

АДАПТАЦИИ ВИДА К ОБИТАНИЮ НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА: ОБЗОР ОСОБЕННОСТЕЙ БИОЛОГИИ ПОЛЧКА (*GLIS GLIS* LINNAEUS, 1766) В САМОЙ ВОСТОЧНОЙ ПОПУЛЯЦИИ

В.А. Вехник

Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

Эл. почта: ivavika@rambler.ru

Статья поступила в редакцию 22.02.2022; принята к печати 10.03.2022

На периферии ареала вида могут при отсутствии генетических изменений наблюдаться значительные особенности в биологии, обеспечивающие выживание вида в экстремальных условиях. Они вероятны также в изолированных, краевых и оторванных от основного ареала популяциях вида. С этих позиций сделан обзор исследований биологии сони-полчка – грызуна с обширным ареалом в Европе и частично в Азии. Дифференциация на подвиды на большей части ареала не прослеживается, что позволяет проводить сравнение биологии вида на значительно отдаленных участках. Спектр биотопических предпочтений полчка на восточной периферии ареала шире, чем в центральных участках: сони обнаружены в лесах со значительной долей березы и осины в составе древостоя. Такие же отличия от центра наблюдаются и на северной границе ареала в Польше и Литве. С биотопическими предпочтениями сопряжены различия в рационе вида в периферических популяциях. На Жигулевской возвышенности, как и в Литве, в число основных кормов входят семена березы, но в составе сочных кормов при этом полностью отсутствуют фрукты и ягоды, имеющие большое значение на других участках ареала. Эти отличия, вероятно, служат причиной формирования уникального механизма регуляции размножения вида, не наблюдавшегося у других видов млекопитающих. На периферии ареала спектр возможных источников основных кормов у исследованного узкоспециализированного вида становится шире, чем на остальной области распространения, и репродуктивная активность сони наблюдается ежегодно. Однако при отсутствии достаточного количества высокоэнергетических кормов происходит рассасывание эмбрионов у большей части самок – массовая резорбция. Кроме того, в самой восточной популяции наблюдается более высокая территориальность у самок при выкармливании потомства, проявляющаяся в отсутствии характерного для вида явления совместного выведения детенышей родственными самками. Для подтверждения решающего влияния либо генетических, либо внешних факторов на возникновение выявленного комплекса биологических особенностей необходимы масштабные популяционно-генетические исследования. На данном этапе полевые исследования позволяют проследить аналогии в других местах обитания вида и иллюстрируют экологическую пластичность вида-олигофага в субоптимальных условиях.

Ключевые слова: полчок, периферическая популяция, Жигулевские горы, массовая резорбция, питание.

SPECIES ADAPTATION TO THE PERIPHERAL HABITATS OF DISTRIBUTION RANGE: A REVIEW OF PECULIARITIES OF THE UTMOST EASTERN POPULATION OF THE EDIBLE DORMOUSE (*GLIS GLIS* L., 1766)

V.A. Vekhnik

Institute of Volga Basin Ecology, Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia

E-mail: ivavika@rambler.ru

Marked peculiarities in the biology of a species that may be observed, possibly regardless of genetic changes, on the periphery of the species habitat may provide for species survival under extreme conditions. The same may be relevant to populations that are isolated, marginal, or remote from the main distribution range of a species. With this in mind, several biological features of the edible dormouse were studied. This rodent species features a vast distribution range in Europe and partly in Asia. Differentiation into subspecies is mostly not observed within the range. This allows comparing the biology of a single species over significantly distant areas. The range of biotope preferences of the dormice on the periphery of their distribution is wider than in the central areas. In the former cases, these rodents were found in forests featuring a significant proportion of birch and aspen in the forest stand. These observations are similar to those on the northern boundary of the dormouse distribution range in Poland and Lithuania. Some specific features of the diet of the species are associated with these habitats. In the Zhiguli Mts. (Russia) and

Lithuania, the main diet includes birch seeds. At the same time, fruits and berries, which are of major importance in the other parts of dormice distribution range, are completely absent among the juicy forages. These differences probably underlie the development of a unique mechanism of reproduction control, which is not observed in other mammalian species. On the periphery of the distribution range, the number of sources of the basic forages for the highly specialized species under study is increased compared to the rest of the distribution area, and the reproductive activity of dormice is annual. However, upon the absence of a sufficient amount of the high-calorie food, mass embryonic resorption in most of females occurs. In addition, in the easternmost population, a higher territoriality is featured by females rearing offspring, and the phenomenon of communal nesting by related females is not observed. To confirm whether the genetic or environmental factors are at the base of the biological features described, large-scale population genetic studies are warranted. At the present stage, field studies allow tracing analogous features in other parts of the species habitat and thus help illustrating the ecological plasticity of the oligophagous species under suboptimal conditions.

Keywords: the edible dormouse, peripheral population, the Zhiguli Mountains, mass embryonic resorption, nutrition.

Введение

При современном доминировании генетических методов в териологических исследованиях пространственно-этологической структуры популяций [12, 27, 32, 54], механизмов регуляции стадий популяционных циклов [14, 23] и определении природоохранного статуса видов [26, 48] исследования региональных особенностей поведения и экологии отходят на второй план. В то же время значительные отличия биологии и поведения вида могут не отражаться на генетическом уровне, однако выступать критическими

факторами распространения, воспроизводства и тенденций численности. Комплекс региональных экологических особенностей может быть особенно четко выражен в изолированных, краевых и оторванных от основного ареала популяциях.

Среди палеарктических видов грызунов примером узкоспециализированного вида, имеющего обширный ареал и характеризующегося слабой дифференциацией генетической структуры на большей части ареала, служит соня-полчок *Glis glis* Linnaeus, 1766 (рис. 1).



Рис. 1. Самка соня-полчка с выводком

Ареал вида занимает значительную часть Европы и небольшой участок Азии. При этом область обитания включает климатические зоны от умеренного пояса до субтропиков. Однако в пределах большей части ареала сони в Европе не прослеживается дифференциация на подвиды [15, 31, 42]. Постгляциальная реколонизация большей части Евразии из единственного Средиземноморского рефугиума, расположенного в Иберийском регионе, привела к слабому уровню генетического разнообразия. Исследования методами популяционной генетики начаты лишь в нескольких точках ареала [26, 45]. В то же время с учетом градиции климатических условий на протяжении ареала по крайней мере фенологические характеристики жизненного цикла особей должны значительно варьировать. В самой восточной популяции полчка, обитающей на Жигулевской возвышенности (Самарская область, Россия), исследования полчка проводятся начиная с 2003 года. Здесь получены данные по ряду региональных биологических особенностей [6]. Несмотря на показатели, указывающие на обитание в пессимуме ареала, такие как меньшие размеры тела, небольшая доля особей старших возрастных групп в половозрастном составе, низкая численность популяции, наблюдается ряд приспособлений, обеспечивающих стабильное существование популяции в самой восточной точке и даже освоение новых синантропных местообитаний.

Целью данной работы было обобщение имеющихся адаптивных особенностей, выделяющих периферическую популяцию Жигулевской возвышенности в сравнении с популяциями, обитающими в оптимуме ареала, и проведение аналогий с отличительными чертами других популяций в пределах распространения номинативного подвида (*Glis glis* Linnaeus 1766) [39].

Биотопические предпочтения

Ареал полчка в общих чертах совпадает с областью распространения широколиственных лесов Старого Света. Эта зависимость, сохранившаяся с эоцена, была впервые прослежена Формозовым [17] еще в первой половине прошлого века. При этом если в западном секторе ареала область распространения полчка совпадает с областью распространения бука (*Fagus sylvatica* и *F. orientalis*) [22], то для восточных частей отмечено обитание полчка в сообществах с преобладанием дуба (*Quercus pedunculata*) [17]. Таким образом, ареал полчка в целом охватывает постепенный градиент от буковых к дубовым лесам, исключая периферические участки и производные сообщества [11, 18, 20, 36, 51].

В исследованной достаточно стабильной популяции сони приспособились к обитанию в нетипичных условиях, включающих леса с преобладанием березы (*Betula pendula*) и осины (*Populus tremula*). Спектр древес-

ных пород в составе биотопов полчка на Жигулевской возвышенности включает также дуб (*Q. robur*), липу сердцелистную (*Tilia cordata*), клен (*Acer platanoides*), сосну (*Pinus silvestris*) и вяз (*Carpinus betulus*) [5]. На Жигулевской возвышенности чистые насаждения отсутствуют, поэтому все лесные массивы образованы несколькими древесными породами. Несмотря на то что за весь период проведения учетов наивысшей оказалась численность полчка в кленово-липовой дубраве, в лесах с преобладанием березы и осины она также была сравнительно высокой. Однако все эти оценки следует признать достаточно условными, потому что максимальная численность вида фиксировалась ежегодно в разных биотопах. Различия в населенности разных биотопов выражены заметно слабее, чем межгодовые колебания численности в пределах одного биотопа, достигающие 12-кратных изменений. Таким образом, на периферии ареала значительная экологическая пластичность вносит вклад в поддержание выживаемости полчка благодаря смене стадий обитания с разными источниками основных кормов и защитными свойствами.

В нетипичных биотопах полчки были обнаружены на северной периферии ареала в центральной Литве. Хотя преобладающей породой в них был дуб (*Q. robur*), доля сосны (*P. sylvestris*) и березы (*B. pendula*, *B. pubescens*) была также высока [34, 35]. Также на северной периферии распространения в Центральной Польше полчки со стабильной численностью обитают в лесах с преобладанием сосны (77%), в состав которых входят также береза (*B. pendula*) (11%), скальный дуб (*Q. petraea*) (9%) и вяз (*C. betulus*) (2%) [33]. В изолированной точке ареала, на территории Московской области, полчки были обнаружены на левобережье Оки в березовом лесу [13].

Питание

Питание полчка определяется двумя факторами, резко ограничивающими разнообразие употребляемых кормов. Это длительный гибернационный период, требующий значительной доли высококалорийных кормов в рационе для накопления достаточных жировых запасов [16, 29], и отсутствие слепой кишки, не позволяющее соням употреблять грубые виды растительной пищи, такие как трава и мелкие семена отдельных видов растений [7]. Полчок – преимущественно растительный вид, основной пищей которого являются семена деревьев, таких как бук и дуб [1, 13, 36, 60]. Также кормами полчка в разных регионах могут служить орехи лещины, грецкие орехи, каштаны и шишки сосны. Постоянными добавками выступают зеленые части растений и животная пища, особенно в начале активного сезона [9, 10, 28, 29, 46, 47]. На всем протяжении ареала полчок охотно питается также фруктами и ягодами [10, 16].

Большинство авторов выделяют две основные категории растительных кормов, включающих низкокалорийные и высококалорийные корма. Гигирей и Рей [28], а также Сайлер и Фитц [55] классифицируют их на орехи и фрукты. Юшкайтис и соавт. [35] разделяют мягкую (ягоды и сочные фрукты) и твердую (орехи и желуди) массу. Донауров и соавт. [10] выделяют группу маслянистых кормов (плоды орехоносов) и группу водянистых кормов (фрукты и зеленые части растений).

По нашим неопубликованным наблюдениям, на Жигулевской возвышенности в группу плодов орехоносов, наряду с желудями и орехами (содержавшихся в 84,6% проб экскрементов), в значительных количествах входят также березовые крылатки (54,2%), доля которых в отдельные месяцы может превышать 70%. В группе водянистых кормов фрукты полностью отсутствуют и заменены листьями деревьев (32,7%). Значительна доля грибов (48,3%). Остальные группы кормов, как и в других регионах, представлены беспозвоночными (45,2%), корой (21,8%), водорослями и лишайниками (5,7%), семенами растений (3,8%).

Березовые крылатки становятся одним из основных кормов также только на северной периферии ареала в Литве [35]. Встречаемость грибов в питании полчка на других участках ареала очень низкая, например в Испании [28], Словении [37] и Словакии [30], либо они не отмечаются совсем. Кроме того, особенностью жигулевской популяции является полное отсутствие фруктов и ягод в рационе питания, связанное с видовым составом обитаемых фитоценозов. Наблюдались лишь случаи поедания одичавших яблок в местах заброшенных поселений человека. Скорее всего, фрукты в питании сонь здесь полностью замещаются листьями деревьев, а недостаток плодов орехоносов в неурожайные годы компенсируется употреблением в пищу семян березы и грибов.

Размножение

Характерную черту репродуктивной биологии полчка представляют собой регулярно повторяющиеся годы подавления размножения, когда потомство отсутствует или же количество детенышей минимально. Такое описано на всем протяжении ареала за исключением Литвы [1, 19, 21, 24, 36, 38, 50, 52, 56, 59] и приводит к тому, что до 96% самок принимают участие в размножении только один или два раза в жизни, вследствие чего сони достигают аномально высокой продолжительности жизни в сравнении с другими грызунами подобных размеров [19]. В годы отсутствия размножения полчки способны впадать в спячку в начале лета, пролонгируя общий период гибернации до 11 месяцев [28]. При этом выявлена четкая зависимость участия сонь в размножении от урожайности древесных пород семейства буковые

(Fagaceae), таких как бук (*Fagus sylvatica* u *F. orientalis*) и дуб (*Quercus robur*, *Q. petraea*, *Q. hartwissiana*, *Q. sessilifolia* u др.) [8, 13, 15, 18, 23, 54], вплоть до облигатной зависимости, обнаруженной на Сицилии [41]. Зависимость размножения от урожайности основных кормов, преимущественно бука, основана на изменениях репродуктивной активности самцов, выявленных в центральных и восточных частях ареала [18, 20, 24, 37]. В годы подавления размножения самцы остаются репродуктивно неактивными, так как у них в отсутствие основного корма в начале лета, цветков и бутонов бука, гонады не функционируют на протяжении всего активного сезона. Таким образом, участие или неучастие самцов в размножении определяется задолго до появления урожая основных кормов [18, 20, 24, 48, 51, 54]. Обилие цветков и бутонов бука весной и в начале лета многие авторы считают триггерным фактором, стимулирующим рост семенников [18, 20, 23, 48, 51].

Различия в механизме регуляции размножения у сонь в центре и на периферии ареала сравнимы с различиями у генетически далеких видов. У полчков, обитающих на восточной периферии ареала, значительного влияния репродуктивной активности самцов на интенсивность размножения не выявлено [59]. Репродуктивная активность наблюдается у подавляющего большинства самцов ежегодно. В среднем 94,1% самцов участвуют в размножении ежегодно. Репродуктивная активность определяется не составом кормов, а возрастом зверьков. В течение активного сезона самцы вступают в размножение в зависимости от возраста: первыми приходят в состояние активности годовалые и двухлетние самцы, после них – вышедшие из спячки трехлетние и более старшие самцы. Разница может составлять более двух недель [3]. Наименьшей индивидуальной продолжительностью периода спариваний обладают годовалые самцы, впервые вступающие в размножение (не более 34 дней), дольше всего в размножении участвуют двухлетние самцы (до 48 дней). Срок индивидуальной репродуктивной активности трехлетних самцов достигает 39 дней.

В Жигулях выявлена характерная особенность репродукции годовалых самцов, не наблюдавшаяся в других регионах: они принимают участие в размножении в зависимости от массы тела [3]. Так как подобная связь у других возрастных групп достоверно не отмечена, можно утверждать, что здесь основную роль играют не энергетические запасы, а возраст зверьков. Период рождения детенышей в жигулевской популяции составляет около месяца, и именно дата рождения определяет массу тела годовалых самцов на следующий год и время вступления в размножение.

Интенсивность репродукции полчка на восточной периферии ареала основана на успешности вынаши-

вания потомства самками [59]. В годы подавления размножения в репродуктивном цикле наблюдаются гон и беременность. После периода беременности разной длительности происходит резорбция (рассасывание) всех эмбрионов, сопровождающаяся переходом самок в репродуктивную фазу метаэструса на протяжении не менее 25 дней и соответствующими изменениями массы тела. Таким образом, в годы подавления размножения, несмотря на беременность большинства самок, рождение молодняка не происходит, или доля сеголетов резко снижена. Подобное явление не отмечалось не только на других участках ареала полчка, но и у других видов млекопитающих.

Несмотря на то что, как и в других регионах, размножение полчка в исследованной популяции Жигулей зависит от урожайности дуба [59], на периферии ареала успешное размножение может происходить не только в годы урожая дуба, но и в редкие годы урожая орехов лещины или одичавших яблок [8], что подчеркивает экологическую лабильность вида в краевой популяции.

Некоторые исследования указывают на значительную роль резорбции эмбрионов в регуляции размножения полчка. Полевые данные косвенно свидетельствуют о том, что массовая резорбция может иметь решающее значение в подавлении размножения полчка на востоке Польши [57]. Фон Фиттингф-Риш [60], проводивший исследования в центральной Германии, предполагает вклад резорбции эмбрионов наряду с подавлением репродуктивной активности самцов в отсутствие потомства в неурожайные годы. Частичная резорбция (рассасывание отдельных эмбрионов у некоторых самок) наблюдалась в Кавказском заповеднике (Краснодарский край) [10]. Доля редуцированных эмбрионов у самок достигала 19,3%. Отмечались также яловые (не участвовавшие в размножении) самки (4,7%). Таким образом, текущий уровень изученности не позволяет утверждать, является ли массовая резорбция эмбрионов явлением, присущим периферическим популяциям, или это широко распространенное явление, зависящее от плодоношения древесных пород в составе биотопов полчка. Остается открытым вопрос, служит ли этот феномен адаптацией к экстремальным условиям, или же это просто следствие действия совокупности неблагоприятных факторов. С одной стороны, ежегодная репродуктивная активность самцов и беременность самок обеспечивают воспроизводство в случае плодоношения альтернативных источников корма, а с другой – ежегодное участие в размножении служит причиной больших энергетических потерь. Нельзя полностью исключить также и влияние генетических изменений в исследованной популяции, не зафиксированных современными методами [42].

Совместное выведение потомства

Рядом авторов отмечено для полчка явление совместного выведения потомства самками, в котором могут участвовать до трех самок [16, 44, 45]. В Италии встречаемость гнезд с несколькими выводками охватывала от 5 до 50% размножающихся самок, обычно это были пары мать-дочь или сестра-сестра [49]. В Австрии частота гнезд с несколькими самками составила 9,7% [53]. На Жигулевской возвышенности в течение шести лет исследований совместного выведения потомства самками не отмечалось. Это нельзя считать следствием пониженной численности, потому что совместное обитание зверьков в дуплянках вне периода размножения отмечается постоянно, и при использовании убежищ наблюдаются те же закономерности, что и в других исследованных местностях [52]. Таким образом, более высокая территориальность самок может считаться адаптацией к более низкому обилию кормов для взрослых особей и потомства, чем в оптимуме ареала. Репродуктивные преимущества совместного выведения потомства, такие как более ранние сроки выведения детенышей и лучшая защита от хищников [41, 49], в этом случае нивелируются более низкой выживаемостью потомства из-за трофической внутривидовой конкуренции в период накопления жировых запасов перед длительным гибернационным периодом.

При этом не обнаружена более высокая агрессивность внутри выводков, обуславливающая более высокую территориальность, напротив, детенышам свойствен очень низкий уровень агрессии. В выводках нет четко выраженной ступенчатой иерархии. Иерархическая структура выводка основывается преимущественно на мягких агрессивных контактах [2]. Единичные жесткие агрессивные контакты наблюдаются только в первые дни становления иерархической структуры выводков. Ранняя смена элементов жесткой агрессии мягкими агрессивными контактами свидетельствует о раннем формировании механизмов блокирования агрессии и ритуализации контактов. Для сравнения выраженности агрессивного поведения в выводках сонь необходимо проведение таких исследований на других участках ареала. Очень динамичная социально-иерархическая структура выводка способствует равномерному развитию детенышей. Таким образом, в онтогенезе сони-полчка проявляются черты поведения, отражающие экологическую стратегию вида – обеспечение выживания всех особей в выводках при невысоком репродуктивном потенциале.

Заключение

Несмотря на то что на периферии ареала в жигулевской популяции полчков проявляется комплекс

особенностей, свойственных обитанию в пессимальных условиях, выявленная совокупность сопряженных адаптаций способствует стабильному существованию популяции. Так, более высокая экологическая пластичность вида здесь делает возможным обитание в нетипичных биотопах, а изменение набора основных кормов компенсирует отсутствие источников корма, свойственных всему протяжению ареала. Особенности регуляции размножения сонь сопряжены с динамикой продуктивности биотопов и стоят в тесной связи с биотопическими и трофическими предпочтениями полчка в краевой популяции.

Описанные адаптации в питании и биотопических предпочтениях полчка на востоке его ареала более всего сходны с проявляющимися на территории Литвы [34, 35]. При этом генетическое сходство обнаружено между полчками из Жигулей и Латвии, объединяемых в один генетический кластер, тогда как образцы из Литвы не анализировались [42]. При всех предположениях относительно филогенетических связей между популяциями, столь отдаленными одна от другой географически, фенотипическое сходство популяций на северной и восточной границах области распространения полчка очевидно.

В то же время особенности репродуктивной стратегии, аналогичные выявленным в Жигулевской популяции, на территории стран Прибалтики не обнаружены и предположительно имеют место в настоящее время только на территории Польши, где биотопические и трофические предпочтения полчка сходны с центральноевропейскими популяциями [57]. Необходимо отметить, что механизм регуляции размножения полчка, свойственный хорошо изученным центральноевропейским популяциям, обычно связывают с адаптациями к периодичности плодоношения бука.

В то же время в ряде регионов, где в состав биотопов полчка бук не входил и основным источником корма были плоды дуба, резорбция не отмечалась, что указывает на вероятную роль пессимальных условий в формировании выраженного влияния массовой резорбции эмбрионов на популяционную динамику [11, 28].

То, насколько обусловлены выявленные адаптации генетическими отличиями или могут служить причиной генетических изменений, может быть предметом углубленных исследований. Открытым остается вопрос, существует ли такой же комплекс особенностей в изолированных популяциях, так как отдельные особенности, например, изменение пищевых предпочтений и повышение роли резорбции эмбрионов, уже наблюдались на фрагментированных участках. В целом же общей чертой популяций, обитающих в пессимуме ареала, оказывается экологическая пластичность, позволяющая виду-олигофагу занимать обширный географический ареал и осваивать новые синантропные местообитания.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность старшему научному сотруднику Жигулевского заповедника В.П. Вехнику за помощь в проведении исследований и главному научному сотруднику ИЭВБ РАН члену-корреспонденту РАН Г.С. Розенбергу за помощь в подготовке статьи, а также двум анонимным рецензентам, предложившим значительные исправления в первоначальный вариант статьи. Исследования выполнены в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ, темы ИЭВБ РАН – филиала СамНЦ РАН: № АААА-А17-117112040040-3.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Айрапетьянц АЭ. Сони. Л.: Издательство Ленинградского университета; 1983.
2. Вехник ВА. Формирование поведенческих реакций сони-полчка в онтогенезе. Труды молодых ученых Поволжья. 2009;2:220-5.
3. Вехник ВА. Репродуктивная активность самцов полчка (*Glis glis* L., 1766) в периферической популяции. Самарский научный вестник. 2016;2(15):15-9.
4. Вехник ВА. Соня-полчок (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) на периферии ареала: размеры тела и параметры жизненного цикла. Зоол журн. 2017;965:569-80.
5. Вехник ВА. Обзор биологии и экологии полчка (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) на Жигулевской возвышенности. Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2020;5(1):1-20.
6. Вехник ВА, Вехник ВП. Опыт исследований биологии полчка (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) с использованием искусственных гнездовых. Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018;3(3):86-91.
7. Воронцов НН. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышьеобразные). Новосибирск; 1967.
8. Гептнер ВГ. Соня-полчок. М.-Л.: Внешторгиздат; 1932.

9. Грекова ВХ. Особенности питания полчка в Северо-Западной части Кавказа. Материалы IV научной конференции зоологов пединститутов. Горький; 1970.
10. Донауров СС, Попов ВК, Хонякина ЗП. Соня-полчок в районе Кавказского государственного заповедника. Труды Кавказского государственного заповедника. 1938;1:227-79.
11. Лозан МН, Белик ЛИ, Самарский СЛ. Сони Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца; 1990.
12. Милишников АН. Популяционно-генетическая структура бобровых сообществ (*Castor fiber* L., 1758) и оценка эффективной репродуктивной величины Ne элементарной популяции. Генетика. 2004;40:949-60.
13. Огнев СИ. Звери СССР и прилежащих стран. Т. 5. М.-Л.: Издательство Академии наук СССР; 1947.
14. Оленев ГВ. Эколого-генетические особенности внутривидовых структурно-функциональных группировок грызунов. В кн.: Экология популяций: Сборник научных статей. Под ред. ИА Шилова. М.: Наука; 1991, с. 54-68.
15. Попова ЮВ, Григорьева ОО, Кривоногов ДМ, Щегольков АВ, Стахеев ВВ, Сычева ВБ, Орлов ВН. Морфометрическая изменчивость верхних коренных зубов и митохондриальная филогеография сони-полчка *Glis glis* L. (Gliridae) Восточной Европы и Кавказа. Известия Российской академии наук. Сер биол. 2021;(2):168-76.
16. Россолимо ОЛ, Потапова ЕГ, Павлинов ИЯ, Крускоп СВ, Волцит ОВ. Сони (Myoxidae) мировой фауны. М.: Изд-во Московского ун-та; 2001.
17. Формозов АН. Об особенностях ареалов русских сонь (Myoxidae) и бурундука (*Eutamias asiaticus*). Бюллетень Московского общества испытателей природы. 1928;(3-4):189-290.
5. Vekhnik VA, Vekhnik VP. [An experience of studying the edible dormouse (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) biology using nestboxes]. Nature Conservation Research. 2018;3(3):86-91. (In Russ.)
6. Vekhnik VA. [Comparative analysis of biology and ecology of *Glis glis* (Gliridae, Rodentia) in the Zhiguli State Nature Reserve (Russia) and adjacent territories]. Nature Conservation Research 2020;5(1):1-20. (In Russ.)
7. Vorontsov NN. Evoliutsiya Pischevaritelnoy Sistemy Gryzunov (Mysheobraznye). [Evolution of the Digestive System of Rodents (Myomorpha)]. Novosibirsk: Nauka; 1967. (In Russ.)
8. Geptner VG. [The edible dormouse]. Moscow-Leningrad: Vneshtorgizdat; 1932. (In Russ.)
9. Grekova VKh. [Nutritional features of the edible dormouse in the North-Western part of the Caucasus]. In: Materialy IV Nauchnoy Konferentsii Zoologov Pedinstitutov. Gorky; 1970. P. 83-4. (In Russ.)
10. Donaurov SS, Popov VK, Khonyakina ZP. [The edible dormouse in the territory of the Caucasian State Reserve]. Trudy Kavkazskogo Gosudarstvennogo Zapovednika. 1938;1:227-79. (In Russ.)
11. Lozan MN, Belik LI, Samarsky SL. [Dormice of the South-West of the USSR]. Kishinev: Shtiintsia; 1990. (In Russ.)
12. Milishnikov AN. [Population-genetic structure of beaver (*Castor fiber* L., 1758) communities and estimation of effective reproductive size Ne of an elementary population]. Russ J Genet. 2004;40(7):772-81. (In Russ.)
13. Ognev SI. Zveri SSSR i Prilezhaschikh Stran T. 5. [Mammals of the USSR and Adjacent Countries. Vol. 5]. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo Akademii Nauk USSR; 1947 (In Russ.)
14. Olenev GV. [Ecological and genetic features of intrapopulation structural and functional groups of rodents]. In: Shilov IA, ed. Ekologiya Populatsiy: Sbornik Nauchnykh Statey. [Ecology of Populations: Collection of Scientific Papers]. Moscow: Nauka; 1991. P. 54-68. (In Russ.)
15. Popova YuV, Grigoryeva OO, Krivonogov DM, Shchegolkov AV, Stakheyev VV, Sycheva VB, Orlov VN. [Morphometric variability of the upper molars and mitochondrial phylogeography of the dormouse *Glis glis* L. (Gliridae) of Eastern Europe and the Caucasus]. Izvestiya Rossiyskoy Akademii Nauk Ser Biol. 2021;(2):168-76. (In Russ.)
16. Rossolimo OL, Potapova EG, Pavlinov IYA, Kruскоп SV, Voltzit OV. [Dormice (Myoxidae) of the World]. Moscow: MGU; 2001. (In Russ.)
17. Formozov AN. [On the characteristics of the habitat areas of Russian dormice (Myoxidae) and the chipmunk (*Eutamias asiaticus*)]. Bulletin

Общий список литературы/Reference List

1. Airapetyants AE. Soni. [The Dormice]. Leningrad: LGU; 1983. (In Russ.)
2. Vekhnik VA. [Development of behavioral reactions of the edible dormouse during ontogenesis]. Trudy Molodykh Uchenykh Povolzhya. 2009;2:220-5. (In Russ.)
3. Vekhnik VA. [Reproductive activity of male edible dormice (*Glis glis* L., 1766) in a peripheral population]. Samarskiy Nauchnyi Vestnik. 2016;2(15)15-9. (In Russ.)
4. Vekhnik VA. The edible dormouse (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) on the Periphery of its distribution range: Body size and life history parameters. Biology Bulletin. 2017;44:1104-14. (In Russ.)

- Moskovskogo Obschestva Ispytateley Prirody Otdeleniye Biologicheskoye. 1928;3-4:189-290. (In Russ.)
18. Adamík P, Poledník L, Poledníková C, Romportl D. Mapping an elusive arboreal rodent: Combining nocturnal acoustic surveys and citizen science data extends the known distribution of the edible dormouse (*Glis glis*) in the Czech Republic. *Mamm Biol.* 2019;99:12-8.
 19. Bieber C. Population dynamics, sexual activity and reproduction failure in the fat dormouse (*Myoxus glis*). *J Zool (London)*. 1998;244:223-9.
 20. Bieber C, Ruf T. Habitat differences affect life history tactics of a pulsed resource consumer, the edible dormouse (*Glis glis*). *Populat Ecol.* 2009;51(4):481-92.
 21. Burgess M, Morris P, Bright P. Population dynamics of the edible dormouse (*Glis glis*) in England. *Acta Zool Acad Sci Hungaricae*. 2003;49(1):27-31.
 22. Carpaneto G, Cristaldi M. Dormice and man: a review of past and present relations. *Hystrix*. 1994;6(1-2):303-30.
 23. Edwards PD, Frenette-Ling C, Palme R, Boonstra R. Social density suppresses GnRH expression and reduces reproductivity in voles: A mechanism for population self-regulation. *J Anim Ecol.* 2021;90:784-95.
 24. Fietz J, Pflug M, Schlund W, Tataruch F. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *J Comp Physiol.* 2005;175 B:45-55.
 25. Fietz J, Schlund W, Dausmann KH, Regelman M, Heldmaier G. Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia*. 2004;138:202-9.
 26. Fietz J, Tomiuk J, Loeschcke V, Weis-Dootz T, Segelbacher G. Genetic consequences of forest fragmentation for a highly specialized arboreal mammal – the edible dormouse. *PLoS ONE*. 2014;9(2):e88092.
 27. Gauffre B, Estoup A, Bretagnolle V, Cosson JF. Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Mol Ecol.* 2008;17:4619-29.
 28. Gigirey A, Rey LM. Faecal analysis of the edible dormouse (*Glis glis*) in the northwest Iberian Peninsula. *Z Säugetierkunde*. 1999;64:376-9.
 29. Hoelzl F, Bieber C, Cornils JS, Gerritsmann H, Stalder GL, Walzer C, Ruf T. How to spend the summer? Free-living dormice (*Glis glis*) can hibernate for 11 months in non-reproductive years. *J Compar Physiol B.* 2015;185:931-9.
 30. Holišová V. Notes on the food of Dormice (Gliridae). *Zoologické Listy* 1968;17:109-14.
 31. Hürner H, Kryštufek B, Sara M, Ribas A, Ruch T, Sommer R, Ivashkina V, Michaux J. Evidence of “refugia within refugia” for the European edible dormouse (*Glis glis*). *J Mammalogy*. 2010;91:233-42.
 32. Ishibashi Y, Saitoh T, Kawata M. Social organization of the vole *Clethrionomys rufocanus* and its demographic and genetic consequences: A review. *Popul Ecol.* 1998;40:39-50.
 33. Iwińska K, Boratyński JS, Trivedi A, Borowski Z. Daily roost utilization by edible dormouse in a managed pine-dominated forest. *Forest Ecol Manag.* 2020;468:118172.
 34. Juškaitis R, Augutė V. The fat dormouse, *Glis glis*, in Lithuania: living outside the range of the European beech, *Fagus sylvatica*. *Folia Zool.* 2015;64(4):310-5.
 35. Juškaitis R, Balčiauskas L, Baltrūnaitė L, Augutė V. Dormouse (Gliridae) populations on the northern periphery of their distributional ranges: a review. *Folia Zool.* 2015;64(4):302-9.
 36. Kryštufek B. *Glis glis* (Rodentia: Gliridae). *Mammalian Species*. 2010;42(1):195-206.
 37. Kryštufek B, Flajšman B. *Polh in Človek*. Ljubljana: Narodna in univerzitetna knjižnica; 2007.
 38. Kryštufek B, Hudolkin A, Pavlin D. Population biology of the edible dormouse *Glis glis* in a mixed montane forest in central Slovenia over three years. *Acta Zool Acad Sci Hungaricae*. 2003;49(1):85-97.
 39. Kryštufek B, Naderi M, Janžekovič F, Hutterer R, Bombek D, Mahmoudi A. A taxonomic revision of fat dormice, genus *Glis* (Rodentia). *Mammalia* 2021;85(4):362-78.
 40. Lebl K, Kürbisch K, Bieber C, Ruf T. Energy or information? The role of seed availability for reproductive decisions in edible dormice. *J Comp Physiol.* 2010;180:447-56.
 41. Marin G, Pilastro A. Communally breeding dormice, *Glis glis*, are close kin. *Anim Behav.* 1994;47:1485-7.
 42. Michaux JR, Hürner H, Krystufek B, Sarà M, Ribas A, Ruch T, Vekhnik V, Renaud S. Genetic structure of a European forest species, the edible dormouse (*Glis glis*): consequence of past anthropogenic forest fragmentation? *Biol J Linnean Soc.* 2019;126:836-51.
 43. Milazzo A, Faletta W, Sarà M. Habitat selection of fat dormouse (*Glis glis*) in deciduous woodlands of Sicily. *Acta Zool Acad Sci Hungaricae* 2003;49(1):117-24.
 44. Morris P. *Dormice*. Suffolk: Whittet Books Ltd; 2004.
 45. Moska M, Mucha A, Wierzbicki H, Nowak B. Edible dormouse (*Glis glis*) population study in south-western Poland provides evidence of mul-

- tiple paternity and communal nesting. *J Zool.* 2021;314(3):194-202.
46. Nowakowski WK, Godlewska M. The importance of animal food for *Dryomys nitedula* and *Glis glis* (L) in Bialowieza forest (East Poland): analysis of faeces. *Pol J Ecol.* 2006;54:359-67.
 47. Nowakowski WK, Remisiewicz M, Kosowska J (2006). Food preferences of *Glis glis* (L., 1766), *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) and *Graphiurus murinus* (Smuts, 1832) kept in captivity. *Pol J Ecol.* 2006;54:369-78.
 48. Ortega J, Maldonado JE (Eds). *Conservation Genetics in Mammals. Integrative Research Using Novel Approaches.* Cham: Springer International Publishing; 2020.
 49. Pilastro A, Missiaglia E, Marin G. Age-related reproductive success in solitarily and communally nesting female dormice. *J Zool.* 1996;239(3):601-8.
 50. Pilastro A, Marin G, Tavecchia G. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology.* 2003;84:1784-92.
 51. Pilāts V, Pilāte D, Dzalba I. The use of nest boxes to survey marginally distributed Fat dormouse *Glis glis* in Latvia. *Acta Univ Latviensis Biol.* 2009;753:7-18.
 52. Ruf T, Bieber C. Use of social thermoregulation fluctuates with mast seeding and reproduction in a pulsed resource consumer. *Oecologia.* 2020;192(4):919-28.
 53. Ruf T, Fietz J, Schlund W, Bieber C. High survival in poor years: life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. *Ecology.* 2006;87:372-81.
 54. Sabino-Marques H, Ferreira CM, Paupério J, Costa P, Barbosa S, Encarnação C, Alpizar-Jara R, Alves PC, Searle JB, Mira A, Beja P, Pita R. Combining genetic non-invasive sampling with spatially explicit capture-recapture models for density estimation of a patchily distributed small mammal. *Eur J Wildlife Res.* 2018;64:44.
 55. Sailer MM, Fietz J. Seasonal differences in the feeding ecology and behavior of male edible dormice (*Glis glis*). *Mamm Biol.* 2009;74:114-24.
 56. Schlund W, Scharfe F, Ganzhorn JU. Long-term comparison of food availability and reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Mamm Biol.* 2002;67(4):219-32.
 57. Ściński M, Borowski Z. Influence of oak and hornbeam mast fruiting on reproduction and foraging of the fat dormouse *Glis glis* in North-eastern Poland. *Abstr 6th Int Dormouse Conf; 2005 Sept 20-24; Siedlce, Poland.* 2005.
 58. Thompson HV. The edible dormouse (*Glis glis* L.) in England, 1902–1951. *Proc Zool Soc.* 1953;122:1017-25.
 59. Vekhnik VA. Effect of food availability on the reproduction in edible dormice (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range. *Mamm Res.* 2019;64:423-34.
 60. Vietinghoff-Riesch A. *Der Siebenschläfer (Glis glis L.). Monographien der Wildsäugetiere, vol 14.* Jena: Veb Gustav Fischer Verlag Jena; 1960.

