

УДК 576.312.37:599.33

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕРХНИХ КОРЕННЫХ ЗУБОВ И МИТОХОНДРИАЛЬНАЯ ФИЛОГЕОГРАФИЯ СОНИ-ПОЛЧКА *Glis glis* L. (Gliridae) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И КАВКАЗА

© 2021 г. Ю. В. Попова*, О. О. Григорьева*[@], Д. М. Кривоногов**, А. В. Щегольков**, В. В. Стахеев***, В. Б. Сычева*, В. Н. Орлов*

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

**Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского (Арзамасский филиал), ул. Карла Маркса, 36, Арзамас, 607220 Россия

***Федеральный исследовательский центр Южный научный центр РАН, просп. Чехова, 41, Ростов-на-Дону, 344006 Россия

[@]E-mail: grig@sevin.ru

Поступила в редакцию 18.03.2019 г.

После доработки 25.07.2019 г.

Принята к публикации 25.07.2019 г.

С использованием одного из методов геометрической морфометрии впервые показаны достоверные различия формы верхних коренных зубов полчка *Glis glis* L. Восточной Европы и Кавказа. Показано сходство этих длительно изолированных популяций по митохондриальному гену цитохрома *b* (*cytb*). Предположено, что более быстрые темпы изменений морфологических структур по сравнению со случайными заменами в последовательностях гена *cytb* можно объяснять экологическими особенностями вида.

DOI: 10.31857/S0002332921010100

Современный ареал полчка охватывает Западную Европу и небольшие участки сохранившихся широколиственных лесов Восточной Европы (на востоке до Волги) (Россолимо и др., 2001) и отделен от ареала полчка в лесном поясе Большого Кавказа широкой зоной степей. Балканский участок ареала полчка соединялся в голоцене с кавказским узкой полосой вдоль южного берега Черного моря, а современный разрыв ареала вызван антропогенным сведением широколиственных лесов (Helvasi *et al.*, 2012).

Популяции полчка характеризуются настолько низкой изменчивостью митохондриального гена *cytb*, что географически удаленные популяции Западной Европы, Поволжья (Жигули) и Восточной Турции имеют только один гаплотип Нар02 (Hürner *et al.*, 2010). Поэтому можно предположить, что ареал полчка сформировался относительно недавно, в последние 10 тыс. лет голоцена, и замены пар нуклеотидов гена *cytb* не успели накопиться.

Оказалось, что такому предположению противоречат обнаруженные диагностические различия форм коренных зубов полчков Южных Балкан и Восточной Турции. Зона вторичного контакта этих морфологических форм восточнее прол. Босфор указывает на существование кав-

казского плейстоценового рефугиума полчка в последнее ледниковье (Helvasi *et al.*, 2012). Очевидно, некоторые морфологические структуры у этого вида изменяются быстрее, чем накапливаются случайные замены нуклеотидов гена *cytb*.

В таком случае можно ожидать и морфологических различий между географически изолированными полчками Кавказа и Восточной Европы. Но каких-либо различий полчков Восточной Европы и Кавказа до сих пор не было известно. С.И. Огнев отмечал удивительное сходство размеров и окраски географически далеких полчков Русской равнины и некоторых регионов Кавказа, в частности “западной и центральной части Северного Кавказа, а также Южной Осетии”, которых относил к номинативному подвиду Словении (Огнев, 1947).

Цель работы — реконструкция сложной истории формирования современных популяций полчка на основе результатов сопоставления морфометрических особенностей коренных зубов и последовательностей митохондриального гена *cytb* полчков Восточной Европы и Кавказа.

Таблица 1. Характеристика оригинального материала и нуклеотидных последовательностей гена *cytb* полчка *Glis glis* и использованных для сравнения данных из GenBank

Географический локалитет (номер на рис. 1)	Гаплотип	Код образца	№ в GenBank	Замены	
				390	504
Оригинальные образцы					
Нижегородская обл., Старая Пустынь (55°39.504' с.ш., 43°36.366' в.д.) (1)	HapA	GG A8	MK335777	C	T
	HapA	GG A9	MK335777	C	T
	HapA	GG A10	MK335777	C	T
	HapA	GG A11	MK335777	C	T
	HapA	GG A12	MK335777	C	T
Краснодарский край, Адыгея, Даховская (44°10.58' с.ш., 40° 08.48' в.д.) (3)	HapC	GG19	KF699242	T	C
	Hap02	GG20	KF699243	T	C
	Hap02	GG21	KF699243	T	C
Карачаево-Черкессия, Новая Теберда (43°42.567' с.ш., 41°54.209' в.д.) (4)	Hap02	GG51	KF699243	T	C
	Hap02	GG53	KF699243	T	C
Краснодарский край, Шаумян (44°17.773' с.ш., 39°18.636' в.д.) (5)	Hap02	GG55,	KF699243	T	C
	Hap02	GG56	KF699243	T	C
Краснодарский край, Б. Псеушхо (44°04.968' с.ш., 39°19.711' в.д.) (6)	Hap02	GG55,	KF699243	T	C
	Hap02	GG56	KF699243	T	C
Образцы из GenBank					
Самарская обл., Жигули (Hürner <i>et al.</i> , 2010) (2)	Hap02	GgR	Нет образцов	T	C
Польша (Moska, 2016)	Hap02	GG1	KM061382	T	C
Польша (Moska, 2016)	GG2	GG2	KM061383	T	C
Англия (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap16	GgT	FM160665	T	C
Франция (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap04	GgF	FM160654	T	C
Испания, Турция (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap02	EBD	FM160652	T	C
Испания (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap03	GgE	FM160653	T	C
Италия, Сицилия (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap13	GgI	FM160661	C	C
Италия, Сицилия (Hürner <i>et al.</i> , 2010)	Hap14	GgI	FM160662	C	C
Иран (Naderi <i>et al.</i> , 2010)	HapPel1	Pel1	KF931110	T	C
Иран (Naderi <i>et al.</i> , 2010)	HapNour1	Nour1	KF931111	T	C
Иран (Naderi <i>et al.</i> , 2010)	HapNour2	Nour2	KF931112	T	C

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Были исследованы коренные зубы 92 экземпляров полчка из коллекции Зоологического музея МГУ пяти выборок: 1) Карпаты (Закарпатская и Черновицкая области Украины) *n* = 20 (9 самцов и 11 самок); 2) Восточно-Европейская равнина (Киевская обл. Украины, Беловежская Пушча Белоруссии, Брянская, Московская, Тамбовская и Самарская области, Республика Татарстан, *n* = 13 (7 самцов и 6 самок); 3) Западный Кавказ, Краснодарский край, Кавказский государственный природный биосферный заповедник, *n* = 19 (11 самцов и 8 самок); 4) Восточный Кавказ, Дагестан, Хасавюртовский р-н, *n* = 20 (9 самцов и 11 самок); 5) Закавказье, Кубинский и Закаталь-

ский районы Азербайджана, Южная Осетия, *n* = 20 (12 самцов и 8 самок) (табл. 1, рис. 1).

Учитывалась степень стертости зубов и принимались во внимание данные о времени (месяце) отлова. Для анализа были выбраны черепа приблизительно одновозрастных животных первого года жизни, добытых в июле–августе, с точечными обнажениями дентина на вершинах гребней моляров. Приблизительно равное соотношение самцов и самок в каждой выборке нивелировало возможный половой диморфизм.

В качестве переменных использовали линейные промеры длины (L) и ширины (W) снашивающихся поверхностей M¹ и M² и индекс LM¹/LM², а также центроидный размер (CS). Промеры длины и ширины коронок зубов взяты под микроскопом Кей-

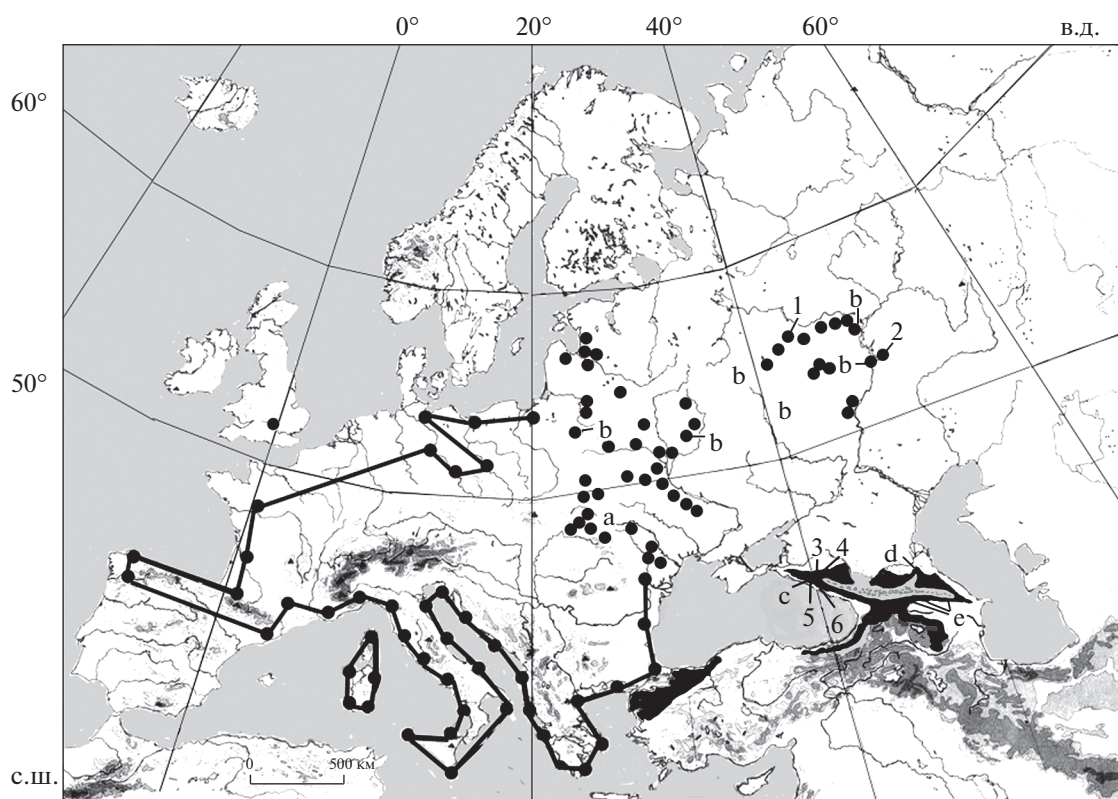


Рис. 1. Границы ареала полчка в Западной Европе (Storch, 1978), распространение в Восточной Европе во второй половине XX в. (Лихачев, 1976), на Кавказе (Шидловский, 1976) и в Малой Азии (Helvacı *et al.*, 2012). Буквами показаны места происхождения выборок коллекционных экземпляров: а – Карпаты, b – Восточно-Европейская равнина, с – Западный Кавказ, d – Восточный Кавказ, e – Закавказье; 1–6 – места происхождения молекулярных образцов из Поволжья и Западного Кавказа (табл. 1).

еписе VHX-1000 на верхних молярах левого ряда с вентральной стороны черепа, как это принято в палеонтологических работах по соням (Daams, 1981). Череп располагали под окуляром микроскопа так, чтобы поверхность зубов была параллельна фокальной плоскости окуляра микроскопа. С помощью экранного дигитайзера TPSDig размещали 18 меток (Landmarks) на окружностях сходящихся поверхностей M^1 и M^2 (рис. 2). Линейные дистанции между метками определяли в программе VHX-1000 Software с точностью до 1 мк. Для уменьшения ошибки расстановки меток на объектах процедуру описания формы проводили 2 раза с перерывом между повторами и использовали среднее значение двух повторов.

Выравнивание объектов относительно усредненной (консенсусной) конфигурации выполняли прокрустовым анализом General Procrustes Analysis (GPA). В результате для каждого объекта (черепа) были получены стандартизованные размеры (CS), которые представляют собой дистанции (D^2) между каждой меткой объекта и меткой усредненной конфигурации, являющейся средним значением выборки (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Klingenberg, 2011), которое

рассчитывали стандартными методами с использованием программы MorphoJ (Klingenberg, 2011).

В связи с тем что музейные выборки могли быть неоднородны по составу, так как содержали черепа животных, отловленных в разные годы и в разных локалитетах, мы протестировали каждую выборку на соответствие модели нормального распределения методом Шапиро–Уилка (W). Тест Шапиро–Уилка выявил для всех пяти выборок нормальное распределение по длине и ширине M^1 и M^2 ($W = 0.628–0.987$, $p < 0.05$) и CS ($W = 0.590–0.968$, $p < 0.05$).

Для анализа мтДНК использовали луковицы волос и кусочки уха 12 полчков из 9 географических локалитетов. Для сравнения были взяты также 8 последовательностей гена *cytb* этого вида из GenBank (табл. 1, рис. 1). Тотальную ДНК выделяли по стандартной методике путем лизиса ткани печени протеиназой K в присутствии додецилсульфата натрия (SDS) с последующей депротеинизацией смесью фенол-хлороформа и осаждением ДНК. Для амплификации были использованы универсальные праймеры *cytb* H15915 (5'-AACTGCAGT-CATCTCCGGTTTACAAGAC-3'), L14724 (5'-CGAAGCTTGATATGAAAAACCATCGTTG-3')

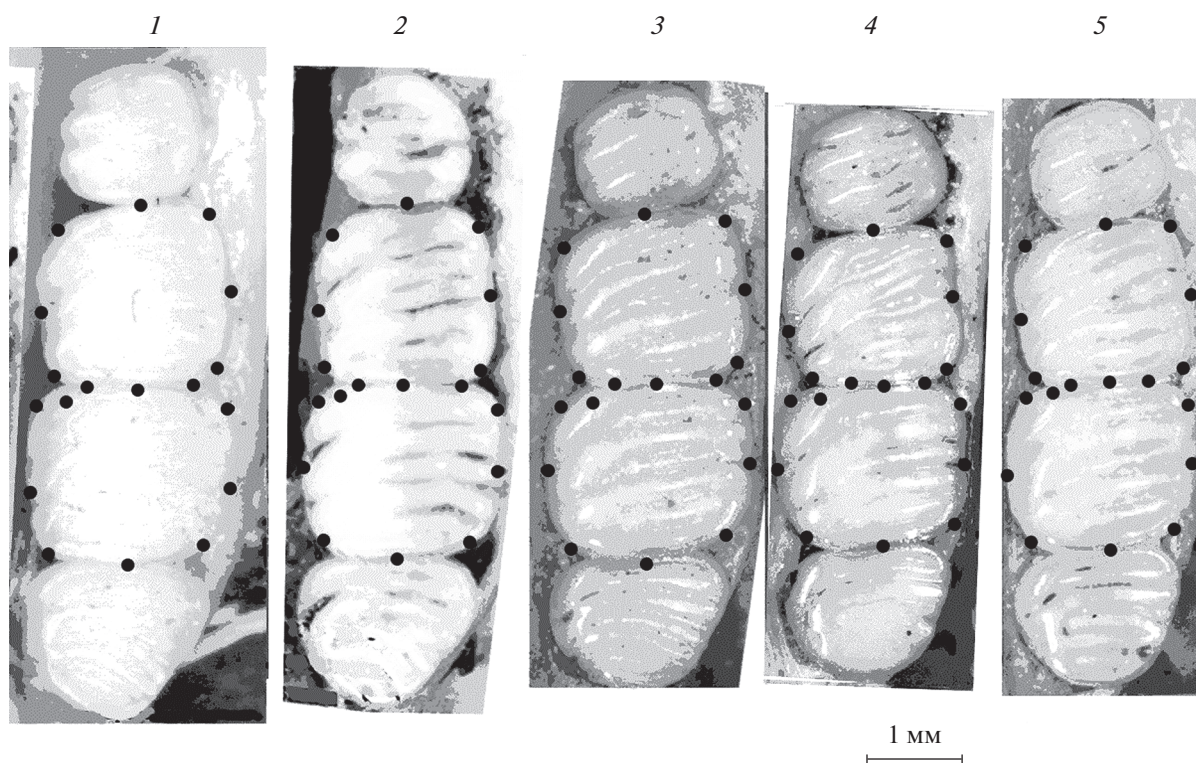


Рис. 2. Верхние коренные зубы полчков. 1 – Карпаты, Украина (S-67625); 2 – Беловежская Пуша, Белоруссия (S-25778); 3 – Кавказский гос. природный биосферный заповедник, Западный Кавказ (S-93570); 4 – Бассейн Терека, Дагестан, Восточный Кавказ (S-25757); 5 – Закавказье (S-82787). Точками обозначены метки (Landmarks).

(Kocher *et al.*, 1989) и специфичные для полчка FGLIS1 (5'-CAGCTTGATGAACTTTGG-3'), RGLIS1 (5'-CCAATTCATGTGAGGGTG-3') (Hürner *et al.*, 2010). Амплификация проводилась на оборудовании “Терцик” (ДНК-Технология, Россия) с использованием следующего протокола: начальная денатурация 3 мин при 94°C, следующие 35 циклов – 30 с при 94°C, 30 с при 50°C, 60 с при 72°C, в завершение – финальная элонгация 5 мин при 72°C. Длина исследованных последовательностей гена *cytb* составила 691 пар нуклеотидов (п.н.). Полученные последовательности были депонированы в GenBank, а также сравнивались с образцами из GenBank.

Филогенетический анализ основывался на методе максимального сходства (ML) при использовании трехпараметрической модели Тамуры (ТЗР) и 1000 бутстрэп-выборок. Для обработки данных использовали программы MEGA, PHYLML, JMODELTEST (выбрана модель HKY+I, $p\text{-inv} = 0.512$), FIGTREE. Медианная сеть гаплотипов гена цитохрома *b* была построена с использованием программного обеспечения POPART v. 1.7. Вычисление *p*-дистанций проводили с помощью программного обеспечения MEGA на основании метода Distance Estimation (при числе бутстрэп-реплик 1000). В качестве внешней группы на филогенетическом дереве была использована после-

довательность гена *cytb* *Mus musculus* (LC325154). Нумерацию нуклеотидов проводили относительно полной длины гена.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полчки Восточно-Европейской равнины и Карпат сходны с полчками Западного Кавказа и характеризуются более крупными коренными зубами (по длине и ширине снашивающей коронки) в отличие от полчков Восточного Кавказа и Закавказья (табл. 2, рис. 3). Полчки Западного Кавказа достоверно отличаются от полчков Восточной Европы только по длине коронки M¹, а от полчков Восточного Кавказа – по всем 6 промерам коренных и по 4 промерам из 6 от полчков Закавказья. Полчки Восточного Кавказа и Закавказья отличаются только по одному промеру (табл. 3).

По форме снашивающейся поверхности верхних коренных зубов исследованные выборки достаточно хорошо распределяются на две группы: полчков Восточной Европы (включая Карпаты) и Кавказа. Для полчков Восточной Европы и Карпат характерна равная длина коронок M¹ и M², но M² шире M¹. В выборках Кавказа коронка M² не только шире, но и длиннее M¹ (табл. 2). Это раз-

Таблица 2. Промеры (мм) и индексы коронок M^1 и M^2 выборок полчка

Промеры, индексы	Карпаты		Восточно-Европейская равнина		Западный Кавказ		Восточный Кавказ		Закавказье	
	<i>N</i>	$M \pm m$	<i>N</i>	$M \pm m$	<i>N</i>	$M \pm m$ (lim)	<i>N</i>	$M \pm m$ (lim)	<i>n</i>	$M \pm m$ (lim)
LM ¹	20	1.92 ± 0.02	13	1.88 ± 0.03	19	1.78 ± 0.04	20	1.60 ± 0.01	20	1.63 ± 0.02
B _г M ¹	20	1.92 ± 0.02	13	1.87 ± 0.04	19	1.95 ± 0.05	20	1.77 ± 0.01	20	1.84 ± 0.02
LM ²	20	1.92 ± 0.02	13	1.91 ± 0.04	19	1.86 ± 0.05	20	1.66 ± 0.01	20	1.71 ± 0.02
B _г M ²	20	2.11 ± 0.03	13	2.06 ± 0.04	19	2.10 ± 0.06	20	1.93 ± 0.02	20	2.01 ± 0.03
LM ¹ /LM ²	20	1.00 ± 0.01	13	0.99 ± 0.01	19	0.96 ± 0.01	20	0.96 ± 0.01	20	0.95 ± 0.01
CS	20	800 ± 8	13	799 ± 15	19	886 ± 10	20	924 ± 15	20	924 ± 6

Примечание. *N* – количество образцов, *M* – среднее значение, *m* – ошибка среднего.

личие заметно по соотношению длин коронок M^1 и M^2 (LM¹/LM²) в выборках Кавказа и Восточной Европы (табл. 2, рис. 4).

Отмеченные различия формы снашивающейся поверхности коронок коренных зубов у полчков Восточной Европы и Кавказа отражает показатель CS. По этому показателю выборки с Восточно-Европейской равнины и Карпат достоверно отличаются от трех выборок Кавказа (табл. 1, рис. 5). Очевидно, более крупные размеры коронок полчков Западного Кавказа не влияют на характеристики формы снашивающихся коронок. Несовпадение линейных размеров коренных зубов и CS, скорее всего, связано с особенностями последней переменной, которая представляет собой размер объек-

та в целом, а не отдельные линейные показатели, и поэтому характеризует форму объекта (Павлинов, Микешина, 2002). CS коррелирует с линейными размерами объекта только при больших различиях последних. Эти вопросы обсуждались ранее (Zelditch *et al.*, 2004).

Филогеографические данные показали, что полчки Кавказа и Восточной Европы не имеют значительных отличий в гене *cytb* и кластеризуются в ранее обозначенной европейской кладе вместе с полчками из Германии, Франции, Бельгии, Испании, Италии, Швейцарии, Польши, Турции (Hürner *et al.*, 2010; Moska *et al.*, 2016). Стоит обратить внимание на то, что данная филогруппа достаточно гомогенна (внутригрупповые *p*-дистанции $0.23 \pm 0.08\%$) по сравнению, например, с группой подвидового ранга из Южной Италии ($2.40 \pm 0.8\%$) (Hürner *et al.*, 2010).

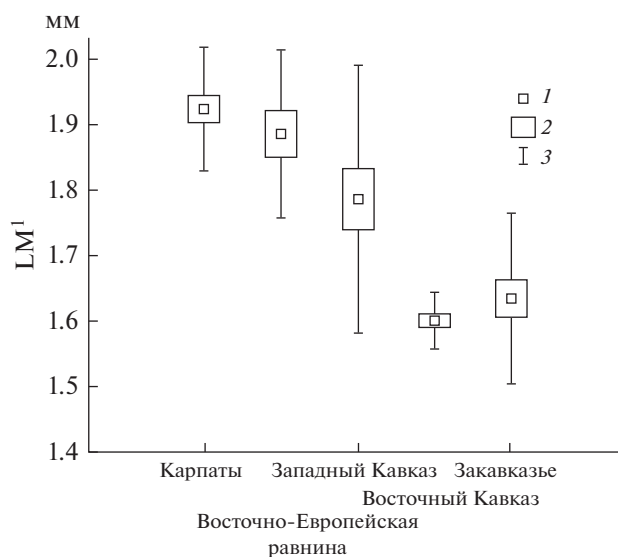


Рис. 3. Различия выборок полчка по длине M^1 . Диаграммы сравнения средних (mean) значений и диапазоны SE и SD. 1 – Mean, 2 – Mean ± SE, 3 – Mean ± SD; для рис. 3–5.

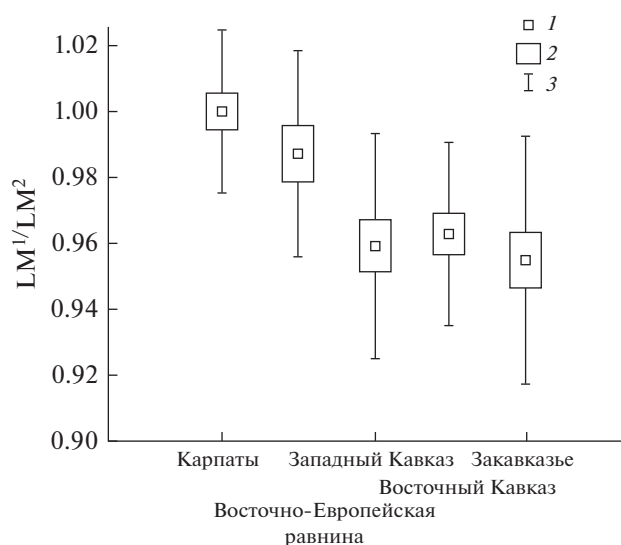


Рис. 4. Различия выборок полчка по соотношению длин M^1/M^2 .

Таблица 3. Достоверность различий (*t*) абсолютных значений и индексов коронок M¹ и M² сравниваемых выборок полчка

Промеры, индексы	Карпаты и Восточно-Европейская равнина—Западный Кавказ	Западный Кавказ—Восточный Кавказ	Западный Кавказ—Закавказье	Восточный Кавказ—Закавказье
LM ¹	2.88218*	3.96675*	2.75846*	-1.02287
BrM ¹	-0.97544	3.39199*	1.86531	-1.84898
LM ²	0.97909	3.82647*	2.60779*	-1.53433
BrM ²	-0.09371	3.01068*	1.43060	-2.06071*
SM ¹	0.67997	3.68997*	2.33588*	-1.48756
SM ²	0.23376	3.43329*	2.08709*	-1.81736
LM ¹ /LM ²	4.70320*	-0.32564	0.38031	0.71007
SM ¹ /SM ²	1.18075	0.55730	1.05372	0.69064
CS	-6.64236*	-2.02948*	-3.08937*	0.19241

Примечание. * – достоверные значения *t* (*p* < 0.05).

Различия сошь Восточной Европы и Кавказа оказались незначительными (*p*-dist = 0.3 ± 0.2%); полчки Кавказа характеризуются преимущественно распространенным европейским гаплотипом Нар02. Однако мы обнаружили две фиксированные синонимичные замены, отличающие сошь Нижегородской обл. (в том числе и от полчков Самарского региона, Жигули) в позициях 390 (замена С/Т) и 504 (Т/С). Данные замены не отмечены у других представителей вида (табл. 1, рис. 6).

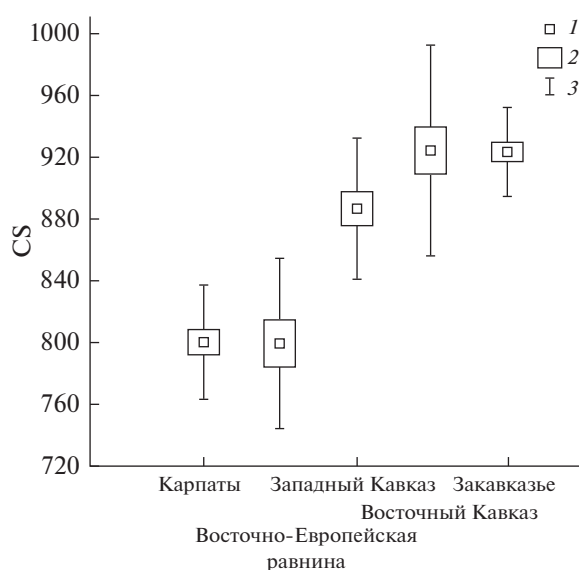


Рис. 5. Различия выборок полчка по размерной компоненте CS коренных зубов M¹ и M².

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные указывают на достоверные различия форм снашивающихся поверхностей коренных зубов (M¹ и M²) полчков Восточной Европы и всех трех исследованных выборок Кавказа. При этом полчки Западного Кавказа, близкие по размерам коренных зубов к полчкам Восточной Европы, по форме коренных зубов сходны с более мелкими полчками Восточного Кавказа и Закавказья.

Морфологические различия полчков Восточной Европы и Кавказа могли быть следствием их длительной изоляции и существования на Кавказе плейстоценового рефугиума. Современное распространение полчка на Русской равнине дает слабое представление о его возможном историческом ареале в голоцене из-за почти полного уничтожения на Русской равнине первичных липово-дубовых лесов. Судя по восстановленному ареалу таких лесов на Русской равнине (Национальный ..., 2011), южный край ареала полчка мог проходить южнее верховий Оки, далее в верховьях Дона (по 53° с.ш.), а восточнее охватывал бассейны Цны, Мокши и Суры (на юг до 50° с.ш.). Следовательно, в голоцене широкая зона степей отделяла ареал полчка на Русской равнине от лесного пояса Кавказа. Встречающиеся иногда в литературе упоминания о том, что в теплые периоды голоцена широколиственные леса доходили до Черного моря, относятся к западному побережью, устьям Дуная и Южного Буга (Кожаринов, 2006).

Степная фауна мелких млекопитающих была характерна для юга Русской равнины (50–52° с.ш.) и в предыдущее теплое Микулинское межледниковье (Riss–Wurm, Eems, 70–100 тыс. л. н.) (Марко-

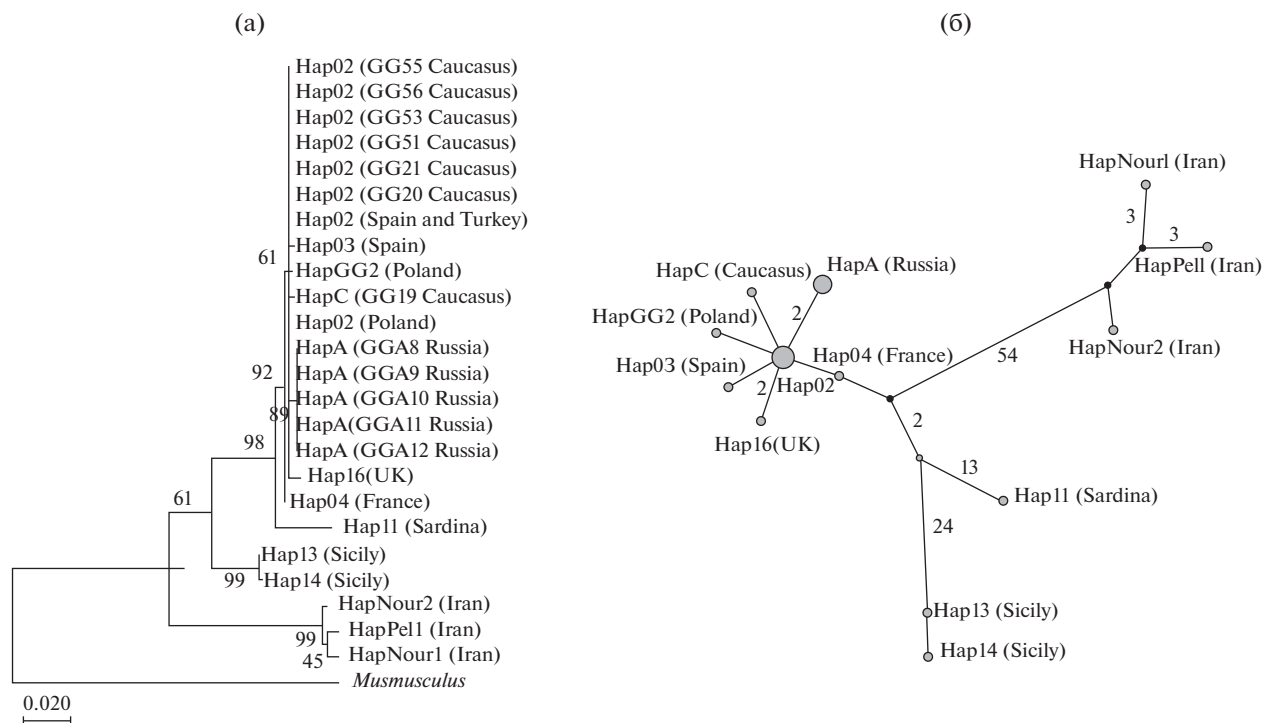


Рис. 6. а – ML-филогенетическое древо полчка *Glis glis* (691 п.н.). Поддержки ветвей указаны в углах деревьев (1000 реплик для каждого анализа, показаны значения ≥ 20). б – Медианная сеть митохондриальных гаплотипов исследованных образцов ($N = 24$). Размеры кругов пропорциональны числу гаплотипов, цифрами указано число замен между гаплотипами (если оно ≥ 2).

ва, 1985). Поэтому с уверенностью можно утверждать, что между полчками Русской равнины и Кавказа не могло быть контактов как в голоцене, так и в последнем теплом периоде плейстоцена. В то же время возникновение рефугиума полчка на Кавказе в последнее ледниковье могло быть следствием расселения полчка с Балкан по южному берегу Черного моря в последний теплый период плейстоцена (микулинский).

О длительной изоляции лесных экосистем Восточной Европы и Кавказа свидетельствуют значительные генетические различия многих лесных видов, в том числе лесной сони *Dryomys nitedula* Pall. Средняя продолжительность диверсификации географически изолированных популяций лесной сони Восточной Европы и Западного Кавказа была определена равной 7.7 ± 3.9 млн лет, т.е. как минимум с плиоцена (Григорьева и др., 2014).

Среди европейских млекопитающих полчок отличается крайне низкой генетической изменчивостью. Большинство популяций имеют только один, редко два гаплотипа гена *cytb*, в то время как у других европейских видов число гаплотипов этого гена в одной популяции может достигать многих десятков. В Западной Европе в популяциях полчка широко распространен гаплотип Hap02, в отдельных популяциях встречаются или фиксированы еще 6 гаплотипов, отличающихся

1–3 заменами. Следовательно, гаплотип HapA из Нижегородского региона – седьмой в “европейской группе гаплотипов”. Кроме того, на юге Италии и Балканах известно еще 9 гаплотипов, отличающихся 8, 17 и большим числом перестроек (Hürner *et al.*, 2010). Часть из них показана на филогенетическом древе (рис. 6). Вероятность возникновения нового гаплотипа нижегородской популяции в голоцене (последние 10 тыс. лет) мала, судя по темпам накопления замен в последовательностях митохондриальных генов у видов семейства сонь *Gliridae* (Nunome *et al.*, 2007) и крайне низкой генетической изменчивости полчка. Вероятнее всего на Русской равнине могли расселяться разные популяции полчков из Центральной Европы. Нельзя исключить и существование в Поволжье плейстоценового рефугиума полчка, поскольку известно расселение на Русской равнине в послеледниковье дуба и липы не только из Центральной Европы, но и из Поволжья (Кожаринов, 2006).

Низкую генетическую изменчивость популяций полчка можно объяснить его экологическими особенностями. Среди европейских лесных видов полчок оказывается единственным обитателем сомкнутых крон I и II ярусов широколиственных деревьев. Полчок редко спускается на землю, и его слабые возможности преодоления

просек и дорог, нескольких десятков метров открытого пространства или разреженных (парковых) лесов отмечали многие авторы (Bieber, 1995; Negro *et al.*, 2011; Worschech, 2012). Большие лесные массивы с сомкнутой кроной характерны для тропических лесов, а даже в первичных неморальных лесах представлены отдельными островными участками, соответственно, изолированы и небольшие популяции полчка. В малых популяциях повышается вероятность фиксации или утраты аллелей как следствие генетического дрейфа.

Напротив, эволюционные изменения морфологических структур могут даже ускоряться в малых изолированных популяциях. Непрерывное распределение любого морфологического количественного признака, приближается к колоколообразному, или нормальному, и, вероятнее всего, определяется некоторым числом генов (полигенно). В ограниченное число основателей малой популяции могут попасть крайние варианты распределения признака в исходной большой популяции, что ускорит эволюционные изменения среднего значения признака. При этом наследуемость признака в узком смысле, или реализованная наследуемость (realized heritability), должна отличаться от нуля (Hedrick, 2011). Судя по достоверным различиям структуры коренных зубов между полчками Балкан и Восточной Турции (Helvacı *et al.*, 2012), а также Восточной Европы и Кавказа (наши данные), темпы изменений морфологических структур в популяциях полчка были выше по сравнению со случайными заменами в последовательностях гена *cytb*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Григорьева О.О., Балакирев А.Е., Сычева В.Б., Стахеев В.В., Кривоногов Д.М., Андрейчев А.В., Опарин М.Л., Орлов В.Н. Митохондриальная филогеография и таксономия лесной сони *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) (Gliridae, Rodentia) Западного Кавказа с описанием нового подвида *D. n. heptneri* subsp. nov. // Охрана биоты в государственном природном заповеднике "Утриш". Науч. тр. Майкоп: Полиграф-ЮГ, 2014. Т. 3. С. 332–344.
- Лихачев Г.Н. Распространение сонь в Европейской части СССР // Фауна и экология грызунов. 1972. Вып. 11. С. 71–114.
- Кожаринов А.В. Динамика неморальных широколиственных лесов Восточной Европы в позднеледниковье—голоцене // Чтения памяти академика В.Н. Сукачева. XXI. Закономерности вековой динамики биогеоценозов. М.: КМК, 2006. С. 66–125.
- Маркова А.К. Микротериофауна микулинского межледниковья (по материалам Русской равнины) // Докл. АН СССР. 1985. Т. 284. № 3. С. 718–721.
- Национальный атлас почв Российской Федерации / Глав. ред. Шоба С.А. М.: Астрель, 2011. 632 с.
- Огнев С.И. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 809 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волчиц О.В. Сони (Myoxidae) мировой фауны. М.: МГУ, 2001. 229 с.
- Шидловский М.В. Определитель грызунов Закавказья. Тбилиси: Мецниереба, 1976. 255 с.
- Bieber C. Dispersal behaviour of the edible dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in central Germany // *Hystrix*. 1995. V. 6 (n. s.). P. 257–263.
- Daams R. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys* // *Utrecht Micropaleontol. Bull. Special publ.* 3. Hoogeveen: Loonzetterij Abé, 1981. 115 p.
- Hedrick P.W. Genetics of populations. Boston: Jones and Bartlett Publ., 2011. 675 p.
- Helvacı Z., Renaud S., Ledevin R., Adriaens D., Michaux J., Çolak R., Kanklıç T., Kandemir I., Yiğit N., Çolak E. Morphometric and genetic structure of the edible dormouse (*Glis glis*): a consequence of forest fragmentation in Turkey // *Biol. J. Linn. Soc.* 2012. V. 107. Iss. 3. P. 611–623.
- Hürner H., Krystufek B., Sarà M., Ribas A., Ruch T., Sommer R., Ivashkina V., Michaux J.R. Mitochondrial Phylogeography of the Edible Dormouse (*Glis glis*) in the Western Palearctic Region // *J. Mamm.* 2010. V. 91. № 1. P. 233–242.
- Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Res.* 2011. V. 11. P. 353–357.
- Kocher T.O., Thomas W.K., Meyer A. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers // *Proc. Natl Acad. Sci. USA.* 1989. V. 86. № 1.
- Moska M., Jakubiec J., Wierzbicki H., Strzala T., Kozyra K. Low genetic variability of the edible dormouse (*Glis glis*) in Stolowe Mountains National Park (Poland) – preliminary results // *Mamm. Res.* 2016. V. 61. № 4. P. 409–415.
- Naderi G., Kaboli M., Koren T., Karami M., Zupan S., Rezaei H.R., Krystufek B. Mitochondrial evidence uncovers a refugium for the fat dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766) in Hyrcanian forests of northern Iran // *Mamm. Biol.* 2014. V. 79. № 3. P. 202–207.
- Negro M., Novara C., Bertolino S., Rolando A. Ski-pistes are ecological barriers to *Glis glis* and other forest small mammals // 8th Inter. Dormouse Conf. Abstract Book. Görlitz: DFG, 2011. P. 3–5.
- Nunome M., Yasuda S.P., Sato J.J., Vogel P., Suzuki H. Phylogenetic relationships and divergence times among dormice (Rodentia, Gliridae) based on three nuclear genes // *Zool. Scripta.* 2007. V. 36. P. 537–546.
- Rohlf F.G., Slice D.E. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *System. Zool.* 1990. V. 39. P. 40–59.
- Storch G. Familie Gliridae Thomas, 1897 // *Handbuch der Säugetiere Europas. Bd I. Rodentia I (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae)* / Eds Niethammer J., Krapp F. Wiesbaden: Akad. Verl., 1978. S. 201–280.

Worschech K. Dispersal movements of edible dormice *Glis glis* between small woods in a fragmented landscape in Thuringia (Germany) // Peckiana. 2012. V. 8. P. 173–179.

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L. Geometric morphometrics for Biologists: A Primer. USA: Elsevier Acad. Press, 2004. 437 p.

Morphometrics Variability of the Upper Molars and Mitochondrial Phylogeography of the Edible Dormouse, *Glis glis* L. (Gliridae), Eastern Europe and Caucasus

Yu. V. Popova¹, O. O. Grigoryeva^{1, #}, D. M. Krivonogov², A. V. Shchegol'kov², V. V. Stakheev³, V. B. Sycheva¹, and V. N. Orlov¹

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky prosp. 33, Moscow, 119071 Russia*

²*National Research Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), ul. Karla Marxa 36, Arzamas, 607220 Russia*

³*Federal Research Center The Southern Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences, Chekhov's prosp. 41, Rostov-on-Don, 344006 Russia*

[#]*e-mail: grig@sevin.ru*

With the use of one of the methods of geometric morphometrics we have shown significant differences in the shape of the upper molars of the edible dormouse, *Glis glis* L., of Eastern Europe and the Caucasus. The similarity of these long-isolated populations in the mitochondrial *cytb* gene is also shown. The assumption was made that the more rapid changes of morphological structures in comparison with random changes in the sequences *cytb* gene can be explained by ecological characteristics of the species.