

УДК 576.312.37:599.33

ВРЕМЯ ИЗОЛЯЦИИ И КРАНИОМЕТРИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ПОПУЛЯЦИЙ СОНИ-ПОЛЧКА (*GLIS GLIS* L., GLIRIDAE, RODENTIA) КАВКАЗА И ГИРКАНСКОГО ЛЕСА ЮЖНОГО АЗЕРБАЙДЖАНА

© 2021 г. Ю. В. Попова^a, Е. Г. Потапова^{a, *}, О. О. Григорьева^a,
В. В. Стахеев^b, В. Б. Сычёва^a, В. Н. Орлов^a

^aИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Москва, 119071 Россия

^bФедеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН,
Ростов-на-Дону, 344006 Россия

*e-mail: lena-potapova@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.10.2020 г.

После доработки 15.06.2021 г.

Принята к публикации 12.07.2021 г.

Проведен сравнительный анализ черепа (по 15 промерам) у сони-полчка из трех разобнесенных популяций Большого Кавказа (Западного Кавказа, Восточного Кавказа и Закавказья) и популяции Ленкоранского района Азербайджана. Краниометрические отличия Ленкоранской популяции от популяций Большого Кавказа значительно превосходят различия между исследованными кавказскими популяциями и коррелируют со временем дивергенции этих групп. Полчки из Ленкорани выделяются короткими слуховыми барабанами, узким межглазничным промежутком, увеличенной длиной верхнего зубного ряда и меньшей шириной мозговой коробки, а также особенностями в строении и соотношении ширины задних частей носовой и предчелюстной костей. Эти различия статистически достоверны и могут быть использованы для диагноза полчков данной группы. Результаты исследования согласуются с точкой зрения о видовой самостоятельности *Glis persicus* (Eggleben 1777). Морфологические различия между кавказскими популяциями выражены гораздо меньше, но и они статистически значимы. По линейным размерам черепа полчки южного макросклона Кавказа (Закавказье) существенно отличаются от обеих групп полчков северного макросклона. Выборка Западного Кавказа отличается от двух других выборок более короткой относительно СВЛ ушной капсулой и укороченным зубным рядом. По совокупности краниометрических показателей в наибольшей степени различаются выборки Восточного Кавказа и Закавказья. Выборка Западного Кавказа занимает промежуточное положение. По палеогеографическим данным изоляция полчков Гирканского леса в Иране и южном Азербайджане могла возникнуть не ранее конца плиоцена, в пьенченский период, 3.6–2.6 млн лет назад. Эта дата близка к минимальному значению TMRCA (“времени жизни ближайшего предка”) современных полчков, рассчитанному по молекулярным данным. Последнее заселение полчком Кавказа произошло из Европы. Сюда проникли полчки с гаплотипами гена цитохрома *b* (*cytb*), относящимися к молодой, так называемой “европейской” группе. Если судить по небольшой изменчивости гаплотипов данного гена, накопившейся в этой линии полчков, то заселение произошло не ранее верхнего плейстоцена. Максимальное время дивергенции любых популяций полчка Кавказа не превышает 0.13 млн лет.

Ключевые слова: время дивергенции, *Glis*, череп, географическая изменчивость, филогеография, Кавказ, Гиркания

DOI: 10.31857/S0044513421120084

Род *Glis* Brisson 1762 – один из древних родов соневых (Gliridae), известен со среднего олигоцена Малой Азии (Daams, Bruijn, 1995). До недавнего времени считалось, что в современной фауне этот род представлен единственным видом *Glis glis* (Linnaeus 1766) (Огнев, 1947; Storch, 1978; Поссолимо и др., 2001; Holden, 2005; Kryštufek, 2010; Holden-Musser et al., 2016; и др.). В Европе этот вид известен со среднего плейстоцена (Kowalski,

2001). Он имеет широкий ареал. Распространен в материковой Европе, на островах Средиземного моря, Большом и Малом Кавказе, частично в Малой Азии, а также по всей горной системе Альпурс. Его современный ареал состоит из нескольких участков, в той или иной степени изолированных друг от друга. Участки ареала полчка в Восточной Европе и на Кавказе разделены широкой зоной степей. По южному берегу Черного мо-

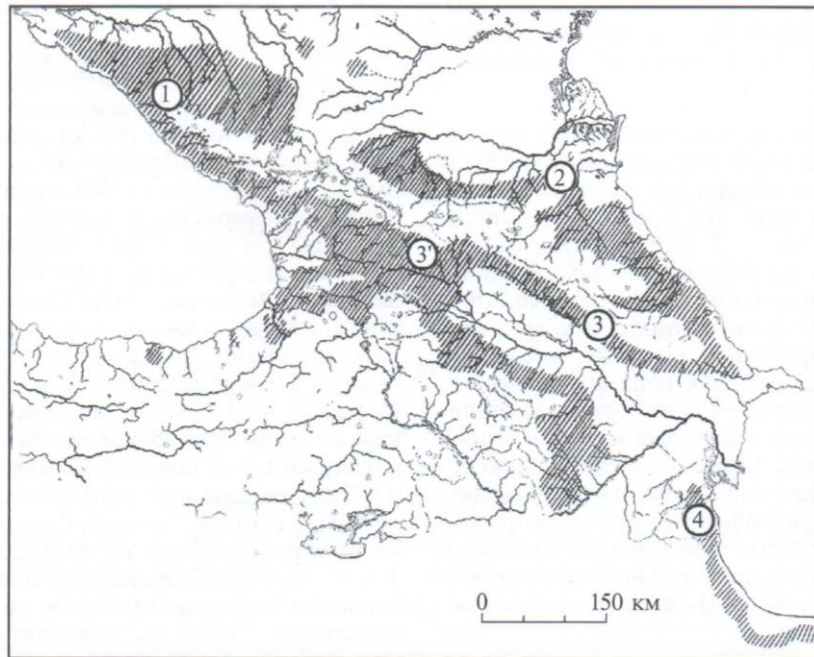


Рис. 1. Восстановленный ареал полчка на Кавказе и в западной части Гирканского лесного рефугиума (Шидловский, 1976; Naderi et al., 2014). Места происхождения выборок коллекционных экземпляров: 1 – Западный Кавказ (Кавказский заповедник); 2 – Восточный Кавказ (Хасавюрт, Дагестан); 3, 3¹ – Закавказье, восточная часть южного склона Б. Кавказа (3 – Закаतालский р-н Азербайджана, 3¹ – Южная Осетия); 4 – Ленкорань (с. Вель, Азербайджан).

ря ареал прерывается аридными хребтами между 32° и 38° в.д. и проливом Босфор. По северному склону Большого Кавказа ареал прерывается в Центральном Кавказе, а между Кавказом и Гирканским лесом Азербайджана он разделен сухими равнинами (Шидловский, 1976; Россолимо и др., 2001; Kryštufek, 2010) (рис. 1).

Гирканским лесом (который является объектом Всемирного наследия ЮНЕСКО) называют экорегион влажных субтропиков южного Прикаспия с реликтовыми третичными и эндемическими видами растительности, таким как каштанолистный дуб, железное дерево, гирканский самшит и др. (Röhrig, 1991). Леса этого типа занимают южное побережье Каспийского моря и северные склоны гор Эльбурса в Иране и Азербайджане. В Азербайджане к этому экорегиону относят территории Ленкоранской низменности и Талышских гор. В настоящее время площадь Гирканского леса существенно сократилась.

Морфологическое разнообразие полчка очень велико, что проявилось в описании большого количества подвидов (Barrett-Hamilton, 1898; Сатунин, 1920; Огнев, 1947; и мн. др.). Однако и филогенетический, и экологический аспекты этого разнообразия до сих пор исследованы явно недостаточно. Таксономическая структура современ-

ных полчков четко не разработана (Kryštufek, 2010). В настоящее время основная роль в решении этой задачи отводится анализу изменчивости некоторых митохондриальных генов.

Описаны семь филогеографических линий полчка, соответствующих семи группам гаплотипов митохондриального гена цитохрома *b* (*cytb*). Пять из них (европейская, итальянская, сицилийская, македонская и греческая) распространены в Европе (Hürner et al., 2010; Castiglia et al., 2012; Gippoliti, 2013; Gippoliti, Groves, 2018), а две (западная и восточная) – в Иране по южному берегу Каспийского моря (Naderi et al., 2014; Ahmadi et al., 2018). Полчки европейской линии представлены также в Малой Азии (Helvacı et al., 2012) и на Большом Кавказе (Попова и др., 2021). Среди полчков Европы по гену цитохрома *b* выделяются полчки Аппеннин, которых даже предлагалось выделить в отдельный вид *Glis italicus* (Barrett-Hamilton 1898) (Gippoliti, 2013; Gippoliti, Groves, 2018). Иранские линии полчков, с одной стороны, и европейские линии, с другой, значительно отличаются друг от друга и образуют две разные группировки. Средняя генетическая дистанция (GD) между линиями Европы и Ирана варьирует от 11.7 до 12.8% (K2P) (Ahmadi et al., 2018). Значительная филогеографическая дивергенция совре-

менных европейских и иранских полчков указывает на высокую вероятность видовой самостоятельности этих географически изолированных форм (Naderi et al., 2014).

Во время подготовки данной публикации к печати вышла статья, в которой полчки Ирана были выделены в отдельный вид *Glis persicus* (Erxleben 1777) – иранская соня, the iranian fat dormouse (Kryštufek et al., 2021). Для пересмотра статуса этой формы были использованы и молекулярно-генетические, и морфологические данные. Морфологическая диагностика нового вида основана на строении генеративной системы, числе сосков, окраске хвоста и двух параметров черепа: длине верхнего зубного ряда и соотношении ширины предчелюстной и носовых костей в задней части крыши черепа. Сведения о других диагностических различиях черепа в статье не приводятся, хотя можно предположить, что такие различия вполне могут быть, например, в строении и размерах ушной капсулы и нижней челюсти (Сатунин, 1920; Потапова, 2005, 2020; Потапова, Россолимо, 2008).

Объектом данного исследования являются полчки из трех географических точек Большого Кавказа и удаленной от них точки из Ленкоранского р-на Азербайджана. Считается (Попова и др., 2021), что полчки Большого Кавказа по цитохрому *b* относятся к европейской линии *G. glis*. И хотя гаплотип полчков из Ленкорани не описан, этих сонь с высокой вероятностью можно отнести к западной иранской линии *G. g. persicus*, поскольку предполагают (Ahmadi et al., 2018), что полчки именно этой линии по северным склонам горной системы Эльбурса довольно далеко проникают на территорию Азербайджана (рис. 1). Точка зрения о таксономическом единстве ленкоранских сонь и сонь Ирана поддерживалась и на морфологическом материале (Сатунин, 1920; Спангенберг, 1935; Огнев, 1947; и др.).

Задачи исследования: 1) с использованием методов многомерной статистики сравнить строение черепа у полчков рода *Glis* из четырех перечисленных выше географических районов, 2) по имеющимся в литературе палеогеографическим материалам оценить вероятное время изоляции полчков Гирканского леса, а по филогеографической изменчивости популяций европейской линии полчка оценить максимально возможное время дивергенции популяций полчка Большого Кавказа, 3) рассмотреть взаимосвязь между степенью краниометрических различий разных популяций и временем их дивергенции, 4) оценить полученные результаты в соответствии с представлениями о видовой самостоятельности иранской сони *Glis persicus* (Erxleben 1777) (Kryštufek et al., 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Были исследованы черепа 81 экземпляра полчка из коллекции Зоологического музея МГУ, относящихся к четырем выборкам (табл. 1, рис. 1): 1) Западный Кавказ: Кавказский государственный природный биосферный заповедник, буквые леса на высотах до 1500 м над ур. м., западно-северокавказский тип поясности, $n = 20$ (11 самцов, 9 самок); 2) Восточный Кавказ: Хасавюртовский р-н Дагестана, дубравы на высотах до 500 м над ур. м., восточно-северокавказский тип поясности, $n = 21$ (9 самцов, 12 самок); 3) Закавказье, Южный склон Кавказского хребта: Закатальский р-н Азербайджана (15 экз.) и 3¹ – Южная Осетия (4 экз.), буквые леса южного склона Кавказа на высотах до 1800 м над ур. м., восточно-закавказский тип поясности. Выборки полчков 3 и 3¹ объединены при статистической обработке, $n = 19$ (12 самцов, 7 самок). Система высотной поясной структуры Кавказа приведена по: Соколов, Темботов, 1989. 4) Ленкорань: селение Вель, Ленкоранского района Азербайджана, сады и участки смешанного леса на территории прибрежной низменности; $n = 21$ (8 самцов, 13 самок). Выборка состоит только из многолетних сборов Е.П. Спангенберга (1925–1933).

Для анализа выбраны черепа перезимовавших особей, добытых в июле–августе, с точечными обнажениями дентина на вершинах гребней моляров без учета пола, поскольку у полчка нет полового диморфизма по размерам (Čanády et al., 2016). Череп ориентировали в максимальной проекции (вид сверху и снизу) и парасагиттальной (вид сбоку). Схема измерений и ориентация черепа показаны на рис. 2. В качестве переменных использовали 15 линейных промеров черепа: 1) *Scl* – кондиллобазальная длина, 2) *Hros* – высота роострума по линии шва верхнечелюстной кости (*os maxillare*), 3) *Hcra* – высота мозгового отдела черепа (*neurocranium*) измерена вдоль перпендикуляра, проведенного к верхней линии свода мозговой коробки на уровне переднего края наружного слухового прохода, 4) *Lnas* – длина носовых костей, 5) *Lfac* – длина лицевого отдела (*facialis section*) черепа, от переднего края носовых костей по средней линии черепа до уровня заднего верхнего края решетчатой пластинки (*lamina cribrosa*) (Россолимо и др., 2001, рис. 18), 6) *Lncra* – длина мозгового отдела черепа, от последней точки промера 5, *lamina cribrosa*, до заднего края *os supraorbitale*, 7) *Vnas* – наибольшая ширина носовых костей (между передними точками назо-премаксиллярного шва), 8) *Vros* – максимальная ширина роострума на уровне переднего края верхнечелюстной кости, 9) *Viob* – минимальная ширина межглазничного промежутка, 10) *Zyg* – скуловая ширина, 11) *Ldia* – длина диастемы от внутренней стороны резцов до альвеолы предкоренного,

Таблица 1. Изменчивость 15 промеров (мм) черепа полчков (*Glis glis*)

№ признака	Признак	Западный Кавказ		Восточный Кавказ		Закавказье		Ленкорань	
		<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>	<i>n</i>	<i>M</i> ± <i>m</i>
1	Cbl (1)	20	36.02 ± 0.33	21	35.62 ± 0.36	19	34.44 ± 0.32	19	34.45 ± 0.41
2	Hros (21)	20	7.51 ± 0.08	21	7.48 ± 0.08	19	7.29 ± 0.06	21	7.14 ± 0.10
3	Hcra (22)	18	12.43 ± 0.09	21	12.28 ± 0.11	19	11.92 ± 0.06	19	11.82 ± 0.20
4	Lnas (10)	19	12.35 ± 0.18	21	12.34 ± 0.15	19	11.48 ± 0.13	21	11.13 ± 0.19
5	Lfac (8)	20	15.95 ± 0.25	21	16.09 ± 0.22	19	14.78 ± 0.15	21	14.36 ± 0.29
6	Lncra (9)	20	21.54 ± 0.46	21	21.26 ± 0.24	17	20.80 ± 0.21	20	20.89 ± 0.20
7	Bnas (16)	19	3.87 ± 0.08	21	3.67 ± 0.05	18	3.67 ± 0.08	21	3.55 ± 0.07
8	Bros (18)	20	6.99 ± 0.07	21	6.81 ± 0.08	19	6.94 ± 0.07	21	7.01 ± 0.10
9	Biob (14)	20	5.09 ± 0.05	21	5.06 ± 0.07	19	4.94 ± 0.04	21	4.69 ± 0.04
10	Zyg (20)	17	21.77 ± 0.23	16	21.17 ± 0.29	18	21.29 ± 0.23	19	21.46 ± 0.34
11	Ldia (6)	20	11.47 ± 0.14	21	11.33 ± 0.16	19	11.00 ± 0.11	21	11.31 ± 0.19
12	Lpm	18	6.28 ± 0.05	21	6.45 ± 0.04	19	6.25 ± 0.04	19	6.59 ± 0.05
13	Lpal (19)	20	17.14 ± 0.16	20	16.91 ± 0.24	19	16.45 ± 0.14	21	17.01 ± 0.18
14	Lbull (13)	20	8.64 ± 0.10	21	8.77 ± 0.06	19	8.45 ± 0.09	20	7.52 ± 0.10
15	Bcra	18	18.03 ± 0.15	21	17.82 ± 0.14	19	17.59 ± 0.12	17	16.87 ± 0.18

Примечания. В скобках номер промера по: Niethammer, Krapp, 1978. *n* – количество исследованных черепов, *M* – среднее значение, *m* – ошибка среднего.

12) Lpm – длина верхнего зубного ряда (по жевательной поверхности), 13) Lpal – длина костного нёба, 14) Lbull – длина слуховых барабанов (bullatumpani), 15) Bcra – наибольшая ширина мозгового отдела черепа между крайними выступающими точками трубок наружного слухового прохода. Промеры, за исключением Bcra и Lpm, взяты по: Niethammer, Krapp (1978, Abb. 9). Измерения проведены под микроскопом Keyence VHX-1000 с точностью до 0.01 мм. Разное число взятых промеров в выборках объясняется дефектами некоторых черепов. Следует учитывать, что выполненные промеры – проекционные. Они отличаются от промеров между теми же точками, но выполненными штангенциркулем.

Статистическую обработку данных по краниометрической изменчивости черепа полчков проводили с использованием методов одномерной и многомерной статистики, программных пакетов Statistica 13.0 и электронных таблиц Excel. Исходные краниометрические переменные для каждой выборки тестировали на соответствие нормальному распределению. Для сокращения числа переменных в анализе и определения взаимосвязей между ними применяли факторный анализ. Выделение факторов производили методом главных компонент. Для классификации выборок применяли дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных. Достоверность различий промеров оценивалась по значениям *t*-критерия Стьюдента.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты промеров черепа четырех выборок полчков приведены в табл. 1.

Факторный анализ. Для выявления сходно варьирующих признаков и оценки взаимосвязи между ними применен факторный анализ методом главных компонент. На основании критериев Кайзера и Кэттеля выделены три фактора, на долю которых приходится 76.9% общей дисперсии. Координаты объектов в пространстве факторного поля можно рассматривать как комплексные признаки. Для максимизации дисперсии факторных нагрузок каждой переменной применялся поворот осей этого поля методом варимакс. Корреляции между переменными и выделенными факторами приведены в табл. 2.

Из таблицы видно, что фактор 1 имеет высокие факторные нагрузки по большинству использованных переменных (10 из 15), включая и кондилобазальную длину черепа. С фактором 2 связаны две переменные: ширина межглазничного промежутка (Biob) и длина слуховых барабанов (Lbull), а с фактором 3 – только одна переменная: длина верхнего зубного ряда (Lpm). Переменные, имеющие наибольшую нагрузку с конкретным фактором, варьируют взаимосвязанно. Признаки, принадлежащие к фактору 1, коррелируют с кондилобазальной длиной (Cbl), следовательно, различия популяций по этим признакам могут отражать изменение линейных размеров черепа. Переменные фактора 2 – ширина межглазнично-

го промежутка (Biob) и длина слуховых барабанов (Lbull) — варьируют взаимосвязанно друг с другом и независимо от признаков фактора 1.

При попарном сравнении выборок (с использованием *t*-критерия Стьюдента) (табл. 3) выявлено значительное сходство промеров черепа у полчков Западного и Восточного Кавказа. Статически значимых различий между этими выборками по кондилобазальной длине, по коррелятивно связанным с ней промерам фактора 1, по промерам фактора 2 не обнаружено. Эти выборки достоверно различаются только по длине верхнего зубного ряда (Lpm), причем и по абсолютной длине, и по относительной. У полчков Западного Кавказа зубной ряд короткий, его относительная длина самая маленькая среди всех рассмотренных популяций (табл. 3). В абсолютном выражении зубной ряд у этих полчков имеет такую же длину, как и у полчков Закавказья — самых мелких из всех изученных.

Выборка Закавказья достоверно отличается от каждой выборки северного макросклона Кавказа (и Западной, и Восточной) меньшей кондилобазальной длиной и меньшими абсолютными и относительными значениями таких промеров как высота мозговой коробки (Hcra), длина лицевой части черепа (Lfac) и длина носовых костей (Lnas) (табл. 1 и 3), а также меньшей абсолютной величиной еще двух промеров: длины нёба (Lpal) и ширины черепа (Bcra). По относительным значениям двух последних параметров все три выборки сходны. Все перечисленные переменные входят в состав фактора 1, варьируют взаимосвязанно и коррелятивно связаны с кондилобазальной длиной черепа.

По абсолютным значениям промеров, относящихся к факторам 2 и 3, и коррелятивно не связанных между собой и с длиной черепа, полчки Закавказья статистически значимо не отличаются от полчков Западного Кавказа, но достоверно отличаются от полчков Восточного Кавказа меньшей абсолютной длиной верхнего зубного ряда (Lpm) и меньшей абсолютной длиной слуховых барабанов (Lbull). При сравнении выборок по относительной величине этих параметров складывается обратная картина. Полчки Закавказья отличаются от полчков Западного Кавказа и схожи с полчками Восточного Кавказа. Относительная длина и слуховых барабанов, и зубного ряда у мелких полчков Закавказья сопоставима с аналогичными величинами у более крупных полчков Восточного Кавказа.

Выборка Ленкорани статистически значимо отличается от исследованных выборок северного и южного склонов Большого Кавказа практически по всем признакам: и по большинству признаков фактора 1, коррелятивно связанных с кондилобазальной длиной черепа, и по всем незави-

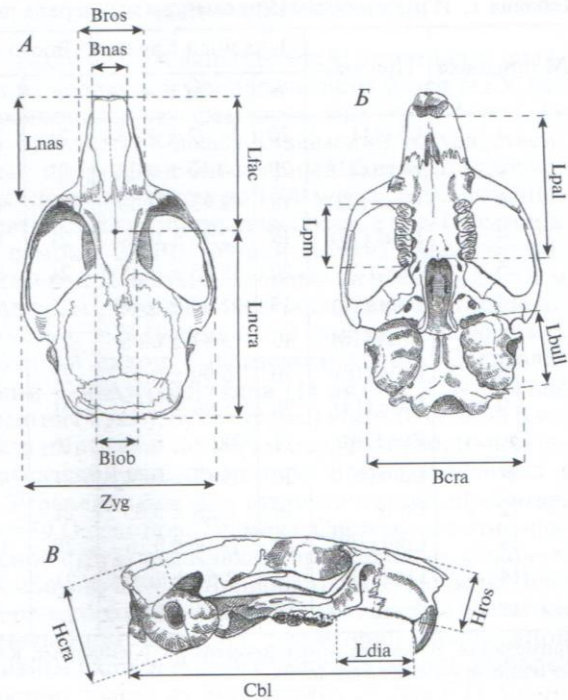


Рис. 2. Схема промеров на черепе каспийского полчка, *G. g. caspicus*, Ленкорань, Азербайджан: А — вид сверху, Б — вид снизу, В — вид сбоку. Рисунок по: Огнев, 1947. Cbl — кондилобазальная длина, Bcra — ширина мозговой коробки, Biob — ширина межглазничного промежутка, Bnas — наибольшая ширина носовых костей, Bros — максимальная ширина роострума, Hcra — высота мозгового коробки, Hros — высота роострума, Lbull — длина слуховых барабанов, Ldia — длина диастемы, Lfac — длина лицевого отдела черепа, Lnas — длина носовых костей, Lncra — длина мозгового отдела черепа, Lpal — длина костного нёба, Lpm — длина верхнего зубного ряда, Zyg — скуловая ширина.

симо варьирующим признакам факторов 2 и 3 (табл. 3). От более мелких полчков Закавказья полчки Ленкорани не отличаются практически ни по одному из признаков фактора 1, но существенно отличаются по признакам, имеющим высокие нагрузки по факторам 2 и 3 (табл. 3), что говорит о том, что различия этих выборок не связаны с линейными размерами черепа.

Полчки Ленкорани и Закавказья сходны по кондилобазальной длине черепа и по всем промерам фактора 1, кроме двух. Выборка Ленкорани достоверно отличается от выборки Закавказья более удлиненным костным нёбом (Lpal) и более узкой мозговой коробкой (Bcra). Небольшая ширина мозговой коробки у полчков Ленкорани отчасти может быть обусловлена слабым поперечным вздутием слуховых барабанов. Наиболее глубокие различия выборок Ленкорани и Закавказья

Таблица 2. Корреляции метрических признаков и полученных факторов после вращения осей методом варимакс в выборках полчков Кавказа и Ленкорани

Признак	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Cbl	-0.951573	-0.147685	0.048015
Hros	-0.904675	-0.000918	-0.002236
Hcra	-0.704950	0.498051	0.146593
Lnas	-0.846730	0.210859	0.213119
Lfac	-0.835219	0.224394	0.245269
Lcra	-0.481923	-0.112969	0.076608
Bnas	-0.781909	-0.016867	-0.329706
Bros	-0.680554	-0.468250	-0.178560
Biob	-0.271613	0.671122	0.109788
Zyg	-0.843468	-0.399207	-0.084111
Ldia	-0.889405	-0.372392	-0.064010
Lpm	0.019237	-0.363519	0.890419
Lpal	-0.817032	-0.428071	0.019425
Lbull	-0.632958	0.602197	-0.036325
Bcra	-0.858770	0.300235	-0.078726
Общая дисперсия	8.324497	2.113605	1.099801
Доля общей дисперсии	0.554966	0.140907	0.073320

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены признаки с высоким уровнем корреляции с факторами (коэффициент корреляции Спирмена, $p < 0.01$, подчеркнута для $p < 0.05$).

проявляются по всем трем промерам факторов 2 и 3. Ленкоранские полчки отличаются от полчков южного склона Кавказа: короткими слуховыми барабанами (Lbull), узким межглазничным промежутком (Biob), увеличенной длиной верхнего зубного ряда (Lpm), что хорошо видно даже на отдельных случайно выбранных черепах (рис. 3).

Дискриминантный анализ с пошаговым включением переменных позволил сократить число переменных до 7 (Biob, Lmp, Lbull, Bcra, Hcra, Lnas, Lfac), при этом эффективность дискриминации полчков Ленкорани и Кавказа составила около 100% (рис. 4). Приходящаяся на первые две канонические переменные дисперсия составляет 69.59% и позволяет адекватно оценить особенности каждой из групп (рис. 4).

Вдоль первой канонической оси (КО1) происходит уменьшение ширины межглазничного промежутка (Biob), уменьшение длины слуховых барабанов (Lbull), уменьшение ширины мозгового отдела черепа (Bcra) и увеличение длины верхнего зубного ряда (Lmp). Вдоль второй оси (КО2) уменьшается высота мозгового отдела черепа (Hcra), длина носовых костей (Lnas) и длина лицевого отдела черепа (Lfac).

Вдоль первой канонической оси (55.5% межгрупповой дисперсии) отражены различия между Ленкоранской выборкой и выборками Кавказа. Вдоль второй оси (14.1% дисперсии) проявляются различия трех выборок полчков Кавказа. Видно,

Таблица 3. Парное сравнение выборок. Достоверность различий (t) абсолютных промеров черепа (преобразованных в \log_{10}) в сравниваемых выборках

Промеры	Западный Кавказ—Восточный Кавказ	Западный Кавказ—Закавказье	Восточный Кавказ—Закавказье	Закавказье—Ленкорань	Западный Кавказ—Ленкорань	Восточный Кавказ—Ленкорань
Cbl	0.8356	3.4458	2.4346	0.0090	2.9868	2.1394
Hros	0.2672	2.1682	1.8559	1.3956	2.9990	2.7537
Hcra	1.0880	4.6781	2.9648	1.9084	5.0042	3.8181
Lnas	0.0209	3.7717	4.3610	1.6085	4.5164	4.9506
Lfac	-0.4296	3.9035	4.9327	1.4046	4.0928	4.7189
Lcra	0.4944	1.5372	1.4541	-0.3166	1.3318	1.1664
Bnas	1.8895	1.7566	0.2586	1.1253	2.9092	1.6424
Bros	1.6276	0.3977	-1.256	-0.4223	-0.0928	-1.4624
Biob	1.3166	2.8737	1.5436	2.6522	6.0001	4.4271
Zyg	1.6181	1.4579	-0.3477	-0.3269	0.8161	-0.5867
Ldia	0.6733	2.6338	1.6149	-1.3431	0.7362	0.1094
Lpm	-2.5289	0.4926	3.4685	-5.3078	-4.2399	-2.112
Lpal	0.8379	3.2503	1.5479	-2.4371	0.5312	-0.3864
Lbull	-1.1381	1.4199	3.0423	7.0805	7.9842	10.5417
Bcra	1.0483	2.2581	1.2353	3.3105	4.9354	4.1988

Примечание. Полу жирным шрифтом выделены достоверные значения t ($p < 0.05$).

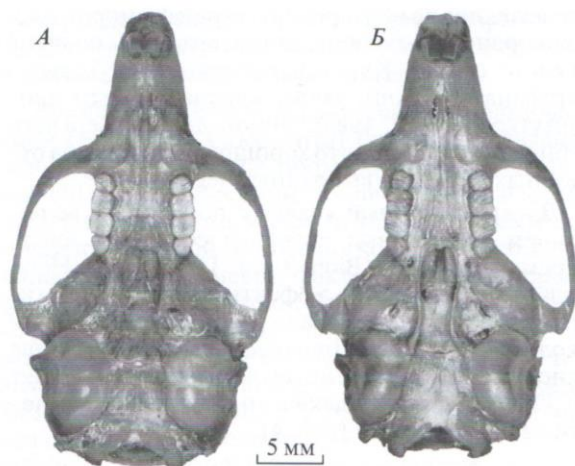


Рис. 3. Черепа полчков снизу: А – Закавказье, Закавказский р-н Азербайджана, по экз. S-82784 ЗМУ; Б – окрестности Ленкорани, Азербайджан, по экз. S-6810 ЗМУ.

что их полигоны перекрываются, т.е. различия между ними выражены значительно меньше, чем между полчками Ленкорани и Кавказа, но эти различия статистически достоверны (рис. 4). По совокупности переменных наиболее различаются между собой выборки Восточного Кавказа и Закавказья. Выборка Западного Кавказа по одним признакам занимает промежуточное положение между ними (рис. 4), по другим – обособлена от каждой из них.

Числовые значения, характеризующие качество дискриминации выборок, следующие: значение лямбды Уилкса составило $\lambda = 0.0460$, F-критерий = 4.713 при 45 степенях свободы ($p < 0.00001$), критерий $\chi^2 = 132.344$, а канонический коэффициент корреляции – $R = 0.968$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Время жизни ближайшего предка современных полчков по палеогеографическим данным. TMRCA – “время жизни ближайшего предка” современных изолированных популяций полчков Европы, Кавказа и Гирканского леса Ирана и Азербайджана, рассчитанное по филогеографическим данным, находится в интервале от 8.92 до 3.21 млн лет ($P = 0.05$) при среднем значении 5.76, что соответствует временному периоду с начала верхнего миоцена до среднего плиоцена (Naderi et al., 2014). Уточнить время существования единого ареала современных изолированных популяций полчка и время изоляции Гирканского леса позволяют палеоботанические и литологические данные, которые традиционно использовались в

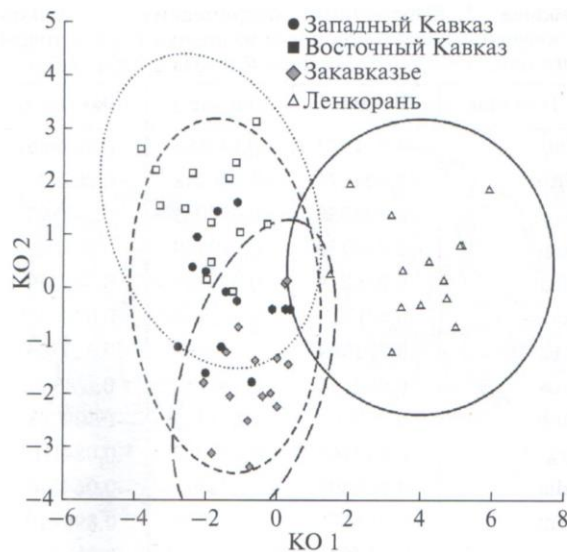


Рис. 4. Распределение выборок полчка в пространстве первой и второй канонической осей.

реконструкциях экосистем неогена Кавказа еще в первой половине XX в. (Верещагин, 1959).

Род *Glis* в Малой Азии известен со среднего олигоцена (Daams, Bruijn, 1995). В олигоцене и раннем миоцене 34–19 млн лет назад Малая Азия оставалась изолированной от Балкан и Эльбурса (Porov et al., 2004, карты 2–4) и соединялась с Балканами в среднем миоцене, 16–13 млн лет назад (Porov et al., 2004, карты 5–6). Именно в среднем миоцене род *Glis* появляется в Европе (Daams, Bruijn, 1995) и именно в это время мог возникнуть общий ареал рода в Европе и Малой Азии, но Эльбурс оставался изолированным. Балканы отделились от Малой Азии в самом конце среднего миоцена, 12–11 млн лет назад, и в этот период Малая Азия соединяется с Эльбурсом (Porov et al., 2004, карта 7), следовательно, именно тогда мог возникнуть и общий ареал полчка Малой Азии и Эльбурса.

С конца среднего миоцена и весь поздний миоцен, 12–5.7 млн лет назад, Балканы были отделены от Малой Азии морским проливом (Porov et al., 2004, карты 7–9). Восточная Европа в это время была изолирована от Малой Азии и южного Прикаспия морем Паратетис. Следовательно, этот период надо исключить из времени существования “ближайшего предка” современных полчков. Поскольку из позднего миоцена Европы полчки не известны и появляются только в плиоцене (Daams, Bruijn, 1995) и Малая Азия соединилась с Балканами только в самом конце позднего миоцена или в начале плиоцена, то ве-

роятнее всего в Европу проникли полчки из общего ареала Малой Азии — Кавказа — Эльбурса.

В первом периоде плейстоцена, занклии (киммерий в Азии, 5.3–3.6 млн лет назад) широколиственные леса из *Quercus*, *Acer*, *Tilia*, *Ulmus*, *Carpinus* известны в Южной Европе (Suc et al., 1992; Ivanov et al., 2007; Jiménez-Moreno et al., 2007), в Малой Азии на территории современной Турции (Kaseri-Özer et al., 2016; Jiménez-Moreno et al., 2015) и на Кавказе. Леса Гирканского типа в киммерии распространялись на север вдоль западного берега Каспия (Балаханского озера), Куринского и Самурского заливов до возвышенности Ергени (46° с.ш.) (Мазанаева, Туниев, 2011). Поэтому с большой вероятностью можно предположить, что в киммерии существовал единый ареал полчка от южного Прикаспия и Кавказа (Малого и Большого) через Малую Азию до Южной Европы.

Обширный ареал киммерийских полчков начал распадаться, вероятнее всего, в пьенценский период плейстоцена, 3.6–2.6 млн лет назад, когда климат становился холоднее. Эти даты близки к минимальному показателю TMRCA (Naderi et al., 2014). Ареал полчка продолжал сокращаться в палеоплейстоцене, в гелазии, 2.6–1.8 млн лет, когда в Европе появились субарктические ландшафты и отмечены ледниковые отложения в виде морен (Писарева и др., 2019). Окончательно разобшили Гирканский лес и широколиственные леса Кавказа акчагыльские трансгрессии Каспия в гелазии, в частности обширное затопление морем низинных участков Куро-Араксинской низменности. Потомки киммерийских полчков сохранились во влажных субтропиках Гирканского рефугиума и в Европе, но вымерли в периоды плейстоценовых оледенений на Кавказе и в Малой Азии. Таким образом, по палеогеографическим данным “время жизни ближайшего предка” современных полчков и, соответственно, время обособления полчков Гирканского леса, включая и Ленкоранских, от других современных полчков наиболее вероятно датировать пьенценским периодом плейстоцена, 3.6–2.6 млн лет назад.

Расселение полчка на Кавказе. Молекулярно-генетические исследования полчков с территории Турции (южный берег Черного моря) (Helvacı et al., 2012) и Западного Кавказа (северный и южный склоны) (Попова и др., 2021) показали, что Кавказ заселили полчки европейской линии с гаплотипом Har02 гена *cytb*. Расселение полчка на Кавказ могло произойти в один из теплых периодов, когда расширялась зона широколиственных лесов. Также более вероятно расселение полчка из Балкан по южному берегу Черного моря, поскольку широколиственные леса Восточно-Европейской равнины и Кавказа не соединялись в голоцене и ближайших теплых межледниковьях плейстоцена последние 0.5 млн лет (микулин-

ский, лихвинский и др.) (Маркова, 1985; Кожаринов, 2006; Писарева, 2012).

Полчок расселился на Кавказе не в голоцене, а раньше, в одно из теплых межледниковий плейстоцена. На это указывает вторичный контакт двух форм полчка европейской группы гаплотипов по южному берегу Черного моря восточнее пролива Босфор, различающихся структурой первого коренного зуба. Западная форма распространена на юге Балканского п-ова и отнесена к *G. g. pindicus* (Ondrias 1966), а восточная отнесена к *G. g. orientalis* (Nehring 1903), описанному из Анатолии (Helvacı et al., 2012). Такой вторичный контакт морфологически различающихся форм мог возникнуть только в том случае, если полчки европейской линии расселялись в начале голоцена навстречу друг другу из рефугиумов последнего вюрмского (валдайского) оледенения на Балканах и Кавказе (Helvacı et al., 2012). Хвойно-широколиственные леса известны на Балканском п-ове в период максимальной стадии последнего оледенения (Krebs et al., 2004; Симакова, Пузаченко, 2008). На Кавказе в последнее оледенение широколиственные леса известны в Колхиде (Адамянц, 1971; Tarkhishvili et al., 2012).

О времени распространения на Кавказе полчков европейской линии можно судить по времени возникновения этой группы. Европейская линия полчка несомненно молодая, поскольку имеет один центральный гаплотип Har02 и 14 известных гаплотипов, отличающихся от него всего на 1–2 замены пар нуклеотидов (Hürner et al., 2010; Ahmadi et al., 2018; Попова и др., 2021). Поэтому возраст возникновения европейской гаплогруппы первоначально предполагался как голоценовый (Hürner et al., 2010). Поскольку на Кавказе обнаружен только центральный гаплотип Har02 и производный от него HarC, отличающийся на одну замену и не известный в Европе (Попова и др., 2021), можно предположить, что расселение произошло в начале существования этой группы гаплотипов до того, как в Европе накопились мутации центрального гаплотипа.

В семействе соневых время, за которое накапливаются генетические различия, принято рассчитывать, исходя из генетической дистанции и известной палеонтологической даты разделения *Eliomys quercinus* (Linnaeus 1766) и *Eliomys melanurus* (Wagner 1839), 7 ± 0.9 млн лет назад (Montgelard et al., 2003; Mouton et al., 2012). Основываясь на этих данных, рассчитано среднее время дивергенции восточной и западной иранских гаплогрупп полчка по гену *cytb*. Оно составило 1.19 млн лет (0.55–1.9), что соответствует среднему плейстоцену. При этом число молекулярных перестроек, отделяющих западную и восточную иранские линии, оценено в 14 мутационных шагов (Ahmadi et al., 2018). Следовательно, одна мутация возни-

кала в среднем за 85 тыс. лет (39.3–136.4). Понятно, что подобные расчеты весьма условны, но совершенно очевидно, что одна молекулярная перестройка в эволюции полчка возникает за десятки тысяч лет, а не за сотни или миллионы.

Исходя из расчетов частоты возникновения мутаций гена *cytb* у соневых и числа эволюционных шагов, отличающих центральный гаплотип от других гаплотипов европейской линии, с высокой вероятностью можно допустить, что европейская группа гаплотипов возникла не ранее верхнего плейстоцена, 130 тыс. лет назад. Соответственно и заселить Кавказ полчки могли не ранее последнего теплого периода плейстоцена, микulinского межледникового (Riss–Wurm, Eems), 130–112 тыс. лет назад (Yanina et al., 2018). В этом случае время дивергенции любых популяций полчка на Кавказе не превышает 130 тыс. лет. Среди более ранних потеплений, сопровождавшихся расселением широколиственных пород, наиболее длительным считают Лихвинское межледниковье, 320–300 тыс. лет назад, средний плейстоцен (Величко и др., 2005; Eissman, 2006; Писарева, 2012). Расселение полчка на Кавказе в это межледниковье менее вероятно, если исходить из малого разнообразия гаплотипов европейской линии в Европе и на Кавказе. Более детальные исследования изменчивости гена *cytb* полчков на Кавказе позволят уточнить и время дивергенции популяций Кавказа.

Время изоляции и краниометрические различия.

Расселение полчка по Большому Кавказу шло с запада и независимо по северному и южному макросклонам. Географически удаленные популяции полчка на западе и востоке северного макросклона оказались более сходными между собой, чем с полчками южного макросклона. Полчки Западного Кавказа самые крупные из изученных. Они достоверно отличаются от других полчков относительно коротким верхним зубным рядом. В абсолютном выражении его длина сопоставима с длиной зубного ряда самых маленьких из изученных полчков — полчков Закавказья. Сходные с ними по размерам и пропорциям лицевого отдела черепа полчки Восточного Кавказа отличаются более крупными слуховыми барабанами и длинным зубным рядом. Полчки Закавказья — самые мелкие из изученных. По пропорциям и размерам лицевого отдела они отличаются от полчков обеих выборок северного склона Кавказа. Но по относительным размерам слуховых барабанов и по длине зубного ряда они более близки к полчкам Восточного Кавказа. При значительной разнице в линейных размерах черепа у полчков обеих этих выборок относительные размеры барабанов и относительная длина зубного ряда самые большие (не считая полчков Ленкорани).

Полчки Ленкорани занимают обособленное место среди изученных форм. Они достоверно отличаются от полчков Кавказа удлиненным костным небом (Lpal), более узкой мозговой коробкой (Vcra), узким межглазничным промежутком (Biob), длинным верхним зубным рядом (Lpm) и короткими слуховыми барабанами (Lbull). Ранее было показано, что не только длина, но и ширина, и высота ушной капсулы у Ленкоранских полчков минимальны среди всех изученных популяций. Строение капсулы у этих сонь соответствует ее наиболее генерализованному варианту, известному не только у данного вида, но и у соневых в целом (Потапова, 2005, 2020).

У полчков Ленкорани строение слуховой капсулы на качественном уровне единообразно. Мастоидная пневматизация у них практически полностью отсутствует, тогда как у полчков Кавказа она всегда умеренно выражена. Полчки Западного Кавказа отличаются высокой вариабельностью пневматизации мастоида, у них представлены все известные для вида варианты его вздутия (Потапова, 2005, 2020). У полчков Закавказья проявляется тенденция к пневматизации мастоида, главным образом, по центру и сзади, а у полчков Восточного Кавказа — спереди и из центра. Высокая внутривидовая изменчивость мастоидной пневматизации полчков Западного Кавказа может быть связана с тем, что в данном случае ни один из ее вариантов не дает функциональных преимуществ и не поддерживается отбором. При расселении по Кавказу во вновь возникавших популяциях случайно фиксировались разные ее типы. Иными словами, различия между Кавказскими популяциями по способам пневматизации мастоида, скорее всего, отражают филогенетическую, а не адаптивную дифференциацию вида.

Ленкоранские и кавказские полчки существенно различаются и по строению крыши роstralного отдела черепа (рис. 5). У Ленкоранских сонь а) носовые кости заметно сужаются в задней части и их концы, как правило, расходятся, б) лобный отросток предчелюстной кости заметно шире носовой кости. У полчков Кавказа ширина лобных отростков соизмерима с шириной носовых костей. У полчков Ирана соотношения элементов такое же, как у Ленкоранских сонь. Исходно этот показатель рассматривался как особенность каспийских полчков *G. g. caspicus* (Satunin 1905) (Сатунин, 1920; Огнев, 1947; Шидловский, 1976) (младший синоним иранского подвида *G. glis persicus* (Erleben 1777)), а после повышения ранга полчков Ирана до видового (Kryštufek et al., 2021) был заявлен как один из диагностических признаков нового вида *Glis persicus* (Erleben 1777). Каково строение каудального края носовых костей у полчков Ирана и насколько оно у них единообразно — не указано.

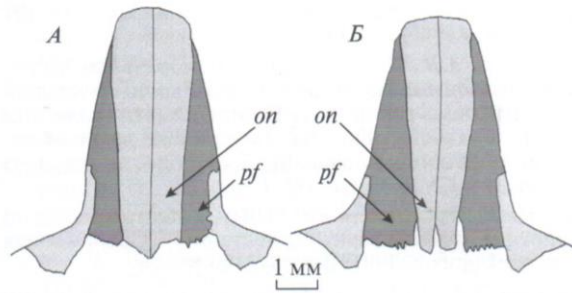


Рис. 5. Строение роострума полчков, вид сверху: А – Закавказье, по экз. S-82784 ЗМУ; Б – Ленкорань, по экз. S-6810 ЗМУ. *on* – os nasale, *pf* – processus frontalis ossis premaxillaris.

Были отмечены краниометрические особенности нижней челюсти ленкоранских сонь (Сатунин, 1920), но сравнительное исследование ее строения на подвидовом уровне не проводилось. Выполненный позднее анализ изменчивости нижней челюсти у видов семейства соневых по ее функционально значимым характеристикам показал значительную обособленность полчков Ленкорани, сопоставимую с уровнем дивергенции лесной (*Dryomys nitedula* Pall.) и садовой (*Eliomys quercinus* L.) сонь (Потапова, Россолимо, 2008; Потапова, 2009, 2020). Чтобы понять, что это: видовая дивергенция или внутривидовая адаптивная дифференциация, нужны специальные исследования на более широком материале.

Весьма вероятно, что полчки южного Прикаспия обитают в стабильном Гирканском лесном рефугиуме с плиоцена (см. выше). Напротив, в Европе широколиственные леса периодически сокращались и исчезали на огромных территориях в холодные периоды оледенений, соответственно, популяции полчков резко уменьшались и многие из них исчезали. Поэтому полчки южного Прикаспия могли сохранить больше исходных краниологических особенностей плиоценовых (киммерийских) полчков, чем полчки Европы и производные от них современные полчки Кавказа. Если исходить из подобного предположения, то ряд особенностей черепа Ленкоранских полчков, таких как мелкие размеры зверьков, небольшая ушная капсула без пневматизации мастоида, узкий мозговой отдел черепа и др., можно рассматривать как исходные для современных полчков Европы и Кавказа. Подтвердить это предположение позволят исследования плиоценовых полчков Европы.

Время изоляции полчков Кавказа и Ленкорани (с плиоцена) более чем на порядок превосходит возможное время дивергенции любых кавказских популяций полчка (верхний плейстоцен), а также любых популяций полчков европейской

линии, например, Кавказа и Европы. Как следствие, краниометрические различия полчков Ленкорани и полчков Кавказа значительно превосходят различия между любыми популяциями Кавказа. Плиоценовая изоляция полчков Гирканского леса Ирана и Азербайджана и морфологический хиатус между ними и полчками Кавказа хорошо согласуются с признанием видового статуса *Glis persicus* (Erxleben 1777) (Kryštufek et al., 2021).

Результаты проведенного исследования, с учетом данных, полученных ранее на близких выборках черепов, показывают, что Ленкоранские полчки, которые с высокой вероятностью относятся к *Glis persicus*, отличаются от полчков трех кавказских популяций номинативного вида *Glis glis* следующими показателями:

а) минимальными размерами ушной капсулы, причем не только по ее длине, но и по высоте, и по ширине;

б) полным отсутствием пневматизации мастоида;

в) относительно более узкой мозговой коробкой (Vсга), что отчасти может быть связано с уменьшенными размерами ушной капсулы, так как этот промер включает и ширину слуховых барабанов;

г) относительно более длинным верхним зубным рядом;

д) формой каудального края носовых костей и более широким, чем носовая кость, лобным отростком предчелюстной кости (рис. 5);

е) относительно более узким межглазничным промежутком;

ж) особым соотношением функционально значимых параметров нижней челюсти (Потапова, Россолимо, 2008).

Два параметра из этого списка (длина зубного ряда и строение крыши роострального отдела) были заявлены как диагностические признаки иранского вида *Glis persicus* (Kryštufek et al., 2021). Другие характеристики черепа в эту категорию не вошли, возможно, потому что не были исследованы или потому, что у сонь Ирана они проявляются иначе, чем у полчков из Ленкорани.

Судя по нашим данным (новым и ранее полученным) видовыми характеристиками *Glis persicus* также могут служить особенности строения слуховых барабанов и нижней челюсти (Потапова, Россолимо, 2008). Обе эти конструкции являются элементами сложных морфофункциональных систем (челюстного аппарата и среднего уха), в эволюционных преобразованиях которых важную роль играет экологический фактор. В этой связи морфометрические различия черепа в разных популяциях отражают не только филогенетическую, но и адаптивную дифференциацию вида.

Это надо учитывать при таксономических и филогенетических интерпретациях морфологических данных.

Ареал иранского полчка в горной системе Эльбурс имеет значительное протяжение как с запада на восток, так и с севера на юг (около 1000 км). Его участки могут существенно различаться. Местообитание исследованной выборки Ленкоранских сонь по высоте над уровнем моря, ландшафтным и климатическим характеристикам имеет хорошо выраженные особенности, поэтому экологическая составляющая в проявлении ее морфологической специфики может быть довольно высокой. Пока нельзя четко ответить на вопрос, какие морфологические особенности из перечисленных выше можно считать видоспецифичными для *Glis persicus*, а какие следует рассматривать как проявление эколого-морфологической специализации именно Ленкоранской выборки.

Краниометрических данных для сравнения полчков Ленкорани (наши данные) с полчками Ирана (Kryštufek et al., 2021) немного. Мы сравнили эти группы по размерам черепа и по ширине межглазничного промежутка. По обоим параметрам полчки Ирана оказались крупнее изученных нами ленкоранских полчков. Возможно, это сравнение не совсем корректно из-за разницы в способах измерения.

Приведенные в данной статье таксономические интерпретации представленных материалов — сугубо предварительные. Главное, они безусловно подтверждают морфологический hiatus между ленкоранскими полчками южного Азербайджана и полчками Кавказа. Окончательный вывод о конспецифичности полчков Ленкорани и Ирана можно будет сделать по результатам молекулярно-генетических исследований.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность сотрудникам Зоологического музея МГУ (Москва) за возможность работать с коллекциями музея. Работа выполнена с использованием оборудования Центра коллективного пользования "Инструментальные методы в экологии" ИПЭЭ РАН в рамках тем госзадания №№ 0120-1356-032 и 0109-2018-0073.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамьянц Г.И., 1971. О каштанниках Кавказа // Доклады Сочинского отдела геогр. общества СССР. Вып. 2. С. 398–404.
- Величко А.А., Писарева В.В., Фаустова М.А., 2005. Оледенения и межледниковья Восточно-Европейской равнины в раннем и среднем плейстоцене // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 13. № 2. С. 84–102.
- Верещагин Н.К., 1959. Млекопитающие Кавказа. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 703 с.
- Кожаринов А.В., 2006. Динамика неморальных широколиственных лесов Восточной Европы в позднеледниковье—голоцене // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XXI. Закономерности вековой динамики биогеоценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 66–125.
- Мазанова Л.Ф., Туниев Б.С., 2011. Зоогеографический анализ герпетофауны Дагестана // Современная герпетология. Т. 11. Вып. 1/2. С. 55–76.
- Маркова А.К., 1985. Микротериофауна микулинского межледниковья (по материалам Русской равнины) // Доклады АН СССР. Т. 284. № 3. С. 718–721.
- Огнев С.И., 1947. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.—Л.: Изд-во АН СССР. 809 с.
- Писарева В.В., 2012. Реконструкция палеоландшафтов лихвинского межледниковья и последующего похолодания на территории Восточной Европы // Известия РАН. Серия географическая. № 3. С. 54–70.
- Писарева В.В., Фаустова М.А., Зюганова И.С., Карпухина Н.В., Захаров А.Л., Константинов Е.А., Семенов В.В., Курбанов Р.Н., 2019. Изменения ландшафтно-климатической обстановки Восточной Европы в раннем плейстоцене // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 27. № 4. С. 93–111.
- Попова Ю.В., Григорьева О.О., Кривоногов Д.М., Шегольков А.В., Стахеев В.В., Сычева В.Б., Орлов В.Н., 2021. Морфометрическая изменчивость верхних коренных зубов и митохондриальная филогеография сони-полчка *Glis glis* L. (Gliridae) Восточной Европы и Кавказа // Известия РАН. Серия биологическая. № 1. С. 168–176. [Popova Yu.V., Grigoryeva O.O., Krivonogov D.M., Shchegol'kov A.V., Stakheev V.V., Sycheva V.B., Orlov V.N., 2021. Morphometric variability of the upper molars and mitochondrial phylogeography of the edible dormouse *Glis glis* L. (Gliridae) in Eastern Europe and the Caucasus // Biology Bulletin. V. 48. № 2. P. 185–192.]
- Потапова Е.Г., 2005. Географическая изменчивость слуховой капсулы сонь *Glis glis* в Кавказском регионе // Млекопитающие горных территорий. Материалы междунар. науч. конференции. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 135–142.
- Потапова Е.Г., 2009. Внутривидовая изменчивость морфофункциональных систем черепа в связи с вопросом о роли адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации // Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных условиях. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 50. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 337–366.
- Потапова Е.Г., 2020. Внутривидовая изменчивость функциональных узлов черепа у полчка, *Glis glis*, и лесной сони, *Dryomys nitedula* (Rodentia, Gliridae) в кавказском регионе // Биологическое разнообразие Кавказа и юга России. Материалы 22 междунар. науч. конференции. Грозный—Махачкала: АЛЕФ. С. 357–360.
- Потапова Е.Г., Россолимо О.Л., 2008. Морфологическое разнообразие нижней челюсти соннеобразных Gliroidea (Rodentia): адаптивный и филогенетический аспект // Зоологические исследования. Сборник Трудов Зоологического музея МГУ. Т. 49. М.: Изд-во МГУ. С. 390–412.

- Россоломо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крусков С.В., Волцит О.В., 2001. Сони (Муохиде) мировой фауны. М.: Изд-во МГУ. 229 с.
- Сатунин К.А., 1920. Млекопитающие Кавказского края. Тифлис: Travaux du Muséum de Géorgie (Труды музея Грузии № 2). Т.2. С. 142–164.
- Спангенберг Е.П., 1935. Соня-полчок, *Glis glis* L. // Наумов С.П., Лавров Н.П., Спангенберг Е.П., Дукельская Н.М., Залесский И.М., Зверев М.Д. Тонкопалый суслик, соня-полчок, слепыш, бурундук. М.–Л.: Всесоюзное кооперативное объединенное изд-во. С. 36–70.
- Симакова А.Н., Пузаченко А.Ю., 2008. Растительность в максимальное похолодание последнего оледенения (Last Glacial Maximum – LGM) ($\leq 24 - > = 17$ тыс. л. н.) // Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л. н.). Маркова А.К., ван Кольфсхотен Т. (ред.) М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 315–341.
- Соколов В.Е., Темботов А.К., 1989. Млекопитающие Кавказа: Насекомоядные. М.: Наука. 548 с.
- Шидловский М.В., 1976. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси: Мецниереба. 255 с.
- Ahmadi M., Naderi M., Kaboli M., Nazarizadeh M., Karami M., Beitollahi S.M., 2018. Evolutionary applications of phylogenetically-informed ecological niche modelling (ENM) to explore cryptic diversification over cryptic refugia // Molecular Phylogenetics and Evolution. V. 127. P. 712–722.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.06.019>
- Barrett-Hamilton G.E.H., 1898. Note on the European dormice of the genera *Muscardinus* and *Glis* // Annals and Magazine of Natural History. V. 2. P. 423–426.
- Čanády A., Mošanský L., Krišovský P., 2016. Sexual size monomorphism and body variation in the fat dormouse *Glis glis* in Slovakia // Biologia. Section Zoology. V. 71. № 9. P. 1061–1066.
<https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0>
- Castiglia R., Annesi F., Cattaneo C., Grano M., Milana G., Amori G., 2012. A new mitochondrial lineage in the edible dormouse, *Glis glis* (Rodentia: Gliridae), from Alo-nissos island (Sporades archipelago, Greece) // Folia Zoologica. V. 61. P. 177–180.
- Daams R., de Bruijn H., 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology // Hystrix (N.S.). V. 6. P. 3–50.
- Eissman L., 2006. Meere und Inlandsee am Sudrand der Norddeutschen Senke Tagungsband und Exkursionsführer der 73. Tagung der Arbeitsgemeinschaft Norddeutscher Geologen von 6 bis 9 Juni 2006 in Halle (Saale). S. 12–16.
- Gippoliti S., 2013. Checklist delle specie deimammiferi italiani (esclusi Mysticeti e Odontoceti): un contributo per la conservazione della biodiversità // Bollettino del Museo Civico di Storia Naturale di Verona (Botanica Zoologia). V. 37. P. 7–28.
- Gippoliti S., Groves C.P., 2018. Overlooked mammal diversity and conservation priorities in Italy: Impacts of taxonomic neglect on a Biodiversity Hotspot in Europe // Zootaxa. V. 4434. № 3. P. 511–528.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4434.3.7>
- Helvacı Z., Renaud S., Ledevin R., Adriaens D., Michaux J., Çolak R., Kanklıç T., Kandemir I., Yiğit N., Çolak E., 2012. Morphometric and genetic structure of the edible dormouse (*Glis glis*): a consequence of forest fragmentation in Turkey // Biological Journal of the Linnean Society. V. 107. Iss. 3. P. 611–623.
- Holden M.E., 2005. Family Gliridae // Mammal species of the world: a taxonomic and geographic evidence. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). Baltimore: John Hopkins Univ. Press. P. 819–841.
- Holden-Musser M.E., Juškaitis R., Musser G.M., 2016. Family Gliridae (Dormice) // Wilson D.E., Lacher T.E., Mittermeier R.A. (eds). Handbook of the mammals of the world. V. 6. Lagomorphs and rodents I. Barcelona: Lynx Edicions. P. 838–889.
- Hürner H., Krystufek B., Sarà M., Ribas A., Ruch T., Sommer R., Ivashkina V., Michaux J.R., 2010. Mitochondrial phylogeography of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Western Palearctic Region // Journal of Mammalogy. V. 91. № 1. P. 233–242.
- Ivanov D., Bozukov V., Koleva-Rekalova E., 2007. Late Miocene flora from SE Bulgaria: vegetation, landscape and climate reconstruction // Phytologia Balcanica. V. 13. P. 281–292.
- Jiménez-Moreno G., Alçiçek H., Alçiçek M. C., van den Hoek Ostende L., Wesselingh F.P., 2015. Vegetation and climate changes during the late Pliocene and early Pleistocene in SW Anatolia, Turkey // Quaternary Research. V. 84. Iss. 3. P. 448–456.
- Jiménez-Moreno G., Popescu S.-M., Ivanov D., Suc J.-P., 2007. Neogene flora, vegetation and climate dynamics in Central Eastern Europe according to pollen records // Williams M., Haywood A., Gregory J., Schmidt D.N. (eds). Deep-Time Perspectives on Climate Change: Marrying the Signal from Computer Models and Biological Proxies. The Micropaleontological Society, The Geological Society, London Special Publications. P. 393–406.
- Kayseri-Özer M.S., Karadenizli L. Akgün F., Oyal N., Saraç G., Şen Ş., Tunoğlu C., Tuncer A., 2016. Palaeoclimatic and palaeoenvironmental interpretations of the Late Oligocene, Late Miocene–Early Pliocene in the Çankırı-Çorum Basin // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. P. 1–21.
<https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.05.022>
- Kowalski K., 2001. Pleistocene rodents of Europe. Folia Quaternaria. V. 72. P. 3–389.
- Krebs P., Conedera M., Pradella M., Torriani D., Felber M., Tinner W., 2004. Quaternary refugia of the sweet chestnut (*Castanea sativa* Mill.): an extended palynological approach // Vegetation History and Archaeobotany. V. 13. P. 145–160.
- Kryštufek B., 2010. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) // Mammalian Species. V. 42. № 865. P. 195–206.
<https://doi.org/10.1644/865.1>
- Kryštufek B., Naderi M., Janžekovič F., Hutterer R., Bombek D., Mahmoudi A., 2021. A taxonomic revision of fat dormice, genus *Glis* (Rodentia) // Mammalia. V. 85. № 4. P. 1–17.
<https://doi.org/10.1515/mammalia-2020-0161>
- Montgelard C., Matthee C.A., Robinson T.J., 2003. Molecular systematics of dormice (Rodentia: Gliridae) and the radiation of Graphiurus in Africa // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences. V. 270. P. 1947–1955.
- Mouton A., Grill A., Sara M., Kryštufek B., Randi E., Amori G., Juškaitis R., Aloise G., Mortelliti A., Panchetti F., 2012. Evidence of a complex phylogeographic structure in the common dormouse, *Muscardinus avellanarius* (Rodentia)

- tia: Gliridae) // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 105. Iss. 3. P. 648–664.
- Naderi G., Kaboli M., Koren T., Karami M., Zupan S., Rezaei H.R., Krystufek B., 2014. Mitochondrial evidence uncovers a refugium for the fat dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766) in Hyrcanian forests of northern Iran // *Mammalian Biology*. V. 79. № 3. P. 202–207.
- Niethammer J., Krapp F. (eds), 1978. *Handbuch der Säugetiere Europas*. Band I: Rodentia 1 (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae). Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. 476 p.
<https://doi.org/10.1086/411529> Corpus ID: 84598984
- Popov S.V., Rögl F., Rozanov A.Y., Steininger F.F., Shcherba I.G., Kovac M. (eds), 2004. *Lithological-Paleogeographic Maps of Paratethys*. 10 Maps Late Eocene to Pliocene. Stuttgart: Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 46 p.
- Röhrig E., 1991. *Deciduous forests of the Near East* // Röhrig E., Ulrich B. (eds). *Ecosystems of the World 7: Temperate Deciduous Forests*. Amsterdam: Elsevier. P. 527–537.
- Storch G., 1978. *Glis glis* (Linnaeus, 1766) – Siebenschläfer // Niethammer J., Krapp F. (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 1, Rodentia 1. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft. P. 243–258.
- Suc J.-P., Clauzon G., Bessedik M., Leroy S., Zheng Z., Drivaliari A., Roiron P., Ambert P., Martinell J., Domenech R., Matias I., Julia R., Anglada R., 1992. Neogene and lower Pleistocene in southern France and northeastern Spain. Mediterranean environments and climate // *Cahiers Micropaleontology*. V. 7. № 1–2. P. 165–186.
- Tarkhnishvili D., Gavashelishvili A., Mumladze L., 2012. Palaeoclimatic models help to understand current distribution of caucasian forest species // *Biological Journal of the Linnean Society*. V. 105. Iss. 1. P. 231–248.
- Yanina T.A., Sorokin V., Bezrodnykh Y., Romanyk B., 2018. Late Pleistocene climatic events reflected in the Caspian Sea geological history (based on drilling data) // *Quaternary International*. V. 465. P. 130–141.
<https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.08.003>

ISOLATION TIME AND CRANIOMETRIC DIFFERENCES BETWEEN EDIBLE DORMOUSE (*GLIS GLIS* L., GLIRIDAE, RODENTIA) POPULATIONS FROM THE CAUCASUS AND THE HYRCANIAN FOREST OF SOUTHERN AZERBAIJAN

Yu. V. Popova¹, E. G. Potapova^{1, *}, O. O. Grigoryeva¹, V. V. Stakheev², V. B. Sycheva¹, V. N. Orlov¹

¹*Severtzov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071 Russia*

²*Federal Research Center, Southern Scientific Centre, Russian Academy of Sciences, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

*e-mail: lena-potapova@yandex.ru

A comparative analysis of 15 morphometric skull characters from four disjunct populations of the edible dormouse, three from of the Greater Caucasus (Western Caucasus, Eastern Caucasus, and Transcaucasia) and one from Lankoran, southern Azerbaijan, is performed. The morphometric variations between the Lankaran population and the populations from the Greater Caucasus significantly exceed those between the individual Caucasian populations studied, correlating with the time of divergence of these groups. Edible dormice from Lankaran differ from the populations from the Caucasus by a short bulla tympani, a narrow interorbital septum, a longer maxillary tooth-row, a narrower neurocranium, as well as by certain qualitative parameters in the structure and relative widths of the hind parts of the ossa nasalia and processus frontalis ossis praemaxillaris. These differences are statistically significant and can be used to diagnose the edible dormice of this group. The results of the study support the species specificity of *Glis persicus* (Erleben 1777). Morphological differences between the Caucasian populations of edible dormice are much less pronounced, but they are reliable. In their linear dimensions of the skull, the edible dormice from the southern macro slope of the Caucasus (Transcaucasia) differ significantly from both groups from the northern macro slope. The sample of edible dormice from the Western Caucasus differs from the other two in the tympanic bulla shorter relative to Cbl, and a shorter maxillary tooth-row. The samples from the Eastern Caucasus and Transcaucasia differ to the greatest extent by the whole set of morphometric characters. The sample of the Western Caucasus occupies an intermediate position. According to paleogeographic data, the isolation of the broad-leaved forests in Iran and southern Azerbaijan could have originated not earlier than the Piacenzian stage of the late Pliocene, 3.6 to 2.6 Mya. This date is close to the minimal TMRCA (“the time of most recent common ancestor”) of the Recent edible dormice, according to molecular evidence. The latest wave of colonization of the Caucasus by edible dormice is known to have come from Europe. The Caucasus was then populated by the European lineage of cytochrome *b* gene haplotypes. Based on the slight haplotype variability of this gene across the wide range of European lineage populations, the colonization of the Caucasus could not have occurred before the Upper Pleistocene, and the maximum divergence time of any populations in the Caucasus does not seem to exceed 0.13 Mya.

Keywords: divergence time, *Glis*, skull, geographic diversity, phylogeography, Caucasus, Hyrcania

