

doi 10.18699/vjgb-26-93

Оценка таксономического и генетического разнообразия лесных мышей рода *Apodemus* степной зоны Центрального Предкавказья

Ф.А. Темботова , А.Х. Амшокова , М.С. Гудова  , Е.П. Кононенко 

Институт экологии горных территорий им. А.К. Темботова Российской академии наук, Нальчик, Россия

 mpapieva@inbox.ru

Аннотация. Степные экосистемы – одни из наиболее измененных местообитаний из-за антропогенного давления и быстрых изменений в землепользовании. За несколько десятилетий XX в. биогеоценозы степных равнин и значительной части лесостепи Центрального Предкавказья почти полностью утратили свой первоначальный облик. Результатом антропогенного воздействия являются сокращение пригодных местообитаний, их фрагментация и т.д. При этом известно, что длительная изоляция популяции, вызванная естественной или антропогенной фрагментацией среды обитания, может привести к изменению генетической структуры популяции, в частности к уменьшению генетического разнообразия и сокращению общей эффективной численности популяции, что особенно губительно для популяции небольшого размера. Актуальность проведения настоящего исследования связана с отсутствием современных данных, касающихся видового состава, генетической структуры, генетического разнообразия, биотопического распространения и численности представителей лесных мышей рода *Apodemus* в условиях степной зоны Центрального Предкавказья. На основании анализа изменчивости фрагмента гена цитохрома *b* (*cyt b*) митохондриальной ДНК впервые изучены видовой состав и генетическое разнообразие видов-двойников лесных мышей рода *Apodemus* в условиях степной зоны Центрального Предкавказья. По результатам молекулярно-генетического анализа род *Apodemus* представлен тремя видами: *A. uralensis*, *A. witherbyi* и *A. flavicollis*. На рассматриваемой территории *A. flavicollis* и *A. witherbyi* описаны впервые. Из трех таксонов наиболее высоким уровнем генетического разнообразия характеризуется *A. uralensis*. Результаты молекулярного датирования позволяют предположить, что из трех видов первым заселил территорию Центрального Предкавказья *A. uralensis* в два этапа: примерно 370–350 тыс. лет назад и около 256 тыс. лет назад. Позднее на данную территорию в два этапа проник *A. witherbyi*: примерно 166–154 тыс. лет назад и 125–115 тыс. лет назад. *A. flavicollis* является самым молодым вселенцем на Центральном Предкавказье. Его эволюционный возраст составляет примерно 100 тыс. лет. В работе приведены особенности распространения и ландшафтно-биотопического распределения представителей рода *Apodemus* на исследованных территориях Центрального Предкавказья.

Ключевые слова: Центральное Предкавказье; степная зона; цитохром *b*; род *Apodemus*; генетическое разнообразие

Для цитирования: Темботова Ф.А., Амшокова А.Х., Гудова М.С., Кононенко Е.П. Оценка таксономического и генетического разнообразия лесных мышей рода *Apodemus* степной зоны Центрального Предкавказья. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2026;30(6):921-937. doi 10.18699/vjgb-26-93

Финансирование. Работа выполнена по программе государственного задания Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (FMEU-2026-0001 «Разнообразие (генетическое, морфологическое, таксономическое) позвоночных животных как основа долгосрочного мониторинга природных и антропогенных экосистем»).

Assessment of taxonomic and genetic diversity of wood mice of the genus *Apodemus* in the steppe zone of the Central Ciscaucasia

F.A. Tembotova , A.Kh. Amshokova , M.S. Gudova  , E.P. Kononenko 

Tembotov Institute of Ecology of Mountain Territories of the Russian Academy of Sciences, Nalchik, Russia

 mpapieva@inbox.ru

Abstract. Steppe ecosystems are among the most heavily modified habitats due to anthropogenic pressure and rapid land-use changes. Over the course of several decades of the 20th century, the biogeocenoses of the steppe plains and a significant portion of the forest-steppe of the Central Ciscaucasia have almost completely lost their original appearance.

Anthropogenic impact resulted in the reduction of suitable habitats, their fragmentation, and so on. It is known that prolonged isolation of a population, caused by natural or anthropogenic habitat fragmentation, can lead to changes in the genetic structure of the population, specifically to a decrease in genetic diversity and a reduction in the total effective population size, which is particularly detrimental to small populations. The relevance of this study is due to the lack of current data on the species composition, genetic structure, genetic diversity, habitat distribution, and abundance of *Apodemus* wood mice in the steppe zone of the Central Ciscaucasia. Based on an analysis of the mitochondrial DNA *cytochrome b* (*cyt b*) gene fragment variability, the species composition and genetic diversity of sibling species of wood mice of the genus *Apodemus* have been studied for the first time in the steppe zone of the Central Ciscaucasia. Molecular genetic analysis revealed that the genus *Apodemus* is represented by three species: *A. uralensis*, *A. witherbyi*, and *A. flavicollis*. *A. flavicollis* and *A. witherbyi* are described for the first time in this area. Of the three taxa, *A. uralensis* exhibits the highest level of genetic diversity. Molecular dating results suggest that of the three species, *A. uralensis* was the first to colonize the Central Ciscaucasia in two stages: approximately 370–350 thousand years ago and approximately 256 thousand years ago. Subsequently, *A. witherbyi* entered the area in two stages: approximately 166–154 thousand years ago and 125–115 thousand years ago. *A. flavicollis* is the youngest inhabitant of the Central Ciscaucasia, with an evolutionary age of approximately 100 thousand years. This study identifies the distribution patterns and landscape-biotope distribution of representatives of the genus *Apodemus* in the study areas of the Central Ciscaucasia.

Key words: Central Ciscaucasia; steppe zone; *cytochrome b*; genus *Apodemus*; genetic diversity

For citation: Tembotova F.A., Amshokova A.Kh., Gudova M.S., Kononenko E.P. Assessment of taxonomic and genetic diversity of wood mice of the genus *Apodemus* in the steppe zone of the Central Ciscaucasia. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii* = *Vavilov J Genet Breed.* 2026;30(6):921–937. doi 10.18699/vjgb-26-93

Введение

Изучение генетической дифференциации и филогеографии широко распространенных видов имеет важное значение при исследовании современного биоразнообразия, формирования ареалов видов, последствий глобальных изменений климата и антропогенного воздействия, а также проблем биологической экспансии и инвазии (Yalkovskaya et al., 2022). Генетическое разнообразие рассматривается в качестве одного из важных среди множества факторов, определяющих адаптацию вида к изменяющимся условиям среды (Soulé, Simberloff, 1986). Чем выше генетическое разнообразие видов, обитающих как в ненарушенных, так и в сильно нарушенных средах, тем успешнее проходит адаптация, тем более популяции способны эволюционировать в ответ на давление внешних факторов среды и с меньшей вероятностью исчезнут в случае изменения условий окружающей среды (цит. по: Полякова, 2022).

В настоящее время из-за антропогенного давления и быстрых изменений в землепользовании степные экосистемы являются одними из наиболее измененных местообитаний. Как справедливо отмечает С.И. Сигида (2010), за несколько десятилетий XX в. в результате воздействия человека биогеоценозы степных равнин и значительной части лесостепи Центрального Предкавказья почти полностью утратили свой первоначальный облик. Посадка защитных лесополос, искусственных лесов, орошение и обводнение способствовали продвижению в степные районы животных лесных и водно-приводных групп, появлению мигрантов из соседних регионов (цит. по: Пушкин, 2015). Очевидно, что подобные изменения отражаются на видовом разнообразии обитателей степных экосистем.

Следует также отметить, что в результате антропогенного воздействия происходит сокращение пригодных местообитаний, их фрагментация и т. д. А как известно, длительная изоляция популяции, вызванная естественной или антропогенной фрагментацией среды обитания, может привести к изменению генетической структуры популя-

ции, в частности к уменьшению генетического разнообразия и сокращению ее общей эффективной численности (Radespiel, Bruford, 2014; Wang et al., 2017).

Актуальность проведения настоящего исследования связана с отсутствием современных данных по видовому составу рода *Apodemus* степной зоны Центрального Предкавказья, полученных на основании молекулярно-генетического анализа. Имеющиеся работы были выполнены до появления этих методов во второй половине XX в. (Темботов, 1972). При этом следует отметить, что криптические виды, к которым относятся лесные мыши, практически неразличимы по морфологическим признакам. Неверное определение биологически важных видов формирует ложные представления о биологическом разнообразии (Сухих, 2013).

Также важно отметить, что по отдельным видам рода *Apodemus* в базе данных присутствуют лишь единичные последовательности гена цитохрома *b* (*cyt b*) мтДНК. Так, в международную генетическую базу данных Генбанк депонировано всего 18 последовательностей гена *cyt b* мтДНК, относящихся к кавказской лесной мыши, причем выборка частично включает образцы из Ирана, что ограничивает возможности для полноценного филогенетического анализа. Что касается *Apodemus witherbyi* Thomas, 1902, приведенные 26 последовательностей гена *cyt b* происходят только из Украины и Ирана. Как видно, среди данных базы Генбанк отсутствуют последовательности изучаемой территории.

В связи с изложенным было интересно изучить видовой состав, генетическую структуру и генетическое разнообразие представителей рода *Apodemus* в условиях степной зоны Центрального Предкавказья. Род *Apodemus* выбран не случайно: во-первых, лесные мыши составляют значительную долю в отловах, во-вторых, виды характеризуются различными экологическими предпочтениями и могут встречаться как в естественных (ненарушенные целинные степные участки, интразональные лесные массивы), так и в антропогенно трансформированных ландшафтах

(скирды в полях пропашных культур, берега каналов, лесополосы и т. д.).

Материалы и методы

В работе использовались образцы тканей 153 экз. лесных мышей рода *Apodemus*, собранные в различных географических точках степной зоны Центрального Предкавказья.

Исследования проводили в Майском, Прохладненском и Терском районах Кабардино-Балкарской Республики (рис. 1). В Майском районе исследованиями были охвачены биотопы окрестностей трех населенных пунктов: с. Новоивановка, хут. Баксанский и хут. Новокурский, которые ввиду их близости мы сочли возможным объединить. Далее эта территория обозначена как хут. Баксанский (N 43.6640°, E 043.9362°, высота 224 м над ур. моря).

Сбор материала проводился в трех биотопах: полезащитные лесные полосы; стога на полях озимых культур; межа, непосредственно прилегающая к оросительным каналам, расположенная между полями сельскохозяйственных культур.

В Прохладненском районе, в окрестностях с. Карагач (N 43.7838°, E 43.7369°, высота 290 м над ур. моря) исследованиями были охвачены два биотопа: лес равнинный; луг между дорогой и агроценозом. В Терском районе сбор материала проводился в двух географических пунктах: в окрестностях пос. Джулат (N 43.6050°, E 44.0077°, высота

215 м над ур. моря) — два биотопа: целинные степные участки, неудобные для сельскохозяйственной обработки; равнинный лес; а в окрестностях с. Арик (Арикский хребет, N 43.6036°, E 44.1268°, высота 233 м над ур. моря) — три биотопа: степной участок (ненарушенное разнотравно-типчаковое сообщество на склоне хребта); полезащитная полоса; берег Малокабардинского оросительного канала.

Образцы тканей были зафиксированы в 96 % этиловом спирте и использованы для выделения ДНК вручную с набором реагентов Diatom™ DNA Prep 100 (ООО «Лаборатория Изоген», Москва), согласно инструкции производителя. Амплификацию гена *cyt b* проводили с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) с использованием праймеров из работы (Yasuda et al., 2005) и при рекомендованных в цитируемой работе параметрах цикла ПЦР. Полученные ПЦР продукты очищали переосаждением в 0.15 М растворе ацетата натрия в 90 % этаноле с последующей промывкой 70 % этанолом. Результат визуализировали электрофорезом в 1.5 % агарозном геле в присутствии бромистого этидия. Секвенирование осуществляли на базе ООО «Синтол» (Москва).

Выравнивание полученных последовательностей проводили при помощи модуля ClustalW в программном пакете BioEdit (Hall, 1999). Взвешенные (net distance) межгрупповые генетические дистанции с использованием двухпараметрической модели Кимуры (K2P) (Kimura, 1980) рассчитывали в программе Mega 6 (Tamura et al., 2013).

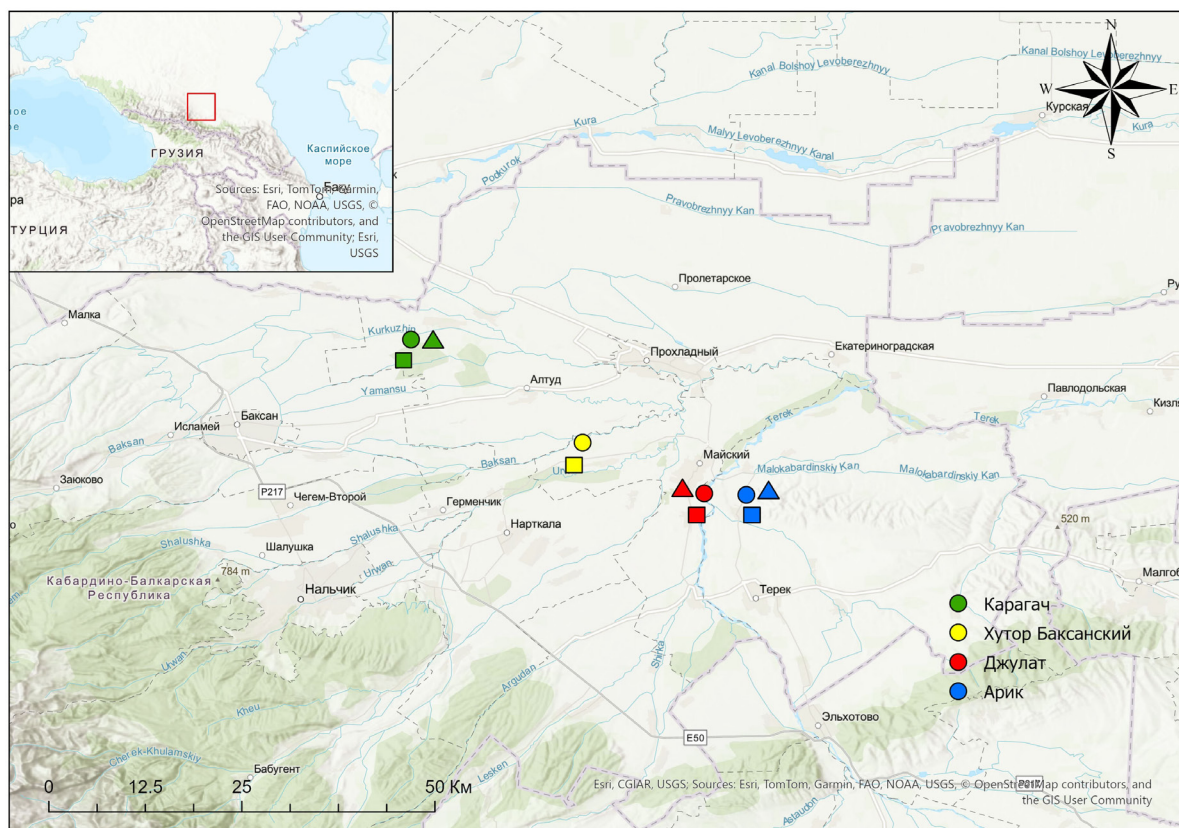


Рис. 1. Карта происхождения материала представителей рода *Apodemus* степной зоны Центрального Предкавказья: кружки — малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811); квадраты — желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834); треугольники — степная мышь (*Apodemus witherbyi* Thomas, 1902).

Байесовский алгоритм проведен в программе MrBayes v3.2.6 с использованием алгоритма марковских цепей по принципу Монте-Карло (MCMC) (Ronquist, Huelsenbeck, 2003). Для поиска оптимальных моделей применяли байесовский информационный критерий (BIC). Модели нуклеотидных замен были подобраны в программе Mega 6. В ходе анализа генерировали 5×10^6 деревьев марковских цепей, отбор дерева выполнялся через каждые 1000 генераций. Первые 25 % отбрасывались в качестве «выгорания». Визуализацию филогенетических деревьев проводили в программе FigTree.

Чтобы оценить время дивергенции, был выполнен дополнительный анализ в BEAST версии 1.10.4 (Suchard et al., 2018). Для каждого вида приводятся модели нуклеотидных замен, рассчитанные в программе Mega 6: *A. uralensis* и *A. flavicollis* – HKY+G+I, *A. witherbyi* – HKY+G. Анализ осуществлялся с применением некоррелированной лог-нормальной модели расслабленных молекулярных часов и постоянного размера в качестве коалесцентной модели. Длина цепей MCMC составляла 60 миллионов поколений с шагом выборки в тысячу и отбрасыванием первых 10 % генераций (burn-in), при этом эффективный размер выборки (ESS) для всех параметров был больше 200. Сходимость параметров подтверждалась значениями ESS >200, оцененными в программе Tracer 1.7 (Rambaut et al., 2018).

Калибровочные точки были взяты из работы Y. Amir Afzali и R. López-Antoñanzas (2024), выполненной на грызунах Ирана, в том числе представителях семейства Мышиные. Согласно данным упомянутых авторов, виды *Mus* Linnaeus, 1758 и *Apodemus* Kaup, 1829 отделились от *Rattus* Fischer, 1803 около 12.28 млн лет назад. Оценка времени 12.28 млн лет назад для корневого узла дивергенции между *Rattus* и *Mus*+*Apodemus* была выбрана в качестве первой калибровочной точки. Также мы использовали вторую калибровочную точку – 2.09 млн лет назад, время отделения *Mus macedonicus* Petrov & Ruzic, 1983 от *M. musculus musculus* и *M. musculus domesticus*. Для видов *A. uralensis* и *A. flavicollis* использовались дополнительные калибровочные точки: для *A. uralensis* – примерно 1.5 млн лет назад, время расхождения европейской и азиатской рас (Челомина, Атопкин, 2010), для *A. flavicollis* и *A. f. ponticus* – 2.6 млн лет назад, время их разделения (Darvish et al., 2015).

В нашем исследовании результаты были получены на основании скорости мутации 2.4–3.1 % (Suzuki et al., 2015).

Построение медианной сети гаплотипов выполнено в программе Network 4.6.1 с применением алгоритма объединения медиан (Median Joining) (Bandelt et al., 1999).

Показатели молекулярного разнообразия – количество гаплотипов, значения гаплотипического (h), нуклеотидного разнообразия (π), а также тесты на нейтральность Таджимы (Tajima, 1989) и Фу (Fu, 1996) – рассчитывали в программе Arlequin v.3.5 (Excoffier, Lischer, 2010).

При оценке генетического разнообразия анализируемая длина последовательностей составила 960 п. н. у всех трех исследованных таксонов.

Информация об оригинальном материале приведена в Приложении S1, о заимствованном из базы Генбанк – в Приложении S2¹.

Результаты

В данной работе представлены результаты анализа изменчивости фрагмента гена *cyt b* мтДНК представителей рода *Apodemus* географических выборок степной зоны Центрального Предкавказья (с. Арик, пос. Джулат, с. Карагач, хут. Баксанский), которые ранее не изучались. В результате проведенного молекулярно-генетического анализа получено 153 нуклеотидные последовательности фрагмента гена *cyt b* мтДНК, из которых 73 относились к *A. uralensis*, 37 – *A. flavicollis*, 43 – *A. witherbyi* = *A. fulvipectus*. В пределах выравнивания обнаружено 225 полиморфных сайтов.

Генетическая характеристика *A. uralensis*

Для 73 образцов *A. uralensis* получены нуклеотидные последовательности фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК длиной 960 п. н. На основании изучения 73 последовательностей фрагмента гена цитохрома *b* мтДНК *A. uralensis* четырех популяций выявлено 75 полиморфных сайтов, из которых 40 были парсимониально-информативными.

Для построения филогенетического дерева, помимо полученных нами последовательностей *A. uralensis*, в выравнивание были включены 98 последовательностей из базы Генбанк (948 п. н.). На рис. 2 представлено байесовское дерево, построенное для 116 гаплотипов *A. uralensis*. В пределах группы *A. uralensis* можно обозначить два статистически поддержанных кластера – *A. uralensis* 1 и *A. uralensis* 2 с дистанцией 6.2 % (см. рис. 2). Первый кластер соответствует так называемой европейской расе, второй – азиатской, что согласуется с публикациями, основанными на применении как кариотипических и биохимических, так и молекулярно-генетических данных (Челомина и др., 2007; Челомина, Атопкин, 2010). Примечательно, что из включенных в анализ 27 последовательностей *A. uralensis* европейской расы из базы Генбанк ни один гаплотип не оказался идентичным митотипам *A. uralensis* степного Предкавказья. Гаплотипы *A. uralensis* из Центрального Предкавказья на филогенетическом дереве занимают несколько обособленное положение, но с низким значением апостериорной вероятности.

Гаплотипы мышей из Ирана и Русской равнины тоже не формируют обособленных кластеров с высоким значением апостериорной вероятности, а присутствие митотипов из Ирана и Курганской области среди гаплотипов мышей Центрального Предкавказья, вероятно, свидетельствует о существующем потоке генов. На это указывают и низкие генетические дистанции между мышами Центрального Предкавказья и Ирана (0.12 %), а также Русской равнины (0.26 %).

С целью проведения более точной кластеризации была построена медианная сеть на основе 99 последовательно-

¹ Приложения S1 и S2 см. по адресу:

<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2026-30/appx45.pdf>

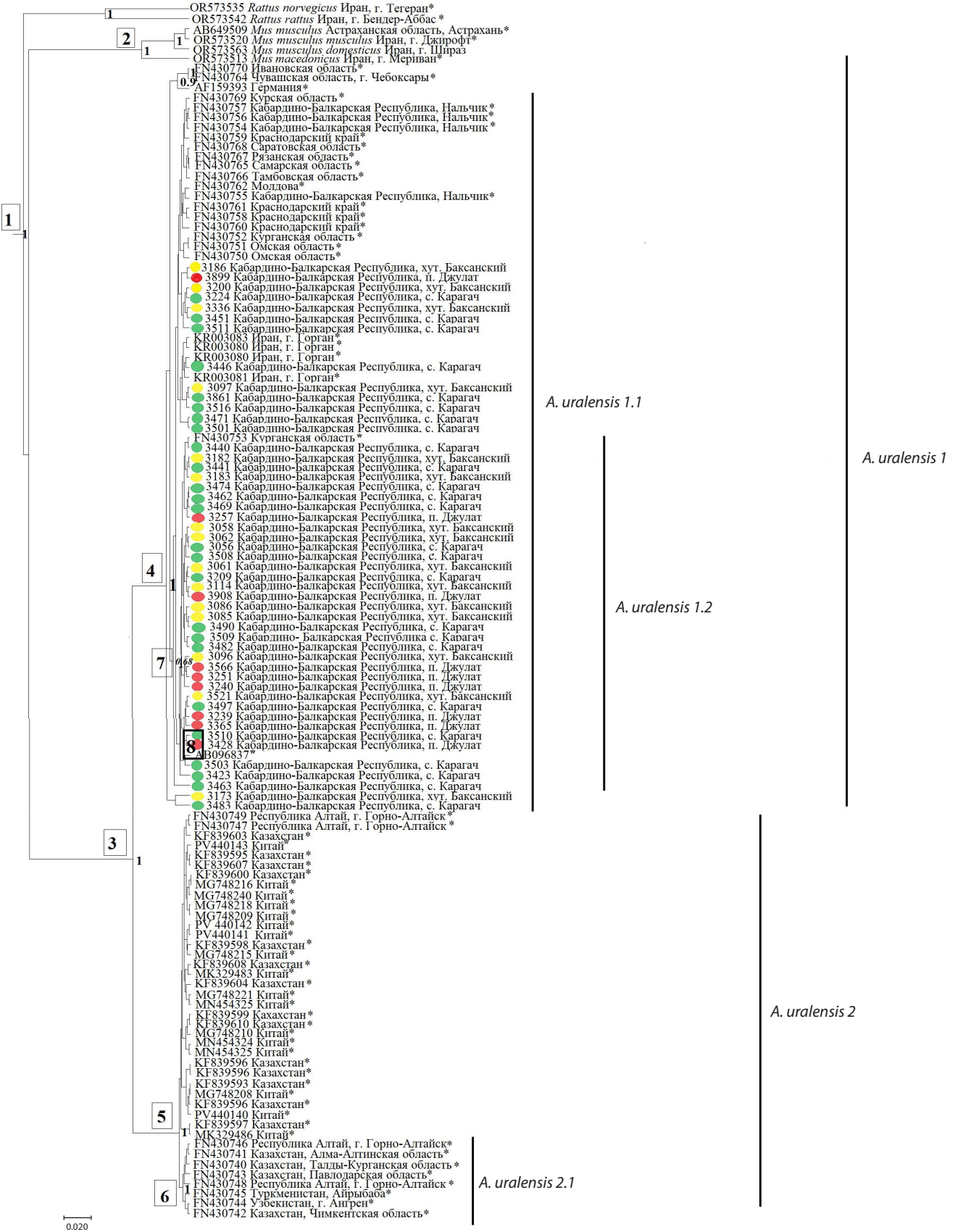


Рис. 2. Байесовское филогенетическое дерево *A. uralensis*, основанное на анализе гаплотипов фрагмента гена *cyt b* мтДНК (948 п.н.).
Здесь и на рис. 4 и 6: числа в узлах ветвления – значения апостериорных вероятностей; числа в квадратах – номера узлов. Звездочкой (*) помечены гаплотипы из Генбанка.

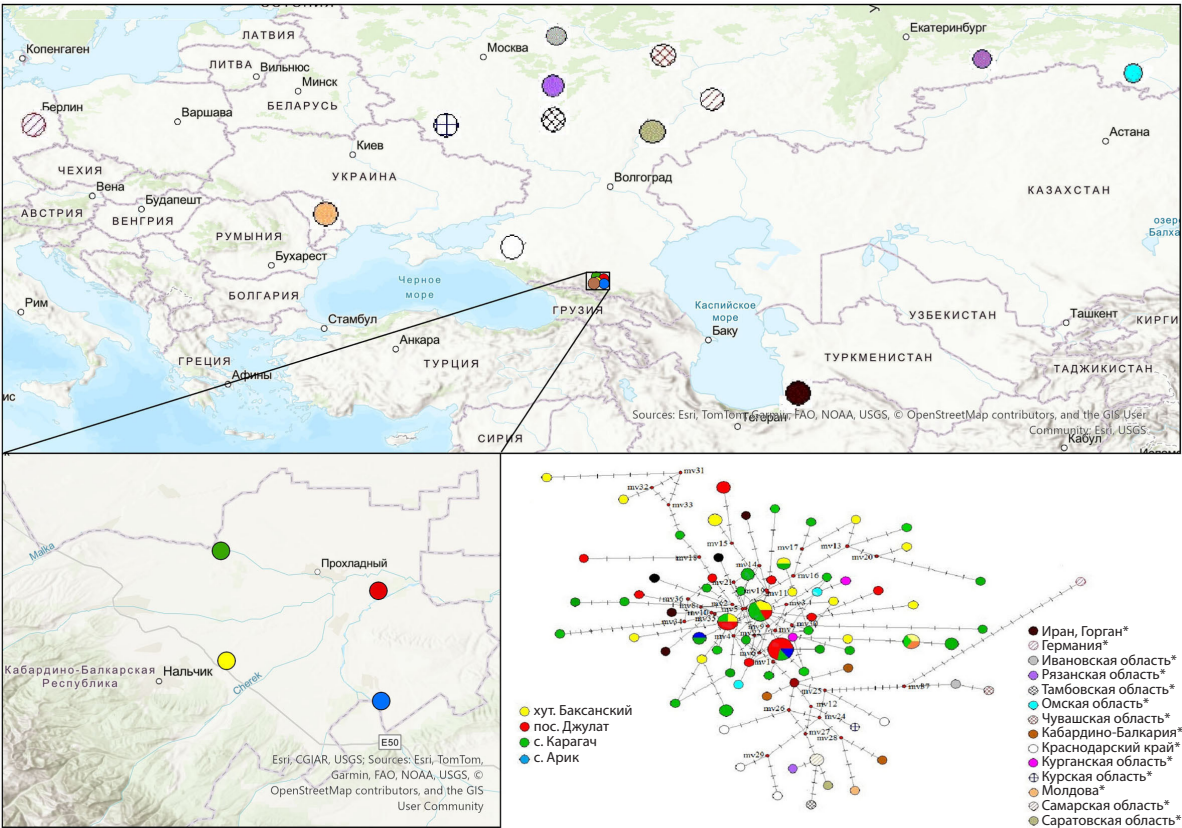


Рис. 3. Медианная сеть гаплотипов *A. uralensis* на основании 73 последовательностей фрагмента гена *сyt b* длиной 948 п.н., полученных в этой работе, и 26 последовательностей из базы Генбанк.
Здесь и на рис. 5 и 7: величина круга пропорциональна количеству идентичных гаплотипов; черточки обозначают мутации, mv – гипотетические гаплотипы. Звездочкой (*) помечены гаплотипы из Генбанка.

Таблица 1. Показатели гаплотипического (h) и нуклеотидного (п) разнообразия и значения тестов Таджимы и Фу *A. uralensis* Центрального Предкавказья

Географические группировки (размер выборки)	N	π ± S.E.	h ± S.E.	Tajima's D	Fu's F
КБР, Прохладненский район					
Карагач (n = 34)	30	0.0075 ± 0.0040	0.991 ± 0.010	-1.731	-22.74
КБР, Майский район					
Баксанский (n = 16)	15	0.0089 ± 0.0049	0.992 ± 0.025	-1.146	-6.655
КБР, Терский район					
Джулат (n = 21)	13	0.0044 ± 0.0025	0.929 ± 0.039	-1.603	-4.334
Для <i>A. uralensis</i> (n = 73) в целом	50	0.0069 ± 0.0037	0.978 ± 0.008	-2.015	-25.10

Примечание. Здесь и в табл. 3 и 5: N – число гаплотипов; S.E. – стандартная ошибка; КБР – Кабардино-Балкарская Республика. Статистически достоверные значения тестов выделены полужирным шрифтом.

стей *A. uralensis* европейской расы (рис. 3). Медианная сеть также демонстрирует отсутствие четкой обособленности гаплотипов мышей из различных регионов, в том числе и для включенных в анализ из базы Генбанк.
У вида *A. uralensis* Центрального Предкавказья среди секвенированных 73 последовательностей описано 50 гаплотипов, 40 (80 %) из которых уникальные. Остальные 20 % гаплотипов встречены у 2–7 особей. Характерной особенностью медианной сети *A. uralensis* является большое количество альтернативных связей, возникающих

в результате обратных или параллельных мутаций (см. рис. 3).
Генетические дистанции между географическими выборками *A. uralensis* степного Предкавказья тоже не выявили различий. Максимальная дистанция (K2P) при попарном сравнении четырех выборок (Карагач, Джулат, Баксанский и Арик) не превышала 0.06 %.
Гаплотипическое разнообразие было достаточно высоким во всех выборках, нуклеотидное – варьировало от 0.0044 до 0.0089 (табл. 1). При этом наименьшие значения

Таблица 2. Время существования (млн лет) последнего общего предка (TMRCA) у основных клад *A. uralensis* по результатам анализа различий в последовательностях *сyt b*

Номер узла на дереве. Род, вид	2.4 %		3.1 %	
	Mean (Mya)	95 % HPD Interval	Mean (Mya)	95 % HPD Interval
1. ingroup <i>Mus</i> + <i>Apodemus</i> + <i>Rattus</i>	9.624	6.374–13.14	9.329	6.191–12.81
2. <i>Mus m. musculus</i> + <i>M. m. domesticus</i> / <i>M. macedonicus</i>	1.726	1.087–2.439	1.692	1.059–2.381
3. <i>A. uralensis</i> 1 european race / <i>A. uralensis</i> 2 asian race	1.475	0.930–2.076	1.426	0.898–2.016
4. <i>A. uralensis</i> 1 european race	0.629	0.346–0.951	0.598	0.332–0.901
5. <i>A. uralensis</i> 2 asian race	0.252	0.121–0.424	0.236	0.108–0.401
6. <i>A. uralensis</i> 2.1 asian race	0.126	0.051–0.212	0.117	0.048–0.197
7. <i>A. uralensis</i> 1.1 european race	0.372	0.212–0.566	0.346	0.193–0.528
8. <i>A. uralensis</i> 1.2 european race	0.256	0.122–0.403	0.239	0.115–0.377

отмечались в выборке из пос. Джулат, наибольшие – из хут. Баксанский. Практически все исследованные нами выборки *A. uralensis* характеризовались достоверно отрицательными значениями тестов Фу и Таджimy на нейтральность эволюции.

Время дивергенции основных кластеров *A. uralensis*

Согласно нашим расчетам, разделение двух рас *A. uralensis* 1 и *A. uralensis* 2, т.е. европейской и азиатской, произошло примерно 1.475 млн лет назад (95 % HPD: 0.930–2.076) (табл. 2, узел 3), что не противоречит данным Г.Н. Челоминой и Д.М. Атопкина (2010), показавшим расхождение азиатской и европейской рас около 1.5 млн лет назад. Самый недавний общий предок европейской расы малой лесной мыши (*A. uralensis* 1) существовал более 600 тыс. лет назад (95 % HPD: 0.346–0.951) (см. табл. 2, узел 4), а азиатской (*A. uralensis* 2) – около 252 тыс. лет назад (95 % HPD: 0.121–0.424) (узел 5). Возраст кластера (*A. uralensis* 1.1), в который вошли почти все гаплотипы с Русской равнины и Центрального Предкавказья (от FN430769 до 3463), составил в среднем 400 тыс. лет (95 % HPD: 0.212–0.566) (узел 7), а возраст гаплогруппы *A. uralensis* 1.2, представленной только гаплотипами малой лесной мыши Центрального Предкавказья, – около 260 тыс. лет (узел 8).

Генетическая характеристика *A. flavicollis*

Филогенетическое дерево, полученное по результатам байесовского анализа, наглядно демонстрирует разделение гаплотипов *A. flavicollis* на два кластера с высоким значением апостериорной вероятности (рис. 4). Первый кластер, *A. flavicollis* 1, сформирован гаплотипами мышей из Ирана, Турции, Израиля, а также Центрального Предкавказья. Наиболее крупный второй кластер, *A. flavicollis* 2, включает три гаплогруппы: *A. flavicollis* 2.1, 2.2 и 2.3. В гаплогруппу *A. flavicollis* 2.1 вошли животные из Франции, Боснии и Герцеговины, Беларуси, Италии, Греции, Испании, Швеции, Турции, Чехии, Пиренейского полуострова, Германии, Македонии, Австрии, Швейцарии, Венгрии, России (Самара). Гаплогруппа *A. flavicollis* 2.2 представлена в основном гаплотипами мышей из России (Урал), Украины (Чернобыль), Македонии, Румынии,

Литвы, Беларуси, Эстонии, Франции. Гаплогруппа *A. flavicollis* 2.3 объединила животных из России (Воронеж, Урал, Волгоград), Югославии и Румынии. Дистанция между кластерами *A. flavicollis* 1 и *A. flavicollis* 2 составила 5.3 %. Следует отметить, что таксономический статус *A. flavicollis* 1, распространение которого охватывает Грузию, Дагестан, Краснодарский край, Азербайджан, Армению, а также территории, граничащие с Кавказом (Турция, Иран), остается спорным.

На медианной сети (рис. 5), построенной с использованием дополнительных данных по 13 нуклеотидным последовательностям гомологичного участка мтДНК *A. flavicollis* из Ирана, Турции, Израиля, видно, что гаплотипы мышей Центрального Предкавказья представлены одним доминирующим гаплотипом и веером минорных по частоте встречаемости гаплотипов, отличающихся друг от друга на 1–4 нуклеотидные замены, что указывает на отсутствие подразделенности выборки.

Анализируемые 50 последовательностей фрагмента гена *сyt b* мтДНК сформировали 21 гаплотип. В исследуемом фрагменте анализ выявил наличие 41 варибельного сайта. Доминирующий гаплотип отмечен у 29 особей и присутствует во всех исследованных локалитетах: Арик, Джулат, Карагач и Баксанский. Из 37 гаплотипов отмеченной территории только шесть являются уникальными, что составляет всего 16 %. В целом сеть имеет достаточно разветвленную структуру со значительным числом медианных векторов, представляющих гипотетические, вероятно, предковые гаплотипы. При сравнении с последовательностями из Ирана и Турции (Генбанк) полностью идентичных гаплотипов не выявлено. Генетические дистанции при попарном сравнении выборок *A. flavicollis* равнялись нулю, что говорит об их принадлежности к одной популяции, а при их сравнении с группировкой из Ирана и Турции – 0.16 и 0.14 % соответственно.

Обнаруженная нами филогенетическая структура, характеризующаяся небольшим количеством гаплотипов и их близостью, вероятно, свидетельствует о заселении исследуемой территории незначительным числом особей основателей, происходящих из единой предковой популяции.

В основном все выборки имели низкие значения нуклеотидного и гаплотипического разнообразия (табл. 3).



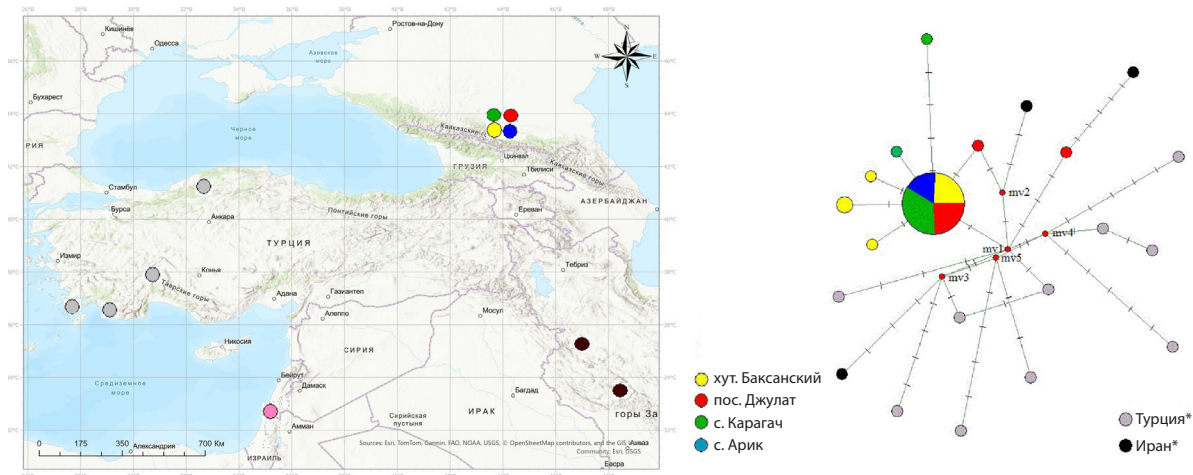


Рис. 5. Медианная сеть гаплотипов *A. flavicollis* на основании 37 последовательностей фрагмента гена *cyt b*, полученных в данной работе, и 13 последовательностей из базы Генбанк.

Таблица 3. Показатели гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия и значения тестов Таджимы и Фу *A. flavicollis* Центрального Предкавказья

Географические группировки (размер выборки)	N	π ± S.E.	h ± S.E.	Tajima's D	Fu's F
КБР, Прохладненский район					
Карагач (n = 12)	3	0.0009 ± 0.0008	0.318 ± 0.164	-1.831	0.325
КБР, Майский район					
Баксанский (n = 11)	4	0.0008 ± 0.0007	0.636 ± 0.128	-1.451	-1.256
КБР, Терский район					
Джулат (n = 9)	4	0.0014 ± 0.0011	0.583 ± 0.183	-1.728	-0.450
Арик (n = 5)	1	0	0		
Для <i>A. flavicollis</i> (n = 37) в целом	9	0.0008 ± 0.0007	0.431 ± 0.102	-2.452	-5.951

Таблица 4. Время существования (млн лет) последнего общего предка (TMRCA) у основных клад *A. flavicollis* по результатам анализа различий в последовательностях *cyt b*

Номер узла на дереве. Род, вид	2.4 %		3.1 %	
	Mean (Mya)	95 % HPD Interval	Mean (Mya)	95 % HPD Interval
1. ingroup <i>Mus</i> + <i>Apodemus</i> + <i>Rattus</i>	9.744	6.518–13.47	9.509	6.334–13.14
2. <i>Mus m. musculus</i> + <i>M. m. domesticus</i> / <i>M. macedonicus</i>	1.754	1.088–2.480	1.727	1.076–2.420
3. <i>A. flavicollis</i> 1 / <i>A. flavicollis</i> 2	2.007	1.218–2.926	1.951	1.159–2.814
4. <i>A. flavicollis</i> 1	0.303	0.123–0.525	0.281	0.119–0.492
5. <i>A. flavicollis</i> 2	0.638	0.304–1.060	0.599	0.288–1.011
6. <i>A. flavicollis</i> 2.1	0.322	0.186–0.478	0.300	0.176–0.446
7. <i>A. flavicollis</i> 2.2	0.254	0.109–0.427	0.236	0.104–0.402
8. <i>A. flavicollis</i> 2.3	0.169	0.050–0.332	0.157	0.045–0.309
9. <i>A. flavicollis</i> 1.1	0.100	0.019–0.268	0.085	0.017–0.195

Отмеченные показатели в суммарной выборке *A. flavicollis* тоже были низкими. Для выборки из с. Арик получены нулевые значения, так как она была мономорфна, что, возможно, связано с ее небольшим объемом. Практически во всех выборках наблюдаются достоверно отрицательные значения тестов Таджимы и Фу. В суммарной выборке оба теста на нейтральность также оказались достоверно отрицательными.

Время дивергенции основных кластеров *A. flavicollis*
Разделение *A. flavicollis* 1 / *A. flavicollis* 2 произошло около 2 млн лет назад (табл. 4). Возраст недавнего общего предка кластера *A. flavicollis* 1, включающего гаплотипы с территории Ирана, Турции, Израиля, а также Центрального Предкавказья, составляет примерно 300 тыс. лет (95 % HPD: 0.123–0.525) (см. табл. 4, узел 4).

Возраст недавнего общего предка кластера *A. flavicollis* 1.1, представленного только гаплотипами мышей Центрального Предкавказья, составил в среднем 100 тыс. лет (95 % HPD: 0.019–0.268) (см. табл. 4, узел 9). В пределах более крупного кластера *A. flavicollis* 2, объединяющего гаплотипы из всех регионов Западной Палеарктики, включая западные (Франция), северные (Швеция) и Восточной Европы до Украины, а также трех средиземноморских полуостровов (Испания, Италия и Балканы), выделилось несколько группировок с разным эволюционным возрастом. Возраст кластера *A. flavicollis* 2 составил около 640–600 тыс. лет (узел 5), а гаплогрупп *A. flavicollis* 2.1, *A. flavicollis* 2.2 и *A. flavicollis* 2.3 варьировал в пределах от 330 до 160 тыс. лет (узлы 6–8).

Генетическая характеристика *A. witherbyi*
Все анализируемые нами гаплотипы *A. witherbyi* сформировали один крупный кластер *A. witherbyi* 1, в который вошли гаплотипы из Ирана, Израиля, Турции и Центрального Предкавказья (рис. 6). В пределах данного кластера выделились две гаплогруппы, представленные только животными Центрального Предкавказья: *A. witherbyi* 1.1 с низким значением апостериорной вероятности (>0.6) и *A. witherbyi* 1.2 с высоким значением (0.9).
Медианная сеть *A. witherbyi* характеризуется достаточно сложной структурой, с большим числом гипотетических гаплотипов, через которые мог происходить переход от одного гаплотипа в другой. Всего описано 36 гаплотипов, из которых два являются доминирующими (рис. 7). Большая

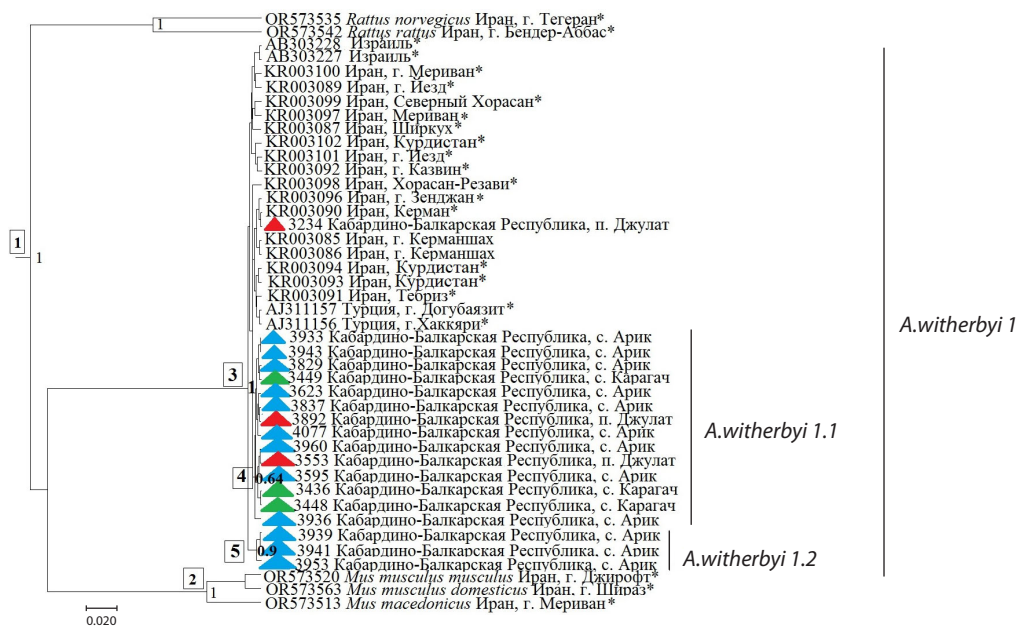


Рис. 6. Байесовское филогенетическое дерево *A. witherbyi*, основанное на анализе гаплотипов фрагмента гена *cyt b* мтДНК (870 п.н.).

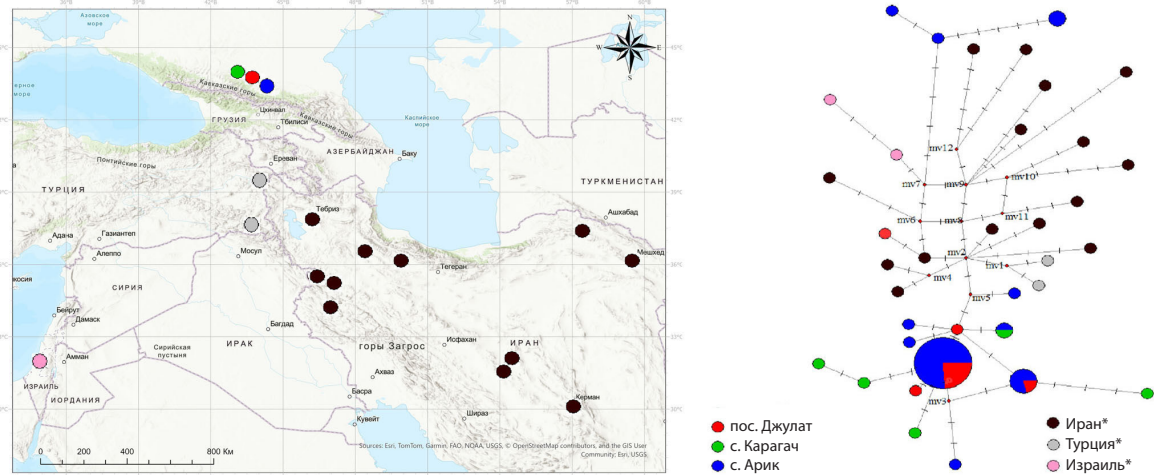


Рис. 7. Медианная сеть гаплотипов *A. witherbyi* на основании 43 последовательностей фрагмента гена *cyt b*, полученных в данной работе, и 19 последовательностей из базы Генбанк.

Таблица 5. Показатели гаплотипического (h) и нуклеотидного (π) разнообразия и значения тестов Таджимы и Фу *A. witherbyi* Центрального Предкавказья

Географические группировки (размер выборки)	N	π ± S.E.	h ± S.E.	Tajima's D	Fu's F
КБР, Прохладненский район					
Карагач (n = 4)	4	0.0052 ± 0.0038	1.000 ± 0.177	0.1843	-0.5235
КБР, Терский район					
Джулат (n = 9)	5	0.0016 ± 0.0012	0.722 ± 0.159	-1.398	-1.504
Арик (n = 30)	12	0.0041 ± 0.0023	0.715 ± 0.089	-1.270	-1.220
Для <i>A. witherbyi</i> (n = 43) в целом	18	0.0037 ± 0.0021	0.759 ± 0.069	-1.720	-5.616

Таблица 6. Время существования (млн лет) последнего общего предка (TMRCA) у основных клад *A. witherbyi* по результатам анализа различий в последовательностях *cyt b*

Номер узла на древе. Род, вид	2.4 %		3.1 %	
	Mean (Mya)	95 % HPD Interval	Mean (Mya)	95 % HPD Interval
1. ingroup <i>Mus</i> + <i>Apodemus</i> + <i>Rattus</i>	9.150	6.397–12.118	8.684	5.995–11.54
2. <i>Mus m. musculus</i> + <i>M. m. domesticus</i> / <i>M. macedonicus</i>	1.706	1.149–2.295	1.641	1.102–2.233
3. <i>A. witherbyi</i> 1	0.354	0.200–0.530	0.330	0.184–0.503
4. <i>A. witherbyi</i> 1.1	0.166	0.071–0.292	0.154	0.064–0.268
5. <i>A. witherbyi</i> 1.2	0.125	0.031–0.245	0.115	0.027–0.029

же часть гаплотипов (32 из 36) – уникальные. Наиболее распространенный гаплотип отмечен у 21 особи (48.8 %) Джулата и Карагача, а второй по частоте встречаемости гаплотип – у 5 особей из тех же локалитетов. Таким образом, распределение гаплотипов у данного вида, как и у других, не ассоциировано с географической локализацией.

Генетические дистанции между исследованными выборками были очень низкими и не превышали 0.0009. Суммарная выборка из Предкавказья отличалась от выборки из Ирана с дистанцией 0.0017, Турции – 0.0028, Израиля – 0.0035.

В контексте отдельных групп максимальные значения как гаплотипического, так и нуклеотидного разнообразия наблюдались у *A. witherbyi* из окрестностей с. Карагач (табл. 5). Выборки из пос. Джулат и с. Арик характеризовались близкими значениями гаплотипического разнообразия при более высоком нуклеотидном разнообразии во второй выборке. В целом для вида отмечены невысокие значения обоих показателей: $h = 0.759$, $\pi = 0.0037$.

Время дивергенции основных клад *A. witherbyi*

Возраст кластера *A. witherbyi* 1, представленного гаплотипами с территории Израиля, Ирана, Турции и Центрального Предкавказья, составляет в среднем около 350–330 тыс. лет (95 % HPD: 0.200–0.530 и 0.184–0.503 соответственно) (табл. 6, узел 3). На территории Центрального Предкавказья выделились две гаплогруппы: *A. witherbyi* 1.1 с низким значением апостериорной вероятности и *A. witherbyi* 1.2 – с высоким. Самый недавний общий предок гаплогруппы *A. witherbyi* 1.1 существовал в период 166–154 тыс. лет назад (95% HPD: 0.071–0.292) (см. табл. 6, узел 4), а *A. witherbyi* 1.2 – примерно 125–115 тыс. лет назад (95 % HPD: 0.031–0.245) (узел 5).

Биотопическое распределение и численность представителей рода *Apodemus* Центрального Предкавказья

В условиях Центрального Предкавказья в степных районах (Майский, Терский и Прохладненский) выявлено почти повсеместное симпатрическое, местами симбиотопическое обитание представителей рода *Apodemus* – *A. uralsensis*, *A. witherbyi*, *A. flavicollis*, за исключением Майского района, где не регистрируется *A. witherbyi*. Все три вида рода *Apodemus* встречаются во всех биотопах: в лесу, лесозащитной полосе, на берегах оросительного канала и на открытых стациях, луговых участках – целинных землях, неудобьях между агроценозами. Однако относительно района исследования, наряду с симбиотопическим обитанием видов, отмечается разделение ими мест обитания и наибольшее или наименьшее тяготение видов к тем или иным биотопам.

Численность видов варьирует относительно типа местообитания, года и сезона. Так, у малой лесной мыши значения колеблются от обычного до многочисленного (1–18.1 ос./100 л. с.). Встречается в окрестностях хут. Баксанский Майского района в лесозащитных полосах с дубом черешчатым и на береговой линии оросительных каналов со злаково-бобовым фитоценозом, где численность в отдельные годы достигает 8.3 и 10.6 ос./100 л. с. соответственно. Относительная численность малой лесной мыши в изученных биотопах составила в среднем (ос./100 л. с.): в лесу – 4.9–9.6, лесополосе – 8.3, на берегу оросительного канала – 1.4–6.6, на лугу – 4.2.

Желтогорлая мышь регистрируется во всех биотопах исследованной территории. В лесах и лесополосах окрестностей хут. Баксанский и с. Карагач относительная численность вида достигает максимальных значений: 14 и

14.8 ос./100 л. с. соответственно. На берегу оросительных каналов со злаково-бобовым фитоценозом окрестностей хут. Баксанский и с. Арик вид обычен. Средние значения относительной численности желтогорлой мыши составили (ос./100 л. с.): в лесу – 2.6–7.6, лесополосе – 8.8, на берегу оросительного канала – 1.9–4.9, на лугу – 1.7.

Третий вид рода *Apodemus* – степная мышь, представлен во всех изученных биотопах исследованных районов, за исключением Майского. *A. witherbyi* наиболее приурочена к луговым, целинным участкам, неудобным для вспашки, с полынно-злаково-разнотравными фитоценозами, где ее относительная численность варьирует от 1.7 до 4.2 ос./100 л. с. Вместе с тем в лесозащитной полосе в окрестностях с. Арик численность вида достигает максимальных показателей.

Обсуждение

Генетическая структура представителей рода *Apodemus*

На основании анализа изменчивости фрагмента гена *cyt b* митохондриальной ДНК впервые изучены видовой состав и генетическое разнообразие видов-двойников лесных мышей рода *Apodemus* степной зоны Центрального Предкавказья. Молекулярно-генетическими методами выявлено обитание на обозначенной территории трех видов рода: *A. uralensis*, *A. flavicollis* и *A. witherbyi* с генетическими дистанциями от 10 до 13 %. При этом максимальный уровень различий наблюдался при сравнении *A. witherbyi* с двумя другими таксонами, *A. uralensis* и *A. flavicollis*. Внутривидовые генетические дистанции у исследуемых таксонов оказались минимальными и не превышали 0.06 %.

Среди трех видов *A. uralensis* выделяется наибольшим генетическим разнообразием (см. табл. 1). *A. witherbyi* занимает промежуточное положение (см. табл. 5), а самым низким уровнем молекулярно-генетической изменчивости характеризуется *A. flavicollis* (см. табл. 3). Включение в анализ подходящих по длине последовательностей из базы Генбанк не выявило полностью идентичных гаплотипов у всех трех изучаемых таксонов.

Для сравнения отметим, что в ранее исследованных выборках *A. flavicollis* из Западного и Восточного Кавказа гаплотипическое разнообразие варьировало от 0.867 до 0.978, нуклеотидное – от 0.0044 до 0.0051, а в совокупной выборке эти показатели составили 0.918 и 0.0050 соответственно (Amshokova et al., 2024). Значения гаплотипического и нуклеотидного разнообразия в суммарной выборке *A. flavicollis* Центрального Предкавказья ниже полученных нами ранее. Отрицательные и значимые величины тестов Таджимы и Фу, наблюдаемые в суммарной выборке, являются доказательством экспансии популяции *A. flavicollis*. Доминирующий гаплотип *A. flavicollis* встречается во всех географических выборках у 78.3 % особей. Подобная структура медианной сети, а также показатели генетического разнообразия, вероятно, свидетельствуют о недавнем заселении изучаемой территории ограниченным числом особей основателей, несущих массовый гаплотип. Отсутствие генетических различий между четырьмя выборками также подтверждает общность происхождения.

В отличие от *A. flavicollis*, *A. uralensis* характеризуется наиболее сложной структурой гаплотипической сети и самыми высокими значениями индексов гаплотипического и нуклеотидного разнообразия (см. рис. 3). В данном случае мы наблюдаем наличие множества альтернативных связей разной длины, которые являются результатом обратных или параллельных мутаций, приводящих к образованию множественных замкнутых циклов. У *A. uralensis*, как и у других видов, распределение гаплотипов не демонстрирует четкой достоверной связи с географической локализацией выборок. Такая структура сети, наряду с высокими значениями гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, свидетельствует о длительной эволюции популяций в стабильных условиях, что, вероятно, указывает на значительный обмен генами с соседними территориями.

Сравнение уровня генетической изменчивости *A. uralensis* с известными литературными данными позволяет говорить об относительно высоком уровне генетического разнообразия, характерного в целом для вида. Подобные результаты получены и другими авторами при анализе участка гена *cyt b* *A. uralensis* Кабардино-Балкарской Республики ($h = 1.000$, $\pi = 0.0131$), Краснодарского края ($h = 0.900$, $\pi = 0.0079$) (Челомина, Атопкин, 2010) и Нижнего Дона ($h = 0.933$, $\pi = 0.0056$) (Стахеев, 2024).

Совокупная выборка *A. witherbyi* занимает промежуточное положение по уровню генетической изменчивости среди изучаемых представителей рода *Apodemus*. По сравнению с приводимыми в литературе сведениями, вид на исследуемой территории характеризуется более низкими значениями генетического разнообразия. Так, согласно данным зарубежных авторов (Shad et al., 2016), в суммарной выборке *A. witherbyi* из Ирана гаплотипическое разнообразие составило 0.914, нуклеотидное – 0.0043. Относительно низкое генетическое разнообразие *A. witherbyi* Центрального Предкавказья, вероятно, связано с поздним вселением вида на изучаемую территорию.

Время дивергенции основных клад представителей рода *Apodemus*

Видообразование внутри подрода *Sylvaemus* происходило в период 1.2–5.7 млн лет назад, т. е. в плиоцене-плейстоцене, а его дивергенция с родом *Apodemus* – более 7.5 млн лет назад, еще в миоцене (Челомина, Сузуки, 2006).

По результатам проведенного нами молекулярного датирования, разделение двух рас *A. uralensis* – европейской и азиатской – произошло около 1.5 млн лет назад (95 % НРД: 0.929–2.076) (см. рис. 2, табл. 2), что согласуется с данными Г.Н. Челоминой и Д.М. Атопкина (2010).

Время дивергенции между *A. flavicollis* 1, выделяемым одними авторами в качестве самостоятельного вида (*A. ponticus* (Богданов и др., 2012)), а другими – как подвид (*A. flavicollis ponticus* (Громов, Ербаева, 1995)), и *A. flavicollis* 2 составляет около 2 млн лет (см. рис. 4). Полученные нами данные близки к результатам зарубежных исследователей (Michaux et al., 2004), показавших разделение клад 1 (Турция, Иран, Израиль) и клад 2, включающей все популяции Западной Палеарктики от Пиренейского полуострова на западе до юга России (Са-

мара) на востоке и Эстонии на севере, 2.2–2.4 млн лет назад. J.R. Michaux с коллегами (2004) подобную структуру дерева объясняли изоляцией двух групп *A. flavicollis* в двух разных рефугиумах: первый – в районе Ближнего Востока, второй – в Балканском регионе во время одного из первых четвертичных климатических колебаний. По их мнению, вся территория Западной Палеарктики была реколонизирована не из ближневосточной, а из балканской популяции, что предположительно связано с наличием сильных биогеографических барьеров, таких как Черное море и Кавказ, которые препятствовали контакту палеарктических и ближневосточных животных.

Разделение между *A. witherbyi* и остальными близкородственными видами произошло 6 млн лет назад (Darvish et al., 2015).

Прежде чем переходить к обсуждению полученного материала по эволюционному возрасту мышей рода *Apodemus* на Центральном Предкавказье, необходимо привести некоторые узловые моменты в эволюции самого Кавказа, представляющего собой перешеек между Европой и Азией. По данным литературы, около 1.8–0.7 млн лет назад в эоплейстоцене (средний плейстоцен) Кавказ представлял собой полуостров, который омывало Апшеронское море, существовавшее на территории современного Черноморья, Азова, Каспия, Арала, нижнего Поволжья, Туркменистана и Казахстана. В этот период фауны, в том числе млекопитающих, имели тесную связь с таковыми Малой Азии через Закавказье. Образование перешейка шло в результате неоднократного объединения морских бассейнов Понта и Каспия в плейстоцене. Так, А.А. Свиточ и В.М. Соболев (2011) при изучении плейстоценовых проливов Маныча, являющегося естественной границей Русской равнины и Северного Кавказа, выделяют следующие периоды смыкания Понта и Каспия в плейстоцене.

1. Во второй половине раннего (нижнего) плейстоцена (гелазский век, 2.58–1.80 млн лет назад, согласно российской стратиграфической шкале, утвержденной в марте 2024 г.) существовал Бакинский (позднечаудинский) пролив, по которому происходил сброс вод бакинской трансгрессии Каспия в позднечаудинский водоем Понта.
2. В середине среднего плейстоцена (эоплейстоцен, 1.80–0.781 млн лет назад) отмечается второе соединение Каспийского и Черноморского бассейнов, в результате которого образовался Раннехазарский пролив, что было определено высоким уровнем раннехазарской трансгрессии Каспия и переливом ее вод в Понт.
3. В начале позднего (верхнего) плейстоцена (неоплейстоцен, 0.781–0.129 млн лет назад) в Манычской депрессии возник Позднехазарский (карангатский) пролив, обусловленный крупнейшей карангатской трансгрессией Понта и сравнительно небольшой позднехазарской трансгрессией Каспия.
4. В середине позднего плейстоцена, после регрессии карангатского и позднехазарского бассейнов, в Манычской депрессии существовал обширный пресноводный водоем. Озеро занимало всю низменную часть впадины, заполняя ложбины древних проливов. По сравнению с предшествующим позднехазарским (карангатским) проливом озеро имело большие площадь и глубину.

Суммируя приведенные сведения по палеогеографии Понта, Каспия и Маныча, можно предполагать, что проникновение фауны млекопитающих с Русской равнины на Северный Кавказ периодически происходило в неоплейстоцене после 780 тыс. лет назад.

Не менее интересны и важны, помимо истории становления современной территории Кавказа, палеонтологические данные А.К. Марковой (2016), изучавшей фауну мелких млекопитающих Европы, в том числе и Восточной, первой половины среднего плейстоцена в интервале 0.76–0.42 млн лет назад, а затем и второй его половины в интервале 0.424–0.130 млн лет назад (Маркова, 2017). Согласно российской стратиграфической шкале, эти интервалы соответствуют позднему плейстоцену (неоплейстоцену). По мнению автора, в первой половине среднего плейстоцена останки мышей рода *Apodemus* из 26 разрезов на территории европейской части России и Беларуси были обнаружены только в двух разрезах: *Apodemus* cf. *flavicollis* – в Беларуси (местонахождение Корчëво), останки *Apodemus* ex gr. *sylvaticus* – в Тамбовской области (местонахождение Кузнецовка). Из 35 изученных разрезов европейской части России во второй половине среднего плейстоцена (~0.424–0.130 млн лет назад) останки *Apodemus* ex gr. *sylvaticus* были обнаружены лишь в одном разрезе (Тульская область, местонахождение Чекалин). Здесь стоит уточнить, что, по современной таксономии, в европейской части России (Громов, Ербаева, 1995) и на Северном Кавказе (Темботова, 2015) обитает *A. uralensis*. Из работ А.К. Марковой (2016, 2017) можно заключить, что мыши рода *Apodemus* в европейской части России в среднем плейстоцене не имели широкого распространения и высокой численности (в разрезах оба вида представлены незначительным количеством останков). Это согласуется и с утверждением Н.К. Верещагина (1959) об отсутствии палеонтологических материалов из плейстоценовых отложений на Кавказе. Так, например, *Apodemus agrarius* Pallas (1771) известна на Кавказе только из верхнечетвертичных отложений низового Дона. По другим видам рода автор никакой информации не приводит, так же как и по представителям других двух близких родов: *Rattus* и *Mus* семейства Muridae Illiger (1811).

Таким образом, палеонтологические данные А.К. Марковой (2016, 2017) по мелким млекопитающим европейской части России позволяют предполагать, что только в середине позднего плейстоцена (неоплейстоцен), менее 400 тыс. лет назад, соответствующего оптимуму лихвинского межледникового (350–300 тыс. лет назад), появилась возможность проникновения европейской фауны в Предкавказье с Русской равнины.

Переходя к эволюционному возрасту трех видов мышей (*A. uralensis*, *A. witherbyi*, *A. flavicollis*) исследуемой территории, в контексте изложенного можно отметить следующее. Как отражено в результатах, гаплотипы *A. uralensis* Центрального Предкавказья не образуют обособленного кластера с высоким уровнем поддержки, тем не менее некоторая структурированность выражена. В этой связи возраст рассчитывался для кластера, объединяющего гаплотипы из Центрального Предкавказья и Русской равнины, куда попали и три гаплотипа из Ирана.

Время формирования данной митохондриальной клады *A. uralensis* приходится примерно на 370–350 тыс. лет (см. рис. 2, узел 7), что соответствует так называемому среднему неоплейстоцену. Кластер, представленный только гаплотипами *A. uralensis* Центрального Предкавказья (см. рис. 2, узел 8), более молодой, его возраст примерно 256 тыс. лет, что соответствует позднему неоплейстоцену. Учитывая, что между Русской равниной и Северным Кавказом в районе Маныча регулярно появлялась непреодолимая водная преграда, малая лесная мышь проникала на Северный Кавказ как минимум в два этапа.

Возраст недавнего общего предка (MRCA) гаплогруппы *A. witherbyi* 1.1 Центрального Предкавказья приходится на период 166–154 тыс. лет назад, а *A. witherbyi* 1.2 – на 125–115 тыс. лет назад. Отсутствие последовательностей гена *cyt b* в базе Генбанк из других территорий распространения *A. witherbyi* не позволяет делать каких-либо предположений о возможных путях проникновения вида на территорию Центрального Предкавказья. По результатам исследования, степная мышь, скорее всего, попала на Северный Кавказ в два этапа: поздний неоплейстоцен и ранний голоцен.

Согласно данным, полученным для кавказской лесной мыши, возраст недавнего общего предка гаплогруппы *A. flavicollis* 1, представленной только гаплотипами мышей Центрального Предкавказья, составил примерно 100–85 тыс. лет. Из этого следует, что *A. flavicollis* – самый молодой вселенец на Центральном Предкавказье, его эволюционный возраст соответствует среднему голоцену. Изменчивость мтДНК свидетельствует о близком родстве с представителями Малой Азии, это дает основание полагать, что на Кавказ мышь проникла через Черноморское побережье из Турции, что согласуется с палеонтологическими сведениями А.С. Тесакова (2021) по Черноморскому побережью.

Распространение и биотопическая приуроченность представителей рода *Apodemus*

Ареал *A. witherbyi* простирается от Главного Кавказского хребта на север до Дона и Кума-Манычской впадины, известен на территории почти всех административных и государственных единиц – Ростовской области, Краснодарского и Ставропольского края, Адыгеи, Северной Осетии, Ингушетии, Ичкерии, Дагестана и Кабардино-Балкарии (Загороднюк и др., 1997). Касательно желтогорлой мыши, обитающей на Кавказе, существуют две точки зрения: одни авторы выделяют ее как самостоятельный вид, другие – как подвид. *Sylvaemus flavicollis ponticus* – эндемик Кавказских гор, распространена в широколиственных лесах Предкавказья, Кавказа и Закавказья (Павлинов, Лисовский, 2012). Что касается *A. uralensis*, электрофоретически типированные экземпляры описаны практически повсеместно на Кавказе и в Закавказье (Воронцов, 1992), а также в европейской части России (Челомина, Атопкин, 2010; Stakheev et al., 2011).

Относительно биотопического предпочтения исследуемых видов есть разные точки зрения. Так, Е.И. Лашкова и И.И. Дзеве́рин (2004) считают малую лесную мышь самым полиморфным видом, биотопическую и географическую

приуроченность которого охарактеризовать сложно. В зависимости от региона биотопические предпочтения значительно изменяются. В одних частях ареала *A. uralensis* явно избегает леса, предпочитая открытые станции – сухие кустарники и даже участки степной целины, а в других, наоборот, придерживается лесов и влажных участков с густой растительностью, избегая сухих открытых мест. Одним из факторов, определяющих биотопическое распределение вида на Кавказе, является влажность. Вид избегает засушливые станции, уступая место *S. arianus* (степная мышь) = *A. witherbyi*. Встречается в равнинных и горных лесах, на луговинах, в зарослях тростника по берегам водоемов, садах и огородах (Центр охраны дикой природы, <https://biodiversity.ru>). Многочисленна малая лесная мышь в темнохвойных горных лесах Кавказа на каменистых россыпях, где обитает в симбиотопии с гудаурской полевкой. Ранее проведенные исследования в условиях Северного Кавказа также показали, что среди обитающих на отмеченной территории трех видов лесных мышей – *A. uralensis*, *A. witherbyi*, *A. flavicollis*, первый характеризуется наиболее широким распространением, встречаясь во всех исследованных биотопах, за исключением ксерофитных ландшафтов ООПТ Восточного Кавказа и Ростовской области, где не регистрируется (Gudova et al., 2021; Amshokova et al., 2024). Ареал малой лесной мыши растянут в высотном, долготном и широтном направлениях.

В условиях степных районов Центрального Предкавказья *A. uralensis* имеет широкое распространение, заселяя все изученные биотопы. Вид занимает значительную долю в уловах: так, из 153 генетически датированных зверьков 72 (47 %) относились к данному таксону. Наиболее тяготеет к лесным массивам, больше половины (~65 %) отловлены в дубово-тополево́м лесу окрестностей с. Карагач, где отмечаются максимальные показатели; вид многочислен и в кленово-вязовом лесу в окрестностях пос. Джулат. Вместе с тем малая лесная мышь избегает ксерофитных участков; единожды за все годы исследований на Центральном Предкавказье зарегистрирована на степном злаково-разнотравном биотопе (луг), прилегающем к агроценозу, в окрестностях с. Карагач.

Отмечается симпатрическое и почти повсеместное симбиотопическое обитание с малой лесной мышью желтогорлой мыши. Несмотря на то что *A. flavicollis* встречается во всех районах Центрального Предкавказья, наиболее предпочитаемыми биотопами являются равнинные леса и лесополосы, представляющие собой смешанные древесные насаждения из дуба черешчатого и тополя дельтовидного, где в окрестностях хут. Баксанский и с. Карагач добыта значительная часть зверьков (25 %). Как и малая лесная мышь, кавказская лесная мышь избегает лугов, целинных степных участков, прилегающих к агроценозу. Единственная особь зарегистрирована в окрестностях пос. Джулат на открытой станции – целинном участке между агроценозами. В целом *A. flavicollis* – мезофильный вид, оптимум ареала которого приурочен к буковым лесам (Amshokova et al., 2024).

По мнению ряда авторов, для желтогорлой мыши самый характерный биотоп – широколиственный лес, где семена

бука, граба, дуба и некоторых кустарников составляют основную часть ее рациона. Высокой численности достигает и в горных буковых лесах, обитает также в смешанных лесах при наличии широколиственных пород (Попов, 1960; Млекопитающие..., 1963; Татаринов, 1973; Павлинов, 2002). На Кавказе желтогорлая мышь встречается в широколиственных лесах, в Алазанской долине отмечена и в сухих мелколиственных лесах (Воронцов и др., 1992); в Краснодарском крае и в Республике Адыгея кавказская лесная мышь тяготеет к низкогорным высокопродуктивным орехоплодным широколиственным лесам (бук, граб, дуб, каштан) (Окулова и др., 2007).

Генетическое исследование мышей Северного Кавказа также показало, что *A. flavicollis* приурочена к лесным (широколиственным) ландшафтам Западного и Восточного Кавказа. В предгорьях и среднегорьях Центрального Кавказа вид не обнаружен (Amshokova et al., 2024).

A. witherbyi, хотя представлен во всех изученных биотопах Терского района (окрестности с. Арик, пос. Джулат), где в лесополосах достигает высокой численности, в Прохладненском районе (окрестности с. Карагач) регистрируется исключительно на открытых стациях – луговых участках, в лесу не отмечен. Доля вида в общем улове составляет 28 %. Нередко приурочен к сухим местообитаниям.

В Предкавказье степная мышь обитает в открытых и опушечных биотопах, на полях, на Северном Кавказе и в Закавказье – в остепненных местообитаниях, включая участки степи, по окраинам широколиственных лесов, в зарослях кустарников (Загороднюк и др., 1997; Стахеев, 2024). Из полученных нами ранее данных также сделано заключение, что степная мышь является стенобиотомом, населяющим ксерофитные ландшафты (степь, полупустыня) Восточного Кавказа и южной границы Русской равнины (Ростовский заповедник) (Gudova et al., 2021; Amshokova et al., 2024). Нами вид был зарегистрирован в Тляратинском заказнике на высоте 1800 м над ур.м., где симпатрично и симбиотопично обитал с *A. uralensis*, заселял разнообразные биотопы: каменистые склоны с разнотравно-клеверным сообществом и участками дуба с разреженной травянистой растительностью, злаково-разнотравные биотопы, опушки и поляны березового леса (Amshokova et al., 2024; Гудова и др., 2026).

Заключение

Изучены видовой состав и генетическое разнообразие представителей рода *Apodemus* в степной зоне Центрального Предкавказья. На обозначенной территории выявлено обитание трех криптических видов: *A. uralensis*, *A. witherbyi* и *A. flavicollis* с дистанциями от 10 до 13 %. Для исследованной территории виды *A. flavicollis* и *A. witherbyi* описаны впервые на основании генетически датированного материала. *A. flavicollis* и *A. uralensis* регистрировались во всех четырех точках: окрестности сел Арик, Карагач, пос. Джулат и хут. Баксанский. *A. witherbyi* обнаружен в трех географических точках из четырех: окрестности сел Арик, Карагач, пос. Джулат.

Рассматривая общие особенности распространения, ландшафтно-биотопического распределения и численно-

сти представителей рода *Apodemus*, можно сделать вывод, что в условиях степной зоны Центрального Предкавказья малая лесная мышь, имеющая широкое распространение, наиболее тяготеет к лесным массивам, достигая здесь максимального обилия, реже – к лесозащитным полосам. Вид также многочислен на береговых фитоценозах оросительных каналов, избегает наиболее ксерофитных луговых стадий – целинных неудобий, прилегающих к агроценозу. С малой лесной мышью симбиотопически обитает желтогорлая мышь, которая тоже приурочена к лесу и лесозащитным полосам, регистрируется и на увлажненных местах – берегах каналов; нет ее на степных открытых участках, склонах – неудобьях. Условия обитания малой лесной и желтогорлой мышей наиболее сходны. *A. witherbyi* демонстрирует более узкий ареал по сравнению с другими двумя видами, предпочитая открытые стаии, луговые участки, берега оросительных каналов, целинные земли – неудобья, где этот вид обычен, вместе с тем максимальных значений численности достигает в лесозащитных полосах.

A. uralensis чаще всего доминирует в лесу, а относительно года и сезона исследования *A. flavicollis* выступает содоминантом, иногда здесь отмечается смена доминанта и преобладает второй вид. *A. witherbyi*, как правило, является абсолютным доминантом, реже содоминантом с малой лесной мышью на лугу, целинных необрабатываемых участках, в единичных случаях выступает монодоминантом или содоминантом с желтогорлой мышью в лесополосах и на берегах оросительных каналов.

На территорию Центрального Предкавказья в геологическое время первым проник *A. uralensis* с Русской равнины и, вероятно, в два этапа. Первый – примерно 370–350 тыс. лет назад, второй – около 256 тыс. лет назад, что, согласно последней версии стратиграфической шкалы РФ (2024), соответствует середине неоплейстоцена. Этот период приходится на оптимум лихвинского межледникового. Полученные данные по генетическому разнообразию *A. uralensis* позволяют считать, что обмен генами с особями европейской части России активно продолжается.

A. witherbyi на Центральное Предкавказье попал, возможно, тоже двумя этапами: в позднем неоплейстоцене, примерно 166–154 тыс. лет назад, и в раннем голоцене, примерно 125–115 тыс. лет назад. О происхождении вида на Кавказе пока преждевременно судить в связи с недостаточностью материала из других регионов.

A. flavicollis – самый молодой вселенец на Центральном Предкавказье. Его эволюционный возраст составляет примерно 100 тыс. лет, вид в регионе является представителем голоценовой фауны. Изменчивость мтДНК свидетельствует о близком родстве с представителями Малой Азии, что дает основание полагать, что на Кавказ мышь проникла через Черноморское побережье из Малой Азии.

Список литературы / References

Богданов А.С., Стахеев В.В., Зыков А.Е., Якименко В.В., Малькова М.Г. Анализ генетической изменчивости и дифференциации лесных мышей рода *Sylviaemus* по результатам секвенирования фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы. *Генетика*. 2012;48(2):211–224

- [Bogdanov A.S., Stakheev V.V., Zykov A.E., Yakimenko V.V., Mal'kova M.G. Genetic variation and differentiation of wood mice from the genus *Sylvaemus* inferred from sequencing of the cytochrome oxidase subunit 1 gene fragment. *Russ J Genet.* 2012;48(2): 186-198. doi 10.1134/S1022795412020044]
- Верещагин Н.К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959
- [Vereshchagin N.K. The Mammals of the Caucasus. A History of the Evolution of the Fauna. Moscow; Leningrad, 1959 (in Russian)]
- Воронцов Н.Н., Боевский Г.Г., Межжерин С.В., Ляпунова Е.А., Кандауров А.С. Систематика лесных мышей *Sylvaemus* Кавказа (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*). *Зоологический журнал.* 1992;71(3):119-131
- [Vorontsov N.N., Boyeskorov G.G., Mezherin S.V., Lyapunova E.A., Kandaurov A.S. Systematics of the Caucasian wood mice of the subgenus *Sylvaemus* (Mammalia, Rodentia, *Apodemus*). *Zoologicheskii Zhurnal.* 1992;71(3):119-131 (in Russian)]
- Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995
- [Gromov I.M., Erbaeva M.A. Mammals of the Fauna of Russia and Adjacent Territories. Hares and Rodents. St. Petersburg, 1995 (in Russian)]
- Гудова М.С., Амшкова А.Х., Боттаева З.Х. Новые данные по видовому разнообразию и структуре сообществ мелких млекопитающих Тляратинского заказника государственного природного заповедника «Дагестанский». *Амурский зоологический журнал.* 2026;18(1):190-206. doi 10.33910/2686-9519-2026-18-1-190-206
- [Gudova M.S., Amshokova A.Kh., Bottaeva Z.Kh. Current state of species diversity and community structure of small mammals in the Tlyaratinsky Wildlife Sanctuary of the Dagestansky State Nature Reserve. *Amurian Zoological Journal.* 2026;18(1):190-206. doi 10.33910/2686-9519-2026-18-1-190-206 (in Russian)]
- Загороднюк Н.В., Боевский Г.Г., Зыков А.Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*). *Вестник зоологии.* 1997;31(5-6):37-56
- [Zagorodniuk N.V., Boeskorov G.G., Zykov A.E. Variability and taxonomic status of steppe forms of mice of the genus *Sylvaemus* (*falzeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*). *Vestnik Zoologii.* 1997;31(5-6):37-56 (in Russian)]
- Лашкова Е.И., Дзеверин И.И. Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). *Вестник зоологии.* 2004;38(6):41-46
- [Lashkova E.I., Dzeverin I.I. The possible role of interspecific competition in the formation of specific geographic ranges in wood mice *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). *Vestnik Zoologii.* 2004;38(6):41-46 (in Russian)]
- Маркова А.К. Фауны мелких млекопитающих Европы первой половины среднего плейстоцена. *Известия РАН. Сер. географическая.* 2016;1:87-102. doi 10.15356/0373-2444-2016-1-87-102
- [Markova A.K. Faunas of small mammals of the first half of the Middle Pleistocene in Europe. *Izvestiya Rossiiskoy Akademii Nauk. Seriya Geograficheskaya* = *Bulletin of the RAS. Geographical series.* 2016;1:87-102. doi 10.15356/0373-2444-2016-1-87-102 (in Russian)]
- Маркова А.К. Европейские фауны мелких млекопитающих второй половины среднего плейстоцена: видовой состав, распространение, корреляции. *Бюллетень Комиссии по изучению четвертичного периода.* 2017;75:11-33
- [Markova A.K. European faunas of small mammals in the second half of the Mid-Pleistocene: species spectra, spatial distribution, correlation. *Byulleten' Komissii po Izucheniyu Chetvertichnogo Perioda* = *Bulletin of Comission for Study of Quaternary.* 2017;75: 11-33 (in Russian)]
- Млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1963
- [Mammalian Fauna of the USSR. Moscow; Leningrad: Nauka Publ., 1963 (in Russian)]
- Окулова Н.М., Рябова Т.Е., Василенко Л.Е., Юничева Ю.В. Биотопическое размещение мелких млекопитающих в горах и предгорьях Краснодарского края и Республики Адыгея. В: Млекопитающие горных территорий: Материалы международной конференции. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007;234-239
- [Okulova N.M., Ryabova T.E., Vasilenko L.E., Yunicheva Yu.V. Biotopic distribution of small mammals in mountains and foothills of Krasnodar region and Republic of Adygea. In: Mammals of Mountainous Territories: Proceedings of the international conference. Moscow, 2007;234-239 (in Russian)]
- Павлинов И.Я. Краткий определитель наземных зверей России. М.: Изд-во МГУ, 2002
- [Pavlinov I.Ya. Brief Guide to Land Animals of Russia. Moscow: Moscow State University Press, 2002 (in Russian)]
- Павлинов И.Я., Лисовский А.А. Млекопитающие России: систематико-географический справочник. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012
- [Pavlinov I.Ya., Lisovsky A.A. The Mammals of Russia: a taxonomic and geographic reference. Moscow, 2012 (in Russian)]
- Полякова Т.А. Адаптивные стратегии и генетическая устойчивость видов рода *Spiraea* (Rosaceae) в природных популяционных системах. *Успехи современной биологии.* 2022;142(5):530-542. doi 10.31857/S0042132422050118
- [Poliakova T.A. Adaptive strategies and genetic stability of species of the genus *Spiraea* (Rosaceae) in natural population systems. *Uspekhi Sovremennoi Biologii* = *Advances in Current Biology.* 2022; 142(5):530-542. doi 10.31857/S0042132422050118 (in Russian)]
- Попов В.А. Млекопитающие Волжско-Камского края: насекомые, рукокрылые, грызуны. Казань, 1960
- [Popov V.A. Mammals of the Volga-Kama Region: Insects, Bats, Rodents. Kazan, 1960 (in Russian)]
- Пушкин С.В. Редкие и исчезающие виды насекомых Центрального Предкавказья: насекомые. М.; Берлин: Директ-Медиа, 2015
- [Pushkin S.V. Rare and Endangered Species of Insects of the Central Ciscaucasia: Insects. Moscow; Berlin: Direct-Media Publ., 2015 (in Russian)]
- Свиточ А.А., Соболев В.М. Плейстоценовые проливы Маныча (морфология, строение и развитие). *Вестник Московского университета. Сер. 5. География.* 2011;4:70-77
- [Svitch A.A., Sobolev V.M. Pleistocene straits of the Manych river: morphology, structure and evolution. *Vestnik Moskovskogo Universiteta. Seria 5. Geografiya* = *Moscow University Bulletin. Series 5. Geography.* 2011;4:70-77 (in Russian)]
- Сигида Р.С. Адаптации жуков жужелиц к эдафическим факторам в условиях антропогенных ландшафтов Центрального Предкавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Астрахань, 2010
- [Sigida R.S. Adaptations of Ground Beetles to Edaphic Factors under the Conditions of Anthropogenic Landscapes of Central Ciscaucasia. Extended Abstract of Dr. Biol. Sci. Diss. Astrakhan, 2010 (in Russian)]
- Стахеев В.В. Роль исторических и экологических факторов в формировании фауны и динамике населения насекомоядных и грызунов равнин юга европейской части России: Дис. ... д-ра биол. наук. Ростов н/Д, 2024
- [Stakheev V.V. The Role of Historical and Ecological Factors in the Formation of the Fauna and Population Dynamics of Insectivores and Rodents in the Plains of Southern European Russia. Dr. Biol. Sci. Diss. Rostov-on-Don, 2024 (in Russian)]
- Сухих Н.М. Молекулярно-генетические и морфологические исследования криптических видов *Copepoda* континентальных вод России и сопредельных территорий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2013
- [Sukhikh N.M. Molecular and Morphological Studies of Cryptic Species of *Copepoda* in Continental Waters of Russia and Adjacent Territories. Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss. St. Petersburg, 2013 (in Russian)]
- Татаринев К.А. Фауна хребетных заходу Украины. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1973
- [Tatarinov K.A. Fauna of the Ridges of Ukraine. Lviv: Lviv University Publ., 1973 (in Russian)]
- Темботов А.К. География млекопитающих Северного Кавказа. Нальчик: Эльбрус, 1972

- [Tembotov A.K. Geography of Mammals of the North Caucasus. Nalchik: Elbrus Publ., 1972 (in Russian)]
- Темботова Ф.А. Млекопитающие Кавказа и омывающих его морей. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2005
- [Tembotova F.A. Mammals of the Caucasus and the Surrounding Seas. Moscow, 2005 (in Russian)]
- Тесаков А.С. Эволюция фаун мелких млекопитающих и континентальная биостратиграфия позднего кайнозоя юга Восточной Европы и Западной Азии: Дис. ... д-ра геол.-мин. наук. М., 2021
- [Tesakov A.S. Evolution of Small Mammal Faunas and Continental Biostratigraphy of the Late Cenozoic in Southern Eastern Europe and Western Asia. Dr. Geol.-Miner. Sci. Diss. Moscow, 2021 (in Russian)]
- Челомина Г.Н., Атопкин Д.М. Молекулярно-генетические свидетельства глубокого филогенетического разрыва между европейской и азиатской расами малой лесной мыши по данным изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК. *Молекулярная биология*. 2010; 44(5):792-803
- [Chelomina G.N., Atopkin D.M., Molecular genetic evidences of a deep phylogenetic discontinuity between the Asian and European races of pygmy wood mouse based on the mitochondrial cytochrome *b* gene variability. *Mol. Biol.* 2010;44(5):699-708. doi 10.1134/S0026893310050043]
- Челомина Г.Н., Сузуки Х. Молекулярная эволюция и филогеография западнопалеарктических лесных мышей рода *Sylvaemus* по данным о вариативности генов ядерной (*IRBP*) и митохондриальной (цитохром *b*) ДНК. *Зоологический журнал*. 2006;85(2): 219-234
- [Chelomina G.N., Suzuki H. Molecular evolution and phylogeography of west-Palaearctic wood mice of the genus *Sylvaemus* based on the data on variation of nuclear (*IRBP*) and mitochondrial (*cyt b*) DNA genes. *Zoologicheskii Zhurnal*. 2006;85(2):219-234 (in Russian)]
- Челомина Г.Н., Атопкин Д.М., Богданов А.С. Филогенетические связи видов и внутривидовых форм лесных мышей рода *Sylvaemus* по данным частичного секвенирования гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК. *Доклады Академии наук*. 2007;416(2): 282-285
- [Chelomina G.N., Atopkin D.M., Bogdanov A.S. Phylogenetic relationships between species and intraspecific forms of forest mice from the genus *Sylvaemus* as determined by partial sequencing of the cytochrome *b* gene of mitochondrial DNA. *Dokl Biol Sci.* 2007;416: 356-359. doi 10.1134/S0012496607050092]
- Amir Afzali Y., López-Antoñanzas R. Molecular phylogeny and historical biogeography of Iranian murids (Rodentia: Muridae). *Mamm Biol.* 2024;104:79-89. doi 10.1007/s42991-023-00390-3
- Amshokova A.Kh., Tembotova F.A., Kononenko E.P., Gudova M.S. Molecular genetic analysis of representatives of the subgenus *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) in specially guarding natural areas in the southern of Russia according to data analysis of a fragment of the cytochrome *b* gene. *Biol Bull Russ Acad Sci.* 2024;51(Suppl.2): 127-148. doi 10.1134/S1062359024611649
- Bandelt H.J., Forster P., Röhl A. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Mol Biol Evol.* 1999;16(1):37-48. doi 10.1093/oxfordjournals.molbev.a026036
- Darvish J., Mohammadi Z., Ghorbani F., Mahmoudi A., Dubey S. Phylogenetic relationships of *Apodemus* Kaup, 1829 (Rodentia: Muridae) species in the Eastern Mediterranean inferred from mitochondrial DNA, with emphasis on Iranian species. *J Mamm Evol.* 2015; 22(4):583-595. doi 10.1007/s10914-015-9294-9
- Excoffier L., Lischer H. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Mol Ecol Resour.* 2010;10(3):564-567. doi 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Fu Y. New statistical test of neutrality for DNA sample from a population. *Genetics*. 1996;143(1):557-570. doi 10.1093/genetics/143.1.557
- Gudova M.S., Tembotova F.A., Emkuzheva M., Amshokova A.Kh., Kuchinova E.A. Current diversity of small mammals of the “Sarykum Barkhans” of Dagestan Reserve. *BIO Web Conf.* 2021;35: 00010. doi 10.1051/bioconf/20213500010
- Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser.* 1999;41:95-98
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J Mol Evol.* 1980;16(2):111-120. doi 10.1007/BF01731581
- Michaux J.R., Libois R., Filippucci M.G. Phylogeographic history of the yellow-necked fieldmouse (*Apodemus flavicollis*) in Europe and in the near and Middle East. *Mol Phylogenet Evol.* 2004;32(3):788-798. doi 10.1016/j.ympev.2004.02.018
- Radespiel U., Bruford M.W. Fragmentation genetics of rainforest animals: insights from recent studies. *Conserv Genet.* 2014;15:245-260. doi 10.1007/s10592-013-0550-3
- Rambaut A., Drummond A.J., Xie D., Baele G., Suchard M.A. Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst Biol.* 2018;67(5):901-904. doi 10.1093/sysbio/syy032
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 2003;19(12):1572-1574. doi 10.1093/bioinformatics/btg180
- Shad H.H., Darvish J., Pouyani E.R. Genetic variation in populations of field mouse *Apodemus witherbyi* (Thomas, 1902) (Rodentia: Muridae) in Iran inferred from mitochondrial cytochrome *b* gene sequences and geometric morphometrics. *Acta Zool Bulg.* 2016;68(3): 311-320
- Soulé M.E., Simberloff D. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol Conserv.* 1986;35(1):9-40. doi 10.1016/0006-3207(86)90025-X
- Stakheev V.V., Bogdanov A.S., Vodolazhskii D.I. Revision of the species composition of the wood mice from the genus *Sylvaemus* from the territory of Rostov oblast using karyological, allozyme and molecular genetic analysis. *Russ J Genet.* 2011;47(5):579-589. doi 10.1134/S1022795411050152
- Suchard M.A., Lemey P., Baele G., Ayres D.L., Drummond A.J., Rambaut A. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. *Virus Evol.* 2018;4(1):vey016. doi 10.1093/ve/vey016
- Suzuki Y., Tomozawa M., Koizumi Y., Tsuchiya K., Suzuki H. Estimating the molecular evolutionary rates of mitochondrial genes referring to Quaternary ice age events with inferred population expansions and dispersals in Japanese *Apodemus*. *BMC Evol Biol.* 2015;15:187. doi 10.1186/s12862-015-0463-5
- Tajima F. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*. 1989;123(3):585-595. doi 10.1093/genetics/123.3.585
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol Biol Evol.* 2013;30(12):2725-2729. doi 10.1093/molbev/mst197
- Wang W., Qiao Y., Li S., Pan W., Yao M. Low genetic diversity and strong population structure shaped by anthropogenic habitat fragmentation in a critically endangered primate, *Trachypithecus leucocephalus*. *Heredity*. 2017;118(6):542-553. doi 10.1038/hdy.2017.2
- Yalkovskaya L., Sibiryakov P., Borodin A. Phylogeography of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in light of new data from central part of Northern Eurasia. *PLoS One*. 2022;17(10): e0276466. doi 10.1371/journal.pone.0276466
- Yasuda S.P., Vogel P., Tsuchiya K., Han S.-H., Lin L.-K., Suzuki H. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction and expansion during the mid-to-late Pleistocene. *Can J Zool.* 2005;83(11):1411-1420. doi 10.1139/z05-139