

# ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ СОНИ-ПОЛЧКА (*GLIS GLIS*) НА ПЕРИФЕРИИ АРЕАЛА (НА ПРИМЕРЕ УЧАСТКОВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ И ХВОЙНО-ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ)

А. В. Щегольков<sup>1</sup>, В. Н. Якимов<sup>2</sup>, Д. М. Кривоногов<sup>3</sup>, В. Н. Орлов<sup>4</sup>

<sup>1,3</sup> Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского (Арзамасский филиал), Арзамас, Россия

<sup>2</sup> Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н. И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

<sup>4</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

<sup>1</sup>mister.shegolkov@yandex.ru, <sup>2</sup>damselfly@yandex.ru, <sup>3</sup>deniskrивоногов@mail.ru, <sup>4</sup>orlovvic@yandex.ru

**Аннотация.** Соня-полчок – специализированный дендрофильный вид, тяготеющий к широколиственным лесам. Большое количество местообитаний сонь на территории Восточно-Европейской равнины сократилось ввиду интенсивной хозяйственной деятельности. В результате в пределах Российской Федерации полчок занесен в Красные книги 13 областей. Целью работы было выявление факторов, влияющих на присутствие (отсутствие) сони-полчка в лесах Нижегородской области на северной границе ареала. С помощью метода искусственных гнездовий в период с 2014 по 2024 г. были обследованы 25 фрагментов широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в 11 районах Нижегородской области. В результате анализа было показано, что сони-полчки встречаются только в реликтовых старовозрастных лесах возрастом 200 лет и более, избегая дубрав возрастом 150–200 лет. На их присутствие влияют такие факторы, как тип леса, плотность древостоя и сомкнутость крон. Важна структура ярусов леса. Обязателен развитый подлесок с высокой представленностью лещины обыкновенной, а также наличие дуба и липы. Взаимосвязь с площадью лесного фрагмента и типом почвы не выявлена. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости охраны фрагментов первичных старовозрастных широколиственных лесов, содержащих в себе набор специфических характеристик, играющих ключевую роль в поддержании стабильной популяции сони-полчка на северной периферии ареала.

**Ключевые слова:** Соня-полчок, возраст древостоя, сомкнутость крон, фрагментация, структура растительности

**Для цитирования:** Щегольков А. В., Якимов В. Н., Кривоногов Д. М., Орлов В. Н. Особенности распространения Сони-полчка (*Glis glis*) на периферии ареала (на примере участков широколиственных и хвойно-широколиственных лесов Нижегородской области) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025. Vol. 10 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-3>

## FEATURES OF THE DISTRIBUTION OF THE DORMOUSE (*GLIS GLIS*) ON THE PERIPHERY OF ITS RANGE (USING THE EXAMPLE OF BROADLEAF AND CONIFEROUS-BROADLEAF FORESTS IN THE NIZHNY NOVGOROD REGION)

A.V. Shchegolkov<sup>1</sup>, V.N. Yakimov<sup>2</sup>, D.M. Krivonogov<sup>3</sup>, V.N. Orlov<sup>4</sup>

<sup>1,3</sup> Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod (Arzamas Branch), Arzamas, Russia

<sup>2</sup> Lobachevsky State University of Nizhny Novgorod, Nizhny Novgorod, Russia

<sup>4</sup> Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

<sup>1</sup>mister.shegolkov@yandex.ru, <sup>2</sup>damselfly@yandex.ru, <sup>3</sup>deniskrивоногов@mail.ru, <sup>4</sup>orlovvic@yandex.ru

**Abstract.** The dormouse is a specialized dendrophilous species, favoring broadleaf forests. A large number of dormouse habitats on the East European Plain have been reduced due to intensive economic activity. As a result, the dormouse is listed in the Red Data Books of 13 regions of the Russian Federation. The aim of this study was to identify factors influencing the presence (or absence) of the dormouse in the forests of the Nizhny Novgorod

Region at the northern boundary of its range. Using artificial nests, 25 fragments of broadleaf and mixed-coniferous forests in 11 districts of the Nizhny Novgorod Region were surveyed from 2014 to 2024. The analysis showed that dormice are found only in relict old-growth forests 200 years old or more, avoiding oak forests 150-200 years old. Their presence is influenced by factors such as forest type, stand density, and canopy density. The structure of forest layers is also important. A well-developed understory with a high proportion of common hazel, as well as oak and linden, is essential. No correlation was found between forest fragment size and soil type. The obtained results indicate the need to protect fragments of primary old-growth broadleaf forests, which contain a set of specific characteristics that play a key role in maintaining a stable dormouse population on the northern periphery of its range.

**Keywords:** common dormouse, stand age, crown density, fragmentation, vegetation structure

**For citation:** Shchegolkov A.V., Yakimov V.N., Krivonogov D.M., Orlov V.N. Features of the distribution of the dormouse (*Glis glis*) on the periphery of its range (using the example of broadleaf and coniferous-broadleaf forests in the Nizhny Novgorod Region). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2025;10(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2025-3-3>

Соня-полчок (*Glis glis*), как и все представители семейства Соневые (*Gliridae*), – исконные обитатели Старого Света, имеющие древнее происхождение, восходящее к эоцену, и получившие широкое распространение в связи с разнообразными экологическими адаптациями и образом жизни. Их распространение связано с равнинными и горными широколиственными лесами и кустарниковыми зарослями большей части Европы – от Великобритании и Южной Скандинавии до стран Средиземноморья на юге и до Урала на Востоке. В Азии заселенная ими территория охватывает в основном предгорья и горные районы Малой, Передней, Средней и Центральной Азии – от Турции на западе до северо-западного Китая и Японии на востоке и до Израиля и Ирана на юге [1].

В пределах Российской Федерации ареал обитания данного вида представлен изолированными участками, расположенными на значительном удалении друг от друга. Полчок отмечается на юго-западе Европейской части России (Курская область), в правобережье бассейна Верхней (Нижегородская область), Средней (республика Татарстан, республика Чувашия) и Нижней Волги (Саратов, Астрахань). На левом берегу Волги присутствие сони-полчка зафиксировано только в Самарской области, известны также находки полчка в Башкирии. Северной границей ареала служит р. Ока, а южной – зона Большого Кавказского хребта [1–8].

Места обитания полчка на территории России напрямую связаны с расположением так называемых «черных» неморальных лесов. Соня-полчок, как специализированный древесный вид, сильно тяготеет к широколиственным лесам, так как основу их рациона составляют желуди, липовые орешки, плоды лещины и диких ягодников [1, 9–16]. Стоит отметить, что урожайность древесных пород в значительной степени влияет на особенности размножения полчка. Ключевым фактором, лимитирующим

размножение полчка и в центре, и на периферии ареала, является урожайность основных нажи-ровочных кормов. В неблагоприятные (неурожайные) годы ключевым элементом в механизме регуляции размножения полчка на периферии ареала является массовая резорбция эмбрионов [3].

В первой половине голоцена на всем протяжении реки Волги господствовали широколиственные леса. Они имели общее происхождение с таковыми в Восточной Европе, что доказывается многочисленными данными, полученными в ходе анализа ископаемых образцов высших сосудистых растений и результатами, полученными в ходе споропыльцевого анализа отложений голоцена [17]. В результате освоения человеком территории Правобережья Оки и Волги первоначальный облик существовавших на данной территории широколиственных лесов был безвозвратно изменен. Лиственные породы деревьев, такие как дуб и липа, намного чаще использовались в сельскохозяйственных нуждах, чем хвойные, и поэтому они в большей степени были подвержены рубкам. На сегодня от прежних неморальных лесов сохранились лишь небольшие фрагментированные участки среди агроландшафта. Эти фрагменты чаще всего имеют статус особо охраняемых природных территорий (ООПТ), так как они сохранили в себе типичную для липоводубовых лесов фауну со специализированными древесными видами [7].

Следствием уменьшения площади первичных широколиственных лесов на территории России стало сокращение ареала обитания сони-полчка. Редкие изолированные популяции этого вида занесены в Красные Книги 13 областей Российской Федерации, в том числе и в Красную Книгу Нижегородскую. На территории Нижегородской области полчок отмечается в нескольких местах – в южной части, и в районе Арзамаса, в сохранившихся первичных высоковозрастных дубравах [2].

Исследования взаимосвязи распространения полчка с различными характеристиками фрагментированных широколиственных лесов (степени изоляции, флористический состав и структурные показатели) проводились в Центральной Европе, в центральной области ареала. В частности, было показано, что для Италии существует тесная связь между присутствием сонь и высокоствольными широколиственными лесами и, в меньшей степени, ротационными лесами. Наиболее благоприятными для полчка являются леса с высоким пологом и низкой плотностью стволов, в то время как конкретный видовой состав древесных пород не имеет принципиального значения [14]. Было показано, что для прогнозирования присутствия или отсутствия этого грызуна площадь фрагмента более важна, чем степень изоляции, поскольку наибольшая вероятность была связана с лесными участками площадью 40–50 га и более.

Однако стоит отметить, что на северной границе ареала подобные исследования не проводились. Нет сомнения в том, что условия существования сони-полчка в Центральной Европе достаточно сильно отличаются от таковых на северной границе ареала, в частности в Нижегородской области. Популяция сони-полчка, обитающая на периферии ареала, связана с рядом уникальных особенностей, которые напрямую влияют на ее существование. Стоит отметить, что численность популяции полчка на северной границе ареала мала и имеет тенденцию к снижению, о чем свидетельствует факт нахождения данного вида в Красной книге в категории «Д» [18]. Климат на северной границе ареала может быть менее благоприятным, что требует от представителей данного вида выработки дополнительных адаптационных механизмов. Неурожайность основных древесных пород, используемых полчками в качестве пищи, снижает скорость размножения. Ввиду высокой антропогенной нагрузки количество оптимальных местообитаний ограничено. Все это в значительной степени оказывает влияние на общую численность популяции. Таким образом, для лучшего понимания биологии и экологии полчка, а также для разработки мероприятий, направленных на сохранение данного вида, существует необходимость более детального изучения факторов, определяющих его распространение.

Целью данной работы является выявление факторов, влияющих на распространение сони-полчка на северной периферии ареала. В частности, рассмотрена взаимосвязь присутствия полчка со структурными характеристиками лесного фрагмента, его возрастом,

площадью и видовым составом трех ярусов растительности.

## Материалы и методы

Для исследования были выбраны фрагменты широколиственных и хвойно-широколиственных лесов в Правобережье Нижегородской области, данные о которых были получены в результате анализа и сопоставления литературных источников о местах находок полчка на территории региона [18], информации о расположении старовозрастных хвойно-широколиственных и широколиственных лесов [19] и ООПТ Нижегородской области с участками липово-дубовых лесов [20].

В качестве потенциальных участков обитания полчка были определены следующие 25 лесных фрагментов из 11 районов Нижегородской области (табл. 1): Арзамасский район – 6 участков хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике, дубрава рядом с д. Меньшиково, широколиственный лес рядом с д. Маревка, участки дубрав в государственном памятнике природы областного значения «Высокая гора», широколиственный лес рядом с с. Пешелань; Вадский район – дубрава рядом с с. Зеленые горы; Шатковский район – широколиственный лес рядом с с. Спасское; Лукояновский район – государственный памятник природы областного значения «Дубрава в 3 километрах к югу от села Покровка», государственный памятник природы областного значения «Дубрава Печинского лесничества», государственный памятник природы областного значения «Дубрава Мадаевского лесничества»; Починковский район – государственный памятник природы областного значения «Участок высоковозрастной дубравы Коммунарского лесничества у поселка Коммунар», участки хвойно-широколиственного леса рядом с с. Ужовка; Перевозский район – участки широколиственного леса у северо-западных отрогов государственного памятника природы регионального значения «Ичалковский бор», широколиственный лес «Черный пень», широколиственный лес «Клин»; Бутурлинский район – участки широколиственного леса рядом с п. Откосное; Большемурашкинский район – участки широколиственного леса рядом с п. Большое Мурашино; Княгининский район – широколиственный лес рядом с с. Шишковердь; Спасский район – широколиственный лес рядом с с. Спасское; Сеченовский район – государственный памятник природы областного значения «Дубрава возле села Торговое Талызино».

Таблица 1

## Характеристика лесов в точках сбора материала

Table 1

## Characteristics of forests at material collection points

Район	Название места	Тип леса	Тип почв	Площадь, км <sup>2</sup>	Возраст, лет	Наличие полочка (+/-)
1	2	3	4	5	6	7
1. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь слева от дороги Пошатово-Пустынь после газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	200–250	+
2. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь справа от дороги Пошатово-Пустынь после газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,3	200–250	+
3. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь справа от дороги Пошатово-Пустынь до газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,6	250–300	+
4. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь слева от дороги Пошатово-Пустынь до газовой просеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	250–300	+
5. Арзамасский	Участок хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике рядом с с. Пустынь у старой пасеки	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,4	200–250	+
6. Арзамасский	Участки хвойно-широколиственного леса в Пустынском государственном природном заказнике рядом с радиоастрономической обсерваторией «Старая Пустынь»	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	250–300	+
7. Арзамасский	Дубрава рядом с д. Меньщиково	Широколиственный	Дерново-подзолистые	1,2	100–150	–
8. Арзамасский	Широколиственный лес рядом с д. Маревка	Широколиственный	Дерново-подзолистые	1,4	100–150	–
9. Арзамасский	Государственный памятник природы областного значения «Высокая гора»	Широколиственный	Дерново-подзолистые	2,0	100–150	–
10. Арзамасский	Широколиственный лес рядом с с. Пешелань	Широколиственный	Дерново-подзолистые	1,7	100–150	–
11. Вадский	Дубрава рядом с с. Зеленые горы	Широколиственный	Серые лесные	2,1	150–200	–
12. Шатковский	Широколиственный лес рядом с с. Спасское	Хвойно-широколиственный	Дерново-подзолистые	0,5	100–150	–
13. Лукояновский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава в 3 километрах к югу от села Покровка»	Широколиственный	Дерново-подзолистые	3,8	200–250	+

Окончание табл. 1

End of Table 1

1	2	3	4	5	6	7
14. Лукояновский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава Печинского лесничества»	Широколиственный	Серые лесные	10,6	150–200	–
15. Лукояновский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава Мадасского лесничества»	Широколиственный	Серые лесные	13,1	150–200	–
16. Починковский	Государственный памятник природы областного значения «Участок высоковозрастной дубравы Коммунарского лесничества у поселка Коммунар»	Широколиственный	Дерново-подзолистые	17,3	300 и более	+
17. Починковский	Участки хвойно-широколиственного леса рядом с с. Ужовка	Хвойно-широколиственный	Серые лесные	1,9	150–200	–
18. Перевозский	Участки широколиственного леса у северо-западных отрогов государственного памятника природы регионального значения «Ичалковский бор»	Хвойно-широколиственный	Серые лесные	0,6	200–250	+
19. Перевозский	Широколиственный лес «Черный пень»	Широколиственный	Серые лесные	0,7	200–250	+
20. Перевозский	Широколиственный лес «Клин»	Широколиственный	Серые лесные	1,1	200–250	+
21. Бутурлинский	Участки широколиственного леса рядом с п. Откосное	Широколиственный	Серые лесные	0,8	200–250	+
22. Большемурашкинский	Участки широколиственного леса рядом с п. Большое Мурашкино	Широколиственный	Серые лесные	1,6	150–200	–
23. Княгининский	Широколиственный лес рядом с с. Шишковердь	Широколиственный	Серые лесные	1,3	150–200	–
24. Спасский	Широколиственный лес рядом с с. Спасское	Широколиственный	Серые лесные	0,9	150–200	–
25. Сеченовский	Государственный памятник природы областного значения «Дубрава возле села "Торговое Талызино"»	Широколиственный	Черноземы	0,7	150–200	–

Для всех участков был определен тип леса и тип почвы. Сомкнутость крон и проективное покрытие оценивались глазомерно и были выражены в долях единицы. Для определения возраста хвойных и широколиственных пород по методике О. В. Смирновой [17, 21] были измерены окружности ствола на уровне груди исследователя (примерно на высоте 1,3 м от земли), которые были пересчитаны в диаметры. Высота деревьев измерялась с помощью лазерного дальномера. Геоботаническое описание было проведено методом пробных площадей. На каждом участке закладывались 10 пробных площадей размером  $10 \times 10$  м ( $100 \text{ м}^2$ ), на которых были подсчитаны и определены все деревья и кустарники с подразделением на I и II ярусы. Внутри каждой пробной площади были также заложены 5 учетных площадок  $2 \times 2$  м по углам и в центре («конвертом») для оценки проективного покрытия растений травянистого яруса [21–24].

Для выявления присутствия сони-полчка на исследуемом участке использовался метод искусственных гнездовий [6, 7, 10, 12, 25–29]. Гнездовые домики с внутренними размерами  $130 \times 130 \times 280$  мм и входным отверстием 50 мм размещались в произвольном порядке на стволах дубов и лип на высоте 2,5 м в местах с наибольшей сомкнутостью крон. В общей сложности были установлены 350 искусственных гнездовий.

В качестве потенциальных факторов, влияющих на распространение полчка, рассматривались тип леса, возраст древостоя, тип почвы, площадь фрагмента, сомкнутость крон, базальная площадь древесного яруса, представленности видов, а также видовая структура трех ярусов растительности. Древесный и кустарниковый ярусы рассматривались ввиду наличия топических и трофических связей с полчком, травянистый ярус – ввиду возможности

существования опосредованных связей. Мерой представленности в древесном ярусе являлась базальная площадь, в подлеске – число стволов, в травянистом ярусе – проективное покрытие.

Анализ взаимосвязи присутствия/отсутствия сонь с качественными показателями был проведен с применением критерия  $\chi^2$ , при этом статистическая значимость рассчитывалась на основе непараметрической перестановочной процедуры. Зависимость вероятности присутствия сонь от количественных предикторов анализировалась методом логистической регрессии, при этом применялся метод Фирта для подбора параметров (bias-reduced penalized-likelihood logistic regression) [30] ввиду полной сепарации данных для части предикторов. Взаимосвязь присутствия сонь со структурой ярусов растительности была проанализирована с применением перестановочного дисперсионного анализа PERMANOVA на основе расстояний Ренконена. Для визуализации результатов

анализа был также выполнен анализ главных компонент, на основе которого были построены ординационные диаграммы, на которых дифференцированы населенные и не населенные полчками фрагменты, а в ординационное пространство были также спроектированы векторы, соответствующие видам растений.

## Результаты и обсуждение

Сони были обнаружены на 12 из 25 обследованных фрагментов леса (48 %), причем только на участках возрастом более 200 лет, на участках меньшего возраста сони не обнаружены ( $\chi^2 = 25, p < 0,001$ ). Сони чаще встречаются на участках хвойно-широколиственных лесов (7 из 9, 78 %) по сравнению с широколиственными (5 из 16, 31 %;  $\chi^2 = 5, p = 0,046$ ). Взаимосвязь присутствия сонь с типом почвы статистически не значима ( $\chi^2 = 2,47, p = 0,317$ ).

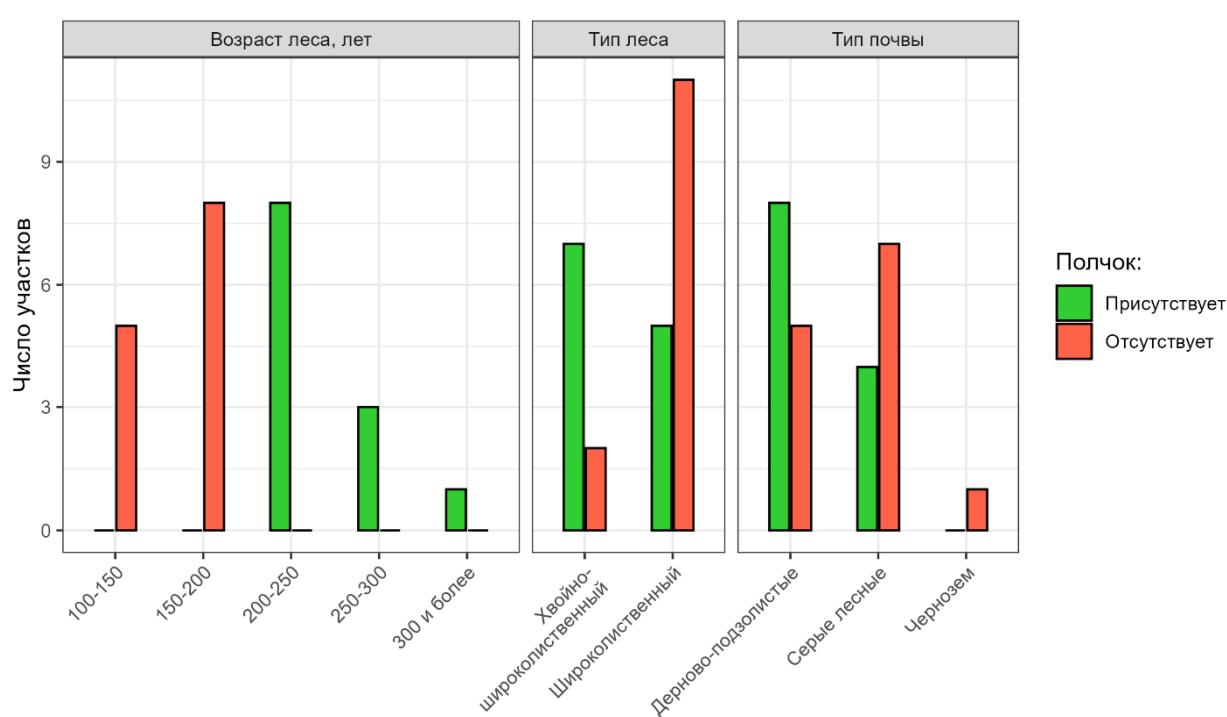


Рис. 1. Присутствие сонь на участках разного возраста, типа леса и типа почвы

Fig. 1. Presence of dormice in areas of different ages, forest types and soil types

Результаты анализа зависимости вероятности наличия сони-полчка от количественных предикторов представлены в табл. 2 (для растений представлены только те виды, влияние которых статистически значимо). Площадь фрагмента леса не является значимым предиктором присутствия сонь, при этом сони встречаются чаще на участках с высокой сомкнутостью крон (именно по этому предиктору достигается полная сепарация, т.е. сони обнаружены только

на участках с сомкнутостью крон более 0,37) и высокой базальной площадью деревьев (рис. 2). В древесном ярусе положительная значимая взаимосвязь с присутствием сонь выявлена для дуба, липы и ели. В подлеске значимая положительная связь с присутствием сонь выявлена для лещины, отрицательная – для калины и черемухи. В травянистом ярусе значимая положительная связь с присутствием сонь выявлена для пяти видов (вероника лекарственная,

любка двулистная, марьянник дубравный, очиток едкий, прострел раскрытый), отрицательная – для шести видов (норичник шишковатый,

пролесник многолетний, сочевичник весенний, фиалка удивительная, ясменник душистый, яснотка крапчатая) (табл. 2).

Таблица 2

Результаты анализа взаимосвязи присутствия сони с количественными предикторами методом логистической регрессии

Table 2

Results of a logistic regression analysis of the relationship between dormouse presence and quantitative predictors

Предиктор	Регрессионный коэффициент $B$	Отношение правдоподобия $L$	Число степеней свободы $df$	$p$
Площадь	-0,03	0,132	1	0,684
Сомкнутость крон	57,64	27,082	1	<0,001
Базальная площадь деревьев	0,00059	15,369	1	<0,001
Виды древесного яруса				
Липа сердцевидная ( <i>Tilia cordata</i> )	0,0015	20,405	1	<0,001
Ель европейская ( <i>Picea abies</i> )	0,0005	4,974	1	0,025
Дуб черешчатый ( <i>Quercus robur</i> )	0,00006	13,776	1	<0,001
Виды кустарникового яруса				
Лещина обыкновенная ( <i>Corylus avellana</i> )	0,337	28,479	1	<0,001
Калина обыкновенная ( <i>Viburnum opulus</i> )	-2,827	10,323	1	0,002
Черемуха обыкновенная ( <i>Prunus padus</i> )	-0,432	5,084	1	0,024
Виды травяного яруса				
Вероника лекарственная ( <i>Veronica officinalis</i> )	0,0262	4,817	1	0,0281
Любка двулистная ( <i>Platanthera bifolia</i> )	0,024	4,259	1	0,039
Марьянник дубравный ( <i>Melampyrum nemorosum</i> )	0,034	8,511	1	0,003
Норичник шишковатый ( <i>Scrophularia nodosa</i> )	-0,025	3,911	1	0,047
Очиток едкий ( <i>Sedum acre</i> )	0,037	5,434	1	0,019
Пролесник многолетний ( <i>Mercurialis perennis</i> )	-0,026	6,106	1	0,013
Прострел раскрытый ( <i>Pulsatilla patens</i> )	0,024	4,292	1	0,038
Сочевичник весенний ( <i>Orobus vernus</i> )	-0,023	5,498	1	0,019
Фиалка удивительная ( <i>Viola mirabilis</i> )	-0,031	7,646	1	0,005
Ясменник душистый ( <i>Asperula odorata</i> )	-0,028	6,454	1	0,011
Яснотка крапчатая ( <i>Lamium maculatum</i> )	-0,034	6,494	1	0,011

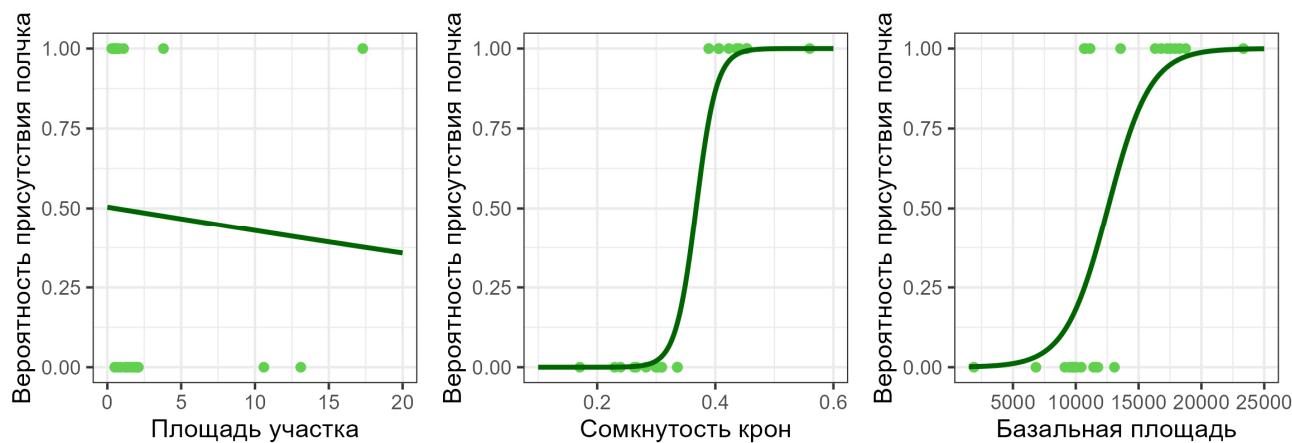


Рис. 2. Вероятность присутствия сони-полочка в зависимости от площади участка, сомкнутости крон и базальной площади деревьев. Точками отмечено присутствие/отсутствие сонь, кривая отражает соответствующую модель логистической регрессии

Fig. 2. Probability of dormouse presence depending on site area, canopy density and tree basal area. Dots indicate dormouse presence/absence; the curve represents the corresponding logistic regression model

Результаты перестановочного дисперсионного анализа для выявления взаимосвязи растительности с наличием/отсутствием сони-полчка представлены в табл. 2. Видовая структура всех трех ярусов растительности является значимым

предиктором наличия сони-полчка, при этом наибольшим влиянием обладает структура подлеска ( $R^2 = 0,554$ ). Ординационные диаграммы структуры трех ярусов растительности представлены на рис. 3.

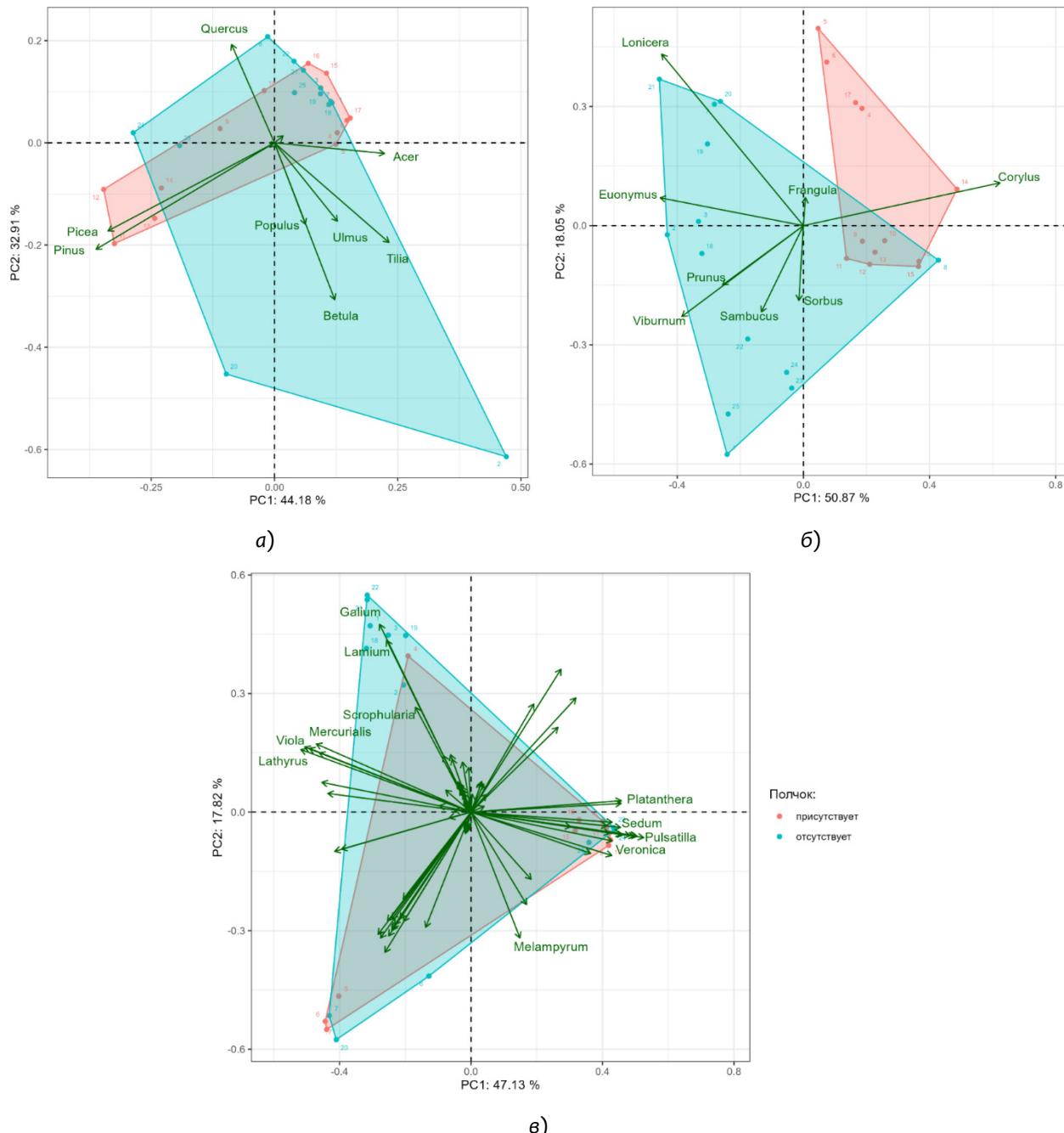


Рис. 3. Ординационные диаграммы структуры растительности древесного (а), кустарникового (б) и травянистого яруса (в). PC1, PC2 – первая и вторая главные компоненты. На осях представлены доли изменчивости видовой структуры, приходящиеся на соответствующие главные компоненты. Точки соответствуют фрагментам леса, стрелки – видам растений. Представлены только родовые названия, полные названия см. в табл. 2. Для травянистого яруса подписаны только виды, значимо связанные с присутствием полчка

Fig. 3. Ordination diagrams of vegetation structure for the arboreal (a), shrub (b), and herbaceous (c) layers. PC1 and PC2 are the first and second principal components. The axes represent the proportions of species structure variability accounted for by the corresponding principal components. Dots correspond to forest fragments, arrows to plant species. Only generic names are shown; for full names, see Table 2. For the herbaceous layer, only species significantly associated with the presence of dormice are given

На ординационной диаграмме древесного яруса (рис. 3,а) выпуклые оболочки для групп фрагментов с присутствием полчка и без такого в значительной степени пересекаются. Тем не менее ряд фрагментов, в которых полчок присутствует, смещены в верхнюю часть ординационного пространства. Наибольший вклад в изменчивость между фрагментами вносят виды, которым соответствуют векторы с наибольшей длиной. В данном случае это ель обыкновенная и сосна обыкновенная. Ординационная диаграмма кустарникового яруса (рис. 3,б) демонстрирует практически полное расхождение групп фрагментов с присутствием и отсутствием полчка. Группа фрагментов с присутствием полчка смещена в правую часть ординационного пространства. В эту же сторону направлен вектор, соответствующий лещине обыкновенной, которая и является ключевым индикатором. Анализ ординационной диаграммы травянистого яруса (рис. 3,в) выявляет практически полное перекрывание выпуклых оболочек для групп фрагментов с присутствием и отсутствием полчка.

## Обсуждение

В результате проведенного анализа был выявлен ряд закономерностей в распространении сони-полчка в лесных фрагментах на северо-восточной границе ареала на территории Нижегородской области. Полчок был обнаружен только в реликтовых старовозрастных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах, возраст которых составляет 200 лет и более, и не встречается в относительно молодых дубравах возрастом 150–200 лет (см. рис. 1). На присутствие сони-полчка в лесном массиве влияет не только возраст леса, но и еще ряд предикторов. В частности, полчки встречаются чаще в лесах смешанного типа с присутствием хвойных пород (см. рис. 1). Значимыми предикторами присутствия полчка являются плотность древостоя и сомкнутость крон (см. рис. 2). Это обусловлено тем, что данный дендрофильный вид с большой неохотой и только в случае крайне необходимости передвигается по земле на открытой местности, а преимущественно перемещается по кронам деревьев, избегая разреженных и молодых неморальных лесов [7, 9, 11, 14, 16, 31, 32].

Еще одним предиктором наличия сонь в широколиственном старовозрастном лесу является структура ярусов лесного массива. Статистически значимым влиянием обладают все три яруса растительности (см. табл. 2). Наиболее выраженным влиянием обладает подлесок, в структуре

которого определяющим влиянием обладает присутствие и высокая относительная представленность лещины обыкновенной (см. рис. 3,б, табл. 2). Это можно объяснить тем, что в рационе полчка плоды лещины являются одним из основных видов корма, необходимых для активного нагулиивания жира. Довольно часто полчки используют листья лещины для постройки временных или постоянных гнезд [1, 3]. Можно также отметить ассоциированность сонь с наличием дуба и липы (табл. 2). Наряду с плодами лещины, желуди и липовые орешки входят в рацион сони-полчка, а урожайность данных пород деревьев напрямую влияет на размножение данного вида на периферии ареала [3]. Стоит упомянуть о том, что в качестве убежищ (временных или постоянных) полчок предпочитает использовать дупла в старых деревьях дуба и липы, а в кронах таких деревьев полчок устраивает свои наружные гнезда с применением листьев этих деревьев [33–35].

Полученные результаты соответствуют многочисленным работам других авторов, анализировавшим особенности распределения сонь в других частях ареала [1, 9–11, 13–16, 33, 35, 36]. В частности, А. Э. Айрапетянц (1983) отмечает, что в Молдавии участки, заселенные полчками, представляют собой высокоствольники с преобладанием дуба, бук, граба, ясеня и богатым подлеском из кизила, лещины, жимолости и боярышника. Из материалов И. М. Громова (1995) следует, что на большей части ареала вид особенно многочислен в дубово-буковых биотопах с примесью лещины и диких пород фруктовых деревьев. Это же подчеркивает П. А. Моррис (2003, 2010), говоря о том, что лиственные деревья, такие как дуб и бук, дают обильный урожай плодов, что обеспечивает нормальное существование сонь.

В работах по изучению сони-полчка в Центральной Германии отмечается, что тип растительности лесов, где обитает зверек, представляет собой естественную смесь дуба, бук, липы, граба, клена и ясеня. Обязательно наличие хорошего подлеска с высоким разнообразием растительности, такой как лещина, бузина, боярышник, черника и ежевика [11, 13, 16, 36]. Исследования полчка, проведенные в Центральной Италии [14] и на острове Сицилия [15], свидетельствуют о том, что данный вид тяготеет к широколиственным и смешанным широколиственным дубравам, где преобладает дуб.

Полчок, вероятно, более других видов привязан в своем распространении к широколиственным и смешанным широколиственным лесам, хотя в ряде районов он обнаруживает достаточную пластичность в выборе местообитаний.

Основное требование, предъявляемое зверьком к стации, заключается в разнообразии лиственных пород, наличии диких плодовых деревьев, ягодников, подчеркивает Айрапетянц (1983).

Это можно объяснить тем, что лиственные деревья, такие как дуб и липа, дают достаточную сомкнутость крон, необходимую для комфортного перемещения сонь, а также урожай желудей и липовых орешков, выступающих в качестве пищи, также благотворно влияет на существование полчка. Результаты проведенного нами статистического анализа подтверждают факт ассоциированности полчков с участками лесов, в которых присутствует обильный подлесок, состоящий из лещины, калины и черемухи. В. А. Вехник (2010) в рамках своей работы по изучению репродуктивной стратегии размножения сони-полчка исследовала образцы экскрементов и пришла к выводу, что основную массу проб составляли желуди и орехи, которые были основным кормом в течение всего активного сезона. Второстепенные виды кормов, такие как семена травянистых растений, мелкие членистоногие и плоды диких ягодников присутствовали в пробах только в виде небольших исключений, что говорит об их несущественной роли в питании.

В. А. Вехник (2010) также отмечает, что на периферии ареала распространения сони-полчка (на Жигулевской возвышенности) кормовая база довольно скучная. В оптимуме спектр кормов значительно шире. Исследования, проведенные в Германии [37], Испании [38], в Приднестровье [39] и на Кавказе [40–42] говорят о том, что в рацион сони входят яблоки, ежевика, бузина, листья пихты и сосны, грецкие орехи, каштаны, черешня, алыча, а также персики и груши. Вехник подчеркивает, что, вероятнее всего, меньшее разнообразие кормов ведет к уменьшению размеров тела полчков.

Сопоставляя полученные нами данные с похожим исследованием, проведенным в Италии [14], можно отметить как соответствие по ряду факторов, так и расхождения. И для сонь Центральной Италии, и для сонь Нижегородской области важным критерием существования является возраст леса и его «нетронутость». По данным итальянских ученых, сони встречались только в практически нетронутых лесах, в то время как в участках с активно ведущейся хозяйственной деятельностью и коротким циклом лесохозяйственного оборота (<18 лет) наличие сонь не зафиксировано. На территории Нижегородского региона полчок зафиксирован только в старовозрастных (<200 лет) первичных широколиственных и хвойно-широколиственных лесах. Вероятнее всего, это связано с биологическими

особенностями дуба, в частности, его плодоношения. Для Центральной Италии было показано влияние площади лесного массива на присутствие в нем сони-полчка, в то время как в Нижегородской области площадь лесного участка значимым влиянием не обладает. Было показано, что благоприятными лесными участками для существования сонь в Центральной Италии являются участки с высокими деревьями и низкой плотностью стволов. В Нижегородской области в большинстве случаев сони предпочитают леса с большой плотностью деревьев. Итальянские ученые акцентируют внимание на том, что соня-полчок не реагирует на специфические сочетания деревьев, тогда как для полчка в Нижегородской области обязательным условием обитания является наличие дуба, липы и обильного подлеска из лещины. Нами была выявлена статистически значимая взаимосвязь травянистого яруса с наличием полчка, которая объясняется индикаторной значимостью этого яруса и его взаимосвязью с древесно-кустарниковой растительностью [43].

## Заключение

Повсеместное сокращение площади широколиственных лесов зачастую приводит к сильной фрагментации, а в последствии и к потере местообитаний большинства специализированных видов, к которым, в частности, относится соня-полчок. Ареал данного вида, в том числе и на территории Нижегородской области, подвергается значительным изменениям в связи с антропогенной трансформацией его естественных условий обитания.

Первичные старовозрастные широколиственные леса обладают набором уникальных условий, необходимых для жизнедеятельности полчка. В частности, сложная структура и разнообразие микроместообитаний обеспечивают грызунам комфортное перемещение, естественные укрытия и благоприятные условия для строительства гнезд, а наличие обильно плодоносящих деревьев дуба, липы, кустов лещины и диких ягодников напрямую влияет на репродуктивную активность сонь.

Критически важным условием для выживания и устойчивого существования полчка в Нижегородской области является проведение природоохранных мероприятий, направленных на сохранение оставшихся фрагментов первичных старовозрастных широколиственных лесов, содержащих в себе набор специфических характеристик, играющих ключевую роль в поддержании стабильной популяции данного вида на северной границе ареала. Примером таких

мероприятий может служить выделение и изъятие из выборочных и сплошных рубок небольших участков леса, площадью 0,5–1,5 га, которые важны для поддержания биологического разнообразия, называемых «ключевыми местообитаниями» [44]. Данная практика достаточно широко применяется в бореальных лесах

Финляндии, Швеции и Норвегии, а также некоторых областях РФ [45]. Развитие сети ключевых местообитаний и разработка рекомендаций по их охране может быть крайне важным критерием для сохранения биоразнообразия фрагментированных неморальных лесов.

### Список литературы

1. Айрапетянц А. Э. Сони. Серия: Жизнь наших птиц и зверей. Л. : Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. Вып. 5. 192 с.
2. Гептнер В. Г. Соня-полчок / под общ. ред. Б. М. Житкова. М. ; Л. : Внешпромиздат, 1932. 36 с.
3. Вехник В. А. Репродуктивная стратегия Сони-полчка (*Glis glis* L., 1766) на периферии ареала : дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2010. 145 с.
4. Вехник В. А. Соня-полчок (*Glis glis*, *Gliridae*, *Rodentia*) на периферии ареала: размеры тела и параметры жизненного цикла // Зоологический журнал. 2017. Т. 96, № 5. С. 569–580.
5. Вехник В. А. Сравнительный анализ биологии и экологии *Glis glis* (*Gliridae*, *Rodentia*) в Жигулевском заповеднике (Россия) и за его пределами // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2020. Вып. 5 (1). С. 1–20.
6. Вехник В. А., Вехник В. П. Опыт исследований биологии полчка (*Glis glis*: *Gliridae*, *Rodentia*) с использованием искусственных гнездовий // Nature Conservation Research. Заповедная наука. 2018. Вып. 3 (3). С. 86–91.
7. Кривоногов Д. М., Щегольков А. В., Дмитриев А. И., Орлов В. Н. Фрагментация местообитаний двух видов сонь (*Gliridae*, *Rodentia*) и охрана биоразнообразия широколиственных лесов в Нижегородской области // Поволжский экологический журнал. 2019. № 2. С. 237–252.
8. Лисовский А. А., Стажеев В. В., Савельев А. П. [и др.]. Атлас распространения мелких млекопитающих европейской части России. М. : Товарищество научных изданий КМК, 2025. 448 с.
9. Morris P. A. A review of research on British dormice (*Gliridae*) and the effect of increasing public and scientific awareness of these animals // Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae. 2003. Vol. 49 (Suppl. 1). P. 125–130.
10. Morris P. A., Morris M. J. A 13-year population study of the edible dormouse *Glis glis* in Britain // Acta Theriologica. 2010. № 55 (3). P. 279–288.
11. Worschech K. Dispersal movements of edible dormice *Glis glis* between small woods in a fragmented landscape in Thuringia (Germany) // Peckiana. 2012. Vol. 8. P. 173–179.
12. Juškaitis R. Abundance dynamics of Common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), Fat dormouse (*Glis glis*) and Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) derived from nestbox occupation // Folia Theriologica Estonica. 2000. Vol. 5. P. 42–50.
13. Schlund W., Scharfe F., Stauss M. J., Burkhardt J. F. Habitat fidelity and habitat utilization of an arboreal mammal (*Myoxus glis*) in two different forests // Z. Säugetierkunde. 1997. № 62. P. 158–171.
14. Capizzi D., Battistini M., Amori G. Effects of habitat fragmentation and forest management on the distribution of the edible dormouse *Glis glis* // Acta Theriologica. 2003. № 48 (3). P. 359–371.
15. Marteau M., Maurizio S. Habitat preferences of edible dormouse, *Glis glis italicus*: implications for the management of arboreal mammals in Mediterranean forests // Folia Zool. 2015. № 64 (2). P. 136–150.
16. Bieber C. Dispersal behaviour of the Edible Dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany // Hystrix-italian Journal of Mammalogy. 1995. № 6 (1–2). P. 257–263.
17. Смирнова О. В., Чистякова А. А., Заугольнова Л. Б. [и др.]. Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений. Деревья и кустарники : методические разработки для студентов биологических специальностей / под ред. О. В. Смирновой. Ч. I. М. : Изд-во «Прометей» МГПИ им. В. Л. Ленина, 1989. 102 с.
18. Красная книга Нижегородской области. Том 1. Животные. 2-е изд., перераб. и доп. Нижний Новгород : ДЕКОМ, 2014. 448 с.
19. Юрковская Т. К. Карта растительности // Национальный атлас почв Российской Федерации / гл. ред. чл.-корр. РАН С. А. Шоба. М. : Астрель, 2011. С. 46–47.
20. Бакка С. В., Киселева Н. Ю. Особо охраняемые природные территории Нижегородской области. Аннотированный перечень. Н. Новгород, 2008. 560 с.
21. Арташев О. Н., Башмаков Д. И., Безина О. В. [и др.]. Методы полевых экологических исследований : учеб. пособие / под ред. А. Б. Ручин [и др.]. Саранск : Изд-во Мордов. ун-та, 2014. 412 с.
22. Тиходеева М. Ю., Лебедева В. Х. Практическая геоботаника (анализ состава растительных сообществ) : учеб. пособие. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 2015. 166 с.
23. Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология : учебник. СПб. : Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1997. 316 с.
24. Борисова М. А., Богачев В. В. Геоботаника : учеб. пособие. Ярославль : Яросл. гос. ун-т им. П. Г. Демидова, 2009. 160 с.
25. Лихачев Г. Н. Мышевидные грызуны и искусственные гнездовья для птиц // Зоол. журн. 1955. № 34 (2). С. 160–175

26. Krystufek B., Zavodnik M. Autumn population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of Central Slovenia over 33 years // *Acta Zool. Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003. Vol. 49. P. 99–108.
27. Pilastro A., Marin G., Tavecchia G. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse // *Ecology*. 2003. Vol. 84. P. 1784–1792.
28. Adamik P., Kral M. Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds // *Journal of Zoology*. 2008. № 275. P. 209–215.
29. Lebl K., Bieber C., Adamik P. [et al.]. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe // *Ecography Subject* / ed. by Kai Norrdahl. 2010. October. P. 1–10.
30. Firth D. Bias reduction of maximum likelihood estimates // *Biometrika*. 1993. № 80 (1). P. 27–38.
31. Büchner S. Dispersal of common dormice *Muscardinus avellanarius* in a habitat mosaic // *Acta Theriologica*. 2008. № 53. P. 259–262.
32. Negro M., Novara C., Bertolino S., Rolando A. Ski-pistes are ecological barriers to *Glis glis* and other forest small mammals // 8th Inter. Dormouse Conf. Abstract Book. Görlitz : DFG, 2011. P. 3–5.
33. Громов И. М., Ербаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.
34. Россолимо О. Л., Потапова Е. Г., Павлинов И. Я. [и др.]. Сони (Myoxidae) мировой фауны. М. : Изд-во Московского университета, 2001. 229 с.
35. Thompson H. V. The Edible Dormouse (*Glis glis* L.) in England, 1902–1951 // *Proc. Zool. Soc.* 1953. Vol. 122. P. 1017–1025.
36. Juškaitis R., Šiožinytė V. Habitat requirements of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the fat dormouse (*Glis glis*) in mature mixed forest in Lithuania // *Ekológia (Bratislava)*. 2008. Vol. 27, № 2. P. 143–151.
37. Fietz J., Pflug M., Schlund W., Tataruch F. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*) // *J. Comp. Physiol.* 2005. Vol. 175. P. 45–55.
38. Gigirey A., Rey J. M. Autumn diet of the fat dormouse in Galicia, Northwest Spain // *Acta Theriologica*. 1998. Vol. 43. P. 325–328.
39. Самарский А. С., Самарский С. Л. Некоторые вопросы экологии сони-полочка в условиях лесостепной Украины // *Экология*. 1980. № 1. С. 105.
40. Спангенберг Е. П. Соня-полчок // *Пушное дело*. 1929. № 10. С. 34–40.
41. Донауров С. С., Попов В. К., Хонякина З. П. Соня-полчок в районе Кавказского государственного заповедника // *Труды Кавказского государственного заповедника*. 1938. Вып. 1. С. 227–279.
42. Грекова В. Х. Особенности питания полочка в Северо-Западной части Кавказа // Материалы IV научной конференции зоологов пед. институтов. Горький, 1970. С. 83–84.
43. Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. Горький : Волго-Вятское книжн. изд-во, 1985. 320 с.
44. Hanski I. The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss. Luhe : International Ecology Institute, 2005. 307 p.
45. Рай Е. А., Торхов С. В., Бурова Н. В. [и др.]. Ключевые биотопы лесных экосистем Архангельской области и рекомендации по их охране. Архангельск, 2008. 30 с.

## References

1. Ayrapet'yants A.E. *Soni. Seriya: Zhizn' nashikh ptits i zverey = Dormice. Series: The life of our birds and animals*. Leningrad: Izd-vo Leningr. un-ta, 1983;(5):192. (In Russ.)
2. Geptner V.G. *Sonya-polchok = Dormouse*. Moscow; Leningrad: Vneshpromizdat, 1932:36. (In Russ.)
3. Vekhnik V.A. Reproductive strategy of the dormouse (*Glis glis* L., 1766) on the outskirts of its range: PhD dissertation. Tol'yatti, 2010:145. (In Russ.)
4. Vekhnik V.A. Dormouse (*Glis glis*, Gliridae, Rodentia) on the outskirts of its range: body size and life cycle parameters. *Zoologicheskiy zhurnal = Zoological journal*. 2017;96(5):569–580. (In Russ.)
5. Vekhnik V.A. Comparative analysis of biology and ecology of *Glis Glis* (Gliridae, Rodentia) in the Zhiguli Nature Reserve (Russia) and beyond. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka = Nature Conservation Research*. 2020;(5):1–20. (In Russ.)
6. Vekhnik V.A., Vekhnik V.P. Experience in studying the biology of dormice (*Glis glis*: Gliridae, Rodentia) using artificial nests. *Nature Conservation Research. Zapovednaya nauka = Nature Conservation Research*. 2018;(3):86–91. (In Russ.)
7. Krivonogov D.M., Shchegol'kov A.V., Dmitriyev A.I., Orlov V.N. Habitat fragmentation of two species of snow leopards (Gliridae, Rodentia) and protection of biodiversity of broadleaf forests in the Nizhny Novgorod region. *Povolzhskiy ekologicheskiy zhurnal = Volga Region Ecological Journal*. 2019;(2):237–252. (In Russ.)
8. Lisovskiy A.A., Stakheyev V.V., Savel'yev A.P. et al. *Atlas rasprostraneniya melkikh mlekopitayushchikh yevropeyskoy chasti Rossii = Atlas of the distribution of small mammals in the European part of Russia*. Moscow: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2025:448. (In Russ.)
9. Morris P.A. A review of research on British dormice (Gliridae) and the effect of increasing public and scientific awareness of these animals. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003;49 (Suppl. 1):125–130.

10. Morris P.A., Morris M.J. A 13-year population study of the edible dormouse *Glis glis* in Britain. *Acta Theriologica*. 2010;(55):279–288.
11. Worschech K. Dispersal movements of edible dormice *Glis glis* between small woods in a fragmented landscape in Thuringia (Germany). *Peckiana*. 2012;8:173–179.
12. Juškaitis R. Abundance dynamics of Common dormouse (*Muscardinus avellanarius*), Fat dormouse (*Glis glis*) and Yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*) derived from nestbox occupation. *Folia Theriologica Estonica*. 2000;5:42–50.
13. Schlund W., Scharfe F., Stauss M.J., Burkhardt J.F. Habitat fidelity and habitat utilization of an arboreal mammal (*Myoxus glis*) in two different forests. *Z. Säugetierkunde*. 1997;(62):158–171.
14. Capizzi D., Battistini M., Amori G. Effects of habitat fragmentation and forest management on the distribution of the edible dormouse *Glis glis*. *Acta Theriologica*. 2003;(48):359–371.
15. Marteau M., Maurizio S. Habitat preferences of edible dormouse, *Glis glis italicus*: implications for the management of arboreal mammals in Mediterranean forests. *Folia Zool*. 2015;(64):136–150.
16. Bieber S. Dispersal behaviour of the Edible Dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany. *Hystrix-italian Journal of Mammalogy*. 1995;(6):257–263.
17. Smirnova O.V., Chistyakova A.A., Zaugol'nova L.B. et al. *Diagnozy i klyuchi vozrastnykh sostoyaniy lesnykh rasteniy. Derev'ya i kustarniki: metodicheskiye razrabotki dlya studentov biologicheskikh spetsial'nostey* = *Diagnoses and age-related keys for forest plants. Trees and shrubs: teaching materials for students majoring in biology*. Moscow: Izd-vo «Prometey» MGPI im. V.L. Lenina, 1989:102. (In Russ.)
18. *Krasnaya kniga Nizhegorodskoy oblasti. Tom 1. Zhivotnyye. 2-e izd., pererab. i dop.* = *Red data book of the Nizhny Novgorod Region. Volume 1. Animals. 2nd edition, revised and expanded*. Nizhniy Novgorod: DEKOM, 2014:448. (In Russ.)
19. Yurkovskaya T.K. Vegetation map. *Natsional'nyy atlas pochv Rossiyskoy Federatsii* = *National soil atlas of the Russian Federation*. Moscow: Astrel', 2011:46–47. (In Russ.)
20. Bakka S.V., Kiseleva N.Yu. *Osobo okhranyayemyye prirodnnyye territorii Nizhegorodskoy oblasti. Annotirovanny perechen'* = *Specially protected natural areas of the Nizhny Novgorod Region. Annotated list*. Nizhniy Novgorod, 2008:560. (In Russ.)
21. Artashev O.N., Bashmakov D.I., Bezina O.V. et al. *Metody polevykh ekologicheskikh issledovaniy: ucheb. posobiye* = *Methods of field environmental research: a textbook*. Saransk: Izd-vo Mordov. un-ta, 2014:412. (In Russ.)
22. Tikhodeyeva M.Yu., Lebedeva V.Kh. *Prakticheskaya geobotanika (analiz sostava rastitel'nykh soobshchestv): ucheb. posobiye* = *Practical geobotany (Analysis of the composition of plant communities): Textbook*. Saint Petersburg: Izd-vo S.-Peterb. un-ta, 2015:166. (In Russ.)
23. Ipatov V.S., Kirikova L.A. *Fitotsenologiya: uchebnik* = *Phytocenology: textbook*. Saint Petersburg: Izd-vo S.-Peterburg. un-ta, 1997:316. (In Russ.)
24. Borisova M.A., Bogachev V.V. *Geobotanika: ucheb. posobiye* = *Geobotany: a textbook*. Yaroslavl: Yarosl. gos. un-t im. P.G. Demidova, 2009:160. (In Russ.)
25. Likhachev G.N. Mouse-like rodents and artificial nests for birds. *Zool. zhurn.* = *Zoological journal*. 1955;(34): 160–175. (In Russ.)
26. Krystufek V., Zavodnik M. Autumn population density of the edible dormouse (*Glis glis*) in the mixed montane forest of Central Slovenia over 33 years. *Acta Zool. Academiae Scientiarum Hungaricae*. 2003;49:99–108.
27. Pilastro A., Marin G., Tavecchia G. Long living and reproduction skipping in the fat dormouse. *Ecology*. 2003;84:1784–1792.
28. Adamik P., Kral M. Climate- and resource-driven long-term changes in dormice populations negatively affect hole-nesting songbirds. *Journal of Zoology*. 2008;(275):209–215.
29. Lebl K., Bieber C., Adamik P. et al. Survival rates in a small hibernator, the edible dormouse: a comparison across Europe. *Ecography Subject*. 2010;October:1–10.
30. Firth D. Bias reduction of maximum likelihood estimates. *Biometrika*. 1993;(80):27–38.
31. Büchner S. Dispersal of common dormice *Muscardinus avellanarius* in a habitat mosaic. *Acta Theriologica*. 2008;(53):259–262.
32. Negro M., Novara C., Bertolino S., Rolando A. Ski-pistes are ecological barriers to *Glis glis* and other forest small mammals. *8th Inter. Dormouse Conf. Abstract Book*. Görlitz: DFG, 2011:3–5.
33. Gromov I.M., Yerbayeva M.A. *Mlekopitayushchiye fauny Rossii i sopredel'nykh territoriy. Zaytseobraznyye i gryzuny* = *Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents*. Saint Petersburg, 1995:522. (In Russ.)
34. Rossolimo O.L., Potapova E.G., Pavlinov I.Ya. et al. *Soni (Myoxidae) mirovoy fauny* = *Dormice (Myoxidae) of the world fauna*. Moscow: Izd-vo Moskovskogo universiteta, 2001:229. (In Russ.)
35. Thompson H.V. The Edible Dormouse (*Glis glis* L.) in England, 1902–1951. *Proc. Zool. Soc.* 1953;122:1017–1025.
36. Juškaitis R., Šiožinytė V. Habitat requirements of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) and the fat dormouse (*Glis glis*) in mature mixed forest in Lithuania. *Ekológia (Bratislava)*. 2008;27(2):143–151.
37. Fietz J., Pflug M., Schlund W., Tataruch F. Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *J. Somp. Physiol.* 2005;175:45–55.
38. Gigirey A., Rey J.M. Autumn diet of the fat dormouse in Galicia, Northwest Spain. *Acta Theriologica*. 1998;43: 325–328.

39. Samarskiy A.S., Samarskiy S.L. Some issues of the ecology of the dormouse in the forest-steppe conditions of Ukraine. *Ekologiya = Ecology*. 1980;(1):105. (In Russ.)
40. Spangenberg E.P. Dormouse. *Pushnoye delo = Fur business*. 1929;(10):34–40. (In Russ.)
41. Donaurov S.S., Popov V.K., Khonyakina Z.P. Dormouse in the area of the Caucasian State Nature Reserve. *Trudy Kavkazskogo gosudarstvennogo zapovednika = Proceedings of the Caucasian State Nature Reserve*. 1938;(1): 227–279. (In Russ.)
42. Grekova V.Kh. Dietary characteristics of the dormouse in the Northwestern Caucasus. *Materialy IV nauchnoy konferentsii zoologov ped. institutov = Proceedings of the IV scientific conference of zoologists of pedagogical institutes*. Gorkiy, 1970:83–84. (In Russ.)
43. Averkiyev D.S., Averkiyev V.D. *Opredelitel' rasteniy Gor'kovskoy oblasti = A guide to plants of the Gorky region*. Gorkiy: Volgo-Vyatskoye knizhn. izd-vo, 1985:320. (In Russ.)
44. Hanski I. *The shrinking world: Ecological consequences of habitat loss*. Luhe: International Ecology Institute, 2005:307.
45. Ray E.A., Torkhov S.V., Burova N.V. et al. *Klyuchevyye biotopy lesnykh ekosistem Arkhangel'skoy oblasti i rekomendatsii po ikh okhrane = Key biotopes of forest ecosystems in the Arkhangelsk region and recommendations for their protection*. Arkhangelsk, 2008:30. (In Russ.)