

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ  
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

*На правах рукописи*

**Распопова Александра Андреевна**

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

Специальность 1.5.12 Зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва – 2026

Диссертация подготовлена на кафедре зоологии позвоночных биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

**Научный руководитель** – *Банникова Анна Андреевна, доктор биологических наук*

**Официальные оппоненты** – *Баклушинская Ирина Юрьевна, доктор биологических наук.  
Институт биологии развития  
им. Н.К. Кольцова РАН, лаборатория эволюции генома и механизмов видообразования, главный научный сотрудник*

*Бородин Павел Михайлович, доктор биологических наук, профессор.  
Федеральный исследовательский центр  
Институт цитологии и генетики Сибирского  
отделения РАН, главный научный сотрудник*

*Матросова Вера Анатольевна, кандидат биологических наук.  
Институт молекулярной биологии  
им. В.А. Энгельгардта РАН, лаборатория механизмов и контроля трансляции, научный сотрудник*

Защита диссертации состоится «18» мая 2026 г. в 17 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3895/>

Автореферат разослан «\_\_» апреля 2026 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** 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 и внутривидовая изменчивость в строении кариотипа (Bulatova et al., 2019), которая наиболее ярко выражена у типового вида *S. araneus* s.str. (Searle and Wójcik, 1998; Bulatova et al., 2019). Благодаря этому группа «araneus» стала объектом многочисленных цитогенетических и молекулярно-генетических исследований. При этом, хромосомная и митохондриальная эволюция в данной группе – это в значительной степени независимые процессы (Catzeflis, 1982; Taberlet et al., 1994; Ratkiewicz, 2002; Basset et al., 2006). 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 соответствуют предсказаниям принятой модели хромосомной эволюции. Это противоречие могло бы быть разрешено на основе репрезентативных данных по ядерным генам, но, поскольку такие данные до сих пор отсутствовали, истинные филогенетические взаимоотношения внутри группы «araneus» оставались неясными.

Внутривидовой хромосомный полиморфизм *S. araneus* s.str рассматривается как ценный источник информации для реконструкции общей эволюционной истории вида (White et al., 2010). Наличие общих метацентрических хромосом и концепция WART-цепей позволили объединять расы в несколько кариотипических групп (Searle, 1984, White et al., 2019, Щипанов и 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 и Козловский, 2002; Orlov et al., 2007; Щипанов и 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 and 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 (Polyakov et al., 2001).

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. Ограниченная разрешающая способность доступных 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).

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

#### **Цель и задачи исследования:**

Цель настоящей работы — 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 и направлении хромосомной эволюции *S. araneus* s.str.

**Научная новизна работы.** Впервые филогения группы *Sorex araneus* s.l. 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, результаты анализа единичных нуклеотидных полиморфизмов (single nucleotide polymorphism – SNP) сопоставлены с существенно расширенными данными по митохондриальной ДНК (мтДНК). На этой основе обоснована гипотеза о формировании современного ареала *S. araneus* за счет расселения из ледникового рефугиума, расположенного в Южной Европе. Показаны несоответствия между генетической структурой и делением на хромосомные расы.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты работы вносят вклад в исследования таких теоретических проблем современной биологии, как 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 объект исследования, обыкновенная бурозубка –

широкоареальный вид, являющийся 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.

**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. 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 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 ГЕНЕТИКО. Полученные данные геномного и сэнгеровского секвенирования анализировали с помощью стандартных программ и алгоритмов.

**Основные 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

**Личный вклад автора.** Соискатель принимал личное участие на всех этапах исследования: планирование всех этапов работы; сбор материала в ходе экспедиций в Тверскую и Ленинградскую области, в Карелию и на Южный Урал, лабораторная работа, включая изготовление библиотек RadSeq; обработка и

анализ генетических данных, интерпретация полученных результатов; подготовка публикаций, статей и докладов.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность полученных результатов обеспечивается большим объемом оригинальных данных. Применение адекватных поставленным задачам, современных молекулярных методов и методов обработки полученных данных гарантируют воспроизводимость проведенного исследования, корректность интерпретации результатов и сделанных выводов. Полученные генетические данные, относящиеся к опубликованным статьям, находятся в открытой базе Genbank.

**Апробация результатов.** Результаты работы были представлены на заседании лаборатории териологии (2023 г.), а также на заседании кафедры зоологии позвоночных биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (2025) , на конференциях: Структура вида у млекопитающих. г. Москва ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2015 год. , Териофауна России и сопредельных территорий (X съезд Териологического общества при РАН). г. Москва, 2016 год, Международная научная конференция «Генетика популяций: прогресс и перспективы» г. Москва, 2017 год, международная научная конференция «Современные проблемы биологической эволюции» г. Москва, 2017 год, Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии (XI и XII съезды Териологического общества при РАН) г. Москва, 2022 и 2026 годы .

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 5 статей в рецензируемых научных журналах, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ по специальности и отрасли наук. Список публикаций, а также вклад автора, приведен на стр. 24 автореферата. В публикациях Распопова и Щипанов, 2011, Распопова и др. 2018 , Rasporova 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 Vannikova et al. 2018 вклад автора состоял в компьютерной обработке части данных, подготовке материала к публикации (с участием других соавторов). В публикациях Rasporova et al., 2023

вклад автора состоял в лабораторной и компьютерной обработке материала, написании текста работы (с участием остальных соавторов), подготовке статьи к публикации.

**Структура работы.** Текст изложен на 254 страницах и состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список литературы включает 239 источников.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы обобщены современные данные по распространению, истории, хромосомному и молекулярно-генетическому полиморфизму в группе видов «*araneus*». Отдельное внимание уделено данным по внутривидовой хромосомной и молекулярно-генетической изменчивости и истории формирования современного ареала *S. araneus*.

### 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили 544 образца бурозубок рода *Sorex*, из которых 498 относятся к *S. araneus*, остальные – к девяти видам группы «*araneus*». Дополнительно использованы данные по ряду видов рода *Sorex* в качестве внешних групп. Образцы *S. araneus* получены из 120 локалитетов, виды группы «*araneus*» – из 23 локалитетов, охватывающих основную часть их современного ареала.

Для анализа митохондриальной ДНК использованы 981 последовательность гена *cytb* (в том числе 247 оригинальных) и 135 оригинальных последовательностей гена *ND2*. Набор ядерных последовательностей включал частичные последовательности 20 генов (11 экзонов и 9 интронов). Всего проанализировано 533 ядерные последовательности, из них 433 получены в рамках данной работы. Для части образцов методом ddRADseq получены данные SNP (59 образцов *S. araneus* s.str., 20 образцов других видов группы «*araneus*» (*S. arcticus*, *S. tundrensis*, *S. daphaenodon*, *S. satunini*, *S. coronatus*, *S. granarius*, *S.*

*antinorii*) и одного образца *S. roboratus* (внешняя группа). Все новые последовательности депонированы в базе GenBank.

Выделение тотальной ДНК проводили из заспиртованных тканей стандартными методами. Амплификацию участков ДНК осуществляли в ПЦР с использованием опубликованных и новых праймеров; продукты ПЦР секвенировали методом Сэнгера с последующим анализом на автоматическом секвенаторе. Протокол ddRADseq представлял собой модификацию quaddRADSeq (Franchini et al., 2017) и был адаптирован для получения большого числа информативных SNP при снижении глубины секвенирования на образец.

Чтения Сэнгер-секвенирования подвергались контролю качества, сборке и выравниванию в специализированных программах (Chromas, SeqMan, Bioedit). Для данных NGS первичную обработку выполняли в пакете Stacks и программе Trimmomatic, картирование чтений осуществляли на референсный геном *S. araneus* с помощью программы bowtie2. После этого SNP-наборы фильтровали по качеству, покрытию и представленности в выборке с использованием Stacks и vcftools.

Филогенетические отношения в группе видов «*araneus*» и внутри *S. araneus* s.str. реконструировали на основе митохондриальных, ядерных и SNP-данных методами максимального правдоподобия и байесовского анализа с использованием программных пакетов IQ-TREE, MrBayes, BEAST/StarBEAST, ASTRAL. Для учета конфликта между генными деревьями и оценки вклада неполной сортировки линий и гибридизации применяли анализ согласованных деревьев и филогенетических сетей (BUCKy, PhyloNetworks), а также тесты ABBA|BABA.

Филогеографическая структура и популяционная изменчивость *S. araneus* изучались на основе показателей генетического разнообразия,  $F_{ST}$  и межпопуляционных дистанций (Arlequin, R: *hierfstat*), многомерного шкалирования и дискриминантного анализа главных компонент (R, *adegenet*), AMOVA и пространственно эксплицитных методов (SAMOVA, генетические ландшафты (AIS) и интерполяция параметров генетического разнообразия в

программе QGIS). Для реконструкции демографической истории *S. araneus* использовали распределения попарных различий, тесты D Таджимы и Fs Фу, байесовский skyline-анализ (BEAST), а также анализ спектров частот аллелей (Stairway Plot).

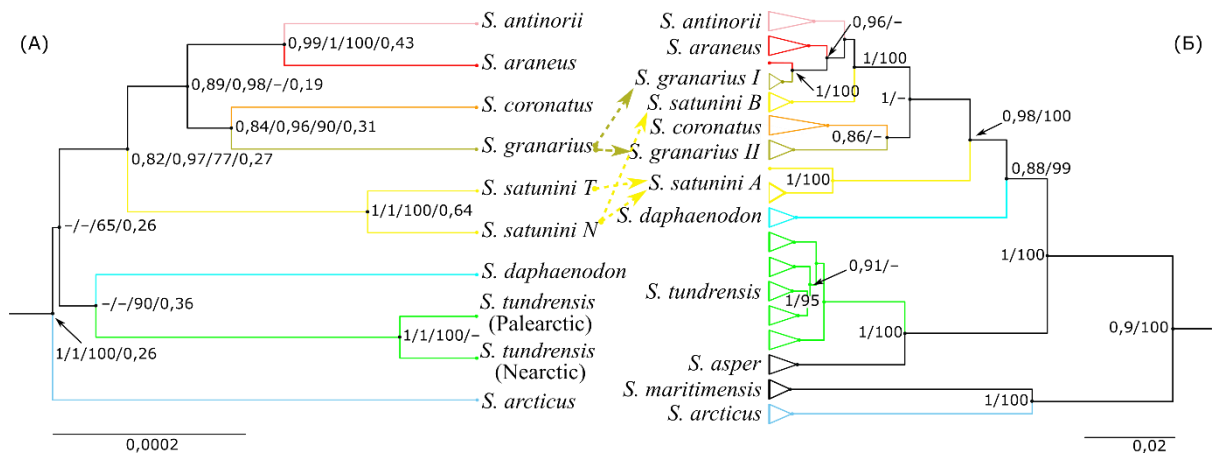
Времена дивергенции оценивали отдельно по митохондриальным, ядерным и SNP-данным с использованием моделей молекулярных часов и вторичных калибровок. Для данных по 20 ядерным генам применяли коалесцентный подход StarBEAST, основывая калибровки на опубликованных датировках основных линий рода *Sorex*, что позволило получить оценки времен дивергенции для группы «araneus». Для митохондриальных данных применяли двухэтапную схему: сначала оценивали скорость эволюции по полным митохондриальным геномам ряда видов *Sorex* (по трансверсиям третьих положений белок-кодирующих генов), а затем использовали полученные датировки для калибровки анализа по гену *cytb* внутри группы «araneus». Для SNP-данных относительные времена дивергенции реконструировали алгоритмом LSD2 и привязывали к абсолютной шкале, сопоставляя их с датировками по ядерным локусам. Кроме того, для событий популяционного уровня использовали независимые оценки времен постледниковых экспансий бореальных видов *Sorex* в качестве калибровочной информации.

### 3. РЕЗУЛЬТАТЫ

#### 3.1. ГРУППА «ARANEUS»

**Митохондриальная филогения.** Общая топология митохондриального дерева в целом воспроизводит ранее полученные для группы «araneus» схемы, однако выявляет ряд принципиально важных особенностей (Рис. 1Б). Прежде всего, бурозубка *S. granarius* представлена двумя глубоко дифференцированными митохондриальными филогруппами. Одна из них (линия I) занимает положение в непосредственной близости к хромосомной расе Carlit *S. araneus*, тогда как вторая (линия II) формирует либо трихотомию с *S. coronatus* и кладой *S. araneus*+*S. antinorii* (ML анализ), либо оказывается сестринской к *S. coronatus* (Байесов анализ).

Митохондриальная филогения также подтверждает описанный ранее полиморфизм *S. satunini*: вид включает две неродственные митохондриальные линии – южную (А) и северную (В). Гаплотипы северной линии занимают на дереве сестринское положение по отношению к *S. araneus* и *S. antinorii*, тогда как гаплотипы южной линии образуют хорошо поддержанную кладу, сестринскую по отношению к объединению *S. araneus* + *S. coronatus* + *S. granarius* + *S. antinorii*. Внутри южной линии выделяются две географически и генетически дифференцированные клады: закавказская (Т), представленная единственным гаплотипом из юго-восточного Закавказья, и северокавказская (N), включающая гаплотипы с Северного Кавказа.



**Рисунок 1.** (А) - филогения группы видов *S. araneus* на основе 20 ядерных локусов. В узлах – апостериорные вероятности (PP, STARBEAST) / PP для совместного анализа ядерных и митохондриальных данных (STARBEAST)/ бутстреп (BS, ASTRAL) / индекс согласованности (BUCKy). (Б) - митохондриальная филогения группы *S. araneus* (ген *cytb*). В узлах – PP (BEAST)/ быстрый бутстреп (UFBS, IQTREE).

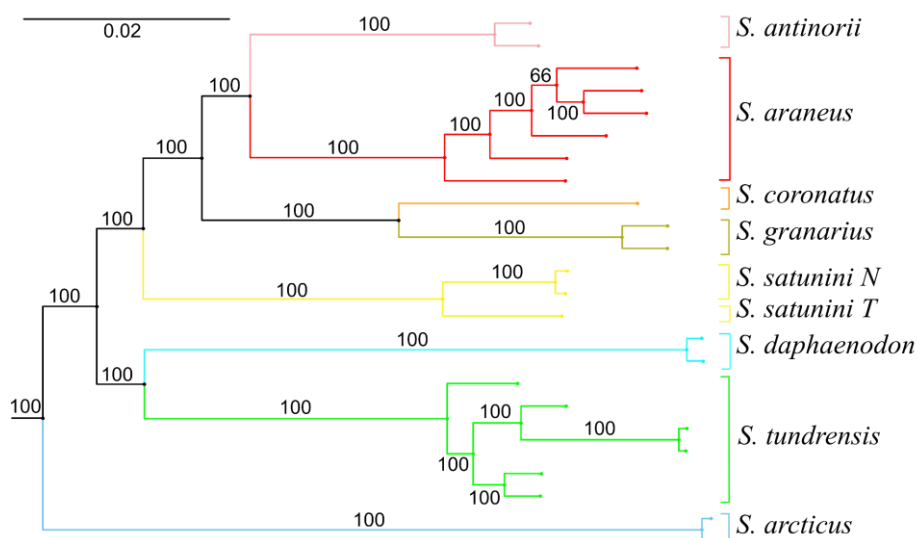
Важной особенностью митохондриальной филогении является положение *S. daphaenodon* и *S. tundrensis*. На дереве по *cytb* *S. daphaenodon* занимает сестринское положение ко всем видам группы «araneus», кроме *S. arcticus* (+*S. maritimensis*) и *S. tundrensis*. В то же время анализ 12 белок-кодирующих митохондриальных генов, извлеченных из полных митогеномов, демонстрирует устойчивое объединение *S. daphaenodon* + *S. tundrensis*, совпадающее с результатами по ядерным данным.

Клада *S. arcticus* + *S. maritimensis* на митохондриальном дереве хорошо поддержана и является базальной. Уровень дивергенции между ней и остальными представителями группы существенно выше, чем между прочими видами «*araneus*».

**Ядерная филогения.** Филогенетическая реконструкция на основе конкатенированных последовательностей 20 ядерных генов (Рис. 1А) показала, что все видовые группировки монофилетичны и имеют высокую статистическую поддержку. При этом число поддержанных надвидовых кластеров ограничено. Наиболее устойчивыми являются объединения *S. daphaenodon* + *S. tundrensis*, *S. araneus* + *S. antinorii* и *S. coronatus* + *S. granarius*, а также сама группа «*araneus*». *S. arcticus* занимает базальное положение с невысокой поддержкой, а *S. satunini* в некоторых вариантах анализа оказывается сестринской к европейскому кластеру (*S. coronatus*, *S. granarius*, *S. antinorii*, *S. araneus*). Реконструкции по SNP-данным (Рис. 2) продемонстрировали высокую согласованность с ядерными деревьями по экзонам. Общая топология дерева повторяет топологию, полученную на конкатенате экзонов, включая объединения *S. araneus* + *S. antinorii*, *S. coronatus* + *S. granarius* и *S. daphaenodon* + *S. tundrensis*; поддержка надвидовых узлов близка к максимальной. В целом SNP-данные подтверждают существование европейской клады из трех западноевропейских видов (*S. coronatus*, *S. granarius*, *S. antinorii*), и широкоареального *S. araneus*, а также их объединение с *S. satunini*, образующими совместно западную кладу.

Видовые деревья, реконструированные в рамках коалесцентных подходов (ASTRAL, StarBEAST) по 20 ядерным локусам (с добавлением митохондриального гена *cytb* в случае StarBEAST), демонстрируют устойчивую топологию. Во всех вариантах анализов хорошо поддерживаются клады *S. daphaenodon* + *S. tundrensis* и европейская группа (*S. coronatus*, *S. granarius*, *S. antinorii*, *S. araneus*), а также их объединение с *S. satunini*. Базальные узлы,

разделяющие *S. arcticus*, пару *S. daphaenodon* + *S. tundrensis* и западную кладу, поддержаны существенно слабее.



**Рисунок 2.** ML реконструкция филогении группы «araneus», на основании данных SNP. В узлах указаны проценты UFBS в IQTREE.

**Анализ ретикулярных процессов.** Видовые сети, основанные на 20 ядерных локусах и *cytb*, выявили, по крайней мере, два эпизода ретикуляции. Во всех вариантах анализа *S. coronatus* демонстрирует гибридное происхождение с примерно равным вкладом геномных компонентов от родственных *S. granarius* и *S. araneus* линий. При допущении второго события ретикуляции реконструируется перенос существенной доли генома от *S. satunini* к линии *S. arcticus*.

Сети, основанные на SNP, дают несколько иную картину гибридизации. При различных значениях максимального числа ретикуляций устойчиво выявляются два основные пути: перенос порядка 15–17% генома от предковой линии *S. arcticus* к предку *S. daphaenodon* и перенос около 4–5% генома от северокавказской линии *S. satunini* к *S. araneus*. При исключении отдельных таксонов из анализа дополнительно выявляется слабый, но воспроизводимый сигнал интрогрессии (3,5–9,5% генома) к предку клады *S. coronatus* + *S. granarius* от древней линии, сестринской ко всем современным видам группы «araneus».

Результаты ABBA|BABA-тестов согласуются с выводами анализа сетей. Наиболее надежные комбинации указывают на обмен аллелями между линиями

*S. arcticus* и *S. daphaenodon*, а также на участие *S. satunini* и представителей европейской клады в общих гибридизационных событиях. Дополнительный, хотя и менее мощный, сигнал интрогрессии обнаружен между северокавказской линией *S. satunini* и *S. araneus*, что согласуется с их географической близостью и современными зонами контакта.

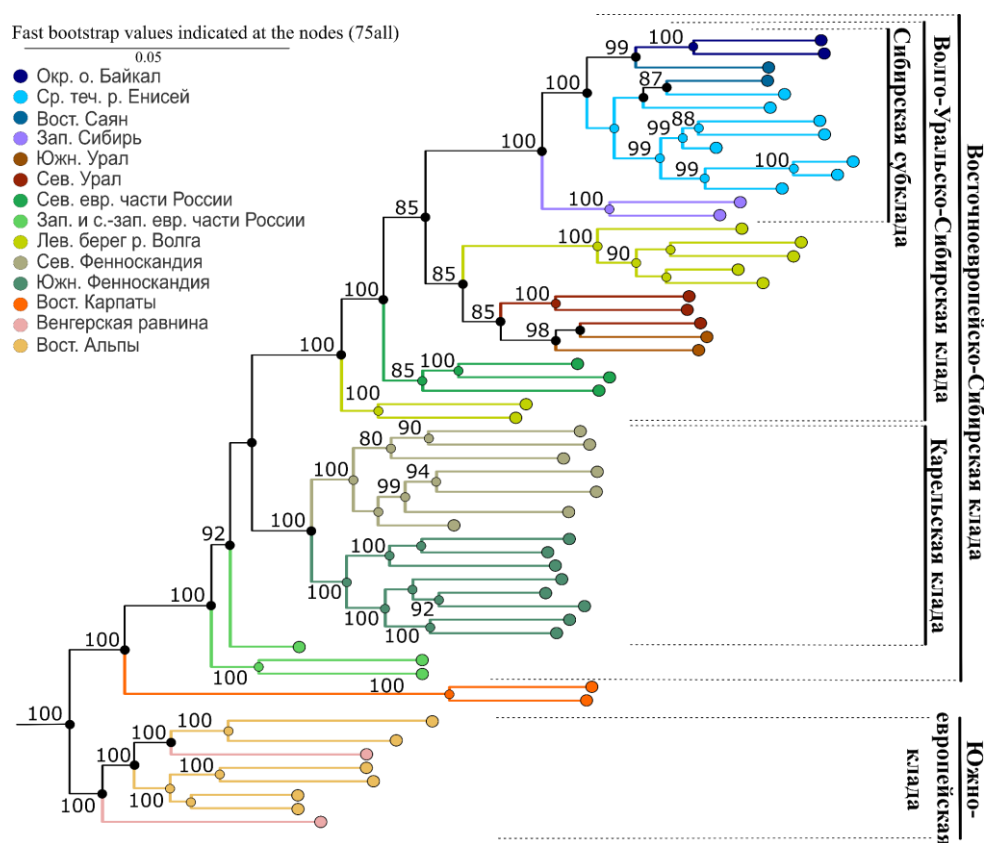
Молекулярное датирование показало, что формирование основных линий группы «*araneus*» относится преимущественно к раннему плейстоцену. Отделение *S. arcticus* и клады *S. daphaenodon* + *S. tundrensis* от остальных видов произошло около 1,3–1,4 млн лет назад, тогда как распад пары *S. daphaenodon* / *S. tundrensis* и отделение *S. satunini* укладываются в интервал 0,9–1,2 млн лет. Формирование европейской клады и дивергенция *S. coronatus* и *S. granarius* оценены примерно в 0,8 млн лет, а разделение *S. antinorii* и *S. araneus* – около 0,6–0,7 млн лет назад, то есть на границе раннего и среднего плейстоцена.

### **3.2. S. ARANEUS S. STR.**

**Филогенетический анализ.** По данным митохондриальной ДНК обнаружены две хорошо поддержанные и широко распространенные клады. Сибирская клада распространена в центральной и Восточной Сибири, а также в южной Фенноскандии, при этом гаплотипы Южной и Восточной Сибири, а также восточной Фенноскандии не образуют отдельных субклад. Европейская клада распространена от Британских островов до Западной Сибири и включает несколько слабо поддержанных групп центральной и Южной Европы, а также две хорошо поддержанные субклады – балканскую и восточноевропейско-западносибирскую, гаплотипы которой встречаются на огромной территории от Карпат до Новосибирской области. Отдельные гаплотипы, найденные в Карелии, на Балканах, в Центральной Европе и Великобритании, занимают базальное положение и, вероятно, отражают древнее разнообразие.

Медианные сети гаплотипов подтверждают наличие двух центров разнообразия, разделенных небольшим количеством замен и соответствующих основным митохондриальным линиям. В восточной Фенноскандии сибирские гаплотипы замещаются европейскими в направлении с юга на север.

Во всех филогенетических реконструкциях, основанных на данных SNP (например, Рис. 3, Рис. 4.) популяции Балкано-Дунайского региона занимают базальное положение в пределах вида. Далее отделяются восточноевропейские и карельские выборки, после чего следует крупная Восточноевропейско-Сибирская (EES) клада. В ее пределах выделяется Волго-Уральско-Сибирская (ВУС) субклада, объединяющая популяции Поволжья, Урала и Западной и Центральной Сибири; в пределах ВУС базальные позиции занимают популяции средней Волги и северо-востока европейской части России, тогда как выборки из Западной и Центральной Сибири формируют отдельную, хорошо поддержанную субкладу.



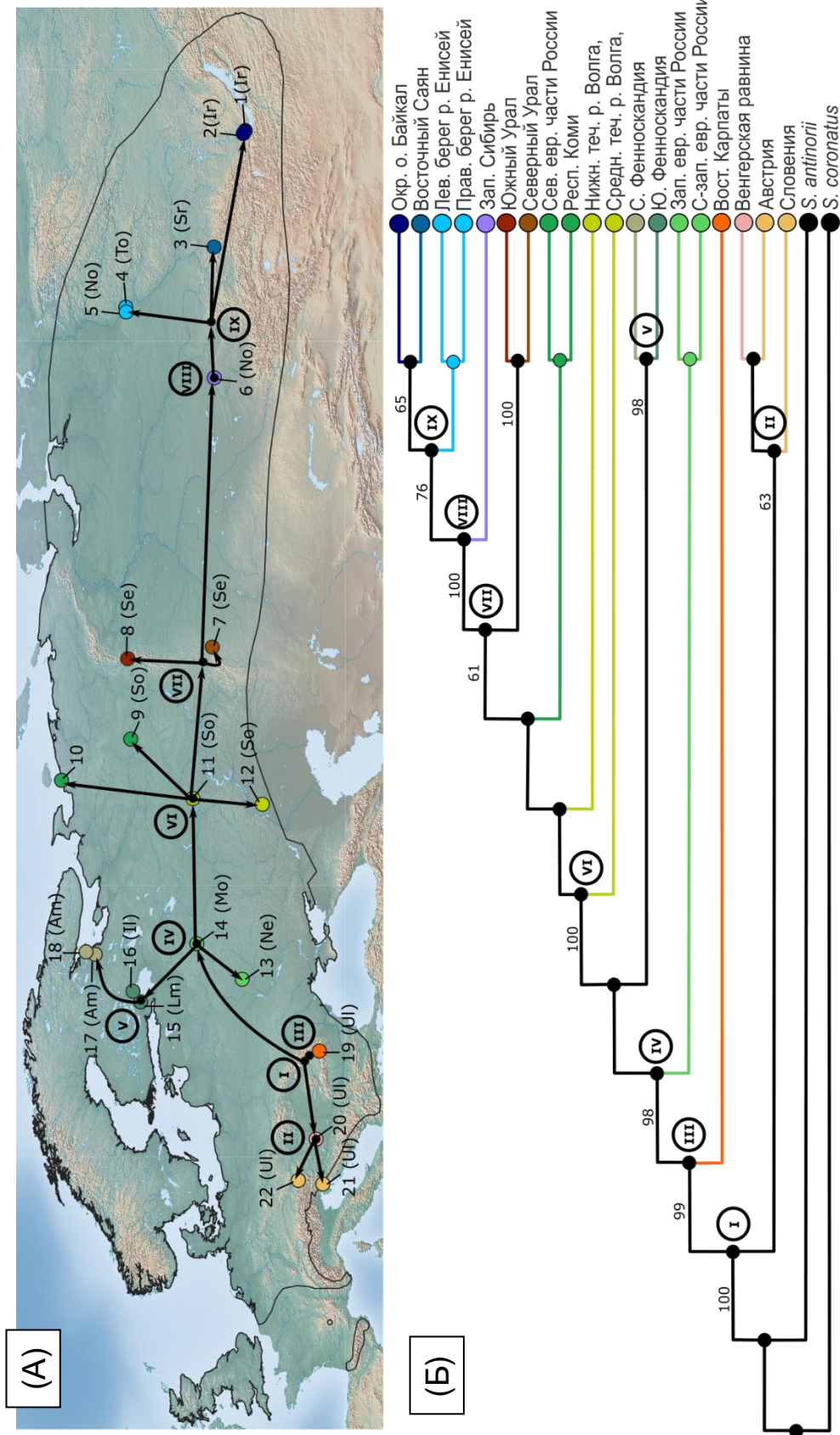
**Рисунок 3.** Дерево ML на основании матрицы SNP для *S. araneus* s. str, в узлах расположены поддержки UFBS

**Генетическая структура.** Параметры разнообразия, как по митохондриальным, так и по данным SNP демонстрируют статистически значимое уменьшение в направлении с запада на восток

Методы ординации и кластеризации подтверждают наличие выраженной генетической структурированности в направлении запад-восток. В частности, в PCoA по манхеттен-дистанциям для SNP-матриц первая ось соответствует градиенту долготы от Южной и Центральной Европы к Сибири, а популяции Карелии и средней полосы России занимают промежуточное положение и отделяются по второй оси.

Анализ оптимальной кластеризации SNP-генотипов с помощью алгоритмов DAPC, STRUCTURE и ADMIXTURE показывает, что оптимальное число кластеров невелико ( $K \approx 2-3$ ). Одна предковая компонента характерна для Сибири, Урала и восточной части европейской России, тогда как другая преобладает в Балкано-Дунайском регионе; популяции Карелии и западной части Европейской России имеют либо смешанное происхождение, либо принадлежат третьей компоненте.

**Историческая демография.** Анализ исторической демографии обыкновенной бурозубки выявил во всех основных региональных выборках признаки недавнего роста численности. Оценки времени существования последнего общего предка) и времени начала экспансии для основных митохондриальных групп и регионов указывают на то, что общий митохондриальный предок современной выборки *S. araneus* жил примерно во время последнего ледникового максимума (LGM), тогда как разделение европейской и сибирской линий и их внутренних субклад приходилось на конец позднего плейстоцена и ранний голоцен. Анализ динамики эффективной численности для различных регионов демонстрируют сходный характер изменений: рост численности начинается после окончания позднеледникового похолодания и достигает максимума в бореальный и атлантический периоды голоцена, раньше всего расширение ареала фиксируется в Южной Европе, несколько позже — в Карелии и на востоке Европы, и еще позже — на Урале и в Сибири.



**Рисунок 4.** Оценка предкового ареала (А) и видовое дерево (Б), реконструированные с использованием метода SVDQuartets. Видовое древо популяционного уровня было реконструировано на основе матрицы SNP (75ul). Цифры над ветвями соответствуют значениям бутстреп-поддержки. Наиболее парсимоничная реконструкция географического положения гипотетических предков хорошо поддержанных клад обозначена на карте (вверху) черными точками и римскими цифрами. Места сбора образцов окрашены в соответствии с географическим регионом. Стрелками показаны возможные пути колонизации.

Реконструкции предкового ареала (Рис.4.), выполненная на основе митохондриальной и ядерных филогенетических деревьев, согласованно указывают на южную Европу (область к югу от Карпат) как наиболее вероятную область обитания последнего общего предка современной *S. araneus*. В целом совокупность данных поддерживает сценарий, согласно которому современный ареал обыкновенной бурозубки зародился из южно-европейского рефугиума, откуда вид неоднократно и ступенчато расселялся на север и восток.

**Хромосомная vs молекулярно-генетическая структура.** Сопоставление молекулярно-генетической структуры и изменчивости кариотипа *S. araneus* показало, что большинство метацентрических хромосом не являются надежными синапоморфиями для молекулярно-генетически определенных клад. Для многих метацентриков реконструируется независимое появление и вторичные потери в различных ветвях дерева, что свидетельствует о высокой гомоплазии хромосомных перестроек. Лишь отдельные расы, такие как уральская раса Серов или раса Ammarnas из северной Карелии, образуют хорошо поддерживаемые монофилетические группы. В противоположность этому, некоторые традиционно выделяемые расы (Ilomantsi, Lemi, Новосибирск, Томск, Сок) оказываются пара- или полифилетическими по отношению к другим хромосомным расам.

#### 4. ОБСУЖДЕНИЕ

В рамках настоящей работы на расширенном наборе ядерных маркеров впервые получен хорошо поддерживаемый филогенетический сценарий для группы видов «araneus». Ранее выявленный дефицит поддержек при использовании ограниченного числа генов связан не только с недостаточной информативностью, но и с конфликтом между отдельными ядерными локусами. Топология, основанная на экзонах и на SNP, имеет следующую структуру: базальное положение в группе занимает *S. arcticus*; следующей ответвляется клада *S. daphaenodon* + *S. tundrensis*; остальные виды формируют «западную» кладу, внутри которой *S. satunini* является сестринским к группе *S. araneus* + *S. antinorii* + *S. coronatus* + *S. granarius* таксоном; при этом *S. granarius*

объединяется с *S. coronatus*, а *S. antinorii* оказывается близок к *S. araneus*. Интронные деревья демонстрируют отличающуюся топологию и низкие поддержки для ряда узлов, что можно интерпретировать как следствие конфликта между частными генными деревьями вследствие неполной сортировки линий или интрогрессии.

Сопоставление митохондриальной и ядерной филогении выявило их несоответствие, которое может являться следствием древней интрогрессии. Две митохондриальные линии *S. satunini* имеют разное происхождение: южная (А) представляет собой аутентичную мтДНК *S. satunini*, тогда как северная (В) появилась в результате заимствованием митотипа от предка *S. araneus* (или общего предка *S. araneus* и *S. antinorii*). Ядерные данные свидетельствуют о дополнительной дифференциации между северокавказскими и закавказскими популяциями *S. satunini* и позволяют предполагать наличие в пределах линии А как минимум двух подгрупп.

У *S. granarius* также обнаружено две митохондриальные линии, одна из которых (*S. granarius* II, Португалия) соответствует аутентичному митотипу вида и занимает сестринское положение по отношению к *S. coronatus* (что согласуется с ядерной филогенией), тогда как вторая линия, широко изученная ранее, (*S. granarius* I, центральная Испания) представляет собой мтДНК, интрогрессированную от *S. araneus*.

Анализ филогенетических сетей и АВВА|ВАВА-тесты показали, что эволюция группы «*araneus*» носила ретикулярный характер. Наиболее надежно поддерживаются по крайней мере три события гибридизации: (1) интрогрессия митохондриальной ДНК *S. araneus* в геном *S. granarius*; (2) интрогрессия митохондриальной (и частично ядерной) ДНК предковой формы *S. araneus* в северную линию *S. satunini*; (3) участие *S. arcticus* в гибридизации, наиболее вероятно с предком *S. daphaenodon*. Предположение об участии *S. arcticus* в древней гибридизации позволяет одновременно объяснить слабое разрешение базальных узлов ядерного дерева и расхождение между митохондриальными и ядерными оценками времени отделения *S. arcticus* от остальных видов группы.

Полное восстановление истории гибридизации затруднено как возможным участием вымерших «таксонов-призраков», так и чувствительностью методов построения сетей и D-статистики к неучтенным факторам, таким как изменению эффективной численности, скорости молекулярной эволюции и участию одного таксона во множестве событий гибридизации. Тем не менее совокупность данных устойчиво указывает на многократные ретикулярные события внутри группы «*araneus*».

Сопоставление структуры дерева с картиной распространения видов показало, что группа видов «*araneus*» с наибольшей вероятностью имеет восточно-палеарктическое происхождение: базальные таксоны (*S. arcticus*, и клада *S. daphaenodon*+*S. tundrensis*) распространены в Сибири и Непарктике. Виды «западной» клады (*S. araneus*, *S. antinorii*, *S. coronatus*, *S. granarius*, *S. satunini*) формируют западно-палеарктический центр разнообразия.

Как геномные, так и митохондриальные данные поддерживают сценарий формирования современного ареала *S. araneus* s. str. в результате расселения из единого южно-европейского рефугиума (Балканы, Карпаты, бассейн Дуная), а не из нескольких независимых LGM-очагов, локализованных в разных частях ареала. Согласно результатам реконструкции предковых ареалов и анализу исторической демографии, именно в этой области находился основной центр генетического разнообразия вида в позднем плейстоцене. Демографические реконструкции на основе митохондриальных и SNP-данных свидетельствуют о постледниковой экспансии вида с запада на восток: рост эффективной численности сначала фиксируется в Южной Европе, затем в Карелии и Восточной Европе, еще позже — на Урале и в Сибири; MRCA (последний общий предок) вида в целом относится по времени к последнему ледниковому максимуму, тогда как большинство внутривидовых клад имеют послеледниковый возраст. Структура филогенетических отношений по SNP, а также данные о пространственном распределении генетического разнообразия согласуются с моделью последовательной постледниковой колонизации Восточной Европы и Сибири из одного южно-европейского рефугиума.

Особый интерес вызывает сибирская митохондриальная клада *S. araneus*, имеющая дизъюнктивное распределение (центральная Сибирь и южная Фенноскандия). TMRCA этой клады относится к постледниковому времени, а карельские и сибирские митотипы не образуют отдельных подклад, что указывает на недавнюю радиацию. Однако по ядерным данным карельские популяции формируют обособленную, далеко отстоящую от сибирской, кладу, внутри которой выделяются две субклады, примерно соответствующие популяциям с преобладанием европейских и сибирских митотипов. Таким образом, по ядерным данным не выявлено генетической общности, соответствующей «карельско-сибирской» митохондриальной кладе, что делает гипотезу о едином историческом источнике этих митотипов маловероятной и косвенно поддерживает сценарий селективного сохранения сибирских митотипов в определенных климатических условиях.

Сопоставление молекулярных и кариотипических данных в группе «*araneus*» показало, что наличие общих метацентрических хромосом не может рассматриваться как надежная синапоморфия ни для межвидовых клад, ни для групп хромосомных рас обыкновенной бурозубки. В пределах группы «*araneus*» для нескольких метацентриков (**af**, **bc**, **jn**, **lo**) реконструируются множественные гомоплазии (независимые возникновения и потери). Показано, что кариотипически родственные группы рас *S. araneus* далеко не всегда образуют монофилетические группы по SNP-данным: так «североевропейская» и «западноевропейская» группы рас оказываются парафилетическими ассоциациями, а сибирская клада включает как собственно сибирские расы, так и восточные популяции расы Новосибирск. Лишь отдельные расы (например, Серов) образуют хорошо поддержанные кластеры. Это свидетельствует о том, что хромосомный полиморфизм *S. araneus* в значительной степени отражает относительно недавнее возникновение, распространение и фиксацию перестроек на фоне более древней филогеографической структуры. Кроме того, несоответствие границ рас и генетических кластеров может быть связано с существенным потоком генов через межрасовые контактные зоны.

## 5. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Использование большого количества ядерных маркеров (SNP) позволило получить разрешенную топологию группы «*araneus*», что ранее не удавалось ни на основе митохондриальных, ни на основе ограниченного числа ядерных локусов. Несмотря на то, что, в отличие 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.

На основании молекулярных данных были протестированы ранее выдвинутые гипотезы относительно времени и характера формирования современного ареала *Sorex araneus* (одного из широкоареальных видов группы «*araneus*», замечательного своей хромосомной изменчивостью), 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 филогенетических отношений как между видами, так и между хромосомными расами *S. araneus*. 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. Я благодарна В.С. Лебедеву, А.В. Купцову, Н.А. Щипанову, С.В. Павловой, У.В. Симаковой и В.Н. Москаленко, И.В. Артюшину за помощь на всех этапах работы Н.А. Щипанову, Б.И. Шефтелю, А.В. Абрамову, В.М. Малыгину, С.В. Павловой и многим другим за предоставленный материал, Т.В. Неретиной за помощь в освоении методик. Благодарю коллектив кафедры Зоологии позвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, друзьям и коллегам за помощь и поддержку. Работа выполнена при поддержке грантов РНФ (14-50-00029, 21-14-00007) и РФФИ (17-04-00065а, 20-04-00081а).

## СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ

**Статьи, опубликованные в изданиях, рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова по специальности и отрасли наук:**

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. EDN: XXGEZO Импакт-фактор 0,833 (SJR). 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. EDN: TPYPXF Импакт-фактор 0,560 (SJR). 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. EDN: YCEQST. Импакт-фактор 0,833 (SJR). 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. Импакт-фактор 0,791 (РИНЦ). 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. Импакт-фактор 0,791 (РИНЦ). 0.4 п.л./0.6 п.л.