09_3	BSH17_53	Kru13_2009	Kri33C4	-0,011	0,213	0,831	179	183
D09_3	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,011	0,210	0,834	185	189
D09_3	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	-0,011	0,206	0,837	180	184
D09_3	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,011	0,206	0,837	186	190
D07_2	BSH17_53	Kru13_2009	Kri27A7	-0,010	0,203	0,839	197	201
D07_6	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	-0,011	0,197	0,844	181	185
D07_2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	-0,010	0,191	0,849	196	200

Jo_7	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,009	0,169	0,866	176	173
D07_8	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,009	0,164	0,870	177	174
D07_8	BSH17_45	Kru13_2009	Kri22C6	-0,009	0,155	0,877	174	177
D07_6	Kra460	Kru13_2009	Kri27A7	0,008	0,154	0,878	185	182
D07_6	V13_5	Kru13_2009	Kri39A8	0,008	0,154	0,878	189	186
D07_6	V13_5	Kru13_2009	Kri27A7	-0,008	0,154	0,878	189	192
D07_8	Kra460	Kru13_909	Kri33B3	0,008	0,153	0,878	189	186
D07_6	V13_5	Kru13_2009	Kri33B3	-0,005	0,107	0,915	182	184
D07_6	BSH17_53	Kru13_909	Kri33B3	-0,005	0,105	0,916	183	185
D07_8	Kra460	Kru13_2009	Kri22C6	-0,006	0,104	0,917	177	179
D09_3	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,005	0,099	0,921	188	190
D09_3	BSH17_45	Kru13_909	Kri33C4	0,005	0,097	0,923	198	196
D07_8	BSH17_45	Kru13_909	Kri33B3	-0,005	0,096	0,923	192	194
D09_3	BSH17_53	Kru13_909	Kri39A8	0,002	0,055	0,956	201	200
D07_6	BSH17_53	Kru13_2009	Kri22C6	-0,003	0,054	0,957	181	182
D09_3	Kra460	Kru13_909	Kri22C6	0,003	0,053	0,958	175	174
D07_8	BSH17_45	Kru13_909	Kri27A7	0,003	0,053	0,958	184	183
D07_2	V13_5	Kru13_909	Kri27A7	0,003	0,053	0,958	189	188
D07_8	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33C4	-0,003	0,052	0,959	190	191
D07_8	BSH17_53	Kru13_909	Kri33C4	0,003	0,051	0,959	191	190
D07_8	BSH17_45	Kru13_2009	Kri27A7	0,003	0,050	0,960	199	198
D07_2	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	-0,003	0,050	0,960	198	199
D07_6	V13_5	Kru13_2009	Kri33C4	0,003	0,049	0,961	193	192
D07_2	V13_5	Kru13_909	Kri39A8	0,000	0,000	1	194	194
D07_2	BSH17_45	Kru13_2009	Kri33B3	0,000	0,000	1	195	195
D07_6	V13_5	Kru13_909	Kri33B3	0,000	0,000	1	180	180

Таблица П7 j. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: раса Серов, таксон B: раса Новосибирск, таксон C: раса Москва.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Число сайтов с ABBA паттерном**	**Число сайтов с BABA паттерном**
Jan11	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,165	3,238	0,001	149	208
Jan11	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,145	2,975	0,003	171	229
Jan11	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,143	2,758	0,006	159	212
Jan11	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,142	2,716	0,007	157	209
Jan11	S2	Kru13_2009	Kri33C4	-0,135	2,676	0,007	157	206
Jan11	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,139	2,662	0,008	164	217
Jan11	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,137	2,517	0,012	139	183
Jan11	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,133	2,428	0,015	153	200
Jan11	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	-0,127	2,417	0,016	158	204
Jan11	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,117	2,400	0,016	159	201
Jan11	S3	Kru13_2009	Kri33C4	-0,112	2,232	0,026	155	194
Jan11	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,113	2,224	0,026	172	216
Jan14	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,115	2,208	0,027	169	213
Jan11	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,110	2,121	0,034	166	207
Ur17_9	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,110	2,046	0,041	157	196
Jan11	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,107	2,035	0,042	162	201

Jan11	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,097	2,010	0,044	176	214
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,102	1,979	0,048	158	194
Ur17_9	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,105	1,969	0,049	145	179
Sk22_09	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,102	1,951	0,051	177	217
Sk22_09	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,098	1,935	0,053	180	219
Jan11	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,104	1,930	0,054	160	197
NAO2	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,099	1,925	0,054	173	211
Ur17_9	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,097	1,894	0,058	173	210
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,096	1,880	0,060	183	222
Ur17_9	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,091	1,846	0,065	169	203
NAO2	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,099	1,840	0,066	151	184
Sk22_09	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,092	1,819	0,069	172	207
Jan11	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,092	1,800	0,072	172	207
NAO2	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,090	1,764	0,078	172	206
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,088	1,749	0,080	177	211
NAO2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,086	1,709	0,087	192	228
NAO2	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,085	1,637	0,102	188	223
Jan14	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,089	1,635	0,102	159	190
NAO2	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,081	1,596	0,110	182	214
Sk22_09	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,088	1,591	0,112	156	186
NAO2	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,077	1,571	0,116	181	211
Sk22_09	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,081	1,564	0,118	164	193
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,086	1,562	0,118	164	195
Sk22_09	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,077	1,544	0,123	168	196
NAO2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,075	1,540	0,124	186	216
Jan14	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,081	1,538	0,124	164	193
Sk22_09	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,083	1,525	0,127	172	203
Jan11	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,079	1,523	0,128	158	185
NAO2	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,073	1,505	0,132	183	212
Jan11	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,082	1,502	0,133	163	192
NAO2	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,075	1,471	0,141	166	193
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,074	1,457	0,145	194	225
Sk22_09	S3	Kru13_2009	Kri33C4	-0,070	1,448	0,148	180	207
Sk22_09	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,066	1,438	0,151	185	211
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,071	1,424	0,154	184	212
Jan14	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,079	1,422	0,155	146	171
Jan14	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	-0,078	1,397	0,162	165	193
Jan14	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,069	1,391	0,164	181	208
Sk22_09	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,070	1,380	0,168	173	199
NAO2	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,066	1,343	0,179	185	211
Sk22_09	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,070	1,342	0,179	172	198
Ur17_9	S2	Kru13_2009	Kri33C4	0,069	1,310	0,190	202	176
Jan11	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,065	1,289	0,197	166	189
NAO2	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,063	1,249	0,211	172	195
Jan14	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,065	1,222	0,222	174	198
NAO2	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,062	1,220	0,222	173	196
NAO2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,059	1,209	0,227	183	206
Jan11	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	-0,064	1,209	0,227	182	207
Jan14	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,061	1,191	0,233	169	191
NAO2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,058	1,171	0,242	169	190
Sk22_09	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,056	1,158	0,247	193	216

NAO2	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,056	1,147	0,251	185	207
Jan14	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,060	1,136	0,256	173	195
Sk22_09	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,062	1,110	0,267	152	172
NAO2	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,057	1,093	0,274	158	177
Sk22_09	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,053	1,030	0,303	180	200
Jan11	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,051	1,018	0,309	167	185
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	0,054	1,013	0,311	204	183
NAO2	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,054	0,996	0,319	183	204
NAO2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,049	0,995	0,320	176	194
Jan14	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	0,054	0,952	0,341	184	165
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,053	0,933	0,351	160	144
Sk22_09	S2	Kru13_2009	Kri33C4	-0,046	0,902	0,367	175	192
Jan11	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,051	0,881	0,378	155	140
Sk22_09	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,046	0,864	0,388	186	204
Jan11	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,049	0,855	0,392	145	160
Jan14	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,043	0,848	0,396	189	206
NAO2	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,044	0,835	0,404	194	212
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,038	0,743	0,457	188	203
Ur17_9	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,038	0,725	0,469	176	190
NAO2	S2	Kru13_2009	Kri33C4	-0,037	0,717	0,474	194	209
Ur17_9	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,036	0,700	0,484	172	185
Jan14	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,039	0,688	0,491	159	147
Jan14	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,036	0,673	0,501	176	189
Jan14	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,034	0,644	0,520	169	181
Ur17_9	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,030	0,592	0,554	176	187
Ur17_9	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,030	0,583	0,560	179	190
Ur17_9	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,029	0,574	0,566	169	179
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	-0,031	0,571	0,568	171	182
Ur17_9	S3	Kru13_2009	Kri27A7	0,031	0,567	0,571	168	158
NAO2	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,030	0,565	0,572	180	191
Sk22_09	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,028	0,558	0,577	210	222
Ur17_9	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,026	0,531	0,596	189	199
NAO2	S3	Kru13_2009	Kri33C4	-0,025	0,524	0,601	197	207
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	-0,026	0,512	0,609	207	218
Jan11	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,027	0,507	0,612	165	174
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	0,026	0,497	0,619	200	190
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	0,024	0,490	0,624	211	201
Jan11	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,026	0,477	0,633	171	180
NAO2	S3	Kru13_2009	Kri27A7	-0,024	0,472	0,637	184	193
NAO2	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	-0,025	0,468	0,640	157	165
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	0,022	0,450	0,652	205	196
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	0,023	0,445	0,656	177	169
Jan14	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,022	0,429	0,668	174	182
NAO2	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	-0,022	0,427	0,669	204	213
Sk22_09	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,021	0,423	0,672	190	198
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,023	0,411	0,681	167	175
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,021	0,381	0,704	161	168
Sk22_09	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,020	0,370	0,711	176	169
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	0,018	0,361	0,718	198	191
Jan14	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,019	0,356	0,722	178	185
Ur17_9	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,018	0,356	0,722	193	200

Ur17_9	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,020	0,353	0,724	172	179
NAO2	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	-0,018	0,349	0,727	193	200
Jan14	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,016	0,330	0,742	184	190
Jan11	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	-0,016	0,316	0,752	184	190
Jan14	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,015	0,305	0,761	195	201
Ur17_9	S3	Kru13_2009	Kri22C6	0,015	0,283	0,777	164	159
Ur17_9	S3	Kru13_2009	Kri33C4	0,014	0,269	0,788	185	180
Jan11	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,014	0,264	0,792	181	186
Jan11	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	-0,014	0,264	0,792	173	178
NAO2	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	-0,013	0,263	0,792	184	189
Jan14	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	-0,014	0,259	0,796	177	182
Jan14	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,013	0,259	0,796	183	188
NAO2	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	-0,013	0,257	0,797	188	193
Jan14	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,013	0,223	0,823	158	162
Ur17_9	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,011	0,219	0,827	182	186
Jan14	S2	Kru13_2009	Kri33C4	-0,011	0,217	0,829	179	183
Sk22_09	S3	Kru13_2009	Kri27A7	0,011	0,202	0,840	188	184
Jan14	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,008	0,163	0,871	176	179
Sk22_09	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,008	0,157	0,875	185	188
Jan11	S3	Kru13_2009	Kri27A7	-0,009	0,157	0,875	174	177
Ur17_9	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,008	0,152	0,879	194	197
Jan14	S2	Kru13_2009	Kri39A8	0,008	0,152	0,879	192	189
Jan14	S3	Kru13_2009	Kri33C4	-0,008	0,150	0,881	188	191
Ur17_9	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,006	0,106	0,916	176	178
Jan14	S3	Kru13_2009	Kri27A7	-0,005	0,102	0,919	181	183
Jan14	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,003	0,055	0,956	170	171
Jan14	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,003	0,054	0,957	167	168
Ur17_9	S3	Kru13_2009	Kri33B3	0,003	0,054	0,957	185	184
Jan14	S3	Kru13_2009	Kri33B3	0,003	0,051	0,960	192	191
NAO2	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,003	0,050	0,960	199	200
Ur17_9	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,017	0,295	0,768	143	148
Jan14	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	0,000	0,000	1	180	180

Таблица П7 k. Результаты тестов ABBA|BABA. Таксон A: раса Сок, таксон B: раса Новосибирск, таксон C: раса Москва.

Состав таксонов				Статистики				
A	**B**	**C**	**Внешняя группа**	**Z статистика**	**D статистика**	**Значение P**	**Number of sites with ABBA pattern**	**Number of sites with BABA pattern**
Jo_7	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,204	4,066	0,000	162	245
Jo_7	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,186	3,861	0,000	162	236
Jo_7	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,188	3,636	0,000	171	250
Jo_7	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,160	3,307	0,001	178	246
Jo_7	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,153	2,916	0,004	158	215
Jo_7	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,122	2,587	0,010	195	249
Jo_7	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,121	2,405	0,016	178	227
D07_8	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,114	2,285	0,022	160	201
Jo_7	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,112	2,191	0,028	186	233
Jo_7	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,104	1,993	0,046	180	222

D09_3	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,096	1,964	0,050	183	222
Jo_7	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	-0,091	1,891	0,059	185	222
Jo_7	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,086	1,693	0,091	185	220
Jo_7	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,085	1,688	0,091	184	218
D07_8	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,085	1,647	0,100	178	211
Jo_7	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,082	1,610	0,107	190	224
D09_3	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,077	1,591	0,112	187	218
D09_3	S3	Kru13_2009	Kri27A7	0,073	1,501	0,133	198	171
D07_8	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,075	1,465	0,143	185	215
D07_8	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,072	1,450	0,147	187	216
D07_8	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,075	1,448	0,148	173	201
D07_8	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,073	1,442	0,149	171	198
D09_3	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,066	1,426	0,154	183	209
D07_8	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,074	1,415	0,157	174	202
D07_6	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,079	1,375	0,169	177	151
D09_3	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	0,072	1,331	0,183	202	175
D07_2	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	0,067	1,317	0,188	216	189
D07_8	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,065	1,311	0,190	188	214
D09_3	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,070	1,306	0,191	174	200
D09_3	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,070	1,306	0,192	165	190
Jo_7	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,062	1,288	0,198	188	213
Jo_7	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	-0,060	1,273	0,203	205	231
D07_2	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	0,071	1,268	0,205	196	170
D07_2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,062	1,262	0,207	188	213
D07_6	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	0,067	1,262	0,207	200	175
Jo_7	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	-0,057	1,224	0,221	190	213
D07_8	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,059	1,223	0,221	190	214
D09_3	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	0,057	1,207	0,228	212	189
D07_2	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,065	1,207	0,228	173	152
D07_8	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,058	1,191	0,234	188	211
D07_6	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,058	1,165	0,244	178	200
D07_2	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	0,057	1,095	0,274	204	182
D07_6	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	0,055	1,073	0,283	210	188
Jo_7	S3	Kru13_2009	Kri27A7	-0,049	1,017	0,309	194	214
D07_2	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,056	1,016	0,310	167	187
D09_3	S3	Kru13_2009	Kri39A8	0,052	0,999	0,318	192	173
D07_2	S3	Kru13_909	Kri33C4	0,051	0,995	0,320	208	188
D07_2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,050	0,975	0,329	181	200
D07_2	S3	Kru13_909	Kri27A7	0,049	0,975	0,330	191	173
D07_8	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,053	0,960	0,337	161	179
D09_3	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,046	0,948	0,343	185	203
D09_3	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,045	0,944	0,345	190	208
D07_8	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,046	0,932	0,351	196	215
Jo_7	S3	Kru13_2009	Kri22C6	0,046	0,921	0,357	203	185
D09_3	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,046	0,868	0,385	172	157
D07_6	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,041	0,861	0,389	189	205
D07_6	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,043	0,859	0,391	179	195
Jo_7	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,040	0,856	0,392	217	235
D07_2	S2	Kru13_909	Kri33B3	-0,042	0,837	0,403	192	209
D07_2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,042	0,804	0,421	172	187
D07_8	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,040	0,788	0,431	179	194

D07_6	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	0,040	0,785	0,432	210	194
Jo_7	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,036	0,770	0,442	214	230
D09_3	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,040	0,759	0,448	181	196
D07_6	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	0,039	0,741	0,459	187	173
D07_6	S3	Kru13_2009	Kri39A8	0,038	0,733	0,463	189	175
D07_2	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,036	0,700	0,484	174	187
D07_6	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,036	0,670	0,503	174	187
D09_3	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,033	0,669	0,503	191	204
D07_6	S2	Kru13_909	Kri22C6	-0,035	0,664	0,507	167	179
D07_2	S2	Kru13_2009	Kri33C4	0,034	0,659	0,510	199	186
D07_6	S2	Kru13_2009	Kri27A7	0,035	0,654	0,513	190	177
D07_6	S3	Kru13_2009	Kri27A7	0,034	0,647	0,518	197	184
D07_8	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	-0,034	0,643	0,521	184	197
D09_3	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	0,031	0,638	0,523	216	203
D07_6	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33B3	-0,031	0,638	0,523	203	216
D09_3	S3	Kru13_909	Kri27A7	0,031	0,622	0,534	182	171
D09_3	S3	Kru13_2009	Kri22C6	0,032	0,615	0,538	177	166
Jo_7	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,031	0,611	0,541	185	174
Jo_7	S2	Kru13_2009	Kri33C4	-0,030	0,606	0,544	193	205
Jo_7	S3	Kru13_2009	Kri33C4	-0,027	0,596	0,551	197	208
D07_8	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,031	0,596	0,551	185	197
Jo_7	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,028	0,584	0,559	209	221
D07_6	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,030	0,579	0,563	178	189
Jo_7	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,028	0,571	0,568	188	199
D07_2	S2	Kru13_909	Kri39A8	-0,028	0,566	0,571	190	201
D07_2	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,031	0,563	0,573	174	185
D07_6	S2	Kru13_2009	Kri39A8	0,029	0,560	0,576	192	181
D07_2	S3	Kru13_909	Kri33B3	0,029	0,555	0,579	197	186
Jo_7	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	-0,026	0,546	0,585	206	217
D07_8	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,026	0,544	0,587	185	195
D07_8	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,029	0,532	0,595	183	194
D07_8	Tel12_1	Kru13_909	Kri22C6	0,028	0,525	0,599	165	156
D07_6	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,027	0,512	0,609	180	190
D07_8	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,028	0,508	0,612	173	183
D09_3	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	0,025	0,504	0,614	209	199
D07_8	Tel12_1	Kru13_909	Kri27A7	0,027	0,488	0,626	191	181
D07_8	S3	Kru13_2009	Kri33C4	-0,024	0,482	0,630	182	191
D07_8	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,025	0,480	0,631	174	183
D07_8	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,024	0,470	0,639	183	192
D07_6	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,025	0,468	0,640	178	187
D07_2	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	0,024	0,467	0,640	194	185
D07_8	S2	Kru13_2009	Kri33C4	-0,023	0,452	0,651	187	196
D07_6	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	0,024	0,439	0,661	174	166
D07_6	S3	Kru13_909	Kri33C4	-0,022	0,431	0,667	180	188
D07_6	S3	Kru13_909	Kri27A7	-0,023	0,425	0,671	172	180
Jo_7	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	0,022	0,422	0,673	186	178
D07_6	S3	Kru13_2009	Kri33C4	0,020	0,411	0,681	207	199
D07_2	S3	Kru13_2009	Kri33C4	0,021	0,410	0,681	192	184
Jo_7	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,020	0,409	0,683	192	200
D07_2	S3	Kru13_2009	Kri33B3	-0,020	0,407	0,684	192	200
D07_2	S2	Kru13_909	Kri27A7	-0,021	0,396	0,692	186	194

D07_2	S2	Kru13_909	Kri33C4	0,020	0,379	0,704	203	195
D07_2	S2	Kru13_2009	Kri27A7	-0,018	0,366	0,714	193	200
Jo_7	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,017	0,356	0,722	197	204
D07_8	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,018	0,332	0,740	168	174
D07_8	S3	Kru13_909	Kri33B3	-0,016	0,325	0,745	188	194
Jo_7	S2	Kru13_2009	Kri22C6	-0,016	0,321	0,748	187	193
D09_3	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,017	0,310	0,757	170	176
D07_8	S3	Kru13_2009	Kri27A7	0,016	0,306	0,760	188	182
D07_6	S3	Kru13_2009	Kri22C6	-0,017	0,304	0,761	169	175
D07_6	Tel12_1	Kru13_2009	Kri33C4	-0,015	0,288	0,773	199	205
D07_6	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,015	0,275	0,783	166	171
D09_3	Tel12_1	Kru13_2009	Kri39A8	-0,013	0,264	0,792	184	189
D09_3	S2	Kru13_2009	Kri22C6	0,013	0,261	0,794	189	184
D07_6	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,013	0,257	0,797	187	192
D07_2	S3	Kru13_909	Kri39A8	0,013	0,256	0,798	200	195
D09_3	S3	Kru13_2009	Kri33B3	0,013	0,250	0,802	198	193
D09_3	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,013	0,250	0,802	189	194
D09_3	S3	Kru13_909	Kri22C6	-0,011	0,220	0,826	174	178
D07_2	S3	Kru13_909	Kri22C6	0,011	0,208	0,835	178	174
D07_2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,011	0,208	0,835	185	189
D07_8	Tel12_1	Kru13_909	Kri33B3	-0,010	0,206	0,836	195	199
D09_3	S2	Kru13_2009	Kri33C4	0,011	0,205	0,838	190	186
D09_3	S3	Kru13_909	Kri39A8	-0,010	0,204	0,838	197	201
D07_2	S2	Kru13_2009	Kri33B3	-0,010	0,203	0,839	198	202
D07_2	S3	Kru13_2009	Kri27A7	0,010	0,202	0,840	195	191
D07_8	Tel12_1	Kru13_2009	Kri27A7	-0,008	0,162	0,871	192	195
D09_3	S3	Kru13_2009	Kri33C4	0,008	0,158	0,875	191	188
D07_2	S3	Kru13_2009	Kri39A8	-0,008	0,155	0,877	197	200
D09_3	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,008	0,149	0,881	196	199
D07_2	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	-0,006	0,111	0,912	159	161
D07_6	S2	Kru13_2009	Kri22C6	0,006	0,107	0,915	175	173
D07_2	S2	Kru13_2009	Kri39A8	-0,005	0,103	0,918	200	202
D07_6	S2	Kru13_2009	Kri33C4	0,005	0,102	0,918	197	195
D07_6	S2	Kru13_909	Kri33C4	-0,005	0,102	0,919	189	191
D09_3	Tel12_1	Kru13_2009	Kri22C6	0,003	0,054	0,957	174	173
D07_6	Tel12_1	Kru13_909	Kri39A8	-0,003	0,052	0,959	189	190
D07_8	Tel12_1	Kru13_909	Kri33C4	0,003	0,051	0,959	196	195
D09_3	S2	Kru13_2009	Kri27A7	0,000	0,000	1	199	199

ПРИЛОЖЕНИЕ 8. МОЛЕКУЛЯРНОЕ ДАТИРОВАНИЕ НА ОСНОВЕ ПОЛНЫХ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ГЕНОМОВ.

Анализы проведены на основе набора данных, включающего 17 полных митохондриальных геномов видов рода *Sorex*.
S. araneus: KT210896, MN122909, MN122847
S. daphaenodon: MK110676
S. tundrensis: KM067275
S. mirabilis: MF438265
S. ex gr. cylindricauda: KF696672, KT023074
S. unguiculatus: AB061527
S. isodon: MG983792
S. caecutiens: MF374796
S. cansulus (в GenBank обозначен как *S. sinalis*): KY814925
S. minutus: MN122904
S. minutissimus: MK641805, MH823669
S. gracillimus: MF426913
S. roboratus: KY930906

В анализ включены только 12 белок-кодирующих генов, расположенных на тяжёлой цепи митохондриального генома. Длина выравнивания составила 10 779 п.н. (3 593 кодона). Анализ в BEAST 1.10.4 проводился на основе трансверсий в 3-й позиции кодонов. Третьи позиции кодонов были перекодированы в A или C, частоты оснований заданы как эмпирические, параметр κ модели HKY зафиксирован на уровне 0,5. Гетерогенность скоростей моделировалась гамма-распределением. Использовались модель расслабленных логнормальных молекулярных часов и модель рождение–смерть (birth–death) для описания формы дерева.

Топология дерева была зафиксирована с включением следующих клад:

A) *S. araneus* + *S. tundrensis* + *S. daphaenodon* (= группа *S. araneus*)

B) группа *S. araneus* + *S. roboratus*

C) *S. caecutiens* + *S. cansulus*

D) *S. unguiculatus* + *S. isodon*

E) *S. caecutiens* + *S. cansulus* + *S. unguiculatus* + *S. isodon* (= группа *S. caecutiens*)

F) *S. minutus* + *S. gracillimus* + *S. minutissimus* (= группа *S. minutus*)

G) группа *S. caecutiens* + группа *S. minutus*

H) группа *S. caecutiens* + группа *S. minutus* + группа *S. araneus* + *S. roboratus*

I) группа *S. caecutiens* + группа *S. minutus* + группа *S. araneus* + *S. roboratus* + *S. ex gr. cylindricauda*

Монофилия всех этих групп подтверждается филогенетическими реконструкциями Bannikova et al. (2018). Оценки возрастов узлов, полученные в настоящем исследовании,

использовались как вторичные калибровки в анализе BEAST. Все плотности калибровок моделировались логнормальными распределениями.

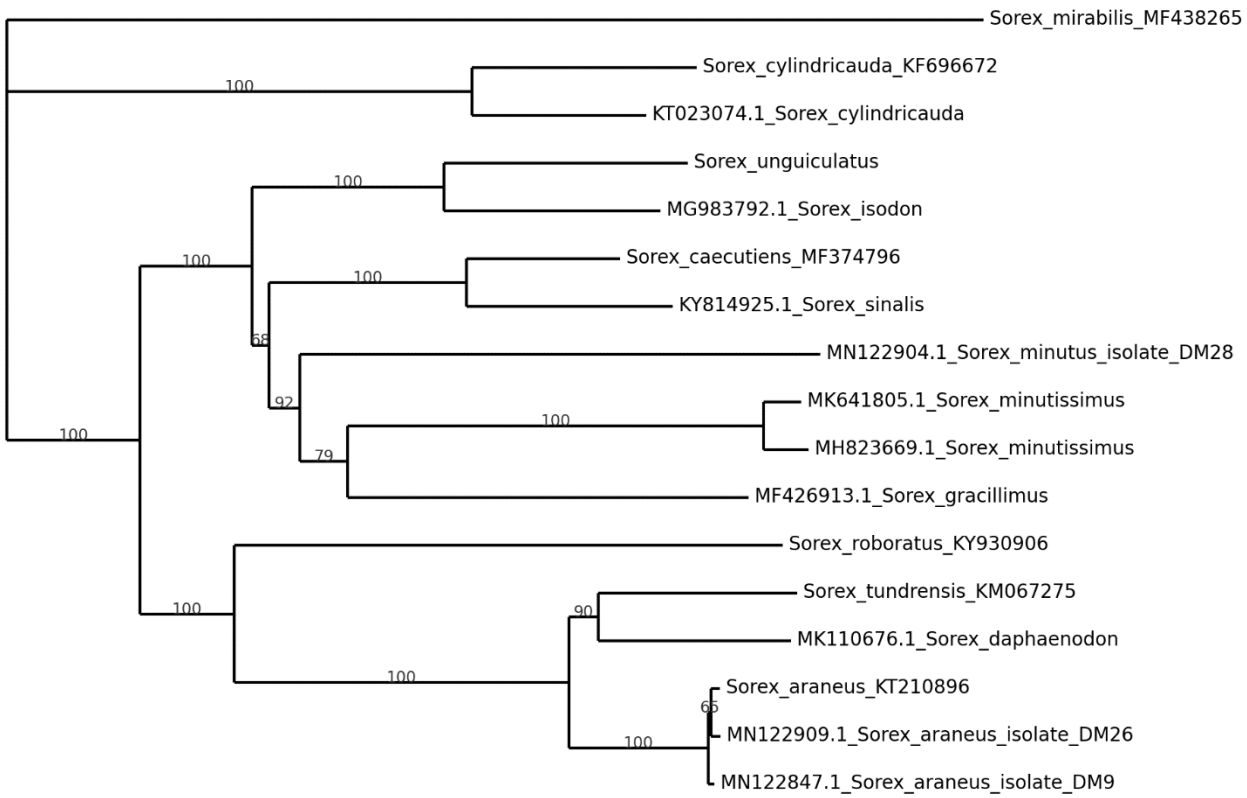
Узлы: априорное среднее (млн лет), стандартное отклонение в скобках

B) 3,56 (0,38)
E) 2,97 (0,38)
F) 2,57 (0,32)
G) 3,44 (0,385)
H) 3,98 (0,42)
I) 6,9 (0,77)

Длина цепи составила 50 млн поколений, отжиг (burn-in) — 10%.

В дополнение к молекулярному датированию было реконструировано ML-дерево в программе IQ-TREE с учётом всех типов замен и использованием отдельных моделей для каждой позиции кодона. Поддержка клад оценивалась по результатам 10 000 быстрых бутстреп-реплик. Полученная ML-топология (см. ниже) в целом согласуется с ядерным деревом из работы Bannikova et al. (2018), за исключением отсутствия группы *S. caecutiens*. Митохондриальное дерево включает кладу *S. tundrensis* + *S. daphaenodon*, что противоречит результатам анализов на основе гена *cytb* у Mackiewicz et al. (2017) и в настоящем исследовании.

ML-дерево (12 митохондриальных генов):



ПРИЛОЖЕНИЕ 9. РЕЗУЛЬТАТ АНАЛИЗА ХРОМОСОМНЫХ ДАННЫХ МЕТОДОМ МАКСИМАЛЬНОЙ ЭКОНОМИИ В ПРОГРАММЕ PAUP*VER.4.

Log file:

```
P A U P *
Version 4.0a (build 169) for 32-bit Microsoft Windows (built on Feb 10 2021 at 22:12:44)
Sat Jan 17 21:31:06 2026

        -----------------------------NOTICE-----------------------------
          This is a test version that is still changing rapidly.
          Please report bugs to dave@phylosolutions.com
        ----------------------------------------------------------------
Running on Intel(R) Core(TM) i7-7700 CPU @ 3.60GHz
    Current processor contains 4 CPU cores on 1 socket (hyperthreaded to 8 logical cores)
    Executable built for IA-32 architecture (64-bit word length)
    SSE vectorization enabled
    SSSE3 instructions supported
    Multithreading enabled using Pthreads
Processing of file "chomosome_parsimony2.txt" begins...
Data matrix has 20 taxa, 24 characters
Valid character-state symbols: 01
Missing data identified by '?'
1 tree read from TREES block; time used = 0.00 sec (CPU time = 0.00 sec)
Note: Input trees are rooted but current criterion and/or option settings would specify unrooted trees.  (You can deroot the trees using the
      'derootTrees' command.)
Processing of input file "chomosome_parsimony2.txt" completed.
paup> desc /apo chg;

Tree description:

  Optimality criterion = parsimony
    Character-status summary:
      Of 24 total characters:
        All characters are of type 'unord'
        All characters have equal weight
        2 characters are constant (proportion = 0.0833333)
        7 variable characters are parsimony-uninformative
        Number of parsimony-informative characters = 15
    Character-state optimization: Accelerated transformation (ACCTRAN)
                                  AncStates = "standard"
```

```
Tree 1 ("sptree mod"):
Tree length = 42
Consistency index (CI) = 0.5238
Homoplasy index (HI) = 0.4762
CI excluding uninformative characters = 0.4286
HI excluding uninformative characters = 0.5714
Retention index (RI) = 0.6154
Rescaled consistency index (RC) = 0.3223
                                                                                                                  /---------- angara irkutsk
                                                                                                        /---------21
                                                                                                        |         \---------- esayan strelka
                                                                                              /--------23
                                                                                              |         |         /---------- midenis R tomsk
                                                                                              |         \---------22
                                                                                     /---------24                  \---------- midenis L novosibirsk
                                                                                     |         |
                                                                           /--------26         \------------------------------- wsib novosibirsk
                                                                           |         |
                                                                           |         |                                 /---------- sural serov
                                                                           |         \-------------------------------25
                                                                  /---------28                                        \---------- nural serov
                                                                  |         |
                                                                  |         |                                         /---------- neuruss sk sok
                                                         /--------29         \----------------------------------------27
                                                         |         |                                                   \---------- neuruss
                                                /---------30         |
                                                |         |         \------------------------------------------------------------- lvolga sok
                                                |         |
                                                |         \------------------------------------------------------------------------ mvolga sok
                                       /--------33
                                       |         |                                                                        /---------- ladoga lemi
                                       |         |                                                                 /---------31
                                       |         |                                                                 |         \---------- ladoga Ilomantsi
                             /---------35         \-------------------------------------------------------------32
                             |         |                                                                           \--------------------- nkar ammarnas
                             |         |
                    /--------36         |                                                                        /---------- cruss neroosa
                    |        |         \-------------------------------------------------------------------------------------34
                    |        |                                                                                                \---------- nwruss moscow
                    |        |
----------39        \------------------------------------------------------------------------------------------------------------------ rum ulm
                    |
                    |                                                                                                       /---------- hun ulm
                    |                                                                                                 /---------37
                    |                                                                                                 |         \---------- austria ulm
                    \-------------------------------------------------------------------------------------------------------38
                                                                                                                        \--------------------- slovenia ulm
```

```
Character change lists:
Character    CI  Steps            Changes
----------------------------------------------------------------
1 (gk)    0.500      1    node_21 0 ==> 1 angara irkutsk
                     1    node_22 0 ==> 1 midenis R tomsk
2 (gm)    0.500      1    node_36 1 --> 0 node_35
                     1    node_34 0 --> 1 nwruss moscow
3 (go)    0.200      1    node_33 0 ==> 1 node_30
                     1    node_21 1 ==> 0 angara irkutsk
                     1    node_22 1 ==> 0 midenis R tomsk
                     1    node_31 0 ==> 1 ladoga Ilomantsi
                     1    node_34 0 ==> 1 cruss neroosa
5 (gq)    1.000      1    node_31 0 ==> 1 ladoga lemi
6 (hi)    0.333      1    node_35 1 ==> 0 node_33
                     1    node_24 0 --> 1 node_23
                     1    node_22 1 --> 0 midenis L novosibirsk
7 (hk)    1.000      1    node_31 0 ==> 1 ladoga lemi
8 (hn)    0.250      1    node_35 0 ==> 1 node_33
                     1    node_24 1 --> 0 node_23
                     1    node_22 0 --> 1 midenis L novosibirsk
                     1    node_31 1 ==> 0 ladoga lemi
10 (ik)   0.500      1    node_22 0 ==> 1 midenis L novosibirsk
                     1    node_24 0 ==> 1 wsib novosibirsk
11 (ip)   0.500      1    node_35 0 ==> 1 node_33
                     1    node_26 1 ==> 0 node_24
12 (km)   1.000      1    node_26 0 ==> 1 node_25
13 (kq)   0.333      1    node_35 0 --> 1 node_33
                     1    node_28 1 ==> 0 node_26
                     1    node_32 1 --> 0 node_31
14 (kr)   0.500      1    node_31 0 ==> 1 ladoga Ilomantsi
                     1    node_35 0 ==> 1 node_34
15 (mn)   0.500      1    node_22 0 ==> 1 midenis R tomsk
                     1    node_34 0 ==> 1 cruss neroosa
16 (mo)   1.000      1    node_31 0 ==> 1 ladoga lemi
17 (mp)   0.500      1    node_22 0 ==> 1 midenis L novosibirsk
                     1    node_24 0 ==> 1 wsib novosibirsk
18 (mq)   1.000      1    node_31 0 ==> 1 ladoga Ilomantsi
19 (mr)   0.500      1    node_33 0 ==> 1 node_30
                     1    node_28 1 ==> 0 node_26
20 (no)   1.000      1    node_34 0 ==> 1 nwruss moscow
21 (nq)   1.000      1    node_21 0 ==> 1 angara irkutsk
22 (nr)   1.000      1    node_31 0 ==> 1 ladoga lemi
23 (pq)   1.000      1    node_35 0 ==> 1 node_34
24 (qr)   0.500      1    node_28 0 ==> 1 node_26
                     1    node_23 1 ==> 0 node_21
```

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
node_36 --> node_35	2 (gm)	1	0.500	1 --> 0
node_35 --> node_33	6 (hi)	1	0.333	1 ==> 0
	8 (hn)	1	0.250	0 ==> 1
	11 (ip)	1	0.500	0 ==> 1
	13 (kq)	1	0.333	0 --> 1
node_33 --> node_30	3 (go)	1	0.200	0 ==> 1
	19 (mr)	1	0.500	0 ==> 1
node_28 --> node_26	13 (kq)	1	0.333	1 ==> 0
	19 (mr)	1	0.500	1 ==> 0
	24 (qr)	1	0.500	0 ==> 1
node_26 --> node_24	11 (ip)	1	0.500	1 ==> 0
node_24 --> node_23	6 (hi)	1	0.333	0 --> 1
	8 (hn)	1	0.250	1 --> 0
node_23 --> node_21	24 (qr)	1	0.500	1 ==> 0
node_21 --> angara irkutsk	1 (gk)	1	0.500	0 ==> 1
	3 (go)	1	0.200	1 ==> 0
	21 (nq)	1	1.000	0 ==> 1
node_22 --> midenis R tomsk	1 (gk)	1	0.500	0 ==> 1
	3 (go)	1	0.200	1 ==> 0
	15 (mn)	1	0.500	0 ==> 1
node_22 --> midenis L novosibirsk	6 (hi)	1	0.333	1 --> 0
	8 (hn)	1	0.250	0 --> 1
	10 (ik)	1	0.500	0 ==> 1
	17 (mp)	1	0.500	0 ==> 1
node_24 --> wsib novosibirsk	10 (ik)	1	0.500	0 ==> 1
	17 (mp)	1	0.500	0 ==> 1
node_26 --> node_25	12 (km)	1	1.000	0 ==> 1
node_32 --> node_31	13 (kq)	1	0.333	1 --> 0
node_31 --> ladoga lemi	5 (gq)	1	1.000	0 ==> 1
	7 (hk)	1	1.000	0 ==> 1
	8 (hn)	1	0.250	1 ==> 0
	16 (mo)	1	1.000	0 ==> 1
	22 (nr)	1	1.000	0 ==> 1
node_31 --> ladoga Ilomantsi	3 (go)	1	0.200	0 ==> 1
	14 (kr)	1	0.500	0 ==> 1
	18 (mq)	1	1.000	0 ==> 1
node_35 --> node_34	14 (kr)	1	0.500	0 ==> 1
	23 (pq)	1	1.000	0 ==> 1
node_34 --> cruss neroosa	3 (go)	1	0.200	0 ==> 1
	15 (mn)	1	0.500	0 ==> 1
node_34 --> nwruss moscow	2 (gm)	1	0.500	0 --> 1
	20 (no)	1	1.000	0 ==> 1