

На правах рукописи

Вехник Виктория Александровна

Регуляция размножения дендрофильных грызунов широколиственного леса

1.5.15. Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Тольятти – 2025

Работа выполнена в Лаборатории зоологии и паразитологии Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского федерального исследовательского центра РАН и ФГБУ «Жигулевский государственный природный биосферный заповедник имени И.И. Спрыгина»

Научный консультант: доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, профессор, руководитель научного направления Института экологии Волжского бассейна РАН – филиала Самарского федерального исследовательского центра РАН (г. Тольятти)
Розенберг Геннадий Самуилович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, член-корреспондент РАН, заместитель директора по науке Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН (г. Москва)
Суров Алексей Васильевич

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института экологии горных территорий им. А.К. Темботова РАН (г. Нальчик)
Фатимат Асланбиевна Темботова

доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник лаборатории экологии водных беспозвоночных Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН (п. Борок)
Илюха Виктор Александрович

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Зоологический институт РАН (г. Санкт-Петербург)

Защита диссертации состоится «__» _____ 2026 г. в ____ часов на заседании диссертационного совета 24.2.340.05 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского» по адресу: 603950 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, д. 23, Институт биологии и биомедицины

Email: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462–30–85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2025/1611/diss-Vekhnik-1611.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <https://vak.minobrnauki.gov.ru>.

Автореферат разослан «__» _____ 2026 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д.Е. Гаврилко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность. Исследования размножения животных служат основой в изучении функционирования природных сообществ и практической деятельности: для прогнозирования изменений экосистем, мониторинга состояния природных комплексов, управления нарушенными территориями, контроля численности хозяйственно значимых видов, сохранения редких видов и во многих других смежных областях. Чаще всего репродуктивная биология млекопитающих рассматривается в контексте динамики численности либо перспектив обитания на конкретной территории (Свириденко, 1934; Жигарев, 1997; Маклаков и др., 2004; Ивантер, 2020; Dolbeer, 1973; Elias et al., 2004; Granjon et al., 2005; Molnár et al., 2010; Lambin et al., 2018; Johnson et al., 2021; Balčinauskas et al., 2023 и мн. др.).

Периодизация репродукции глубоко теоретически проработана только в отношении оптимальной периодичности размножения в течение жизни особи с точки зрения соотношения собственных энергетических потребностей и затрат на воспроизводство (Бабицкий, 2008; Leslie, 1945; Williams, 1966; Cohen, 1976; Stearns, 2000; Zera, Harshman, 2001; Dobson, Oli, 2008; Petrullo et al., 2024 и др.). Однако в настоящее время уже видны слабые места широко распространенных теоретических конструкций (Tuomi et al., 1983; Skibieli et al., 2013; Cox et al., 2014).

В умеренных широтах размножение большинства видов млекопитающих подчинено строгим сезонным ритмам в соответствии с эндогенными механизмами цикличности (Baker, 1938; Bronson, Heideman, 1994; Sadler, 2012). Абиотические факторы, такие как температура, влажность и продолжительность светового дня, могут влиять как непосредственно на размножение, так и через зависящее от них обилие растительных кормов (Frylestam, 1980; Pendergast et al. 2001, Malpoux et al., 2002; Shanas, Haim, 2004; Madsen et al., 2006; Tyler et al., 2024). Зависимость интенсивности размножения от обилия доступных ресурсов не вызывает сомнений (Odum, 1959; Ricklefs, 1973). Динамика численности, демографическая структура популяций, структура индивидуальных участков и другие характеристики считаются во многом функцией обилия пищи в конкретной местности (Кирис, 1973; Равкин, Ефимов, 2006; Абатуров, 2021; Messier et al., 2012; Zwolak et al., 2016 и мн. др.).

При этом на периодичность и интенсивность размножения каждой географической популяции влияют репродуктивные ограничения составляющих ее особей (Бабицкий и др., 2006; Clutton-Brock, 1984; Millesi et al., 1999). В разной степени на репродукцию могут влиять социальное положение особи (Назарова и др., 2007; Creel et al., 1997; Bennett et al., 2009), химические вещества, накапливаемые растениями (Ashworth, 1999; McEvoy et al., 2000), межвидовые взаимодействия (Andersson, Erlinge, 1977; Kokko, Ruxton, 2000) и другие условия, поэтому далеко не всегда можно выделить действие конкретного фактора.

Таким образом, проблема регуляции размножения представляет собой комплекс физиологических, экологических и эволюционных вопросов, приводящих к неоднозначным результатам при исследовании разных видов (напр., Lebl et al. 2010 и Wallage-Drees, Michielsen, 1989; Berger et al., 1981 и Rose et al., 1982). Разработке фундаментальных принципов в этой области препятствует

проведение исследований на разных уровнях организации. Многоступенчатый механизм зависимости интенсивности размножения млекопитающих от обилия кормов, в том числе с облигатным сезонным размножением, остается сравнительно хорошо изученным для ограниченного числа видов, преимущественно лабораторных (Bazzarre, 1984; Karsch, Moenter, 1990; Barrett, Bolborea, 2012; Steinman et al., 2012; Kramer, Merrow, 2013; Kumar, 2017; Gamelon et al., 2021).

В сообществах, где обильные урожаи корма доступны только на протяжении конкретного периода, подъем численности у потребляющих их животных происходит обычно через определенный временной интервал в ответ на появление источника питательных кормов (Wolff, 1996; Ostfeld, Keesing, 2000; Hansson, 2002; Bowman et al., 2008; Mazzamuto et al., 2025). При подробном рассмотрении репродуктивная активность начинается не в период обилия ресурсов, а задолго до него, обеспечивая рост численности за счет прибылых особей и максимальную обеспеченность кормами самостоятельного потомства (Васильева, Чабовский, 2017; Bomford, 1987; Koprowski, 1991; Fletcher et al., 2013). В ряде случаев задержка между видимыми пиками обилия пищи и подъемами численности отсутствует, и прослеживается корреляция рождаемости с будущим урожаем кормов. Такое «предсказывание» проявляется в условиях зависимости выживаемости животных от короткого периода обилия конкретного вида пищи (Ердаков и др., 2019; Gashwiler, 1979; Lindström, 1988; Stott, Harris, 2006; Falls et al., 2007; Wauters et al., 2008). Каким образом рождаемость регулируется задолго до флуктуирующих периодов обилия кормов, остается одним из самых интригующих вопросов в репродуктивной биологии, отражающим действие внешних факторов на эндогенные биоритмы млекопитающих. Биологические механизмы регуляции четкого соответствия рождаемости будущей доступности кормов становятся предметом исследования у отдельных видов лишь в настоящее время (Leung et al., 2020; Stephens et al., 2024).

Исследования, отражающие «предсказывание» животными оптимальных условий для потомства (Boutin et al. 2006; Marcello et al. 2008; Bergeron et al. 2011; Tissier et al. 2019; Leung et al. 2020), крайне немногочисленны в сравнении с огромным массивом научных работ, выполненных в рамках интуитивно принимаемой парадигмы приуроченности начала размножения к периодам максимальной доступности пищи (Роговин и др., 2003; Ердаков, Переясловец, 2020; Watts, 1969; Hansson, 1971; Tuomi et al., 1983; Martínez-Gómez et al., 2004; Clotfelter et al., 2007; Turkia et al., 2020; Andreassen et al., 2021 и мн. др.). Многолетние исследования массовых видов основаны на несравнимо более масштабной временной шкале, не включающей детальные исследования коротких репродуктивных периодов (Садыков, Бененсон, 1992; Жигальский, 2016; Кшнясев, Давыдова, 2021; Stenseth et al., 2002; Wolff, Macdonald, 2004).

Бутэн с соавторами (Boutin et al., 2006) выделяют принцип популяционной регуляции, при котором животные рожают оптимальное число потомков до созревания урожая основных кормов, как «опережающее размножение» (anticipatory reproduction). Это явление описано у ряда видов млекопитающих: обыкновенной белки (*Sciurus vulgaris*) и американской белки (*Tamiasciurus*

hudsonicus) (Boutin et al., 2006), белоногого хомячка (*Peromyscus leucopus*) (Marcello et al., 2008), восточного бурундука (*Tamias striatus*) (Bergeron et al., 2011a). Опережающее размножение остается дискуссионной проблемой в популяционной экологии. Несмотря на то, что его примеры описаны в авторитетных международных журналах, само существование этого явления служит предметом научных споров в зарубежной литературе (King, 2013; White, 2013a,b). Существуют две взаимоисключающих точки зрения на эту проблему. Бутэн с соавторами (Boutin et al., 2013) полагают, что опережающее размножение возможно благодаря использованию резервных сил организмов самок для размножения под действием каких-либо триггерных факторов. Уайт (White, 2013a) считает, что это всего лишь одна из особенностей жизненной стратегии самок, позволяющая использовать дополнительные источники корма в период беременности, и не признает его отдельным биологическим механизмом. В ряде целенаправленных исследований опережающее размножение не было обнаружено (Selonen et al., 2015, 2016; Dri et al. 2022). Исследования по отдельным видам отражают вероятность промежуточных вариантов (Fletcher et al., 2012; Stephens et al., 2024).

Легче всего проследить закономерности регуляции размножения на примере млекопитающих, репродукция которых зависит от ограниченного числа кормов. Поэтому исследование механизмов репродуктивной регуляции в целом гораздо более эффективно на примере дендрофильных растительноядных видов, спектр питания которых заведомо уже, чем наземных (Карпучин, 1982; Fletcher et al., 2013; Selonen, 2013). Характерными обитателями широколиственных лесов, особенности биологии которых тесно связаны с жизнедеятельностью древесных пород кверцетального комплекса, выступают дендрофильные виды полчок *Glis glis* (Linnaeus, 1766) и лесная соня *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778).

Полчок служит одним из наиболее перспективных видов для изучения синхронизации размножения и пиков обилия ресурсов, исходя из таких особенностей биологии, как моноэстральность, синхронность размножения популяции и строгая зависимость от обилия древесных семян. Из всех видов сонь полчок более других видов привязан к широколиственным лесам (Формозов, 1928; Россолимо и др., 2001; Masseti, 2005; Ruf, Bieber, 2020a). Синхронизация размножения сонь и обилия кормов основана на действии разных механизмов.

В оптимуме ареала, Центральной и Западной Европе, размножение связано с урожаями орехов бука (*Fagus sylvatica* L., 1753) (Milazzo et al., 2003; Bieber, Ruf, 2004; Fietz et al., 2009; Morris, Morris, 2010). В неурожайные годы сони остаются репродуктивно неактивными, так как у самцов, питающихся в начале лета цветками и бутонами бука, гонады не функционируют, что предшествует отсутствию высококалорийных семян в конце лета (Bieber, 1998; Schlund et al., 2002; Pilastro et al., 2003; Fietz et al. 2004; Ruf et al., 2006). В периферической популяции полчка на Жигулевской возвышенности регуляция размножения основана на массовой резорбции эмбрионов самок в неурожайные годы, также происходящей задолго до пиков обилия семян деревьев (Вехник, 2010). «Пульсирующим» источником пищи на периферии ареала выступают растительные сообщества с преобладанием дуба

черешчатого (*Quercus robur* L., 1753), период плодоношения которого не превышает двух месяцев и обильные урожаи не повторяются два года подряд.

Желтогорлая мышь *Sylvaemus flavicollis* (Melchior, 1834), выбранная в качестве объекта сравнения, – экологически более пластичный доминантный вид, основным кормом которого в широколиственных лесах в летний период служат желуди (Свириденко, 1951а; Снигиревская, 1953; Ивантер, 1975). Сравнение регуляции размножения этих видов, один из которых является узко специализированным малочисленным видом в сообществе, а другой, напротив, ярко выраженным доминантом с высокой плотностью населения, способствует раскрытию закономерностей репродуктивной регуляции не только в кверцетальных сообществах, но и в других экосистемах.

Цель работы: Определение механизмов регуляции размножения дендрофильных грызунов широколиственного леса и их функциональной зависимости от плодоношения дуба черешчатого.

Задачи: 1. Установить видовой состав и изучить биологию дендрофильных грызунов широколиственного леса в Жигулевском заповеднике;

2. Проанализировать динамику репродукции и зависимость регуляции репродуктивной активности модельных видов грызунов от урожайности дуба либо других широколиственных древесных пород;

3. Определить механизмы, регулирующие соотношение периодизации размножения дендрофильных видов грызунов и созревания их основных кормов;

4. Сравнить репродуктивные стратегии дендрофильных видов грызунов с другими видами и определить их положение в системе общих закономерностей регуляции размножения плацентарных млекопитающих;

5. Выявить пространственно-генетическую структуру ареала полчка, отражающую синузильные связи вида с широколиственными лесами.

Научная новизна. В работе впервые систематизированы данные по регуляции размножения более 140 видов наземных плацентарных млекопитающих и выявлены общие закономерности репродуктивной регуляции на разных уровнях. Проанализированы репродуктивные стратегии двух видов дендрофильных млекопитающих – полчка и желтогорлой мыши. Исследованы особенности биологии дендрофильных грызунов. Для сони выявлены условия реализации уникального среди исследованных видов млекопитающих феномена массовой резорбции – рассасывания всех эмбрионов у подавляющего большинства самок в неблагоприятных условиях. У желтогорлой мыши впервые показана решающая роль изменений репродуктивной активности самцов в регуляции воспроизводства и прослежена динамика их участия в размножении в зависимости от созревания желудей. Для обоих видов выявлено соотношение начала репродукции и созревания кормов, характерное для описанного зарубежными исследователями опережающего размножения: спаривание и беременность начинаются задолго до полного созревания семян деревьев, обеспечивая максимальное обилие пищи для потомства. Выявлены возможные причины подобной синхронизации. Показано, что у желтогорлой мыши изменения содержания разных липидов в желудях могут влиять на репродуктивную активность самцов. У полчка триггерным фактором

резорбции может служить недостаток аминокислот в незрелых семенах деревьев в период беременности. При сравнении полученных результатов с литературными данными раскрыта природа опережающего размножения, представляющего собой одну из форм ранней синхронизации размножения и обилия ресурсов в «пульсирующих» экосистемах, создающей впечатление «предсказания». На основе литературных данных у ряда видов прослежено существование подобной синхронизации размножения с ростом обилия кормов, действующей на основе совершенно разных регуляторных механизмов, не как редкого феномена, а как распространенного механизма регуляции размножения на популяционном уровне.

Практическая и теоретическая значимость работы.

Исследования механизмов регуляции функционирования естественных экосистем служат фундаментальной основой и необходимым эталоном для сохранения природных сообществ на обширных территориях. Для выявления способов поддержания и восстановления биocenозов необходимы не только детальные исследования биологии всех составляющих растительных и животных компонентов, но и комплексные исследования взаимодействий между систематически далекими видами. Зачастую эволюционно сложившиеся коадаптации значительно влияют на поддержание внутривидового гомеостаза живых организмов (Schaller, 2008; Lev-Yadun, 2016).

В густонаселенной европейской части России наименее нарушенные сообщества представлены на территории биосферных заповедников. К их числу относится расположенный в Среднем Поволжье Жигулевский государственный заповедник имени И.И. Спрыгина, значительная площадь которого покрыта широколиственными лесами. Исследования функциональной зависимости размножения дендрофильных млекопитающих от плодоношения основной лесобразующей породы – дуба черешчатого, а также влияния на репродукцию других древесных пород кверцетального комплекса призваны раскрыть механизмы поддержания гомеостаза в одном из основных типов экосистем Евразии.

Исследование биоценотических закономерностей делает вклад в создание теоретической базы для повышения эффективности охраны и поддержания экологического равновесия на территории Средне-Волжского Комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО – крупнейшей ООПТ Самарской области (443,9 тыс. га) – и основе ее экологического каркаса. Биосферный резерват был образован в 2006 г. как объединение Жигулевского заповедника, национального парка «Самарская Лука», памятников природы и прилежащих территорий. Заповедное ядро резервата – Самарская Лука – занимает особое место в формировании природных комплексов всего Поволжья и рассматривается как рефугиум животных и растений доледникового периода. Исследование механизмов поддержания экологического равновесия на территории резервата служит необходимой основой сохранения природных комплексов Самарской области и поддержания удовлетворительных экологических условий жизни населения.

Биосферные резерваты служат эталонным выражением концепции устойчивого развития, принятой мировым сообществом в качестве основной парадигмы поддержания деятельности человека на урбанизированных территориях

(Йоханнесбургская декларация по устойчивому развитию, 2002; Итоговый документ... «Будущее, которого мы хотим», 2012). Для реализации этого приоритета была предложена схема равноправного гармоничного сочетания трех основных элементов устойчивого развития, включая экономический, социальный и экологический (Розенберг и др., 2012). В отличие от других ООПТ России, биосферный резерват включает три элемента: охраняемое заповедное ядро, буферную зону и гибкую переходную зону (из Севильской стратегии, 1996 г.). На данном этапе необходима разработка подходов в научной и природоохранной деятельности биосферных резерватов: в РФ, как и в некоторых других странах, биосферным резерватам не придан статус ООПТ, несмотря на высокий международный природоохранный авторитет этих территорий. Современная методология проведения научных исследований, способы поддержания природоохранных режимов и разработка допустимых методов управления экосистемами находятся в стадии формирования.

Изучение биологии видов и их экологических взаимосвязей на территории биосферных резерватов служат примером фундаментальных исследований в заповедной зоне, когда ООПТ выступает «природной лабораторией» естественных процессов. Исследования на территории биосферных резерватов выступают как значительным ресурсом сведений по функционированию популяций в малонарушенных местообитаниях и материалом для теоретических обобщений, так и научной базой для создания программ их сохранения (Solari et al., 2006; Pino-Del-Carpio et al., 2010; Madikiza et al., 2019; Moyses et al., 2020).

Полчок в глобальном масштабе остается слабо изученным видом. Несмотря на то, что начиная с 1990 г. регулярно проводятся международные конференции по соневым грызунам, изучение полчка проводится отдельными исследователями в небольшом числе стран на ограниченных участках (Jurczyszyn, Zgrabczynska, 2007; Ściński, Borowski, 2008; Brooks et al., 2012; Juškaitis, Augutė, 2015). Исключение составляет Германия, где подробные исследования биологии вида ведутся со второй половины прошлого века, отражены в монографиях и обзорных статьях (Konig, 1960; Vietinghoff-Riesch, 1960) и в настоящее время идут во многих направлениях (Bieber, 1998; Schlund et al., 2002; Fietz et al., 2004; Ruf et al., 2006; Sailer, Fietz, 2009; 2011a; Bieber, Ruf, 2012; Fietz, 2012; Ruf, Bieber, 2020a, b).

В России история изучения полчка насчитывает более 250 лет (Паллас, 1773; Эверсман, 1850; Формозов, 1928; Спангенберг, 1929, 1935; Гептнер, 1932; Огнев, 1947; Попов, 1960; Айрапетьянц, 1983; Графодатский, Фокин, 1993). Однако исследования биологии сонь были практически прекращены с распадом Советского Союза. Обобщающими монографиями были «Сони» Айрапетьянц (1983) и «Сони Юго-Запада СССР» Лозана с соавторами (1990). Также вышла энциклопедическая сводка «Сони (Myoxidae) мировой фауны» Россоломо с соавторами (2001). В Жигулевском заповеднике исследования полчка были начаты в 2003 г. Здесь получены обширные данные по демографической структуре популяции, размножению, питанию, поведению вида. Работа по исследованию биологии сонь на Жигулевской возвышенности, выступающей заповедным ядром

Средне-Волжского биосферного резервата ЮНЕСКО, служит заполнению огромного российского «белого пятна» на карте современных исследований.

Положения, выносимые на защиту:

1. Несмотря на сходные экологические ниши, в сообществе дендрофильных грызунов регуляция интенсивности размножения резко отличается у доминантного вида – желтогорлой мыши – и малочисленного вида – полчка. Рождение потомства самками мышей регулируется преимущественно за счет изменений репродуктивной активности самцов, в то время как у сонь решающую роль играет доля самок с полной резорбцией эмбрионов.

2. Лимитирующим фактором в репродуктивной регуляции модельных видов служит обилие незрелых кормов, выполняющих функцию источника необходимых питательных веществ для поддержания разных этапов размножения.

3. Репродуктивная регуляция полчка значительно отличается в разных географических популяциях. В оптимуме ареала регуляция размножения сонь сходна с выявленной у желтогорлой мыши, при этом во всех трех случаях рождение потомства либо его отсутствие определяется будущим урожаем кормов, создающим впечатление «предсказывания» обилия пищи для потомства.

4. Механизмы репродуктивной регуляции могут быть сходными у систематически далеких таксономических групп млекопитающих. Фактор питания имеет интегральное значение и воздействует на интенсивность размножения на всех уровнях организации. На популяционном уровне регуляции появляется явление опережающего размножения, служащее не уникальным феноменом, а одной из форм синхронизации размножения и роста обилия кормов.

Соответствие паспорта научной специальности. Результаты исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), конкретно направлению исследований: 3. Популяционная экология – структура, динамика и механизмы регуляции популяций. Демография. Пространственная структура популяций. Этологическая и социальная структура. Популяционные стратегии организмов.

Внедрение результатов исследования. Результаты исследования внедрены в учебный процесс Кафедры экологии, ботаники и охраны природы Самарского национального исследовательского университета имени академика С.П. Королева. Научные данные, послужившие основой диссертации, используются при проведении летней практики, организованной ФГБУ «Жигулевский государственный природный заповедник имени И.И. Спрыгина», для студентов Самарского, Пензенского, Тюменского, Санкт-Петербургского и других университетов, также включены в ежегодный научный отчет Жигулевского заповедника «Летопись природы», выполняемый в рамках Государственного задания, за 2003–2023 годы и отражены в итоговых научных отчетах ИЭВБ РАН за 2020–2023 годы.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены и обсуждены на 20 международных, 9 всероссийских и 7 региональных конференциях, в том числе: XII Международном Териологическом Конгрессе (Анкоридж, США, 2023 – дистанционное участие); X Международном

Териологическом Конгрессе (Мендоза, Аргентина, 2009), VIII Европейском Териологическом Конгрессе (Варшава, Польша, 2019); XVI международной конференции по биологии грызунов «Грызуны и среда» и Объединенном симпозиуме VI Международной конференции по биологии грызунов и контролю вредителей и XI Конференции «Грызуны и среда» (Потсдам, Германия, 2018; Мышкин, Россия, 2008), XII, X, IX, VII и VI Международных конференциях по соневым грызунам (Ветцлар, Германия, 2024 – дистанционное участие; Льеж, Бельгия, 2017; Остриц, Германия, 2011; Сомерсет, Англия, 2008; Седльце, Польша, 2005), совещании ЮНЕСКО «Роль биосферных резерватов крупных речных бассейнов и их устойчивого развития в местном, региональном и международном контексте» (Венеция, Италия, 2015), XII Международной научно-практической конференции «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее» (Хвалынский, 2025), Международных совещаниях «Териофауна России и сопредельных территорий» (Москва, 2022, 2016, 2011, 2007), Международной конференции «Инновационные подходы к обеспечению устойчивого развития социо-эколого-экономических систем» (Тольятти, 2018, 2015), Международной конференции «Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6» (Тольятти, 2018), VIII Международной конференции «Заповедники Крыма – 2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление», конференции ассоциированных школ ЮНЕСКО «Климат. Вода для жизни. Человек» (Самара, 2016), Всероссийском популяционном семинаре с международным участием памяти Н.В. Глотова (Нижний Тагил, 2024), Всероссийской конференции «Актуальные проблемы особо охраняемых природных территорий» (Тольятти, 2023, 2020, 2013), Всероссийской научно-практической конференции, посвященной 95-летию создания Жигулевского заповедника «Жигулевский заповедник: результаты и перспективы научных исследований» (Жигулевск, 2022), Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора В.Г. Очева «Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии» (Тольятти, 2021), Всероссийской научной конференции «Современные проблемы паразитологии и экологии» (Тольятти, 2018), Всероссийской научной конференции «Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных» (Пенза, 2016), круглом столе «Устойчивое развитие ООПТ» (Сенгилей, 2020), круглом столе «ООПТ в изменяющемся мире» (Тольятти, 2019), Заседании Комиссии по предупреждению и ликвидации чрезвычайных ситуаций г. Жигулевска (Жигулевск, 2019), круглом столе «Чур. Заповедано!»: роль природных резерватов в сохранении ландшафтов и биоразнообразия» (Тольятти, 2018), круглом столе «Особо охраняемые природные территории Самарской области. Современное состояние. Направления развития» (Самара, 2018), научно-практическом семинаре «Научные исследования и разработки – как основа развития всех видов деятельности на ООПТ» (Нижний Новгород, 2018), межлабораторном коллоквиуме ИПЭЭ РАН им. А.Н. Северцова (Москва, 2025), расширенном заседании Тольяттинского отделения Русского Ботанического общества (Тольятти, 2023) и научно-техническом совете Жигулевского заповедника (Бахилова Поляна, 2020).

Публикации. По материалам диссертации опубликованы 49 научных работ. Из них 22 статьи в российских и зарубежных журналах, рекомендованных ВАК и индексируемых в системах цитирования RSCI, Web of Science и Scopus, 4 статьи в других журналах, 22 тезиса докладов на международных, всероссийских и региональных конференциях, одна написанная в соавторстве книга и один очерк в книге.

Личный вклад автора. Автор лично участвовала в постановке задач, проведении полевых исследований и разработке дизайна экспериментальных исследований, обработке, анализе и интерпретации полученных результатов, а также подготовке публикаций по результатам работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 371 странице машинописного текста и состоит из введения, восьми глав, выводов, списка литературы, включающего 881 источник, и приложения. Работа иллюстрирована 106 рисунками и 33 таблицами.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность научным консультантам д.б.н., чл.-корр. РАН проф. Г.С. Розенбергу (ИЭВБ РАН) и д.б.н. проф. С.В. Саксонову (ИЭВБ РАН) за помощь и поддержку, д.б.н. О.А. Розенцвет (ИЭВБ РАН) и д.б.н. Г.Н. Табаленковой (Коми НЦ УрО РАН) за помощь в проведении анализов, к.б.н. доц. И.В. Дюжаевой (Самарский ун-т) за помощь в анализе материалов и содействие, к.б.н. Е.В. Кузнецовой (НИИМЧ), к.б.н. О.В. Осиповой (ИПЭЭ РАН) и д.б.н. Е.Г. Потаповой (ИПЭЭ РАН) за помощь в анализе данных и обсуждении результатов, коллегам из ИЭВБ РАН и Жигулевского заповедника за поддержку и помощь в реализации исследований, коллегам из ИПЭЭ РАН за помощь в интерпретации данных и представлении работы, коллегам-специалистам по соням из разных стран за возможность плодотворного научного обмена, особенно д-ру К. Бибер и д-ру Т. Руфу (Институт Ветеринарной медицины, Вена, Австрия), руководителю Агентства по охране природы В. Пилатсу (Сигулда, Латвия), д-ру Д. Пилате (Даугавпилский ун-т, Латвия), д-ру Р. Юшкайтису (Центр исследований природы, Вильнюс, Литва), д-ру П. Адамику (Ун-т Палакки, Чехия), д-ру Р. Трауту (Консалтинговое агенство Рэббитвайз-плюс, Великобритания) и Свену Бюхнеру (Гиссенский ун-т им. Ю. Либиха, Германия) за поддержку в сложных условиях, В.В. Шебаршенко за предоставленные фотографии, с.н.с. Жигулевского заповедника В.П. Вехнику и А.В. Вехник за помощь и терпение на всех этапах работы, а также родным и близким за помощь и участие.

Работа выполнена в рамках научной темы № 1023062000002-6-1.6.20;1.6.19 и поддержана грантами РФФИ № 09-04-09387, 17-44-630288 и РНФ № 24-24-00350.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ. РЕГУЛЯЦИЯ РАЗМНОЖЕНИЯ НАЗЕМНЫХ ПЛАЦЕНТАРНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Регуляция численности млекопитающих служит одной из центральных и глубоко исследованных проблем в современной экологии животных. Разработаны широко используемые экологами гипотезы регуляции численности, подтверждаемые на многочисленных примерах (см. обзор Роговин, Мошкин, 2007; Fryxell, 1998). В то же время, более узкая проблема – регуляция размножения –

является несопоставимо менее изученной и исследуется в основном на практически значимых либо исчезающих видах (Wildt et al., 2003; Jewgenow, Songsasen, 2014).

Для систематизации данных по репродуктивной биологии видов, выявления общих закономерностей и определения положения опережающего размножения среди других механизмов были рассмотрены примеры факторов, влияющих на интенсивность репродукции млекопитающих. Конечно, любая классификация является искусственной, но структурирование уровней регуляции размножения, как и любой обширной области знаний, наглядно раскрывает «белые пятна» и наиболее перспективные области исследований. В обзоре собраны данные по репродуктивной биологии более 140 видов млекопитающих (рис. 1). Выделены четыре уровня регуляции размножения у самок и приведены примеры воздействий на каждом уровне, за исключением гормональных аспектов (рис. 2).

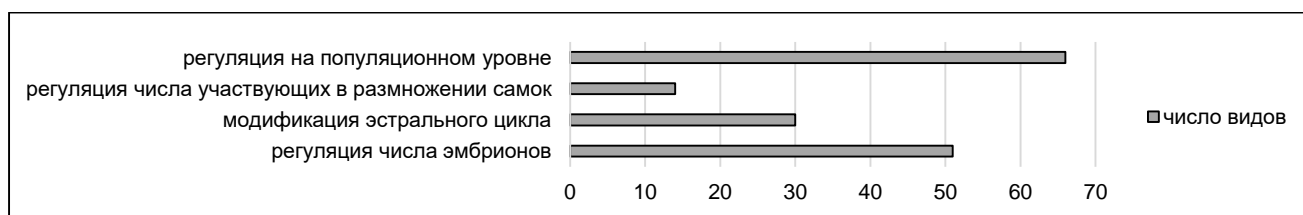


Рис. 1. Число рассмотренных в обзоре видов млекопитающих (N=142) с изученными механизмами репродуктивной регуляции на разных уровнях

1.1. Регуляция числа эмбрионов

Регуляция на этом уровне влияет на число потомков в конкретном выводке самки, участвующей в размножении. Определяющими здесь служат воздействия локальных факторов окружающей среды и физиологическое состояние самки в период вынашивания детенышей.

Наиболее распространенным механизмом регуляции числа детенышей является эмбриональная резорбция (Слудский, 1956; Нуруллина, 1957; Воронцов, 1961; Ивантер, 1975; Лобков, 1999; Туманов, 2003; Conoway, 1955; Bruce, 1966; Krackow, 1992; Bouchard et al., 2001; Stott, Wight, 2004; Owusu et al., 2010 и мн. др.). У верблюдовых (Camelidae) эмбриональная смертность часто связана с невозможностью правого рога матки к поддержанию беременности (Bravo, Sumar, 1989; Fernández-Baca, 1993), а также существуют механизмы, препятствующие многоплодной беременности (Fowler, 1990; Vaughan, Tibary, 2006).

Рацион питания может оказывать влияние на соотношение полов потомства (Rivers, Crawford, 1974; Labov et al., 1986; Kwong et al., 2000; Krackow et al., 2003; Rosenfeld et al., 2003; Rosenfeld, Roberts, 2004). Нарушения в развитии эмбрионов могут быть связаны с нарушениями в питании (Elrod, Butler, 1993; Lane, Gardner, 1994; Parr, 1987). Непосредственное влияние оказывают яды, содержащиеся в растениях (Ashworth, 1999; Dunne et al., 1999; McEvoy et al., 2000).

Регуляцией числа потомков можно считать паузы в ходе размножения, приводящие к снижению рождаемости в определенный период времени, подтвержденные у более ста видов млекопитающих (Терновский, 1977; Brinklow, Loudon, 1993; Bernard, Cumming, 1997; Zhang et al., 2009; Orr, Zuk, 2014 и др.).

К этому же уровню регуляции размножения следует отнести проявления материнских эффектов (Badyaev, 2008), в том числе концепцию влияния

эмбрионального развития на здоровье и жизнедеятельность (DOHaD concept), (Langley, Jackson 1994; Barker et al., 1989; Gluckman et al., 2007; Morgan, Watkins, 2014; Hoffman et al., 2017). Накоплено большое количество наблюдений взаимодействий между развитием эмбриона и здоровьем взрослых людей (Barker, 1995; Roseboom et al., 2000a,b; Perera, Herbstman, 2011; Alwasel et al., 2013).

1.2. Регуляция эстрального цикла

Структура эстрального либо менструального цикла млекопитающих определяет периоды, когда самки способны принимать участие в размножении в зависимости от физиологического состояния и факторов внешней среды. Этот уровень объединяет воздействия на потенциальное число выводков, которое может дать конкретная самка за определенный период времени.

Широко распространен у млекопитающих триггерный эффект присутствия самца на стимуляцию эструса (Назарова и др., 2007; Кропоткина, Феоктистова, 2011; Schinckel, 1954; Shelton, 1960; Watson, Radford, 1960; Hughes, 1964; Weir, 1971; Porton et al., 1987; Touma et al., 2001; Féron, Gheusi, 2003 и др.), в том числе известен «Брюс-эффект», при котором предъявление незнакомого самца может вызывать прерывание беременности и переход в состояние эструса (Bruce, 1959; Bruce, Parkes, 1961; Marsden, Bronson, 1965; Eccard et al., 2017, 2018).

Социальные взаимодействия могут влиять на возраст начала репродуктивной активности самок млекопитающих, включая роль «подготавливающих» феромонов самца (Schinckel, 1954; Brooks, Cole, 1970; Thomson, Savege, 1978; Knight, Lynch, 1980; Roberson et al., 1991; Burns, Spitzer, 1992; Fernandez et al., 1993; Bolanos et al., 1997 и др.) и синхронизирующий эффект предъявления самца на эструс самок (Shelton, 1960; Bronson, Marsden, 1964). Запах и присутствие самок оказывают противоположное влияние, в ряде случаев происходит ингибирование эструса (Bruce, 1966; Aron et al., 1971; Vandenbergh et al., 1972; Hasler, Conaway, 1973; Clee et al., 1975; Haigh, 1987; Drickamer, Mikesic, 1990; Féron, Gheusi, 2003).

У многих видов происходит послеродовой эструс (см. обзор Gilbert, 1984). При этом у самок могут одновременно протекать беременность и лактация (Vohralik, 1974; Norris, Adams, 1981; Woodside et al., 1987; Fortun-Lamothe, Prunier, 1999; Franceschini-Zink, Millesi, 2008 и др.).

У ряда социальных видов структура эстрального цикла самок и способность к рождению потомства могут находиться под влиянием иерархического положения особей (Creel et al., 1997; Herbst, Bennett, 2001; Bennett et al., 2009; Dengler-Crish, Catania, 2009; Van den Berghe et al., 2012).

Значительное влияние на эстральный цикл может оказывать питание. Изменяется периодизация эструса (Merson, Kirkpatrick, 1981; Monje et al., 1983; Stumpf et al., 1987) вплоть до подавления цикла (Marchlewska-Koj et al., 1994).

1.3. Регуляция числа участвующих в размножении самок

Регуляция числа участвующих в размножении самок определяет число особей, которые способны принести потомство в течение репродуктивного сезона в зависимости от внешних условий и от физического состояния конкретной особи (Евсиков, Мошкин, 1994; Novikov, Moshkin, 1998; Wingfield, Mukai, 2009). Широко известно влияние массы тела и условий питания самок на участие в размножении

(Огнев, 1940; Koford, 1957; Novoa, 1970; Sumar, 1985; Smith et al., 1994; Brown, 2000; Lee, 2001). У большинства видов млекопитающих энергетические затраты на размножение самок служат одним из решающих факторов для участия в репродукции (Pilastro et al., 1996; Laundre, Hernandez, 2003; Descamps et al., 2007).

Наиболее распространенной теорией, обобщающей регуляцию размножения на этом уровне, служит теория жизненных циклов, впервые сформулированная Вильямсом (Williams, 1966) и обобщенная Роффом (Roff, 1992) и Стернсом (Stearns, 1992, 2000). Теория объясняет вариации размеров животных при рождении, скорость роста, возраст полового созревания, количество детенышей, выживаемость и продолжительность жизни (Бабицкий, 2008; Clutton-Brock, 1984; Festa-Bianchet, King, 1991; Cameron et al., 2000; Zera, Harshmann, 2001; Dobson, Oli, 2001, 2008; Partridge et al., 2005; Beston, 2011; Robinson et al., 2012; Holt et al., 2014). У ряда зимоспящих млекопитающих большое значение для репродукции имеет периодизация размножения (Holmes, Landau, 1986; Rieger, 1996; Dobson et al., 1999; Franceschini-Zink, Millesi, 2008; Vasilieva, Tchabovsky, 2014).

Все большее распространение получает гипотеза ритма жизни, основанная на исследованиях индивидуальных различий особей. Животные с быстрым ритмом отличаются более активным поведением и более быстрыми жизненными циклами (Васильева, 2021; Careau et al., 2010; Réale et al., 2010; Dammhahn et al., 2018). Однако значительное влияние на индивидуальную изменчивость могут оказывать экологические условия (Haines et al., 2020).

1.4. Регуляция на популяционном уровне

Регуляция на популяционном уровне определяет периодичность и интенсивность размножения конкретной географической популяции. Она охватывает большинство особей в популяции, которым физиологические ограничения позволяют участвовать в репродукции.

У ряда видов существуют эндогенные механизмы зависимости репродуктивной активности от продолжительности светового дня (Frylestam, 1980; Bronson, 1989; Herbert, 1989; обзор Bronson, Heideman, 1994; Woodfill et al., 1994; Pendergast et al., 2001; Malpaux et al., 2002; Bradshaw, Holzapfel, 2007; Stokkan et al., 2007; Liu et al., 2018). У других видов период размножения приурочен к сезону дождей (Goss, 1983; Wallis, 1995; Madsen et al., 2006; Bronson, 2009).

Сезонность в размножении служит одним из самых ярких механизмов адаптации. Стимулом к началу размножения также может служить длина светового дня либо количество осадков (Powers et al., 1989; Lagerkvist et al., 1992; Amstislavsky, Ternovskaya, 2000; Douglas et al., 1994; Spady et al., 2007; Carey, 2014). У ряда видов четко прослеживаются изменения в разных широтах (Green et al., 1984; Mondain-Monval et al., 1984; Asa, Valdespino, 1998; Asikainen et al., 2003; Durbin et al., 2004; Minter, DeLiberto, 2008; Rodden et al., 2004; Souza et al., 2012).

Известны примеры влияния климатических изменений на периодизацию размножения (Bronson, 2009). Они связаны как с доступностью корма (Mduma et al., 1999; Sukumar, 2003; Granjon et al., 2005; Henttonen, 2018; Leirs et al., 2018), так и с периодизацией гибернации (Van Vuren, Armitage, 1991; Inouye et al., 2000).

У множества видов достоверно происходит снижение темпов размножения при повышенной плотности населения. Подобные механизмы хорошо изучены (Шилов, 1977; Назарова, 2008; Flowerdew, 1973; Rintamaa et al., 1976; Frylestam, 1980; Montgomery, 1979; Pucek et al., 1993; Lambin et al., 2018; Tkadlec, Losík, 2018 и мн. др.). Вопрос о том, действительно ли на динамику численности влияет непосредственно текущая плотность населения, а не внешние факторы, преимущественно обилие ресурсов, остается дискуссионным (Fryxell, 1998; Twigg, Williams, 1999; Stenseth et al., 2002; White, 2008).

Зависимость размножения от урожая доступных кормов подтверждена у многих видов (Карпухин, 1982; Gamelon et al., 2021; Jensen, 1982; Laine, Henttonen, 1983; Krohne, Burgin, 1990; Heideman, Bronson, 1993; McCracken et al., 1999; Blackwell et al., 2003; Clotfelter et al., 2007; Gamelon et al., 2021; обзоры Bronson, 2009; Famoso et al., 2018). Так, у ряда грызунов могут отсутствовать циклы в динамике численности в южных широтах (Turchin, Hanski, 1997; Wielgolaski, 1972; Lane, Henttonen, 1983; Bierman et al., 2006; White, 2011). Подтверждением зависимости репродукции от обилия кормов может служить отсутствие видимых репродуктивных плат у некоторых видов (Franceschini-Zink, Millesi, 2008; Lebl et al., 2011b). Роль пищевого фактора в размножении подтверждают эксперименты по искусственной подкормке (обзор Boutin, 1990; Kager, Fietz, 2009; Briau et al., 2025).

На этом уровне осуществляется регуляция по принципу опережающего размножения. Это рождение оптимального числа потомков до фактического урожая основных кормов, ведущее к синхронизации начала самостоятельного питания детенышей с периодом максимального обилия пищи (Boutin et al., 2006; Dantzer et al., 2020). Размножение восточного бурундука (*T. striatus*) происходит за несколько месяцев до созревания американского бука (*Fagus grandifolia*). Выявлена достоверная корреляция эпигенетической вариации весной и будущего урожая осенью (Bergeron et al., 2011, Leung et al., 2020). У белоногого хомячка наблюдалось трехкратное увеличение численности перед появлением периодических цикад (*Magicicada* sp.) (Marcello et al., 2008). У обыкновенной белки выявлена корреляция рождаемости в течение летнего сезона с будущим урожаем (Wauters et al., 2008).

В ряде работ описанные механизмы популяционной регуляции не классифицируются как опережающее размножение, хотя иллюстрируют синхронизацию появления потомства и пиков обилия пищи. Так, у белоногого хомячка выявлена зависимость размножения от будущего урожая семян сахарного клена (*Acer saccharum*) (Falls et al., 2007). У оленьего хомячка (*P. maniculatus*) обнаружена подобная синхронизация размножения с суммарным плодоношением псевдотсуги Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*) и западной тсуги (*Tsuga heterophylla*) (Gashwiler, 1979). У зайца в Австралии отмечены сходные закономерности (Stott, Harris, 2006). Обыкновенная лисица (*Vulpes vulpes*) увеличивает репродуктивные усилия в зависимости от будущей численности добычи (Lindström, 1988).

1.5. Регуляция репродуктивной активности самцов

Регуляция репродуктивной активности самцов млекопитающих изучена несравнимо хуже, чем самок. Только у 17 из более чем 140 видов, охваченных в обзоре, представлены данные как по самцам, так и по самкам. Распространено

мнение, что репродуктивная активность самцов не является лимитирующим фактором интенсивности размножения (Maynard Smith, 1977; Korn, 1989). Для оценки соотношения действия полового отбора на самцов и самок был предложен градиент Бейтмана (Bateman, 1948; Mills et al., 2007; Bergeron et al., 2011a, b).

В то же время, репродуктивная активность самцов должна регулироваться гораздо тоньше, чем самок, из-за обычно большего вклада в генетическое разнообразие популяций. Ряд исследованных примеров показывает, по крайней мере, отсутствие единого принципа регуляции участия в размножении самцов. У многих видов андроген-зависимый механизм готовности к спариванию связан с рационом питания (Fernández-Baca, 1993; Sumar, 1996; Brown, 1994; Vaughan, Tibary, 2006; Lane et al., 2010). Постоянное присутствие самок может оказывать ингибирующий эффект на их репродуктивную активность (Sumar, 1985, 1996; Brown, 2000). У отдельных видов существует социальное подавление функции гонад (Ganswindt et al., 2005; Brown, 2014). У ряда облигатных гибернаторов на репродуктивную активность самцов влияет успешность наживовки (Орлова, 1955; Ипатьева, 1970; Лобков, 1999; Arnold, Dittami, 1997; Millesi et al., 1999).

Подтверждением роли количества активных самцов в воспроизводстве популяции служит множественное отцовство (Jennions, Petrie, 2000; Schulte-Hostedde et al., 2004; обзор Wolff, Macdonald, 2004; Klemme et al., 2007; Lane et al., 2008; Raveh et al., 2010; Munroe, Koprowski, 2011; Potashnikova, Saian, 2018). Повышение числа спариваний может увеличивать репродуктивный успех (Ерофеева, Найдено, 2011; Fox et al., 2008; Bergeron et al., 2011b).

Имеется ряд исследований репродуктивной биологии самцов с позиций теории жизненных циклов. Эти исследования выявили, что энергетические затраты самцов могут быть сходными или даже превышать репродуктивные платы самок (Fietz et al., 2004; Partridge et al., 2005; Bradley, 2006; обзор Lane et al., 2010).

Роль самцов в регуляции интенсивности размножения подтверждается огромным количеством видов млекопитающих с индуцированной овуляцией (Терновский, Терновская, 1994; Назарова, 2008; Феоктистова, 2008; San-Martin et al., 1968; Milligan et al., 1974; Brown, Wildt, 1997; Van Sandwyk, Bennett, 2005; Snyman et al., 2006; Jewgenow, Songsasen, 2014 и мн. др.).

1.6. Закономерности регуляции размножения млекопитающих

Структурирование системы разных механизмов регуляции размножения позволило сделать ряд обобщений. Механизмы репродуктивной регуляции могут быть сходными у систематически далеких таксономических групп. У одного и того же вида могут одновременно реализовываться разные регуляторные механизмы на каждом уровне. Чем на более высоком уровне происходит регуляция, тем большее число особей она охватывает (рис. 2). Воздействие на более высоком уровне нивелирует эффекты, влияющие на более низких уровнях.

Фактор питания имеет интегральное значение и воздействует на интенсивность размножения на всех уровнях. На популяционном уровне появляется механизм опережающего размножения, которое выступает не уникальным феноменом, а закономерным регуляторным механизмом, служащим адаптацией к изменчивым кормовым условиям.



Рис. 2. Схема регуляции размножения у самок млекопитающих

Обширный пласт новых сведений и раскрытие новых закономерностей могут дать исследования репродуктивных ограничений самцов, т.к. роль репродуктивной активности самцов в регуляции размножения крайне недооценена. На данном этапе можно сделать предположение, что участие в размножении у самцов гораздо больше зависит от внешних условий, чем у самок.

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводили в горной части Жигулевского государственного природного биосферного заповедника имени И.И. Спрыгина – заповедной зоне Средне-Волжского Комплексного биосферного резервата ЮНЕСКО.

Глава 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1. Урожайность древесных пород. Оценку урожайности дуба и лещины в 2002–2023 гг. проводили глазомерно по 6-балльной шкале Каппера-Формозова, где 0 – неурожай, 5 – обильное плодоношение (Воронов, 1973). В 2017–2023 гг. дополнительно измеряли массу опавших желудей с помощью 10 конусов-опадомеров на круглом каркасе площадью 1 м². В 2017 г. аналогичные конусы устанавливали также для измерения урожайности лещины, однако весь урожай орехов расхищался грызунами непосредственно с ветвей задолго до созревания.

В 2017–2019 гг. был прослежен период созревания желудей. Раз в 10 дней с 10 помеченных веток дуба собирали по 15 желудей с начала формирования завязи до опадения семян. Их взвешивали и определяли среднюю массу одного желудя.

3.2. Отловы полчка. В 2003–2011 гг. животных отлавливали фабричными металлическими живоловками. Всего было заложено 16 учетных линий из 20 живоловок. Каждый год на протяжении периода отловов 2003–2011 гг. в конце июня – начале июля, когда активность зверьков обоих полов примерно одинаковая, в течение пяти дней проводили ежегодный мониторинг численности полчка. В 2007, 2008, 2010 и 2011 гг. в течение всего активного периода сонь с мая по октябрь проводили ежедневные учеты на трех постоянных линиях с максимальной численностью сонь для детального исследования репродуктивной активности. Короткие перерывы (1–3 дня) в учетах были только в дождливые дни. Показателем численности служило среднее число особей, отловленных на 100 ловушко-суток.

В 2016 г. была создана сеть из 200 искусственных гнездовых для полчка. Дуплянки размером 200×200×400 мм были расположены линиями по 20 штук на расстоянии 30 м одна от другой на высоте около 2.5 м. Заселяемость гнездовых определяли как долю дуплянок, в которых были обнаружены сони либо их гнезда. Проверку дуплянок в 2016–2021 гг. осуществляли два раза в месяц на протяжении активного сезона полчка. В 2022–2023 гг. учеты проводили один раз в месяц.

Всех отловленных полчков взвешивали на портативных весах «Emerald JE250» (Ohaus Corporation, США), определяли пол и возраст. По пропорциям тела выделяли три возрастные категории зверьков: сеголетки, годовалые, от двух лет и

старше. Репродуктивное состояние самок определяли методом анализа влагалищных мазков (Stockard, Papanicolaou, 1917; Bekyürek et al., 2002; Ochiogu et al., 2006). Учитывали также массу тела и состояние молочных желез. Репродуктивное состояние самцов устанавливали по внешним признакам. В 2003–2004 гг. проводили мечение полчков бриллиантовым зеленым красителем. Начиная с 2005 г. взрослых животных метили татуировками на ушных раковинах.

3.3. Отловы желтогорлых мышей. В 2003–2011 гг. в конце июня–начале июля численность желтогорлых мышей оценивали в ходе мониторинговых учетов дендрофильных грызунов (подробнее см. в предыдущем разделе). Для предотвращения повторной регистрации мышей метили раствором бриллиантового зеленого красителя. В 2007, 2008, 2010 и 2011 гг. подобные учеты проводили в течение активного сезона сонь с мая по сентябрь.

В 2017–2019 гг. отлов желтогорлых мышей живоловками проводили с начала появления завязи желудей до наступления холодных ночей в августе, когда высока вероятность гибели животных. Учеты проводили ежедневно, прерывая только в дни с интенсивными осадками. Ловушки устанавливали на деревьях двумя линиями по 25 штук на высоте 1.5–2 м в 10 м одна от другой.

Всех отловленных взрослых животных взвешивали на ювелирных весах «Emerald JE250» (Ohaus Corporation, США), определяли пол и возраст. По внешним признакам условно выделяли две возрастные категории зверьков: молодые (масса тела меньше 25 г) и взрослые. Всех отловленных животных метили раствором бриллиантового зеленого красителя. В начале исследований, в 2017 г., индивидуальное мечение животных не применяли, так как численность мышей была значительно выше, чем полчка. Затем в 2018–2019 г. мечение всех отловленных животных проводили дополнительно птичьими кольцами диаметром 4 мм (Benelux, Бельгия). Репродуктивное состояние мышей определяли визуально. В случае открытого влагалища самок учитывали находящимися в состоянии эструса. В случае закрытого влагалища самок считали неактивными, в том числе беременных. Отдельно учитывали лактирующих самок по внешним признакам. У самцов регистрировали особей с увеличенными семенниками.

3.4. Лабораторный эксперимент по определению триггерных факторов размножения. В 2016–2019 гг. было проведено экспериментальное исследование значения незрелых желудей в рационе питания беременных самок полчков как триггерного фактора успешного размножения. Ежегодно четырех беременных самок содержали в отдельных вольерах. Корм предоставляли в избыточном количестве. Двум самкам в ежедневный рацион питания включали зеленые желуди.

3.5. Анализ содержания гормонов в плазме крови полчка

В 2022 г. кровь брали на разных этапах репродуктивного цикла сонь в течение всего активного периода. Взятие крови производили из подъязычной вены одноразовой стерильной инъекционной иглой (21G; 0.8 x 40 мм) (Heimann et al., 2009). Определение концентрации гормонов в сыворотке крови животных проводилось в Лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН методом гетерогенного иммуноферментного анализа с помощью наборов реактивов компании «НВО Иммунотех» (Россия). Оптическую плотность

растворов в лунках планшета измеряли при длине волны 450 нм с помощью планшетного спектрофотометра Multiskan FC (Thermo Scientific, США). Всего собрано 55 проб крови самцов и 65 образцов от самок.

3.6. Анализ липидов и жирных кислот в основных кормах грызунов

Образцы желудей и орехов лещины собирали в конце июня и в конце августа, чтобы отследить изменения во время созревания семян. Липиды трижды экстрагировали смесью хлороформ-метанол (1:2, об.) с одновременным механическим разрушением тканей (Kates, 1972). Липиды разделяли методом тонкослойной хроматографии (ТСХ) (Rozentsvet et al., 2014). Нейтральные липиды (НЛ) разделяли на пластинах с силикагелем 10×10 см (Haapsalu), одномерных с двойным проявлением, сначала с толуолом:гексаном:муравьиной кислотой (140:60:1, об./об./об.) для всей высоты пластины, а затем гексан:диэтиловый эфир:муравьиная кислота (60:40:1, об./об./об.). НЛ определяли количественно с помощью спектрофотометра ПЭ-3000 УФ (Россия).

Жирные кислоты (ЖК) анализировали в форме их сложных метиловых эфиров (МЭЖК), которые получали кипячением липидов в 5% соляной кислоте в метаноле в течение 1 часа. Эфиры очищали препаративной ТСХ и анализировали с использованием системы газожидкостной хроматографии Crystal 5000.1 (Crystal 5000.1, Хроматек, Йошкар-Ола, Россия). Разделение эфиров проводили с использованием капиллярной колонки RESTEK (105 м×0.25 мм).

3.7. Сравнительный анализ аминокислот в желудях и орехах

Значение желудей и орехов как источника протеинов оценивали дважды в течение сезона вегетации. Аминокислотный состав сухой биомассы определяли на аминокислотном анализаторе AAA T-339 (Mikrotechna, Чехия) после гидролиза навески (100 мг в двух повторностях) в 6 N HCl при 105 °C в течение 24 ч. Содержание общего азота определяли с помощью элементного CHNS-O анализатора EA-1110 (Ceinstruments, Италия). Определение аминокислот проводилось в специализированной лаборатории Института биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук.

3.8. Анализ генетической структуры популяций полчка

Генетический анализ был выполнен в Лаборатории популяционной генетики Института ботаники г. Льежа (Бельгия). Образцы тканей 395 особей были получены из 47 точек ареала. ДНК извлекали с использованием набора «QIAGEN® DNeasy Tissue kit». Образцы были генотипированы по десяти микросателлитным локусам при использовании последовательности, определенной Хурнер с соавторами (Hürner et al., 2009). Амплифицированная ДНК была проанализирована на автоматизированном монокапиллярном аппарате ABI PRISM 310 Genetic Analyser (Applied Biosystems, США). Анализ проводили в программе STRUCTURE 2.3.4 (Pritchard et al., 2000).

3.9. Статистическая обработка данных

Для определения необходимых тестов данные проверяли на нормальность тестом Колмогорова-Смирнова. Достоверными считали различия с пороговым уровнем значимости $p \leq 0.05$. Для выборок, не подчиняющихся нормальному распределению, определяли медиану, минимальное и максимальное значение. При

анализе половой структуры использовали критерий χ^2 с поправкой Йетса. Для анализа зависимости наступления эструса мышей от массы тела, а также репродуктивной активности самцов полчка от массы тела использовали модель логистической регрессии. При анализе зависимости массы тела сонь и мышей от возраста и репродуктивного состояния применяли дисперсионный анализ.

Для определения корреляции средней массы желудей и доли участвующих в размножении мышей, взаимосвязи между оценками плодоношения дуба и лещины, между оценками урожайности дуба в баллах и массой желудей, собранных в конусы, а также между плодоношением дуба и предполагаемыми датами появления выводков использовали критерий ранговой корреляции Спирмена. Для выявления корреляции между заморозками в период цветения дуба и его плодоношением применяли критерий Тау Кендалла. При анализе влияния погодных факторов использовали линейные модели. При анализе липидного состава желудей и орехов достоверность изменений измеряли критерием χ^2 с поправкой Йетса.

Зависимость репродуктивной активности самцов от их возраста, а также зависимость рождаемости от урожая желудей в 2003–2011 гг. оценивали с помощью обобщенной линейной модели (GLMM) с поправкой Фирта (биномиальное распределение). Влияние возраста самок и факторов окружающей среды на размножение полчка оценивали с помощью обобщенной линейной модели (GLMM) с биномиальным распределением и логит-функции. Для анализа факторов, определявших размер выводка и время рождения потомства полчка, применяли обобщенные линейные модели (GLMM) для распределения Пуассона.

Для обработки количественных данных использовали программы “Statistica 10.0” и R ver. 4.2.3 (R Development Core Team, 2023).

Глава 4. ПЛОДОНОШЕНИЕ ДУБА И ЛЕЩИНЫ ЗА ИССЛЕДОВАННЫЙ ПЕРИОД

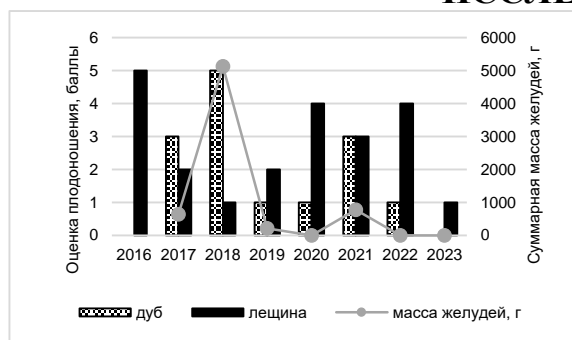


Рис. 3. Урожайность дуба и лещины на Жигулевской возвышенности в 2016–2023 гг.

На Жигулевской возвышенности дуб черешчатый находится на южной границе распространения. Он образует здесь смешанные леса с липой, кленом, вязом. Цветение происходит в начале мая, молодые желуди появляются с конца июня-начала июля. Опадение желудей происходит в августе-сентябре. Хорошие урожаи дуба практически никогда не повторяются два года подряд (рис. 3).

Основной древесной породой подлеска служит лещина (*Corylus avellana* L.). Цветение лещины происходит в апреле, созревание орехов начинается в июне. Разница в сроках плодоношения дуба и лещины составляет примерно полмесяца. Орехи начали появляться в 2017 г. с 15 июня, в 2018 г. – с 10 июня, в 2019 г. – с 12 июня. Желуди стали заметны в 2017 г. с 4 июля; в 2018 г. – с 26 июня, в 2019 г. – с 23 июня (рис. 4).

Наблюдения показали несинхронные изменения урожайности дуба и лещины по годам ($r_s = -0.36$, $S = 1140.65$, $p = 0.37$). Между оценками плодоношения дуба и массой желудей, собранных в конусы, наблюдалась сильная корреляция ($r_s = 0.91$,

$S=4.89$, $p=0.004$). Резкие изменения показателей урожайности древесных пород отражали значительно флуктуирующий характер их плодоношения. Так как период плодоношения желудей составил менее двух месяцев, а плодоношение лещины было еще более краткосрочным, кверцетальные сообщества на Жигулевской возвышенности служат ярко выраженным примером типичного «пульсирующего» сообщества с ограниченным периодом урожайности кормов.

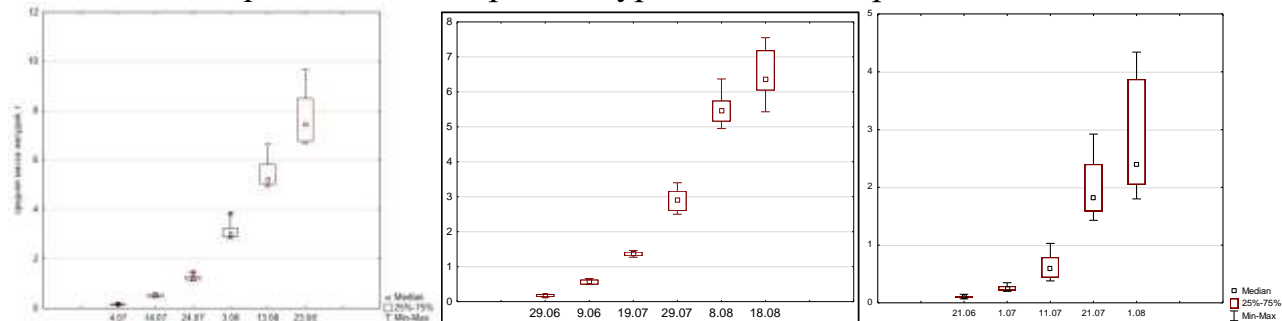


Рис. 4. Динамика созревания желудей в 2017–2019 гг. (слева направо)

Рассмотренная динамика продуктивности широколиственных пород представляет собой естественный эксперимент по исследованию доступности семян деревьев как триггера размножения. В период 2003–2011 гг. плодоношение лещины только однажды достигло четырех баллов, а в остальные годы не превышало трех баллов. Затем в течение трех лет (2016, 2020 и 2022 годы) хорошие урожаи лещины создали условия для размножения за счет питания альтернативным кормом. Точные причины повышения урожайности лещины неизвестны, однако роста плодоношения дуба не наблюдалось, что делает глобальное потепление маловероятной причиной для этого. В то же время, для других видов деревьев отмечены связанные с климатическими причинами изменения периодичности урожаев (Nussbaumer et al. 2016, Pearse et al. 2017; Clark et al. 2021).

Глава 5. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ГРЫЗУНОВ КВЕРЦЕТАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА

Структура сообщества дендрофильных грызунов кверцетального комплекса включает четыре вида, два из которых обычны в районе исследований и два очень малочисленны и встречаются нерегулярно. В диссертации проанализирована репродуктивная стратегия полчка как субдоминантного вида в сравнении с массовым доминантным видом грызунов – желтогорлой мышью, систематически далеким видом с наиболее сходной с полчком экологической нишей. В данном разделе приведены сведения по биологии как модельных видов, так и двух других дендрофильных видов. Исходная гипотеза сравнения заключалась в том, что благодаря более короткому периоду беременности и лактации желтогорлые мыши, в противоположность полчку, в течение осеннего пика размножения могут начинать размножение непосредственно в период обильного урожая желудей.

5.1. Белка обыкновенная (*Sciurus vulgaris*: Sciuridae, Rodentia)

В Жигулевском заповеднике белка очень немногочисленна. В разделе представлен анализ данных «Карточек регистрации животных и их следов» Жигулевского заповедника и Национального парка «Самарская Лука».

5.2. Полчок (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia)

Полчок – самый крупный представитель семейства Сони (Gliridae), ведущий ночной образ жизни, зимоспящий грызун, обладающий самым длительным гибернационным периодом среди млекопитающих России, который может превышать на Жигулевской возвышенности девять месяцев. Сони не делают зимних запасов корма и поддерживают свое существование за счет жировой ткани (Россолимо и др., 2001; Geiser, Ruf, 1995). Это типичный дендрофильный вид, предпочитающий убежища в дуплах деревьев. В оптимуме ареала четко прослеживается консорциальная связь распространения полчка с сообществами широколиственных лесов южноевропейского центра (Формозов, 1928). При этом в западных частях ареала распространение приходится на зону произрастания разных видов бука (*F. sylvatica*, *F. orientalis*) (Carpaneto, Cristaldi, 1994), а на Русской равнине ареал вида совпадает с ареалом дуба черешчатого (Огнев, 1947). Эта зависимость не проявляется на северной границе и в азиатской части ареала, а также при рассмотрении вертикального распространения сонь (Vekhnik, 2023). В свою очередь, зоны распространения бука и дуба намного обширнее современного распространения грызуна (Fang, Lechowicz, 2006; Eaton et al., 2016).

Основу питания полчка составляет растительная пища. По сравнению с грызунами умеренного пояса, питание полчка очень избирательно (Формозов, 1928), что связано с особенностью пищеварительного тракта вида – отсутствием слепой кишки (Воронцов, 1967; Россолимо и др., 2001; von Vietinghoff-Riesch, 1960; Juškaitis et al., 2015). В число основных кормов полчка на Жигулевской возвышенности входят желуди и орехи лещины, березовые крылатки, листья и грибы (Vekhnik, 2019, 2022). Беспозвоночные содержались лишь в 38.5% проб, при этом они чаще всего были случайно проглоченными вместе с растительной пищей и отражали экологические взаимосвязи сонь (Vekhnik, Dyuzhaeva, 2022).

5.3. Соня лесная (*Dryomys nitedula*: Gliridae, Rodentia)

Лесная соня на территории Самарской Луки является одним из самых редких видов грызунов. Приведены сведения из двух существующих карточек регистрации животных Жигулевского заповедника и собственные данные.

5.4. Мышь желтогорлая (*Sylvaemus flavicollis*: Muridae, Rodentia)

Желтогорлая мышь – один из наиболее массовых видов грызунов широколиственных лесов. Она связана в своем распространении с лесами, образованными преимущественно дубом и кленом. На севере и востоке границы распространения желтогорлой мыши довольно точно совпадают с границей ареалов дуба черешчатого и клена (*Acer platanoides*). Южная граница не идет до границы распространения дуба, в сильно разреженных насаждениях вид также не встречается (Щепотьев, 1975; Аверин и др., 1979).

Желтогорлая мышь относится к факультативным дендробионтам (дендрофилам). Характерной особенностью желтогорлой мыши является ее способность прекрасно лазать по деревьям, она может собирать семена непосредственно в кронах (Образцов, Штильмарк, 1957), охотно селится в дуплах (Лихачев, 1962; 1963; Громов, Ербаева, 1995). Убежищами могут служить кучи хвороста и дуплистый валежник (Заблоцкая, 1957). Кроме того, желтогорлая мышь роет норы (Свириденко, 1951а,б; Лихачев, 1962, 1963; Аверин и др., 1979).

Согласно карточкам встречаемости, максимальной численности желтогорлая мышь достигает в сосняках и средневозрастных лиственных лесах, затем идут старовозрастный лиственный лес, вырубки, каменистая степь и чистый осиновый лес. Данные учетов живоловками на деревьях попутно с полчком показали, что плотность населения желтогорлой мыши достигает своего пика в старовозрастных дубравах с хорошо развитым травяным покровом.

Питание желтогорлых мышей на территории Жигулевской возвышенности исследовала Снигиревская (1953) по содержимому желудков, что служит наиболее точным методом изучения рациона грызунов, однако в настоящее время применяется все реже по этическим причинам. Основным видом корма желтогорлой мыши здесь являются семена широколиственных пород деревьев. Исключительно семенные корма или с незначительным добавлением к ним зелени встречались в желудках большинства добытых экземпляров (93.3%). С середины июля до конца сентября содержимое желудков было представлено только ими.

Глава 6. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ ПОЛЧКА КАК ОТРАЖЕНИЕ ЕЕ ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ

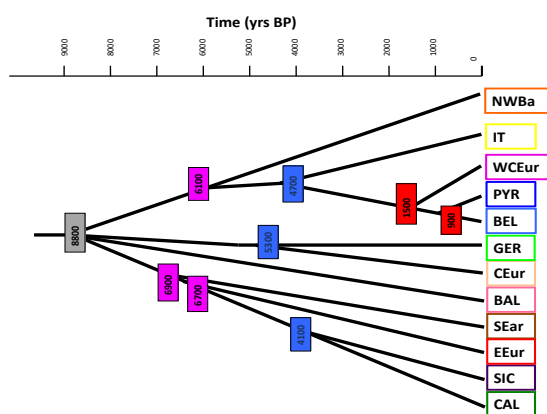


Рис. 5. Представление лучшего сценария, полученному на основе значений D_s и подтвержденному с помощью анализа ABC. Время дивергенции относится к средним значениям постериорных вероятностей, представленных на каждом сочленении (по: Michaux et al., 2019)

Генетическая структура лесных видов грызунов настолько тесно связана со структурой их местообитаний, что позволяет проследивать пространственную динамику распространения лесов во временном аспекте. С использованием образцов микросателлитной ДНК, собранных на протяжении всего ареала полчка, была проанализирована генетическая структура вида для выявления изменений, соответствующих постгляциальной реколонизации и их периодизации.

Выделены двенадцать групп популяций, относящихся к отдельным географическим кластерам (табл. 1, рис. 5):

(1) Северо-Западные Балканы (NWBa: Словения, Северо-Восточная Италия, Хорватия), (2) Бельгия (BEL), (3) Апеннинский полуостров (IT: Северо-Западная, Центральная и Южная Италия и Сардиния), (4) Балканы (BAL: Босния и Черногория), (5) Южная Италия (CAL: Калабрия), (6) Сицилия и Эоловы острова (SIC), (7) Восточноевропейская (EEur: Россия и Латвия), (8) Германия (GER), (9) Испания и Французские Пиренеи (PYR), (10) Запад Центральной Европы (WCEur: Юго-Восточная Франция и Швейцария), (11) Центральная Европа (CEur: Венгрия, Чехия), (12) Юго-Восток ареала (SEar: Турция и Македония) (Michaux et al., 2019).

Начальное расщепление главных линий в Европе происходило в начале голоцена. Дифференциация в юго-восточном регионе совпадала с периодом неолита примерно 7000–6000 лет назад. Дальнейшее расщепление в разных

регионах Европы, включая Центральную и Юго-Западную Европу, произошло примерно 5000–4000 лет назад. Заключительная фаза дивергенции внутри Западноевропейского региона произошла совсем недавно – в Средние века 1500–900 лет назад.

Табл. 1. Оценки мультилокусной генетической вариации для всех групп, состоящих из пяти и более особей. N – число образцов в группе; Rs – аллельное разнообразие с учетом размера выборки; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – наблюдаемая гетерозиготность; Fis – коэффициент инбридинга (по: Michaux et al., 2019)

Группы	N	Rs	Ho	He	Fis
BEL	70	1.8	0.18	0.18	0.199
PYR	70	3.6	0.37	0.51	0.283
WCEur	30	3.4	0.45	0.51	0.111
GER	26	2.6	0.23	0.33	0.367
EEur	65	2.2	0.14	0.19	0.255
CEur	10	3.7	0.43	0.56	0.234
IT	18	4.1	0.36	0.57	0.369
BAL	8	3.6	0.40	0.42	0.059
UK	11	3.4	0.56	0.57	0.122
WCEur	30	3.5	0.38	0.41	0.072
NWBa	59	3.6	0.41	0.45	0.165
SEar	5	2.0	0.26	0.27	0.012
SIC	19	6.0	0.48	0.75	0.358

Это предполагает, что генетическая дифференциация популяций могла происходить вследствие усиливающегося антропогенного воздействия на ландшафты, начавшегося в неолитический период в связи с переходом к сельскому хозяйству. Последняя фаза дифференциации происходила в период, известный интенсивным сведением лесов (Grimpel, 1976; Vechmann, 1990). Таким образом, все периоды дивергенции предполагают, что раннее антропогенное влияние могло значительно воздействовать на распространение полчка. Полученные результаты подчеркивают значение консервационных мер, направленных на предотвращение фрагментации широколиственных лесов.

Глава 7. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ДЕНДРОФИЛЬНЫХ ГРЫЗУНОВ КВЕРЦЕТАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА

7.1. Динамика численности и демографическая структура популяции полчка

7.1.1. Численность полчка при учетах живоловками в 2003–2011 гг.

Всего живоловками отловлена 421 особь за 9 лет исследований. Из них 70.5% отлавливались повторно (табл. 2). Число повторных отловов составило 956. Максимальное число повторных отловов в течение непрерывных учетов составило 9 в 2007 г., 11 в 2008, 12 в 2010 и 11 в 2011 годах.

Табл. 2. Число особей полчка, отловленных в 2003–2011 гг.

	Год									
	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011	Всего
Помеченных особей	0	0	71	89	57	89	6	22	59	393
Отловленных особей: самцов/самок	10/3	6/9	43/28	63/46	51/50	57/57	15/3	27/40	42/39	228/193

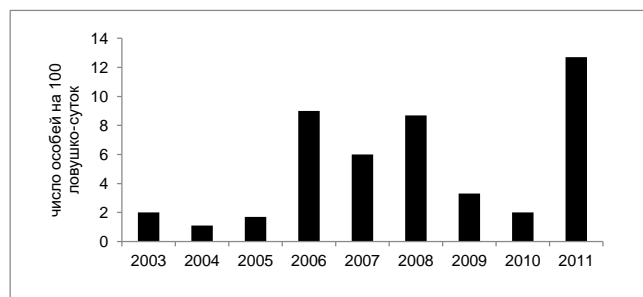


Рис. 8. Численность сонь на мониторинговых линиях в 2003–2011 гг.

Статистически достоверных закономерностей в динамике численности на мониторинговых линиях не выявлено. Зафиксированы подъемы численности в годы, следующие после предыдущих сезонов успешного размножения (2005, 2007 и 2010), за исключением 2004 года (рис. 8).

7.1.2. Численность полчка при учетах в дуплянках в 2016–2023 гг.

Дуплянки служили временными либо постоянными убежищами одиночных особей, групп и выводков полчка (табл. 3). Сезонная динамика численности зависела от периодизации гibernационного периода (рис. 9). Цикличности в многолетних колебаниях численности не обнаружено. Всего отловлены и помечены 452 особи и проанализированы параметры 328 немеченых сеголетков.

Табл. 3. Данные отловов полчка в искусственных гнездовых в Жигулевском заповеднике в 2016–2023 гг.

Год	Число отловленных взрослых особей	Число детенышей	Число повторных отловов	Число особей, помеченных в текущем году	Число особей, помеченных в предыдущие годы	Заселяемость гнездовых, %
2016	46	37	9	37	2	28
2017	76	42	18	22	6	27
2018	69	34	60	34	35	34.5
2019	98	74	93	70	28	39.5
2020	86	89	20	70	16	60.5
2021	60	74	114	44	16	55
2022	101	74	116	64	37	60
2023	57	0	13	36	21	32

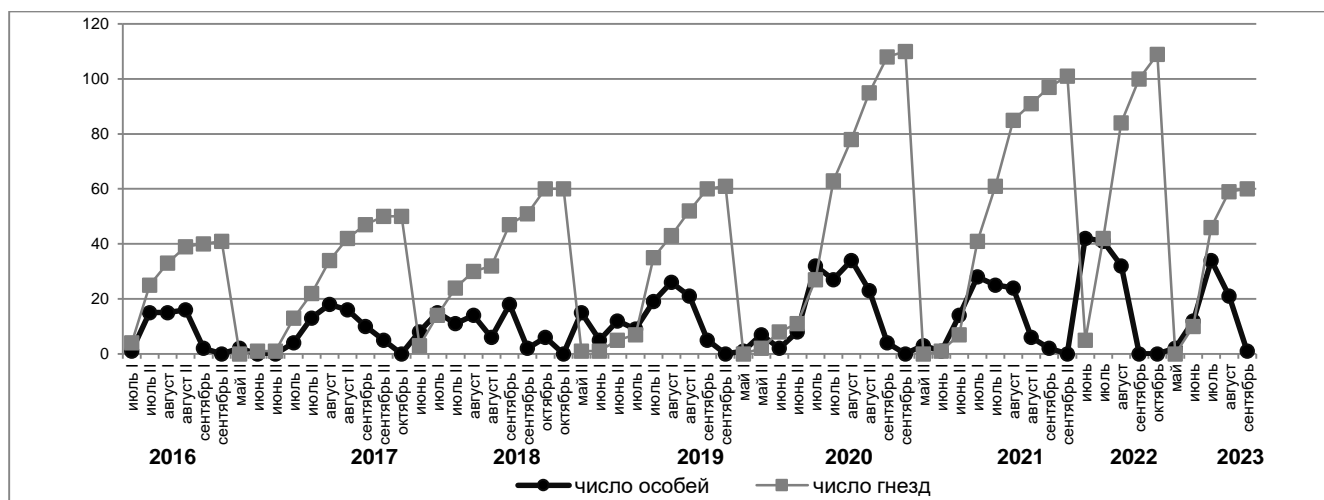


Рис. 9. Численность сонь в искусственных гнездовых на территории Жигулевского заповедника в 2016–2023 гг.

При сравнении с данными, полученными в ходе учетов живоловками, очевидно, что полчки обычно начинают массово заселять дуплянки значительно позже выхода из спячки – в июне-июле, после окончания периода спаривания. В период гона сони, скорее всего, используют естественные убежища. В сентябре же, напротив, в искусственных гнездовых остаются преимущественно самки с выводками. Самцы залегают в спячку раньше самок, выкармливающих детенышей.

7.1.3. Динамика возрастного состава популяции полчка

Максимальный возраст меченых особей составил 13 лет (2 особи в 2019 г.). Однако подавляющее большинство сонь доживают только до трехлетнего возраста. Отрицательная зависимость выживаемости от интенсивности размножения служит причиной значительных отличий в продолжительности жизни полчков на протяжении ареала (Вехник, 2017; Ruf et al., 2006; Pilastro, 2003).

Возрастная структура полчка резко отличалась по годам в зависимости от интенсивности воспроизводства (рис. 10). Массовое размножение определяло долю годовалых особей в популяции на следующий год. При учетах в дуплянках отличия были гораздо менее выраженными, чем при отловах живоловками.

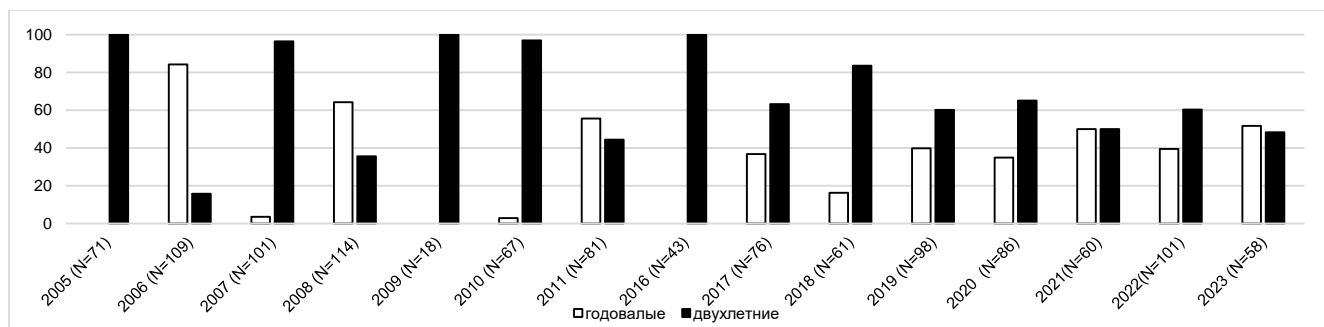


Рис. 10. Возрастная структура полчка в 2005–2023 гг. (в % от общего числа половозрелых особей).

7.1.4. Половая структура популяции полчка

В половой структуре жигулевской популяции сонь среди взрослых особей выявлено общее преобладание самцов 1.16:1 ($\chi^2=10.091$, $p=0.001$, $df=1$) (рис. 11).

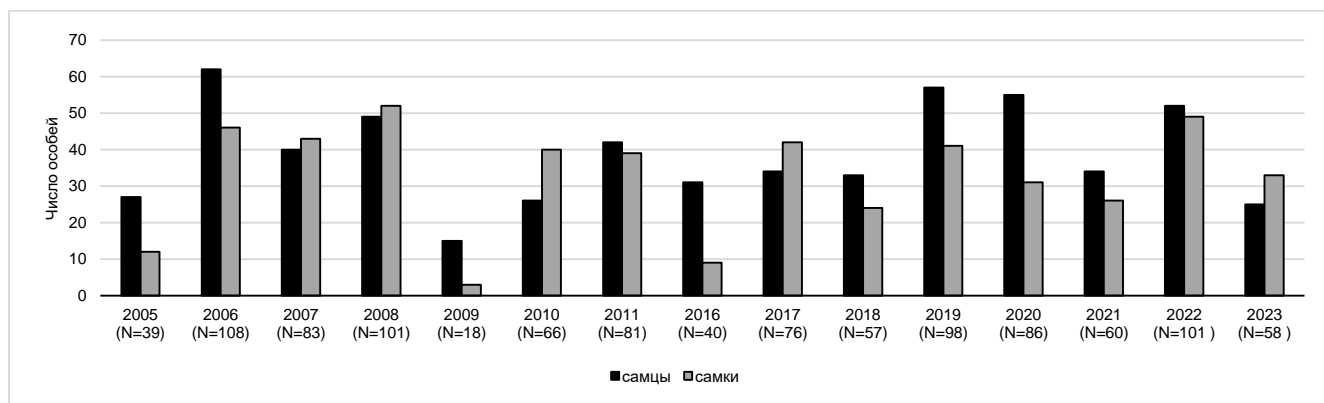


Рис. 11. Соотношение полов среди взрослых особей полчка в 2005–2023 гг.

Доминирование самцов в популяции не было стабильным на протяжении всего периода исследований. Самцы преобладали в 2005 г. ($2.25:1$, $\chi^2=14.75$, $df=1$, $p<0.001$), в 2006 г. ($1.35:1$, $\chi^2=2.19$, $df=1$, $p=0.14$), 2009 ($5:1$, $\chi^2=44.36$, $df=1$, $p<0.001$), 2011 ($1.08:1$, $\chi^2=0.14$, $df=1$, $p=0.71$), 2016 ($3.4:1$, $\chi^2=30.25$, $df=1$, $p<0.001$), 2018 ($1.38:1$, $\chi^2=2.5$, $df=1$, $p=0.11$), 2019 ($1.39:1$, $\chi^2=2.66$, $df=1$, $p=0.1$), 2020 ($1.77:1$, $\chi^2=3.66$, $df=1$, $p=0.06$), 2021 ($1.33:1$, $\chi^2=0.69$, $df=1$, $p=0.41$) и 2022 г. ($1.06:1$, $\chi^2=0.04$, $p=0.83$). Самки были более многочисленными в отловах 2007 г. ($1:1.08$, $\chi^2=0.13$, $df=1$, $p=0.72$), 2008 г. ($1:1.06$, $\chi^2=0.09$, $df=1$, $p=0.76$), 2010 г. ($1:1.54$, $\chi^2=4.5$, $df=1$, $p=0.03$), 2017 г. ($1:1.24$, $\chi^2=1.12$, $df=1$, $p=0.29$) и 2023 г. ($1:1.07$, $\chi^2=1.10$, $df=1$, $p=0.29$).

На соотношение полов в течение активного сезона влияли разные фенологические периоды. В начале лета значительно преобладают самцы, т.к. они первыми выходят из спячки. Во время гона их численность в отловах выше, чем самок, вследствие большей активности и большего размера индивидуального участка (Ściński, Borowski, 2008). В период беременности самок соотношение выравнивается, а в конце сезона доля самок в отловах заметно выше доли самцов из-за повышенной активности в период выкармливания потомства. Кроме того, значительное влияние на соотношение полов оказывает способ отлова животных. Так, в первый год после установки дуплянок самцы первыми начали осваивать

новые убежища, и их число резко превышало число самок. В конце лета, напротив, в искусственных гнездовьях остаются только самки с детенышами.

В выводах самцы были почти в два раза более многочисленными, чем самки, за исключением 2021 г. и 2022 г. Соотношение составило 2.1:1 в 2016 г. ($\chi^2=12.59$, $df=1$, $p<0.001$, $N=31$), 1.47:1 в 2017 г. ($\chi^2=3.63$, $df=1$, $p=0.06$, $N=42$), 1.27:1 в 2018 г. ($\chi^2=1.38$, $df=1$, $p=0.24$, $N=34$), 2.08:1 в 2019 г. ($\chi^2=12.34$, $df=1$, $p<0.001$, $N=34$), 1.55:1 в 2020 г. ($\chi^2=1.26$, $df=1$, $p=0.26$, $N=56$), 1:1 в 2021 г. ($N=38$) и 2022 г. ($N=74$).

7.2. Динамика численности и демографическая структура популяции желтогорлой мыши

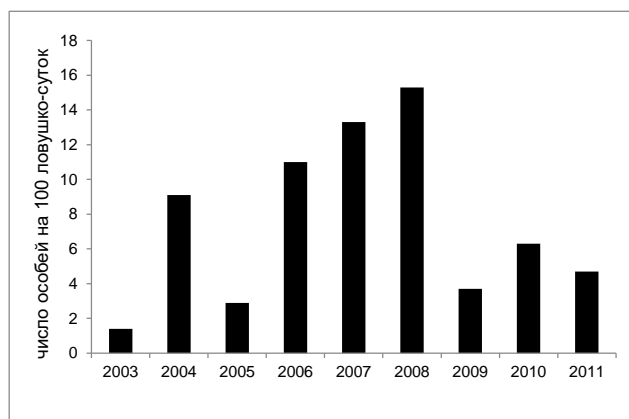


Рис. 12. Динамика численности желтогорлой мыши в 2003–2011 гг.

7.2.1. Динамика численности в 2003–2011 гг.

Динамика численности желтогорлой мыши оценивалась в ходе мониторинговых учетов дендрофильных грызунов. Каких-либо закономерностей в динамике численности вида выявить не удалось (рис. 12). Скорее всего, количество занимаемых живоловок не дает адекватного представления о численности из-за высокой попадаемости сонь и большого числа

срабатывающих вхолостую ловушек при высокой численности мышей. В других регионах численность желтогорлой мыши характеризовалась правильными циклами (Заблоцкая, 1957; Образцов, Штильмарк, 1957; Bergstedt, 1965).

7.2.2. Демографическая структура популяции желтогорлой мыши в 2017–2019 гг.

В 2017 г. живоловками были отловлены 176 мышей. Число повторных отловов составило 219. В половом составе отмечено общее преобладание самцов

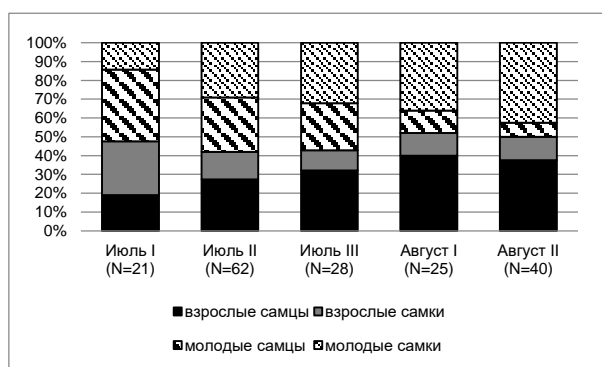


Рис. 13. Половозрастная структура популяции желтогорлой мыши в июле–августе 2017 г.

1.15:1. Среди взрослых особей соотношение составило 1.48:1, среди сеголеток, напротив, резко доминировали самки 3.7:1. На протяжении всего периода отловов доля молодых особей была значительной, что свидетельствует об успешном размножении мышей на протяжении предыдущего периода (рис. 13).

Прослеживалась тенденция к уменьшению доли в отловах взрослых самок и возрастанию доли взрослых самцов, что

обусловлено значительной элиминацией самок в ходе репродукции. Отсутствие закономерного увеличения доли молодых особей объясняется особенностями инструментов отлова, рассчитанных на взрослых особей. Подобные данные о значительном преобладании самок в жигулевской популяции получила и Снегиревская (1954).

В 2018 г. живоловками были отловлены 140 мышей. Число повторных отловов составило 332. В половом составе среди взрослых особей отмечено небольшое преобладание самцов 1.13:1; среди молодых зверьков, напротив, незначительно доминировали самки 1:1.07. В возрастной структуре видна тенденция к уменьшению доли в отловах взрослых особей и возрастанию доли сеголеток в течение летнего периода (рис. 14).

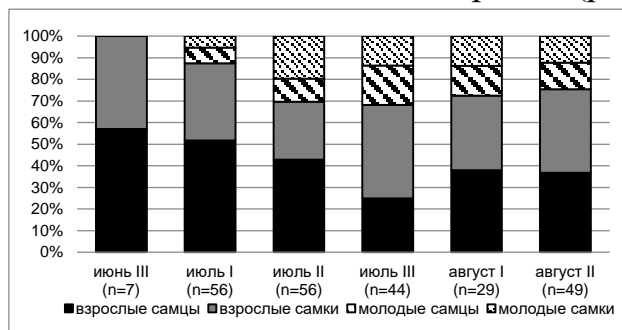


Рис. 14. Половозрастная структура популяции желтогорлой мыши на Жигулевской возвышенности в июне–августе 2018 г.

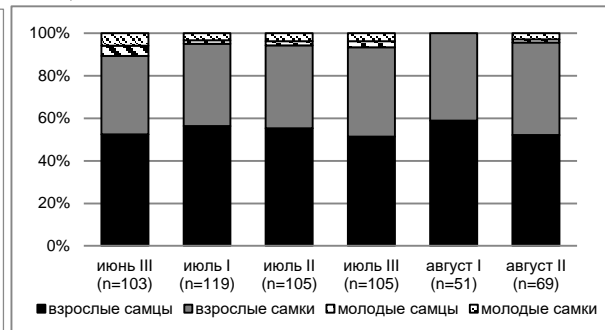


Рис. 15. Половозрастная структура популяции желтогорлой мыши на Жигулевской возвышенности в июне–августе 2019 г.

В 2019 г. были отловлены 213 мышей. Число повторных отловов составило 694. В половом составе среди взрослых особей отмечено небольшое преобладание самцов 1.04:1, среди молодых зверьков незначительно преобладали самки 1:1.24. В возрастной структуре доля сеголеток была крайне низкой (рис. 15). На протяжении всего периода отловов сохранялось небольшое преобладание самцов. В целом половозрастной состав популяции в этом году был подвержен наименьшим изменениям за весь период исследований.

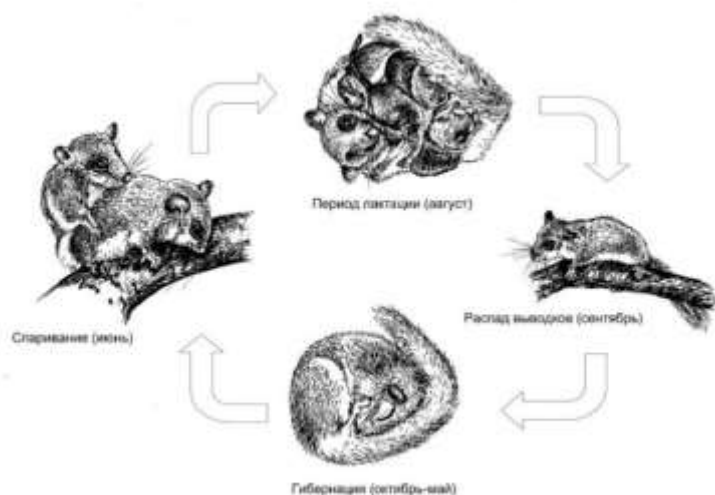


Рис. 16. Репродуктивный период полчка (по: Vekhnik et al., 2022)

7.3. Динамика репродуктивной активности полчка

Полчок — это преимущественно моноэстральный вид, дающий потомство один раз в год. Отмечены случаи повторных выводков в случае гибели детенышей (Holcová Gazárková, Adamík, 2016; Bieber et al., 2017). Особенностью репродуктивного периода полчка является зависимость его

продолжительности от длительности гибернации (рис. 16). Детеныши становятся половозрелыми после первой зимовки и сохраняют способность давать потомство на протяжении всей жизни.

7.3.1. Репродуктивная активность самок полчка

Репродуктивную активность сонь исследовали при отловах живоловками в 2007–2011 гг. и при учетах в дуплянках 2016–2023 гг. В репродуктивные годы и годы подавления размножения структура эстрального цикла отличалась (рис. 17).



Репродуктивный сезон в урожайные годы

Репродуктивный сезон в годы подавления размножения

Рис. 17. Схема эстрального цикла полчка в течение активного периода в репродуктивные годы и в годы подавления размножения.

В *репродуктивно успешные* годы после гибернационного периода у большей части самок наблюдается эструс, иногда отмечается короткий период анэструса или проэструса. Затем период беременности составляет около 30 дней. У яловых самок протекает метаэструс. Перед спячкой выкормившие детенышей самки переходят в состояние проэструса.

В 2007 г. и в 2010 гг. случаев резорбции эмбрионов зафиксировано не было. Яловые самки отмечались только в 2007 г. (9.3%) (рис. 18).

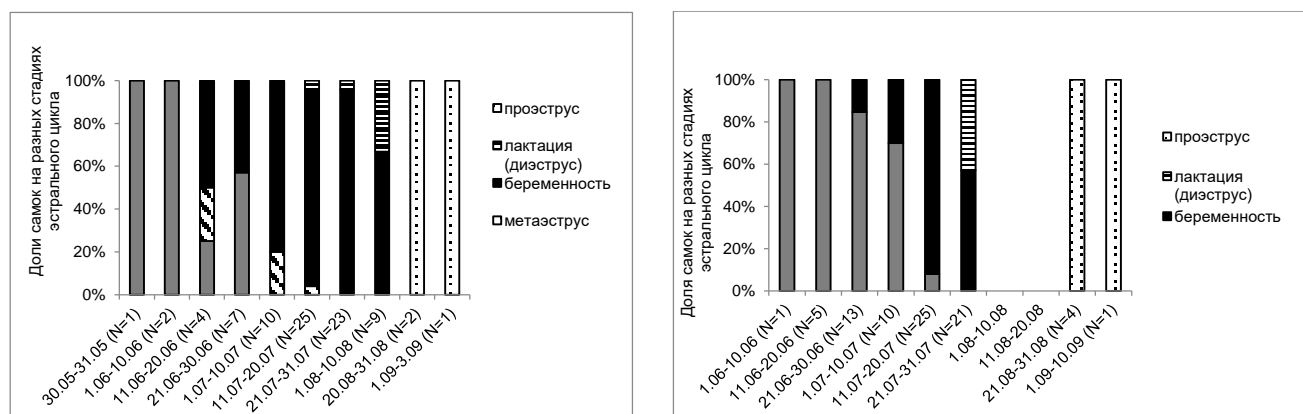


Рис. 18. Структура эстрального цикла самок полчка в 2007 г. (N=43) (слева) и 2010 г. (N=40) (справа).

В 2016 г. 50% самок были отловлены только в период вынашивания детенышей. Затем 20.3% самок были отловлены кормящими. Случаев резорбции эмбрионов зафиксировано не было (рис. 19). В 2018 г. 20.3% самок были отловлены лактирующими. В 2021 г. и 2022 гг. резорбция эмбрионов отмечалась у небольшой части особей (соответственно 4% и 15.4%) (рис. 20).

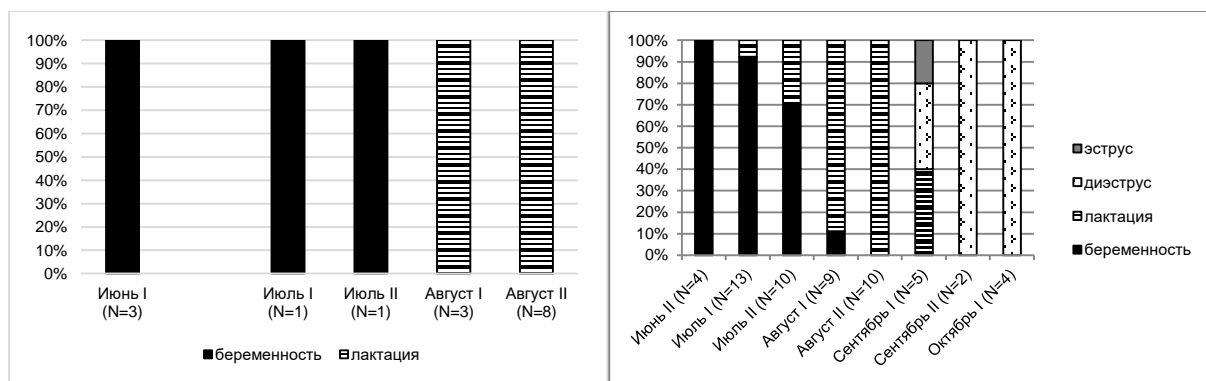


Рис. 19. Репродуктивный период самок полчка в 2016 г. (N=18) (слева) и 2018 г. (N=30) (справа).



Рис. 20. Репродуктивный период самок полчка в 2021 г. (N=26) (слева) и 2022 г. (N=49) (справа).

В годы *подавления размножения* последовательность фаз эстрального цикла до беременности у разных самок протекала примерно в то же время, что и в репродуктивные годы. После беременности наблюдались фазы метаэструса и затем диэструса, служащие подтверждением резорбции.

В 2008 г. 46.2% самок были отловлены в фазе метаэструса. У 17.3% не размножавшихся самок наблюдали диэструс. В 2011 г. доля самок, у которых точно была установлена полная резорбция, составила 89.7% (рис. 21).

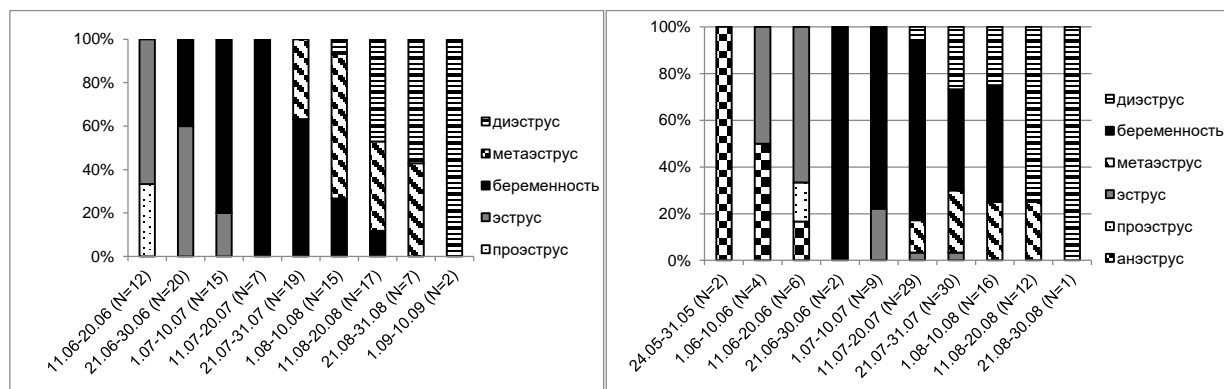


Рис. 21. Структура эстрального цикла полчка в 2008 г. (N=52) (слева) и 2011 г. (N=39) (справа)

При учетах в дуплянках отличия в интенсивности репродукции были не так выражены. В 2017 г. резорбция была подтверждена у 40.5% самок, в 2019 г. – у 25%. В 2020 г. резорбция наблюдалась у 16.1% особей, в 2023 г. ни одна из самок не дала потомство (рис. 22, 23).

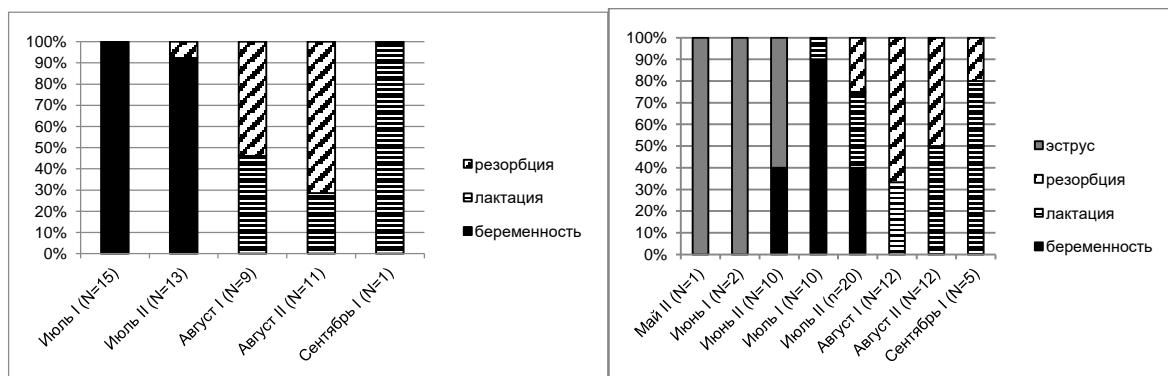


Рис. 22. Репродуктивная активность самок полчка в 2017 г. (N=42) (слева) и 2019 г. (N=41) (справа)

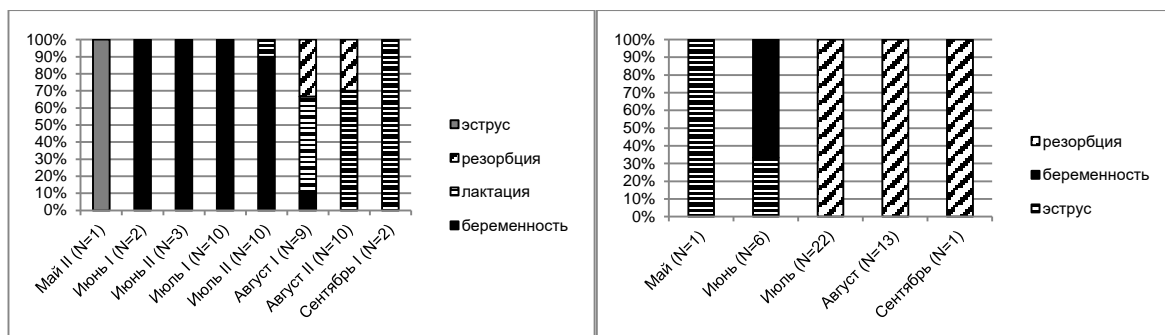


Рис. 23. Репродуктивная активность самок полчка в 2020 г. (N=31) (слева) и 2023 г. (N=33) (справа)

При анализе полученных данных видны значительные искажения, вызванные методами учета с помощью живоловок либо в искусственных гнездовьях. Так, при учетах живоловками в 2017 г. доля самок с резорбцией эмбрионов составила 40% и лактирующих самок 32% от общего числа отловленных самок, а при учетах в дуплянках 41.2% самок с резорбцией и 52.9% лактирующих самок. В 2019 г. доля самок с резорбцией эмбрионов в живоловках составила 35.7%, лактирующих 14.3% и при учетах в дуплянках соответственно 19.2% и 53.8%. Подобные искажения могли быть вызваны тем, что в старовозрастных смешанных лесах естественных убежищ достаточно для обитания сень в течение всего активного сезона. В конце лета только самки с детенышами остаются в дуплянках, нерепродуктивные самки залегают в спячку и не отлавливаются. Сходная периодичность размножения наблюдалась в лесах с преобладанием дуба на территории Литвы (Juškaitis, Augutė, 2015a). На территории Грузии, Молдавии и Украины пропусков размножения не обнаружено (Спангенберг, 1929; Лозан и др., 1987; Самарский, Самарский, 1980).

Резорбция эмбрионов у большинства видов плацентарных млекопитающих обычно наблюдается у отдельных особей и затрагивает только часть эмбрионов (например, Нуруллина, 1957; Ивантер, 1975; Лобков, 1999; Туманов, 2003; Stott, Wight, 2004). У полчка на периферии ареала полная резорбция эмбрионов приобретает регулярный массовый характер и становится основным элементом механизма регуляции рождаемости молодняка. Период отсутствия детенышей у полчка был зафиксирован на территории Жигулевского заповедника также Снигиревской (1954). Некоторые данные указывают на более широкое распространение явления массовой резорбции у полчка (Jurczyszyn, личное сообщение; Ściński, Borowski, 2005), в том числе в центре ареала (Vietinghoff-Riesch, 1960; Fietz et al., 2009).

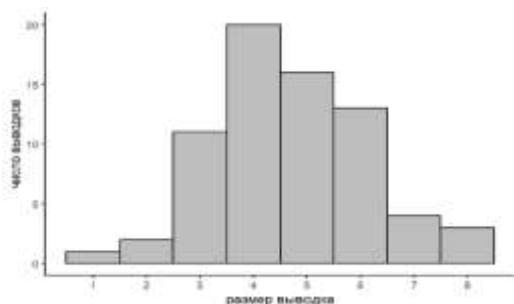


Рис. 24. Размер выводков полчка на Жигулевской возвышенности в 2016–2022 гг.

7.3.2. Характеристика выводков полчка

Размер выводка составил 4.7 ± 0.17 детенышей (рис. 24). Период рождения детенышей продолжается более месяца. На протяжении ареала размер выводка достоверно не отличается, за исключением Ирана (Даль, 1954; Fietz et al., 2005; Naderi et al., 2013).

7.3.3. Репродуктивная активность самцов

В течение всего периода отловов живоловками ежегодно наблюдалась репродуктивная активность большинства самцов – от 57.1 до 100% от всех

отловленных самцов. Доля неактивных самцов составляла от 0 до 14.3%. Она зависела от возраста. В годы массового размножения обычно доминировали двухлетние и более старшие особи. В годы подавления размножения преобладали годовалые самцы, не окончившие рост, и, соответственно, их периоды активности были короче ($\text{estimate}=1.749$, $\text{SE}=0.836$, $z=2.09$, $p=0.036$). Они принимали участие в размножении в зависимости от массы тела, в свою очередь, зависящей от даты рождения зверьков в предыдущем году (модель логистической регрессии: в 2006 г. $\chi^2=15.4$, $p<0.001$; в 2008 г. $\chi^2=10.1$, $p=0.001$, в 2011 г. $\chi^2=6.26$, $p=0.012$).

При учетах в дуплянках значительное влияние на общую картину репродуктивной активности самцов оказывала их крайне низкая доля в отловах в начале активного периода. Так, в 2016 г. был отловлен всего один активный самец, в 2017 г. они не встречались совсем.

7.3.4. Гормональный статус полчков на разных стадиях репродуктивного цикла

Выявлены закономерные подъемы прогестерона ($\chi^2=41.161$, $df=4$, $p<0.001$) в период беременности и в меньшей степени в период лактации (рис. 25). Для эстрадиола отличия были менее резкими ($\chi^2=17.329$, $df=4$, $p=0.002$). Отличий в гормональном статусе годовалых особей от двухлетних и более старших не выявлено (для прогестерона и эстрадиола соответственно $\chi^2=0.22$, $df=1$, $p=0.639$ и $\chi^2=0.095$, $df=1$, $p=0.758$).

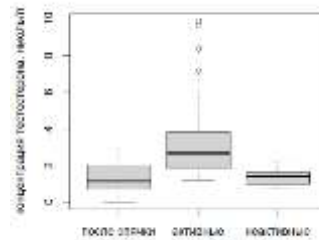
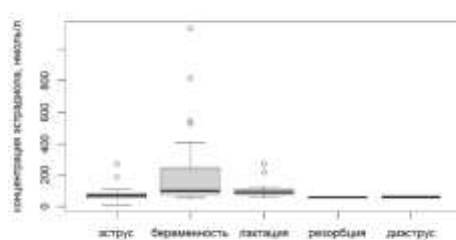
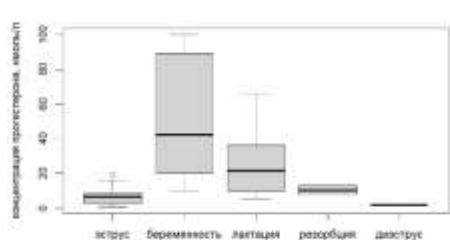


Рис. 25. Изменение показателей прогестерона и эстрадиола в крови самок полчка на разных стадиях репродуктивного цикла

У самцов выявлены отличия в показателях концентрации тестостерона перед периодом активности, в период гона и после него ($\chi^2=20.195$, $df=2$, $p<0.01$) (рис. 26). По возрасту отличий в концентрации тестостерона не обнаружено ($\chi^2=0.524$, $df=1$, $p=0.469$).

Рис. 26. Изменение показателей тестостерона в крови самцов полчка на разных стадиях репродуктивного цикла (в нмоль/л).

7.3.5. Масса тела полчка на разных стадиях репродуктивного цикла

Множественный дисперсионный анализ массы тела самок в разных репродуктивных состояниях показал, что достоверно влияли на массу тела самок факторы возраст, репродуктивное состояние и год. Значимый эффект обнаружен при взаимодействии факторов «репродуктивное состояние» и «год» (табл. 4). Минимальная масса обнаружена у самок сразу после выхода из спячки в кратковременном состоянии анэструса, максимальная – в период лактации, что отмечено и у других видов, зависящих от «пульсирующих» источников пищи, у которых репродуктивные платы не проявляются, так как размножение приурочено

к периодам максимальной доступности пищи (Boutin et al., 2006; Franceschini-Zink, Millesi, 2008).

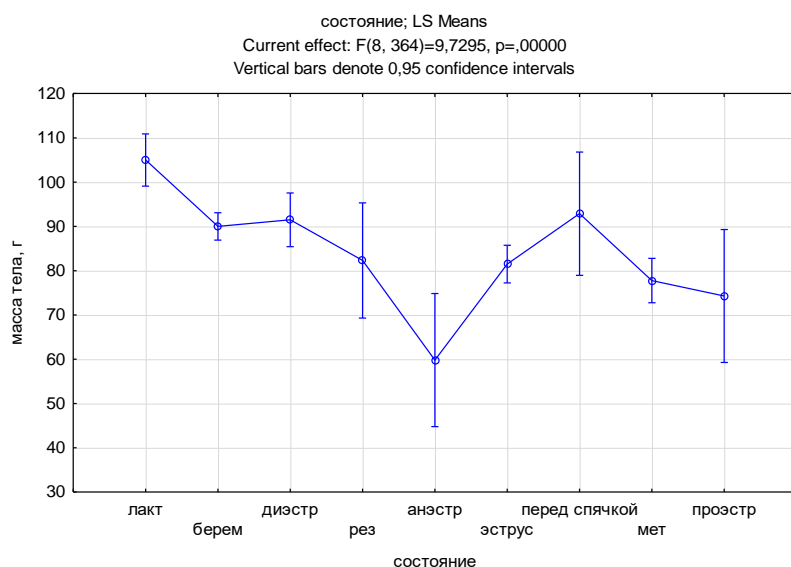


Рис. 27. Масса тела самок полчка на разных стадиях репродуктивного цикла. «лакт» - лактирующие, «берем» - беременные, «диэстр» - диэструс, «рез» - резорбция, «анэстр» - анэструс, «мет» - метаэструс, «проэстр» - проэструс.

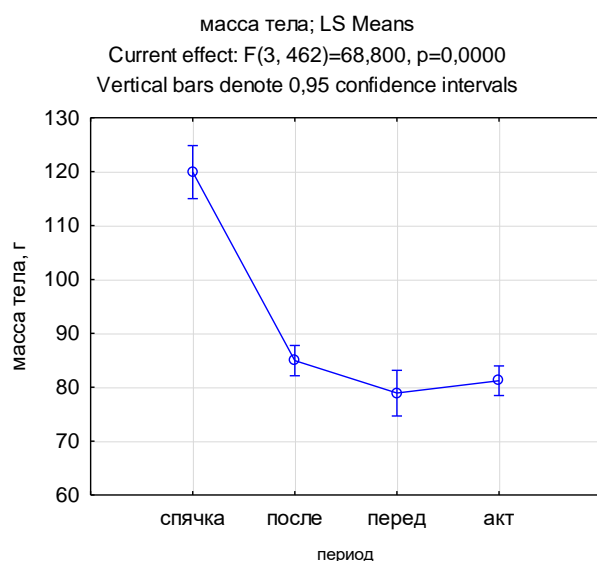


Рис. 28. Масса тела самцов на разных стадиях репродуктивного цикла. «спячка» - перед спячкой, «перед» - до периода репродуктивной активности, «акт» - во время периода репродуктивной активности, «после» - после периода репродуктивной активности.

фактор	MS	F	p
«возраст»	49927.7	340.87	<0.001
«состояние»	1463.2	5.11	<0.001
«год»	3201.1	11.81	<0.001
«состояние»*	691.26	2.64	<0.001
«год»			

Табл. 4. Результаты множественного дисперсионного анализа влияния различных факторов на массу тела самок полчка

Для самцов достоверным оказалось влияние на массу тела возраста, репродуктивного состояния и года исследований, значимых эффектов при взаимодействии факторов не найдено (табл. 5, рис. 28). Репродуктивных плат у самцов не выявлено. Значимые отличия в массе тела обнаружены у самцов только перед спячкой.

Табл. 5. Результаты множественного дисперсионного анализа влияния различных факторов на массу тела самцов полчка

фактор	MS	F	p
«возраст»	57123	415.44	<0.001
«состояние»	9186	66.8	<0.001
«год»	1900	13.82	<0.001

7.4 Динамика репродуктивной активности желтогорлой мыши

В отличие от полчка, малочисленного вида с сильно фрагментированным ареалом, по репродуктивной биологии мыши собраны обширные данные (Свириденко, 1951в; Саблина, 1953; Заблочная, 1957; Adamczewska, 1961; Ericsson, 1984; Bujalska, Grüm, 2005 и др.). Это полиэстральный вид с двумя пиками размножения, связанными в восточноевропейском секторе ареала с урожайностью

дуба, лещины или липы (Нуруллина, 1957; Rucek et al., 1993). В неблагоприятные годы осенний пик может отсутствовать (Снигиревская, 1945; Bergstedt, 1965).

7.4.1. Репродуктивная активность самок желтогорлой мыши

На протяжении трех лет наблюдений общая схема репродуктивного периода была сходной. В начале периода учетов наблюдали эструс, затем беременность и лактацию. Эти стадии у разных особей протекали не синхронно. Доли самок в

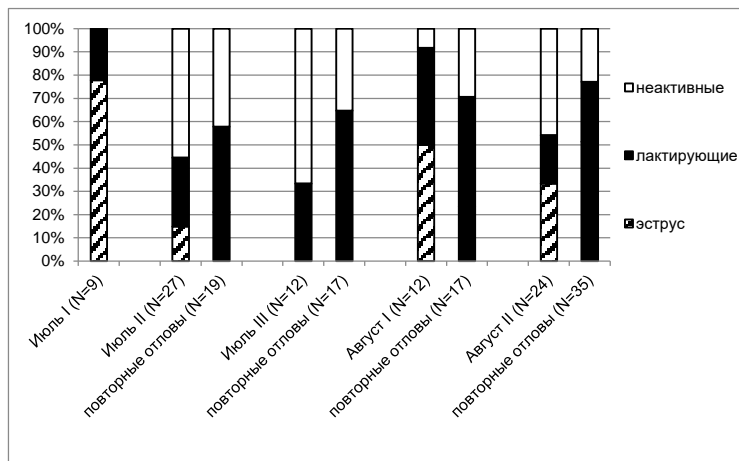


Рис. 29. Репродуктивная активность самок желтогорлой мыши на Жигулевской возвышенности в период созревания желудей в июле–августе 2017 г.

разных репродуктивных состояниях отличались по годам.

В 2017 г. в начале периода учетов наблюдали эструс, часть самок были лактирующими, беременные самки не отлавливались (рис. 29). В июле доля неактивных, в том числе беременных, самок стала значительной. В конце месяца самки были либо неактивными, либо лактирующими. В августе снова появились самки в эструсе – сеголетки последней генерации.

Методом логистической регрессии выявлена зависимость эструса у молодых самок от массы тела, что свидетельствует о наступлении эструса в процессе роста ($\chi^2=10.32$, $p=0.001$) (рис. 30). У молодых самцов репродуктивной активности не наблюдалось.

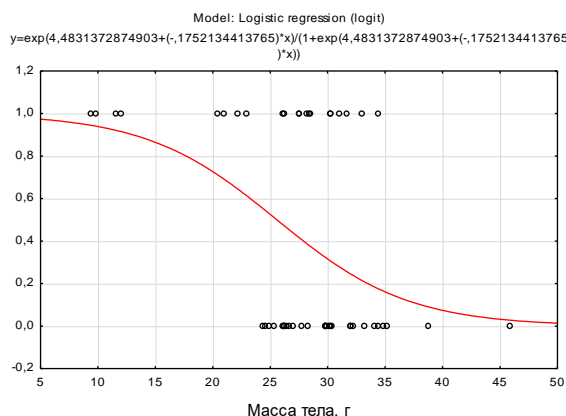


Рис. 30. Зависимость репродуктивной активности молодых самок желтогорлых мышей от массы тела (2017 г.).

В 2018 г. в самом начале формирования завязи дуба самки были лактирующими либо в эструсе (рис. 31). В ходе созревания желудей доля самок в эструсе постепенно снижалась и росло число неактивных, предположительно, беременных самок. Затем увеличивалась доля лактирующих самок. Все взрослые самки в августе были кормящими либо недавно окончившими лактацию. Так же, как и в предыдущем году, выявлена зависимость наступления периода эструса у молодых самок от массы тела ($\chi^2=7.24$, $p=0.007$) (рис. 32). Молодые самцы были неактивными.

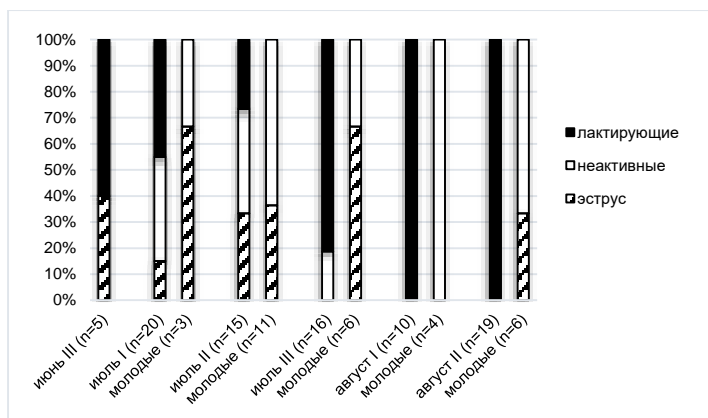


Рис. 31. Репродуктивная активность самок желтогорлой мыши в период созревания желудей в конце июня–августе 2018 г.

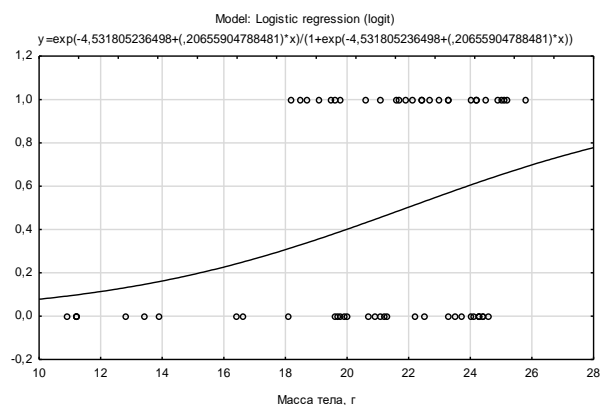


Рис. 32. Зависимость репродуктивной активности молодых самок желтогорлых мышей от массы тела (2018 г.).

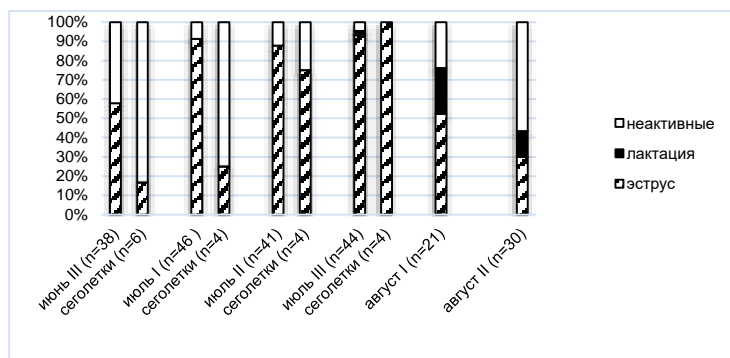


Рис. 33. Репродуктивная активность самок желтогорлой мыши в период созревания желудей в конце июня–августе 2019 г.

В 2019 г. на протяжении всего периода отловов самки в эструсе значительно преобладали, за исключением второй декады августа, когда отлавливались уже преимущественно неактивные самки (рис. 33). Таким образом, участие самок в размножении в 2019 году было крайне низким. Необходимо отметить, что у желтогорлых мышей как

полиэстрального вида невозможно говорить о синхронном размножении всей популяции, как у сонь, а только о пиках размножения. Кроме того, для них характерен послеродовый эструс (Gilbert, 1984).

7.4.2. Репродуктивная активность самцов желтогорлой мыши

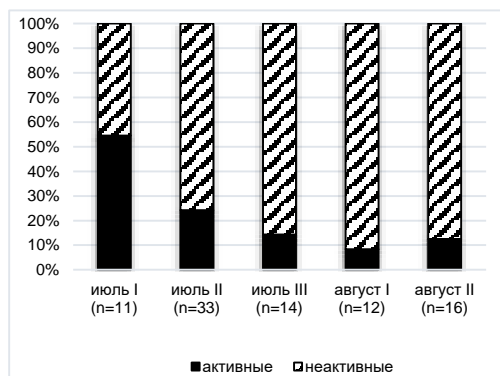


Рис. 34. Репродуктивная активность самцов желтогорлой мыши на Жигулевской возвышенности в июле–августе 2017 г.

В 2017 г. на протяжении всего периода учетов встречались активные самцы. Максимальная репродуктивная активность наблюдалась в начале созревания желудей и постепенно снижалась (рис. 34).

В 2018 г. максимальная репродуктивная активность самцов также отмечалась в начале учетов (рис. 35a). Репродуктивная активность самцов была значительно выше, чем в 2017 г., и в начале периода наблюдений отмечалась у всех просмотренных самцов. Разница проявлялась в первой ($\chi^2=1.07$, $p=0.3$) и во второй ($\chi^2=7.58$, $p<0.001$) декадах наблюдений.

В 2019 г. на протяжении всего периода отловов доля активных самцов была крайне низкой (рис. 35б). В августе активные самцы не отлавливались совсем.

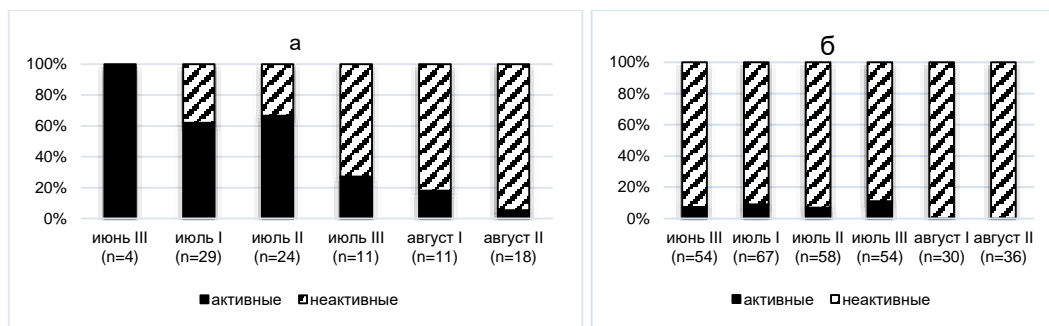


Рис. 35. Репродуктивная активность самцов желтогорлой мыши в период созревания желудей в июле-августе 2018 (а) и 2019 (б) гг.

Более низкая репродуктивная активность самцов в 2017 г., чем в 2018 г., указывает на ее роль в репродуктивной регуляции, особенно учитывая значение множественного отцовства в репродукции вида (Gryczyńska-Sięmiątkowska et al., 2008). Множественное отцовство и его влияние на численность потомства доказано также для других видов (Raveh et al., 2010; Munroe, Koprowski, 2011; Bergeron et al., 2011b). Другие работы косвенно подтверждают роль репродуктивной активности самцов в регуляции размножения мыши (Нуруллина, 1957; Adamczewska, 1961).

7.4.3. Масса тела желтогорлых мышей на разных стадиях репродуктивного цикла

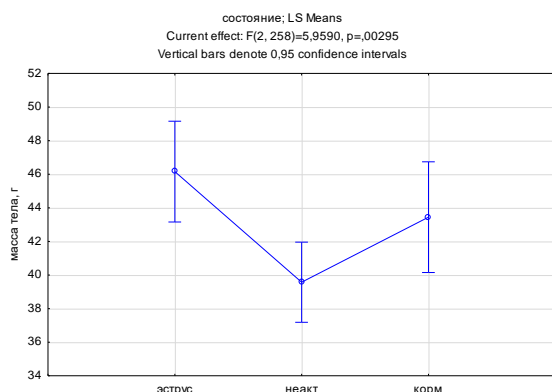


Рис. 36. Масса тела самок на разных стадиях репродуктивного цикла. «Неакт» - неактивные, «корм» - кормящие

Табл. 6. Результаты множественного дисперсионного анализа влияния различных факторов на массу тела самок желтогорлой мыши

	MS	F	p
«состояние»	470.7	6.0	0.003
«год»	346.9	4.4	0.037
«состояние»*«год»	2474.9	15.67	<0.001

Табл. 7. Результаты множественного дисперсионного анализа влияния различных факторов на массу тела самцов желтогорлой мыши

	MS	F	p
«состояние»	322.5	2.39	0.123
«год»	2657.4	19.7	<0.001
«состояние»*«год»	126.8	0.94	0.333

Выявлены достоверные отличия массы тела у самок в разном репродуктивном состоянии (рис. 36, табл. 6). Наибольший эффект зафиксирован при взаимодействии факторов «состояние» и «год». Это свидетельствует о влиянии кормовых условий в конкретном году на массу тела и общее физическое состояние желтогорлых мышей. Масса тела самок в эструсе была выше, чем кормящих и неактивных, в том числе, беременных (рис. 36). Это может говорить либо о значительных репродуктивных платах, либо о необходимости достижения самками минимальной пороговой массы тела для репродукции.

У самцов, напротив, отличий массы тела в разных репродуктивных состояниях не выявлено. Значимым оказался только фактор «год» (табл. 7). Таким образом, участие в размножении самцов определялось кормовыми условиями в конкретном году, а не их физическим состоянием. Это представляется вполне

закономерным для мелких грызунов с быстрым жизненным циклом.

Глава 8. ЗНАЧЕНИЕ ОБИЛИЯ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ В РЕПРОДУКЦИИ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ

8.1. Зависимость размножения полчка от обилия доступных кормов

8.1.1. Зависимость интенсивности размножения полчка от действия внешних факторов в периферической популяции

Анализ влияния климатических факторов на размножение полчка не показал их прямого влияния (табл. 8). Корреляции урожайности дуба ни с одним из выбранных климатических параметров также не выявлено. В 2002–2011 гг. была обнаружена корреляция между заморозками в период цветения дуба и размножением сонь (Kendall tau $N=10$, $\tau=0.77$, $p<0.05$), а также его плодоношением (Kendall tau $N=10$, $\tau=0.86$, $p<0.05$).

Табл. 8. Анализ влияния климатических факторов на размножение полчка на Жигулевской возвышенности (итоги линейных моделей). Показателем интенсивности размножения служила доля размножающихся самок.

	Estimate	SE	t	p
Минимальная температура лета	2.228	14.598	0.153	0.886
Максимальная температура лета	1.035	11.335	0.091	0.932
Средняя температура лета	15.75	16.05	0.981	0.382
Количество осадков летом	-0.110	0.520	-0.212	0.843
Минимальная температура зимы	7.057	2.848	2.478	0.069
Максимальная температура зимы	-4.157	16.660	-0.249	0.815
Средняя температура зимы	2.082	8.138	0.256	0.811
Количество осадков зимой	-0.046	0.790	-0.059	0.956

При анализе влияния урожайности древесных пород на размножение сонь в 2002–2011 гг. единственным значимым фактором оказалась урожайность дуба. Урожайность лещины, возраст сонь и частота отлова влияния на успешность размножения не оказывали (рис. 37, табл. 9).

Табл. 9. Зависимость размножения полчка от возраста особей, урожайности дуба и лещины и частоты отловов. Оценки параметров и доверительные интервалы даны согласно логистической регрессии Фирта

Переменная	Коэффициент	SE	нижний 95% CI	верхний 95% CI	χ^2	p
Свободный член	-8.338	3.466	-19.343	-1.261	5.341	0.021
Возраст сонь	1.599	1.287	-1.269	6.174	1.233	0.267
Урожайность дуба	4.419	1.051	2.8	7.766	>100	< 0.0001
Урожайность лещины	-1.573	0.807	-3.957	0.386	2.728	0.099
Частота отловов	0.177	1.199	-0.614	0.611	0.495	0.482

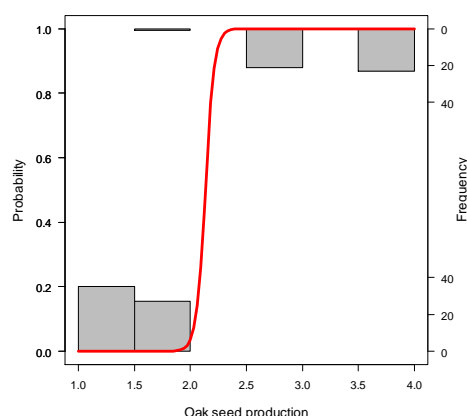


Рис. 37. Зависимость размножения полчка от урожайности дуба в 2002–2011 гг. Probability – вероятность размножения, oak seed production – урожайность дуба

Исследования в искусственных гнездовых дали несколько отличающиеся результаты. Во-первых, происходило размножение полчка в годы отсутствия урожаев дуба и высоких урожаев лещины. Это кажущееся противоречие имеет простое объяснение: за период 2003–2011 гг. высокая урожайность лещины не наблюдались. Сезон с полным отсутствием размножения отмечался только однажды.

При анализе влияния урожайности дуба и лещины на размер выводков обобщенная линейная модель не выявила влияния ни одного из выбранных факторов, включая плодоношение

дуба и лещины, их суммарную урожайность, возраст и массу тела самок, год учетов. Влияния урожайности дуба и лещины на соотношение полов в выводках также не отмечалось ($\chi^2=0.062$, $p=0.802$). Стабильность размера выводка указывает на большое значение этого параметра в жизненном цикле самок и высоком давлении на него естественного отбора. Это также может быть следствием действия в исследованном регионе полной резорбции эмбрионов, а не частичной, как у большинства грызунов. В буковых лесах подтверждено влияние кормовых условий на размер выводка (Pilastro et al., 1996; Ruf et al., 2006; Kager, Fietz, 2009).

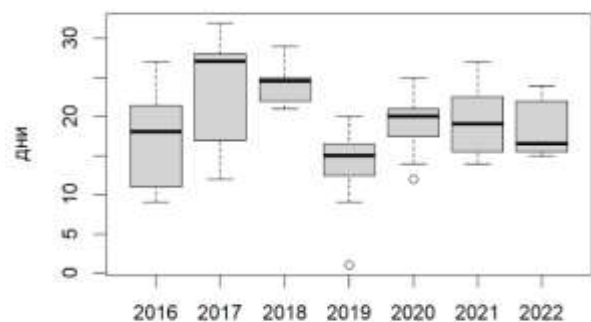


Рис. 38. Даты появления выводков полчка в 2016-2022 гг. Дни - количество дней от рождения самого раннего выводка

Временной сдвиг в рождении детенышей отражает тесную зависимость интенсивности размножения от доступности необходимых ресурсов и четкую синхронизацию созревания кормов и роста детенышей, а не «предсказывание» будущего обилия кормов. Созревание орехов лещины начинается на две-три недели раньше, чем желудей (ежегодный отчет Жигулевского заповедника «Летопись природы» и собственные наблюдения), и эта разница отражается на времени рождения детенышей (рис. 40). Решающая роль высокоэнергетических кормов особенно важна с учетом длительного гибернационного периода сонь уже в первый год жизни. Семена деревьев содержат химические вещества, необходимые для спячки (Fietz et al. 2005; Ruf, Arnold, 2008; Siutz et al., 2022).

Табл. 10. Итоги смешанной модели (распределение Пуассона) влияния разных факторов на даты появления потомства у полчка. Дуб – визуальная оценка плодоношения дуба, лещина – визуальная оценка плодоношения лещины, масса – масса тела матери, возраст – возраст матери. Даты рождения выводков даны как число дней от появления самого раннего выводка за весь период.

	df	Estimate	SE	Z	p
Дуб	1	0.170	0.033	5.073	< 0.001
Лещина	1	0.120	0.042	2.843	0.005
Масса	1	0.001	0.003	0.504	0.614
Возраст	2	-0.192	0.121	-1.584	0.113

Тип основного наживочного корма определял периодизацию репродуктивного периода (табл. 10). В год высокой урожайности дуба (2018) рождение потомства происходило позже, чем годы высокой урожайности лещины (2016, 2020 и 2022 гг.) (рис. 38, 39). Выявлена зависимость даты рождения детенышей как от плодоношения дуба, выраженного в баллах, так и от массы желудей, собранных в конусы (рис. 39).



Рис. 39. Корреляционная матрица значений критерия Спирмена для разных факторов, влияющих на даты размножения сонь в Жигулевском заповеднике. Hazel – урожайность лещины в баллах, oak – урожайность дуба в баллах, sum – общая урожайность дуба и лещины, acorn.mass – масса желудей, собранных в конусах, body.mass – масса тела самок, date – дата появления выводка от самой ранней даты.

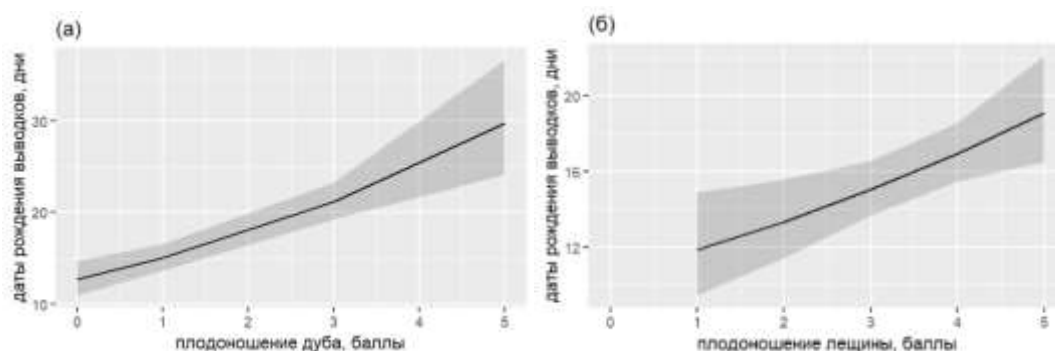


Рис. 40. Зависимость времени рождения выводков полчка от урожайности дуба (а) и лещины (б) (итоги GLMM-модели)

8.1.2. Экспериментальное исследование влияния рациона кормов на размножение полчка

В литературе существуют две точки зрения на роль созревающих семян в питании грызунов. Ряд исследователей (Schlund et al., 2002; Boutin et al., 2006) считают незрелые корма триггерным фактором для участия в размножении. Другие авторы полагают, что незрелые корма могут являться лишь одним из высокоэнергетических кормов (Ruf, Bieber, 2020). Даже эксперименты по искусственной подкормке приводили авторов к противоречивым выводам (Lebl et al., 2010; Kager, Fietz, 2009; Borowski et al., 2018). Исходная гипотеза нашего эксперимента заключалась в том, что если количество зеленых желудей в питании беременных самок является триггерным фактором для резорбции эмбрионов, то потомство дадут только самки, в рационе которых присутствовали зеленые желуди.

В 2016 и в 2017 гг. результаты эксперимента оказались идентичными. По две самки, одной из которых давали зеленые желуди, а другой – нет, родили детенышей. Аналогично, у двух самок, одной из которых не давали зеленые желуди, а в рационе другой они присутствовали, наблюдалась резорбция эмбрионов. В 2018 г. только одна самка, не получавшая зеленые желуди, дала потомство. В 2019 г. ни одна из четырех самок не родила детенышей.

Лабораторный эксперимент дал неоднозначные результаты, но частично подтвердил выводы, полученные в естественных условиях. Тот факт, что в трех случаях из пяти детеныши были рождены у самок, не употреблявших в пищу зеленые желуди, однозначно опровергает их определяющую роль как триггерного фактора и указывает на их значение как одного из высокоэнергетических кормов, стимулирующих размножение полчка.

8.2. Зависимость размножения желтогорлой мыши от обилия кормов

Пик летнего периода размножения желтогорлой мыши оказался тесно связанным с процессом созревания основного корма – желудей. Была обнаружена закономерная корреляция между средней массой желудей в период созревания и долями лактирующих самок: в 2017 г. $r_s=0.7$ ($N=5$, $p<0.05$) и в 2018 г. $r_s=0.75$ ($N=6$, $p<0.05$) (рис. 41). В 2019 году доля лактирующих самок была очень низкой на протяжении всего сезона, и ее корреляции с массой желудей не наблюдалось.

Противоположная закономерность наблюдалась для самцов. Выявлена обратная корреляция между средней массой желудей в ходе созревания и долей

активных самцов. В 2017 г. $r_s = -0.9$ ($N=5$, $p < 0.05$), в 2018 г. $r_s = -0.94$ ($N=6$, $p < 0.05$) (рис. 42). В 2019 г., аналогично ситуации с самками, подобной корреляции выявлено не было из-за очень низкой доли активных самцов.

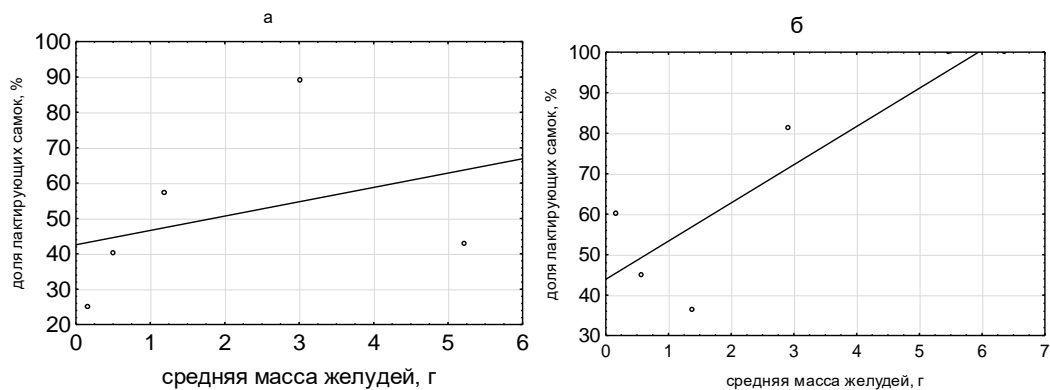


Рис. 41. Корреляция между средней массой созревающих желудей и долей лактирующих самок в 2017(а) и 2018(б) гг.

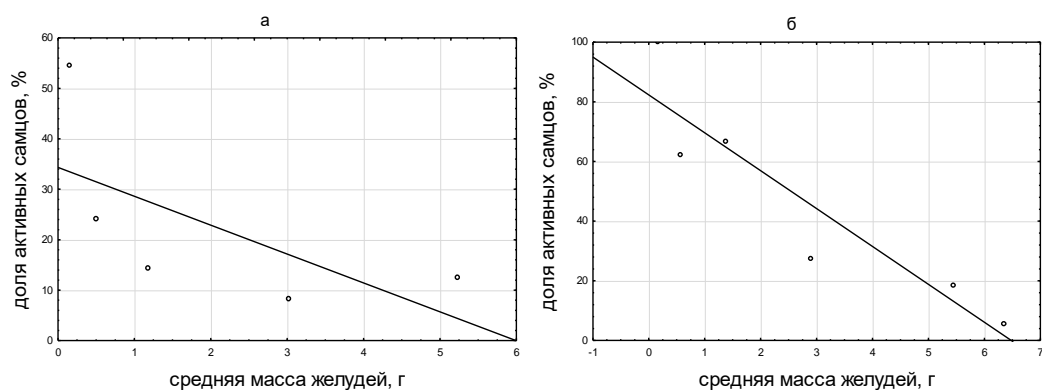


Рис. 42. Корреляция между средней массой созревающих желудей и долей активных самцов в 2017(а) и 2018 (б) гг.

Полученные данные выявили неожиданно большое значение незрелых желудей в размножении мыши. Летний пик спариваний в значительной степени синхронизирован с созреванием желудей. Крайне низкая доля самцов с признаками репродуктивной активности в 2019 г. на фоне постоянно высокой доли самок в эструсе свидетельствует о решающей роли репродуктивной активности самцов в регуляции размножения, зависящей от обилия основных кормов. В урожайные годы максимум репродуктивной активности приходится на начало роста желудей, и к моменту их опадения детеныши способны питаться ими самостоятельно.

8.3. Липидный состав основных кормов и его влияние на размножение

Для выяснения причин синхронизации размножения грызунов с периодом роста желудей был исследован состав липидов в основных кормах. Выбор этого компонента был обусловлен тем, что в исследованиях на территории Центральной Европы было показано высокое содержание линолевой кислоты в орехах бука, плодоношение которого определяет размножение сонь (Fietz et al., 2009).

В начале созревания содержание нейтральных липидов в желудях и орехах было достаточно высоким, содержание стерина не различалось (табл. 11). В период созревания в желудях общее содержание липидов немного увеличилось ($\chi^2=9.4$, $p=0.02$), значительно возросла доля триацилглицеринов ($\chi^2=28.41$, $p < 0.001$). В орехах содержание всех накопленных липидов увеличилось многократно.

Триацилглицерины преобладали среди нейтральных липидов. Содержание стерина в зрелых желудях уменьшилось более чем в два раза ($\chi^2=1.23$, $p=0.27$).

В составе жирных кислот исследуемых плодов было обнаружено 15 кислот с длиной цепи от 12 до 24 атомов углерода. Содержание линолевой кислоты значительно преобладало. В созревших желудях разнообразие жирных кислот практически не изменилось, слегка повысилось содержание олеиновой кислоты ($\chi^2=281.8$, $p<0.001$), а линоленовой кислоты уменьшилось ($\chi^2=633.73$, $p<0.001$). Линолевая кислота осталась преобладающей. В орехах разнообразие жирных кислот значительно уменьшилось, и олеиновая кислота стала основной.

Табл. 11. Содержание нейтральных липидов, стерина и триацилглицеринов в желудях и орехах лещины

Липидный компонент	Содержание, мг/г сырого веса			
	июль		август	
	лещина	желуди	лещина	желуди
Нейтральные липиды	1.1±0.1	0.46±0.2	1.36±0.3	87.3±2.3
Стерины	0.24±0.2	0.14±0.1	0.16±0.1	0.4±0.1
Триацилглицерины	0.36±0.5	0.15±0.1	0.91±0.2	82.9±5.6

Резкие изменения состава и содержания липидов во время созревания основных кормов могут оказывать значительное влияние на периодизацию размножения грызунов. Достаточное содержание нейтральных липидов в незрелых желудях, почти аналогичное содержанию в зрелых семенах, делает вклад в успешное течение беременности. В созревших семенах высокая доля триацилглицеринов обеспечивает успешную зимовку (Nelson, Cox, 2000). У полчка линолевая и олеиновая жирные кислоты служат преобладающим компонентом подкожного жира во время спячки (Bieber et al., 2014; Fietz et al., 2005). Аналогичные закономерности были доказаны у других видов (Geiser, Kenagy, 1987; Florant et al., 1993; Florant, 1998; Siutz et al., 2022).

Другим важным механизмом в регуляции размножения грызунов служит снижение содержания стерина в желудях. Оно может способствовать спаду репродуктивной активности самцов желтогорлой мыши, поскольку растительные стеринны структурно связаны со стероидными гормонами животных (Benveniste, 2004). Поедание незрелых желудей способствует максимальной репродуктивной активности самцов. Для полчка действие подобного механизма невозможно, так как спаривания начинаются задолго до начала созревания желудей и орехов.

8.4. Аминокислотный состав основных кормов

Было проверено значение аминокислотного состава основных кормов для репродукции (Eccard, Ylönen, 2006; White, 2013). Набор белковых аминокислот в желудях и орехах оказался сходным (табл. 12). Разница в содержании большей части аминокислот не превышала двух раз, за исключением глицина, валина и аргинина, доля которых была значительно выше в орехах лещины. Концентрации большинства аминокислот увеличивались в течение вегетационного сезона. Это может быть одной из причин четкой синхронизации роста древесных семян и развития детенышей, создающей впечатление «предсказания».

Таблица 12. Белковые аминокислоты в желудях и орехах. Массовая доля в сухом веществе, %

Аминокислоты	Желуди		Лещина	
	июль	август	июль	август
Аспарагиновая	0.35±0.015	0.39±0.017	0.28±0.012	0.70±0.03
Треонин	0.14±0.007	0.14±0.07	0.12±0.006	0.23±0.012

Серин	0.16±0.007	0.15±0.007	0.14±0.006	0.27±0.012
Глутаминовая	0.37±0.014	0.59±0.022	0.29±0.011	0.72±0.027
Глицин	0.19±0.009	0.15±0.007	0.15±0.007	0.32±0.015
Аланин	0.26±0.014	0.29±0.016	0.18±0.01	0.27±0.015
Валин	0.23±0.01	0.22±0.009	0.11±0.005	0.47±0.02
Метионин	0.02±0.001	0.01±0.001	следы	следы
Изолейцин	0.13±0.005	0.14±0.005	0.12±0.004	0.21±0.008
Лейцин	0.25±0.011	0.29±0.013	0.22±0.01	0.44±0.02
Тирозин	0.08±0.005	0.11±0.006	0.07±0.004	0.16±0.009
Фенилаланин	0.18±0.01	0.19±0.01	0.16±0.009	0.23±0.012
Гистидин	0.05±0.003	0.06±0.004	0.05±0.003	0.11±0.007
Лизин	0.14±0.007	0.15±0.007	0.08±0.004	0.15±0.007
Аргинин	0.61±0.035	0.76±0.062	2.53±0.044	3.61±0.21
Сумма АК	2.97	3.63	4.50	7.87
Незаменимые АК, %	1.09	1.14	0.81	1.73
Незаменимые АК, % от суммы АК	36.7	32.85	18.0	22.0
Массовая доля азота в сухом веществе, %	1.5±0.16	0.98±0.11	1.51±0.17	2.47±0.27
Массовая доля азота АК, % от общего азота	31.85	57.69	69.80	67.96

Анализ аминокислотного состава желудей показал их значение как источника протеинов, поддерживающих размножение. Общепризнана роль белков как критически важных веществ для вынашивания и развития детенышей (Wu, 2010; Hussain et al., 2020; Manta-Vogli et al., 2020). Роль орехов лещины как источника протеинов выражалась даже в большем общем содержании аминокислот, чем в желудях. Утверждение Томаса Уайта (1993, 2011) о более высоком содержании аминокислот и азота в незрелых семенах не подтвердилось.

8.5. Влияние обилия незрелых семян на репродукцию дендрофильных грызунов

Проведенные исследования выявили сильную зависимость размножения обоих модельных видов от обилия незрелых семян дуба. У полчка на восточной периферии ареала механизм репродуктивной регуляции по временным паттернам сходен с опережающим размножением, но является фактически зависимостью рождаемости от текущей доступности пищи. У подавляющего большинства самок ежегодно наблюдается беременность. В годы низкой урожайности семян деревьев происходит резорбция всех эмбрионов у большей части самок. Таким образом, массовое рождение детенышей происходит один раз в 2–3 года. В урожайные годы потомство появляется примерно за месяц до созревания кормов. С появлением завязи подавляющее большинство самок вынашивают потомство, а распад выводков начинается в период пика обилия семян деревьев.

У желтогорлой мыши регуляция размножения основана на репродуктивной активности самцов при постоянном уровне активности самок. За счет пика спариваний в начале созревания желудей задержка между плодоношением дуба и рождением сеголеток отсутствует. Механизм регуляции размножения, как и в случае полчка, служит зависимостью рождаемости от текущего обилия пищи.

Данные по размножению желтогорлых мышей показали, что их механизм репродуктивной регуляции во время осеннего пика размножения сходен с аналогичным механизмом сонь в центре ареала, основанном на репродуктивной активности самцов (рис. 43). Однако у полчка механизм регуляции размножения гораздо более синхронный и «растянутый» по времени, чем механизм регуляции размножения у желтогорлой мыши: самцы при размножении полагаются на обилие

бутонов бука, а начало размножения мышей приходится на начало роста желудей через полтора месяца после цветения. На периферии ареала у полчка этот механизм как бы «обрезан» из-за того, что цветение дуба происходит задолго до массового пробуждения сонь, вследствие чего возник такой феномен, как массовая резорбция.

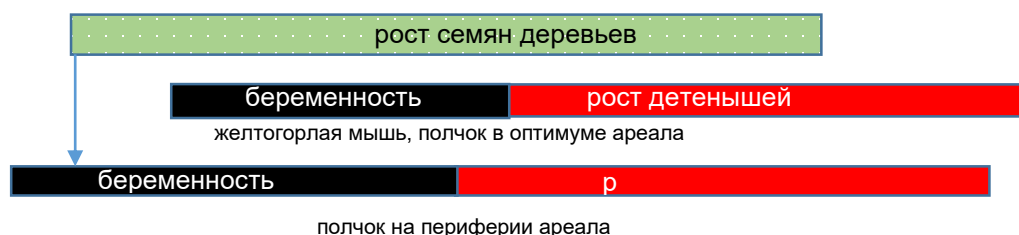


Рис. 43. Схема синхронизации размножения полчка и желтогорлой мыши с плодоношением основных кормов

Механизмы регуляции размножения двух видов, входящих в состав кверцетального сообщества Жигулевских гор, оказались основанными на разных принципах. Однако на фоне значительных отличий в биологии и большой филогенетической дистанции они представляются закономерными.

Сходство механизмов репродуктивной регуляции модельных видов заключается в том, что отсутствует задержка между периодом максимального обилия кормов и появлением детенышей, а также четко прослеживается зависимость рождаемости от будущего обилия кормов для потомства. В обоих случаях прослеживается не действие какого-либо триггерного фактора, а зависимость интенсивности размножения от нижнего порога обилия необходимых веществ. На примере нескольких видов млекопитающих так же было показано успешное размножение за счет кормов-заменителей, имеющее опережающий характер (Falls et al., 2007; Tissier et al., 2020). У ряда видов доказано питание незрелыми кормами в репродуктивный период (Kawamichi, 1980; Bomford, 1987; Koprowski, 1991; Wauters, Lens, 1995; Boonstra, Krebs, 2006; Chakma et al., 2018a,b).

8.6. Синхронизация размножения с ростом обилия кормов как зависимость интенсивности репродукции от будущего урожая кормов

Наши результаты позволяют предположить, что в кверцетальном сообществе Самарской Луки синхронизация размножения и пика обилия кормов у дендрофильных грызунов представляет собой вынашивание потомства преимущественно за счет употребления беременными самками в пищу незрелых семян для получения необходимых питательных веществ до полного созревания основных нажировочных кормов. Это подтверждает тот факт, что грызуны во время лактации тратят больше энергии, чем во время беременности (Leshner et al., 1972; Dial, Avery, 1991). Детеныши в этом случае растут в период обильного урожая, и достигается максимальная выживаемость потомства, которую Уайт (White, 2008) считает «ахиллесовой пятой» в существовании популяций. При этом временные рамки репродуктивных процессов соответствуют описанному ранее опережающему размножению (Boutin et al., 2006), утрачивающему свой мистический характер и представляющемуся теперь скорее распространенным явлением в сообществах с короткими периодами обилия сезонных кормов. Мы приходим к трактовке опережающего размножения только как одного из описанных механизмов синхронизации беременности самок с ростом семян

деревьев. Поиск экологического триггера начала размножения, на который указывали предыдущие работы (Berger et al., 1981; Boutin et al., 2006), в этом случае становится ненужным. «Опережающее размножение» модельных видов грызунов представляется не «предсказыванием» будущего урожая, а зависимостью рождаемости от порогового уровня обилия незрелых семян. Для других видов также известны примеры подобной синхронизации (Bronson, 1979; Pryor, Bronson, 1981; Bomford, 1987; Kauffman, 2019). Как исследованные нами примеры, так и литературные данные подтверждают, что синхронизация размножения и роста обилия ресурсов представляет собой группу регуляционных механизмов разной природы, действующих в «пульсирующих» сообществах. При абсолютно разных объектах питания животных, периодичности размножения и жизненных циклах единого механизма этой синхронизации не должно существовать. Полученные в ходе исследований выводы подтверждают в настоящее время полевые исследования других авторов (Tissier et al., 2020; Petrullo et al., 2023).

В нашем исследовании был обнаружен подобный механизм у столь обычного и хорошо изученного вида, как желтогорлая мышь. На его примере видно, что синхронизация размножения и роста обилия кормов не является обязательной особенностью биологии какого-либо вида и зависит от конкретных условий. Зимой размножение мышей может происходить за счет сохранившихся запасов семян (Снигиревская, 1954). У других видов млекопитающих также в одном случае может наблюдаться синхронизация размножения с созревaniem кормов, а в других размножение начинается уже после достаточного урожая (Wauters et al., 2008; Williams et al., 2014; Stephens et al., 2024) У сибирской летяги в специальном исследовании опережающее размножение не обнаружено (Selonen et al., 2016).

В настоящее время трудно согласиться с высказыванием Т. Уайта (1993): «в этом сезонном мире периодизация обилия пищи довольно предсказуема, однако синхронизация редко бывает точной». Примеры полчка и других видов млекопитающих показывают, что случаи четкой синхронизации достаточны, чтобы предположить конкуренцию жизненных стратегий в эффективности адаптаций к периодическим урожаям кормов и «пульсирующим» сообществам в целом. Дальнейшее накопление экологических данных должно выявить большее разнообразие механизмов ранней синхронизации размножения млекопитающих и будущего обилия ресурсов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В сезонных сообществах зависимость периодизации размножения млекопитающих от резких колебаний обилия ресурсов служит одним из ключевых условий выживания видов. Совпадение критических периодов жизненного цикла, таких как выкармливание детенышей и распад выводков, с пиками обилия ресурсов в экосистеме достигается благодаря началу репродукции при достижении минимального порогового уровня обилия пищи. При этом у разных видов дендрофильных грызунов, в том числе со сходной экологической нишей, регуляция численности потомства может осуществляется посредством разных экологических механизмов, являющихся не врожденными особенностями, а формирующимися под действием конкретных экологических условий обитания. Сходные

закономерности действуют у других видов млекопитающих при нестабильных кормовых условиях, создавая впечатление «предсказывания». Фактор обилия пищи в этом случае служит ведущим в комплексе абиотических и биотических факторов, обеспечивающих сезонность размножения и регулирующих численность потомства.

ВЫВОДЫ

1. Кверцетальное сообщество дендрофильных грызунов Жигулевской возвышенности представлено четырьмя видами грызунов: белка обыкновенная *Sciurus vulgaris* (Linnaeus, 1758); полчок *Glis glis* (Linnaeus, 1766), соня лесная *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) и мышь желтогорлая *Sylvaemus flavicollis* (Melchior, 1834). Из них ярко выраженным доминантом служит желтогорлая мышь, а белка и соня лесная являются редкими спорадически встречающимися видами. Полчок – широко распространенный субдоминантный малочисленный вид.

2. Регуляция интенсивности размножения полчка на периферии ареала происходит за счет полной резорбции эмбрионов у большей части самок (массовая резорбция) при недостатке желудей или орехов лещины в период беременности. Самцы репродуктивно активны ежегодно. Рождение потомства самками частично зависит от их возраста.

3. У желтогорлой мыши репродуктивная регуляция осуществляется преимущественно на основе изменений репродуктивной активности самцов. В неурожайные годы репродуктивная активность самцов крайне низка. Количество самок в эструсе в начале репродуктивного периода не изменяется в годы успешного размножения и низкой его интенсивности и определяется периодичностью эстрального цикла самок. Начало эстрального цикла зависит от достижения порогового возраста сеголетками.

4. Одним из основных факторов, влияющих на периодизацию размножения дендрофильных грызунов, может служить динамика изменений липидного состава семян деревьев. Достаточное содержание нейтральных липидов в незрелых желудях и орехах, почти аналогичное содержанию в зрелых семенах, делает вклад в успешное течение беременности. Увеличение содержания триацилглицеринов и особенно линолевой кислоты в созревших семенах обеспечивает успешную зимовку сеголеток. У желтогорлой мыши снижение содержания стероидов в ходе созревания основных кормов сопряжено с уменьшением интенсивности репродуктивной активности самцов.

5. Результаты генетических исследований полчка подтверждают зависимость генетической структуры полчка от распространения широколиственных лесов и значительное раннее антропогенное влияние на ее формирование. Изоляция между популяциями полчка и их генетическая дифференциация, вероятно, происходила вследствие усиливающегося антропогенного воздействия на ландшафты, начавшегося в неолитический период в связи с переходом к сельскому хозяйству. Последняя фаза дифференциации, относящаяся к расщеплению западноевропейских популяций, происходила в Средние века.

6. В регуляции размножения наземных плацентарных млекопитающих по числу участвующих в размножении самок и их потенциальных потомков в конкретной

популяции можно выделить четыре уровня: регуляция числа эмбрионов, регуляция эстрального цикла самок, регуляция общего числа размножающихся самок и регуляция на популяционном уровне. Они представляют собой систему соподчиненных механизмов, определяющих прирост конкретных популяций.

Список научных работ, опубликованных в журналах, индексируемых в базах данных Web of Science, Scopus и RSCI:

1. **Vekhnik, V. A.** Huddling behaviour of adult edible dormice in a peripheral population / V. A. Vekhnik, E. V. Kuznetsova // *European Journal of Wildlife Research*. – 2025. – Vol. 71. – P. 124 (авторский вклад 70 %).
2. **Vekhnik, V. A.** Peculiarities of *Glis glis* (Gliridae, Rodentia) monitoring in nest boxes on the eastern periphery of the range / V. A. Vekhnik, V. P. Vekhnik // *Nature Conservation Research*. – 2025. – Vol. 10. – № 1. – P. 66–75 (авторский вклад 60 %).
3. **Vekhnik, V. A.** Influence of fattening food type on the birthing period in the edible dormouse / V. A. Vekhnik // *Mammalian Biology*. – 2024. – Vol. 105. – P. 101–112 (авторский вклад 100 %).
4. **Vekhnik, V. A.** Distribution and habitats of the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766) / V. A. Vekhnik // *Journal of Wildlife and Biodiversity*. – 2023. – Vol. 7. – № 1. – С. 13–39 (авторский вклад 100 %).
5. **Вехник В.А.** Адаптации вида к обитанию на периферии ареала: обзор особенностей биологии полчка (*Glis glis*) в самой восточной популяции. В. А. Вехник // *Биосфера*. – 2022. – Т. 14. – № 1. – С. 43–48 (авторский вклад 100 %).
6. **Vekhnik, V. A.** Postembryonic Development of the Edible Dormouse (*Glis Glis* Linnaeus, 1766) / V. A. Vekhnik // *Journal Of Advanced Zoology*. – 2022. – Vol. 43. – № 1. – P. 32–42 (авторский вклад 100 %).
7. **Vekhnik, V. A.** Nutrition of the Edible dormouse (*Glis glis* Linnaeus, 1766) across the distributional range / V.A. Vekhnik // *Journal of Wildlife and Biodiversity*. – 2022. – Vol. 6. – № 4. – P. 1–23 (авторский вклад 100 %).
8. **Vekhnik, V. A.** A Review on the Edible dormouse reproduction (*Glis glis* Linnaeus, 1766) / V. A. Vekhnik, T. Ruf, C. Bieber // *Journal of Wildlife and Biodiversity*. – 2022. – Vol. 6. – № 4. – P. 24–45 (авторский вклад 50 %).
9. **Vekhnik, V. A.** Analyses of invertebrate remains in the faeces of a primarily herbivorous species: the edible dormouse (*Glis glis*) / V. A. Vekhnik, I. V. Dyuzhaeva // *Mammal Research*. – 2022. – Vol. 67. – P. 123–129 (авторский вклад 70 %).
10. **Вехник, В. А.** Опережающее размножение как один из механизмов регуляции рождаемости у млекопитающих / В. А. Вехник // *Успехи современной биологии*. – 2021. – Вып. 6. – С. 581–594 (авторский вклад 100 %).
11. Roshchevskiy, Yu. K. Monitoring research and care for nature technologies in biosphere reserves UNESCO / Yu. K. Roshchevskiy, **V. A. Vekhnik** // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. Environmental Problems of Large River Basins* –7. – 2021. – Vol. 818. – P. 012038 (авторский вклад 30 %).
12. Kirillova, N. Occurrence of the insectivores and rodents in the Samarskaya Luka (European Russia) / N. Kirillova, A. Kirillov, **V. Vekhnik**, A. Klenina // *Biodiversity Data Journal*. – 2021. – Vol. 9. – P. e68315 (авторский вклад 20 %).
13. **Vekhnik, V. A.** Regulation of the intensity of reproduction in terrestrial placental mammals / V. A. Vekhnik // *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science. 4th Conference on Actual problems of specially protected natural areas*. – 2020. – Vol. 607. – P. 0120112021 (авторский вклад 100 %).
14. **Вехник, В. А.** Обзор биологии и экологии полчка (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) на Жигулевской возвышенности / В. А. Вехник // *Nature Conservation Research. Заповедная наука*. – 2020. – Вып. 1. – С. 1–20 (авторский вклад 100 %).
15. **Vekhnik, V. A.** Effect of food availability on the reproduction in edible dormice (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range / V. A. Vekhnik // *Mammal Research*. – 2019. – Vol. 64. – P. 423–434 (авторский вклад 100 %).

16. Michaux, J. R. Genetic structure of a European forest species, the edible dormouse (*Glis glis*): consequence of past anthropogenic forest fragmentation? / J. R. Michaux, H. Hürner, B. Krystufek, M. Sarà, T. Ruch, **V. Vekhnik**, S. Renaud // Biological Journal of the Linnean Society. – 2019. – Vol. 126. – P. 836–851 (авторский вклад 10 %).
17. **Vekhnik, V. A.** Possible relations between reproduction of the yellow-necked mouse (*Sylvaemus flavicollis*) and oak yield / V. A. Vekhnik, V. P. Vekhnik, O. A. Rozentsvet, E. S. Bogdanova // Russian Journal of Theriology. – 2019. – Vol. 18. – № 1. – P. 33–42 (авторский вклад 50 %).
18. **Вехник, В. А.** 2018. Опыт исследований биологии полчка (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) с использованием искусственных гнездовий / В. А. Вехник, В. П. Вехник // Nature Conservation Research. Заповедная наука. – Вып. 3 (3). – С. 86–91 (авторский вклад 50 %).
19. **Вехник, В. А.** Соня-полчок (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) на периферии ареала: размеры тела и параметры жизненного цикла / В. А. Вехник // Зоологический журнал. – 2017. – Т. 96. – № 5. – С. 569–580 (авторский вклад 100 %).
20. Averin, A. S. The effects of KB-R7943, an inhibitor of reverse Na⁺/Ca²⁺ exchange, on the force of contraction of papillary muscles in the heart of the ground squirrel *Spermophilus undulates* / A. S. Averin, L. S. Kosarsky, I. V. Averina, E. E. Fesenko, O. V. Nakipova, S. V. Tarlachkov, **V. A. Vekhnik**, A. E. Alekseev // Biophysics. – 2017. – Vol. 62. – № 1. – P. 109–114 (авторский вклад 10%).

Научные работы в журналах списка ВАК:

1. Климаков, Н. И. Цифровая ландшафтная карта Жигулёвского государственного природного биосферного заповедника имени И.И. Спрыгина как основа для анализа природных процессов и их мониторинга / Н. И. Климаков, А. М. Алейникова, А. А. Алейников, **В. А. Вехник**, Е. Д. Борисова, К. С. Хохлов // Самарский научный вестник. – 2020. – № 2 (31). – С. 67–72 (авторский вклад 10 %). Категория К2
2. **Вехник, В. А.** Репродуктивная активность самцов полчка (*Glis glis* L., 1766) в периферической популяции / В. А. Вехник // Самарский научный вестник. – 2016. – № 2 (15). – С. 15–19 (авторский вклад 100 %). Категория К2

Научные работы, опубликованные в других научных журналах:

1. Чап, Т. Ф. История научных исследований в Жигулевском заповеднике / Т. Ф. Чап, Г. П. Лебедева, И. В. Любвина, **В. А. Вехник**, В. П. Вехник // Труды Жигулевского заповедника. Вып. 1. – 2025. – С. 4–61. (авторский вклад 10 %).
2. **Вехник, В. А.** Летопись природы: Изучение состояния популяции сони-полчка (*Glis glis* L., 1766) в Жигулевском заповеднике / В. А. Вехник, В. П. Вехник // Научные исследования в заповедниках и национальных парках Российской Федерации (2015–2021 гг.). – 2022. – Вып. 5. – С. 169–170. (авторский вклад 70 %).
3. **Vekhnik, V. A.** Behavioral repertoire of *Glis glis* (Rodentia: Gliridae) / V. A. Vekhnik // Lynx. – 2018. – Vol. 49. – P. 69–76. (авторский вклад 100 %).
4. **Вехник, В. А.** Териологические исследования в Средне-Волжском комплексном биосферном резервате / В. А. Вехник, В. П. Вехник // Самарская Лука. Проблемы региональной и глобальной экологии. – 2017. – Т. 26. – № 4. – С. 80–91. (авторский вклад 50 %).

Список научных работ, опубликованных в трудах конференций, симпозиумов и других научных мероприятий:

1. **Вехник, В. А.** Как млекопитающие «предсказывают» обилие кормов для будущего потомства? / В. А. Вехник, В. П. Вехник, М. С. Малявина // Научные труды Национального парка «Хвалынский». – Вып. 17. Материалы XII Международной научно-практической конференции «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее». Хвалынский, 9–10 октября 2025 г. – 2025. – С. 169–178. (авторский вклад 60 %).
2. **Vekhnik, V. A.** Monitoring of the edible dormouse in the Zhiguli Mountains (Russia, the Middle-Volga Region) using nest boxes (*Glis glis* L., 1766) / V. A. Vekhnik, Vekhnik V.P. // Proceedings of the 12th International Dormouse Conference. Wetzlar, Germany, September, 2nd–6th 2024. – 2024. – P. 76. (авторский вклад 60 %).
3. **Вехник, В. А.** Синхронизация размножения дендрофильных грызунов и пиков обилия ресурсов / В. А. Вехник, В. П. Вехник // Материалы XIII Всероссийского популяционного

семинара с международным участием «Проблемы популяционной биологии». Нижний Тагил, 9–11 апреля 2024 г. – 2024. – С. 97–106. (авторский вклад 70 %).

4. **Vekhnik, V. A.** Anticipation of future food availability as the element of rodent reproductive strategy in pulsating communities / V. A. Vekhnik, V. P. Vekhnik // Abstracts of the 13th International Mammalogical Congress. Anchorage, Alaska, July, 14-20, 2023. – 2023. – P. 476. (авторский вклад 70 %).

5. **Вехник, В. А.** Опережающее размножение млекопитающих как механизм регуляции воспроизводства на популяционном уровне / В. А. Вехник, В. П. Вехник, О. А. Розенцвет // Материалы Конференции с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии», XI Съезд Териологического общества РАН. Москва, 14–18 марта 2022 г. – 2022. – С. 61. (авторский вклад 60 %).

6. **Вехник, В. А.** Отражение истории антропогенных изменений экосистем в генетической структуре населения полчка / Й. Р. Мишо, Х. Хюрнер, Б. Криштуфек, М. Сара, А. Рибас, Т. Руч, С. Ренауди, В. А. Вехник, Д. Г. Смирнов // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Материалы Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора В. Г. Очева. Тольятти, 15–21 июня 2021 г. – 2021. – С. 76–80. (авторский вклад 10 %).

7. **Vekhnik, V. A.** Synchronization of rodent reproduction and tree fructification in oak communities / V. A. Vekhnik, V. P. Vekhnik, O. A. Rozentsvet, E. S. Bogdanova // Abstracts of the 8th European Congress of Mammalogy. Warsaw, 23–29 Sept 2019. – 2019. – P. 121. (авторский вклад 60 %).

8. **Vekhnik, V. A.** Does anticipatory reproduction exist? / V. A. Vekhnik, V. P. Vekhnik // Abstracts of the Joint Meeting of 6th International Conference of Rodents Biology and Management and 16th Rodens et Spatium. Potsdam, Germany, 3–7 Sept 2018. – 2018. – P. 111. (авторский вклад 70 %).

9. **Vekhnik, V. A.** Anticipatory reproduction of the edible dormouse (*Glis glis* L.) in the most eastern population» / V. A. Vekhnik, V. P. Vekhnik // Proceedings of the 10th International Dormice Conference. Liege, Belgium, September, 11th–16th 2017. – 2017. – P. 16. (авторский вклад 70 %).

10. **Vekhnik, V. A.** Behavioral repertoire of the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766) / V. A. Vekhnik // Proceedings of the 10th International Dormice Conference. Liege, Belgium, September, 11th–16th 2017. – 2017. – P. 49. (авторский вклад 100 %).

11. **Вехник, В. А.** Исследования полчка (*Glis glis* L.) в Жигулевском заповеднике. / В. А. Вехник // Материалы VIII Международной конференции «Заповедники Крыма – 2016: биологическое и ландшафтное разнообразие, охрана и управление», г. Симферополь, 28–30 апреля 2016 г. – 2016. – С. 279–280. (авторский вклад 100 %).

12. **Вехник, В. А.** Питание и биоценотические связи полчка (*Glis glis* L., 1766) в Жигулевских горах / В. А. Вехник // Материалы международного совещания «Териофауна России и сопредельных территорий» (X Съезд Териологического общества РАН), г. Москва, 1–5 февраля 2016 г. С. 71. (авторский вклад 100 %).

13. **Vekhnik, V. A.** Nutrition and biocoenotic relations of the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766) on the east of the range / V. A. Vekhnik, I. V. Dyuzhaeva // Abstracts of the 8th International Dormouse Conference. Ostritz, Germany, 22–27 September 2011. P. 46–47. (авторский вклад 70 %).

14. **Vekhnik, V. A.** Mass embryo resorption and regulation of reproduction of the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766) on the eastern periphery of the range / V.A. Vekhnik // Abstracts of the 8th International Dormouse Conference. Ostritz, Germany, 22–27 September 2011. – 2011. – P. 47. (авторский вклад 100 %).

Книги:

1. Жигулевский заповедник/ Сост.: К.А. Кудинов, **В.А. Вехник**, В.П. Вехник и др.; под общ. ред. В. А. Вехник./ 3-е изд., исправл. и доп. – Самара: Жигулевский государственный природный биосферный заповедник им. И.И. Спрыгина, 2021. – 208 с. (авторский вклад 20 %).

3. **Вехник, В. А.**, Стахеев, В. В. Полчок *Glis glis* / Атлас распространения млекопитающих европейской части России. – М.: ООО "Товарищество научных изданий КМК", 2025. – С. 288. (авторский вклад 50 %).