

РОССИЯ–АФРИКА: БЕЗОПАСНОСТЬ, ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ  
СУВЕРЕНИТЕТ И ГУМАНИТАРНЫЕ ЦЕННОСТИ

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ ЭФИОПИИ:  
ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ РОССИЙСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

© 2024 г. Л.А. Лавренченко<sup>а,\*</sup>

<sup>а</sup>Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

\*E-mail: llavrenchenko@gmail.com

Поступила в редакцию 15.05.2024 г.  
После доработки 30.05.2024 г.  
Принята к публикации 06.06.2024 г.

В статье рассматриваются основные итоги исследований млекопитающих Эфиопии, выполненных Совместной российско-эфиопской биологической экспедицией. Млекопитающие этой страны – подходящая модель для изучения процессов эволюции и видообразования в горных тропиках, а также путей адаптации к условиям высокогорья. Полученные результаты имеют особое значение для развития ряда направлений эволюционной биологии, охраны природы и медицинской биологии, в числе которых установление механизмов возникновения высокого уровня биоразнообразия и эндемизма; эмпирическая проверка альтернативных гипотез видообразования; оценка роли интрогрессивной гибридизации в эволюции; изучение коэволюции функционально связанных митохондриальных и ядерных генов. На примере Эфиопского нагорья показана перспективность дальнейших исследований процессов сопряжённой эволюции мелких млекопитающих и специфических для них арена- и хантавирусов в условиях долговременной изоляции.

*Ключевые слова:* Африка, центры биоразнообразия и эндемизма, ретикулярная эволюция, модели видообразования, адаптивная интрогрессия, вирусы.

DOI: 10.31857/S0869587324060088, EDN: ECPZAT

Понимание сути процессов формирования и поддержания биоразнообразия в тропиках помогает при проверке ряда гипотез, сформулированных в рамках эволюционной теории, а также при разработке основных концепций биологии охраны природы. Несмотря на то, что уже в классических трудах А. Уоллеса [1] и Ф.Г. Добржанского [2] предпринимались попытки объяснить разнообразие тропических биот, предметом острых дискуссий до сих пор остаются возможные пути диверсификации и видообразования в тропиках.



ЛАВРЕНЧЕНКО Леонид Александрович — доктор биологических наук, заведующий лабораторией микроэволюции млекопитающих ИПЭЭ РАН.

В настоящее время актуальна не только охрана определённых видов и дивергировавших<sup>1</sup> внутривидовых линий, но и ландшафтов, к которым приурочены эволюционные процессы. Это особенно важно для мировых центров биоразнообразия и эндемизма. Эфиопия в этом отношении уникальна, поскольку почти вся её территория разделена между двумя такими центрами: Восточным Афромонтанным и Африканским Рогом. В пределах Восточного Афромонтанного центра, простирающегося от Эфиопского нагорья до Северного Мозамбика, наблюдаются наибольшие в мире концентрация видов растений и животных, которым угрожает исчезновение, а также видовое разнообразие млекопитающих на единицу площади. По общему числу эндемичных видов высших позвоночных регион занимает второе место после Мадагаскара [3]. Изолированность Эфиопского нагорья, вмещающего большую часть Восточного Афромонтанного центра, контрастная геоморфология и выраженный высотный градиент природных условий делают данную территорию

<sup>1</sup> Дивергенция — расхождение признаков и свойств у первоначально близких групп организмов в ходе эволюции.

идеальным полигоном для изучения особенностей генезиса изолированной эндемичной горной фауны и экологических аспектов эволюции.

Полуостров Африканский Рог, на котором располагаются восточные регионы Эфиопии, включает большую часть Сомали-Масайского регионального центра эндемизма. В границах последнего заключены ареалы более 1 тыс. эндемичных видов высших растений (половина всей местной флоры). Это позволяет предполагать существование здесь столь же высокоэндемичной, но пока недостаточно изученной ксерофильной фауны<sup>2</sup>. Поскольку млекопитающие с точки зрения охраны природы представляют собой одну из немногочисленных “флаговых” групп<sup>3</sup>, важно выявить истинный паттерн их разнообразия. Кроме того, тропические млекопитающие могут быть потенциальными источниками новых опасных патогенов человека.

Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция (СРЭБЭ, до 1991 г. — советско-эфиопская) была организована по инициативе академика В.Е. Соколова в 1986 г. Она получила официальный статус в 1987 г. и является самым продолжительным международным научным проектом в Эфиопии. Поскольку Соколов был крупнейшим отечественным териологом, млекопитающие всегда занимали особое место в деятельности экспедиции. Настоящая статья подводит некоторые итоги работы группы по изучению млекопитающих СРЭБЭ за весь период её существования. Основное внимание уделяется результатам, имеющим фундаментальное и практическое значение, а также перспективам дальнейших исследований в этой стране.

**Разнообразие млекопитающих Эфиопии.** Сохранение биологического разнообразия, большая часть которого сконцентрирована в тропиках, — одна из наиболее актуальных проблем современности. Сведения о таксономическом составе отдельных групп организмов необходимы для биогеографических, экологических и эволюционных исследований, а также для определения территорий, наиболее остро нуждающихся в природоохранном статусе. Тем не менее инвентаризация ныне живущих на Земле видов пока далека от завершения. Это в полной мере касается класса млекопитающих, несмотря на распространённое мнение об их сравнительно хорошей изученности. Темпы описания новых видов млекопитающих с 1960-х годов стабильно растут и на порядок превышают таковые у птиц [4].

Эфиопия — единственная страна тропической Африки, не имеющая колониального прошлого. Её непрерывная история как независимого государства

(в изменявшихся границах и под разными названиями) насчитывает более 2 тыс. лет. Начало зоологических исследований этой страны связано с именем немецкого учёного Э. Рюппеля, описавшего по результатам своей экспедиции на север Эфиопии (1831—1834) таких своеобразных млекопитающих, как гелада (*Theropithecus gelada*), эфиопский волк (*Canis simensis*), эфиопский козёл (*Capra walie*), гигантская кротовая крыса (*Tachyoryctes macrocephalus*) и голый землекоп (*Heterocephalus glaber*). Местную фауну изучали немецкие, британские, французские и американские зоологи в ходе зачастую случайных и весьма кратковременных поездок. До конца 1980-х годов практически отсутствовали исследования по млекопитающим Эфиопии, выполненные с привлечением цитогенетических и молекулярно-генетических методов, что делало невозможным как инвентаризацию фауны на современном уровне, так и филогенетические реконструкции отдельных (в том числе эндемичных) групп видов.

Можно сказать, что регулярные и планомерные работы в этой области начались именно с момента создания СРЭБЭ. Существенно расширился систематический список млекопитающих Эфиопии. Впервые для фауны страны указаны один отряд, одно семейство, пять родов и 12 видов, установлена видовая самостоятельность девяти ранее описанных форм, сведённых позднее в синонимы. Описаны один новый для науки род (*Chingawaemys*) и 15 видов (*Plecotus balensis*, *Mastomys awashensis*, *Desmomyx yaldeni*, *Lophuromys menageshae*, *L. chercherensis*, *L. pseudosikapusi*, *Otomys cheesmani*, *O. simensis*, *O. yaldeni*, *Crocidura afeworkbekelei*, *C. yaldeni*, *Stenocephalemys sokolovi*, *S. zimai*, *Chingawaemys rarus*, *Mus harennensis*) [5—13]. Кроме того, показана видовая самостоятельность 32 других форм, пока ожидающих формального описания.

Таким образом, дополненный список млекопитающих Эфиопии включает 311 видов, в том числе 62 эндемика. По уровню эндемизма млекопитающих (19.9%) Эфиопия занимает четвёртое место среди континентальных стран, уступая лишь Мексике (28.5%), Бразилии (22.7%) и США (22.2%) и намного опережая другие африканские страны (ЮАР — 10.3%, ДР Конго — 6.1%, Египет — 5.9%, Ливия — 5.8%, Кения — 5.4%, Сомали — 5%, Камерун — 4.7%, Танзания — 4.3%, Судан — 4%).

С открытием новых видов сразу же встал вопрос об их охране, поскольку в большинстве своём они относятся к категории узкоареальных эндемиков и, следовательно, очень уязвимы [14]. Катастрофические темпы уничтожения естественных местобитаний обуславливают необходимость продолжения инвентаризации млекопитающих. Некоторые неизвестные до сих пор эндемичные виды могут исчезнуть раньше, чем будут открыты, описаны и изучены. Показателем пример “забытых” грызунов *Mylomys rex* и *Nilopegamys plumbeus*, описанных в 1906 и 1928 гг. соответственно и известных до сих

<sup>2</sup> Ксерофилы — организмы, приспособленные к обитанию в условиях сухого климата.

<sup>3</sup> Флаговые виды (от англ. “flagship species”) — угрожаемые виды, выбранные природоохранными организациями или проектами для сохранения биоразнообразия в конкретном месте, а также с учётом социального контекста.

пор только по типовым экземплярам: специально предпринятые попытки сбора дополнительного материала не увенчались успехом из-за полного исчезновения местообитаний этих видов.

Практическое значение таксономических исследований млекопитающих Эфиопии не сводится лишь к природоохранным инициативам. Например, голый землекоп (*Heterocephalus glaber*) служит модельным объектом для целого ряда дорогостоящих медико-биологических исследований, которые проводятся в России и других странах. Большое внимание уделяется изучению таких уникальных особенностей этого животного, как необычно высокая (для мелких млекопитающих) продолжительность жизни, устойчивость к онкологическим заболеваниям, нечувствительность к термическим и химическим ожогам [15]. В настоящее время эти работы проводятся только на особях из лабораторных колоний, основатели которых происходят с ограниченной территории Южной Кении. Недавние результаты, полученные СРЭБЭ, показали высокую степень генетической дифференциации между двумя основными эволюционными линиями голого землекопа, одна из которых населяет Восточную Эфиопию, а другая — Южную Эфиопию и Кению [16]. Несмотря на то, что выявленные генетические различия между этими глубоко дивергировавшими формами (происхождение которых отнесено к среднему плейстоцену) могут соответствовать видовому уровню, их таксономический статус остаётся неопределённым. Тем не менее поставлена под сомнение правомочность экстраполяции наших представлений об уникальных особенностях голого землекопа на всех современных представителей рода *Heterocephalus*, поскольку они получены при изучении исключительно южной формы. Дальнейшие исследования генетической и таксономической структуры голого землекопа будут способствовать созданию базы данных, необходимой для поиска кандидатных генов<sup>4</sup>, которые ответственные за долголетие, резистентность к онкологическим заболеваниям и пониженную чувствительность к некоторым типам боли.

**Механизмы возникновения и поддержания центров эндемизма и биоразнообразия в тропиках.** Учёные всё ещё не обладают достаточной информацией о механизмах диверсификации, ответственных за возникновение высокого уровня биоразнообразия и эндемизма в тропиках. Согласно первой традиционной гипотезе, основную роль играет выживание палеоэндемиков в климатически стабильных рефугиумах<sup>5</sup> [17], вторая предполагает повышенные

темпы видообразования в подобных регионах [18]. Очевидно, что эти гипотезы не противоречат друг другу. Публикации по африканским и южноамериканским птицам, а также высшим растениям тропической Африки показали, что ареалы большого числа палеоэндемиков (включая филогенетических и/или биогеографических реликтов) и недавно возникших неэндемиков ограничены относительно небольшими горными лесами, которые могут быть охарактеризованы как области высокой климатической стабильности [19, 20]. Предположено, что нивелирование глобальных колебаний климата особенностями местного рельефа таких территорий (отождествляемых в основном с туманными лесами, которые отличаются постоянством орографических осадков) стимулировало выживание старых филетических линий и образование новых, что и привело к пространственным агрегациям таксонов с крайне ограниченным распространением. Иными словами, здесь отмечаются быстрые темпы видообразования и низкие темпы вымирания.

Видообразование в ограниченных районах долговременной климатической стабильности связывается с изоляцией реликтовых популяций некоторых видов, исчезнувших на окружающих территориях вследствие случайности процессов вымирания. Это является следствием высокой скорости оборота видового состава в климатически нестабильных областях, что приводит к локальным вымираниям достаточно редких видов. Подобная модель аллопатрического видообразования не подразумевает существования физических барьеров, изолирующих целые сообщества. Бытовали и иные мнения касательно быстрых темпов видообразования в климатически стабильных рефугиумах: большее количество потенциальных экологических ниш (как следствие повышенной гетерогенности местообитаний) и связанная с этим адаптивная радиация<sup>6</sup> (сопровождающаяся ускоренной морфологической эволюцией) отдельных групп растений и животных.

Исследования СРЭБЭ показали, что реликтовые леса Южной и Юго-Западной Эфиопии представляют собой центр смешанного эндемизма млекопитающих, поскольку помимо узкоареальных палеоэндемиков (*Desmomys yaldeni*, *Chingawaemys rarus*, *Mus harennensis*), возникших в доплейстоценовые времена [12, 13, 21], они населены многочисленными неэндемиками (*Chlorocebus djamdjamensis*, *Crocidura harena*, *C. bottegoides*, *C. similiturba*, *C. macmillani*, *Otomys fortior*, *Stenocephalemys ruppi*, *Lophuromys pseudosikapusi*), обособление которых произошло в плейстоцене [22–26]. Таким образом, впервые на материале по млекопитающим подтвердилась гипотеза об аккумулярующей роли географически огра-

<sup>4</sup> Ген-кандидат — ген, который может быть связан с проявлением сложного признака либо с возникновением заболевания.

<sup>5</sup> Рефугиум (от лат. “refugium” — убежище) — климатически стабильный участок земной поверхности или Мирового океана, где вид или группа видов пережили или переживают неблагоприятный для них период. Может служить точкой восстановления экосистем в будущем.

<sup>6</sup> Адаптивная радиация (от лат. “adaptare” — приспособлять) — разнонаправленная эволюция родственных групп организмов, связанная с их способами приспособления к условиям среды.

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

Пространственная структура эндемичной фауны млекопитающих Сомали-Масайского региона существенно отличается от соседствующего Эфиопского нагорья. Несмотря на обилие автохтонных эндемиков, включая уже упомянутого голого землекопа, не выявлено совпадения их ареалов на столь ограниченных территориях. Из местных палеоэндемиков нельзя не отметить аммодила (*Ammodillus imbellis*), филогенетическое положение которого до недавнего времени оставалось неизвестным. Благодаря исследованиям СРЭБЭ было установлено, что этот монотипический род представляет собой таксон, обособившийся от остальных групп песчанок на границе среднего и позднего миоцена [27]. Особо подчёркивается положение *Ammodillus* как относительно древней линии, которая никогда не подвергалась диверсификации. Несмотря на длительное обособленное эволюционное существование, это животное не может считаться “живым ископаемым” (видом, обладающим признаками общего древнего предка), так как имеет ряд прогрессивных морфологических черт, которых нет у современных и ископаемых песчанок, а также у их вероятных предков (например, особенное строение черепа и зубов).

Для описания эволюционной линии, которая на протяжении всей своей истории не подвергалась ветвлению, предложен термин “древний одиночка” (ancient singleton) [27]. Этому определению полностью соответствует и упомянутая выше глубоко дивергировавшая линия трибы Praomyini, отделившаяся в позднем миоцене и описанная как новый род и вид *Chingawaemys rarus* [12]. Интересно, что ареалы этих двух “древних одиночек” ограничены различающимися по площади областями высокой климатической стабильности: в первом случае — одним из древнейших и наиболее климатически стабильных ландшафтных регионов Африки, во втором — относительно небольшим горным лесом с постоянными орографическими осадками.

Таким образом, далеко не все палеоэндемики являются филогенетическими или биогеографическими реликтами, то есть “осколками” некогда процветавших и широко распространённых групп. Такой статус некоторых из них не связан с вымиранием родственных таксонов и/или резким сокращением ареала. Напротив, происхождение и длительное выживание “древних одиночек” обусловлено тем, что они обитают в стабильных условиях и занимают узкие экологические ниши. Подобные обстоятельства, а также предположительно сопутствующая им низкая генетическая и морфологическая изменчи-

вость могут быть причиной отсутствия диверсификации эволюционной линии.

**Экологическое видообразование у наземных позвоночных горных тропиков: иллюзия или реальность?** Существование и распространённость феномена симпатрического (то есть не связанного с географическим разделением) видообразования — дискуссионный вопрос в современной эволюционной биологии. В течение длительного времени основным фактором, ответственным за диверсификацию наземных позвоночных в тропиках, считалась именно географическая изоляция (модели рефугиумов, речных барьеров, горных изолятов и др.) [28]. Наибольшую популярность (особенно при объяснении процессов диверсификации лесных видов) получила гипотеза плейстоценовых рефугиумов, позднее распространённая и на события, которые, вероятно, происходили в более ранние геологические времена.

В последние десятилетия весьма популярной стала экологическая (градиентная) модель видообразования, основанная на возможности диверсификации форм до достижения ими видового статуса благодаря различным направлениям отбора на выраженном градиенте природных условий [29]. Считается, что репродуктивная изоляция при этом может возникать как побочный продукт адаптации к отличающимся местообитаниям (за счёт плейотропного действия генов<sup>7</sup> и генетического эффекта “попутного транспорта”<sup>8</sup>). Очевидно, что эта модель существенно отличается от классического аллопатрического варианта видообразования (модель рефугиумов), постулирующего необходимость пространственной изоляции как фактора дивергентной эволюции.

Для верификации двух конкурирующих гипотез (аллопатрической и градиентной) необходимо изучение природных ситуаций с использованием методов молекулярной филогении [29]. В частности, градиентная модель формообразования предсказывает паттерны распространения близких форм, при которых сестринские таксоны занимают соседние, но сильно отличающиеся местообитания.

Попытки эмпирически проверить градиентную модель заключались в основном в изучении конспецифических (принадлежащих к одному и тому же виду) популяций тропических птиц и ящериц, обитающих вдоль градиента (широтного или высотного) природных условий. Была выявлена значительная фенотипическая дивергенция популяций, занимающих смежные, но кардинально различающиеся местообитания (уровень дивергенции по отдельным признакам зачастую соизмерим

<sup>7</sup> Плейотропия (плейотропность) — множественное действие гена, при котором один ген определяет проявление нескольких признаков.

<sup>8</sup> Эффект попутного транспорта позволяет вредным и нейтральным мутациям распространяться за счёт сцепления с благоприятными мутациями.

с таковым между “хорошими” родственными видами<sup>9</sup>). В ряде случаев показано их генетическое разделение по относительно небольшому числу локусов, что соответствует предсказаниям градиентной модели. Следует отметить, что результаты данных исследований в основном свидетельствуют о возможности достижения значительного уровня внутривидовой дифференциации в ходе подобных процессов. Вопрос о том, может ли такая дифференциация привести к законченному акту видообразования, остаётся открытым. В этом контексте большой интерес вызывает верификация градиентной модели методами молекулярной филогении на примере групп родственных видов, распространённых вдоль значительного градиента природных условий.

Благодаря выраженному, устойчивому в течение года высотному градиенту температур на территории Эфиопского нагорья сформировались замещающие друг друга высотные пояса (горный тропический лес, пояс верещатников, афро-альпийская зона), способствующие узкой специализации отдельных видов. Характерной чертой распространения мелких млекопитающих Эфиопского нагорья является чёткое разделение по высотным пределам обитания между близкими лесными и горными видами большинства эндемичных групп. Вследствие этого они стали удобным объектом для эмпирической проверки градиентной модели видообразования.

В целом филогенетические паттерны и особенности современного распространения большинства групп мелких млекопитающих, эндемичных для Эфиопского нагорья, могут послужить подтверждением аллопатрической, но не градиентной модели [24, 26, 30]. Тем не менее обнаружены два возможных случая градиентного видообразования. Первый касается двух сестринских эндемичных видов землероек-белозубок (*Crocidura thalia* и *C. glassi*). Они замещают друг друга в смежных высотных поясах горного массива Бале (афро-альпийскую зону и вересковый пояс населяет *C. glassi*, тропический лес — *C. thalia*). Эти животные морфологически хорошо различаются [10], вследствие чего их видовая самостоятельность никогда не подвергалась сомнению. В то же время они поразительно близки как по митохондриальным, так и по ядерным генам [23]. Кроме того, *C. glassi* и *C. thalia* распространены парапатрично<sup>10</sup> и на всём протяжении их

ареалов населяют разные высотные пояса [31]. Эти особенности идеально соответствуют предсказаниям градиентной модели видообразования [29]. Исследования данных видов с привлечением современных геномных методов представляются весьма перспективными. Возможно, генетические различия между ними сводятся к немногим областям генома, ответственным за адаптацию к контрастным местообитаниям.

В другой работе, где также использовались наборы митохондриальных и ядерных маркеров, была выдвинута гипотеза о градиентном пути происхождения некоторых видов узкоголовых крыс эндемичного рода *Stenocephalemys*. Это подтверждается выявленными особенностями двух пар видов этого рода, населяющих территории по обе стороны от Рифтовой долины. Сестринские взаимоотношения установлены для видов, обитающих в смежных высотных поясах (афро-альпийской зоне и поясе верещатников) единого горного массива: на северо-западном (*S. zimai* — *S. albipes*) и юго-восточном (*S. albicaudata* — *S. griseicauda*) плато Эфиопского нагорья [25]. Несмотря на эволюционную молодость этой группы, базальная радиация которой имела место в середине плейстоцена, указанные виды генетически и морфологически хорошо дифференцированы.

Интересно, что два приведённых выше примера соответствуют начальному (*Crocidura thalia* и *C. glassi*) и конечному (виды рода *Stenocephalemys*) этапам градиентного видообразования. Можно предположить, что это редкий, но реальный эволюционный феномен, который вносит определённый вклад в формирование столь богатой эндемичной фауны млекопитающих Эфиопского нагорья.

**Адаптивная интрогрессия митохондриального генома как фактор микроэволюции и формообразования.** Широкое применение молекулярно-генетических методов в зоологических исследованиях позволило установить особую роль гибридизации в возникновении многообразия органического мира и пересмотреть традиционное представление о ней как о негативном явлении в эволюции, связанном исключительно с разрушением высокоинтегрированных генных комплексов и локальным слиянием ранее дивергировавших форм. В настоящее время допускаются такие разнообразные сценарии взаимодействия дивергентных и ретикулярных процессов, как усиление репродуктивных барьеров в зонах гибридизации, диверсификация форм до достижения ими видового статуса без прерывания потока генов между ними и гибридогенное видообразование.

Одно из наиболее интересных с эволюционной точки зрения последствий межвидовой гибридизации — адаптивная интрогрессия, то есть заимствование одним видом у другого генов, имеющих адаптивное значение. Интрогрессия уже апро-

<sup>9</sup> “Хорошие виды” — виды, хорошо отличающиеся друг от друга и не вызывающие затруднений при определении их статуса.

<sup>10</sup> Парапатрия — тип распространения популяций, которые занимают смежные, но не перекрывающиеся ареалы и могут скрещиваться друг с другом в зоне контакта. Если условия среды в ареалах достаточно различаются, в процессе естественного отбора происходит постепенная дивергенция популяций, сокращаются эпизоды скрещиваний между ними, развивается репродуктивная изоляция. Таким образом популяции обособляются в качестве новых видов.

бированных естественным отбором сочетаний отдельных генов – теоретически более быстрый и эффективный путь адаптации (по сравнению с традиционным, основанным на постепенном накоплении полезных мутаций), помогающий видам-реципиентам в краткие сроки осваивать новые обширные территории и незанятые ранее экологические ниши.

Выявление адаптивной интрогрессии – зачастую методически сложная задача по причине неопределённости связи отдельных генов с соответствующими адаптивно значимыми признаками. В связи с этим перспективными моделями представляются случаи заимствования чужеродного митохондриального генома, поскольку в митохондриях генерируется практически вся энергия, которую организм использует либо для построения макроэргических связей, либо непосредственно для выработки тепла (при разобщении в митохондриях дыхания и фосфорилирования). Есть все основания считать, что адаптация млекопитающих к обитанию в высоких широтах и на высокогорье требует перестройки энергетического метаболизма для повышения его эффективности. Соответственно, аминокислотные замены в активных участках энзимов – компонентах дыхательной цепи – потенциально могут иметь функциональное значение, обеспечивая их носителям селективное преимущество.

Адаптивное заимствование “чужого” митохондриального генома обычно связывается с широтным смещением ареалов (обусловленным периодически изменениями климата в плейстоцене) вовлечённых в интрогрессию форм. Хотя периодические изменения климата в прошлом также индуцировали вертикальную динамику высотных границ растительных поясов в горах, возможные последствия межвидовой гибридизации на протяжённом высотном градиенте остаются практически неизученными. Уникальные возможности для проведения подобных исследований предоставляет Эфиопское нагорье с его богатой эндемичной фауной и чётко выраженной высотной поясностью, включающей столь экстремальное местообитание, как афро-альпийская зона.

Благодаря использованию в работе экспедиции набора митохондриальных и ядерных маркеров получены многочисленные свидетельства разновозрастных ретикулярных процессов у представителей двух групп эндемичных грызунов – узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* и крапчатых жестковолосых мышей надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l., населяющих крайне ограниченные территории. Все шесть видов рода *Stenocephalemys* оказались вовлечёнными в древнюю или недавнюю гибридизацию с последующей интрогрессией “чужой” митохондриальной ДНК (мтДНК) [25]. Особый интерес вызывает древнее заимствование видом *S. zimai* митохондриального генома *S. albocaudata*,

поскольку оба вида населяют афро-альпийскую зону горных массивов, расположенных на противоположных сторонах Рифтовой долины.

Изучение аминокислотных остатков в последовательностях белка цитохрома b показало, что *S. zimai* и *S. albocaudata* имеют в 18-й позиции лейцин (Leu), а остальные виды *Stenocephalemys*, населяющие расположенные ниже местообитания (леса и верещатники), – фенилаланин (Phe) [32]. Путём моделирования трёхмерной структуры белка установлено, что данная замена находится в непосредственной близости к его каталитическому центру и может иметь адаптивное значение для более эффективного функционирования системы клеточного дыхания в условиях высокогорья, увеличивая стабильность присоединения молекулы убихинона. Анализ последовательностей гена цитохрома b из базы GenBank показал, что у грызунов рассматриваемая область белка относительно консервативная, а замена в 18-й позиции чрезвычайно редкая. Тем не менее эта замена обнаружена у трёх видов неотропических хомячков из подсемейства Sigmodontinae (*Punomys kofordi*, *Thomasomys oreas*, *T. gracilis*), населяющих высокогорья Анд, что также свидетельствует о её адаптивном значении. Поскольку результаты предыдущих исследований допускают существование древней интрогрессии митохондриального генома от *S. albocaudata* к *S. zimai* [25], наличие одинаковой и в то же время чрезвычайно редкой замены у этих видов можно было бы объяснить общностью происхождения их митохондриальных геномов. Однако выявлено независимое происхождение замены Phe 18 → Leu 18 у этих специализированных афро-альпийских *Stenocephalemys*, поскольку аминокислотный остаток Leu 18 кодируется у них существенно различающимися триплетами (ТТА – у *S. albocaudata*, СТС – у *S. zimai*). Таким образом, афро-альпийские представители рода *Stenocephalemys* стали уникальным примером адаптации к суровому климату высокогорья, сочетающей как адаптивную интрогрессию, так и последующую конвергентную “доработку” геномов в ходе дальнейшего освоения видами высокогорных местообитаний [32].

По-видимому, эти процессы продолжают до сих пор. Был проведён специальный анализ следов адаптивной эволюции в 27 полных митохондриальных геномах всех шести видов *Stenocephalemys*. Наибольшее число сайтов, подверженных положительному отбору (движущему отбору при адаптации к новым местообитаниям), найдено в филогенетических линиях, которые относятся к специализированным обитателям афро-альпийской зоны (*S. albocaudata* и *S. zimai*). Яркие признаки положительного отбора выявлены у 10 из 13 белок-кодирующих генов, подавляющее большинство потенциально функциональных замен обнаружено в комплексе NADH-дегидрогеназы [33].

Эфиопские представители надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. – ещё один примечательный пример множественной ретикулярной эволюции [8, 34]. Пять из девяти видов этой эндемичной группы оказались вовлечёнными в разновозрастные процессы интрогрессии. Как и в случае *Stenocephalemys*, наибольший интерес вызывают события древнего заимствования высокогорными обитателями “чужого” митохондриального генома. Полученные данные позволили предположить, что древняя интрогрессия митохондриального генома *Lophuromys menageshae*, преадаптированного к успешному функционированию в суровых условиях высокогорья, сыграла важную роль при освоении афро-альпийских местообитаний двумя другими видами (*L. melanonyx* и *L. simensis*). Недавняя и даже современная интрогрессия мтДНК *L. menageshae* популяциями *L. simensis* косвенно подтверждает её адаптивный характер. Об этом же свидетельствует и тот факт, что населяющие наибольшие высоты популяции *L. melanonyx* и *L. simensis* обладают только заимствованной мтДНК [26].

Адаптации эфиопских *Lophuromys* к условиям высокогорья не сводятся лишь к аминокислотным заменам в белках – компонентах дыхательной цепи. Так, обитатель афро-альпийской зоны *L. melanonyx* обладает парадоксальным, на первый взгляд, комплексом термофизиологических адаптаций. Он ожидаемо намного крупнее остальных представителей рода, обитающих на меньших высотах, в то же время его термоизоляция менее эффективна. Повышение теплопроводности покровов мелкого млекопитающего при одновременном увеличении размеров тела в процессе адаптации к низким температурам высокогорных местообитаний позволяет организму эффективнее использовать энергию солнечного излучения для поддержания теплового баланса [35].

Группы видов *Stenocephalemys* spp. и *L. flavopunctatus* s.l. – интересная модель для дальнейшего изучения роли адаптивной интрогрессии в эволюции. В этой области пока остаётся целый ряд нерешённых вопросов. Практически все заимствования “чужой” мтДНК не сопровождаются интрогрессией ядерных генов. Специальное исследование надвидового комплекса *Lophuromys flavopunctatus* s.l. с использованием геномных методов обнаружило лишь незначительный след потока ядерных генов для двух случаев современной межвидовой гибридизации и показало его отсутствие во всех эпизодах древней интрогрессии митохондриального генома [26]. По-видимому, заимствованная доля ядерного генома не способна закрепиться в геномах видов-реципиентов и быстро элиминируется из популяции в течение нескольких поколений. Однако любой вид должен иметь соответствие между уникальным образом коадаптированными митохондриальными генами и функционально связанными с ними ядерными (N-mt) генами. Отдельные субъединицы

белков комплексов окислительного фосфорилирования закодированы как в митохондриальном, так и в ядерном геноме. Очевидно, что новое сочетание митохондриальных и N-mt-генов различных видов, возникающее при интрогрессии мтДНК, вряд ли будет эффективно функционировать. Можно лишь предположить, что при освоении высокогорных местообитаний (с их экстремально жёсткими условиями существования) большое адаптивное значение заимствуемой мтДНК компенсирует потери от нарушения коадаптации с N-mt-генами. Непонятно, сопровождалась ли межвидовая интрогрессия митохондриального генома параллельной интрогрессией N-mt-генов или же их последующей ускоренной подстройкой к новой мтДНК в геноме вида-реципиента. Для проверки этих альтернативных гипотез перспективно использование в качестве модели группы видов *Lophuromys flavopunctatus* s.l., среди которых широко распространено сосуществование в пределах одной популяции особей как с предположительно заимствованным, так и с исходно видоспецифичным митохондриальными геномами.

Как это ни удивительно, при оценке реальности модели экологического (градиентного) видообразования никогда не рассматривались эволюционные последствия случайной межвидовой гибридизации, хотя очевидно, что интродукция ядерного митохондриального генома (уже адаптированного к определённым условиям), провоцирующая быструю эволюцию N-mt генов, может существенно ускорить процессы дифференциации между исходно конспецифическими популяциями.

Наконец, изучение специфических адаптаций узкоареальных высокогорных эндемиков, занимающих крошечные участки своеобразных местообитаний на вершинах горных массивов (быстро исчезающих в результате глобального потепления), будет способствовать развитию концепции экологических и эволюционных ловушек<sup>11</sup> [36], что, помимо чисто теоретических аспектов, имеет важное природоохранное значение.

**От разнообразия млекопитающих к разнообразию их вирусов.** За последние 100 лет зафиксировано порядка 20 новых опасных и особо опасных вирусных инфекций человека, которые в подавляющем большинстве передались от животных. Каждый такой эпизод сопровождался значительными социально-экономическими последствиями. Большинство новых инфекций связано с РНК-содержащими вирусами. В этом контексте важно продолжать изу-

<sup>11</sup>Экологическая ловушка – непропорциональное возрастание привлекательности среды обитания по сравнению с её ценностью для выживания и воспроизводства. Эволюционная ловушка – изменение окружающей среды, в результате которого полезные в прошлом признаки становятся не нужны или даже вредны.

чение вирусов млекопитающих (в первую очередь грызунов, рукокрылых и землероек), что позволит судить об эволюции, экологии и истории возникновения ряда вирусов человека. Млекопитающие предоставляют зооотический пул (резервуар), из которого появляются ранее неизвестные патогены, способные поражать человека. Следует отметить, что факторы, обуславливающие это явление, остаются малопонятными. Есть мнение, что становление новых опасных для людей возбудителей связано с некоторыми тропическими регионами, где наблюдаются:

- высокий уровень биологического разнообразия, обеспечивающий обширный зооотический пул;
- значительная степень относительно недавнего антропогенного нарушения природных экосистем, что влечёт за собой увеличение частоты межвидовых контактов;
- высокая плотность населения;
- социально-экономические условия, благоприятствующие возникновению новых эпидемий [37].

Большая часть территории Эфиопии в полной мере соответствует всем перечисленным пунктам. Эфиопское нагорье отнесено к регионам наибольшего риска возникновения новых инфекционных заболеваний, передаваемых человеку от диких животных [38]. Интересны оценки возможного влияния на эти процессы глобального потепления. Согласно прогнозу, выполненному с использованием филогеографической модели сети “млекопитающие–вирусы”, к 2070 г. интенсивность обмена вирусами между видами млекопитающих, населяющими мировые очаги биоразнообразия, возрастёт в 4 тыс. раз! Предполагается, что горные регионы Восточной Африки войдут в число эпицентров подобных событий [39].

РНК-содержащие вирусы Восточной Африки остаются малоизученными. До недавнего времени было известно всего пять хантавирусов [40, 41], два из которых идентифицированы при участии российских учёных [42]. Эфиопское нагорье – один из мировых центров биоразнообразия и эндемизма млекопитающих. Учитывая ярко выраженную сопряжённую эволюцию некоторых групп мелких млекопитающих (грызунов, рукокрылых и землероек) и специфических для них арена- и хантавирусов, можно ожидать здесь широкого разнообразия последних. Аренавирусы рода *Mammarenavirus* высокоспецифичны к отдельным генетически выраженным внутривидовым линиям широко распространённых африканских грызунов *Mastomys natalensis*, *Mus minutoides* и *Grammomys surdaster* [43], что беспрецедентно для вирусов в целом.

Особое внимание привлекают маммаренавирусы многоососковой крысы *Mastomys natalensis*, обитающей на территории всей Африки южнее Сахары. Все филогруппы данного вида идентифицированы как природные резервуары маммаренавирусов, фор-

моспецифичных для каждой из линий. Только два из семи вирусов не являются строго формоспецифичными, то есть могут встречаться и в других резервуарах: маммаренавирус *Lassa* – возбудитель такого опасного заболевания, как лихорадка Ласса, и новый вид маммаренавируса *Dhati Welel*, недавно обнаруженный в Западной Эфиопии [44]. Высока вероятность появления новых патогенов среди форм, уже приспособившихся более чем к одному виду-хозяину. В связи с этим открывается возможность исследования ряда аспектов экологии вируса Ласса с использованием безопасной для человека модели – вируса *Dhati Welel*.

Хантавирусы, впервые идентифицированные в Африке в 2006 г. [45], в основном найдены у рукокрылых [42, 46] и землероек [41, 47]. Однако на территории Эфиопии у эндемичного грызуна *Stenocephalemys albipes* был обнаружен новый вирус *Tigrau*, относящийся к глубоко дивергировавшей эволюционной линии хантавирусов [40]. Позднее было показано, что он специфичен для всех узкоголовых крыс рода *Stenocephalemys* (эндемичного для страны), населяющих смежные высотные пояса Эфиопского нагорья (от вечнозелёных лесов до афро-альпийской зоны) [48, 49]. Результаты последующих работ позволили предположить, что вирус *Tigrau* – это генетическая химера, которая появилась в результате реассортации (обмена геномными сегментами) между хантавирусами двух различных клад, связанных, соответственно, с мышевидными грызунами (*murinae-borne hantaviruses*) и землеройками (*soricomorpha-borne hantaviruses*) [48, 50]. Подобный феномен ранее не наблюдался у хантавирусов мышевидных грызунов. Верификация данной гипотезы осложнена отсутствием какой-либо информации о хантавирусах землероек Эфиопии, которые представлены многочисленными эндемичными видами, произошедшими в результате интенсивной адаптивной радиации древней эволюционной линии рода *Crocidura* [23, 31]. Скудные и фрагментарные данные об арена- и хантавирусах тем не менее свидетельствуют о потенциальном разнообразии данных групп на территории страны. Учитывая уникальность эндемичной фауны мелких млекопитающих Эфиопского нагорья, многие представители которой эволюционировали в изоляции с позднего миоцена [14], можно ожидать высокой степени своеобразия неизвестных пока вирусов, связанных с этими животными столь длительной сопряжённой эволюцией.

Идентификация вирусов и их дальнейшее изучение позволят понять, каким путём шло распространение патогенов в популяциях видов-резервуаров, насколько часто происходит смена хозяев для того или иного вируса. Улучшится понимание и механизмов возникновения новых вирусов человека, происходящих из зооотического пула. Ввиду недавнего обнаружения на территории России и ближайшего зарубежья ряда опасных вирусных

патогенов восточноафриканского происхождения (лихорадки Зика и Западного Нила) открытие новых вирусов эфиопских млекопитающих будет играть важную роль в обеспечении эпидемиологической безопасности нашей страны.

\* \* \*

Исследование млекопитающих Эфиопии вносит весомый вклад в развитие различных научных направлений общебиологического значения и в решение ряда проблем охраны природы и медицинской биологии:

- установление механизмов, ответственных за возникновение высокого уровня биоразнообразия и эндемизма;
- эмпирическая проверка альтернативных гипотез видообразования;
- оценка роли интрогрессивной гибридизации в эволюции;
- изучение коэволюции функционально связанных митохондриальных и ядерных генов;
- изучение сопряжённой эволюции млекопитающих и специфических для них вирусов.

Уникальность территории Эфиопии заключается в богатстве местной эндемичной фауны и максимально выраженном высотном градиенте природных условий, предоставляющих множество потенциальных экологических ниш. Подобное сочетание встречается лишь в нескольких уголках земного шара (например, восточные склоны Анд и Центральный хребет Новой Гвинеи).

В рамках второго саммита Россия–Африка 27 июля 2023 г. было подписано межправительственное соглашение о создании в Эфиопии Совместного российско-эфиопского центра биологических исследований. Хочется надеяться, что нас ожидает ещё много интересных находок и открытий, которые позволят расширить знания о путях и особенностях эволюции в одном из важнейших мировых центров биоразнообразия и эндемизма.

#### ИСТОЧНИК ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ в рамках Соглашения № 075-15-2023-591 от 11.08.2023 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Wallace A.R. Tropical nature and other essays. London: Macmillan, 1878.
2. Dobzhansky Th. Evolution in the tropics // American Scientist. 1950, vol. 38, pp. 209–221.
3. Mittermeier R.A., Turner W.R., Larsen F.W. et al. Global Biodiversity Conservation: The critical role of hotspots. Biodiversity Hotspots: Distribution and protection of conservation priority areas. Berlin–Heidelberg: Springer, 2011. Pp. 3–22.
4. Patterson B.D. A new “age of discovery” for mammals // Journal of Mammalian Evolution. 2007, vol. 14, no. 1, pp. 67–69.
5. Kruskop S.V., Lavrenchenko L.A. A new species of long-eared bat (*Plecotus*; Vespertilionidae, Mammalia) from Ethiopia // Myotis. 2000, vol. 38, pp. 5–17.
6. Lavrenchenko L.A., Likhnova O.P., Baskevich M.I., Bekele A. Systematics and distribution of *Mastomys* (Muridae, Rodentia) from Ethiopia, with the description of a new species // Mammalian Biology. 1998, vol. 63, no. 1, pp. 37–51.
7. Lavrenchenko L.A. A contribution to the systematics of *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia, Muridae) with the description of a new species // Bonner zoologische Beiträge. 2003, Bd. 50, H. 4, S. 313–327.
8. Lavrenchenko L.A., Verheyen W.N., Verheyen E. et al. Morphometric and genetic study of Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* Thomas, 1888 species complex with description of three new 70-chromosomal species (Muridae – Rodentia) // Bulletin de l’Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique. 2007, vol. 77, pp. 77–117.
9. Taylor P.J., Lavrenchenko L.A., Carleton M.D. et al. Specific limits and emerging diversity patterns in East African populations of laminate-toothed rats, genus *Otomys* (Muridae: Murinae: Otomyini): Revision of the *Otomys typus* complex // Zootaxa. 2011, vol. 3024, pp. 1–66.
10. Lavrenchenko L.A., Voita L.L., Hutterer R. Diversity of shrews in Ethiopia, with the description of two new species of *Crocidura* (Mammalia: Lipotyphla: Soricidae). Zootaxa. 2016, vol. 4196, no. 1, pp. 38–60.
11. Mizerovska D., Mikula O., Bartakova V. et al. Integrative taxonomic revision of the Ethiopian endemic rodent genus *Stenocephalemys* (Muridae: Murinae: Praomyini) with the description of two new species // Journal of Vertebrate Biology. 2020, vol. 69, no. 2, pp. 1–21.
12. Nicolas V., Mikula O., Lavrenchenko L.A. et al. Phylogenomics of African radiation of Praomyini (Muridae: Murinae) rodents: First fully resolved phylogeny, evolutionary history and delimitation of extant genera // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2021, vol. 163, no. 1, 107263.
13. Krásová J., Mikula O., Lavrenchenko L.A. et al. A new rodent species of the genus *Mus* (Rodentia: Muridae) confirms the biogeographical uniqueness of the isolated forests of southern Ethiopia // Organisms Diversity & Evolution. 2022, vol. 22, no. 2, pp. 491–509.
14. Lavrenchenko L.A., Bekele A. Diversity and conservation of Ethiopian mammals: What have we learned in 30 years? // Ethiopian Journal of Biological Sciences. 2017, vol. 16, pp. 1–20.
15. Buffenstein R., Amoroso V., Andziak B. et al. The naked truth: a comprehensive clarification and classification

- of current “myths” in naked mole-rat biology // *Biological Reviews*. 2022, vol. 97, no. 1, pp. 115–140.
16. *Zemlemerova E.D., Kostin D.S., Lebedev V.S. et al.* Genetic diversity of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*) // *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 2021, vol. 59, no. 1, pp. 323–340.
  17. *Wasser S.K., Lovett J.C.* Introduction to the biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa. *Biogeography and ecology of the rain forests of eastern Africa*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993. Pp. 3–7.
  18. *Terborgh J.* Maintenance of diversity in tropical forests // *Biotropica*. 1992, vol. 24, pp. 283–292.
  19. *Fjeldsa J., Lovett J.C.* Geographical patterns of old and young species in African forest biota: the significance of specific montane areas as evolutionary centres // *Biodiversity and Conservation*. 1997, vol. 6, no. 3, pp. 325–346.
  20. *Fjeldsa J., Lambin E., Mertens B.* Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data // *Ecography*. 1999, vol. 22, no. 1, pp. 63–78.
  21. *Lavrenchenko L.A., Verheyen E.* An assessment of the systematics of the genus *Desmomys* Thomas, 1910 (Rodentia: Muridae) using mitochondrial DNA sequences. *African Biodiversity: Molecules, Organisms, Ecosystems* / Ed. by B.A. Huber, B.J. Sinclair, K.-H. Lampe. N.Y.: Springer Science, 2005. Pp. 363–369.
  22. *Lavrenchenko L.A.* The mammals of the isolated Haremma Forest (southern Ethiopia): structure and history of the fauna // *Bonner Zoologische Monographien*. 2000, vol. 46, pp. 223–231.
  23. *Bannikova A.A., Zemlemerova E.D., Lebedev V.S., Lavrenchenko L.A.* The phylogenetic relationships within the Eastern Afromontane clade of *Crocidura* based on mitochondrial and nuclear data // *Mammalian Biology*. 2021, vol. 101, no. 6, pp. 1005–1018.
  24. *Mizerovská D., Martynov A.A., Mikula O. et al.* Genomic diversity, evolutionary history, and species limits of the endemic Ethiopian laminate-toothed rats (genus *Otomys*, Rodentia: Muridae) // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2023, vol. 199, no. 4, pp. 1059–1077.
  25. *Bryja J., Kostin D., Meheretu Y. et al.* Reticulate Pleistocene evolution of Ethiopian rodent genus along remarkable altitudinal gradient // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2018, vol. 118, pp. 75–87.
  26. *Komarova V.A., Kostin D.S., Bryja J. et al.* Complex reticulate evolution of speckled brush-furred rats (*Lophuromys*) in the Ethiopian centre of endemism // *Molecular Ecology*. 2021, vol. 30, no. 10, pp. 2349–2365.
  27. *Kostin D.S., Martynov A.A., Lebedev V.S. et al.* Position of the ammodile and the origin of Gerbillinae (Rodentia): Out of the Horn of Africa? // *Zoologica Scripta*. 2022, vol. 51, no. 5, pp. 522–532.
  28. *Lara M.C., Geise L., Schneider C.J.* Diversification of small mammals in the Atlantic Forest of Brazil: testing the alternatives. *Mammalian Diversification: from chromosomes to phylogeography (a celebration of the career of James L. Patton)* // University of California Publications in Zoology. 2005, vol. 133, pp. 311–333.
  29. *Moritz C., Patton J.L., Schneider C.J., Smith T.B.* Diversification of rainforest faunas: An integrated molecular approach // *Annual Review of Ecology and Systematics*. 2000, vol. 31, pp. 533–563.
  30. *Лавренченко Л.А.* Тестирование альтернативных гипотез видообразования на примере наземных позвоночных горных тропиков // *Известия РАН. Серия биологическая*. 2011. № 6. С. 645–652.  
*Lavrenchenko L.A.* Testing of alternative hypotheses for speciation: a case study on ground vertebrates in tropical mountains // *Biology Bulletin*. 2011, vol. 38, no. 6, pp. 551–557.
  31. *Лавренченко Л.А., Банникова А.А., Лебедев В.С.* Эндемичные землеройки-белозубки (*Crocidura*) Эфиопии: недавняя адаптивная радиация древней группы // *Доклады Академии наук*. 2009. № 5. С. 705–708.  
*Lavrenchenko L.A., Bannikova A.A., Lebedev V.S.* Shrews (*Crocidura* spp.) endemic to Ethiopia: recent adaptive radiation of an ancient lineage // *Doklady Biological Sciences*. 2009, vol. 424, no. 1, pp. 57–60.
  32. *Костин Д.С., Лавренченко Л.А.* Адаптация грызунов к обитанию в высокогорье: сочетание процессов митохондриальной интрогрессии и конвергентной молекулярной эволюции // *Доклады Академии наук*. 2018. № 3. С. 345–348.  
*Kostin D.S., Lavrenchenko L.A.* Adaptation of rodents living in a highland: combination of mitochondrial introgression and convergent molecular evolution // *Doklady Biochemistry and Biophysics*. 2018, no. 1, pp. 333–336.
  33. *Bartáková V., Bryjová A., Nicolas V. et al.* Mitogenomics of the endemic Ethiopian rats: looking for footprints of adaptive evolution in sky islands // *Mitochondrion*. 2021, vol. 57, no. 8, pp. 182–191.
  34. *Lavrenchenko L.A., Verheyen E., Potapov S.G. et al.* Divergent and reticulate processes in evolution of Ethiopian *Lophuromys flavopunctatus* species complex: evidence from mitochondrial and nuclear DNA differentiation patterns // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2004, vol. 83, no. 3, pp. 301–316.
  35. *Ивлев Ю.Ф., Лавренченко Л.А.* Снижение теплоизоляции при адаптации к высокогорью у чернокоготной жестковолосой мыши (*Lophuromys melanonyx*, Petter) // *Доклады Академии наук*. 2016. № 6. С. 738–743.

- Ivlev Yu.F., Lavrenchenko L.A.* A decrease in heat insulation of the black-clawed brush furred rat (*Lophuromys melanonyx*, Petter) during adaptation to high altitudes // *Doklady Biological Sciences*. 2016, no. 1, pp. 36–41.
36. *Schlaepfer M.A., Runge M.C., Sherman P.W.* Ecological and evolutionary traps // *Trends in Ecology and Evolution*. 2002, vol. 17, no. 10, pp. 474–480.
37. *Dharmarajan G., Li R., Chanda E. et al.* The animal origin of major human infectious diseases: what can past epidemics teach us about preventing the next pandemic // *Zoonoses*. 2022, vol. 2, no. 11, pp. 1–13.
38. *Jones K.E., Patel N.G., Levy M.A. et al.* Global trends in emerging infectious diseases // *Nature*. 2008, vol. 451, pp. 990–993.
39. *Carlson C.J., Albery G.F., Merow C. et al.* Climate change increases cross-species viral transmission risk // *Nature*. 2022, vol. 607, no. 7919, pp. 555–562.
40. *Meheretu Y., Čížková D., Těšíková J. et al.* High diversity of RNA viruses in rodents, Ethiopia // *Emerging Infectious Diseases*. 2012, vol. 18, pp. 2047–2050.
41. *Kang H.J., Stanley W.T., Esselstyn J.A. et al.* Expanded host diversity and geographic distribution of hantaviruses in sub-Saharan Africa // *Journal of Virology*. 2014, vol. 88, pp. 7663–7667.
42. *Těšíková J., Bryjová A., Bryja J. et al.* Hantavirus strains in East Africa related to Western African hantaviruses // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 2017, vol. 17, no. 4, pp. 278–280.
43. *Cuypers L.N., Gryseels S., Van Houtte N. et al.* Subspecific rodent taxa as the relevant host taxonomic level for mammarenavirus host specificity // *Virology*. 2023, vol. 581, pp. 116–127.
44. *de Bellocq J.G., Bryjová A., Martynov A.A., Lavrenchenko L.A.* Dhahi Welel virus, the missing mammarenavirus of the widespread *Mastomys natalensis* // *Journal of Vertebrate Biology*. 2020, vol. 69, no. 2, 20018.
45. *Klempa B., Fichet-Calvet E., Lecompte E. et al.* Hantavirus in African wood mouse, Guinea // *Emerging Infectious Diseases*. 2006, vol. 12, pp. 838–840.
46. *Sumibcay L., Kadjo B., Gu S.H. et al.* Divergent lineage of a novel hantavirus in the banana pipistrelle (*Neoromicia nanus*) in Cote d'Ivoire // *Virology Journal*. 2012, vol. 9, p. 34.
47. *Omoga D.C.A., Tchouassi D.P., Venter M. et al.* Divergent Hantavirus in Somali Shrews (*Crocidura somalica*) in the Semi-Arid North Rift, Kenya // *Pathogens*. 2023, vol. 12, p. 685.
48. *Klempa B., Lavrenchenko L.A., Auste B. et al.* Tigray virus as a genetic chimaera between rodent-borne and shrew-borne hantaviruses // *Proceedings of the 29th Annual Meeting of the Society for Virology*. Düsseldorf: Universität Düsseldorf, 2019. P. 191.
49. *Meheretu Y., Stanley W.T., Craig E.W. et al.* Tigray orthohantavirus infects two related rodent species adapted to different elevations in Ethiopia // *Vector-Borne and Zoonotic Diseases*. 2019, vol. 19, pp. 950–953.
50. *de Bellocq J.G., Těšíková J., Meheretu Y. et al.* Complete genome characterisation and phylogenetic position of Tigray hantavirus from the Ethiopian white-footed mouse, *Stenocephalemys albipes* // *Infection, Genetics and Evolution*. 2016, vol. 45, pp. 242–245.

## MAMMALS OF ETHIOPIA: RESULTS AND PROSPECTS OF RUSSIAN STUDIES

L.A. Lavrenchenko<sup>a,\*</sup>

*<sup>a</sup>Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*\*E-mail: llavrenchenko@gmail.com*

The article provides a brief overview of the main results of studies on mammals in Ethiopia performed by the Joint Ethio-Russian Biological Expedition. The mammals of the country represent a suitable model for studying the processes of evolution and speciation in the mountainous tropics, as well as ways to adapt to the conditions of the highlands. The results obtained are of particular importance for the development of a number of areas of evolutionary biology, as well as nature conservation and medical biology: exploring mechanisms for the emergence of high biodiversity and endemism; empirical verification of alternative speciation hypotheses; assessment of the role of introgressive hybridization in evolution; study of coevolution of functionally related mitochondrial and nuclear genes. Using the example of the Ethiopian Highlands, the prospects for further studies of the processes of conjugate evolution of small mammals and their specific arena- and hantaviruses in conditions of long-term isolation are demonstrated.

*Keywords:* Africa, centers of biodiversity and endemism, reticulate evolution, speciation models, adaptive introgression, viruses.