

250-летию Московского университета посвящается

Зоологический музей МГУ

Zoological Museum of Moscow State University



Исследования по фауне

Сони (Муоxidae) мировой фауны

ИЗДАТЕЛЬСТВО МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

МОСКВА – 2001

Studies on the fauna

Dormice (Myoxidae) of the World

MOSCOW UNIVERSITY PUBLISHER

MOSCOW – 2001

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
том XLII

ARCHIVES OF THE ZOOLOGICAL MUSEUM OF MOSCOW STATE UNIVERSITY
vol. XLII

Главный редактор О.Л. Россолимо
Editor-in-Chief O.L. Rossolimo

Редактор тома: И.Я. Павлинов
Editor of this volume: I. Ya. Pavlinov

Авторы:

О.Л. Россолимо, Е.Г. Потапова, И.Я. Павлинов, С.В. Крускоп, О.В. Волцит

Authors:

O.L. Rossolimo, E.G. Potapova, I. Ya. Pavlinov, S.V. Kruskop, O.V. Voltzit

Сони (Myoxidae) мировой фауны. — Москва: Изд. Московского ун-та. 2001. 229 с.
Dormice (Myoxidae) of the World. — Moscow: Moscow Univ. Publisher. 2001. 229 p.

Книга представляет собой обзор по филогении, систематике (включая синонимику), морфологии, географии и образу жизни представителей сем. соневых (Myoxidae) в объёме мировой фауны. Обобщены сведения по палеонтологии семейства. Дано подробное описание внешних особенностей, морфологии черепа и зубной системы, наружных мужских гениталий, кариотипа для семейства в целом и всех современных родов, а в некоторых случаях и видов. Обсуждены гипотезы о филогенетических и таксономических отношениях между родами сонь. Для каждого из современных видов приведены детальные сведения по географическому распространению (с картами ареалов), биотопической приуроченности, численности и структуре населения, участкам обитания, убежищам, питанию, суточной активности, сезонным явлениям (спячка, размножение, линька), индивидуальному развитию, поведению и коммуникациям, паразитоносительству. Рис. 69. Библ. 681. Указатель таксонов Myoxidae.

Для териологов — систематиков, морфологов, экологов, фаунистов, паразитологов, специалистов по грызунам.

The book provides a review of phylogeny, taxonomy (including synonymy), morphology, geography and natural history of the world-wide representatives of the dormice family Myoxidae. Paleontological information on the family is summed up. Detailed descriptions of external characters, of the skull and dental morphology, male external genitals, and karyotype are given for both the entire family and for each genus, as well as for some particular species. Hypotheses about phylogenetic and taxonomic relationships between dormice genera are discussed. For each of the recent dormice species, the following exhaustive information is provided: geographic distribution (with the maps), biotopic preferences, population number and structure, individual territories, nests, diet, circadian rhythms, seasonal circles (hibernation, reproduction, moulting), ontogenesis, behavior and communications, parasites. Figs 69. Bibl. 681. Index of Myoxidae taxa.

For mammalogists — taxonomists, morphologists, ecologists, faunists, parasitologists, rodent experts.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Семейство соневых (*Muoxidae* Gray, 1821) — сравнительно небольшая, весьма своеобразная группа в отряде грызунов (*Rodentia*, *Mammalia*). Это одна из наиболее рано обособившихся ветвей эволюционного древа отряда, дотянувшихся до нашего времени. Зародившись в эоцене и всю вторую половину палеогена оставаясь достаточно малочисленными, свой “расцвет” соневые пережили в начале неогена, во многом определив “лицо” европейской фауны грызунов того времени. Уже в раннем миоцене известно около 18 родов соневых, в отдельных локальных фаунах присутствовало до 8 родов и 11 видов, их доля среди всех остатков грызунов доходила до 80–90 %. Всего за историю этого семейства в нём возникло более 30 родов и сотни видов; однако к настоящему времени сохранилось менее 10 родов и около 20 видов.

Из современных таксонов соневых не менее трети (мышевидные сони, японская соня, селевиния, отчасти и сычуаньская соня) — настоящие реликты, “осколки” некогда процветавших широко распространённых родов. Но и другие современные роды, вполне процветающие биологически, — полчки, садовые и орешниковые сони — в эволюционном отношении представляют собой не более чем разрозненные концевые “веточки” когда-то бывших разнообразными надродовых групп. Поэтому чуть ли не каждый из них выделяется в отдельное подсемейство: для описания филогенетических связей 9 современных родов соневых выделено 6 подсемейств, большинство которых — монотипические.

Несмотря на свой явно реликтовый характер, семейство соневых, по крайней мере в лице своих типичных представителей, достаточно прочно занимает определённую “нишу”, успешно конкурируя с другими мелкими грызунами. Это — одни из характернейших грызунов древесного яруса лиственных (прежде всего широколиственных) и отчасти смешанных лесов умеренного и субтропического поясов Европы, Юго-Западной Азии, Африки к югу от Сахары. Именно на эти биоты приходится их наибольшее современное разнообразие. Не менее органично по крайней мере некоторые соневые “вписаны” и в засушливые ландшафты: среди них есть виды, приспособленные к обитанию среди голых скал, в настоящих пустынных сообществах.

Этимология народных названий сонь на некоторых языках (русском, английском, немецком) связана с одним их примечательным свойством — способностью впадать в глубокое оцепенение при неблагоприятных экологических условиях. В частности, обитателям умеренных широт свойственна зимняя спячка, длящаяся от 4 до 8 месяцев в году. Неудивительно, что этому посвящены многие десятки публикаций, рассматривающих физиологические и биохимические аспекты спячки сонь.

Вообще внимание зоологов и физиологов к соням, несмотря на их сравнительную немногочисленность, достаточно пристально. Регулярно проводится международная конференция по этому семейству; список публикаций по соневым составляет сотни наименований; в Интернете открыто несколько сайтов, специально посвящённых этим грызунам, в одном из которых предложено учредить особую дисциплину — “*dormouse-ology*”. Однако полноценных сводок по соневым до настоящего времени не было.

Настоящая книга — первая в мировой литературе сводка по семейству соневых в полном его объёме. В её задачи входит обобщение всех известных сведений по соням; соответственно, она носит преимущественно компилятивный характер. Приведённые в ней данные по палеонтологии, систематике, географии, биологии основаны на литературных данных; данные по морфологии черепа во многом оригинальны.

Организационно книга представляет собой комбинацию структур двух основополагающих изданий по млекопитающим, вышедших в нашей стране на протяжении большей части XX столетия. Из серии “Фауна СССР”, издаваемой Зоологическим институтом АН, заимствован филогенетико-морфологический аспект рассмотрения группы, составивший содержание первой части книги. В ней дана характеристика семейства *Muoxidae* в целом: подробно рассмотрены вопросы его палеонтологии и филогении, морфологии и очень кратко — распространение и экология. Это же относится и к характеристикам родов, где основной упор также сделан на морфологию и филогению. Из многотомного издания “Звери...” (затем “Млекопитающие...”, с неоднократным изменением названия географических рамок), начатого С.И. Огневом и продолженного (но, увы, так и не законченного) В.Г. Гептнером и В.Е. Соколовым, заимствована эко-

лого-фаунистическая идея. Соответственно, во второй части книги дана детальная биологическая характеристика видов, в том числе сохранена почти без изменений базовая структура видовых очерков. Неравноценность последних по объёму и содержанию отражает разную степень изученности биологии видов: по одним (главным образом по отечественным) накоплен огромный объём информации, по другим же (особенно африканским) зачастую имеются лишь сведения, содержащиеся на музейных этикетках.

Обязанности между авторами книги были распределены следующим образом. О.Л. Россоло — автор текстов по биологии всех видов сонь фауны бывшего СССР, Западной Европы и юго-западной Азии. Е.Г. Потаповой (ИПЭЭ РАН) принадлежит описание морфологии черепа по семейству в целом и по отдельным родам, изготовление соответствующих иллюстраций (которые почти все оригинальны). И.Я. Павлинов составил обзоры по палеонтологии, филогении, систематике (включая списки синонимов), биологические очерки для семейства соневых, всех его родов, а также для видов сонь Афротропики и Ориентальной области; ему принадлежат скомпилированные рисунки зубов и мужских гениталий; он также осуществлял общее редактирование книги. С.В. Крускоп подготовил описания и картосхемы ареалов, изображения самих сонь (преимущественно по фотографиям животных, отчасти же на основании личных наблюдений). О.В. Волцит — автор разделов по паразитологии.

Морфологические исследования выполнены главным образом на основании изучения коллекционных материалов, хранящихся в следующих крупнейших музеях (перечислены в алфавитном порядке): Естественно-историческом музее (Лондон), Естественно-историческом музее Карнеги (Питтсбург), Зоологическом ин-те РАН, Зоологическом музее МГУ, Американском музее естественной истории, Национальном музее естественной истории (Вашингтон), Национальном музее естественной истории (Париж), Палеонтологическом ин-те РАН.

При работе с литературой мы пользовались в первую очередь богатейшей библиотекой книг, периодических изданий и оттисков Зоологического музея МГУ. Кроме того, целый ряд редких изданий нам предоставили, благодаря доброжелательному содействию их сотрудников, библиотеки Московского общества испытателей

природы, Зоологического института РАН. Благодаря содействию коллег, копии отдельных публикаций были получены из библиотек Лондонского университета, Национального музея естественной истории в Париже. Многие публикации последних лет мы смогли использовать благодаря “Реферативному журналу”, регулярно выпускаемому ВИНТИ. Наконец, для получения некоторых новейших сведений мы обращались к Интернету, в частности, к сайту <http://www.glararium.de/dormouse/>.

Авторы признательны многим коллегам, в той или иной форме содействовавшим подготовке настоящей книги: М.-Э. Холден (Нью-Йоркский музей естественной истории) — за обсуждение систематики африканских сонь; А.А. Варшавскому (Институт проблем экологии и эволюции РАН) — за консультирование по составлению ареалов; А.В. Борисенко (Зоологический музей МГУ) — за изготовление инъекционных препаратов кровеносной системы ряда сонь (хранятся в Зоологическом музее МГУ) и за предоставление фотографий живых сонь; А.К. Агаджаняну и ныне покойной Н.С. Шевырёвой (оба — Палеонтологический институт РАН), Г.И. Барановой (Зоологический институт РАН), М. Карлтоу (Национальный музей естественной истории, Вашингтон), Г. Массеру (Нью-Йоркский музей естественной истории), П. Дженкинсу (Естественно-исторический музей, Лондон), М. Транье (Национальный музей естественной истории, Париж), Д. Шлиттеру (Естественно-исторический музей Карнеги, Питтсбург) — за предоставленную возможность работать с коллекциями соответствующих музейных хранилищ; П.П. Гамбаряну и И.М. Фокину (оба — Зоологический институт РАН) — за предоставление фотографии некоторых живых сонь для изготовления рисунков; В. Волобуеву (Национальный музей естественной истории, Париж), Н.М. Комаровой (Зоологический музей МГУ), А. Леггу (Колледж Биркбек, Лондонский университет), А.В. Бочкову, Е.В. Дубининой, С.Г. Медведеву (все — Зоологический институт РАН) и А.Д. Петровой (каф. энтомологии МГУ) — за помощь в подборе литературы по паразитам сонь; Е.Н. Панову (Институт проблем экологии и эволюции РАН) — за техническое содействие в подготовке некоторых иллюстраций.

Краниологический раздел работы выполнен при частичной поддержке РФФИ, грант № 99–04–48136 (для *Е.Г.П.*).

ОБЗОР СЕМЕЙСТВА СОНЕВЫХ MYOXIDAE GRAY, 1821

СИСТЕМАТИКА

Номенклатура

В качестве действительного названия для семейства соневых ранее широко использовалось *Gliridae* Thomas. Оно основано на родовом названии *Glis* Brisson, 1762. Однако последнее непригодно с момента опубликования (статья 11.4 Международного кодекса..., 2000), что делает непригодным и указанное название О. Томаса. На этом основании и с учетом уже обозначившейся в последнее десятилетие тенденцией (Holden et al., 1993; Holden, 1993; Павлинов, Россоломо, 1998) здесь в качестве действи-

тельного использовано название *Myoxidae* Gray с типом *Myoxus* “Gmelin” (= Zimmermann, 1780).

Список синонимов номенклатурной группы семейства включает названия: *Graphiurinae* Winge, 1887; *Leithiidae* Lydekker, 1895; *Gliridae* Thomas, 1897 nom. nudum; *Muscardinidae* Palmer, 1899; *Seleviniidae* Bazhanov, Beloslyudov, 1939 (= *Seleviniidae* Argyropulo, Vinogradov, 1939 nom. nud.); *Dryomyinae* Bruijn, 1967; *Glirulinae*, Bruijn, 1967; *Myomiminae* Daams, 1981; *Bransatoglirinae* Daams, Bruijn, 1995.

Состав. Положение *Myoxidae* в системе отряда *Rodentia*

Семейство соневые *Myoxidae* — небольшая и в основной своей части чётко очерченная группа грызунов. Её таксономическое “ядро” составляют евро-азиатские роды — 7 современных и около 30 ископаемых. Ранее отдельным семейством, близким к *Myoxidae*, считалось монотипическое *Seleviniidae*; в настоящее время род *Selevinia* почти единодушно относят к миоксидам как группу, в современной фауне сестринскую для *Myomimus*. Время от времени возникают сомнения и относительно африканских сонь (*Graphiurus* s. lato): так, Miller, Gidley (1918) на основании примитивной хистрикоморфии их сближают с *Dipodoidea*, а Vianey-Liaud, Jaeger (1996) — с *Phiomorpha*. Названная особенность действительно ставит этот род особняком среди миоксид; однако их сходство с “типичными” сонями по одонтологическим признакам настолько велико, что многие палеонтологи, например, не придают графиуринам даже статус подсемейства, “выводя” их из общих корней с группой *Dryomys–Eliomys*.

В настоящее время монофилия соневых, включая *Selevinia* и *Graphiurus*, почти ни у кого не вызывает сомнений. Эта группа характеризуется целым рядом уникальных морфологических особенностей, среди которых, в первую очередь, — тип строения жевательной поверхности коренных и зигомассетерной конструкции. За соневыми всегда признаётся высокий ранг — не ниже надсемейства.

О ближайших предках соневых сведений не слишком надёжны. Так, высказывается предположение, что настоящие соневые произошли от общих предков с миоморфами, какими могли быть *Pseudosciuridae* (Landry, 1999). С другой стороны, на основании сходства зубной коронки между *Eogliravus* и *Microparamys* предполагается происхождение соневых от *Ischiromyidae* (Hartenberger, 1971).

В отношении ближайших родственных связей соневых (*Myoxidae* s. lato = *Gliroidea* auct.) среди современных грызунов доминируют три точки зрения.

Одна из них, которую можно считать классической, восходит к “трёхчленному” делению отряда грызунов на подотряды *Sciomorpha*, *Myomorpha* и *Huystriomorpha*. В этой системе миоксид относят к миоморфам в ранге надсемейства, считая его наиболее рано обособившейся филогенетической ветвью подотряда (Thomas, 1896; Tullberg, 1899; Miller, Gidley, 1918; Ellermann, 1941; Simpson, 1945; Wood, 1955; Wahlert, 1978). Основанием для этого служило то, что по формальным признакам строение зигомассетерной конструкции у большинства соневых было отнесено к миоморфному типу, несмотря на её несходство с зигомассетерной конструкцией типичных миоморфных грызунов (см. ниже).

Однако позже на палеонтологическом материале было показано, что миоморфия *Myoxidae* и типичных *Myomorpha* сформировалась

независимо на разной морфологической основе (Wood, 1980; Dawson, Krishtalka, 1984; Flynn et al., 1985; Vianey-Liaud, 1989). Чтобы подчеркнуть это, зигомассетерную конструкцию соневых было предложено называть “псевдомиоморфной” (Vianey-Liaud, 1989, 1994; Hartenberger, 1994).

В качестве альтернативы предполагаются более тесные связи со Sciuromorpha, основанием для чего служат данные по морфологии костного среднего уха (Parent, 1983; Lavocat, Parent, 1985), каротидной системы (Bugge, 1971, 1985). В качестве одного из доводов в пользу этой гипотезы иногда приводится также морфология зубной коронки глиравин, с лёгкостью выводимая из таковой сциуравид (Stehlin, Schaub, 1951). Допускается возможность существования единых корней миоксид с североамериканскими архаичными сциуроморфами типа *Reithroparamys* (Jin Meng, 1990). Слабость “сциуроморфной” гипотезы в том, что сходство по названным структурам между миоксидами и типичными сциуроморфами является симплезиоморфным и, строго говоря, не может служить свидетельством в пользу близких кладистических отношений этих таксонов.

Современные (правда, фрагментарные) данные гено- и хемотаксономии также не вносят определённости в построения морфологов и палеонтологов. Одни из них свидетельствуют в пользу “миоморфной” трактовки (Sagich, 1985), другие — в пользу филогенетической близости соневых к белкообразным (Крамеров, 1999). Степень доверия к ним не очень велика в связи с тем, что другие данные того же сорта группируют соневых с Caviomorpha (Reyes et al., 1998).

Сохранение не только у наиболее древних, но и у современных Muoidea весьма архаичных особенностей морфологии, наряду со специфичной, только им присущей, структурой зубной коронки, используется в качестве довода в пользу ещё одной гипотезы. Согласно последней, соневые — одна из наиболее рано обособившихся групп грызунов, которую нельзя сближать ни со сциуроморфами, ни с миоморфами. Одна из возможных филогенетических схем (Hartenberger, 1971; Vianey-Liaud, 1985, 1994) постулирует, что в основе эволюционного древа грызунов лежит дихотомия на ветви Ischyromyoidea и Stenodactyloidea. Первые дали начало трём независимым группам — Sciuromorpha, Myomorpha и Muoidea; вторые —

Huystriomorpha, Phiomorpha и, вероятнее всего, Caviomorpha. С этой точки зрения группе соневых (они же — сонеобразные) должен, формально говоря, быть присвоен тот же ранг, что и прочим группам семейств современных грызунов — т.е. подотряда или инфраотряда Glirimoorpha. Заметим, что автор последнего названия — Thaler (1966), а не Wood (1955), как это иногда указывается.

Проблема типизации зигомассетерной конструкции (Е.Г.П.). Основанием для разделения современных грызунов на подотряды Sciuromorpha, Huystriomorpha, Myomorpha, как известно, в своё время послужило наличие трёх специализированных типов строения зигомассетерной конструкции — сциуроморфного, хистрикоморфного и миоморфного, соответственно. И хотя потом неоднократно указывалось на то, что сходство конструкции в разных группах может быть негомологичным, её строение до сих пор остаётся одним из важных критериев для оценки систематического положения и филогенетических связей таксонов высокого ранга.

Миоксид, как неоднократно отмечалось в литературе, нельзя однозначно “вписать” в эту схему, что и определяет разнообразие трактовок о ранге и положении в системе Rodentia этой своеобразной группы. В связи с этим представляется целесообразным кратко рассмотреть здесь вопрос о генезисе и типизации вариантов зигомассетерной конструкции; фактология в отношении миоксид изложена далее в соответствующих разделах.

Становление разных типов зигомассетерной конструкции (рис. 1) происходило в процессе пищевой специализации на ранних этапах эволюции грызунов. В исходном для грызунов строении жевательной мускулатуры основная роль принадлежала ретрактору — височному мускулу (*m. temporalis*), а жевательный мускул (*m. masseter*) крепился вдоль горизонтальной ветви скуловой дуги. Этот исходный тип принято называть протрогоморфным. При переходе на питание более обильными, но менее калорийными кормами в челюстном аппарате происходили изменения, в первую очередь связанные с перераспределением мышечной массы в пользу протракторов — массетера и крыловидного мускула (*m. pterygoideus*). Этот процесс сопровождался экспансией жевательного мускула на передний корень скуловой дуги, которая могла осуществляться тремя путями — только снаружи скуловой дуги, только изнутри

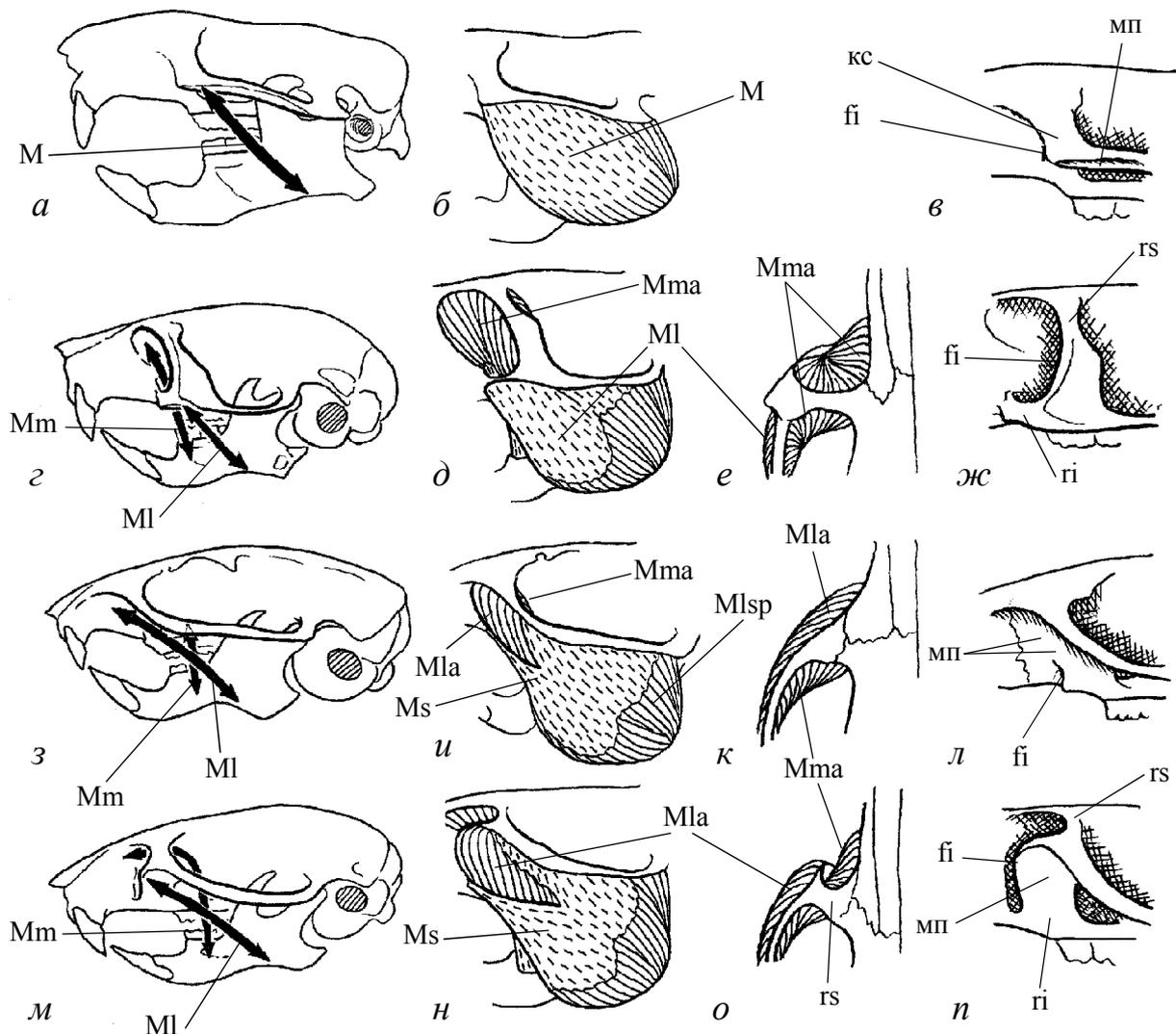


Рис. 1. Типы зигомассетерной конструкции грызунов: протрогоморфный (а, б, в), хистрикоморфный (з, д, е, ж), сциуроморфный (з, и, к, л), миоморфный (м, н, о, п). Изображения: б, д, и, н – массетер, вид сбоку; е, к, о – крепление передних частей массетера, вид сверху; л, п – передний корень скуловой дуги, вид сбоку. Обозначения: fi – for. infraorbitalis, ri – ramus inferior, rs – ramus superior, M – m. masseter, Ml – m. masseter lateralis (= Mla+Ms), Mla – m. mas. lat. profundus pars anterior, Mlsp – m. mas. lat. superficialis p. posterior, Mm – m. mas. medialis, Mma – m. mas. medialis p. anterior, Ms – m. mas. lat. superficialis, кс – корень скуловой дуги, мп – массетерная площадка.

или с обеих сторон одновременно, что привело к становлению трёх основных специализированных типов.

Поскольку именно способ экспансии массетера является определяющим в становлении того или иного типа, формальным критерием для его идентификации является характер крепления передних частей жевательного мускула. В массетере протрогоморфного типа передняя часть мускула не дифференцирована и крепится только снизу корня скуловой дуги. Во всех остальных типах она разделена на латеральную и медиальную порции. При этом в хистрикоморфном типе латеральная порция крепится к

корню скуловой дуги снизу, медиальная поднимается по его внутренней поверхности вверх и выходит через подглазничное отверстие на роstrum. В сциуроморфном и миоморфном типах латеральная порция дифференцирована ещё на две части — поверхностную латеральную, m. masseter lateralis superficialis (= поверхностную, m. mas. superficialis), которая крепится к основанию скулового корня, и глубокую латеральную, m. mas. lat. profundus (= собственно латеральную, m. mas. lateralis), которая поднимается по наружной стороне корня скуловой дуги вверх. В миоморфном типе латеральная порция поднимается вверх, но на роstrum не перехо-

дит, тогда как медиальная поднимается вверх и через подглазничное отверстие выходит на роострум. В сциуроморфном типе, наоборот, латеральная порция поднимается вверх и переходит на боковую поверхность роострума, а медиальная остаётся на скуловой дуге и на роострум не выходит, в связи с чем подглазничное отверстие остаётся маленьким. Может быть, на начальных стадиях формирования сциуроморфного массетера, когда экспансия передней части мускула осуществляется только снаружи корня скуловой дуги, медиальная порция остаётся на его вентральной поверхности. Но у грызунов с развитым массетером этого типа (*Castoridae*, *Sciuridae*, *Heteromyidae*) медиальная порция всегда поднимается по внутренней поверхности скуловой дуги вверх одновременно с подъёмом самого скулового корня, обусловленным экспансией латеральной порции.

Поскольку исследователи часто не имеют возможности изучить жевательную мускулатуру, о её строении они судят по черепу. При этом значимыми для идентификации типа зигомассетерной конструкции становятся строение массетерной площадки и размеры подглазничного окна. В самом сжатом виде “костная составляющая” зигомассетерной конструкции демонстрирует следующие основные типы строения.

В конструкции протрогоморфного типа передний корень скуловой дуги представлен единственной ветвью, а массетерная площадка расположена на его вентральной поверхности, подглазничное отверстие очень маленькое. В конструкции хистрикоморфного типа массетерная площадка также не выходит на боковую сторону скуловой дуги или выходит незначительно, но передний корень скуловой дуги имеет две ветви, которые разделены крупным подглазничным отверстием. В конструкции сциуроморфного типа массетерная площадка занимает всю наружную сторону корня скуловой дуги и переходит на боковую поверхность роострума, ветви корня чётко не разделены, поскольку подглазничное отверстие небольшое. В конструкции миоморфного типа массетерная площадка заходит на наружную сторону скуловой дуги, но на роострум не переходит, передний корень скуловой дуги имеет две ветви, подглазничное отверстие крупное.

Семейство *Myoxidae*, пожалуй, единственное среди грызунов, у представителей которого

встречаются все “классические” типы зигомассетерной конструкции. Так, у наиболее архаичных соневых (*Eoglimyrmus*, *Glimyrmus*) она типично протрогоморфная (Vianey-Liaud, 1975, 1989), у большинства графиурин соответствует примитивно хистрикоморфному типу, у *Claviglis* — примитивно миоморфному, у *Myomimus* и, возможно, *Glamys* — типично сциуроморфному.

Но, кроме того, в этом семействе представлены ещё и “нетипичные” (т.е. не вполне вписывающиеся в классическую схему) варианты зигомассетерной конструкции. Так, у целого ряда современных миоксид по креплению латеральной порции (по строению массетерной площадки) она соответствует сциуроморфному типу, но с увеличенным подглазничным отверстием, через которое у одних форм выходит мускульный пучок (что считается миоморфной особенностью), у других нет (см. ниже раздел “Жевательная мускулатура”). Таким образом, у соневых фактически реализован ещё один продвинутый вариант зигомассетерной конструкции в дополнение к трём “классическим”. В нём выход на роострум получают обе порции массетера: при этом латеральная порция построена по сциуроморфному типу, а медиальная по миоморфно-хистрикоморфному.

То обстоятельство, что зигомассетерную конструкцию соневых рассматривали как миоморфную (или псевдомиоморфную) или сциуроморфную, можно объяснить апелляцией к разным формальным критериям. Основанием для признания миоксид миоморфами, по-видимому, послужили крупные размеры подглазничного отверстия, поскольку считается, что оно увеличено лишь в том случае, если через него проходит (или проходил у предка) мускульный пучок. Поэтому зигомассетерная конструкция с большим подглазничным отверстием автоматически рассматривается как миоморфная или хистрикоморфная. В действительности же однозначной связи между размерами окна и прохождением через него мускула нет: у некоторых соневых с крупным отверстием мускул через него не проходит, а у некоторых беличьих (например, у *Tamias*) с маленьким отверстием небольшой мускульный пучок выходит через него на роострум. С этой точки зрения несостоятельность традиционного подхода к выделению трёх основных типов строения зигомассетерной конструкции очевидна.

Филогенетические схемы и надродовые классификации *Muoxidae*

Родственные отношения между родами своеобразных и соответствующая им надродовая система этой группы служат достаточно давно предметом оживлённых дискуссий, которые породили широчайшее разнообразие точек зрения. В самой краткой форме суммируя их, получаем, что чуть ли не для каждого современного рода разными авторами выделялось отдельное монотипическое подсемейство, а то и семейство: *Muoxinae* s.str. (= *Glirinae*), *Muscardininae*, *Graphiurinae*, *Myomiminae*, *Glirulinae*, *Seleviniidae*; в отдельное подсемейство *Dryomiinae* выделялась группа *Dryomys–Eliomys*. В зависимости от того, какие признаки кладутся в основу филогенетических и таксономических построений, комбинации политипических надродовых таксонов получаются самыми разными.

Наиболее подробные надродовые классификации разработаны палеонтологами. Они основаны главным образом (или исключительно) на особенностях структуры коронки коренных и игнорируют другие признаки. При этом внимание преимущественно уделяется форме и вогнутости коронки, числу основных и дополнительных гребней, развитию эндолофа/эндолофида. Очевидно, что преобразования этих элементов достаточно просты, число возможных комбинаций не слишком велико, так что вероятность параллельного возникновения сходных вариантов строения в разных филетических линиях весьма высока (Hartenberger, 1994). Поэтому к существующим разработкам палеонтологов следует подходить с известным скепсисом.

Ниже приведены три версии надродовой классификации семейства (названия таксонов даны в авторской версии, звездочкой отмечены современные роды), предложенные в разное время двумя ведущими специалистами по палеонтологии семейства *Muoxidae*.

Классификация Брюйна (Bruijn, 1967), с некоторыми изменениями в трактовке статуса современных родов, такова:

Подсемейство *Graphiurinae*

Род *Graphiurus* s.lato*

Подсемейство *Glirinae*

Род *Glis**

Род *Pentaglis*

Род *Heteromyoxus*

Род *Muscardinus**

Род *Glirudinus*

Подсемейство *Dryomyinae*

Род *Dryomys**

Род *Pseudodryomys*

Род *Praearmantomys*

Род *Armantomys*

Род *Eliomys**

Род *Leithia*

Род *Dryomimus*

Род *Hypnomys*

Род *Myomimus**

Подсемейство *Glirulinae*

Род *Glirulus**

Род *Peridyromys*

Род *Microdyromys*

Род *Amphidyromys*

Подсемейство *Gliravinae*

Род *Gliravus*

Классификация Даамса (Daams, 1981) несколько иная:

Подсемейство *Gliravinae*

Род *Gliravus* s.lato

Подсемейство *Glirinae*

Род *Glis**

Род *Glirudinus*

Род *Muscardinus**

Род *Eomuscardinus*

Род *Myoglis*

Род *Heteromyoxus*

Подсемейство *Dryomyinae*

Род *Dryomys**

Род *Microdyromys*

Род *Glirulus**

Род *Paraglrulus*

Род *Vasseuromys*

Род *Bransatoglis*

Род *Eliomys**

Подсемейство *Myomiminae*

Род *Myomimus**

Род *Oligodyromys*

Род *Dryomimus*

Род *Armantomys*

Род *Praearmantomys*

Род *Pseudodryomys*

Род *Nievella*

Род *Tempestia*

Род *Peridyromys*

Подсемейство *Graphiurinae*

Род *Graphiurus* s.lato*

Gliridae incertae sedis

Род *Leithia*

Род *Hypnomys*
Род *Tyrrhenoglis*

Если оставить в стороне различия в списках родов, то наиболее устойчивым в “палеонтологической” систематике соневых можно считать: выделение в отдельное подсемейство наиболее архаичного рода *Gliravus*; состав номинативного подсемейства, в которое палеонтологи неизменно включают *Myoxus* (= *Glis*) и *Muscardinus* с их ближайшими родичами (*Geteromyoxus*, *Glirudinus*); сближение *Dryomys* и *Eliomys*. В остальной классификации существенно различны: роды, объединяемые Брюйном в его подсемейство Glirulinae, Даамсом разделены по двум разным подсемействам (Dryomyinae и Myomiminae), а само подсемейство Glirulinae, соответственно, упразднено. С другой стороны, Даамс выделяет монотипическое подсемейство Bransatoglririnae. Род *Graphiurus*, в прежних классификациях выделяемый в отдельное подсемейство, в последней версии введен в состав Dryomyinae как предположительно близкий к *Eliomys*. К числу родов, чье положение в системе семейства неустойчиво, следует отнести и *Myomimus*: его либо включают в Dryomyinae, либо в Myomiminae.

Новейшая классификация, предложенная совместно двумя этими специалистами (Daams, Bruijn, 1995), наиболее дробная (род *Selevinia* не включён в синопсис). Соответствующая ей филогенетическая схема представлена на рис. 2.

Подсемейство Gliravinae

Род *Gliravus* s.lato

Подсемейство Glirinae

Род *Glis**

Род *Muscardinus**

Род *Heteromyoxus*

Род *Myoglis*

Род *Glirudinus*

Подсемейство Dryomyinae

Род *Dryomys**

Род *Eliomys**

Род *Leithia*

Род *Graphiurus**

Род *Glirulus**

Род *Hypnomys*

Род *Microdyromys*

Род *Graphiurops*

Род *Paraglrirulus*

Род *Tyrrhenoglis*

Род *Maltamys*

Род *Anthracoqlis*

Род *Eivissia*

Род *Chaetocauda**

Подсемейство Myomiminae

Род *Myomimus**

Род *Miodyromys*

Род *Peridyromys*

Род *Dryomimus*

Род *Pseudodryomys*

Род *Praearmantomys*

Род *Armantomys*

Род *Nievella*

Род *Tempestia*

Род *Altomiramys*

Род *Prodryomys*

Род *Carbomys*

Род *Margaritamys*

Род *Ramys*

Подсемейство Bransatoglririnae

Род *Bransatoglis*

Авторы последней классификации подчёркивают, что она разработана исключительно на основании строения зубной коронки коренных и сознательно игнорирует иные морфологические структуры. Так, явным недостатком своей системы Даамс и Брюйн считают объединение в одном подсемействе Leithiinae родов с разным типом зигомассетерной конструкции: в роде *Dryomys* она, по их мнению, миоморфная, у многих видов *Graphiurus* — хистрикоморфная, в роде *Leithia* — сциуроморфная. Поэтому названное подсемейство при ревизии с привлечением большего числа признаков наверняка окажется сборным.

Чтобы дать читателю возможность судить о том, по каким морфологическим основаниям выделяются подсемейства в совместной статье Даамса–Брюйна, ниже приведены их основные характеристики (признаки, время существования, распространение). Название подсемейств даны в соответствии с принципом координации согласно ныне действующему Международному кодексу... (2000).

Подсемейство **Gliravinae** Schaub, 1958. Наиболее архаичные представители семейства, считаются родоначальниками всех основных групп в нём. Ранний эоцен — поздний олигоцен Западной Европы. В верхней челюсти два предкоренных. Коренные с низкой коронкой, жевательная поверхность вогнутая. Верхние коренные тригонодонтные, с небольшим простым мезостилем. Границы тригона без дополнительных вершин. Нижние коренные с четырьмя вер-

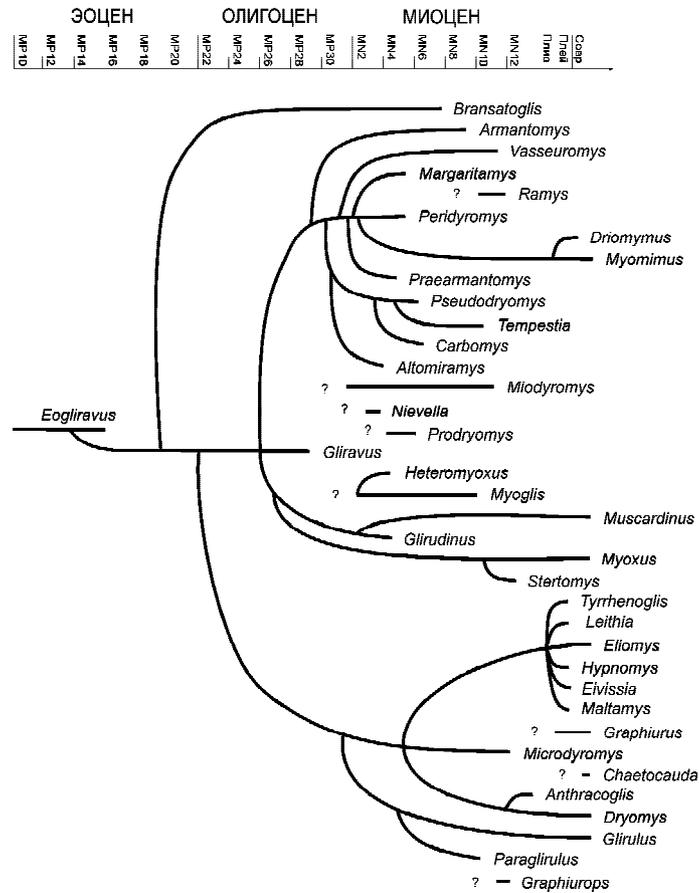


Рис. 2. Филогенетическая схема семейства соневых, Muoxidae по: Daams, Brujin (1995), с изменениями

пинами и изолированным мезоконидом. Метаконид отделен от протокониды. Зигомассетерная конструкция протрогоморфная или близка к сциуроморфной (Vianey-Liaud, 1989).

Подсемейство **Bransatoglrinae** Daams, Brujin, 1995. Одни из наиболее ранних дериватов Gliravinae. Архаичные представители подсемейства, по строению зубов очень сходны с некоторыми *Gliravus*. Поздний эоцен–поздний миоцен Западной Европы, Малой Азии. В верхней челюсти один относительно крупный и округлый предкоренной, 1-й и 2-й коренные вытянуты в длину, 3-й коренной округлый. Жевательная поверхность сильно вогнутая. Основные гребни довольно высокие, широкие. Имеются дополнительные гребни снаружи от тригона, непрерывный эндолоф. Зигомассетерная конструкция близка к протрогоморфной.

Подсемейство **Myomiminae** Daams, 1981. Ранний миоцен–современность Южной Европы, Юго-Западной и Центральной Азии. В верхней челюсти один предкоренной. Жевательная поверхность коренных вогнутая, её структура в целом простая. Основные вершины хорошо развиты, дополнительные гребни уже основных. На верхних коренных эндолоф обычно отсут-

ствует. В пределах подсемейства отмечается тенденция к увеличению высоты коронки, преимущественно к усложнению (в некоторых линиях к упрощению) структуры жевательной поверхности.

Подсемейство **Leithiinae** Lidecker, 1896 (= Dryomyinae Brujin, 1967). Ранний олигоцен–современность Евразии, Африки. В верхней челюсти один предкоренной. Жевательная поверхность коренных вогнутая, дополнительные гребни обычно уже основных, верхние коренные с эндолофом. Структура зубной коронки сложная, особенно у продвинутых форм.

Подсемейство **Myoxinae** s.str. (= Glirinae Thomas, 1897). Средний олигоцен–современность Европы, Малой Азии. В верхней челюсти один предкоренной. Жевательная поверхность коренных плоская или слабо вогнутая, главные вершины слабо выражены или вообще не выражены, коронка и основные гребни низкие, дополнительные гребни отчасти смещены лабиально на верхних коренных и лингвально на нижних коренных. В ряде родов корни небольшие, смещены ближе к центру, эмалевый слой простирается на нижнюю поверхность коронки.

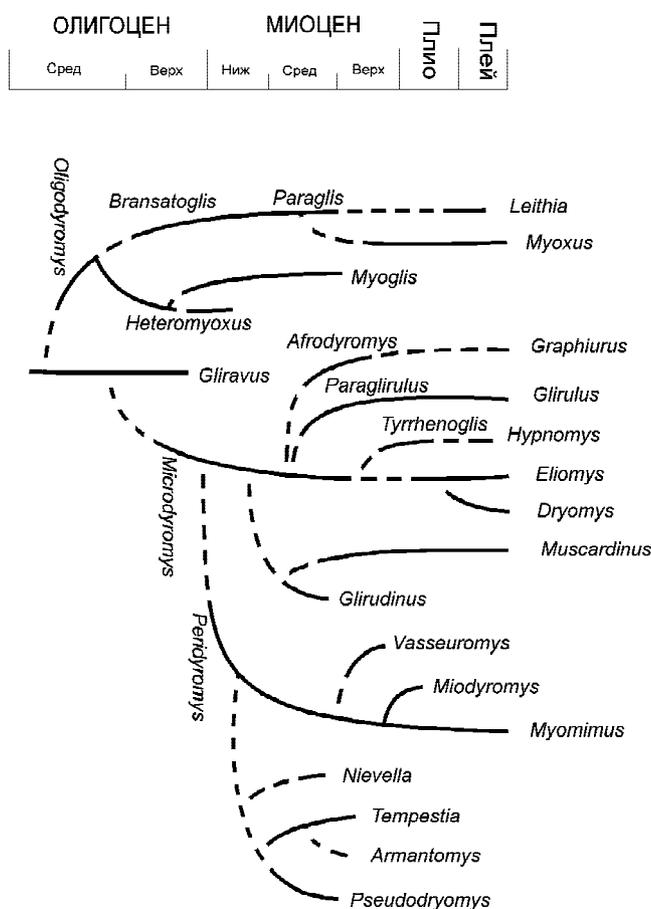


Рис. 3. Филогенетическая схема семейства соневых, Muoxidae по: Chalin, Mein (1979)

Филогенетическая схема Мена-Шалена (Chalin, Mein, 1979), также палеонтологическая в своей основе (рис. 3), отличается от предыдущей в ряде важных позиций. Прежде всего, в ней *Leithia* сближается с *Myoxus*, а не с *Eliomys*; *Muscardinus* считается ранним дериватом линии *Eliomys–Dryomys*; к этой же линии в качестве боковых ветвей отнесены и *Graphiurus* с *Glirulus*; род *Myomimus* занимает такое же обособленное положение, что и *Myoxus*.

Почти одновременно с классификацией Даамса–Брюйна были обнародованы ещё две, но только для современных соневых. Они разработаны по комплексу краниальных, дентальных и отчасти генитальных признаков (Wahlert et al., 1993; Storch, 1995). Основные надродовые подразделения семейства в обеих классификациях достаточно сходны.

В первой из них (не рассматривается род *Chaetocauda*) выделены следующие группы:

- Подсемейство Graphiurinae
- Род *Graphiurus*

Подсемейство Leithiinae

Триба Leithiini

Род *Dryomys*

Род *Eliomys*

Триба Seleviniini

Род *Myomimus*

Род *Selevinia*

Подсемейство Myoxinae

Род *Muscardinus*

Род *Myoxus*

Род *Glirulus*

В классификации Шторха (в ней не представлен род *Graphiurus*) более высокий ранг придан группе *Myomimus–Selevinia*:

Подсемейство Seleviniinae

Род *Myomimus*

Род *Chaetocauda*

Род *Selevinia*

Подсемейство Dryomyinae

Род *Dryomys*

Род *Eliomys*

Подсемейство *Muoxinae*

Род *Muscardinus*

Род *Muoxus*

Род *Glirulus*

В этой классификации синапоморфиями подсемейства *Muoxinae* указываются: уменьшение или исчезновение основных вершин на зубах, стапедиальной артерии, бокового крыловидного отростка, оральное положение венечного отростка нижней челюсти (на виде сбоку закрывает 3-й коренной). В номинативном подсемействе Шторх сближает *Muoxus* и *Glirulus* по сходству строения эмали на резцах (см. ниже), сохранению бокового крыловидного отростка, отсутствию углового отверстия в нижней челюсти. Большинство этих признаков в пределах указанного подсемейства являются плезиоморфными (за возможным исключением толщины эмали, см. далее), так что это предположение о близком родстве *Muoxus* и *Glirulus* представляется сомнительным. Подсемейство *Seleviniinae* характеризуется упрощённой структурой зубной коронки, длинными зарезцовыми отверстиями, мышевидным хвостом. Из входящих в него родов Шторх ближе всего ставит *Selevinia* и *Chaetocauda*: по мнению названного автора, объединяющими их синапоморфиями являются наличие борозд на верхних резцах, сильно увеличенные слуховые барабаны, существенно редуцированная структура зубной коронки.

Род *Chaetocauda* по некоторым признакам строения черепа, насколько позволяет судить изображение последнего в первоописании (Wang, 1985), обнаруживает определённое сходство с *Myomimus*: их сближают (по мнению Е.Г.П.) булавовидные носовые кости, длинные и широкие зарезцовые отверстия, низко опущенная широкая скуловая дуга, крупные слуховые барабаны, по-видимому, крупные выросты в основании массетерной площадки и крупные крылья заднего края костного нёба. Однако структура зубной коронки у *Chaetocauda* иная, чем у *Myomimus*, причём наиболее значимым представляется не столько её упрощение, сколько явное присутствие эндолофа, который в норме отсутствует у мышевидных сонь. На этом основании, следуя аргументации палеонтологов, два названных рода должны быть отнесены к разным подсемействам.

На основании строения мужских гениталий Kratochvil (1973) делит немногие изученные им

современные роды соневых на два подсемейства — монотипическое *Muscardininae* и “*Glirinae*” с трибами “*Glirini*” (включает род “*Glis*”) и *Dryomyini* (включает *Eliomys*, *Dryomys*). Чисто умозрительно в названной работе род *Glirulus* отнесен к “*Glirini*”, а *Myomimus* — к *Dryomyini*. Результаты, полученные позже по двум последним родам (Rossolimo, Pavlinov, 1985), не подтвердили этого предположения: в обоих родах строение *gl. penis* оказалось очень специфичным, не позволяющим установить синапоморфное сходство с другими сонями.

На основании строения эмалевого слоя нижних резцов (Koenigswald, 1993) роды группируются следующим образом: 1) *Muoxus**, *Glirulus**; 2) *Dryomys**, *Eliomys** с близкими к нему плио-плейстоценовыми островными формами, *Anthracoqlis*, *Prodryomys*; 3) *Muscardinus**, *Graphiurus**, *Myomimus**, *Miodryomys*, *Selevinia**, *Plioselevinia*. Как видно, существенные особенности этой схемы следующие: разделение в разные группы родов *Muoxus* и *Muscardinus*, *Eliomys* и *Graphiurus*; сближением последнего рода, а также *Muscardinus* с *Myomimus*. Весьма значительным представляется сходство родов *Myomimus* и *Selevinia*. Сходство первых двух родов по ориентации призм Кёнигсвальд считает симплезиоморфным; в третьей же группе, по его мнению, сходство в строении эмали является синапоморфией и надёжно свидетельствует о принадлежности входящих в неё родов к одной филетической линии. Другие авторы (Wahlert et al., 1993; Storch, 1995) против последнего заключения возражают. Что касается общей для первой группы значительной толщины внешнего слоя эмали, по Кёнигсвальду она может свидетельствовать о близком родстве двух её родов (с этим согласен и Storch, 1995). Правда, при этом не принимается во внимание возможность параллельной эволюции толщины эмали вследствие сходной обработки пищи.

Сравнение современных родов по митохондриальной части генома (Benz, Montgelard, 1999) отчасти соответствует приведённым выше построениям палеонтологов. В схеме указанных авторов попарно группируются *Muscardinus* и *Muoxus*, *Dryomys* и *Eliomys*; *Glirulus* же сближается с *Graphiurus*.

На основании гомологизации хромосом среди современных палеарктических родов Графодатский, Фокин (1993) наиболее обособленным считают *Eliomys*, наиболее сходными — *Dryomys*, *Muscardinus*, *Myomimus*; промежуточ-

ное положение занимает *Myoxus*. Как видно, эти группировки ни в малой степени не соответствуют предлагавшимся другими авторами, что свидетельствует скорее против, чем за них. Недооценивается и сохранение в роде *Myomimus* архаичного для соневых структурного гетерохроматина, свидетельствующее (на взгляд И.Я.П.), о его наиболее раннем обособлении среди указанных родов.

Отдельного обсуждения заслуживает род *Selevinia*, который с момента своего описания неизменно выделялся в отдельное семейство Seleviniidae, близкое к собственно *Myoxidae* (= *Gliridae*) (Klingener, 1984). Основанием для этого служила специфика рода, связанная с приспособлением к жизни в засушливых условиях и с насекомоядностью. Однако в последних исследованиях по систематике соневых (Яхонтов, Потапова, 1993; Wahlert et al., 1993; Storch, 1995; Daams, Bruijn, 1995; Potarova, 2001) всё чаще подчеркиваются не эти специфические ad hoc адаптации селевиний, а их сходство с мышевидными сонями (на что указывал ещё Огнев, 1947). Это обстоятельство нашло свое отражение во включении рода *Selevinia* в одно подсемейство с *Myomimus*, с соответствующим изменением его действительного названия (Seleviniinae вместо *Myomiminiinae*) согласно принципу координации действующего Международного кодекса... (2000).

Наконец, значительную дискуссию, как уже отмечалось, вызывал и продолжает вызывать род африканских сонь *Graphiurus*. На основании хистрикоморфии многих его видов этот род одно время помещали в *Dipodoidea* (Miller, Gidley, 1918). Совсем недавно была высказана весьма “экзотическая” гипотеза о близости графиурин к семейству *Anomaluridae* — представителю эндемичной африканской группы *Phiomorpha* (Vianey-Liaud, Jaeger, 1996). Однако молекулярные данные однозначно свидетельствуют в пользу близости *Graphiurus s.lato* к евразийским соневым, а не к фиоморфам (Montgelard et al., 1999).

По строению слуховых барабанов и челюстного аппарата (Яхонтов, Потапова, 1993; Potarova, 2001; см. раздел “Череп” настоящей книги) практически все современные роды соневых принадлежат к самостоятельным филетическим линиям. Таких линий можно насчитать пять или шесть (Е.Г.П.): 1) линия *Graphiurus*, вероятно, очень рано обособилась, о чём свидетельствует сохранение у части форм примитивно хистрикоморфной зигомассетерной конструкции, и раз-

вивались параллельно с линией *Dryomys–Eliomys* (аналоги графиурин по пищевой специализации); 2) линия *Myoxus* включает единственный одноимённый род, сохранивший архаичные для семейства черты в строении слуховых барабанов и особенно нижней челюсти; 3) линия типично соневых, включает роды *Dryomys*, *Eliomys*; 4) линия *Myomimus–Selevinia*, которая развивалась во многом параллельно предыдущей: в частности, становление сциуроморфии в этих линиях происходило, по-видимому, независимо и разными путями; 5) линия *Glirulus* с единственным родом, наиболее обособленным от других родов по строению слуховых барабанов и челюстного аппарата. Род *Muscardinus* по указанным признакам должен сближаться с линией *Dryomys–Eliomys*; однако, учитывая его не вполне типичную для соневых специализацию, он заслуживает выделения в ещё одну ветвь.

Наиболее существенное отличие этой схемы от большинства классических касается разделения *Myoxus* и *Muscardinus*. Эти роды (а также *Glirulus*), скорее всего, являются экологическими аналогами: они специализировались в использовании перетирания как основного режима работы челюстного аппарата, но шли к этому разными путями (см. разделы “Череп” и “Жевательная мускулатура”); неудивительно, что их сходство проявляется в первую очередь в строении зубной системы. По многим другим морфологическим структурам между ними мало общего. Так, нижняя челюсть *Muscardinus* напрямую выводится из нижней челюсти *Dryomys* тем же способом, как это происходит и в группах хомяков, песчанок, тушканчиков в связи с переходом на зеленоядное питание. Она может быть выведена и из таковой *Myoxus*, но с большими трудностями и большим количеством шагов. На этом основании более вероятным следует признать близость рода *Muscardinus* не к *Myoxus*, а к линии *Dryomys–Eliomys*.

Таким образом, на основании имеющихся данных, как уже опубликованных, так и изложенных в соответствующих разделах настоящей книги, наиболее обоснованной для современных соневых представляется следующая надродовая классификация

Семейство *Myoxidae* Gray, 1821

Подсем. *Graphiurinae* Winge, 1887

Род *Graphiurus* Smuts, 1832

Подсем. *Myoxinae* s. str.

Род *Myoxus* Zimmermann, 1780

Подсем. *Leithiinae* Lydekker, 1895

Род *Dryomys* Thomas, 1906
 Род *Eliomys* Wagner, 1840
 ? Род *Chaetocauda* Wang, 1985
 Подсем. Seleviniinae Bazhanov, Beloslyudov, 1939
 Триба Myomimini Daams, 1981
 Род *Myomimus* Ognev, 1924

Триба Seleviniini s. str.
 Род *Selevinia* Beloslyudov, Bazhanov, 1938
 Подсем. Glirulinae Bruijn, 1967
 Род *Glirulus* Thomas, 1906
 Myoxidae incertae sedis
 Род *Muscardinus* Kaup, 1829

ИСТОРИЯ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВА МУОХИДАЕ

Обзор ископаемых форм

Ниже приведён краткий обзор ископаемых родов и видов семейства соневых. Роды, а в пределах каждого рода — виды приведены в алфавитном порядке. Для каждого ископаемого рода указаны отличительные признаки (для современных родов — в их характеристиках в разделе “Обзор современных родов Муохиде”), возраст и распространение, вероятные родственные связи и положение в системе, состав. Обозначения основных элементов зубной коронки соневых см. на рис. 4. Основные варианты строения зубной коронки у важнейших ископаемых представителей семейства Муохиде показаны на рис. 5–8. Для ископаемых видов указаны только пространственно-временные границы. Основной источник информации — статья Даамса и Брюйна (Daams, Bruijn, 1995); дополнительные источники указаны в тексте. Систематическое положение родов указано (за единичными исключениями) в соответствии с последними авторами. Названия подсемейств приве-

дены в соответствии с номенклатурой, принятой в настоящей книге.

Род *Altomiramys* Diaz, Lopez, 1979. Относится к Seleviniinae. По-видимому, имеет общие корни с архаичными *Pseudodryomys*. Размеры довольно крупные (длина M^1 ок. 1,3 мм). Коренные с низкой коронкой, вогнутой жевательной поверхностью. Гребни толстые, из централофов имеется только передний, соединённый с протолофом (рис. 8а). Лабиальный конец постеролофа заканчивается свободно. Непрерывного эндолофа нет. Ранний миоцен, Испания. 1 вид: *daamsi* Diaz, Lopes, 1979.

Род *Anthracoglis* Engesser, 1983. Входит в состав Leithiinae. По строению зубов наиболее сходен с *Microdryomys*, *Dryomys*; сближается с последним родом на основании стратиграфических данных. Размеры как у *Myoxus* (длина M^1 1,8–2,0 мм). Предкоренные заметно моляризованы. Коренные массивные, жевательная поверхность коренных существенно вогнутая. На верхних коренных передний централоф заметно длиннее заднего, антеролоф лингвально соединён с эндолофом, лингвальный край зуба “фестончатый” (рис. 7а). На нижних коренных эндолофид обычно разорван, централофид очень длинный, передняя и задняя долинок с дополнительными гребнями; мета-, мезо- и централофиды соединены непосредственно с эндолофидом. Поздний миоцен Италии. 1 вид: *martinoi* Engesser, 1983.

Род *Armantomys* Bruijn, 1966 (= *Quercomys* Lacomb, Martinez-Salanova, 1988). Входит в состав Seleviniinae, является наиболее рано обособленной его ветвью. Производные архаичных *Peridyromys*. Размеры крупные (длина $M^1 \approx 1,3–1,8$ мм). В верхнем зубном ряду 1-й коренной крупнее 2-го. Зубная коронка вогнутая, довольно простая. Гребни относительно высокие и широкие, долинок между ними узкие (рис. 8б). Металоф и протолоф разделены. Нижние коренные с 2 корнями каждый. Ранний–средний ми-

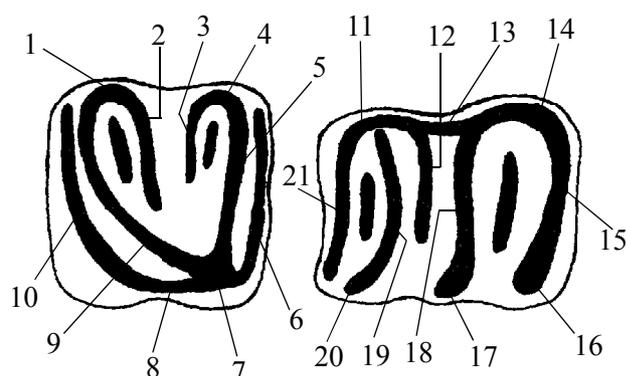


Рис. 4. Номенклатура основных элементов зубной коронки соневых, Муохиде (по: Daams, Bruijn, 1995): 1 – паракон, 2 – передний централоф, 3 – задний централоф, 4 – метакон, 5 – металоф, 6 – постеролоф, 7 – протокон, 8 – эндолоф, 9 – протолоф, 10 – антеролоф, 11 – метаконид, 12 – центлофид, 13 – эндолофид, 14 – энтоконид, 15 – постеролофид, 16 – гипоконид, 17 – мезоконид, 18 – мезолофид, 19 – металофид, 20 – протоконид, 21 – антеролофид.

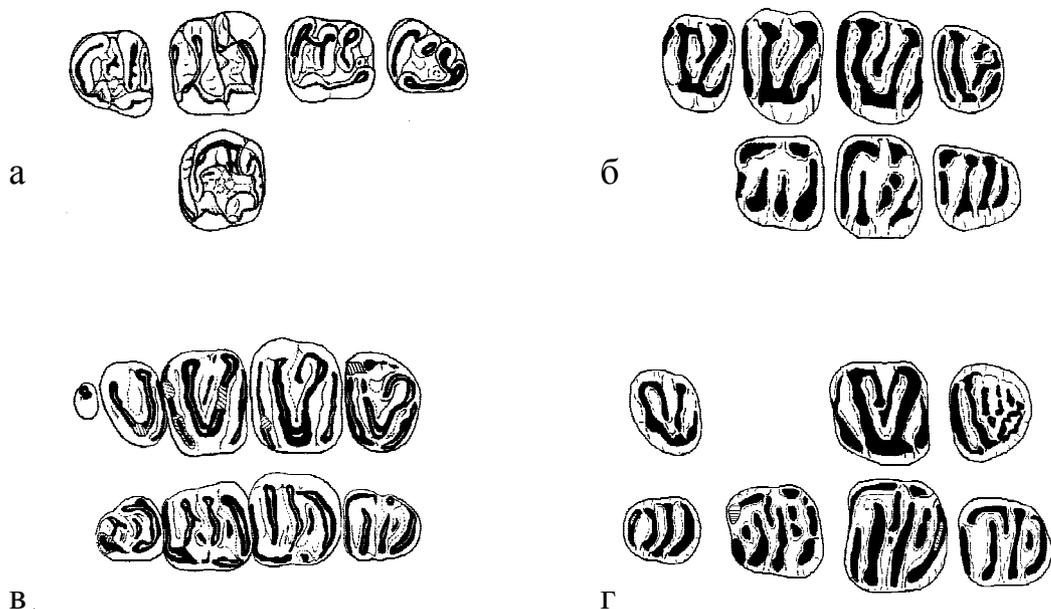


Рис. 5. Основные варианты строения зубной коронки (полусхематично) у представителей подсемейств Gliravinae и Bransatoglirinae: а – *Eogliravus hammeri*, б – *Glamys olallensis*, в – *Gliravus itardiensis*, г – *Bransatoglis parvus* (по: Hartenberger, 1971; Vianey-Liaud, 1994; Freudental, 1997)

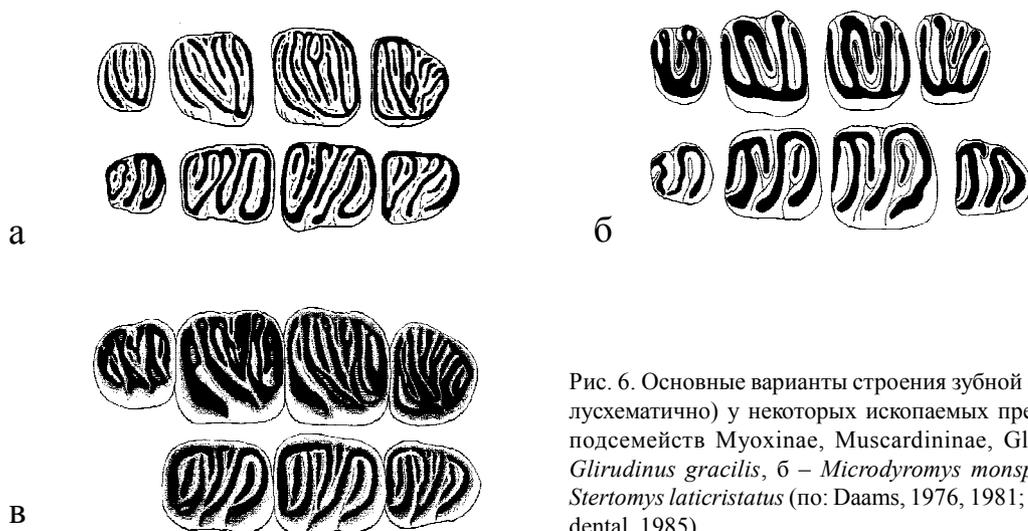


Рис. 6. Основные варианты строения зубной коронки (полусхематично) у некоторых ископаемых представителей подсемейств Myoxinae, Muscardininae, Glirulinae: а – *Glirudinus gracilis*, б – *Microdyromys monspeliensis*, в – *Stertomys laticristatus* (по: Daams, 1976, 1981; Daams, Freudental, 1985)

оцен Юго-Западной Европы. 6 видов: *aragonsensis* Bruijn, 1966 — Испания, ранний миоцен; *bijmani* Lacombe, Martinez-Salanova, 1988 — Испания, ранний миоцен; *daamsi* Visser, 1990 — Испания, ранний миоцен; *jasperi* Daams, 1990 — Испания, ранний миоцен; *parsani* Daams, 1990 — Испания, ранний миоцен; *tricristatus* Lopez, 1997 (= *giganteus* Bruijn, 1967) — Испания, средний миоцен.

Род *Bransatoglis* Hugueneу, 1967 (= *Paraglis* Baudelot, 1970; = *Oligodyromys* Bahlo, 1975). Родственные связи не ясны: включается в *Leithiinae* (Daams, 1981), сближается с *Myoxus* (Cha-

line, Mein, 1972) или выделяется в отдельное монотипическое подсемейство *Bransatoglirinae* (Daams, Bruijn, 1981). Размеры средние или довольно крупные (у разных видов длина M^1 0,9–1,9 мм). По общему плану строения зубов (рис. 5г) весьма сходен с *Glamys*. Зигомассетерная конструкция почти протрогоморфная, массетерная площадка расположена под небольшим углом к горизонтальной плоскости. Другие признаки см. в характеристике подсемейства *Bransatoglirinae*. По пропорциям скелета сходны с современными *Myoxus* (рис. 9), что позволяет предполагать преимущественно древесный образ

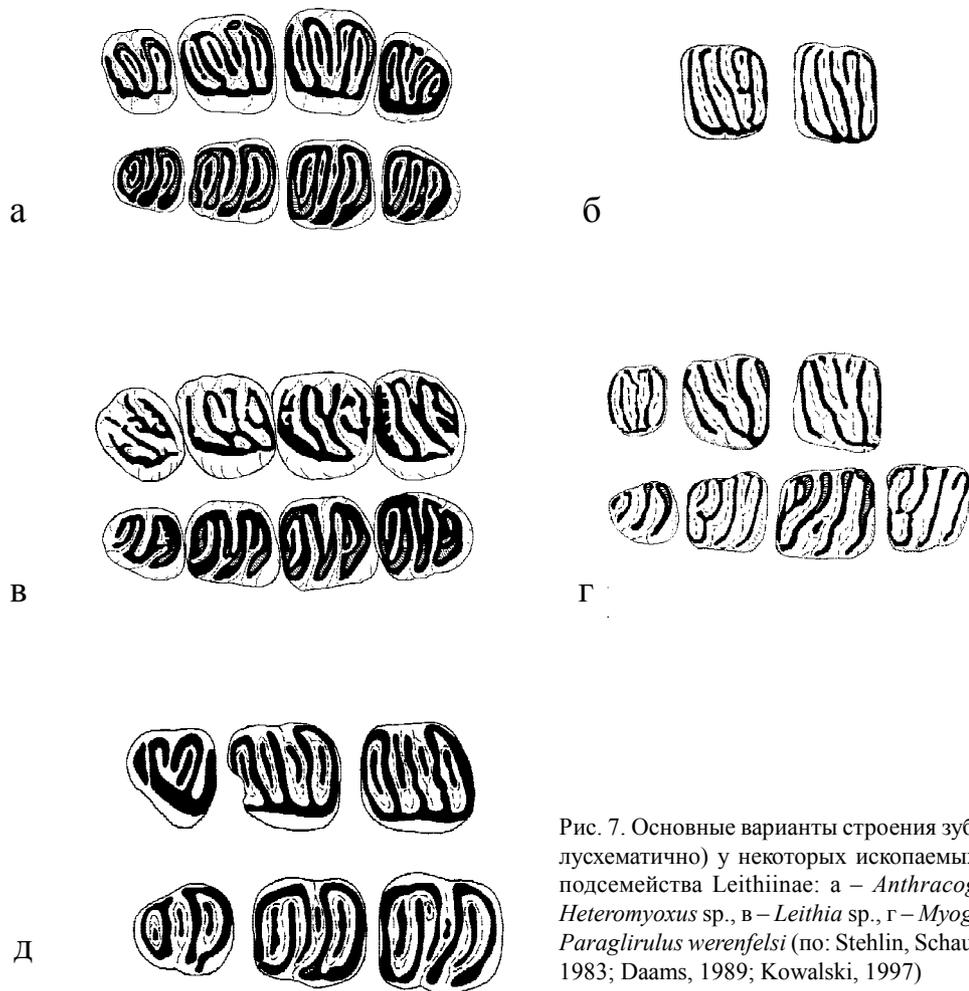


Рис. 7. Основные варианты строения зубной коронки (полусхематично) у некоторых ископаемых представителей подсемейства Leithiinae: а – *Anthracoglis martinoi*, б – *Heteromyoxus* sp., в – *Leithia* sp., г – *Myoglis antecessens*, д – *Paragilirulus werenfelsi* (по: Stehlin, Schaub, 1951; Engesser, 1983; Daams, 1989; Kowalski, 1997)

жизни (Fejfar et al., 1994). Поздний эоцен — поздний миоцен Западной Европы, Малой Азии. 14 видов: *astarcensis* Baudelot, 1970 — Франция и Польша (Kowalski, 1997), средний миоцен; *attenuatus* Pelaez-Campomanes, 1993 — Испания, ранний олигоцен; *bahloi* Bosma, Bruijn, 1982 — Англия, поздний эоцен; *cadeoti* Bulot, 1978 — Франция, ранний миоцен; *complicatus* Unay, 1994 — Турция, ранний миоцен; *concavidens* Hugueney, 1967 — Франция, поздний олигоцен; *fugax* Hugueney, 1967 — Франция, поздний олигоцен; *infra-lactorensis* Baudelot, Collier, 1982 — Франция и Польша (Kowalski, 1997), ранний миоцен; *micio* Misonne, 1957 — Бельгия, ранний олигоцен; *mojai* Hugueney, Adrover, 1990 — о. Мальорка, поздний олигоцен; *parvus* Pelaez-Campomanes, 1993 — Испания, ранний олигоцен; *planus* Bahlo, 1975 — Германия, ранний олигоцен; *rimosus* Pelaez-Campomanes, 1993 — Испания, ранний олигоцен; *sjeni* Unay, 1990 — Турция, средний олигоцен; *spectabilis* Dehm, 1950 — Германия, ранний миоцен.

Род *Carbomys* Mein, Adrover, 1982. Член Seleviniinae, входит (вместе с *Tempestia*) в груп-

пу, родоначальниками которой являются примитивные *Pseudodryomys*. Очень крупные. Зубная коронка низкая, с 6 гребнями. На верхних коренных антеролоф и постеролоф изолированы. На нижних коренных централофид соединён с протоконидом, мезолофид и постеролофид изолированы. Средний миоцен о. Мальорки. 1 вид: *sacaresi* Mein, Adrover, 1982.

Род *Chaibulakomys* Shevyreva, 1992. Родственные связи и систематическое положение не ясны. Возможно, не имеет отношения к Myoxidae (Daams, Bruijn, 1995). Известен по единственному нижнему предкоренному (Шевырева, 1992). Размеры небольшие. Жевательная поверхность коронки вогнутая. Гипоконид крупный, полностью отделён от тригонид. Энтоконид связан с протоконидом. Ранний эоцен Вост. Казахстана. 1 вид: *angos* Shevyreva, 1992.

Род *Dryomimus* Kretzoi, 1959. Относится к Seleviniinae. Общий тип строения относительно простой коронки указывает на вероятное происхождение от довольно поздних *Myomimus* (возможно, не более чем подрод последнего).

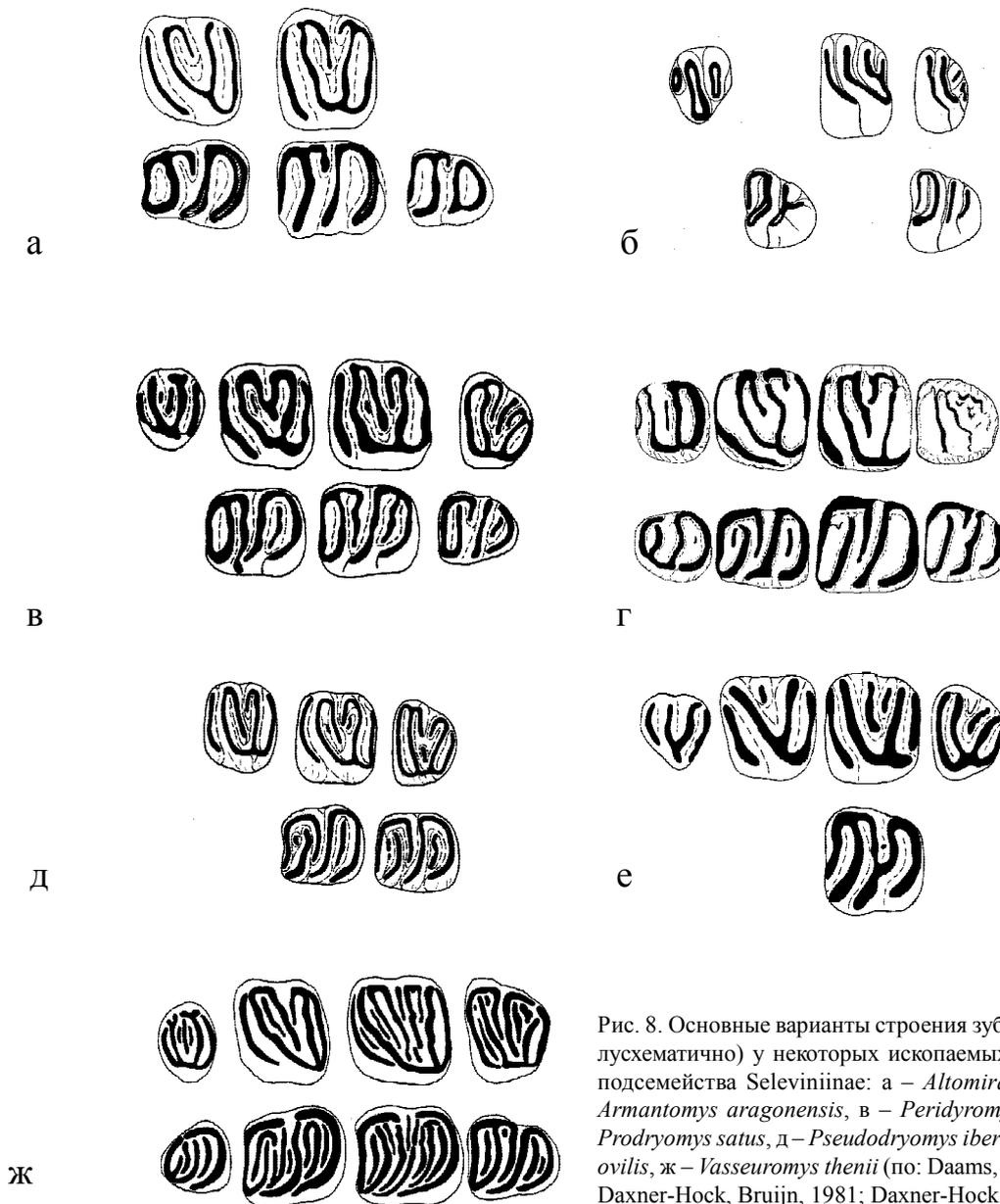


Рис. 8. Основные варианты строения зубной коронки (полусхематично) у некоторых ископаемых представителей подсемейства Seleviniinae: а – *Altomiramys daamsi*, б – *Armatomys aragonensis*, в – *Peridyromys columbari*, г – *Prodryomys satus*, д – *Pseudodryomys ibericus*, е – *Tempestia ovilis*, ж – *Vasseuromys thenii* (по: Daams, 1974, 1976, 1989; Daxner-Hock, Bruijn, 1981; Daxner-Hock, 1998)

Предкоренной уменьшен незначительно. По строению верхних коренных сходны с *Dryomys*, протолоф изолирован лингвально (как у *Miodryomys*); по строению нижних коренных сходны с *Dryomys*, *Myomimus*, *Peridyromys*. Плиоцен Балкан, Причерноморья (Топачевский, Несин, 1989). 1 вид: *eliomyoides* Kretzoi, 1959.

Род *Dryomys* Thomas, 1906 (? = *Afrodryomys* Jaeger, 1975). Относится к Leithiinae, среди которых ранее считался ближе всего к *Eliomys*. Ранние представители рода — вероятные предки *Anthracoglis*. Признаки *Afrodryomys*, ранее сближавшегося с *Graphiurus* (Jaeger, 1975; Chaline, Mein, 1979), укладываются в диапазон вариаций современных *Dryomys* (Daams, Bruijn, 1979). Средний миоцен–современный в Евро-

пе, Юго-Западной и Центральной Азии, Северной Африке. 2 ископаемых вида: *ambiguus* Lavocat, 1961 (тип *Afrodryomys*) — Марокко, средний миоцен; *chaabi* Jaeger, 1977 — Алжир, поздний миоцен.

Род *Eivissia* Alcover, Augusti, 1985. Член подсемейства Leithiinae, близок к *Eliomys*, иногда считается его подродом. Размеры крупные. Верхние коренные с непрерывным эндолофом. Паракон и метакон обособлены. Задний централоф имеется. Плио–плейстоцен, о. Ивиса (Балеарские о-ва). 1 вид: *canarreiensis* Alcover, Augusti, 1985.

Род *Eliomys* Wagner, 1840. Относится к Leithiinae. Ранние представители по строению зубной коронки почти не отличимы от некото-

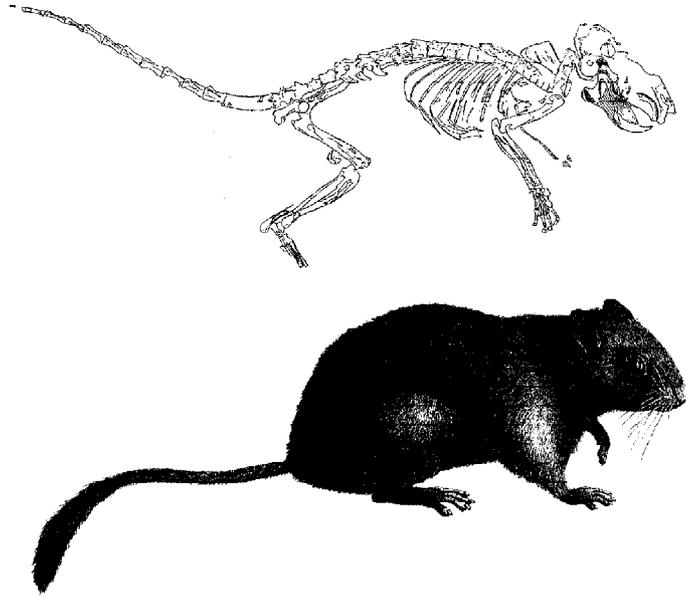


Рис. 9. Скелет и реконструированный внешний вид *Bransatoglis cf. micio* (по: Fejfar et al., 1994)

рых продвинутых *Microdyromys*. Daams, Bruijn (1995) выводят из *Eliomys* островные формы *Tyrrhenoglis*, *Hypnomys*, *Maltamys*, *Eivissia* (возможно, входят в него в качестве подродов), сближают с ним современных *Chaetocauda*, *Graphiurus* (в ископаемом состоянии не известны). Поздний миоцен–современность Европы, Юго-Западной Азии, Северной Африки. 4 (вероятно, больше) ископаемых вида: *assimilis* Mayr, 1979 — Германия, поздний миоцен; *intermedius* Friant, 1953 — Франция, плиоцен; *reductus* Mayr, 1979 — Германия, поздний миоцен; *truci* Mein, Michaux, 1970 — Франция, плиоцен; sp. — о. Минорка, поздний миоцен (Agusti, 1988); sp. — Алжир, ранний плиоцен (Coiffait, Coiffait, 1981); sp. — юг Украины, ранний плиоцен (Nesin, 1996).

Род *Eoglravus* Hartenberger, 1971. Относится к подсемейству Gliravinae, иногда включается в *Gliravus* в статусе подрода. Размеры небольшие (длина M^1 0,8–1,1 мм). Примитивный представитель подсемейства Gliravinae: “миоксидные” гребни на коренных выражены в наименьшей степени, протолоф и металоф “фестончатые” (рис. 5а). Средний эоцен Западной Европы. 3 вида: *hammeri* Thaler, 1966 — Франция, средний эоцен; *moltzeri* Pelaez-Campomanes, 1995 — Испания, ранний эоцен; *wildi* Hartenberger, 1971 — Франция, ранний эоцен.

Род *Glamys* Vianey-Liaud, 1989. Близок к *Gliravus*. Зубная формула и зубная коронка (рис. 5б) как в названном роде (на этом основании Daams, Bruijn, 1995 объединяют их). Отличается от него

главным образом сциуроморфной зигомассетерной конструкцией (рис. 10). Средний эоцен — поздний олигоцен Западной Европы. До 4 видов (Vianey-Liaud, 1989): ? *minor* Bosma, Bruijn, 1982 — Англия, средний эоцен; *olallensis* Freudental, 1996 — Испания, средний эоцен; *priscus* Stehlin, Schaub, 1951 — Франция, поздний эоцен; ? *tenius* Bahlo, 1975 — Германия, ранний олигоцен.

Род *Gliravus* Stehlin, Schaub, 1951. Включает архаичных представителей семейства, неизменно выделяется (вместе с близкими родами) в отдельное подсемейство Gliravinae. Daams, Bruijn (1995) сюда относят *Glamys* на основании сходства в строении зубной коронки. Размеры небольшие (длина M^1 0,8–1,1 мм). В верхней челюсти два предкоренных, из них 3-й зачаточный, 4-й лишь ненамного меньше 3-го коренного. Коренные с низкой коронкой, жевательная поверхность вогнутая. Верхние коренные тригонодонтные, с небольшим простым мезостилем. Границы тригона без дополнительных вершин. Нижние коренные с четырьмя вершинами и изолированным мезоконидом, параконид отделен от метаконида (рис. 5в). Зигомассетерная конструкция (рис. 11) протрогоморфная, массетерная площадка занимает горизонтальное положение (Vianey-Liaud, 1989). Поздний (? средний) эоцен–поздний олигоцен Западной Европы. 15 видов: *alvarezae* Lacomba, Morales, 1987 — Испания, средний олигоцен; *bravoii* Hugueny et al., 1985 — Испания, средний олигоцен; *bruijini* Hugueny, 1967 — Франция, по-

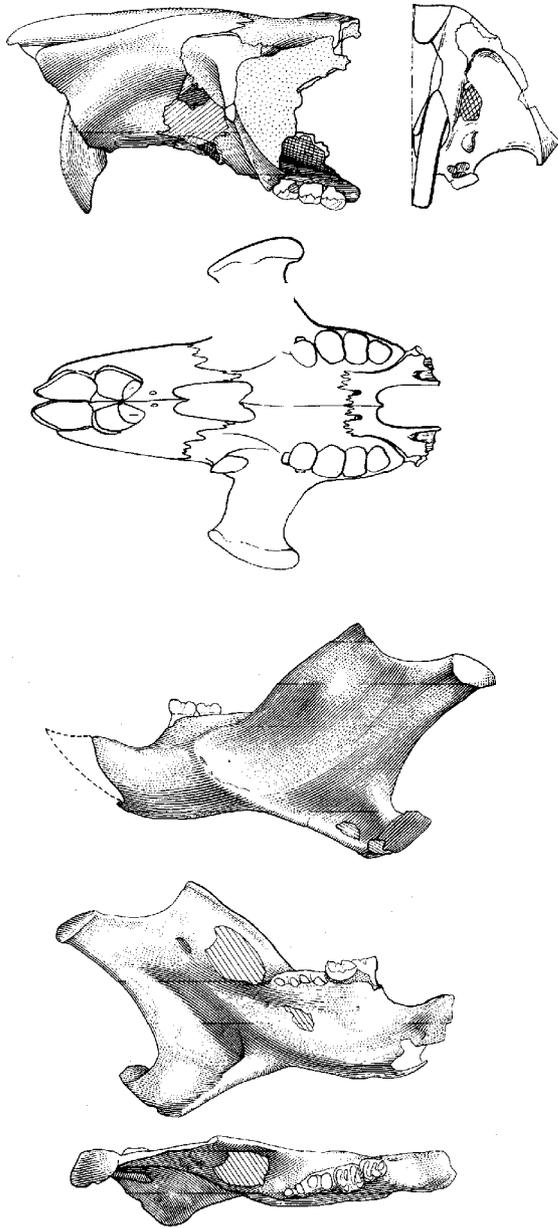


Рис. 10. Передняя часть осевого черепа и нижняя челюсть *Glamys priscus* (по: Vianey-Liaud, 1974)

здний олигоцен; *caracensis* Daams et al., 1989 — Испания, средний олигоцен; *daamsi* Bosma, Bruijn, 1982 — Англия, средний эоцен; *devoogdi* Bosma, Bruijn, 1979 — Англия, поздний эоцен; *fordi* Bosma, Bruijn, 1979 — Англия, ранний олигоцен; *itardiensis* Vianey-Liaud, 1989 — Франция, ранний олигоцен; *majori* Stehlin, Schaub, 1951 — Франция поздний (?) эоцен; *meridionalis* Hartenberger, 1971 — Франция, средний эоцен; *robiacensis* Hartenberger, 1965 — Франция, средний эоцен.

Род *Glirudinus* Bruijn, 1966 (= *Muscardinulus* Thaler, 1966). Предположительно выводится из *Gliravus* (Bruijn, 1967; Daams, 1981; Daams, Bruijn, 1995) или из *Microdyromys* (Chaline, Mein,

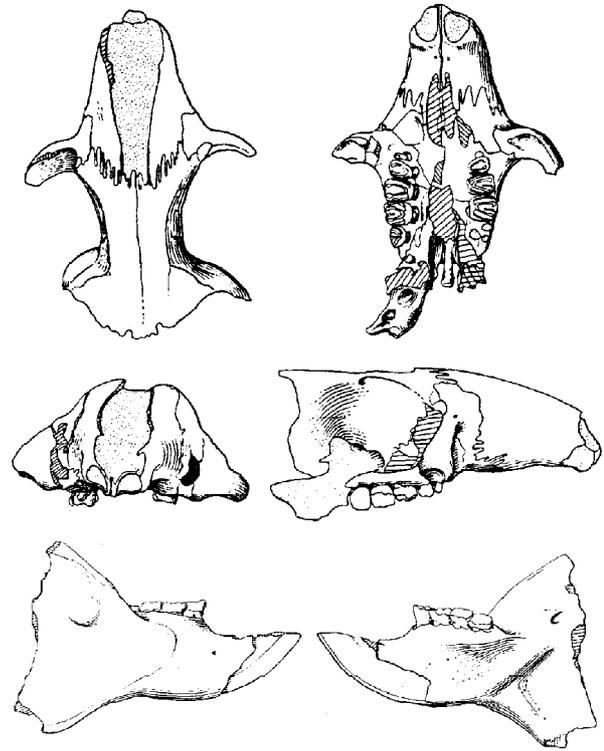


Рис. 11. Передняя часть осевого черепа и нижняя челюсть *Gliravus majori* (по: Vianey-Liaud, 1989)

1972). Наиболее близок к прямым предкам *Muscardinus*, иногда считается подродом последнего. Соответственно, относится к Муохи́нае или к Muscardiniinae. Небольшие (длина M¹ 0,7–1,2 мм), с крайне низкой зубной коронкой. Жевательная поверхность слегка вогнутая. Многочисленные низкие и узкие эмалевые гребни образуют угол с продольной осью зуба; число дополнительных гребней варьирует от 2 до 7; фасетки стирания ориентированы под косым углом к продольной оси зубного ряда (рис. 6а). У ранних представителей зубная коронка устроена проще, чем у поздних. Поздний олигоцен — средний миоцен Западной и Юго-Восточной (см. Шевырева, 1992) Европы, Малой Азии. 8 видов: *engesseri* Unay, 1994 — Турция, ранний миоцен; *euryodon* Meulen, Bruijn, 1982 — Греция, средний миоцен; *glirulus* Dehm, 1935 — Германия, поздний олигоцен; *gracilis* Dehm, 1950 — Германия, ранний миоцен; *haramiensis* Unay, 1994 — Турция, ранний миоцен; *minutus* Wu, 1993 — Германия и Польша (Kowalski, 1997), средний миоцен; *modestus* Dehm, 1935 (= *bouziguensis* Thaler, 1966) — Германия, ранний миоцен; *undosus* Mayr, 1979 — Германия и Польша (Kowalski, 1997), средний миоцен.

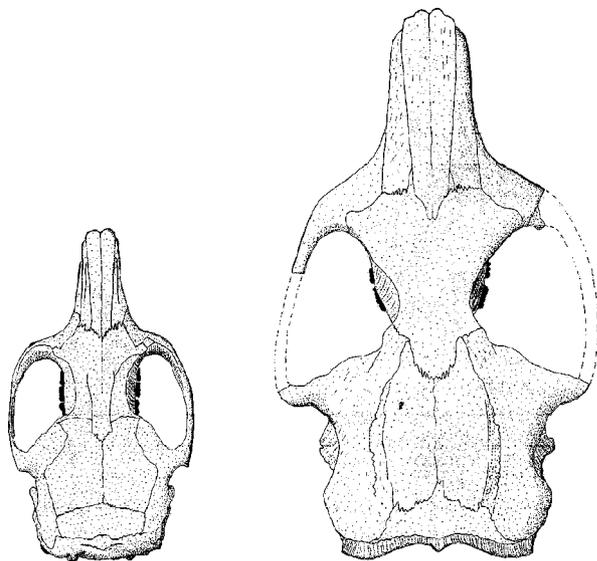


Рис. 12. Сравнение черепов *Myoxus* (слева) и *Leithia* (справа) (по: Davis, 1987)

Род *Glirulus* Thomas, 1906 (= *Amphidyromys* Heller, 1936, валиден как подрод). Относится к Leithiinae в качестве наиболее обособленного представителя (Daams, 1981; Daams, Bruijn, 1995) или выделяется в отдельное подсемейство Glirulinae вместе с *Peridyromys*, *Microdyromys* (Bruijn, 1967). Один из самых ранних производных последнего рода. Наиболее близкий (возможно, предковый, см. Chaline, Mein, 1972) род — *Paraglrulus*. Размеры мелкие (у разных ископаемых форм длина M^1 0,7–1,3 мм). Верхние коренные обычно с 9 поперечными гребнями и эндолофом. Лабиальные отделы антеролофа и постеролофа такие же высокие, как паракон и метакон. У более продвинутых видов передний централоф соединен с эндолофом. Нижние коренные иногда с эндолофидом. Ранний миоцен — современность Евразии. 7 ископаемых видов: *conjunctus* Mayr, 1979 — Германия, поздний миоцен; *diremptus* Mayr, 1979 — Германия, ранний миоцен; *ekreni* Unay, 1994 — Турция, ранний миоцен; *gemmula* Kretzoi, 1962 — Венгрия, плиоцен; *lissiensis* Hugueney, Mein, 1965 — Франция, поздний миоцен; *minor* Wu, 1993 — Германия, ранний миоцен; *pusillus* Heller, 1936 — Германия, Польша (Daoud, 1993), Румыния (Terzea, 1996), плиоцен–ранний плейстоцен.

Род *Graphiurops* Bachmayer, Wilson, 1980. По-видимому, относится к Leithiinae. Ближайшие родственные связи не ясны. Размеры мелкие. На нижних коренных протоконулид и гипоконид разделены, гребень металофулида хорошо развит. Австрия, поздний миоцен. 1 вид: *austriacus* Bachmayer, Wilson, 1980.

Род *Heteromyoxus* Dehm, 1938. По-видимому, относится к Leithiinae. Близок к *Myoglis*, более отдалённые родственные связи не ясны. Коренные довольно крупные, с низкой короной. По строению верхних коренных очень сходны с *Myoglis* (рис. 7б), но на нижних коренных основные гребни соединены короткими продольными и косо расположенными гребешками. Ранний миоцен Западной Европы. 2–3 вида: *schlosseri* Dehm, 1950 — Германия, ранний миоцен; *wetzeli* Schlosser, 1884 — Германия, ранний миоцен; sp. — Польша, средний миоцен (Kowalski, 1997).

Род *Hypnomys* Bate, 1918. Член подсемейства Leithiinae, близок к *Eliomys*, иногда считается его подродом. Размеры как у представителей *Eliomys* или крупнее, один из видов даже крупнее *Myoxus* (Kurten, 1968). Череп и конечности довольно массивные. Межглазничное пространство широкое, передний отдел лобных костей существенно расширен. Верхние коренные с одним большим внутренним и двумя меньшими наружными корнями. Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993). Плейстоцен, Балеарские о-ва. Вымерли, по-видимому, около 5000–4000 лет до н.э. из-за антропогенного пресса (Vigne, 1987). 5 видов: *eliomyoides* Agusti, 1980 — о. Менорка, плейстоцен; *mahonensis* Bate, 1918 — о. Менорка, плейстоцен; *morpheus* Bate, 1918 — о. Мальорка, плейстоцен; *onicensis* Reumer (in Daams, Bruijn, 1995) — о. Мальорка, плейстоцен; *waldreni* Reumer, 1979 — о. Мальорка, ранний плейстоцен.

Род *Leithia* Lydecker, 1895. По строению коренных сближается с *Eliomys* и включается в подсемейство Leithiinae (Daams, Bruijn, 1995). Chaline, Mein (1972) выводят из *Bransatoglis* s.lato и сближают с *Myoxus*. Размеры очень крупные (с обыкновенного хомяка, см. рис. 12). Масштерная площадка сциуроморфного типа. Зубная коронка довольно высокая, слабо вогнутая, с хорошо развитым эндолофом; общий тип сходен с таковым в роде *Eliomys*, отличается большей сложностью (рис. 7в) Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993). Плейстоцен, о. Мальта. 2 вида: *cartei* Adams, 1863 — о. Мальта, плейстоцен; *melitensis* Adams, 1863 — о. Мальта, плейстоцен.

Род *Maltamys* Zammit Maempel, Bruijn, 1982. Член подсемейства Leithiinae, близок к *Eliomys*, иногда считается его подродом. Сред-

него размера или крупные. На нижних коренных эндолофид почти всегда разорван между метаконидом и энтоконидом. Верхние коренные всегда с двумя дополнительными гребнями снаружи от тригона, постеролоф почти неизменно отделен от эндолофа. Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993). Плейстоцен, о. Мальта. 2 вида: *gollcheri* Bruijn, 1966 — о. Мальта, плейстоцен; *wiedincitensis* Zammit Mampel, Bruijn, 1982 — о. Мальта, поздний (?) плейстоцен.

Род *Margaritamy* Mein, Adrover, 1982. Входит в состав Seleviniinae, является производным довольно продвинутых *Peridyromys* (Daams, Bruijn, 1995) или *Pseudodryomys* (Agusti, 1988). Размеры крупные. Щечные зубы асимметричные, с высокой лингвальной частью в области антеролофа, а не протокона (как у *Armantomys*). На верхних коренных 6 гребней, на нижних — 5 гребней. Центролофид соединен с мезолофидом. Средний миоцен, о. Мальорка. 1 вид: *lulli* Mein, Adrover, 1982.

Род *Microdyromys* Bruijn, 1966 (= *Myolidus* Alvarez Sierra, 1986). Относится к Leithiinae. Выводится непосредственно из *Gliravus*. Является наиболее архаичным представителем названного подсемейства, от которого в разное время произошли многие другие его роды. Daams (1967) выделяет этот род вместе с *Glirulus* в подсемейство Glirulinae. Размеры небольшие (длина М¹ 0,8–1,1 мм). Предкоренной и 3-й коренной относительно крупнее, чем у близких родов. Жевательная поверхность коренных вогнутая. На верхних коренных каждый из главных гребней независимо соединен с эндолофом, передний центролоф длиннее заднего (рис. 6б). Ранние представители демонстрируют состояние зубной коронки, промежуточное между *Gliravus* и *Dryomys*. Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993). Поздний олигоцен–средний миоцен Западной и Юго-Восточной (Габуния, Бендукидзе, 1984) Европы, Центральной Азии. Указание на нахождение в позднем миоцене Африки (Jaeger, 1977; Natrnerberger, 1994), вероятно, некорректно. 7 видов: *complicatus* Bruijn, 1966 (= *miocaenicus* Baudelot, 1965, = *scalabicensis* Antunes, Mein, 1977) — Испания, средний миоцен; *koenigswaldi* Bruijn, 1966 — Испания и Польша (Kowalski, 1997), средний миоцен; *legidensis* Daams, 1981 — Испания, ранний миоцен; *monspeliensis* Aguilar,

1977 — Франция, ранний миоцен; *orientalis* Wu, 1986 — Восточный Казахстан (Kowalski, Shevuyeva, 1997) и Внутренняя Монголия, средний миоцен; *praemurinus* Freudenberg, 1941 — Германия, поздний олигоцен; *sinuosus* Alvarez Sierra, 1986 — Испания, поздний миоцен; sp. — Польша, средний миоцен (Kowalski, 1997).

Род *Miodyromys* Kretzoi, 1943. Под вопросом относится к Seleviniinae, ближайшие родственные связи не ясны. Размеры средние (длина М¹ 1,0–1,2 мм). Структура жевательной коронки довольно сложная. На верхних коренных тригон U-образный, протолоф и металоф раздельно соединяются с эндолофом. У архаичных видов оба центролофа обычно не соединены с металофом, у более продвинутых обычно соединены. Эмаль нижних резцов с продольно ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993). Поздний олигоцен–средний миоцен Европы, Центральной Азии (Kowalski, Shevuyeva, 1997). 8 видов: *aegercii* Baudelot, 1972 — Франция, средний миоцен; *biradiculus* Mayr, 1979 — Германия и Восточный Казахстан, ранний — средний миоцен; *gricivensis* Nesin, Kowalski, 1997 — Украина, средний миоцен (Nesin, Kowalski, 1997); *hamadryas* Forsyth Major, 1899 — Германия, средний миоцен; *hugueneuae* Agusti, Arbiol, 1989 — Испания, поздний олигоцен; *praecox* Wu, 1993 — Германия, ранний миоцен; *prosper* Thaler, 1966 — Франция, ранний миоцен; *vagus* Mayr, 1979 — Германия, средний миоцен.

Род *Muscardinus* Kaup, 1829 (? = *Pentaglis* Kretzoi, 1943 nom.dub.; = *Eomuscardinus* Hartenberger, 1966). По строению коренных выводятся из *Glirudinus*. Подрод *Eomuscardinus* объединяет наиболее древние виды, характеризуется главным образом более крупным верхним предкоренным. Средний миоцен–современность в Европе. 11 ископаемых видов: *cyclopeus* Agusti et al., 1982 — Испания, плейстоцен; *dacicus* Kormos, 1930 — Венгрия, Румыния, плейстоцен; *davidi* Hugueneu, Mein, 1965 — Франция, поздний миоцен; *heintzi* Aguilar, 1981 — Франция, средний миоцен; *helleri* Fejfar, Storch, 1990 — Германия, плиоцен; *hispanicus* Bruijn, 1966 (= *crusafonti* Hartenberger, 1966) — Испания и Польша (Kowalski, 1997), средний миоцен; *plioacaenicus* Kowalski, 1963 — Польша, плиоцен; *sansaniensis* Lartet, 1851 — Франция, средний миоцен; *thaleri* Bruijn, 1966 — Испания, средний миоцен; *topachevskii* Nesin, Kowalski, 1997 — Украина, средний миоцен; *vallesiensis*

Hartenberger, 1966 (тип *Eomuscardinus*) — Испания, средний миоцен; *vireti* Hugueney, Mein, 1965 — Франция, поздний миоцен.

Род *Myoglis* Baudelot, 1965. По-видимому, относится к Leithiinae. Близок к *Heteromyoxus*, более отдалённые родственные связи не ясны. Крупные (длина М¹ 1,6–2,0 мм), по структуре зубной коронки отчасти сходные с *Muscardinus*, отличаются V-образным тригоном, неполным централофом; на нижних коренных четыре косо ориентированных гребня, разделённых глубокими промежутками (рис. 7г). В пределах рода отмечается тенденция к некоторому усложнению зубной коронки и увеличению общих размеров. Ранний–средний миоцен Европы. 3 вида: *antecedens* Maug, 1979 — Германия и Польша (Kowalski, 1997), ранний миоцен; *meini* Bruijn, 1965 (= *larteti* Baudelot, 1965) — Испания, средний миоцен; *ucrainicus* Nesin, Kowalski, 1997 — Украина, средний миоцен (Nesin, Kowalski, 1997).

Род *Myomimus* Ognev, 1924 (= *Philistomys* Bate, 1937). Один из центральных родов Seleviniinae. Происходит от весьма продвинутых *Peridyromys*. Возможно, включает *Dryomimus* в ранге подрода. Поздний миоцен–современность Европы, Юго-Западной и Центральной Азии. 7 ископаемых видов: *compositus* Bachmayer, Wilson, 1970 — Австрия, поздний миоцен; *dehmi* Bruijn, 1966 — Испания, поздний миоцен; *maritsensis* Bruijn et al., 1970 — о. Родос, плиоцен; *qafzensis* Naas, 1973 — Левант, плейстоцен; *roachi* Bate, 1937 (тип *Philistomys*) — Юго-Западная Азия и Балканы, плейстоцен–современность; *sinensis* Wu, 1985 — Внутренняя Монголия, поздний миоцен; *sumbalenwalicus* Munthe, 1980 — Пакистан, поздний миоцен; sp. — юг Украины, ранний плиоцен (Nesin, 1996); sp. — Восточная Европа, поздний плиоцен (Агаджанян, Ербаева, 1983); sp. — о. Сардиния, Ранний миоцен (Agusti, 1988).

Род *Myoxus* Zimmermann, 1780 (= *Glis* Brisson, 1762 auct.). Предположительно имеет общие корни с архаичными *Glirudinus* (Bruijn, 1967; Daams, 1981; Daams, Bruijn, 1995) или выводится (вместе с *Leithia*) из *Bransatoglis* (Chaline, Mein, 1972). Дал начало роду *Stertomys*. Коренные со слабо вогнутой коронкой. Средний олигоцен–современность в Европе, Малой Азии. 11 ископаемых видов: *apertus* Maug, 1979 — Германия, ранний миоцен; *galitopouli* Meulen, Bruijn, 1982 — Греция, ранний миоцен; *guerbuzei* Unay, 1989 — Турция, средний олигоцен;

major Bruijn, Rumke, 1974 — Сардиния, ранний миоцен; *minor* Kowalski, 1956 — Польша, плиоцен; *sackdillingensis* Heller, 1930 — Германия, Румыния (Terzea, 1996), плейстоцен; *sussenbornensis* Soergel, 1919 — Германия, плейстоцен; *transversus* Unay, 1994 — Турция, ранний миоцен; *truyolsi* Daams, 1976 — Испания, ранний миоцен; *vallesiensis* Agusti, 1981 — Испания и Польша (Kowalski, 1997), поздний миоцен; sp. — юг Украины, ранний плиоцен (Nesin, 1996).

Род *Nievella* Daams, 1976. Под вопросом относится к Seleviniinae, ближайшие родственные связи не ясны. Размеры довольно крупные (длина М¹ ок. 1,5 мм). Коронка коренных высокая, жевательная поверхность вогнутая, гребни высокие и широкие, с явно выраженными вершинами, централоф изолированный. На верхних коренных тригон V-образный. Ранний миоцен Испании. 1 вид: *mayri* Daams, 1976.

Род *Paraglrulus* Engesser, 1972. Ранее предполагалась близость к *Bransatoglis* (Meulen, Bruijn, 1982); в настоящее время род включается в Leithiinae. Вероятное производное архаичных *Glirulus*, иногда рассматривается как его подрод. Размеры средние и мелкие (длина М¹ 1,0–1,2 мм). Жевательная поверхность коренных вогнутая, структура коронки относительно простая. Основные гребни выше дополнительных; верхние коренные с непрерывным эндолофом, передний централоф соединяется с ним; нижние коренные без эндолофида (рис. 7д). Ранний–поздний миоцен Европы. 2 вида: *agelakisi* Meulen, Bruijn, 1982 — Греция, ранний миоцен; *werenfelsi* Engesser, 1972 — Швейцария, Польша (Kowalski, 1997) и Украина (Nesin, Kowalski, 1997), средний миоцен.

Род *Peridyromys* Stehlin, Schaub, 1951. Наиболее древний род Seleviniinae, выводится непосредственно из *Gliravus*, может считаться исходным для многих других родов подсемейства (*Armantomys*, *Pseudodryomys*, *Vasseuromys*, *Myomimus* и др.). Размеры мелкие (длина М¹ 0,8–1,1 мм). В верхнем зубном ряду 1-й коренной меньше 2-го. Структура коронки довольно простая (рис. 8в); гребни относительно высокие; передний централоф длиннее заднего. Антеролоф не соединен с протоконом. Ранние представители характеризуются более сложной зубной коронкой по сравнению с поздними. Поздний олигоцен–средний миоцен Юго-Западной Европы, Закавказья (Габуня, Бендукидзе, 1990). 6 видов: *aquatilis* Bruijn, Moltzer, 1974 — Испания, ранний миоцен; *columbarii* Daams, 1989 — Ис-

пания, поздний олигоцен; *jaegeri* Aguilar, 1974 — Франция, ранний миоцен; *murinus* Pomel, 1853 (= *occitanus* Baudelot, Bonis, 1966) — Франция, ранний миоцен и (?) Закавказье, поздний олигоцен; *ordinasi* Mein, Adrover, 1982 — о. Мальорка, средний миоцен; *turbatus* Alvarez et al., 1990 — Испания, ранний миоцен.

Род *Plioselvinia* Sulimski, 1962. Относится к *Seleviniinae*, сближается с современным родом *Selevinia*. Размеры небольшие: длина нижней челюсти 13,2 мм, альвеолярная длина нижнего зубного ряда 1,5 мм (Sulimski, 1962). Нижняя челюсть (рис. 13) с сильно вытянутой дистальной частью, относительно низкой проксимальной частью, пологим передним краем венечного отростка, без отверстия в довольно тонком и сильно отогнутом вниз угловом отростке. Последняя особенность строения углового отдела позволяет предполагать существенную пневматизацию слухового барабана. Нижний резец довольно мощный, сжат латерально. Нижний зубной ряд относительно очень короткий, предкоренного зуба нет, моляры с одним корнем каждый. Эмаль нижних резцов с продольно ориентированными поясами Хантера-Шрегера (Koenigswald, 1993). Плиоцен Польши; найден в составе степной фауны. 1 вид: *gromovi* Sulimski, 1962.

Род *Praearmantomys* Bruijn, 1966. Относится к *Seleviniinae*. Ранее сближался с *Armantomys* в качестве его предка, в настоящее время оба эти рода выводятся независимо из *Peridyromys*. Размеры крупные. В верхнем зубном ряду 1-й коренной больше 2-го. Зубная коронка довольно простая, без дополнительных гребней. Основные гребни относительно высокие, толстые. Антеролоф не соединён с протоконом. Ранний миоцен Юго-Западной Европы. 1 вид: *crusafonti* Bruijn, 1966 (= *ginsbirgi* Antunes, Mein, 1971) — Испания.

Род *Prodryomys* Mayr, 1979. Под вопросом относится к *Seleviniinae*, ближайшие родственные связи не ясны. Размеры средние (длина M^1 0,9–1,2 мм). Жевательная поверхность коренных слабо вогнутая, гребни относительно низкие (в сравнении с современными *Dryomys*). На верхних 1-м и 2-м коренных лабиальные концы заднего централофа и металофа расположены почти под прямым углом (рис. 8г). В нижнем зубном ряду 2-й коренной заметно крупнее 1-го. Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера-Шрегера (Koenigswald, 1993 — как "*Peridyromys*" *brailloni*). Ран-

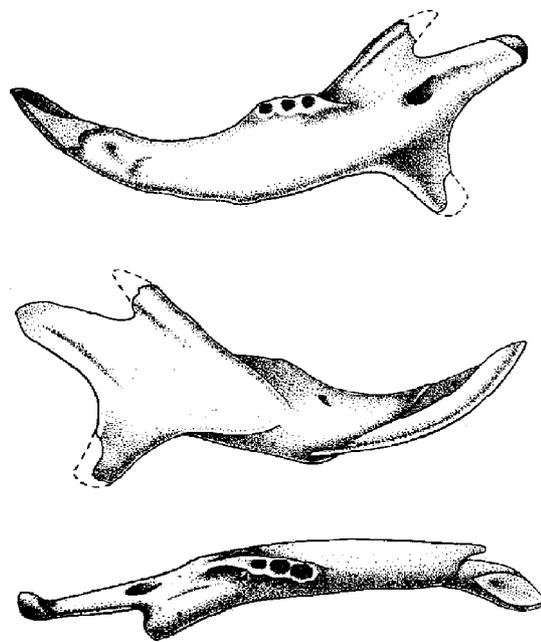


Рис. 13. Нижняя челюсть *Plioselvinia gromovi* (по: Sulimski, 1962)

ний–средний миоцен Западной Европы и Центральной Азии. 3 вида: *brailloni* Thaler, 1966 — Франция, ранний миоцен; *gregarius* Dehm, 1950 — Германия, ранний миоцен; *satus* Mayr, 1979 — Германия, средний миоцен; sp. — Восточный Казахстан, средний миоцен (Kowalski, Shevyreva, 1997).

Род *Pseudodryomys* Bruijn, 1966. Член *Seleviniinae*. Производное довольно архаичных *Peridyromys*, возможная предковая группа для *Tempestia*; имеет общие корни с *Carbomys* и, возможно, с *Altomiramys*. Размеры довольно крупные (длина M^1 1,0–1,5 мм). Зубная коронка коренных относительно низкая, вогнутая, с резко обозначенными гребнями (рис. 8д). Предкоренной с округлой коронкой, заметно мельче 1-го коренного, 3-й коренной мельче 2-го. В ряду испанских форм происходит постепенное упрощение структуры жевательной поверхности. Ранний–средний миоцен Южной (в том числе Юго-Восточной — см. Шевырева, 1992) Европы. 7 видов: *aljaphi* Hugueney et al., 1978 — Франция, ранний миоцен; *granatensis* Agusti, 1993 — Испания, ранний миоцен; *ibericus* Bruijn, 1966 — Испания, ранний миоцен; *julii* Dams, 1989 — Испания, ранний миоцен; *rex* Garcia Moreno, 1986 — Испания, средний миоцен; *robustus* Bruijn 1967 — Испания, ранний миоцен; *simplicidens* Bruijn, 1966 (= *meini* Adrover, 1978) — Испания, ранний миоцен.

Род *Ramys* Garcia Moreno, Lopez Martinez, 1986. Относится к Seleviniinae; возможно, является производным поздних *Peridyromys*. Зубная коронка низкая, с довольно сложной структурой гребней, расположенных несколько беспорядочно. Центролофы и дополнительные гребни уже основных гребней. Эндолоф и эндолофид имеются, на нижних коренных лабиальные окончания гребней изогнуты вперёд. Поздний миоцен Испании. 2 вида: *multicrestatus* Bruijn, 1966; *perezi* Alvares Sierra, 1986.

Род *Stertomys* Daams, Freudental, 1985. Член *Myoxinae*, боковое “ответвление” от ствола *Myoxus*. Очень крупная форма (длина М¹ 3,8–4,0 мм, длина верхнего зубного ряда 14,5–14,6 мм). Жевательная поверхность коренных слабо вогнутая, с усложненной структурой (рис. 6в). Гребни низкие, очень широкие. Антеролоф, протолоф и металоф заканчиваются свободно у внутреннего края. Поздний миоцен южной Италии. 1 вид: *laticrestatus* Daams, Freudental, 1985.

Род *Tempestia* Weerd, 1976. Член Seleviniinae, вероятный потомок каких-то поздних *Pseudodryomys*. Размеры средние (длина М¹ ок. 1,3 мм). Коренные (рис. 8е) с довольно высокими и широкими гребнями; центролоф короткий, высокий, изолирован. На 1-м и 2-м верхних коренных антеролоф соединен с протоконом. Средний–поздний миоцен Испании. 2 вида: *hartembergeri* Bruijn, 1966 — поздний миоцен; *ovilis* Daams, 1989 — средний миоцен.

Род *Tyrrhenoglis* Engesser, 1976. Член подсемейства Leithiinae, близок к *Eliomys*, иногда считается его подродом. Размер как у *Myoxus* или несколько больше. Коренные массивные, жевательная поверхность вогнутая. Структура коронки как у *Microdryomys*: верхние коренные

с полным эндолофом, к которому у лингвального края присоединяется антеролоф. Прото-, мета и постеролоф более или менее параллельны друг другу, присоединяются к эндолофу под прямым углом. Передний центролоф длиннее заднего, не достигает эндолофа. Нижние коренные обнаруживают тенденцию к формированию непрерывного эндолофида. Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993). Плиоцен (?)–плейстоцен о. Сардиния. 2 вида: *figariensis* Zammit-Maepel, Bruijn, 1982 — о. Сардиния, плейстоцен; *majori* Engesser, 1976 — о. Сардиния, плиоцен (?).

Род *Vasseuromys* Baudelot, Bonis, 1966 (= *Szechenyia* Kretzoi, 1978; ? = *Ebromys* Cuenca, 1985). Относится к подсемейству Seleviniinae, выводится от довольно архаичных *Peridyromys*; возможно, *Ebromys* — отдельный род. Размеры довольно крупные (длина М¹ 1,0–1,3 мм). Зубная коронка коренных вогнутая, относительно сложная (рис. 8ж). На нижних коренных центролофид достигает лабиального края коронки, своим продольным удлинением формирует почти непрерывный эктолофид. Ранний–поздний миоцен Западной Европы, Малой Азии. 7 видов: *autolensis* Cuenca, 1985 — Испания, ранний миоцен; *bacchius* Martinez-Salanova, 1987 — Испания, ранний миоцен; *bergasensis* Lacombe, 1999 — Испания, поздний олигоцен; *duplex* Unay, 1994 — Турция, ранний миоцен; *elegans* Wu, 1993 — Германия, ранний миоцен; *pannonicus* Kretzoi, 1978 (= *thenii* Daxner-Hock, Bruijn, 1981), Венгрия, поздний миоцен; *priscus* Bonis, 1973 — Франция, ранний миоцен; *rugosus* Baudelot, Bonis, 1966 — Франция, ранний миоцен.

Исторический очерк

Семейство *Myoxidae* — одна из древнейших групп грызунов Евразии, историческое развитие которой, насколько позволяют судить палеонтологические данные, происходило в основном на территории, соответствующей современной Европе (Vianey-Liaud, 1989). Её самые ранние представители обнаружены в верхах раннего эоцена Европы; начиная со второй половины олигоцена соневые обнаруживаются в Юго-Западной Азии. В Центральной Азии и Северной Африке палеонтологически датированная история семейства начинается с поздне-

го миоцена. На американском континенте соневых никогда не находили.

На протяжении палеогена в Европе соневые представлены во всех сообществах, но почти нигде не доминируют. Для этого времени описано всего 3–4 рода с 10–15 видами. Из них по крайней мере один — *Gliravus* — имел ключевое значение в эволюции соневых: от разных его видов, вероятно, произошли все основные ветви семейства. Палеогеном датируется и первоначальная надродовая дивергенция соневых (Vianey-Liaud, 1989): обособляются подсемей-

ства *Bransatoglinirinae* с единственным (но достаточно богатым в видовом отношении) родом *Bransatoglis*, оказавшимся тупиковой ветвью; *Leithiinae*, впоследствии ставшее одним из ключевых в истории семейства; *Myoxinae* s.str., в том числе доживший до современности род *Myoxus*.

В раннем миоцене произошла активная радиация семейства (всё в той же Европе), давшая основное разнообразие соневых — всего описано около 18 родов. В это время они местами доминировали в сообществах грызунов: в отдельных локальных фаунах присутствовало до 8 родов и 11 видов, доля соневых среди всех остатков грызунов доходила до 80–90 % (Daams, Bruijn, 1995). “Ключевыми” по обилию стали роды *Armantomys*, *Miodyromys*, заметно присутствие *Glirudinus*, *Glirulus*, *Myoxus*; остаётся достаточно разнообразным и род *Bransatoglis*.

Примечательно, что родовой состав соневых в Восточном и Западном Присредиземноморье в раннем миоцене был приблизительно одинаков (Unay, 1994). При этом наиболее древние находки по крайней мере некоторых родов (*Bransatoglis*, *Paraglrulus*, *Glirulus*) выявлены именно на востоке этого региона, а не на западе. Многие роды в Малой Азии в то время были достаточно разнообразными в видовом отношении и представлены эндемичными видами. Всё это позволяет считать Восточное Присредиземноморье одним из основных центров раннего формообразования в семействе соневых.

Уже с начала среднего миоцена миоксиды никогда не были столь же разнообразны; впрочем, их затухание было достаточно плавным, не носило катастрофического характера. Так, на протяжении среднего–позднего миоцена описано в общей сложности около 15 родов; количество родов в наиболее изученных тафоценозах Испании в среднем миоцене доходило до 6, а в верхнем миоцене — до 4, их доля среди остатков грызунов обычно была не более 20 % (Daams, Bruijn, 1995). Приблизительно такое же родовое разнообразие соневых было характерно и для среднего миоцена Центральной Европы (Kowalski, 1997). В эту эпоху доминировали такие вновь появившиеся (и дожившие до современности) роды как *Myomimus*, *Muscardinus*. Достаточно многочисленными какое-то время оставались также возникшие ранее (и закончившие в позднем миоцене свою историю) *Microdyromys*, *Miodyromys*. Появляются современные роды *Dryomys*, *Eliomys*: они никогда не были разнообразными в видовом отношении.

К началу плиоцена исчезают почти все роды, появившиеся в палеогене (исключая *Myoxus*) и большая часть неогеновых родов; из последних сохраняются только те, которые представлены в современной фауне (Дахнер-Носк, 1996). Таким образом, из ранее возникших родов соневых мио-плиоценовый рубеж смогли пересечь только 7–8 родов. Связано ли вымирание соневых в Мессинии с какими-то экологическими событиями, в настоящее время неясно (Hartenberger, 1994).

Мио-плиоценовая история семейства была ознаменована несколькими вспышками формообразования на островах Средиземного моря. Они привели к появлению большого числа (не менее 5–6) таксонов ранга рода-подрода (Zammet Maempel, Bruijn, 1982; Agusti, 1988). Для многих из крупных островов выделяются два этапа становления эндемичной фауны: ранний–средний миоцен и поздний плиоцен. Первый этап был связан с диверсификацией на основе рода *Pseudodryomys*; в него были вовлечены также роды *Myoxus* и *Muscardinus*, давшие эндемичные виды. Второй этап был связан главным образом с диверсификацией на основе рода *Eliomys*. Его особенностью было появление форм, характеризующихся очень крупными (для соневых) размерами и относительно очень высокой и отчасти усложнённой коронкой коренных. При этом “гигантизм”, степень которого обнаруживает обратную связь с размерами острова, развивался достаточно быстро: возможно, его причиной было отсутствие хищников на этих островах (Thaler, 1973). В отличие от этого, преобразования зубной коронки происходили медленнее и были связаны с постепенной аридизацией островных ландшафтов (Agusti, 1988).

Миоценовая диверсификация соневых не ограничилась появлением форм, “уклоняющихся” в сторону гигантизма. Совершенно необычной можно считать одну из форм *Glirulus*, некоторые морфологические особенности которой позволяют предполагать способность этого небольшого грызуна к планированию (Mein, Romaggi, 1991).

Рецентные таксоны семейства *Myoxidae* — самые настоящие реликты. В современной фауне насчитывается в общей сложности 7–8 родов, которые представляют 5–6 подсемейств. Более половины родов в настоящее время — монотипические (*Chaetocauda*, *Glirulus*, *Muscardinus*, *Myoxus*, *Selevinia*), ещё 3 рода включают

по 2–3 современные вида (*Dryomys*, *Eliomys*, *Myomimus*) и только один род (*Graphiurus*) является политипическим в полном смысле этого слова — в нем не менее 10 видов, группируемых в 3 подрода.

Реликтовый характер миоксид особенно подчёркивается соотношением числа вымерших и современных родов: первых насчитывается почти 30, вторых — менее десятка. То же соотношение характерно и для евразийских родов с достаточно хорошо представленной палеонтологией: *Muscardinus* и *Myoxus* — 11 вымерших видов против 1 современного в каждом, *Glirulus* — 7 против 1, *Myomimus* — 7 против 3, *Eliomys* — 4 (вероятно, больше) против 2. И только род *Graphiurus* является чисто “рецентным”: для него ископаемых форм не известно, а видовой состав достаточно разнообразен.

Реликтовость соневых отчасти отражается и в особенностях распространения некоторых из

них. Так, род *Glirulus*, в настоящее время известный только с Японских островов, вплоть до раннего плейстоцена населял Западную Европу: следовательно, для этого рода некогда было характерен широкий евразийский ареал. Род *Myomimus*, ранее распространённый от Палестины до Внутренней Монголии, теперь встречается только от Фракии до зап. Афганистана. Два рода — *Selevinia* и *Chaetocauda* — имеют очень ограниченный (то есть явно “остаточный”) ареал.

Впрочем, реликтовая природа соневых далеко не всегда означает, что всё семейство “доживает” свой век. Это может быть верно, пожалуй, лишь в отношении таких узких эндемиков как *Selevinia*, *Chaetocauda*, *Glirulus* или всюду малочисленных *Myomimus*. Напротив, *Graphiurus*, *Eliomys*, *Myoxus*, отчасти и *Dryomys* — вполне процветающие грызуны, освоили широкое разнообразие местообитаний, в том числе антропогенных.

Распространение

Соневые — типичные представители фауны грызунов Старого Света: его представители, очевидно, никогда не населяли Новый Свет. Современный ареал семейства соневых (рис. 14) охватывает умеренные, субтропические и отчасти тропические регионы в Европе, Юго-Зап. Азии (Малая Азия, Палестина, всё Иранское нагорье), Средней Азии (горные области и юг Казахстана), Центральной (только Сычуань) и Восточной Азии (только Японские о-ва), в Северной (Присредиземноморской) Африке, на Африканском континенте к югу от Сахары и на Африканском Роге.

Как видно из предыдущего раздела, все ископаемые находки соневых локализованы в границах современного ареала этого семейства. На этом основании можно предполагать, что последний не претерпевал никаких серьёзных пространственных подвижек в обозримом прошлом — только экспансии местного значения и фрагментации в связи с изменением окружающих условий.

Основной очаг распространения соневых — так называемое “Древнее Средиземье”. К нему относится основное современное таксономическое разнообразие семейства — 5 родов и 11 видов. Это роды *Dryomys* (3 вида), *Eliomys* (2 вида), *Myomimus* (3 вида), *Muscardinus* и *Myoxus* (оба по 1 виду); сюда же, по всей очевидности, сле-

дует отнести и монотипический род *Selevinia*. Другой очаг распространения и разнообразия соневых — Афротропический: к нему относится род *Graphiurus*, хоть и единственный, но с большим числом видов (больше 10). В Ориентальной области современные соневые представлены двумя монотипическими родами *Glirulus* и *Chaetocauda*: это разнообразие явно реликтовое и, по крайней мере, в современной фауне имеет несомненно второстепенный характер.

Ареал семейства в древнесредиземном регионе, по всей очевидности, должен считаться исторически исходным. О мощности этого очага свидетельствует и вся история миоксид: почти все известные ископаемые роды этого семейства — европейские, а наиболее древние находки по крайней мере некоторых из современных родов выявлены в Малой Азии. В настоящее время этот ареал является сплошным, отчасти фрагментирован лишь на восточной периферии (отметим, что в статье Hartenberger (1994) картосхема даёт неверное представление о последней). Большинство из них связано с мозаичным характером распределения биотопов, пригодных для сонь в засушливых регионах: самым впечатляющим из них является, пожалуй, обособленное поселение *E. melanurus* на юге Аравийского п-ова.

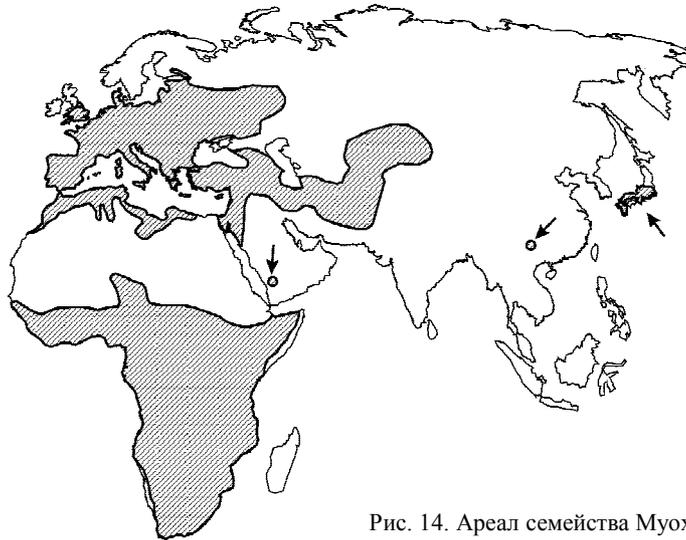


Рис. 14. Ареал семейства Muoxidae

Специфическим изолятом можно считать ареал *Selevinia* на юге Казахстана: он изолирован не столько географически, сколько ландшафтно-биотопически, ведь в непосредственной близости проходит граница ареала *Dryomys*, приуроченная к горным системам юго-восточного Казахстана. Очевидно, ранее (как минимум до конца плиоцена) этот фрагмент входил в общий ареал равнинных полупустынно-степных форм соневых, достаточно разнообразных в Европе, откуда известен близкий род *Plioselevinia*.

Сонями заселены многие острова Средиземного моря. Учитывая уровень их отличий от материковых популяций, который не превышает подвидовой, проникновение на эти острова современных видов, очевидно, происходило совсем недавно. Возможно, этому препятствовала местная островная фауна миоцид, которая до самого недавнего времени была весьма богатой, включала несколько эндемичных родов (*Tyrrhenoglis*, *Hypnomys*, *Maltamys*, *Eivissia*, *Leithia*), причём все они считаются близкими родичами *Eliomys*. Примечательно, что многие из этих островных форм (а также некоторые эндемичные виды, такие как миоценовый *Muoxus major*) характеризовались гигантизмом. В Англию проникли все четыре европейских рода; однако по крайней мере два из них (*Muoxus*, *Eliomys*), очевидно, были завезены человеком, причём последний там не закрепился.

В Северной Африке в настоящее время встречаются только два близких вида всё того же рода *Eliomys*. Этот регион является несомненной неотъемлемой частью древнесредиземного очага; его история едва ли богата собственными событиями (в ископаемом состоянии от-

сюда известны лишь *Afrodryomys*, близкие к *Dryomys*).

Ареалы восточноазиатских эндемиков (*Chaetocauda* и *Glirulus*) в настоящее время существенно изолированы от основной современной области распространения семейства: первый из них известен только из Сычуаня, второй — из Японии. Каких-либо данных, проливающих свет на историю сычуаньских соней, в настоящее время нет. Что касается японских соней, то по этому роду имеются богатые палеонтологические находки из неогена Европы, что позволяет предполагать по крайней мере для раннего плиоцена сплошной евразийский ареал рода *Glirulus* (во многом повторившего, таким образом, судьбу примитивных кротов типа *Urotrichus*). Это позволяет заключить, что в недавнем прошлом и ареал семейства Muoxidae в целом охватывал сплошным широким поясом умеренные и субтропические лиственные и смешанные леса Евразии.

Афротропическая часть ареала соневых в настоящее время, как можно полагать, также является сплошной. Правда, реальная картина распространения африканских соней является достаточно фрагментарной; однако это в значительной мере определяется скудностью фактических данных по многим их видам (см. далее очерк рода *Graphiurus*). История заселения сонями этого региона неизвестна из-за отсутствия палеонтологических данных. В некоторых палеонтологических схемах (например, Daams, Vriijn, 1995) предполагается, что *Graphiurus* является столь же недавним дериватом *Eliomys*, что и вышеназванные роды с островов Средиземного моря: это означало бы не более чем

позднеэоценовую экспансию семейства в Африку к югу от Сахары. Однако данное предположение находится в противоречии с некоторыми архаичными особенностями морфологии *Graphiurus*, так что скорее всего афротропичес-

кий очаг ненамного менее древний, нежели евразийский (Hartenberger, 1994). Если последнее верно, то заслуживает внимания “отрицательный” факт в распространении графиурин — их отсутствие на Мадагаскаре.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА MYOXIDAE*

Внешнее строение

Сони — небольшие грызуны: у современных видов длина тела варьирует от 65–80 мм (*Glirulus*, *Muscardinus*, некоторые *Graphiurus*) до 160–185 мм (*Myoxus*, *Aethoglis*). Хвост чаще всего несколько короче тела, его длина от 40 до 160 мм. Вес тела взрослых зверьков составляет 15–180 г. В мио-плиоценовой истории семейства неоднократно возникали “гиганты” (типа *Leithia*) размером с белку или обыкновенного хомяка.

В большинстве своём сони весьма характерного облика. По внешним признакам их можно достаточно естественно разделить на две группы (рис. 15). Большую из них составляют “сонеподобные” (если допустима такая тавтология) представители семейства, меньшую — “мышеподобные” зверьки. Разделяющим их признаком служит характер обволошения хвоста: в первой группе хвост пушистый, покрыт длинными густыми волосами, иногда с заметной концевой кисточкой; во второй он почти голый, через короткие достаточно редкие волоски просвечивают роговые кольца; род *Chaetocauda* представляет собой промежуточный вариант.

Ушная раковина небольшая — у большинства, будучи загнутой вперёд, достигает или почти достигает лишь заднего края глазного разреза, у *Glirulus* едва выступает из меха. Она округлая или несколько вытянутая, от почти голой до покрытой довольно густыми короткими волосами. Глаза крупные, на выкате (характерный признак ночных животных). Головные вибриссы относительно короткие, лишь у немногих соневых (как правило, наиболее “древесных” — таких как *Muscardinus*, *Glirulus*) достигают вершины ушной раковины.

Задние конечности ненамного или на 20–25 % длиннее передних. Соответственно этому варьирует и ширина ступни: у относительно коротконогих сонь она шире, у более длинноногих уже. Примечательно, что диспропорция

обычно менее всего выражена у древолазающих форм (*Myoxus*, *Muscardinus*). При лазании по тонким веткам, если лапа ставится вдоль ветки, 1-й и 5-й пальцы стопы у большинства соневых (исключая *Selevinia*) способны противопоставляться. На подошвенной стороне стопы хорошо развиты 6 мозолей — 2 проксимальных и 4 дистальных (рис. 16). По степени приспособления задней стопы к лазанию по тонким веткам (в том числе по строению сгибателей стопы) населяющие леса европейские виды образуют возрастающий ряд: *Eliomys* — *Dryomys* — *Myoxus* — *Muscardinus* (Гамбарян, Аракелова, 1973). В объёме всего семейства этот ряд следует начинать, очевидно, с селевинии, которая не способна к противопоставлению пальцев. У некоторых соневых, населяющих скальные биотопы, подошвенные мозоли устроены так, что могут работать наподобие “присосок”: это достоверно показано для *D. laniger* (Eberl-Rothe, 1974) и может предполагаться для некоторых *Graphiurus* (например, для *ocularis*). В мозолях подошвы задних лап имеются огромные клубки эккриновых потовых желёз, окружённых жировыми клетками (Соколов, 1973): их секрет увлажняет мозоли и способствует адгезии.

Для одной из ископаемых сонь в роде *Glirulus* предполагается вероятное наличие боковой складки вдоль тела, указывающей на их способность к планированию (Mein, Romaggi, 1991).

На хвосте у многих сонь на поверхности хвоста хорошо заметны от 4–6 до 10–12 (у разных видов) тёмных кольцевых бороздок, которые располагаются на расстоянии 5–15 мм друг от друга и образованы бедной фибриллами соединительной тканью. Эти кольца бывают хорошо заметны уже у новорожденных. По ним кожа легко разрывается и её концевая часть снимается “чулком” со скелетного стержня. Эта своеобразная “автотомия” служит средством

*Морфологические признаки почти всегда указаны только для современных соневых.



Рис. 15. Два основных “типа” внешнего облика сонь: полчок (сверху) и селевиния (снизу)

пассивной защиты от хищников. После того, как зверёк обгрызет оголённый стержень, концевые волосы при следующей линьке удлинятся и образуют подобие пышной “кисточки”.

Волосной покров довольно короткий, густой, у некоторых (например, у *Selevinia*) очень мягкий. Волосы трёх типов (Соколов, 1973; Dziurdzik, 1978): направляющие (покровные), остевые и пуховые. Первые самые длинные и толстые, прямые, постепенно утолщаются от основания к верхней трети, затем сужаются в утоньшенную вершину без сердцевины. Остевые волосы отличаются от направляющих меньшими длиной и толщиной; у *Myomimus* они бывают с пережатием в средней части. Пуховые волосы самые короткие и тонкие, извитые. Сердцевина волос состоит чаще всего из одного ряда клеток, лишь в самых толстых волосах она двухрядная. Строение кутикулы направля-

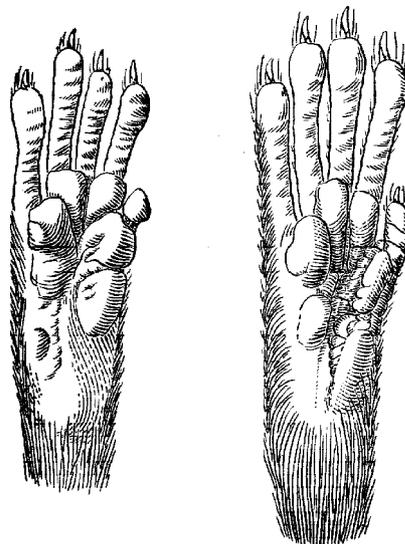


Рис. 16. Строение мозолей ступни у сонь: а – *Myomimus personatus*, б – *Muscardinus avellanarius* (по: Млекопитающие фауны СССР, 1963)

ющих волос весьма специфично для каждого из изученных евразийских родов и может служить для их определения (Dziurdzik, 1978).

Окраска верха тела с преобладанием сероватых, рыжеватых или буроватых тонов, чаще всего не слишком яркая; низ тела светлее, от белёсого до желтовато-охристого. На голове нередко есть тёмная лицевая “маска”: в наиболее простом случае это кольцо вокруг глаз, в наиболее развитом — широкая полоса от носа до уха (*Dryomys*, *Eliomys*, некоторые *Graphiurus*). Спина чаще всего однотонная или с чуть обозначенным потемнением вдоль хребта (*Myomimus*), в виде исключения с довольно широким размытым ремнём (*Glirulus*). Хвост окрашен сходно с туловищем: сверху чаще всего однотонно-тёмный, снизу светлый; в виде исключения (*Eliomys*) конечная половина хвоста чёрная с белой оторочкой.

Череп: общая характеристика

Конструкция. Череп *Myoxidae* плотный, не облегчённый; отверстия, как правило, небольшие. Рельеф поверхности черепа сглаженный, гребни невысокие, предглазничный и заглазничный отростки не выражены. Максимальная ширина черепа приходится на уровень скуловых дуг. Череп сбоку имеет характерную треугольную форму, поскольку слуховые барабаны расположены очень низко и у большинства соневых заметно увеличены. Линия крыши чере-

па без заметных изломов, плавно поднимается вверх, в области мозговой капсулы в большей или меньшей степени выпуклая. У подавляющего большинства видов наиболее высокая точка расположена на уровне скулового отростка чешуйчатой кости, но может быть смещена назад (*G. platyops*, крыша выглядит плоской) или вперёд (*Glirulus*, *Claviglis*, череп приобретает бобовидную форму). Рострум в пределах группы варьирует по длине, его надрезцовая часть

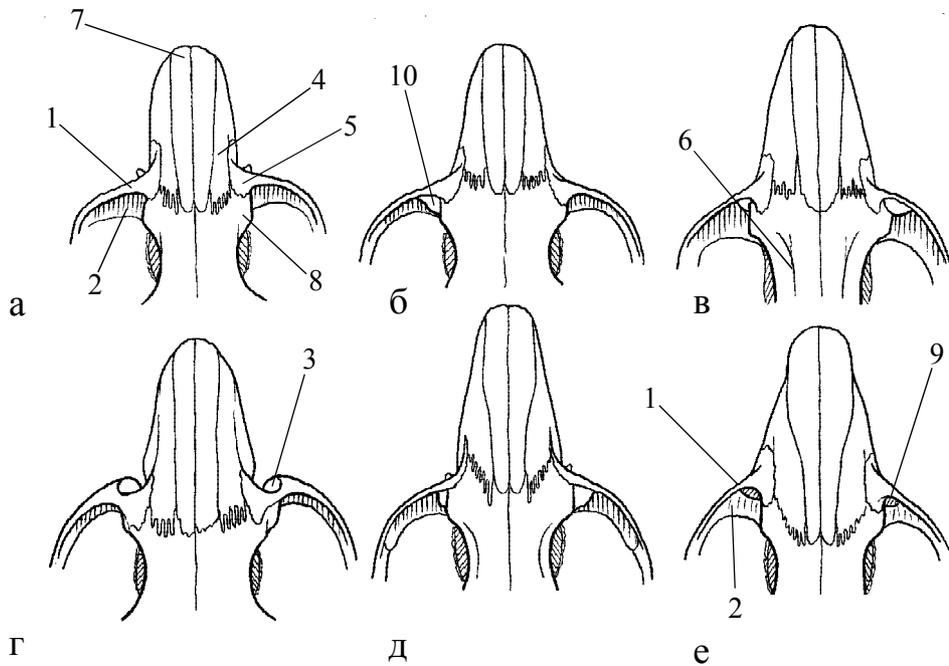


Рис. 17. Ростральный отдел черепа сонь сверху: а – *Myomimus personatus*, б – *Glirulus japonicus*, в – *Myoxus glis*, г – *Graphiurus crassicaudatus*, д – *Eliomys quercinus*, е – *G. murinus*. 1, 2 – верхняя (1) и нижняя (2) ветви переднего корня скуловой дуги; 3 – киль массивной площадки; 4, 5 – лобные отростки предчелюстной, *pr. frontalis ossis praemaxillaris*, (4) и челюстной, *pr. frontalis ossis maxillaris*, (5) костей; 6 – надглазничный гребень; 7 – носовая кость, *os nasale*; 8 – предглазничный бугор; 9 – подглазничное отверстие, *for. infraorbitalis*; 10 – слёзная кость, *os lacrimale*.

всегда высокая. Глазница длинная, скуловая дуга в свободной части чаще широкая, изогнутая. Костное нёбо широкое, практически не перфорированное. Характерно, что продольная ось зубного ряда спереди в той или иной степени наклонена вниз относительно плоскости твёрдого нёба (максимально у *Graphiurus*, минимально у *Muscardinus*).

Мозговая коробка довольно широкая и высокая. Её поверхность слабо скульптурирована, височный гребень практически не выражен, затылочный и лямбдоидный гребни невысокие. Если мастоидный отдел слуховых барабанов вздут, ножки лямбдоидного гребня раздвинуты (*Dryomys*, *Eliomys*), если нет — сближены (*Myoxus*, *Glirulus*). Межтеменная кость крупная, широкая. Затылочный отдел укорочен, затылок плоский и имеет достаточно сложный рельеф поверхности. Затылочное отверстие направлено назад (иногда несколько отклонено вниз): это означает, что голова поставлена горизонтально и продолжает линию шеи. Затылочные мышечники крупные.

Ростральная часть широко варьирует по длине и высоте. Наиболее длинный и узкий роstrum у *Aethoglis* и *Eliomys*, более короткий у *Dryomys* и *Myoxus*, промежуточный у *Muscar-*

dinus и *Glirulus* и самый короткий у *Myomimus*, *Selevinia* и ряда видов *Graphiurus s.str.*

Часть роstrума, расположенная над резцами, очень высокая, заключённая в ней полость крупная. Гребни предчелюстной кости очень высокие. Наиболее низкий гребень у сонь с укороченным и с умеренно длинным роstrумом (*Myomimus*, *Selevinia*, *G. parvus*, *Muscardinus* и *Glirulus*), наиболее высокий у форм с длинным роstrумом (*Aethoglis*, *Dryomys*, *Eliomys*, *Myoxus*). Причём у *Myomimus*, *Selevinia*, *Graphiurus s.str.* (рис. 19а,ж) и отчасти у *Eliomys quercinus* в образовании боковой стенки надрезцового отдела участвует и носовая кость, у остальных лишь гребень предчелюстной кости.

Носовые кости (рис. 17) могут быть узкими с практически параллельными наружными краями (*Dryomys*, *Muscardinus*, *Glirulus*, *Myoxus*, *Aethoglis* и *Claviglis*) или широкими в передней части, булавоподобными (*Myomimus*, *Selevinia* и *Graphiurus s.str.*). Линия шва между *os nasale* и *os frontale* может быть прямой (ровной или зубчатой) или выступающей углом назад или вперёд. У всех *Myoxidae* носовые кости и отростки предчелюстной кости заходят назад до верхнего корня скуловой дуги или дальше него (максимально у *G. christyi*, почти до середины глаз-

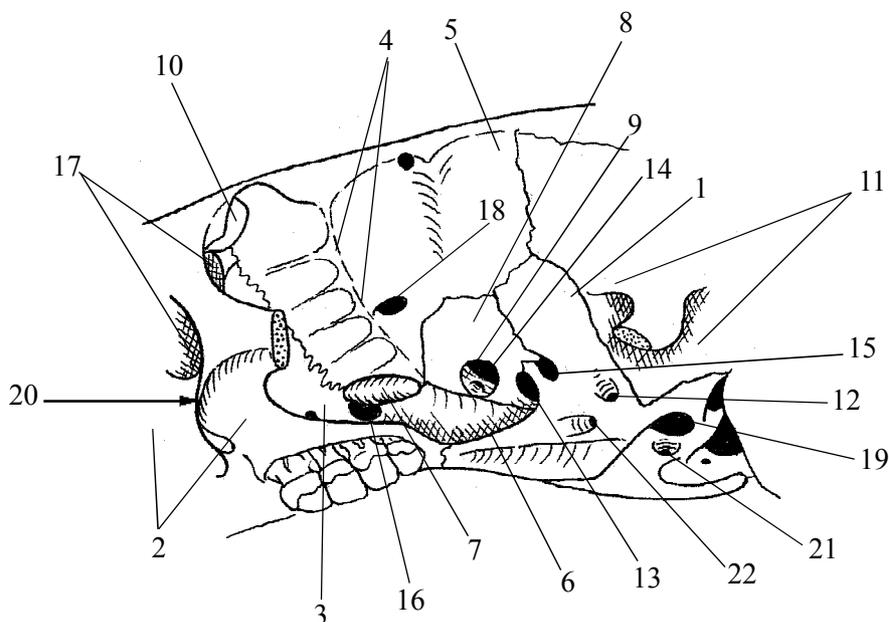


Рис. 18. Глазница *Graphiurus (Aethoglis) hueti* (вид сбоку, чуть спереди и снизу). Кости (1–11): 1 – алисфеноид, *os alisphenoideum*; 2, 3 – верхнечелюстная кость, *os maxillare* (2) и её лобный отросток, *pr. frontalis maxillae* (3); 4 – линия крепления решётчатой пластинки, *lamina cribrosa*; 5 – лобная кость, *os frontale*; 6 – нёбная кость, *os palatinum*; 7 – нижняя обонятельная раковина, *os ethmoideum*; 8 – орбитосфеноид, *os orbitosphenoideum*; 9 – предклиновидная кость, *os praesphenoideum*; 10 – слёзная кость, *os lacrimale*; 11 – чешуйчатая кость, *os squamosum*; отверстия (12–22): 12 – вторичное верхнечелюстное, для выхода верхнечелюстной веточки тройничного нерва, *for. rami maxillaris n. V secundaria*; 13 – глазничная щель, *fissura orbitalis*; 14 – зрительное отверстие, *for. opticum*; 15 – клинолобное, *for. sphenofrontalis*; 16 – клинонёбное, *for. sphenopalatinum*; 17 – носо-слёзное, *for. naso-lacrimale*, 18 – обонятельное, *for. ethmoidale*; 19 – овальное, *for. ovale*; 20 – подглазничное, *for. infraorbitalis*; 21 – поперечное, *for. transversus*; 22 – вторичное щёчное, для выхода щёчной веточки лицевого нерва, *for. r. buccalis n. VII secundaria*.

ницы). При этом носовые кости короче отростков *os praemaxillare*, или одной с ними длины.

Лобные отростки челюстной кости у большинства *Myoxidae* либо не доходят до края одноименных отростков предчелюстной кости и нёбных костей, либо располагаются с ними на одном уровне и только у *Myoxus* и *Glirulus* они заходят назад дальше. Причём у *Myoxus* коротким является только отросток предчелюстной кости, а у *Glirulus* столь же короткая и носовая кость.

Глазница довольно крупная, межглазничный перехват относительно широкий и немного смещён вперёд. Парные невысокие надглазничные гребни наиболее заметно выражены, пожалуй, лишь у *Myoxus*. Предглазничный выступ, расположенный в зоне контакта лобной и слёзной костей позади верхней ветви скуловой дуги, небольшой.

Типичный набор обонятельных раковин *ethmoturbinalia* (три наружных и четыре внутренних) занимает переднюю половину внутреннего пространства черепной полости в области глазницы. Они начинаются на решётчатой пластинке (*lamina cribrosa*), которая сверху крепит-

ся к лобным костям на уровне межглазничного перехвата, а снизу заходит назад дальше зубно-го ряда (исключение составляет *Muscardinus*). Обонятельные раковины у всех соневых в той или иной степени увеличены (в наименьшей степени у *Myoxus*, в наибольшей у *Eliomys*, некоторых *Graphiurus*). Там, где расположена верхняя раковина, стенка и крыша глазницы могут быть заметно вздуты. Нижняя раковина снаружи обычно закрыта костью, но при увеличении размеров становится видна через клинонёбное отверстие (рис. 18). У большинства соневых часть внутренней стенки глазницы вокруг обонятельного отверстия (*for. ethmoidale*) на стыке орбитосфеноида и лобной кости не окостеневает. Наименьшие размеры эта перфорация имеет у *Myoxus*, а отдельное обонятельное отверстие есть, пожалуй, только у *Aethoglis* и *Eliomys* (см. Wahlert et al., 1993).

Скуловые дуги умеренно расставлены — как правило, сзади чуть сильнее, чем спереди. Скуловая дуга в свободной части широкая, с тремя (одним верхним и двумя нижними) в разной степени выраженными углами и с характерным изгибом. Она может быть опущена (но не

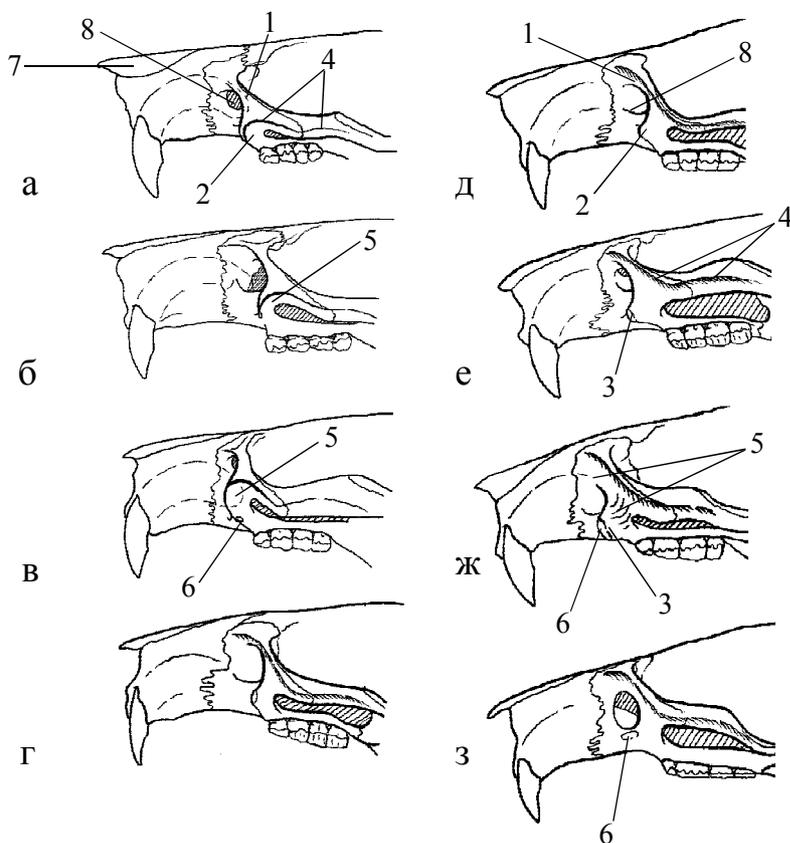


Рис. 19. Рostrальный отдел черепа сонь сбоку: а – *Graphiurus murinus*, б – *G. hueti*, в – *G. crassicaudatus*, г – *Glirulus japonicus*, д – *Dryomys nitedula*, е – *Myoxus glis*, ж – *Myomimus personatus*, з – *Muscardinus avellanarius*. 1, 2 – верхняя (1) и нижняя (2) ветви переднего корня скуловой дуги; 3 – выступ в основании нижней ветви; 4 – линия крепления массетера на скуловой дуге; 5 – массетерная площадка; 6 – место крепления начального апоневроза поверхностной порции массетера; 7 – носовая кость, os nasale; 8 – носо-слезный канал for. naso-lacrimale.

ниже альвеолярного края коренных) или довольно высоко поднята (наиболее у *Muscardinus*, чуть меньше у *Myoxus* и *Glirulus*). Скуловая кость (os jugale) очень длинная, доходит или почти доходит до слезной кости, что считается архаичным признаком.

Задний корень скуловой дуги, образованный отростком squamosum, загибается вниз и образует наружную стенку челюстного сустава. Передний корень скуловой дуги имеет две ветви — верхнюю и нижнюю (рис. 19). Промежуток между ними соответствует подглазничному отверстию или подглазничной щели. Верхняя ветвь может располагаться впереди нижней, на одном с ней уровне или позади неё. Варьирует и положение этой ветви относительно крыши черепа: наиболее низко (на уровне резцов) она начинается у *Selevinia*, некоторых *Graphiurus s.str.*, а наиболее высоко — у *Muscardinus*.

Массетерная площадка у большинства графиурин располагается на вентральной стороне корня скуловой дуги, однако в ряду *Graphiurus s.str.* — *Aethoglis* — *Claviglis* наблюдается её

смещение вверх, у *Claviglis* она достаточно высоко поднята и её передний край даже образует некоторое подобие кила, так что вся конструкция становится похожей на таковую миоморфных грызунов. У миоксин массетерная площадка, как и у беличьих, занимает всю боковую поверхность корня скуловой дуги и переходит с неё на роstrум.

Размеры подглазничного отверстия (рис. 20) широко варьируют. Наиболее крупные они у графиурин, а среди миоксин — у *Dryomys* и *Glirulus*, а наиболее мелкие у *Myomimus*. У графиурин чем выше поднята массетерная площадка, тем плотнее вентральная ветвь переднего корня скуловой дуги прилегает к роstrуму и тем уже снизу подглазничное отверстие. В других группах семейства размеры отверстий уменьшаются в ряду *Glirulus, Dryomys* — *Myoxus, Eliomys* — *Muscardinus* — *Selevinia* — *Myomimus*. У большинства из них (*Myoxus, Glirulus, Dryomys, Eliomys*), так же как и у графиурин, это отверстие сверху шире, чем снизу. У *Myomimus* и *Selevinia*, наоборот, массетерная площадка сильнее прижата к роstrуму сверху, подглазничное

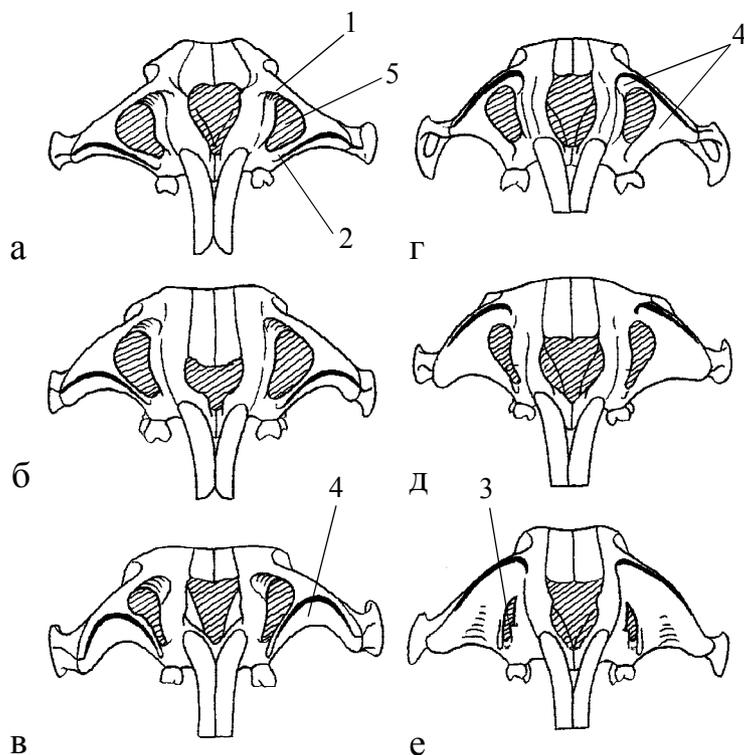


Рис. 20. Ростральный отдел черепа сонь спереди: а – *Graphiurus murinus*, б – *G. hueti*, в – *G. crassicaudatus*, г – *Dryomys nitedula*, д – *Myoxus glis*, е – *Myomimus personatus*. 1, 2 – верхняя (1) и нижняя (2) ветви переднего корня скуловой дуги; 3 – выступ в основании нижней ветви; 4 – массивная площадка; 5 – подглазничное отверстие, for. infraorbitalis.

отверстие у них очень маленькое и сверху уже, чем снизу. У *Muscardinus* передний край массивной площадки ниже уровня носослезного канала сливается со стенкой роострума так, что отверстия for. infraorbitalis и for. naso-lacrimale оказываются на одном уровне и выглядят как одно целое (рис. 19з), а строение ростральной части черепа по внешнему виду становится похожим на таковое у *Heteromyidae*.

У большинства *Myoxidae* передний край нижней ветви скуловой дуги, на котором располагается площадка для крепления поверхностной порции массивной мышцы, преобразован в выступ. Его нет у *Graphiurus*, он относительно небольшой и направлен только вперед у *Myoxus*, более крупный у *Eliomys* и *Dryomys*, и максимально развит у *Myomimus personatus*, у которой имеет вид гребня и не только выступает вперед, но и отогнут наружу и вниз (рис. 19ж). У *Muscardinus* этого выступа нет, а площадка для крепления поверхностной порции массивной мышцы вынесена далеко вперед непосредственно на боковую стенку роострума под носослезное отверстие (см. описание рода).

О типологии зигомассивной конструкции см. выше в разделе “Систематика”.

Костное нёбо (рис. 21) широкое, слабо перфорированное, практически с параллельными краями (у *Selevinia* незначительно сужается сзади), образовано главным образом верхнечелюстной костью. Предчелюстная кость короткая, нёбная кость с признаками редукции. Нёбо, как правило, оканчивается на уровне середины или задней половины M^3 , реже позади зубного ряда (например, у *Myomimus* — рис. 21в), и только у *Muscardinus* оно доходит лишь до уровня M^3 (рис. 21б), но это связано не столько с укорочением нёба, сколько с удлинением зубных рядов и их смещением назад. Линия заднего края может быть вогнутой, прямой или с выступом посередине.

Характерной особенностью *Myoxidae* является наличие своеобразных выростов (“крыльев”) на заднем крае нёба. У одних видов они плохо выражены, у других короткие и плотно прижаты к нёбу, но у большинства видов эти выросты имеют вид уголков или загнутых вперед пластинок, края которых в той или иной степени остаются свободными. У *Myomimus* они самые крупные, накрывают задненёбные отверстия и, прирастая свободным краем к нёбной пластинке, формируют трубку (рис. 21в).

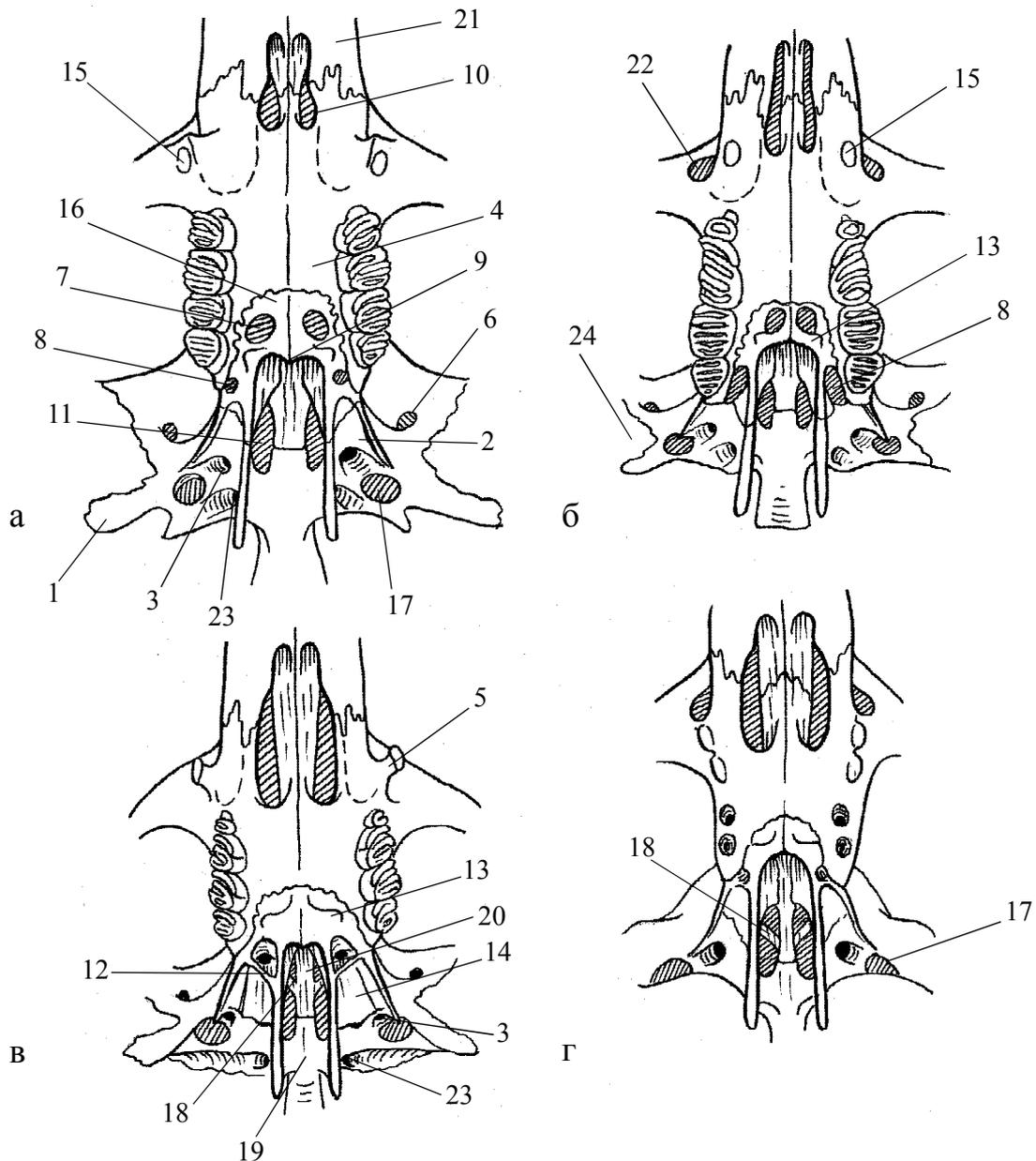


Рис. 21. Костное нёбо сонь: а – *Myoxus glis*, б – *Muscardinus avellanarius*, в – *Myomimus personatus*, г – *Selevinia betpakdalensis*. 1 – алисфеноид, os alisphenoideum; 2 – алисфеноидный гребень; 3 – вход в алисфеноидный канал, for. alare; 4 – верхнечелюстная кость, os maxillare; 5 – вырост в основании корня скуловой дуги; 6 – вторичное верхнечелюстное отверстие для выхода г. maxillaris n. V; 7 – задненёбное отверстие, for. palatinum posterior; 8 – заднечелюстное отверстие, for. maxillaris posterior; 9 – задний выступ костного нёба, protuberantia marginalis posterior; 10 – резцовое отверстие, for. incisivum; 11 – клинонёбная вырезка, incisura sphenopalatina; 12 – костная перемычка, отделяющая переднюю часть крыловидной ямки; 13 – крыловидные выросты заднего края твёрдого нёба; 14 – крыловидная ямка; 15 – место крепления сухожилия поверхностной порции массетера; 16 – нёбная кость, os palatinum; 17 – овальное отверстие for. ovale; 18 – орбитосфеноид, os orbitosphenoideum; 19 – основная клиновидная кость, os basisphenoideum; 20 – предклиновидная, os praesphenoideum; 21 – предчелюстная кость, os praemaxillare; 22 – подглазничное отверстие, for. infraorbitalis; 23 – поперечное отверстие for. transversus; 24 – чешуйчатая кость, os squamosum.

Нёбная кость короткая и состоит из костной пластинки, образующей заднюю часть костного нёба, и крыловидного отростка, вертикальная часть которого, совместно с os pterygoideum, формирует внутреннюю крыловидную пластинку, а горизонтальная часть может участвовать в выстилке дна крыловидной ямки.

Длина пластинки нёбной кости всегда меньше её ширины. Её передний край расположен на уровне M^2 или его контакта с M^1 (наиболее rostro-латерально у *Graphiurus*, а каудально у *Myomimus*), и только у *Selevinia*, из-за сильной редукции коренных, он оказывается на уровне середины M^3 . Os palatinum наиболее укорочена у *Muscar-*

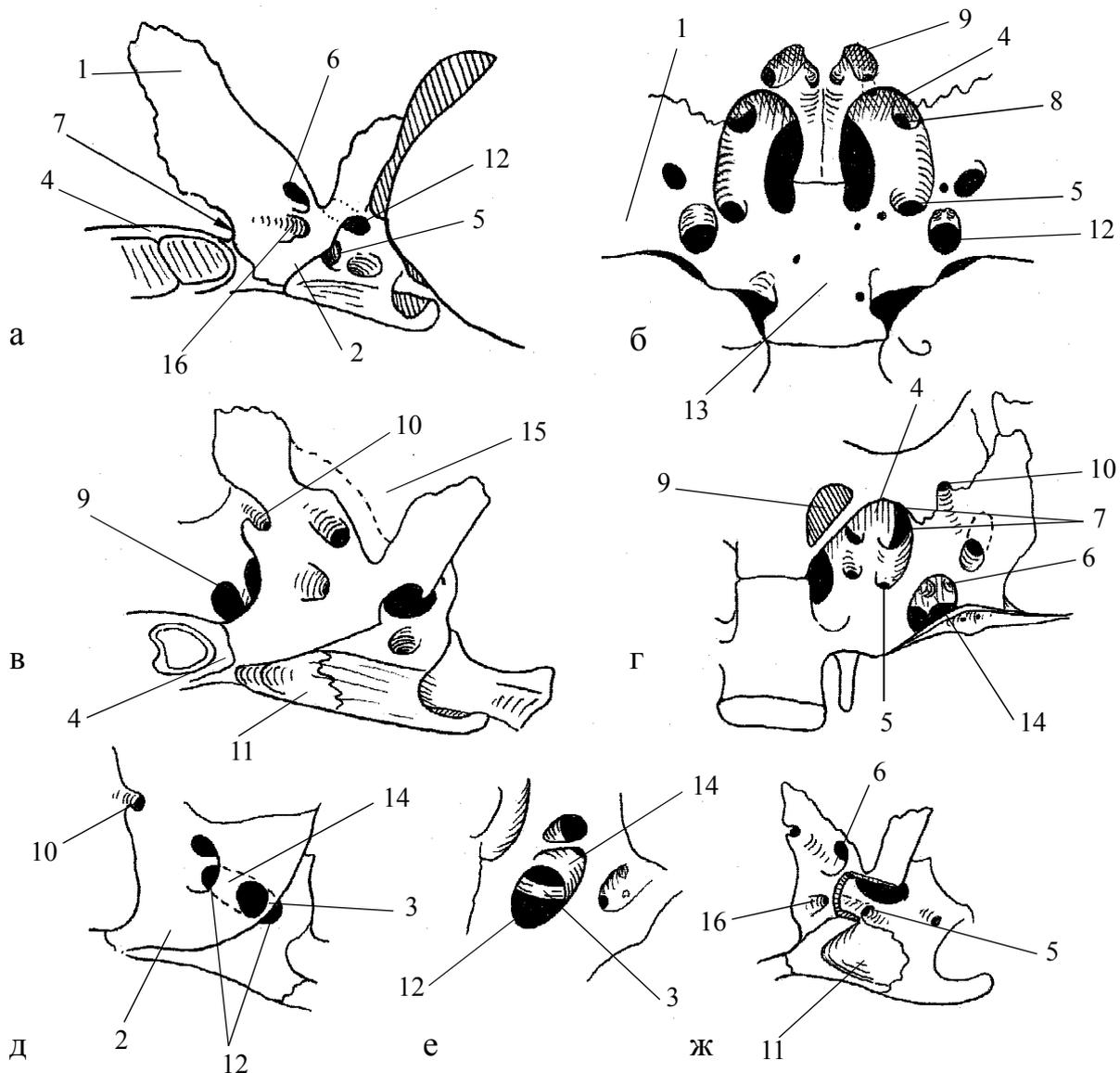


Рис. 22. Крылоклиновидный отдел: а,б – *Myoxus glis*, в,г – *Graphiurus hueti*, д,е – *Dryomys nitedula*, ж – *Myomimus personatus*; а, в, д, ж – вид сбоку и чуть снизу, ж – столбик удалён, б, г, е – вид со стороны мозговой полости. 1 – алисфеноид, *os alisphenoideum*; 2 – алисфеноидный гребень; 3 – алисфеноидный мостик; 4 – альвеолярный отросток *os maxillare*; 5 – вход в алисфеноидного канала, *for. alare*; 6 – вторичное верхнечелюстное отверстие, *for. r. maxillaris (n. V) secundaria*; 7 – глазничная щель, *fissura orbitalis*; 8 – заднечелюстное отверстие, *for. maxillaris posterior*; 9 – зрительное отверстие, *for. opticum*; 10 – клинолобное отверстие, *for. sphenofrontalis*; 11 – нёбная кость, *os palatinum*; 12 – овальное отверстие, *for. ovale*, 13 – основная клиновидная кость, *os basisphenoideum*; 14 – столбик; 15 – чешуйчатая кость, *os squamosum*; 16 – вторичное щёчное отверстие, *for. r. buccalis (n. VII) secundaria*.

dinus и *Selevinia*. Крыловидные отростки *os palatinum* у большинства *Myoxidae* умеренно длинные или длинные, редко короткие (например, у *Graphiurus* с крупными барабанами).

Постоянных отверстий на костном нёбе три пары: зарезцовые, задненёбные и заднечелюстные. Зарезцовые отверстия (*for. incisiva*) у большинства *Myoxidae* короткие или умеренной длины, до уровня нижней ветви скуловой дуги не доходят; у *Myomimus*, *Selevinia* и *Chaetocauda* они крупные и длинные, заходят назад почти

до зубного ряда. Задненёбные отверстия (*for. palatinum posterior*) у большинства соневых средних или крупных размеров. Как правило, они отодвинуты назад от нёбно-челюстного шва и расположены в центральной или задней части кости, реже сдвинуты к её переднему краю (*Dryomys*). Заднечелюстное отверстие (*for. maxillare posterior*) в типичном случае (у *Dryomys*, *Myoxus* и *Glirulus*) лежит позади зубного ряда в шве между выростом альвеолярного отростка *os maxillare* и нёбной костью, иногда нёб-

ная кость охватывает это отверстие со всех сторон (некоторые *Dryomys*, *Glirulus*), у *Muscardinus* оно расположено сбоку от М³. У *Eliomys* и *Myomimus* заднечелюстного отверстия нет, а есть дополнительное отверстие в небной кости, в передней части крыловидной ямки, у некоторых *Graphiurus* есть оба отверстия (Wahlert, 1993, 1995).

Крылоклиновидный (= алисфеноидный) отдел (рис. 22) образован основной клиновидной костью (*os basisphenoidale*) с отходящими от неё крылоклиновидной костью (*os alisphenoidale*) и крыловидным отростком (*processus pterygoideus*). Алисфеноидная пластинка участвует в образовании боковой стенки мозговой капсулы и дна крыловидной ямки (*fossa pterygoidea*). Она прободена отверстиями для выхода нервов и образует алисфеноидный, или крыловой, канал (*canalis alarae*). Через тело основной клиновидной кости проходит поперечный канал (*canalis transversus*).

В строении крылоклиновидного отдела у соневых проявляются признаки архаичной организации, свойственные протрогоморфным грызунам (Wahlert, 1974), а также некоторым современным *Sciuroidea* и *Aplodontidae* (Яхонтов, Потапова, 1993). К таким признакам можно отнести ярусное расположение каналов, при котором замкнутый крыловой канал лежит медиальной и вентральной овалового отверстия под корнем алисфеноида, а его дно служит выстилкой крыловидной ямки; наличие канала, в который выходят нижне- и верхнечелюстная ветви тройничного нерва и щёчная ветвь лицевого; и наличие отдельных вторичных выходных отверстий для каждой из этих ветвей.

Как и у других грызунов, все ветви тройничного нерва выходят через оваловое отверстие (*for. ovale*), впереди которого у миоксид есть ещё одно отверстие, по положению соответствующее круглому (*for. rotundum*), но не гомологичное ему. Снаружи оба отверстия прикрыты так называемым алисфеноидным столбиком — широкой пластинкой, соединяющей дорсальный и вентральный края алисфеноида (рис. 22). В образовавшийся между ним и стенкой мозговой капсулы канал выходят ветви тройничного и лицевого нервов. Верхнечелюстная (*ramus maxillaris n. V*) и щёчная (*ram. buccalis n. VII*) ветви выходят из этого канала наружу впереди столбика через отдельные, разделённые перегородкой отверстия — так называемые вторичные *for. maxillaris* и *for. buccalis*, а нижнече-

люстная ветка (*ram. mandibularis n. V*) выходит позади алисфеноидного столбика.

Крыловой (алисфеноидный) канал расположен под корнем алисфеноида и его нижняя стенка одновременно является дном крыловидной ямки. От сплошной перегородки, которая у сциуроморф и протрогоморф отделяет крыловой канал от мозговой полости, у *Myoxidae* сохраняются лишь узкие костные мостики, да и те могут исчезать. Вход в канал (*for. alare*) лежит ниже и чуть впереди овалового отверстия, а выходом из него служит орбитальная щель (*incisura orbitalis*).

Латеральная пластинка алисфеноида у большинства видов средних размеров, её передний вырост (так называемое орбитальное крыло) поднимается вверх до уровня обонятельного отверстия. Оваловое отверстие крупное, столбик может быть широким или узким, вторичные выходы щёчной и верхнечелюстной ветвей могут быть далеко разнесены или сближены, или даже сливаться воедино. В шве между орбито- и алисфеноидом расположено клинолобное отверстие *for. sphenofrontalis* (терминология по Wahlert, 1993), через него выходит надглазничная артериальная ветвь (*ramus supraorbitalis*), которая продолжает стапедиальную артерию (*a. stapedia*). В тех случаях, когда стапедиальной артерии нет или она частично редуцирована (*Muscardinus*, *Glirulus*, *Myoxus*), надглазничная ветвь отходит от наружной сонной артерии и клинолобного отверстия нет (рис. 23). *For. alare* и *for. ovale* могут быть сближены или разнесены. Задняя стенка овалового отверстия может быть широкой, узкой и даже совсем исчезать, тогда оваловое отверстие оказывается незамкнутым сзади (*Selevinia*). Следует отметить, что в строении алисфеноидного отдела велика индивидуальная изменчивость.

Крыловидная ямка (*fossa pterygoidea*) треугольной формы, спереди узкая, сзади широкая, встречаются все варианты: от очень глубокой (*Dryomys*, *Myomimus*) до практически плоской (*Muscardinus*, *Glirulus*) (см. рис. 21). У большинства соневых она довольно длинная, причём у видов и с относительно небольшими (*Myoxus*, *Glirulus*), и с увеличенными барабанами (например, *Eliomys*, *Dryomys*). Характерная для других групп грызунов обратная связь размеров крыловидной ямки с размерами слуховых барабанов у миоксид в наиболее явном виде проявляется только у *Myomimus* и *Selevinia*, у которых ямка глубже и короче, чем у остальных представителей семейства. Самая короткая и

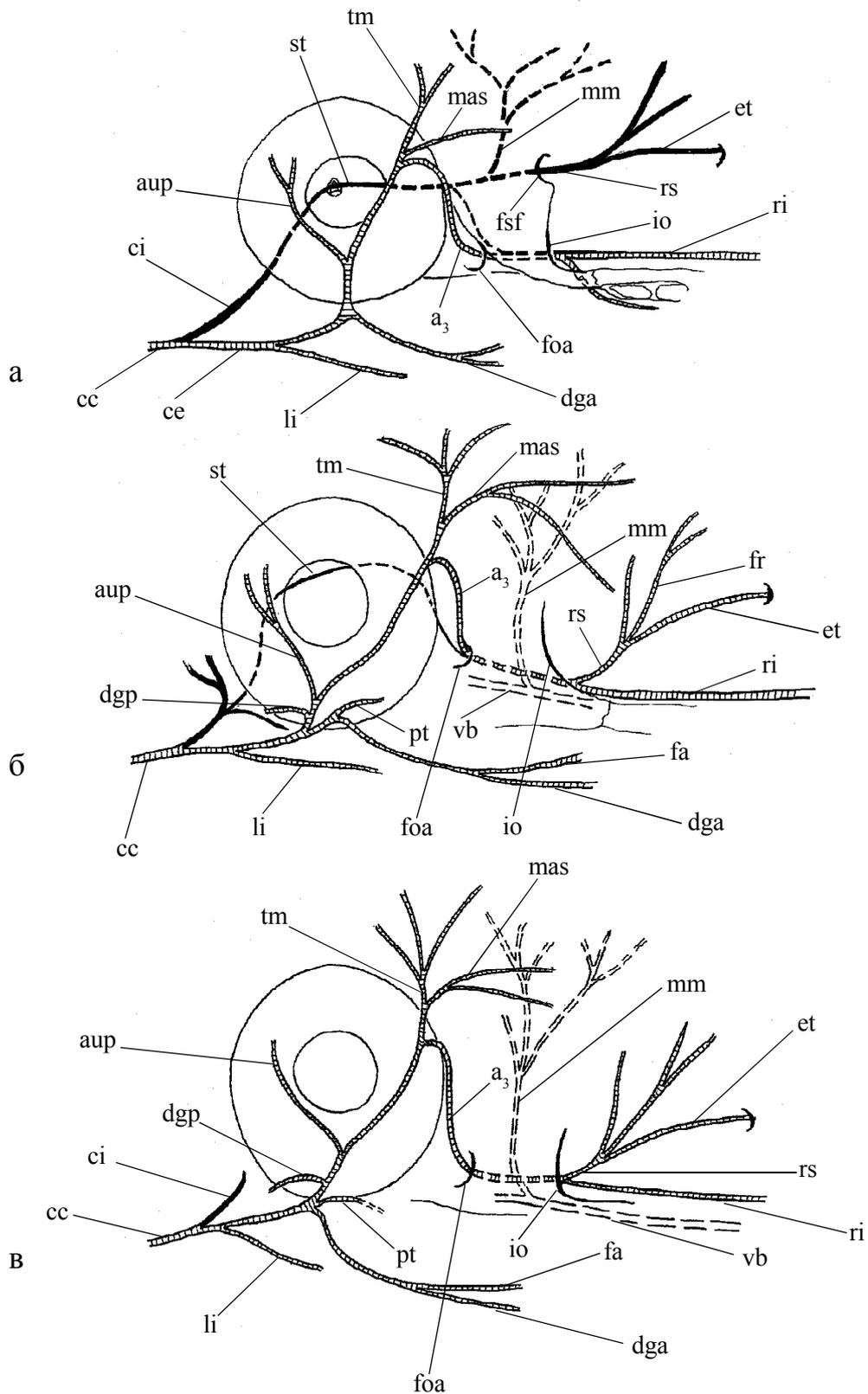


Рис. 23. Схема кровоснабжения от сонной артерии у сонь (терминология по Bugge, 1985): а – *Graphiurus parvus*, б, в – *Myoxus glis*. Обозначения: а₃ – анастомоз с внутренней сонной артерией, aup – а. auricularis posterior, cc – а. carotis communis, ce – а. carotis externa, ci – а. carotis interna, dga – к переднему брюшку m. digastricus, dgp – к его заднему брюшку, et – а. ethmoidalis, fa – а. facialis, foa – for. alare, fr – а. frontalis, fsf – for. spheno-frontalis, io – inc. orbitalis, mas – к массетеру, li – а. lingualis (к языку), mm – а. meningea media, pt – к крыловидному мускулу, ri – ramus infraorbitalis, rmm – ramus mandibularis, rs – ramus supraorbitalis, st – а. stapedia, tm – к височному мускулу, vb – а. vertebralis basalis.

плоская ямка у *Muscardinus*, что связано не с размерами барабанов, а с разрастанием назад зубных рядов. Медиальная стенка крыловидной ямки высокая, образована главным образом крыловидным отростком базисфеноида и частично одноимённым отростком нёбной кости. Её боковая стенка образована, так называемым, алисфеноидным гребнем, который над овальным отверстием переходит в алисфеноидный мостик. Костный мостик был обнаружен только у одного из экземпляров *Dryomys* (см. рис. 22). У большинства *Myoxidae* латеральная стенка образована только коротким алисфеноидным гребнем (иногда высоким, чаще очень низким), у некоторых форм (например, *Myomimus*) с выступом, соответствующим мостику. For. alage может располагаться изнутри алисфеноидного гребня (например, у *Dryomys*) или в его основании (например, у *Myomimus*). У большинства соневых дно ямки образовано главным образом алисфеноидом (см. рис. 21а,б). Нёбная кость не участвует или участвует минимально в его формировании (*Myoxus*, *Glirulus*, *Graphiurus*, *Muscardinus*), либо выстилает лишь переднюю часть ямки (*Eliomys*, *Dryomys*, в большей степени *Selevinia*). И только у *Myomimus* значительная часть крыловидной ямки (половина или практически вся ямка) выстлана нёбной костью (см. рис. 21в). Её передняя часть отгорожена перемычкой (костной или сухожильной) и прободена отверстием.

Височный отдел образован чешуйчатой (os squamosum) и теменной (os parietale) костями. Чешуйчатая кость у соневых массивная с крупными отростками (крыльями) — затылочным, орбитальным и алисфеноидным. Затылочное крыло представлено длинной, широкой пластинкой, со скошенным задним краем, которая накрывает полностью (*Myoxus*, *Glirulus*) или частично (*Dryomys*, *Eliomys*) эптитимпанальный отдел слухового барабана. Эта пластинка бывает цельной (*Glirulus*, *Myoxus* и др.), с отверстием посередине, или разделённой на два самостоятельных отростка (см. ниже рис. 38). Орбитальное крыло также длинное и довольно далеко заходит в глазницу. Алисфеноидный отросток чешуйчатой кости может быть очень длинным, клиновидным углом в алисфеноид (например, у *Myoxus*), или очень коротким, образующим лишь выстилку сочленовной ямки (например, у *Eliomys*, *Myomimus*). Теменная вырезка дорзального края неглубокая и у многих видов практически не выражена. Скуловой отросток os squamosum широкий или относительно

узкий в основании, загибается вниз и переходит в длинный вырост, достигающий практически до середины скуловой дуги.

Височная ямка крупная или средних размеров (минимальна у *Selevinia*). Её дно образовано чешуйчатой и теменной костями; у *Myoxus*, кроме того, ямка сзади заходит на межтеменную и затылочную кости, у некоторых форм (например, *Dryomys*) — незначительно только на межтеменную кость. Сверху она оконтурена невысоким височным гребнем или височной линией, сзади её границей служит передняя ножка лямбдоидного гребня, которая у большинства образована краем затылочного крыла (лишь им одним или совместно с мастоидом), и только у *Glirulus* в этом участвует ещё и os exoccipitale.

Слуховые барабаны соневых в той или иной степени увеличены, хотя и не достигают столь значительных размеров, как у пустынных грызунов из других таксономических групп — у тушканчиков, песчанок, кенгуровых крыс. Наиболее мелкие барабаны у *Glirulus* и *Myoxus* (максимальный диагональный промер составляет около 24 % длины черепа), чуть крупнее (28 %) у *Muscardinus* и *Aethoglis*, самые крупные (38–40 %) у *Dryomys*, *Eliomys*, большинства *Myomimus*, *Selevinia*.

Независимо от степени пневматизации барабаны всегда очень низко опущены: их нижний край расположен значительно ниже жевательной поверхности. С другой стороны, даже при значительном увеличении размеров барабанов (например, у *Eliomys*, *Selevinia*, *Graphiurus*) они никогда не достигают крыши черепа, как это имеет место у других грызунов с увеличенными слуховыми капсулами. У *Glirulus*, *Myoxus* и *Aethoglis* барабан лежит даже ниже уровня заднего корня скуловой дуги. Форма барабанов круглая. Наружный слуховой проход широкий. Исключение составляют *Glirulus*, у которых слуховые барабаны маленькие, овальные, с узким (вытянутым в трубку) наружным слуховым проходом.

Спереди барабаны смыкаются с алисфеноидом и у многих соневых надвигаются на него. У форм с маленькими барабанами (*Myoxus*) между мастоидным и ярёмным (pr. jugularis) отростками остаётся щель. У видов с более крупными барабанами они доходят до ярёмного отростка и даже охватывают его, так что последний оказывается погруженным в заднюю стенку барабана.

Особенности внутреннего строения барабанов и делали их пневматизации подробно описаны далее в соответствующем разделе.

Затылочный отдел укорочен. Затылочная кость образует главным образом заднюю стенку мозговой капсулы. Горизонтальная пластинка, выходящая на крышу черепа, либо совсем не выражена, либо очень узкая (наиболее широкая у *Myoxus*). Только у *Glirulus* затылочная кость образует длинный широкий отросток, который вдоль заднего края затылочного крыла *squamosum* доходит до трубки слухового прохода и участвует в образовании передней ножки лямбдоидного гребня (см. характеристику рода). У остальных соневых этих отростков нет, а выросты *os exoccipitale* располагаются сбоку от межтеменной кости над мастоидом и доходят лишь до вершины затылочного крыла *os squamosum*, с которым контактируют незначительно, либо не контактируют совсем.

Нижняя челюсть с относительно низким телом и высокой восходящей ветвью с тремя хорошо развитыми отростками. Альвеолярный бугор не выражен. Высота тела челюсти наибольшая у *Myoxus* и *Muscardinus*. Нижнечелюстной угол, рассчитанный относительно жевательной поверхности коренных, отрицательный или равен нулю, только у *Muscardinus* положительный. Симфизный угол сдвинут вперёд к альвеолярному краю резца и только у *Muscardinus* он смещён назад на заднюю половину диастемы. Линия нижнего края челюсти с чётко выраженным перегибом в основании углового отростка, реже плавно изогнута (*Myoxus*).

Массетерные гребни хорошо выражены. Они начинаются, как правило, на уровне M_1 или контакта P_4 и M_1 , у *Muscardinus* смещены вперёд до уровня P_4 , а у *Selevinia* оказываются даже впереди зубного ряда у самого края диастемы. Последнее, впрочем, обусловлено значительной редукцией коренных и их смещением назад, а не сдвигом вперёд жевательного мускула.

Восходящая ветвь широкая из-за значительных размеров венечного отростка, у одних форм идёт полого и практически не закрывает коренные снаружи (у *Graphiurus*, *Eliomys*, *Selevinia*), у других — более круто и частично закрывает последний коренной (у *Dryomys*, *M. personatus*, *M. roachi* — половину M_3 , у *Myoxus*, *Glirulus* — две трети M_3 , а у *M. setzeri* — весь M_3); а у *Muscardinus* не только весь M_3 , но и половину M_2 .

Сочленовный отросток довольно узкий и длинный, поэтому сочленовная головка у всех

Myoxidae вынесена далеко назад. Наклон отростка определяет подъём сочленовной головки над жевательной поверхностью коренных. Наиболее низко сочленовная головка расположена у *Eliomys* и большинства *Graphiurus*, а наиболее высоко поднята у *Muscardinus* и *Myomimus*. Форма сочленовной головки разнообразна — от почти шаровидной до продольно вытянутой. Суставная поверхность у большинства соневых в той или иной степени спускается на латеральную (наиболее сильно у *Eliomys*, *Dryomys*) или на медиальную сторону (*Muscardinus*), реже занимает только её дорзальную сторону (например, у *Selevinia* и *M. setzeri*). Венечный отросток крупный, его вершина, как правило, расположена выше сочленовной головки. Ямка для крепления височного мускула на внутренней поверхности челюсти не выражена. Мускул крепится на плоской площадке в основании венечного отростка, которая у *Myoxus* слегка углублена.

Угловой отросток низко опущен, чаще всего с отверстием, реже без него, развёрнут относительно плоскости челюсти, имеет два угла, из которых нижний отогнут внутрь, верхний — наружу. Нижний угол может быть короче верхнего или оба заходят назад практически до одного уровня. У *Myoxus* угловой отросток наименее развёрнут, нижний угол выражен слабо. Короткий угловой отросток у *Glirulus*, *Graphiurus* и *Dryomys*, длинный у *Eliomys*, *Myomimus*, *Selevinia*.

Наиболее генерализованное строение нижней челюсти характерно для *Myoxus*, у которых она высокая и относительно плоская, начало массетерных гребней наиболее каудальное, а угловой отросток слабо дифференцирован (подробнее см. характеристику рода). Челюсть же типичного строения, свойственная большинству *Myoxidae*, вытянутая, её тело относительно низкое, массетерные гребни сдвинуты вперёд, сочленовный отросток длинный и узкий, сочленовная головка вынесена назад, угловой отросток хорошо дифференцирован с чётко выраженными и развёрнутыми углами. Разнообразие этого обобщённого типа проявляется прежде всего в высоте подъёма сочленовной головки, длине углового отростка, в размерах его углов и их смещении назад и вверх.

Уклоняющийся вариант этого типа представлен у *Glirulus*. Его своеобразие проявляется, прежде всего, в строении углового отростка (см. описание рода). Особый, “полёвочий” вариант строения нижней челюсти характерен для

Muscardinus (см. описание рода). Он получается, если типично миооксидную челюсть повернуть вокруг оси вращения и достроить альвеолярный край коренных. Это приводит к усиле-

нию дифференциации жевательных мышц и такому изменению их взаиморасположения, которое рассматривается как специализация в перетирании (см. Потапова, 1993).

Слуховой барабан

Слуховые барабаны у всех соневых в той или иной степени вздуты. Их пневматизацию принято рассматривать как приспособление к эффективному восприятию звуков низкой частоты (Александр, 1970; Lay, 1972; Webster, Webster, 1975; Moore, 1981), значение которого особенно велико для грызунов, обитающих в открытых засушливых ландшафтах. Экологические факторы, которые обуславливают особую значимость именно низкочастотного спектра в акустическом восприятии соневых, не столь очевидны. Хотя и среди соневых пневматизация барабанов близка к максимальной у пустынных форм типа *Selevinia*, *Myomimus*, эта особенность характерна практически для всех *Myoxidae* и, возможно, в первую очередь обусловлена пищевой специализацией и особенностями ориентации в пространстве.

Структурное разнообразие слуховых барабанов связано главным образом с различиями в степени и характере пневматизации тимпанального и мастоидных отделов.

Тимпанальная часть. Строение собственно барабанной камеры у соневых, за исключением *Glirulus*, удивительно единообразно. Признаки, которые в других группах грызунов широко варьируют и демонстрируют богатый спектр сочетаний, у *Myoxidae* оказываются практически мономорфными и тесно взаимосвязанными.

Полость камеры разделена на отдельные камеры тремя широкими перегородками (септами) (рис. 24, 25). Передняя септа проходит у вершины костной улитки на уровне выхода из капсулы слуховой трубы, задняя — на уровне края круглого окна, средняя — на уровне центрального витка улитки. Редко, но встречаются экземпляры с двумя перегородками или с дополнительной четвёртой перегородкой, расположенной или между средней и задней основными септами, или позади задней септы. Ширина септ незначительно варьирует.

Барабанная кость (*os tympanicum*) почти полностью срастается с мастоидом (*os mastoideum*) в зоне их контакта позади шилососцевидного отверстия (*for. stylo-mastoideum*), поэтому

стапедиальный мускул (*m. stapedius*), который у соневых выходит наружу через щель между этими костями, оказывается в костной трубке. Наличие этой трубки является специфической чертой соневых, во многом определяющей некоторые особенности строения и пневматизации мастоида в этой группе. Линия тимпано-мастоидного контакта, как правило, изогнута. Отверстие наружного слухового прохода широкое и направлено латерально. Трубка (за исключением *Glirulus*) не образуется, лишь передне-верхний край слухового прохода заметно оттянут и ограничивает сзади сочленовную ямку. Барабанная кость *os tympanicum* полностью охватывает слуховой проход, её восходящие ветви довольно узкие, но закрывают снаружи головку молоточка и тело накопальни. В зоне контакта ветвей остаётся незамкнутым небольшое пространство (как правило, это вырезка в передней ветви), затянутое перепонкой. Является ли она рудиментом *pars flaccida* или же представляет собой начальную стадию образования дополнительной барабанной перепонки, остаётся неясным.

Слуховая трубка (*tuba auditiva*) выходит наружу у вершины костной улитки (*cupula cochlea*) через отверстие между её подошвой и барабанной костью (рис. 24). Это наиболее типично для грызунов и является плезиоморфным признаком.

Стапедиальная артерия идёт снаружи барабанной кости в желобке под задней септой и входит в барабанную полость через щель между подошвой костной улитки и внутренней стенкой барабанного пузыря на уровне круглого окна. Внутри полости стапедиальная артерия идёт в костном чехле, который либо располагается по краю круглого отверстия, заметно нависая над ним, или в ряде случаев пересекает его посередине. У форм с сильно вздутой барабанной частью артерия заключена в костный чехол на всем своем протяжении вплоть до вхождения в лицевой канал. Последний полностью замкнут. Стапедиальной артерии нет или она сильно редуцирована у *Muscardinus*, *Myoxus*, *Glirulus*.

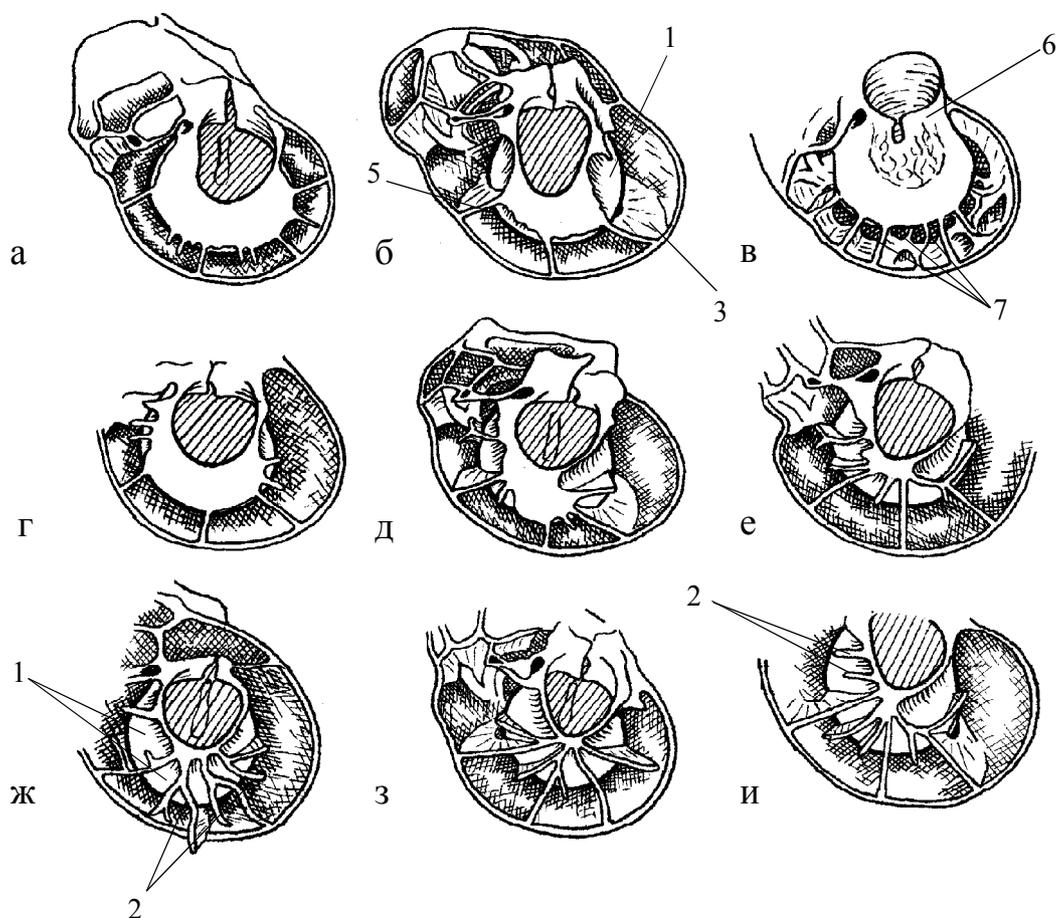


Рис. 24. Тимпанальный отдел слухового барабана у сонь (вид сбоку, наружная стенка удалена): а – *Muscardinus avellanarius*, б – *Graphiurus parvus*, в – *Glirulus japonicus*, г – *Myomimus setzeri*, д – *M. roachi*, е – *M. personatus*, ж – *Dryomys nitedula*, з – *Eliomys quercinus*, и – *Selevinia betpakdalensis*. 1 – купол барабанного кольца; 2 – перегородки, соединяющие его с наружной стенкой; 3–5 – основные септы, разделяющие барабанную полость: передняя (3), средняя (4) и задняя (5); 6 – трубка слухового прохода; 7 – ячейки барабанной полости (по: Потарова, 2001, с изменениями).

Одним из проявлений увеличения объема барабанной части является образование двойной стенки наружного слухового прохода. Среди *Myoxidae* можно найти все переходы от почти полного отсутствия пневматизации стенки слухового прохода до полного обособления барабанного кольца и формирования его купола (*cupula annuli tympani*) или внутренней стенки наружного слухового прохода (рис. 25). У *Aethoglis*, *Muscardinus* барабанное кольцо крепится непосредственно на стенке капсулы; у *Myoxus* обособление кольца только намечено; у большинства *Graphiurus* и *M. setzeri* оно выражено чуть больше, у *M. personatus*, *M. roachi* обособление кольца весьма существенное; наконец, у *Dryomys*, *Eliomys* и *Selevinia* кольцо обособлено практически полностью. Купол барабанного кольца связан с наружной стенкой барабанной камеры несколькими септами, характер взаимосвязи которых достаточно единообразен. Следует отметить значительную внутривидовую из-

менчивость степени пневматизации наружного слухового прохода, которая может даже перекрывать межвидовую.

Барабанная кость вплотную подходит к костному куполу улитки, охватывает его со всех сторон и даже частично накрывает его (максимально у *Myomimus* и *Selevinia*). У *Myoxus* вырост барабанной кости, который обрастает улитку сверху и спереди, относительно короткий, поэтому напрягатель барабанной перепонки (*m. tensor tympani*) лишь частично покрыт этим выростом и расположен в глубокой ямке, отделённой от *for. ovale* довольно высоким гребнем. Наружу мускул выходит через петро-тимпанальную щель. По мере разрастания барабанной кости (*Eliomys*, *Dryomys*, *Myomimus*) ямка становится всё более узкой (рис. 25) и мускул оказывается в трубке.

У *Glirulus* барабанная часть имеет иное строение. Пожалуй, единственное, что объединяет их с другими сонями, это полное слияние

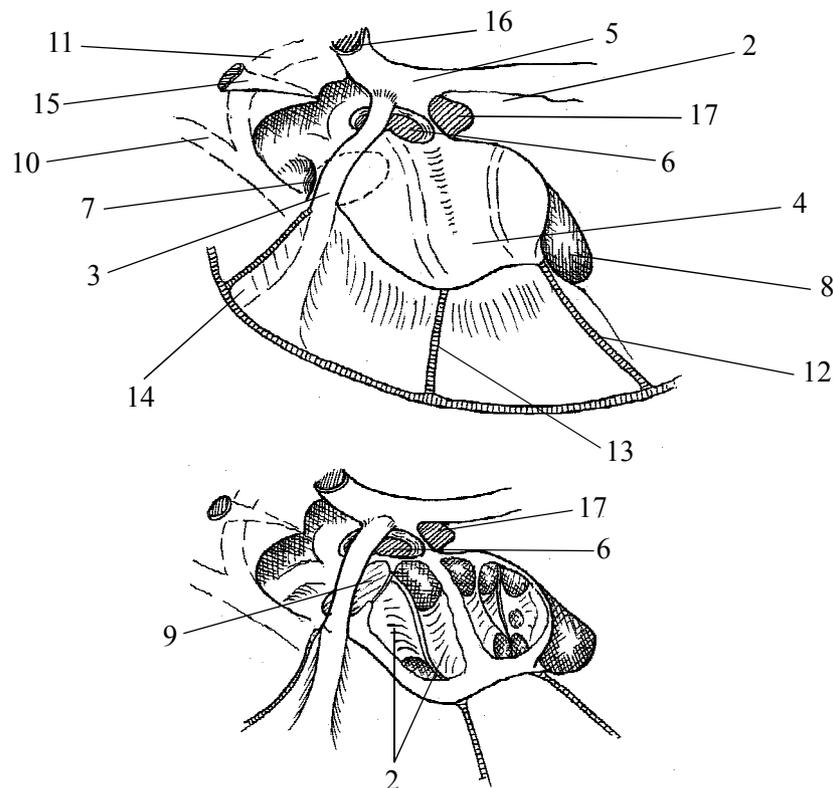


Рис. 25. Костная улитка *Dryomys nitidula*. 1 – вырост os tympanicum; 2 – костная спираль улитки; 3 – костная трубка для стапедиальной артерии; 4 – купол улитки (промонториум); 5 – лицевой канал, canalis facialis; 6 – окно преддверия, fen. vestibuli; 7 – окно улитки, fen. cochlea; 8 – отверстие слуховой трубки, tuba auditiva; 9 – перепонка, закрывающая окно улитки; 10, 11 – полукружные каналы, canalis semicircularis: задний, posterior (10) и боковой, lateralis (11); 12–14 – септы, разделяющие барабанную полость: передняя (12), средняя (13) и задняя (14); 15 – трубка для выхода стапедиального мускула; 16 – шило-сосцевидное отверстие, for. stylo-mastoideum; 17 – щель для выхода напрягателя барабанной перепонки, m. tensor tympani.

сзади барабанной кости с мастоидом и характерный изгиб линии их контакта. Барабанная полость небольшая и разделена тонкими костными перегородками на ячейки (рис. 24в). Наружный слуховой проход узкий и вытянут в трубку. Пластинки обеих восходящих ветвей тимпаникума широкие и полностью сливаются друг с другом. Барабанное кольцо закреплено непосредственно на стенке капсулы. Стапедиальный мускул на наружную поверхность не выходит. Барабанная кость незначительно обрастает купол улитки.

Таким образом, по характеру пневматизации тимпанального отдела в семействе Muoxidae можно выделить два основных варианта. Один вариант встречается только у *Glirulus*, пневматизация барабанного отдела которого находится на начальной стадии, когда стенка барабанного пузыря приобретает ячеистую структуру. Второй вариант характерен для большинства сонееобразных и отражает высокую степень пневматизации барабана, что проявляется в его значительном объеме, обособлении барабанного кольца, уве-

личении эптитимпанальной полости, увеличении размеров и вздутии восходящих ветвей tympanicum. В целом, морфологическая специфика барабанной капсулы Muoxidae (за исключением *Glirulus*) отражена в следующем наборе признаков: капсула вздута, округлой формы; барабанная полость разделена на камеры тремя септами; наружное слуховое отверстие широкое, направлено латерально; восходящие ветви os tympanicum узкие и сходятся по средней линии; в зоне их контакта в передней ветви есть небольшая вырезка, затянутая перепонкой; головка и тело слуховых косточек закрыты снаружи; тимпаникум и мастоид в зоне их контакта почти полностью срастаются; есть костный канал для выхода стапедиального мускула; слуховая трубка выходит у вершины костной улитки через петро-тимпанальную щель; стапедиальная артерия проходит снаружи барабанной кости и входит в полость в щель между тимпаникум и петрозум на уровне круглого окна; у специализированных форм барабанное кольцо обособленно и стенка наружного слухового прохода двойная.

Петрозный отдел у соневых устроен также довольно единообразно и высоко специализирован (рис. 25). Улитка укорочена. Её купол заметно выпуклый, бобовидной формы. Наружная поверхность может быть сглаженной или имеет чётко выраженный рельеф. Вершина улитки округлая, отогнута наружу и загнута вверх. Овальное и круглое окна крупные, удлинённой формы, заметно сближены, но лежат в разных плоскостях. Овальное окно направлено почти латерально, его продольная ось горизонтальна. Круглое окно у большинства миоксид смотрит постеро-латерально (только у *Glirulus* и *Myomimus* направлено назад), его ось поперечна. Мостик, разделяющий эти окна, сзади как бы раздваивается. Его верхняя часть образует стенку пузыря предверия, а нижняя — ампулу заднего канала.

Эпитимпано-мастоидный отдел (рис. 26). Вздутие эпитимпанальной части и образование дополнительных полостей в мастоиде характерно практически для всех *Myoxidae*. Степень вздутия этого отдела растёт в следующем ряду видов: *Myoxus* — *Muscardinus*, *M. setseri*, *Glirulus* — *Aethoglis*, *Claviglis*, *D. nitedula* — *Graphiurus*, *Selevinia* — *D. laniger*, *Eliomys*, *M. personatus*, *M. roachi*. Для соневых характерен значительный размах внутривидовой изменчивости пневматизации мастоида, зачастую перекрывающей межвидовые различия.

Согласно принятой в данной работе гипотезе, дополнительные воздушные камеры возникают в результате проникновения в мастоид барабанной полости. На начальных стадиях пневматизации кость утолщается и приобретает губчатое строение, а затем разрастающаяся барабанная полость “вытесняет” образовавшиеся синусы. При таком подходе критерием гомологизации полостей у разных форм является не столько местоположение камеры относительно устойчивых элементов мастоида (например, полукружных каналов), сколько характер их связи с барабанной полостью, поскольку он отражает источник и направление пневматизации (Павлинов, 1988, Потапова, 1998).

Потенциально экспансия барабанной полости в мастоид может осуществляться с двух сторон, причём несколькими путями: сверху — через эпитимпанальный карман и снизу — через зону тимпано-мастоидного контакта. На месте встречи “фронтов” пневматизации образуются сплошные перегородки (септы), разделяющие мастоидную полость на отдельные ка-

меры. От того, какими путями барабанная полость проникает в мастоид и какова их интенсивность, зависит наличие той или иной перегородки, её положение и наклон.

В результате проникновения барабанной полости в мастоид через эпитимпаникум образуется эпитимпано-мастоидная полость. Она отсутствует лишь у *Aethoglis*, у которых в эпитимпанальном отделе есть просто небольшая ямка, в которой размещены тело и головка слуховых косточек. У *Glirulus* и *Claviglis* эпитимпанальный отдел вздут и имеет вид тонкостенного пузыря, в нижней части которого располагаются слуховые косточки, но в мастоид эта полость не заходит, её задняя стенка вертикальна. У остальных соневых эпитимпанальная камера в той или иной степени проникает в мастоид. Она разделена на две части, в одной из которых подвешены слуховые косточки. Условной границей между частями могут служить вырост мастоидной септы, нависающий над коротким отростком наковальни сзади, и небольшой гребень, свисающий в эпитимпанальную полость спереди. Размеры выростов варьируют у разных видов и внутри вида. Передняя часть камеры для слуховых косточек может быть сильно раздута и образует обособленный карман (наиболее крупный у *Myoxus*), хорошо заметный снаружи.

В результате проникновения эпитимпанальной камеры в мастоид дно парафлоккулярной (= поддужной) ямки (*fossa paraflucularis* = *f. subarcuata*) обособляется от покровной стенки. Этот процесс более интенсивно протекает сверху, так что по мере усиления пневматизации задняя стенка эпитимпано-мастоидной камеры становится все более наклонной и все большая часть переднего полукружного канала и дна парафлоккулярной ямки оказываются в этой полости. Снизу стенка проходит на уровне ампулы бокового полукружного канала. В тех случаях, когда мастоид сильно вздут, эта стенка приобретает вид тонкой перегородки (мастоидной септы), отделяющей эпитимпаномастоидную камеру от одной из мастоидных полостей (верхней или нижней мастоидной).

При расширении эпитимпано-мастоидной полости внутрь передний полукружной канал, изначально вправленный во внутреннюю стенку, отодвигается от неё и соединяется с ней узкой септой. Значительное расширение камеры наружу может приводить к редукции затылочного крыла чешуйчатой кости: к появлению в

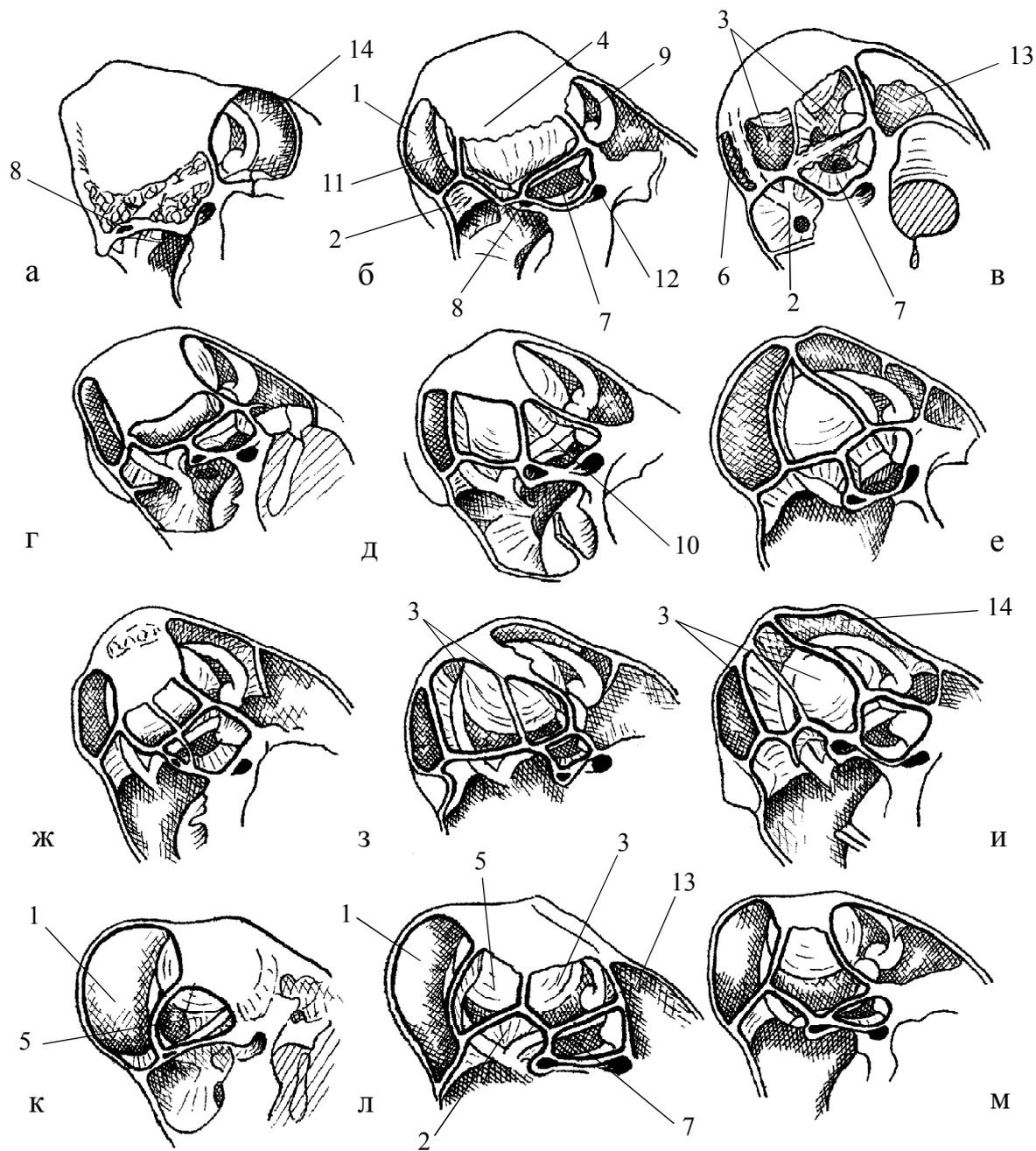


Рис. 26. Внутреннее строение мастоидного отдела слухового барабана у сонь (вид сбоку и чуть сверху, боковая стенка удалена): а – *Myoxus glis*, б – *Muscardinus avellanarius*, в – *Glirulus japonicus*, г, д – *Dryomys nitedula*, е – *Eliomys quercinus*, ж – *Myomimus setzeri*, з – *Selevinia betpakdalensis*, и – *M. roachi*, к – *Graphiurus hueti*, л – *G. crassicaudatus*, м – *G. murinus*. 1 – антральная полость; 2 – боковой карман (боковое впячивание); 3 – верхняя мастоидная полость; 4 – дно парафлуккулярной ямки, fossa paraflucularis; 5 – дополнительная антральная камера; 6 – дополнительная задняя мастоидная камера; 7 – нижняя мастоидная полость; 8 – отверстие для выхода стапедияльного мускула, for. mus. stapedius; 9–11 – полукружные каналы canalis semicircularis: передний, anterior (9), боковой, lateralis (10) и задний, posterior (11); 12 – шило-сосцевидное отверстие, for. stylomastoideum; 13 – эпитимпанальная полость; 14 – эпитимпаномастоидная полость (по: Потапова, 2001, с изменениями).

нём одного или нескольких отверстий или к разделению его на две ветви.

Снизу барабанная полость проникает в мастоид четырьмя путями, которые приводят к образованию четырёх камер.

Одна из камер (верхняя мастоидная) расположена над боковым каналом и сообщается с барабанной полостью через отверстие в арке бо-

кового полукружного канала. Она возникает в результате впячивания барабанной полости внутри бокового канала.

Вторая камера (нижняя мастоидная) лежит ниже бокового канала между септой, соединяющей его с наружной стенкой мастоида, и тимпано-мастоидной септой. Это результат пневматизации небольшого мастоидного бугра (наве-

са), расположенного между шило-сосцевидным отверстием и отверстием для выхода стапедального мускула. У соневых нижняя мастоидная камера развивается как впячивание снизу со стороны тимпано-мастоидного шва и отделена сплошной перегородкой от эпитимпано-мастоидной камеры. Она появляется сразу позади *for. stylomastoideum* и разрастается спереди назад. От верхней мастоидной камеры она отделена перегородкой, в которую вправлен боковой канал. У соневых представлены два варианта строения этой септы: у *Myoxus*, *Glirulus*, *Muscardinus*, *Claviglis*, *Myomimus*, *Selevinia* есть только наружная её часть, у *Dryomys*, *Eliomys*, *Aethoglis*, кроме того, часть септы вправлена внутрь арки канала.

Третья камера (антральная) расположена позади заднего канала и сообщается с барабанной полостью через отверстие в тимпано-мастоидной септе. Она формируется как впячивание барабанной полости в заднюю часть мастоида и отделена от неё узкой перегородкой — остатком тимпано-мастоидного листка.

Четвёртая камера (наружный, или боковой “карман”) представлена впячиванием со стороны барабанной полости, которое осуществляется снаружи бокового канала позади отверстия для выхода стапедального мускула. Это впячивание смещает тимпано-мастоидную септу вверх и обуславливает её характерный изгиб. Отличительной особенностью этой камеры является отсутствие костных структур, отделяющих её от барабанной полости. Строго говоря, этот наружный карман не является истинно мастоидной камерой, поскольку разрастающаяся барабанная полость в этом случае не пересекает тимпано-мастоидную стенку, а лишь смещает её вверх.

Количество разделяющих камеры перегородок и их положение относительно друг друга и полукружных каналов зависят от относительных размеров этих камер. Например, если боковое впячивание отсутствует или относительно небольшое, то между антральной и верхней мастоидной камерами образуется перегородка, которая, как правило, связана с задним каналом. Если боковое впячивание достигает значительных размеров и вклинивается между антральной и верхней мастоидной камерами, то контакт между последними утрачивается и появляются две новых перегородки.

Типы пневматизации мастоида. В семействе *Myoxidae* в эпитимпано-мастоидном отделе сложилась особая система полостей, харак-

терная только для этой группы и существенно отличающаяся от аналогичной системы у песчанок, тушканчиков, кенгуровых крыс и др. В пределах группы можно выделить пять типов строения мастоида, которые представляют собой различные варианты реализации этой единой схемы и отражают различные пути его пневматизации (рис. 27).

Наиболее генерализованный тип (тип I) представлен у *Myoxus*, у которых мастоид наименее пневматизирован. Из всех отделов наиболее вздут эпитимпанальный отдел, причём его размеры даже больше, чем у соневых с очень сильно пневматизированным мастоидом. Однако в мастоид эпитимпанальная камера проникает незначительно. Парафлюккулярная ямка крупная и занимает практически весь мастоид, по всему её периметру кость губчатая. Полостей, сообщающихся с барабанной полостью снизу, либо нет совсем, либо имеется лишь небольшая верхняя мастоидная камера и могут быть намечены начальные стадии формирования бокового и антрального впячиваний.

У большинства прочих миоксид (за исключением *Glirulus*, *Claviglis* и *Aethoglis*) строение мастоида можно отнести к типу II, который фактически представляет собой продвинутый вариант типа I. Он соответствует более значительной пневматизации мастоида, которая осуществляется путём проникновения барабанной полости в мастоид одновременно из эпитимпанального кармана и четырьмя потоками снизу. Морфологическое разнообразие мастоида в рамках этого типа определяется разной степенью вздутия мастоида и различиями в относительных размерах полостей. Следует отметить высокий уровень внутривидовой изменчивости этих показателей, который у видов с относительно слабо или умеренно вздутым мастоидом, таких как *Muscardinus* и особенно *Dryomys nitedula*, может даже переключать межвидовую изменчивость.

У *Muscardinus*, *M. setseri*, *G. christyi* дно парафлюккулярной ямки имеет значительный контакт с покровной стенкой, у *D. nitedula* он широко варьирует, у большинства *Graphiurus* s.str. и *Selevinia* сохраняется на небольшом участке, у *D. laniger*, всех *Eliomys*, *M. personatus*, *M. roachi* контакта нет. У *Graphiurus* s.str. наиболее крупной является антральная камера, из чего можно заключить, что пневматизация мастоида у них начинается сзади. У остальных соневых с этим типом пневматизации мастоида преобладают центральные потоки (*Muscardinus*, *Myomimus*,

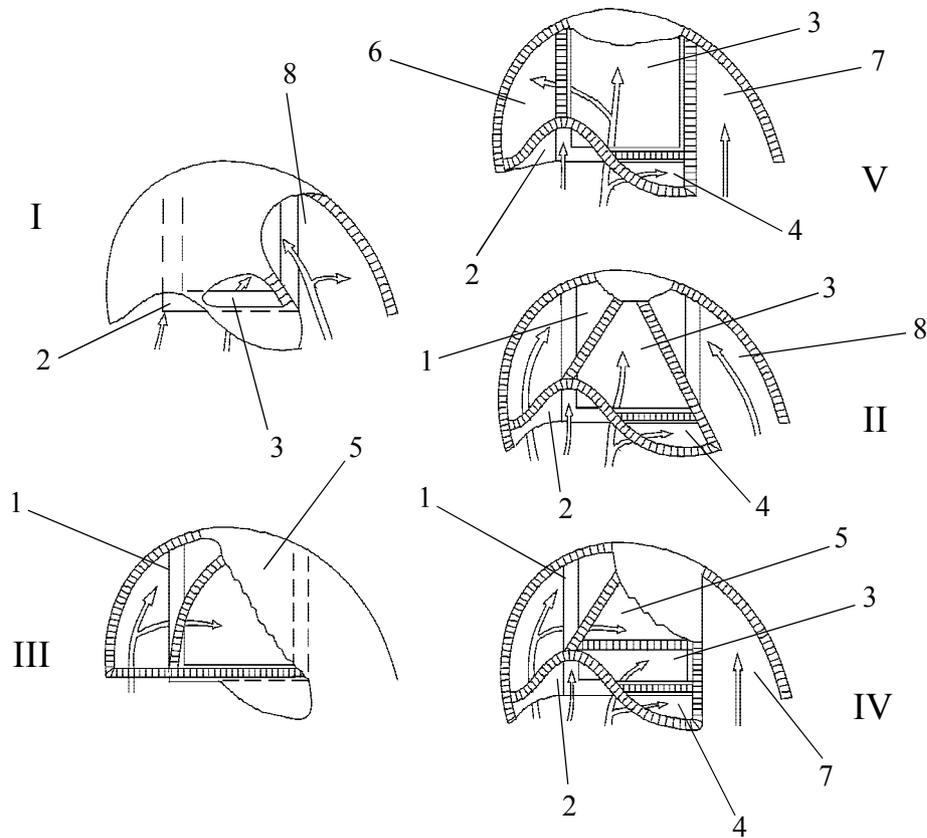


Рис. 27. Типы (I–V) пневматизации эпитимпано-мастоидного отдела слухового барабана у сонь. 1 – антральная полость, 2 – боковой карман, 3 – верхняя и 4 – нижняя мастоидные полости, 5 – дополнительная антральная полость, 6 – дополнительная задняя мастоидная камера, 7 – эпитимпанальная полость, 8 – эпитимпаномастоидная полость.

Selevinia) или три основных потока (эпитимпанальный, верхнемастоидный и антральный) практически равноценны (*Dryomys nitedula*, *Eliomys*). У *Myomimus*, *Selevinia*, иногда у *Dryomys* верхняя мастоидная камера разделена неполной вертикальной перегородкой на две части.

Ещё один тип строения мастоида (тип III) встречается только у *Aethoglis*. Пневматизация спереди через эпитимпаникум отсутствует. Эпитимпано-мастоидной камеры нет. Из четырёх камер, сообщающихся с барабанной полостью снизу через тимпано-мастоидную стенку, представлена только антральная, которая достигает весьма значительных размеров. Кроме неё, над боковым каналом есть ещё одна небольшая полость, занимающая типичное положение верхней мастоидной камеры, но не гомологичная ей: она не имеет собственного выхода в барабанную полость изнутри бокового канала, а сообщается с ней через антральную полость. Эта камера представляет собой впячивание антральной полости через арку заднего канала в переднюю часть мастоида. Верхняя и нижняя мастоидные камеры отсутствуют. Боковое впячивание, если есть, то очень небольшое, в связи с

чем линия тимпано-мастоидного контакта прямая или лишь слегка искривлена.

Четвёртый тип строения мастоида (тип IV) представлен у *Claviglis*. Он объединяет особенности двух предыдущих специализированных типов (II и III), характеризуется наличием в эпитимпанальном и мастоидном отделах слуховой капсулы шести дополнительных слуховых камер. Антральная полость самая крупная и, как у *G. hueti*, разрастается вперёд через арку заднего канала, в результате чего над боковым каналом образуется дополнительная камера, не имеющая собственного выхода в барабанную полость, а сообщающаяся с ней через антральную полость. Но кроме этих двух камер, есть верхняя и нижняя мастоидные камеры и крупный боковой карман. Обе мастоидные камеры невысокие, но довольно длинные, простираются вперёд в значительно большей степени, чем аналогичные камеры у видов, со вторым типом строения мастоида. Эпитимпанальная камера небольшая и в мастоид не заходит совсем.

Последний тип (тип V) строения мастоида встречается только у *Glirulus*. Для него характерно то, что из пяти камер в мастоиде пред-

ставлены только три — верхняя и нижняя мастоидные, а также боковой карман. Антральная полость не формируется, а эпитимпанальная камера в мастоид не заходит. Парафлюккулярная ямка заметно редуцирована и сильно смещена вверх, где сохраняет контакт с покровной стенкой мастоида. Характерно, что полукружные каналы расположены очень близко к наружной стенке мастоида и практически вправлены в неё. Поэтому объём мастоидных полостей ограничен пространством, расположенным внутри полукружных каналов. В мастоиде представлены лишь три камеры — верхняя и нижняя мастоидные и наружный карман, который выглядит как отдельная камера, поскольку отгорожен от барабанной полости снизу одной из перегородок образующих ячею, заполняющую полость барабанной капсулы. Верхняя мастоидная камера самая крупная и разделена на две части. Она распространяется назад через арку заднего канала, в результате чего позади канала (т.е. в той части мастоида, которую у других видов обычно занимает антральная полость) образуется неглубокая камера. Эта новая камера не гомологична антральной полости, поскольку не имеет прямой связи с барабанной полостью. Нижняя мастоидная камера относительно небольшая, и, несмотря на отсутствие трубки для выхода стапедального мускула, ограничена пространством мастоидного бугра и заходит назад только до середины бокового канала, так же как и у других миоксид.

Становление типов пневматизации мастоида у соневых можно представить следующим образом.

Тип I формируется в результате пневматизации барабана, протекающей в основном спереди и направленной преимущественно вперёд и лишь частично назад. Помимо эпитимпано-

мастоидной камеры в мастоиде может быть представлена ещё одна — верхняя мастоидная.

Тип II возникает при вздутии мастоида одновременно спереди (через эпитимпанальный карман) и сзади (через тимпано-мастоидный контакт). Он характеризуется наличием пяти камер — эпитимпано-мастоидной, верхней и нижней мастоидной, антральной и бокового кармана. Разнообразие вариантов внутри этого типа проявляется в преобладании какого-либо одного из путей проникновения барабанной полости в мастоид.

Тип III возникает, если экспансия барабанной полости в мастоид осуществляется только позади заднего канала и направлена вверх и вперёд. Он характеризуется наличием только двух камер, одна из которых (дериват антральной) не имеет аналогов в типе II.

При формировании типа IV, так же как и типа III, проникновение барабанной полости в мастоид начинается сзади и идёт в том же направлении (вверх и вперёд). Но помимо антрального потока в процессе участвуют и центральные потоки, которые по интенсивности уступают заднему, но также направлены вверх и вперёд. В результате образуется дополнительная камера впереди антральной, мастоидные камеры оказываются заметно сдвинутыми вперёд, а эпитимпанальная камера разрастается только вверх и в мастоид не заходит.

Тип V возникает, когда вздутие мастоида осуществляется, главным образом, за счёт центрального потока изнутри бокового канала и распространяется вверх и назад. В результате формируются пять камер (эпитимпанальная, верхняя и нижняя мастоидные, задняя мастоидная, боковой карман), из которых одна (задняя мастоидная) не имеет аналогов в других типах, тогда как наиболее типичная для соневых антральная камера, наоборот, отсутствует.

Жевательная мускулатура

Строение височного и внутреннего крыловидного мускулов у соневых однотипно (рис. 28, 29). Височный мускул крупный. Его наклонные части — поверхностная (*m. temporalis superficialis*) и каудальная (*m. temporalis caudalis*) — по массе преобладают над вертикальной глубокой частью (*m. temporalis profundus*) (рис. 28).

Строение внутреннего крыловидного мускула (*m. pterygoideus internus*) у соневых отли-

чается от типичного как для миоморфных, так и для сциуроморфных грызунов (рис. 28). В двух последних группах мускул делится в вертикальной плоскости и состоит из одинаково наклонных по отношению к парасагитальной плоскости вентральной (*m. pterygoideus internus pars ventralis*) и дорсальной частей (*m. pterygoideus internus pars dorsalis*), охватывающих поперечнонаправленное промежуточное мускуль-

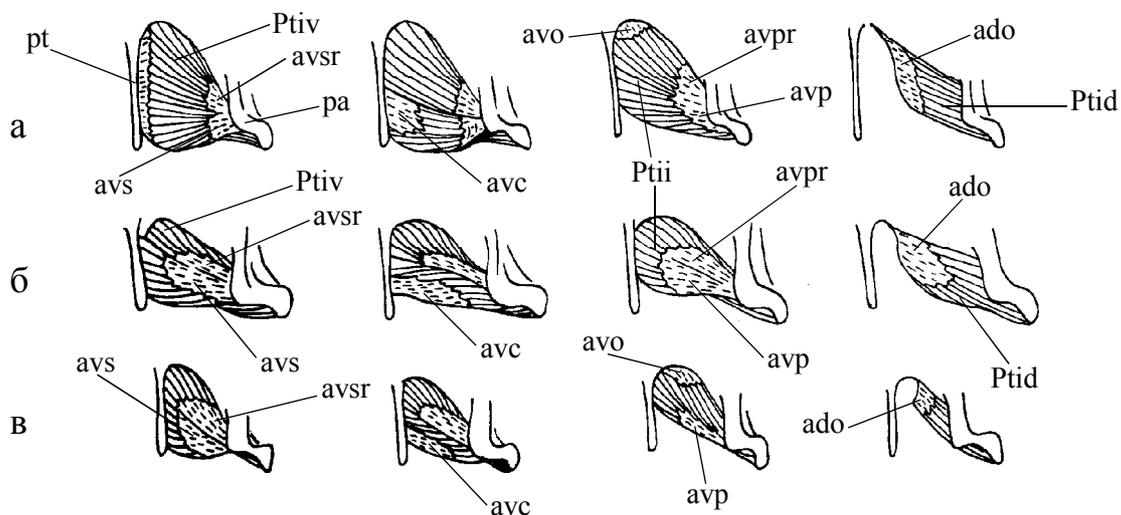


Рис. 28. Внутренний крыловидный мускул (m. pterygoideus internus) у соней: а – *Graphiurus murinus*, б – *Dryomys nitedula*, в – *Selevinia betpakdalensis*. Обозначения: *ado* – ap. dorsalis originalis, *avc* – ap. ventralis caudalis, *avo* – ap. vent. originalis, *avp* – ap. vent. profunda, *avpr* – ap. vent. profunda rostralis, *avs* – ap. vent. superficialis, *avsr* – ap. vent. superf. rostralis, *pa* – pr. angularis, *pt* – pr. pterygoideus, *Ptid* – m. pterygoideus internus pars dorsalis, *Ptii* – m. pter. int. p. intermedius, *Ptiv* – m. pter. int. p. ventralis.

ное перо (m. pterygoideus internus pars intermedius). У *Муохidae* мускул разделён на дорзальную и две вентральные (переднюю и заднюю) части. Задняя часть совпадает по направлению и образует единое целое с промежуточным мускульным пером, стержнем которого служит апоневроз *avp* (aponeurosis ventralis profunda). Отличительной особенностью апоневротического каркаса внутреннего крыловидного мускула у *Муохidae* является расположение поверхностного (ap. ventralis superficialis) и глубокого (ap. ventralis profunda) вентральных апоневрозов во взаимоперпендикулярных плоскостях, их соединение и появление дополнительной лопасти вентрального апоневроза *avpr* (ap. ventralis profunda rostralis).

У соневых представлены три типа строения жевательного мускула (m. masseter). Из них вариант с наиболее слабой дифференцировкой наблюдается у *Graphiurus*. Поверхностная (m. masseter lateralis superficialis) и боковая (m. mass. lateralis profundus) порции практически не разделены и имеют общий начальный апоневроз *as* (ap. superficialis). Противопоставление передней и задней частей бокового массетера обеспечено лишь благодаря подъёму и развороту углового отростка и выражено слабее, чем у других *Муохidae*. Задняя часть крупнее передней, более пологая и снабжена крупными апоневрозами. Её поверхностная и глубокая головки имеют практически одинаковый наклон и могут быть условно выделены лишь на основании места крепления к конечному апоневрозу

alp (ap. lateralis posterior). Мышечный пласт, расположенный снаружи от этого апоневроза, соответствует поверхностной головке (m. mass. lat. superficialis pars posterior), а лежащий глубже него — глубокой головке (m. mass. lateralis profundus pars posterior). Передняя часть боковой порции массетера небольшая. У большинства *Graphiurus* s.str. она целиком накрыта поверхностной порцией и крепится только снизу скуловой дуги (т.е. по протрогоморфному типу). У *Aethoglis* наблюдается тенденция к расширению зоны её крепления на скуловой дуге и появлению небольшой наклонной массетерной площадки. Небольшой пучок волокон раздвигает поверхностный мускульный пласт и незначительно выходит на боковую поверхность скуловой дуги. Судя по строению скуловой дуги, у *Claviglis* передняя часть бокового массетера ещё более крупная, а поверхностная порция, как у миоморфных грызунов, должна быть полностью обособлена от остальных частей массетера. Медиальная порция (m. mass. medialis) спереди образует единое целое с боковой порцией. Её передняя часть (m. mass. medialis pars anterior) поднимается довольно высоко вверх по внутренней стороне скуловой дуги, но на боковую поверхность роострума не выходит, несмотря на крупные размеры подглазничного отверстия. Задняя часть этой порции (m. mass. medialis pars posterior), как у всех соневых, крупная.

Преобразование передней части медиального массетера у *Graphiurus* можно расценить как развитие в направлении становления хистрико-

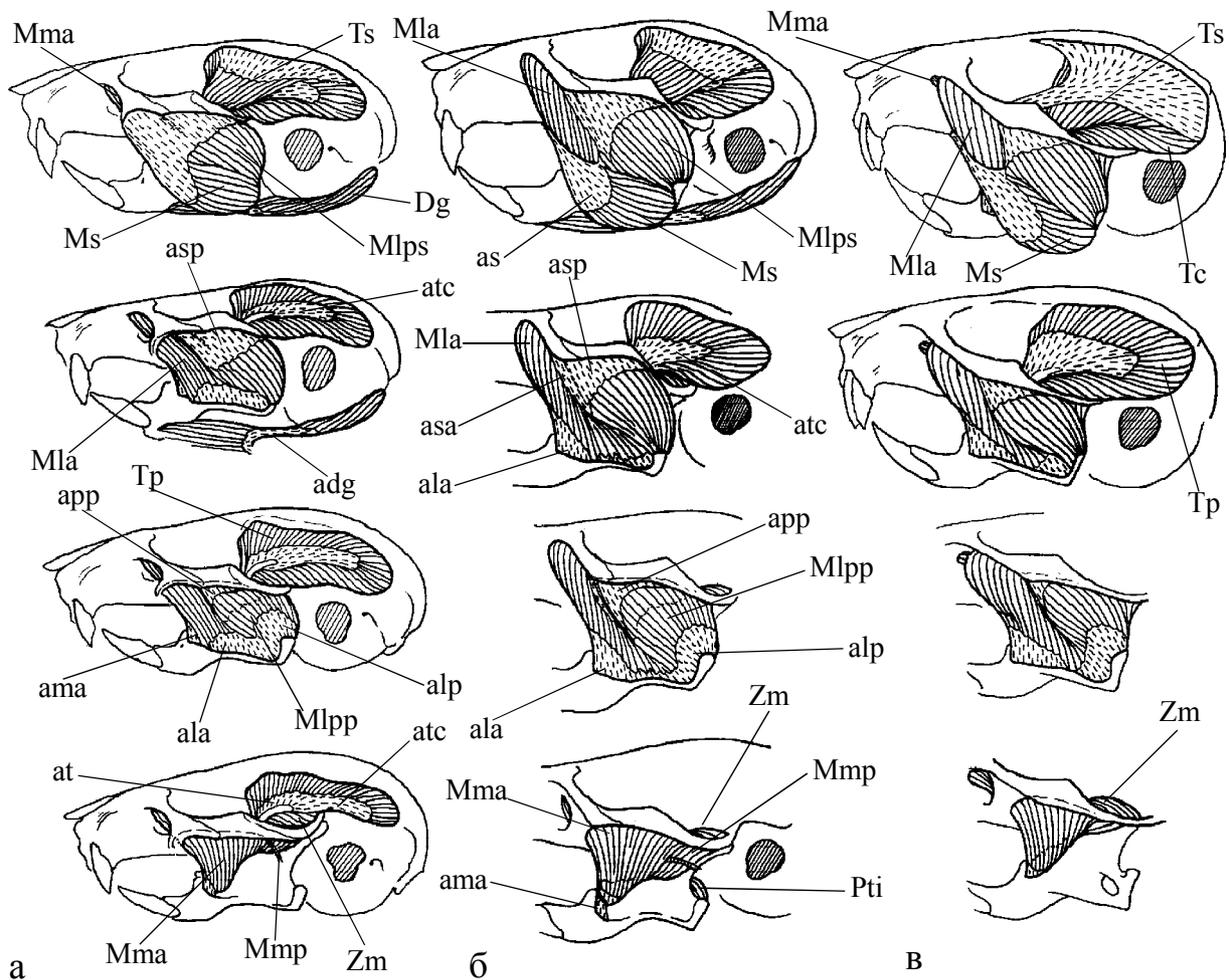


Рис. 29. Жевательный (m. masseter) и височный (m. temporalis) мускулы у сонь: а – *Graphiurus murinus*, б – *Dryomys nitedula*, в – *Selevinia betpakdalensis*. Обозначения мышц: Dg – musculus digastricus, Mla – m. masseter lateralis (profundus) pars anterior, Mlpp – m. mas. lat. (profundus) pars posterior, Mlps – m. mas. (lat.) superficialis p. posterior, Mma – m. mas. medialis p. anterior, Mmp – m. mas. med. p. posterior, Ms – m. mas. (lateralis) superficialis, Pti – m. pter. internus, Tc – m. temporalis p. caudalis, Tr – m. temporalis p. profundus, Ts – m. temp. p. superficialis, Zm – m. zygomandibularis. Обозначения апоневрозов: *adg* – aponeurosis digastricus, *ala* – ap. lateralis anterior, *alp* – ap. lat. posterior, *ama* – ap. medialis anterior, *app* – ap. profunda posterior, *as* – ap. superficialis, *asa* – ap. superf. anterior, *asp* – ap. superf. posterior, *at* – ap. temporalis, *atc* – ap. temp. caudalis, *ats* – ap. temp. superficialis.

морфной структуры. Это стадия примитивной хистрикоморфии, когда внутренняя порция получает приоритетное развитие, но на роstrum ещё не выходит. У *Aethoglis* и *Claviglis* имеет место развитие миоморфной конструкции, поскольку у них жевательный мускул обрастает скуловую дугу с двух сторон (в трактовке Wahlert (1993) это соответствует начальной стадии развития бокового массетера по сциуроморфному типу). Строение массетера у данных видов может служить косвенным подтверждением того, что формирование миоморфного типа начинается с прогрессивного развития внутренней порции массетера (стадия примитивной хистрикоморфии, см. Flynn et al., 1985; Vianey-Liaud, 1985; Яхонтов, Потапова, 1993), а затем только идёт экспансия боковой части, имеющей больший

простор для увеличения массы, так как она не ограничена рамками подглазничного отверстия.

Характерной особенностью строения жевательного мускула остальных соневых является прогрессивное развитие передней части его боковой порции (m. mass. lat. profundus pars anterior) и более чётко выраженная дифференцировка всего мускула. Он состоит из трёх слоев, соответствующих трём его порциям: поверхностной (m. mass. lat. superficialis), боковой (m. mass. lat. profundus) и глубокой (m. mass. medialis). Экспансия мускула на роstrum осуществлена по сциуроморфному типу. Мускульные волокна крепятся не на расширенной массетерной площадке скуловой дуги, как у миоморфных грызунов, а выходят непосредственно на роstrum, накрывая снаружи подглазничное от-

верстие, как у сциуроморф. Небольшой пучок передней части медиальной порции (*m. mass. medialis pars anterior*) проходит через подглазничное отверстие и крепятся непосредственно на роstrуме у *Myoxus*, *Muscardinus* и *Selevinia*. В других родах (*Myomimus*, *Eliomys*, *Dryomys*, *Glirulus*) эта часть мускула на боковую поверхность роstrума не выходит даже в тех случаях, когда подглазничное отверстие крупное (*Eliomys*, *Dryomys*, *Glirulus*). Можно предположить, что у *Myomimus* массетер развивался иначе, чем в других родах: боковая порция опережала в развитии внутреннюю, не получившую в связи с этим возможность выйти через подглазничную щель, которая так и осталась маленькой.

Задняя часть бокового массетера, как и у *Graphiurus*, очень крупная и обе её головки, поверхностная и глубокая, имеют одинаковый наклон, который зависит от подъёма и особенностей дифференцировки углового отростка. Медиальная порция крупная и направлена практически вертикально.

Верхняя головка задней части медиального массетера у *Myoxidae* довольно чётко обособлена и соответствует зигомассетерному мускулу (*m. zygomandibularis*). Он начинается на верхней и внутренней стороне заднего корня скуловой дуги и заканчивается в ямке позади венечного отростка нижней челюсти под венечной вырезкой.

У *Selevinia* жевательная мускулатура заметно ослаблена по сравнению с другими *Myoxidae* (рис. 29в). Боковая порция массетера крепится только на скуловой дуге и на роstrум не переходит, но при этом узкий пучок медиальной порции выступает через небольшое подглазничное отверстие.

Тип крепления передних частей массетера к скуловой дуге с функциональной точки зрения не имеет принципиального значения, поскольку передние части обеих порций у соневых имеют практически одинаковый наклон и общую точку крепления к нижней челюсти, так как их конечные апоневрозы объединены. Разнообразие типов крепления массетера, которое мы наблюдаем у *Myoxidae*, обусловлено, в первую очередь, филогенетической историей группы и является свидетельством её древности. Оно восходит к тому этапу эволюции грызунов, когда шло становление и прогрессивное развитие мускулатуры и пробовались разные варианты мускульной экспансии на роstrум.

С функциональной точки зрения в строении жевательной мускулатуры важны её масса,

наклон и отчасти длина мышечных волокон. Наиболее мощная мускулатура у *Myoxus*, а наиболее слабая у *Selevinia*. Преобладание ретракторов над протракторами характерно для тех грызунов, у которых основным режимом жевания является раздавливание и резание. Такой тип встречается у древних генерализованных форм, а также у специализированных животнойядных форм (хищных и насекомоядных). Переход на перетирающий режим работы связан с перераспределением мышечной массы с пользу протракторов.

Среди *Myoxidae* ретракторы крупнее протракторов у большинства *Graphiurus*, у *Selevinia* и, возможно, у *Eliomys*: это может свидетельствовать о том, что при жевании у них значительную роль играет раздавливание. Для остальных соневых в целом характерно примерно равное соотношение объёмов ретракторов и протракторов. Но в разных группах независимо реализуется тенденция уменьшения размеров височного мускула и увеличения передних частей жевательного, что может свидетельствовать о переходе к более растительноядной диете и возрастании роли перетирания.

У графиурин, имеющих слабо дифференцированный массетер, важную роль играет наклон зубных рядов относительно продольной оси черепа, в результате которого усилия жевательного мускула направлены почти перпендикулярно по отношению к режущим элементам зубной системы, что способствует более эффективному раздавливанию. У остальных соневых усложнение дифференцировки жевательного мускула ведёт к разделению частей, создающих вертикальные и горизонтальные усилия, что важно и для режима раздавливания, но особенно при переходе на режим перетирания. Соотношение вертикальной и горизонтальной составляющих варьирует в пределах семейства.

Пищевая специализация находит отражение и в строении нижней челюсти. У форм, в значительной степени животнойядных и наиболее специализированных в раздавливании (*Graphiurus*, *Eliomys*, *Selevinia*, *Dryomys*), челюсть вытянутая, сочленовная головка расположена низко, практически на уровне зубного ряда, а венечный отросток, наоборот, высоко поднят. У растительноядных форм (*Myomimus*, *Glirulus*, *Myoxus*, *Claviglis*), в большей степени использующих перетирание, сочленовный отросток более вертикальный, а сочленовная головка высоко поднята. Но особенно ярко специализация в перетирании,

связанная с переходом к зеленоядности, проявляется у *Muscardinus*. У них нижняя челюсть преобразована по так называемому “полёвочьему” типу подобно тому, что наблюдается у зеленоядных грызунов из других таксономических групп (см. Потапова, 1988, 1993, 2000). Эти преобразования приводят к такому расположению действующих сил, которое механически наиболее выгодно для работы челюстного аппарата в перетирающем режиме.

Морфологические особенности жевательной мускулатуры, зубной системы, нижней челюсти свидетельствуют о том, что челюстной аппарат *Graphiurus*, *Eliomys*, *Dryomys* в наиболь-

шей степени приспособлен к жеванию в режиме раздавливания и перетирания, а у *Selevinia* — к раздавливанию. Для *Myomimus* характерны черты, свидетельствующие об усилении роли перетирания, причём движениями сложной траектории и малого размаха. Среди графиурин сходные тенденции проявляются у *Claviglis*. И, наконец, у *Myoxus*, *Glirulus* и *Muscardinus* перетирание является преимущественным режимом работы челюстного аппарата. Наиболее специализированными в этом направлении являются *Muscardinus*, которые переходят на жевание продольно ориентированными перетирающими движениями.

Зубная система

Верхние резцы у большинства соневых пропорциональные, в виде исключения (*Selevinia*) массивные. Их передняя поверхность чаще всего гладкая, реже с одной продольной бороздой; у селевинии эта борозда столь глубока, что совместный режущий край верхних резцов оказывается М-образно вырезанным. Нижние резцы относительно короткие и у большинства видов пологие (наиболее загнутые у *Myoxus* и *Muscardinus*). Задний край нижнего резца оканчивается в основании сочленовного отростка и у большинства соневых не поднимается выше жевательной поверхности коренных. Эмалевый слой нижних резцов трёх типов (Koenigswald, 1993).

Формула ряда щёчных зубов у наиболее архаичных соневых подсемейства Gliravinae — P2/1M3/3; практически у всех остальных — P1/1M3/3. Исключения составляют лишь *Selevinia*, для которых дефинитивная формула P0/0M3/3. Примечательно, что в ряде сводок (Виноградов, Громов, 1952; Млекопитающие фауны СССР, 1963; Klingener, 1984) для последнего рода указывается наличие 1–2 зачаточных верхних “ложнокоренных зуба”, рано выпадающих с возрастом. Вероятно, один из этих зубов принадлежит не постоянной, а молочной генерации; во всяком случае, зубная формула селевиний требует уточнения.

Верхний зубной ряд чаще всего средней для мышевидных грызунов длины (от 8 % до 20 % длины черепа): он наибольший у *Muscardinus* и короткий у *Graphiurus* и особенно у *Selevinia*. В последнем роде относительная длина зубного ряда, по-видимому, наименьшая среди грызунов с полной зубной формулой (т.е. исключая гид-

ромиин типа *Mayermys*, у которых в каждом ряду сохранен единственный коренной). В целом длина зубного ряда меньше у тех сонь, в питании которых преобладают животные корма (*Graphiurus*, *Eliomys*, *Dryomys*) и больше у растительноядных форм (*Myoxus*, *Glirulus* и особенно *Muscardinus*).

Продольная ось зубного ряда в разной степени наклонена вперёд относительно продольной оси черепа. Этот наклон практически отсутствует лишь у *Muscardinus* и наиболее ярко проявляется у *Graphiurus* (до 45° у *G. hueti*). Наклон зубных рядов приводит к тому, что сила сокращения передних частей обеих порций массетера практически перпендикулярна жевательной поверхности, а сила сокращения височного мускула наклонена назад больше, чем у сонь с более выпрямленным зубным рядом и тем же наклоном мускулов.

В верхнем и нижнем зубных рядах самые крупные зубы — 1-й и 2-й коренные; 3-и коренные несколько меньше; предкоренные самые мелкие, у некоторых представителей семейства (например, у *Muscardinus*, *Graphiurus ocellaris*) с явной тенденцией к редукции, а у селевинии столь малы, что с возрастом утрачиваются. Щёчные зубы всегда с корнями, коронка низкая или средней высоты, у некоторых ископаемых форм (типа *Armantomys*) с явной тенденцией к гипселодонтии. У наиболее архаичных соневых коронка 1-го и 2-го коренных в плане треугольной формы, у более продвинутых становится трапецевидной, у немногих сонь с преобладающим перетирающим типом работы жевательного аппарата (прежде всего у *Muscardinus*) она вытянута в прямоугольник несколько непра-

вильной формы. Жевательная поверхность коронки от той или иной мере вогнутой (преобладающий тип строения), иногда (например, у *Graphiurus*) отчётливо чашеобразной, до почти плоской (*Myoxus*, особенно *Muscardinus*). Между формой и вогнутостью зубной коронки есть явная, легко объяснимая корреляция: чем более перетирающие движения преобладают над раздавливающими, тем более вытянутыми и уплощёнными сверху становятся коренные.

Структура жевательной поверхности коренных у большинства современных представителей семейства характерного “миоксидного” типа (рис. 30). Он определяется наличием узких поперечных эмалевых гребней, пересекающих коронку. Среди этих гребней выделяются первичные (основные) и вторичные (дополнительные). Кроме того, у многих соневых с вогнутой зубной коронкой (среди современных — особенно у *Graphiurus*) на месте окончания по крайней мере некоторых первичных гребней есть возвышения (“бугорки”), которые гомологизируются с исходными вершинами тригона/тригониды.

Действительно, исходной конструкцией элементов зубной коронки верхних коренных для *Myoxidae* был тригон с отчётливо идентифицируемыми пара-, мета- и протоконом. Как показывает их строение у *Eogiliravus* (см. рис. 5а), эти вершины были невысокими, притупленными, с намёками на формирование поперечных гребневидных образований на внутренних поверхностях. В отличие от примитивных сциуроморф, на чьи зубы этот архаичный вариант более всего похож, уже явно имеются цингулярные утолщения по переднему и заднему краям коронки — зачатки будущих антеролофа и протеролофа (Stehlin, Schaub, 1951).

Из этого варианта с лёгкостью выводится более продвинутый, свойственный *Glamys*, *Giliravus* s.str., *Bransatoglis* (см. рис. 5б-г). Он характеризуется полным развитием протолофа и металофа, связывающих в своеобразную треугольную фигуру три основные вершины зуба, которые с этой стадии уже перестают идентифицироваться как самостоятельные элементы коронки. Усиливаются цингулярные образования (антеролоф и протеролоф), появляются первые дополнительные гребни — сначала передний, а вслед за ним и задний централофы, идущие лингвально от паракона и метакона, соответственно.

Кроме глиравин, этот архаичный тип с теми или иными незначительными модификациями

сохраняется в подсемействе *Seleviniinae* (см. рис. 8). От глиравусного варианта его отличает появление лишь небольшого числа мелких дополнительных гребней, вклинивающихся между основными, меньшая вогнутость жевательной поверхности. Среди современных соневых этот тип в наименее модифицированной форме представлен, пожалуй, у *Chaetocauda* (рис. 30е).

На основе этого мало изменённого варианта формируется несколько направлений специализации. В одном из них поперечные гребни увеличиваются в высоте, в результате чего образуется специфическая конструкция из острых режущих элементов, возвышающихся над базой коронки. Это направление оказалось тупиковым: его демонстрируют лишь несколько вымерших родов — *Pseudodryomys* и особенно *Armantomys* (см. рис. 8б,г), среди современных таксонов к нему никого нельзя отнести. В другом направлении, напротив, поперечные гребни частично редуцировались, коронка стала чашеобразной без чётко выраженного рельефа. Разные фазы специализации в этом направлении можно наблюдать в роде *Graphiurus*. Вероятно, его крайним проявлением можно считать сверхупроценную зубную коронку у *Selevinia* (рис. 30з).

Дальнейшее “количественное” усложнение структуры жевательной поверхности идёт путём наращивания числа дополнительных поперечных гребней между мета-, прото- и централофами. Они сначала уступают им в размерах (как, например, у *Vasseuromys*, см. рис. 8е), а затем становятся почти равновеликими им (как, например, у *Muscardinus*, см. рис. 30в). Ещё одну “версию” изменений в строении поперечных гребней демонстрирует род *Stertomys* (см. рис. 6в): в данном случае многочисленные гребни становятся низкими, утолщаются и занимают почти всю жевательную поверхность зуба.

Одним из вариантов усложнения зубной коронки стало образование, в дополнение к поперечным, одного продольного элемента — эндолофа. Его можно считать “экспансией” антеролофа на лингвальную сторону коронки вплоть до слияния с протоконом. В результате формируется сплошной цингулярный валик по всему передне-внутренне-заднему краю коронки, характерный для многих представителей подсемейства *Leithiinae* — например, у *Anthracoglis* (рис. 7а), а среди современных — у *Dryomys* (рис. 30д).

В нижнем зубном ряду исходным был квадратный тип строения коронки; мета-

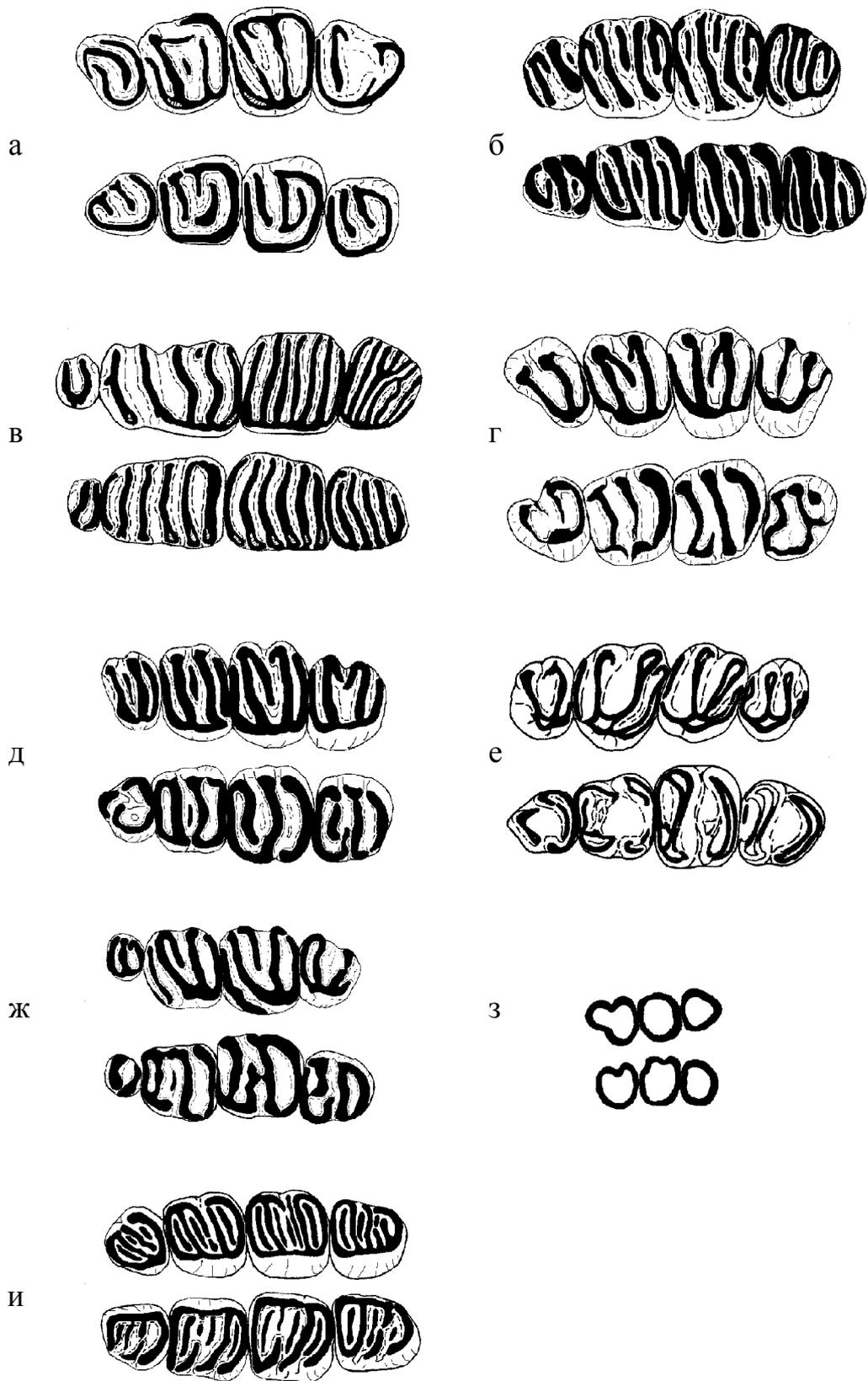


Рис. 30. Основные варианты строения зубной коронки у современных соней (полусхематично): а – *Graphiurus murinus*, б – *Myoxus glis*, в – *Muscardinus avellanarius*, г – *Eliomys quercinus*, д – *Dryomys nitedula*, е – *Chaetocauda sichuanensis*, ж – *Myomimus setzeri*, з – *Selevinia betpakdalensis*, и – *Glirulus japonicus* (по: Wang, 1985; Wahlert et al., 1993; ориг.).

конид отделен от протокониды (как у *Sciurus*); имеется изолированный мезоконид. Общая схема преобразования коронки нижних коренных соответствует таковой верхних коренных: жевательная поверхность усложняется за счёт появления поперечных гребней — лофидов. В первую очередь развиваются цингулярные утолщения — антеролофид и постеролофид, а также мезолофид. Навстречу последнему от лабиального края коронки вырастает централофид, характерный практически для всех продвинутых соневых. Энтоконид и метаконид довольно рано превращаются в цингулярные утолщения, которые у ряда форм связываются эндолофидом. Между основными гребнями могут развиваться дополнительные — передний и задний. Эндолофид редко достигает такого развития, как эндолоф, но у некоторых соневых (например, у *Tyrrenoglis*) он бывает почти сплошным. У форм с преобладанием перетирающего типа работы челюстного аппарата коронка нижних коренных, как и верхних, уплощается, поперечные гребни становятся ниже относительно базина, цингулярные утолщения по внешнему и внутреннему краям редуцируются.

Важная часть преобразований структуры жевательной поверхности коренных у соневых — появление тениодонтии, которая выражается в скошенном направлении основных гребней относительно оси зубного ряда. Тениодонтия сопряжена с увеличением числа режущих элементов (гребней), поскольку также связана с усилением перетирающего действия жевательного аппарата. Среди ископаемых форм она отчетливо видна у *Glirudinus*, *Myoglis*, а среди современных — у *Glirulus*, *Muscardinus*.

В пределах семейства можно отметить несколько вариантов развития тениодонтии. Так, в родах *Myoxus*, *Glirulus* на верхних и нижних коренных гребни наклонены в одну сторону и

при окклюзии сходятся под небольшим углом, что соответствует песчаночьему варианту. В данном варианте размах продольных движений небольшой и перетирание, вероятно, осуществляется и в поперечном, и в продольном направлении с небольшой амплитудой. В отличие от этого, у *Myoglis*, *Glirudinus*, *Muscardinus* на верхних и нижних коренных гребни наклонены в противоположных направлениях, причём в последнем роде наклон гребней меняется по длине зубного ряда. Поэтому при обработке пищи они сходятся под большим углом, что соответствует полёвочьему варианту. В этом роде размах продольных движений максимальный среди соневых.

В целом, современных соневых по функционированию зубной системы можно разделить на две группы. В одной из них зубы свидетельствуют о приспособленности к жеванию в режиме главным образом раздавливания и в меньшей степени перетирания — это большинство видов *Graphiurus*, *Eliomys*, *Dryomys*, *Chaetocauda*; к этой же группе можно отнести *Selevinia*, у которых коренные сильно редуцированы. У *Myomimus* появляются черты, свидетельствующие об усилении роли перетирания, но по принципу пестика в ступке — с малым размахом сложных направленных движений. Среди графурин сходные тенденции проявляются у *Claviglis*, у которых зубной ряд, по сравнению с другими африканскими сонями, удлинён и несколько уплощён, а гребни более выражены. И, наконец, у *Myoxus*, *Glirulus* и *Muscardinus* перетирание является преимущественным режимом работы челюстного аппарата, в строении зубов прослеживаются явные адаптации к переходу на использование продольно ориентированных перетирающих движений. Наиболее специализированными в этом направлении являются *Muscardinus*.

Мужские гениталии

Строение наружных мужских гениталий, изученное у большинства евразийских родов (Kratochvil, 1973; Rossolimo, Pavlinov, 1985), в общем достаточно однотипно (рис. 31). Головка полового члена в форме цилиндра или слабо (только у *Eliomys* резко) сужающегося к концу конуса. Поверхность головки чаще всего частично или полностью (только *Myomimus*) покрыта шипиками, в виде исключения гладкая (*Glirulus*). Рель-

еф головки чаще всего сформирован из в той или иной степени обособленных парных подушкообразных утолщений, несущих шипики. Из них вентральные крупные, а дорзальные (или дорзодистальные) небольшие.

Кость полового члена (рис. 32) с расширенным основанием и утоньшённой вершиной. Базальное расширение чаще всего плавное, реже резко выраженное лопатообразное (*Chaetoca-*

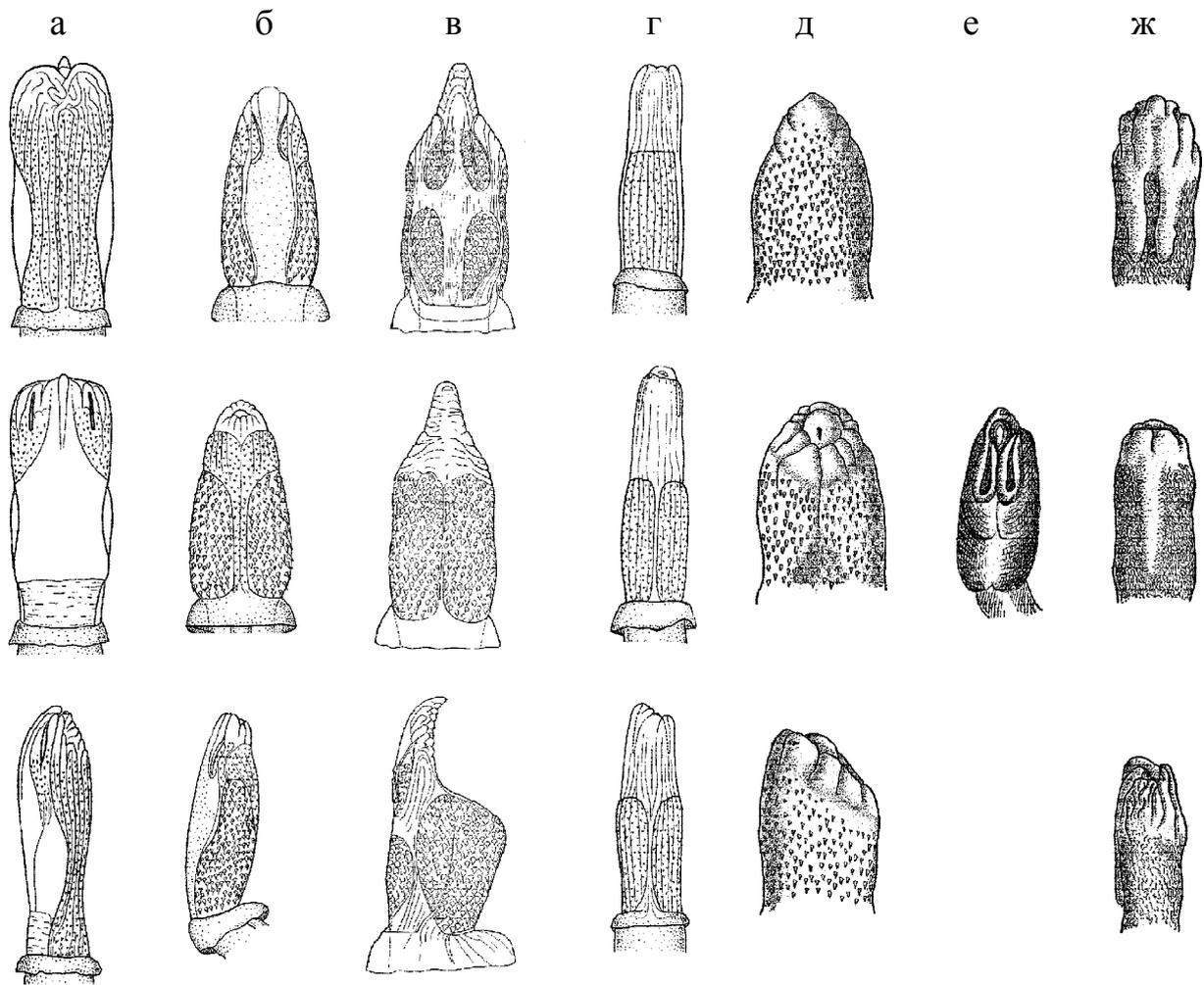


Рис. 31. Glans penis сонь (полусхематично): а – *Myoxus glis*, б – *Dryomys nitedula*, в – *Eliomys quercinus*, г – *Muscardinus avellanarius*, д – *Myomimus personatus*, е – *Selevinia betpakdalensis*, ж – *Glirulus japonicus*. Верхний ряд — вид сверху, средний ряд — вид снизу, нижний ряд — вид сбоку (по: Kratochvil 1973, Rossolimo, Pavlinov, 1985; Огнев 1947).

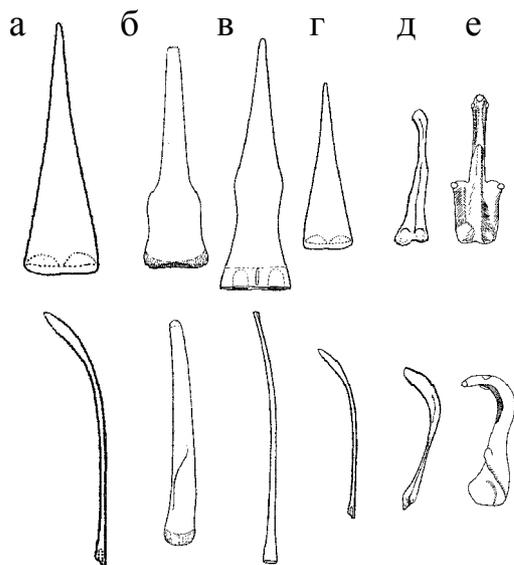


Рис. 32. Os penis сонь (полусхематично): а – *Myoxus glis*, б – *Dryomys nitedula*, в – *Eliomys quercinus*, г – *Muscardinus avellanarius*, д – *Myomimus personatus*, е – *Chaetocauda sichuanensis*. Верхний ряд — вид сверху, нижний ряд — вид сбоку (по: Kratochvil, 1973, Огнев, 1947; Wang, 1985).

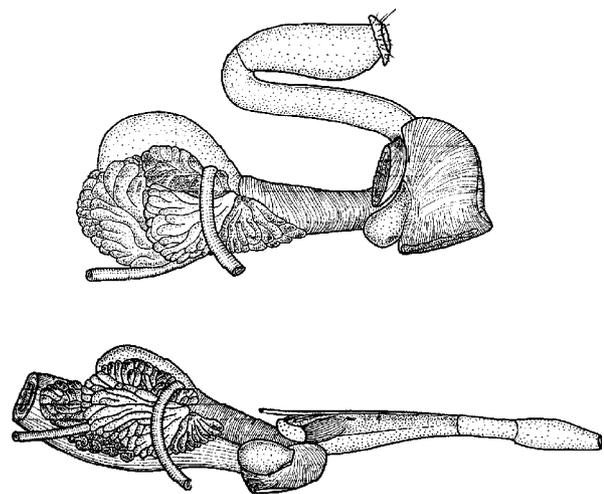


Рис. 33. Придаточные железы мужской половой системы сонь, вид сбоку (по: Kratochvil, 1973): вверху — *Dryomys nitedula*, внизу — *Muscardinus avellanarius*.

uda); его форму в роде *Dryomys* можно считать промежуточной между первым и последним вариантами. Кость чаще всего в той или иной степени изогнута в сагиттальной плоскости: меньше всего у *Dryomys*, сильнее всего у *Chaetocauda*.

Различия между родами по строению головки и кости полового члена достаточно отчетливы, однако, на наш взгляд, не имеют столь существенного таксономического значения, кото-

рый приписывает им Й. Кратохвил в указанной статье.

Общий план строения желёз проксимального отдела мужских гениталий однотипен у исследованных соневых (описаны для 3 евразийских родов, рис. 33). Наиболее крупная предстательная железа, подразделённая на дорзальную, латеральную и вентральную доли. Достаточно велики также семенные пузырьки.

Кариотип

Хромосомный набор весьма специфичен (Графодатский, Фокин, 1993). Диплоидное число хромосом варьирует от 44 до 62, наименьшее у *Myomimus*, наибольшее у *Myoxus*. Число хромосом постоянно у большинства видов, только для одного (*E. quercinus*) показана существенная внутривидовая изменчивость: 2N варьирует от 46 до 54.

Размеры хромосом последовательно и достаточно резко убывают от наиболее крупных до наиболее мелких. Все или почти все аутосомы двуплечие (мета- или субметацентрические).

Ядрышковый организатор соответствует вторичной перетяжке на одной из наименьших аутосом.

Из гетеросом X-хромосома — чаще всего средних размеров субме- или метацентрик, Y-хромосома — наименьший (по сути, “точечный”) элемент кариотипа, субтело- или акроцентрик.

Особенностью семейства является отсутствие в большинстве родов структурного гетерохроматина (из изученных имеется только у *Myomimus*).

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЕЙСТВА MYOXIDAE

Места обитания. Диапазон местообитаний, населяемых разными представителями семейства *Myoxidae*, весьма широк. По ландшафтно-биотопической приуроченности сонь можно достаточно естественно разделить на три основные группы — лесные, саванно-полупустынные и скальные. К числу первых относятся все европейские и восточноазиатские виды, а также ряд африканских сонь; вторые и третьи — это главным образом виды из опустыненных регионов юго-западной Азии, Африки к северу и югу от пояса тропических лесов.

К числу узко специализированных чисто лесных видов относятся *Glirulus japonicus*, *Muscardinus avellanarius*, *Myoxus glis*, возможно *Chaetocauda sichuaenensis*, *Graphiurus christyi*, *G. hueti*. Они населяют главным образом лиственные (чаще широколиственные) или смешанные леса; обитание в хвойных лесах — скорее исключение, чем правило (*C. sichuaenensis*, локально также некоторые другие виды, например *E. quercinus*). Об их тесной привязанности к древесным породам говорит тот факт, что, например, японская соня свои гнёзда строит почти исключительно

но из древесных лишайников и не использует наземной травянистой растительности.

Редкостойные леса и кустарники по сухим долинам, саванны и саваноиды населяют многие виды *Graphiurus*, такие как *G. murinus* и близкие к нему, *G. crassicaudatus*, а также *Dryomys niethammeri*. В некоторых местах сони (например, *E. quercinus*) осваивают боры с подростом или заросли гребенчука на песчаных почвах. Специализированы к обитанию в засушливых биотопах с разреженной растительностью все виды *Myomimus*. А *Selevinia betpardalensis* с достаточным основанием можно считаться уже настоящим пустынным видом: она населяет равнинные глинисто-щебнистые полупустыни — пустыни, покрытые лишь редким кустарником.

Обитатели пустынных скальных ландшафтов есть почти в каждом из политипических родов соневых — *Dryomys laniger*, *Eliomys melanurus*, *Graphiurus ocellaris*, *G. platyops* и близкий к нему *G. rupicola*. Они, как и селевиния, живут в условиях почти полного отсутствия древесно-кустарниковой растительности бок о бок с такими признанными специализирован-

ными “пустынниками” как тушканчики, песчанки, колючие мыши *Acomys* и т.д.

Некоторые широко распространённые виды на своем ареале могут населять самые разные биотопы: в первую очередь это касается *D. nitedula* и *E. quercinus*. В Европе они — типичные лесные обитатели, а на юге ареала, проникая вместе с горными лесами в засушливые регионы, с лёгкостью осваивают редкостойные леса саванного типа (например, арчёвники) и кустарниковые заросли (например, маквис). А если учесть, что их ближайшие сородичи — типичные клейтрофилы, то очевидно, что переход из одного типа местообитания в другой по крайней мере у некоторых представителей семейства осуществляется вполне легко.

Достаточно охотно сони поселяются рядом с человеком и в его жилищах. Впрочем, настоящих синантропов или хотя бы обитателей типично урбанистических ландшафтов среди них нет: речь идёт почти исключительно о сельской местности. Так, большинство видов африканских сонь, живущих в лесах, легко осваивают пальмовые и банановые плантации, а там уже поселяются в постройках местных жителей. Европейские виды также заселяют сельскохозяйственные угодья с многолетними культурами — цитрусовые плантации, виноградники, живя в постройках человека, причём не только в жилых, но в производственных (например, в сыроварнях).

В пределах лесной зоны вертикальная поясность не является важным лимитирующим фактором для большинства видов соневых. Многие из них одинаково хорошо себя чувствуют и на равнине, и в среднем поясе гор на высоте до 3000 м н.у.м. — например, *D. nitedula*. К числу типично равнинных обитателей может быть отнесена, пожалуй, только селевиния. Многие виды, в силу характера вертикального распределения предпочитаемых ими лесов, живут в предгорьях — нижнем поясе гор (например, полчок). Настоящим горным видом является, по-видимому, *C. sichuanensis*.

Несмотря на отсутствие в большинстве случаев строгой биотопической приуроченности, распределение практически всех видов сонь на территории достаточно мозаично. Даже такие обыкновенные виды, как *E. quercinus*, могут отсутствовать в местах, с точки зрения исследователя вполне, казалось бы, пригодных для их существования.

Тот или иной характер биотопической специализации отражается в некоторых морфологи-

ческих особенностях соневых. Так, почти у всех них, исключая *Selevinia*, первые пальцы кисти и ступни способны в той или иной мере противопоставляться прочим во время лазания по тонким веткам. У некоторых сонь (например, у *Muscardinus*) первый палец кисти почти лишён ногтя, что вообще свойственно специализированным древолазам. На подошвах лап у многих сонь есть крупные мозолистые образования, богато снабженные сальными железами, секрет которых увлажняет их поверхность; особенно мощно развиты они у обитателей скал. Эта особенность облегчает зверькам свободное перемещение по гладким поверхностям, не только вертикальным, но и с отрицательным наклоном.

Ландшафтная приуроченность сказывается и на относительных размерах слуховых барабанов: они наименьшие у лесных обитателей (*Myoxus*, *Aethoglis*, *Muscardinus*) и наибольшие у жителей засушливых местностей (*D. niethameri*, все *Myomimus*, *Selevinia*).

На основе корреляции между типом строения зубов и предпочитаемыми местообитаниями у современных соневых, была предпринята попытка в некотором грубом приближении оценить ландшафтно-биотопическую приуроченность некоторых ископаемых представителей семейства (Mayr, 1979; Meulen, Bruijn, 1982; Dams, Meulen, 1984). Названные авторы дают следующую картину экологического спектра вымерших родов (табл. 1).

Однако к такого рода прямым параллелям следует относиться с определённой осторожностью: во время эволюционного расцвета *Myoxidae* эволюция муroidных грызунов только начиналась, так что соневые (наряду с эомидами) скорее всего могли занимать многие экологические ниши современных мышей и хомяков (Hartenberger, 1994). В пользу последнего предположения (во всяком случае, в пользу большей, чем ныне, экологической пластичности) косвенно свидетельствует гигантизм ископаемых соневых, не свойственный современным представителям семейства.

Численность, структура населения. Соневые не относятся к числу многочисленных видов грызунов: во всяком случае, по обилию они скорее сходны с хомяками, чем с мышами или полёвками. Основная причина этого — достаточно низкий репродуктивный потенциал (см. ниже); к тому же по крайней мере на севере ареала сони значительную часть времени проводят в спячке. В целом очень редкими, судя по час-

Таблица 1. Предполагаемая ландшафтно-биотопическая приуроченность некоторых ископаемых соневых (по литературным данным)

Ископаемые роды	Современный аналог	Биотопическая приуроченность
<i>Glirudinus, Heteromyoxus, Myoglis</i>	<i>Muscardinus</i>	Кустарниковый подрост; древесные
<i>Gliravus, Prodryomys, Tempestia</i>	<i>Eliomys quercinus</i>	Открытые пространства и леса на каменной почве; в основном наземные
<i>Microdryomys, Maltamys, Hypnomys, Tyrrhenoglis, Leithia</i>	<i>Dryomys nitedula</i>	В основном леса, реже открытые пространства
<i>Bransatoglis</i>	<i>Myoxus</i>	Леса; древесные
<i>Peridyromys, Miodryomys, Pseudryomys, Altomiramys, Praearmantomys, Armantomys, Nievella, Dryomimus</i>	<i>Myomimus</i>	Открытые пространства; наземные
<i>Vasseuromys, Ebromys</i>	?	Вероятно, леса

тоте поимок, являются селевиния и мышевидные сони. Численность орешниковой сони там, где её считают “обычной”, едва ли достигает 10 особей/га; более многочисленна садовая соня, плотность которой в некоторых местах может достигать почти 30 особей/га.

По крайней мере у европейских видов сонь основная масса населения в первой половине лета состоит из зверьков, переживших 1–2 зимовки. К осени популяция пополняется сеголетками, составляющими перед спячкой половину или более населения. Зверьки, зимовавшие 4 раза, составляют незначительную часть населения. Все они либо гибнут в течение 4-го года жизни, либо во время 5-й зимовки.

Соням не свойственны резкие колебания численности. Размножение характеризуется умеренными темпами и годовой прирост популяции лишь немногим превышает её сокращение в течение года. Уровень смертности определяется климатическими условиями осени и ранней весны, обилием кормов. Летняя смертность весьма невелика, основная элиминация в популяции происходит во время зимовки. Продолжительность жизни в естественных условиях едва ли превышает 4–5 лет; в неволе зарегистрированы случаи доживания до 9-летнего возраста (Nowak, Paradiso, 1983).

Соотношение полов в популяциях сонь близко к 1:1; для ряда видов показано некоторое численное превышение самок над самцами.

Участок обитания. Сони территориальны и в целом мало подвижны. В среднем радиус ин-

дивидуального участка для разных видов и для разных регионов (в том числе для разных высот) составляет от 50 до 300 м. Территория, занятая более подвижными самцами, перекрывает обычно несколько индивидуальных участков самок; участки последних никогда не перекрываются. Территории взрослых самцов и холостых самок больше, чем у самок с выводком: последние занимают минимальную территорию.

Наиболее подвижны расселяющиеся молодые особи, особенно ранних выводков; детёныши, рождённые ближе к осени, нередко зимуют всем выводком вместе. Вероятно, во второе лето жизни зверьки уже оседают на определённой территории: взрослые особи очень привязаны к своему участку обитания и проводят в нём всю жизнь. Так, по результатам кольцевания, 3/4 случаев повторных выловов ограничено 150 м от места выпуска, остальные — в пределах 350 м. Впрочем, ради справедливости следует заметить, что зарегистрированы случаи ухода от места кольцевания на 1–1,5 км (Schulze, 1970).

Взрослые особи метят границы своих участков мочой, фекалиями и секретом прианальных желёз, который наносится при потирании субстрата анальной областью. Кроме того, определённое маркировочное значение имеют выделения сальных желёз на подошвах: ими зверьки обозначают маршруты своих передвижений в пределах кормового участка. Разные формы маркировочного поведения меняются по сезонам. Например, наиболее активно самка метит гнездо и прилегающую территорию вско-



Рис. 34. Наружное гнездо орешниковой сонь (по: Огнев, 1947)

ре после появления потомства, благодаря чему детеныши, выбираясь из гнезда, узнают обратный путь уже в недельном возрасте.

Убежища. Сонь чаще всего укрываются в полостях двух типов: в стволах стоящих или упавших деревьев и в норах под землёй или в пустотах между камнями. Многие из них также устраивают наружные гнёзда из растительных остатков. Обычно каждый зверёк-резидент имеет на своей территории несколько убежищ — одно постоянное и 3–4 временных.

Дупла или щели в главном образом лиственных породах деревьев являются типичными летними убежищами для большинства древолазающих сонь. Они, в зависимости от вида животного, чаще всего расположены на высоте от 0,5–1,5 до 10–15 м над землёй, довольно плотно набиваются сухими растительными остатками. Нередко сонь заселяют дупла, занятые мелкими воробьиными птицами, уничтожая их хозяев; нередки случаи обитания сонь в дуплах совместно с летучими мышами. Там, где развешиваются искусственные гнездовья для привлечения воробьиных, сонь занимают их, составляя серьёзную конкуренцию птицам. Живя в поселениях человека, они могут устраивать днёвки в зданиях — на чердаках, под застрехами крыш и т.п.

Разного типа подземные убежища являются основными, в первую очередь, для наземных

форм, живущих в безлесных регионах. Обитатели лесов используют норы чаще всего как зимовочные убежища, а летом могут переселяться в них при засухе. Как правило, сонь сами нор не роют, используют естественные пустоты под корнями или между камней (особенно клейтрофилы), а также норы, вырытые другими (чаще всего мышевидными) грызунами.

Наружные гнёзда весьма характерны для сонь (рис. 34). Они представляют собой шаровидные сооружения диаметром 10–20 см (в зависимости от размера самого животного) с 1–2 отверстиями. Стенки гнезда обычно двухслойные — наружный слой из грубого материала (мелкие веточки и листья), внутренний из более тонкого и мягкого. Такого рода гнёзда обычно располагаются в развилках ветвей у ствола, в гуще кустарника; иногда основой служит брошенное гнездо крупной птицы — вороны, сороки.

Выстилка внутренних убежищ чаще всего также имеет вид гнезда, т.е. в них мягкий материал не свален “кучей”, а аккуратно сплетён в шар. Зимние гнёзда обычно более толстостенные, содержатся аккуратнее, чем летние. Укрываясь в такое гнездо на зимовку, зверьки, как правило, не оставляют входного отверстия.

Питание. По трофической специализации представители семейства соневых могут быть разделены на три основные группы — преимущественно растительноядные, всеядные и преимущественно животнойядные. К первой группе относятся три рода соневых — *Muscardinus*, *Myoxus* и в меньшей степени *Glirulus*; к третьей — прежде всего *Selevinia*, а также некоторые виды *Graphiurus*. Ко второй группе, наиболее многочисленной, может быть отнесено большинство соневых: у них доля растительных и животных кормов варьирует в зависимости от многих факторов — биотопа, сезона и т.п.

Среди растительных кормов основу питания сонь составляют жёлуди, различные орехи, семена, ягоды и другие мягкие плоды, реже вегетативные части растений. Разного типа плоды преобладают в осенне-летний период, особенно при подготовке к спячке. Вегетативные части (в том числе, например, молодые побеги хвойных) сонь охотно поедают весной.

Среди животных кормов преобладают насекомые и другие беспозвоночные (например, моллюски), мелкие позвоночные. Они в некотором количестве присутствуют в рационе даже типично растительноядных сонь, особенно весной и в начале лета. В период гнездования птиц

сони охотно едят их яйца, а некоторые — и птенцов. Из европейских видов к хищничеству наиболее склонна садовая соня, особенно в биотопах с преобладанием хвойных пород, бедных пригодными для этого грызуна растительными кормами. Некоторые представители африканских сонь были неоднократно отмечены за активной ловлей насекомых в свете ламп.

Для многих сонь в той или иной мере характерно запасание плодов на зиму.

Суточная активность. Все соневые — ночные животные, день проводящие в убежищах. Суточная активность чаще всего монофазная, пик приходится на первую половину ночи. В светлое время суток зверьки проявляют активность в период размножения, а также (на севере ареала) перед наступлением спячки, когда холодными ночами зверьки впадают в оцепенение.

Спячка. Состояние, в котором соня находится в холодное время года, — настоящая спячка со всеми признаками гипотермии, нерегулярным и редким дыханием. Об этом свидетельствуют как многочисленные прямые наблюдения, так и косвенные данные, такие как сезонная динамика прироста дентина резцов (Трунова, Клевезаль, 1999).

Основным фактором, определяющим сроки и состояние зимней спячки, оказываются сезонные изменения температуры. При достижении критической температуры решающую роль в наступлении спячки играет гормональная готовность особи. Кроме того, соня может впасть в оцепенение, длящееся иногда несколько дней, при существенном недостатке пищи. В состоянии спячки при подходящих температурных условиях соня, накопившая достаточное количество жира (до 1/3 веса тела), может просуществовать без пищи и воды до 5–6 месяцев.

При наступлении спячки переход от активного состояния к оцепенению происходит не сразу. Ожиревшие зверьки постепенно становятся все менее активными, реже покидают гнездо, меньше едят, временами, особенно при плохой погоде, длительное время проводят во сне. В дальнейшем различаются три последовательные стадии: 1) лёгкая летаргия, при которой глаза полуоткрыты, зверёк реагирует на звуки, вздрагивает, двигается, готов к бегству; 2) глубокая летаргия — глаза закрыты неплотно, зверёк реагирует на визжащие звуки и тактильные раздражения; 3) в летаргии зимней спячки зверёк “безжизнен”, не реагирует ни на какие внешние раздражители. Глубина летаргии зависит

в первую очередь от температуры воздуха. Чем она ниже, тем ниже температура тела зверька и глубже летаргия. Однако при отрицательных температурах среды организм вынужден поддерживать минимальную положительную температуру тела за счёт повышения обмена, и оцепенение становится менее глубоким (Слоним, 1952).

Сроки залегания в спячку весьма различны по ареалу. На севере спячка длится обычно с сентября–октября по март–апрель. В тропиках и даже субтропиках многие соня в спячку вообще могут не впадать, в том числе и те виды, которые на севере ареала являются типично зимоспящими (например, садовая и лесная соня). В местах с мягкой зимой при потеплениях зверьки пробуждаются и появляются вне убежищ.

Весьма изменчивы могут быть сроки спячки и в одной местности: они сильно растянуты и зависят не только от погодных условий, но и существенно отличаются у особей разного пола, возраста и физиологической готовности к зиме. У типично зимоспящих сонь (таких как полчок) дольше всего деятельны сеголетки (независимо от пола), несколько короче сроки активного периода у самок, наиболее короткий он у самцов.

Большое значение имеют и видовые физиологические особенности. Так, относительно теплолюбивая орешниковая соня становится вялой и засыпает уже при падении температуры ниже +15°, тогда как более толерантная садовая соня впадает в спячку лишь при температуре среды около +5°.

Размножение. Репродуктивный потенциал соневых невысок. В году обычно (на севере всегда) один помёт; в южных регионах при благоприятных погодных и кормовых условиях бывает два помёта. Как исключение, самка может принести и третий выводок, если первый погиб в гнездовой период, а второй оказался достаточно ранним (зарегистрировано у *Muscardinus avellanarius*).

Сезонность размножения чётко выражена главным образом там, где на зиму соня уходит в спячку. Период спаривания довольно растянут: он начинается либо сразу, либо спустя некоторое время после пробуждения. При однократном размножении половая активность длится с весны до начала–середины лета. Отчасти такая растянутость периода спаривания связана с тем, что годовалые зверьки выходят из спячки неполовозрелыми, и, созрев летом, приступают к размножению позже взрослых особей.

В тропиках сезонность выражена не столь чётко, но и для африканских сонь отмечается пик размножения, который приходится на влажный сезон. В случае двукратного размножения самка покидает первый выводок через месяц—полтора после рождения; со вторым выводком она остаётся до двух месяцев, часто зимует вместе с детёнышами второго приплода.

Спаривание сопровождается настоящим гоним. Обычно скрытные, в этот период сони становятся очень активны, подвижны и заметны даже днём. В это время самцы крайне возбуждены и агрессивны по отношению к особям своего пола, постоянно дерутся, чаще и громче обычного издают разнообразные звуки. Для многих сонь характерно своеобразное брачное “пение”. Услышав ответный свист самки, самец сильно возбуждается и начинает её искать. Спаривание повторяется несколько раз; происходит на земле, в дуплах и на ветвях деревьев. При спаривании самец хватается самку зубами за шею и плотно обхватывает её передними лапами; в клетке он не ослабляет хватку, даже если тронуть его рукой. При двукратном размножении самка вновь спаривается через несколько дней после родов.

Беременность длится в среднем около месяца. В помёте бывает от 1 до 10 детёнышей. У большинства “северных” видов самка приносит чаще всего 4–6 детёнышей. Напротив, среди африканских сонь есть виды, у которых в помёте всего 2–3 детёныша (например, *Graphiurus parvus*, *G. hueti*). Одногодки обычно менее плодовиты, чем взрослые.

Рост, развитие, линька. Соневые — типично “выводковые” грызуны: новорождённые почти голые, слепые, с закрытыми ушными отверстиями и сросшимися пальцами. У представителей семейства *Muohidae* темпы развития детёнышей в целом, видимо, несколько ниже, чем у других мышевидных грызунов сходных с ними размеров.

Выделяются следующие основные этапы раннего постнатального индивидуального развития, их сроки несколько различны у разных видов. Этап 1 (1–5 дней): постепенно развивается способность к произвольным движениям, но самостоятельной терморегуляции ещё нет; к концу периода появляются начатки волосяного покрова. Этап 2 (первые 1,5–2 недели): формируется ювенильный шерстный покров, ушные раковины; детёныши ещё не реагируют на звуки, но уже могут переворачиваться, ползать, пытаются ходить; к концу этапа открываются

глаза и уши. Этап 3 (2,5–3 недели): прорезаются резцы; разделяются пальцы, быстро развиваются сенсорные и локомоторные органы, появляется реакция на звуки и на касание, начинают двигаться верхнегубные вибриссы; детёныши хорошо лазают, в случае опасности не загибаются, а выпрыгивают из гнезда. Этап 4 (3–4 недели): появляются молочные зубы; прекращается молочное кормление; развивается способность к самостоятельной терморегуляции; детёныши начинают активно покидать гнездо, ловить насекомых и поедать их; развивается исследовательское поведение. Этап 5 (1–1,5 месяца): детёныши достигают 2/3 размеров взрослых; они свободно играют и гоняются друг за другом по веткам; постепенно формируется ряд коренных зубов. Этап 6 (2–2,5 месяца): завершается формирование дефинитивной зубной системы; происходит первая линька; поведением детёныши не отличаются от взрослых. Завершающий этап — половое созревание: в зависимости от времени рождения, оно наступает в возрасте 3–3,5 мес. у самок ранних весенних пометов или в 10–11 мес. у перезимовавших зверьков — у всех самцов и у самок рождения второй половины прошлого лета.

Линька взрослых особей однократная, происходит в первую половину тёплого времени года. У сеголеток линька начинается и заканчивается позже, чем у взрослых. Смена волосяного покрова у перезимовавших самцов начинается после завершения гона, у самок — по окончании молочного кормления. Однако первую половину лета волосяной покров меняется достаточно вяло, наиболее активно зверьки линяют, когда начинают готовиться к зимней спячке. Самки, принесшие второй выводок, могут уходить в спячку с незавершённой линькой. О “загадочной” линьке селевинии см. в характеристике этого рода.

Поведение, коммуникация. Сони — очень подвижные, ловкие, быстрые, юркие зверьки. Почти все они, будучи типичными древесными или древесно-наземными, с лёгкостью бегают по деревьям, лазают по самым тонким веточкам, в том числе спиной вниз; некоторые так же свободно чувствуют себя и на гладкой скальной поверхности. При необходимости зверёк бросается вниз с высоты 5–7 м, распластываясь при этом в воздухе и отчасти планируя. При обследовании территории или стремясь дотянуться до пищи, соня может повиснуть на тонкой ветке, уцепившись за неё только задними лапами.

Эти грызуны, как правило, одиночные и вдобавок территориальные; поэтому они весьма нетерпимы по отношению к себе подобным, особенно (что вполне естественно) в условиях стеснённого клеточного содержания, а в природе — в период гона. У молодых сонь индивидуализм выражен не так резко, они более дружелюбны. Примечательно, что в спячку сони нередко укладываются группами в 5–10 особей в одном гнезде; но этот “коллективизм” не препятствует тому, что при оттепели первый из проснувшихся зверьков убивает и съедает одного-двух из ещё находящихся в оцепенении “соседей”.

Умертвив жертву, соня быстро перекусывает ей позвоночник, после чего ошипывает шерсть на брюшке и прогрызает там кожу. Через проделанное отверстие добыча съедается так, что остаётся шкурка с хвостом, лапками и очищенными от мяса костями голени и предплечья. Плоды зверёк поедает, усевшись на толстой ветке или “свесившись” поперёк тонкого побега и балансируя хвостом. Японская соня, свесившись на задних лапах с ветки и ухватив орех, может тут же сгрызть его, не взбираясь обратно на опору.

При поимке одни сони (например, садовая, лесная) сильно дичатся, долго не даются в руки, постоянно норовят укусить. Другие же (орешниковая, боялычная) почти не сопротивляются, очень быстро привыкают и начинают брать еду из рук.

Для многих представителей семейства известен своеобразный, очень редкий среди млекопитающих способ пассивной самозащиты — автотомия хвоста. Если зверька схватить за хвост, то шкурка рвется по одному из колец, бедных фибриллами, и снимается “чулком”. Этот кусочек плоти остаётся в распоряжении атакующего, а зверёк удирает.

Сони — заботливые матери. При сильном беспокойстве самка переносит слепых и переводит зрячих детёнышей из одного убежища в другое. Она постоянно вылизывает молодых, а покидая гнездо, накрывает их сухой ветошью. С ростом молодняка материнская забота ослабевает, и в возрасте 2–3 месяца детёныши встречаются со стороны взрослых особей первые проявления агрессивности.

Все органы чувств у соневых развиты достаточно хорошо. Глаза крупные, приспособлены к ночному видению за счёт особенностей строения зрачка, сетчатки и хрусталика, боль-

шой кривизны роговицы (Константинов, Мовчан, 1986). Сетчатка состоит преимущественно из палочек, повышающих остроту ночного и сумеречного зрения. Под фоторецепторным слоем находится своеобразное “зеркальце” — тапетум, его назначение — вторично проецировать на сетчатку изображение, увеличивая тем самым его яркость.

Зверьки обладают тонким осязанием: кроме вибрисс, на верхней губе, подбородке и внутренней стороне предплечья имеются осязательные щетинки. Хорошо развиты обоняние и вкус, всегда участвующие в опозновании пищи.

Слух острый, настроенный на низкочастотные звуки — шелест, треск. В эксперименте установлена выраженная видовая специфичность слуховой чувствительности: например, у садовой сони выявлены два пика повышенной чувствительности слуха в диапазонах 1–2 кГц и 16–28 кГц (Baudoin et al., 1984), а у орешниковой — в диапазонах 8 и 16 кГц (Мовчан, 1980).

Сони — очень “голосистые” зверьки: в период их активности там, где сонь много, постоянно слышны издаваемые ими звуки — писк, свист, стрёкот, ворчание; они различны у самцов и самок, молодых и взрослых. Можно выделить несколько групп голосовых реакций сонь на определённые жизненные ситуации (Baudoin, Guignard, 1972; работы Мовчана и Коротецкой). Одна из них включает сигналы во время агонистического поведения. Вторая группа — сигналы сближения: это пронзительные, жалобные, а в период гона призывные свисты. Подобные, но более высокочастотные и более тональные звуки издают оказавшиеся вне гнезда малыши. В целом спектр звуковых сигналов специфичен для каждого из изученных видов.

Практически для всех соневых, которых удалось исследовать с помощью специальной аппаратуры, показана способность издавать ультразвуковые сигналы. Посредством них зверьки не только общаются, но и отчасти обследуют ближайшее пространство. Ультразвуковые свисты сони издают с закрытым ртом, т.е. через нос.

Враги, конкуренты. Как и другие мышевидные грызуны, сони страдают больше всего от мелких куньих, сообразных. Например, их доля в погядках сипухи составляет от 5–20 % (садовая соня) до 50 % (мышевидная соня). Поселяясь близ человека, зверьки становятся нередкими жертвами домашних кошек.

На юге Европы, особенно на островах Средиземного моря, сони серьезно конкурируют с

чёрной крысой, всегда оказываясь побеждёнными этим грызуном. Местами они конкурируют с некоторыми видами мелких воробьиных, жёлтогорлой мышью из-за заселения искусственных гнездовых и в большинстве случаев из-за своей агрессивности выходят победителями.

Паразиты. Сведения о паразитоносительстве представителей семейства соневых весьма скудны. Насколько известно, их зараженность внешними и внутренними паразитами довольно велика.

Наиболее обычными эктопаразитами сонь являются некоторые виды гамазовых клещей разных семейств, клещей краснотелок, а также вши и блохи. На сонях паразитируют волосяные клещи из семейства *Myosoptidae*, а также клещи-подкожники *Psorergates*, являющиеся строго видоспецифичными паразитами. Специфичными паразитами соневых являются также клещи-миобии подрода *Graphiurobia* рода *Radfordia* (сем. *Myobiidae*). В прокормлении иксодовых клещей сони принимают незначительное участие, т.к. ведут ночной образ жизни и много времени проводят на деревьях и кустарниках.

Из блох специфическими паразитами сонь можно считать *Ceratophyllus sciurorum*, а также отчасти *Myoxopsylla jordani*, для которых эти грызуны являются главными прокормителями.

Фауна гельминтов у сонь достаточно бедна. Среди них наиболее многочисленны нематоды, значительно меньше инвазированы сони цестодами и очень редко трематодами. Из них

лишь немногие эндопаразиты специфичны для того или иного вида сонь, другие же являются общими для других грызунов или вообще для мелких млекопитающих.

Есть сведения о зараженности сонь паразитами крови: у них обнаружены *Grahamia*, пироплазмиды *Babesia*, близкие к риккетсиям *Anaplasma*.

Для гнёзд сонь характерен определённый набор видов свободноживущих (в основном хищных) клещей, которые иногда обнаруживаются в массовых количествах.

Практическое значение. В природных сообществах сони выступают как биорегуляторы прироста фитомассы (Петрусенко, Коваль, 1993). В некоторых местностях они могут снижать темпы возобновления лесов, растаскивая и поедая семена деревьев. Весьма важным оказывается вред в местах искусственного привлечения птиц-дуплогнездников.

Гнёзда сонь — природные резервации многих гамазоидных клещей, служащих переносчиками возбудителей ряда инфекций.

Для человека сони в целом не имеют существенного значения из-за невысокой численности. Поселяясь в близости от человека, они наносят ущерб урожаю некоторых культур (прежде всего, виноградникам), портят различные пищевые продукты. Полчка в некоторых регионах добывают ради шкурки. С античных времен эту соню употребляли в пищу, её мясо считалось деликатесом.

ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ТАКСОНОВ MYOXIDAE

РОД СОНИ АФРИКАНСКИЕ *GRAPHIURUS* SMUTS, 1832

Синонимы. *Aethoglis* G. Allen, 1936; *Claviglis* Jentink, 1888; *Gliriscus* Thomas, Hinton, 1925.

Систематика. Род чаще всего выделяется в отдельное подсемейство Graphiurinae на основании хистрикоморфии (Bruijn, 1967; Daams, 1981; Wahlert et al., 1993), реже сближается с Leithiinae на основании строения коренных зубов (Daams, Bruijn, 1995); по строению эмалевого слоя нижних резцов сближается с группой *Myomimus–Selevinia* (Koenigswald, 1993). На основании анализа митохондриальной части генома род отнесен к Myoxinae (= Glirinae), сближается с *Glirulus* (Montgelard et al., 1998; Benz, Montgelard, 1999). Весьма неожиданное предположение о близости *Graphiurus* к фиоморфам (Vianey-Liaud, Jaeger, 1996) не получило подтверждения дальнейшими изысканиями (Montgelard et al., 1999; см. также выше раздел “Систематика”).

Для решения вопроса о ближайших родственных связях и положении рода африканских сонь в системе миоксид большое значение должно иметь выяснение природы примитивной хистрикоморфии зигомассетерной конструкции, типичной для этого рода. В настоящее время она трактуется либо как первичная (Vianey-Liaud, 1989; Landry, 1999; *Е.Г.П.*), либо как вторичная, возникшая на основе примитивной миоморфии (Wahlert, 1978, 1985; Daams, Bruijn, 1995). Вторая трактовка в принципе не исключена: она, например, использована для объяснения становления зигомассетерной конструкции в семействе Bathyergidae (Maier, Schrenk, 1990). Однако для *Graphiurus* сходное объяснение, принятое палеонтологами ad hoc для обоснования включения рода в состав Leithiinae по зубным признакам, вряд ли подходит (*Е.Г.П.*). Более вероятной представляется первая трактовка, и это может служить достаточным основанием для того, чтобы согласно классическим схемам выделять род *Graphiurus* в самостоятельное подсемейство.

Надвидовые группировки в пределах самого этого рода до настоящего времени не имеют какой-либо общепризнанной трактовки. В наиболее подробной классификации (Allen, 1939) выделяются 4 группы в ранге рода; в противоположном случае выделяется только 2 подрода — номинативный с единственным типовым видом

и *Claviglis* со всеми остальными (Misonne, 1974). В настоящей книге на основании строения рострального отдела, зигомассетерной конструкции и характера пневматизации слухового барабана выделены три подрода: номинативный (группы “ocularis”, “murinus” и “platyops”), *Aethoglis* и *Claviglis* (два последние — монотипические).

Видовая систематика во многих отношениях спорна. Особенно это касается группы “murinus”, в которой морфологические, таксономические и географические границы целого ряда форм, известных по единичным экземплярам, весьма неопределённые (Robbins, Schlitter, 1985; Holden 1993, 1996a). Здесь состав рода принят в основном по последним работам Холден, которая достаточно провизорно признаёт 13–15 видов.

Строение. Морфологически африканские сони весьма разнообразны. Размеры от мелких до довольно крупных: длина тела от 65 до 165 мм, длина хвоста от 50 до 135 мм, масса тела до 150 г. Типично “сонеобразного” облика, с пушистым хвостом (рис. 35). Волосяной покров на туловище густой, обычно короткий и мягкий, реже довольно жёсткий; на хвосте волосы обычно с “расчёсом” снизу, концевые иногда удлинены и образуют “кисточку”. Окраска верха тела с преобладанием серых или буроватых тонов, низ тела светлее. На голове обычно “маска” в виде широкой тёмной полосы или кольца вокруг глаз; у ряда видов есть белые пятна. Концевые удлинённые волосы хвоста нередко также тёмные, самый кончик хвоста бывает белым.

В строении черепа отличительной особенностью рода является то, что массетерная площадка располагается на вентральной стороне корня скуловой дуги и практически не заходит на его боковую сторону, что соответствует примитивно хистрикоморфному (подрод *Graphiurus* s.str.) или примитивно миоморфному (*Claviglis*) строению зигомассетерной конструкции.

Череп (см. рис. 36, 43, 44) в профиль обычно треугольной формы, у *Claviglis* — бобовидной. У большинства видов *Graphiurus* s.str. и у *Aethoglis* крыша черепа выпуклая, её наиболее высокая точка расположена над задним корнем скуловой дуги. У *G. platyops* и, возможно, у *G. ocularis* крыша плоская, её самая высокая точка

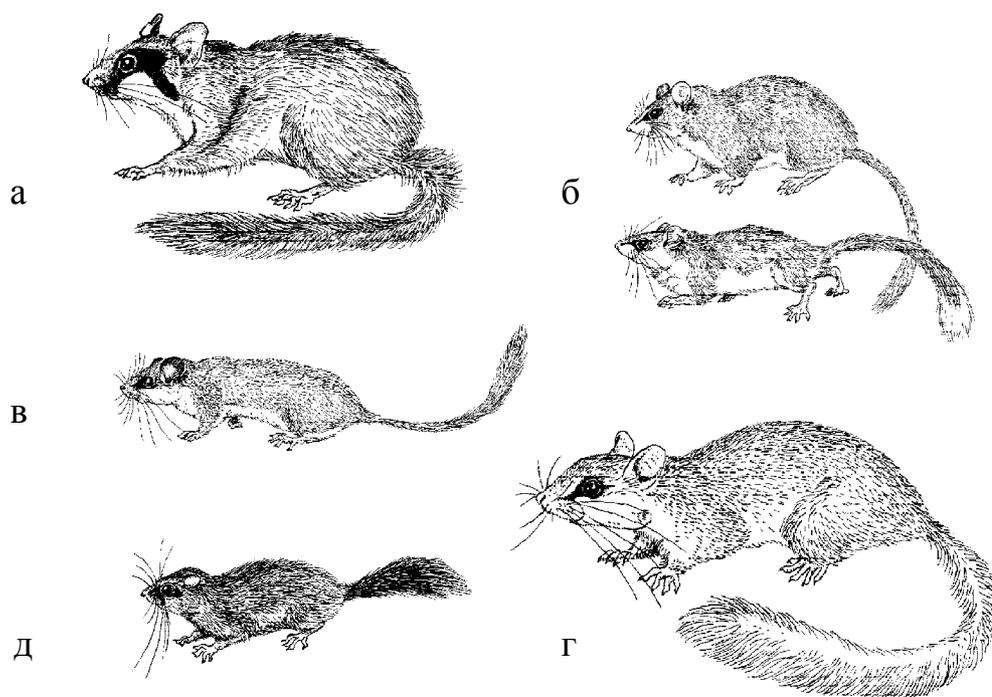


Рис. 35. Представители рода сонь африканских, *Graphiurus*: а – *G. ocellaris*, б – *G. m. murinus* (вверху) и *G. m. griselda* (внизу), в – *G. lorrainensis*, г – *G. hueti*, д – *G. crassicaudatus* (по: Rosevear, 1969; Kingdon, 1974; Nowak, Paradiso, 1983).

смещена далеко назад, а у *Claviglis* точка перегиба, наоборот, сдвинута вперёд и расположена над глазницей. У *Aethoglis* череп растянутый, его отделы практически не перекрываются: скуловая дуга начинается позади альвеолярной части резцов, а слуховые барабаны — позади скулового отростка *os squamosum*. У *Graphiurus* s.str. и *Claviglis* череп более короткий и компактный, его отделы перекрываются: скуловая дуга отходит на уровне заднего края резцов, а слуховые барабаны заходят под скуловую отросток чешуйчатой кости.

Рострум может быть очень длинным (у *Aethoglis*) или относительно коротким (у *Graphiurus* s.str. и *Claviglis*). Надрезцовые гребни высокие. Носовые кости длинные (у *Graphiurus* s.str.) или средней длины (у *Aethoglis*), выдвинуты вперёд сильнее резцов, а назад заходят заметно дальше корня скуловой дуги и даже дальше предглазничного бугра (наиболее далеко у *G. christyi*). У *Claviglis* они относительно короткие, спереди начинаются позади наиболее выступающего края резцов, а назад заходят чуть дальше верхней ветви скуловой дуги (рис. 17г). У *Graphiurus* s.str. носовые кости булабовидной формы, участвуют в образовании боковой стенки рострума, у *Aethoglis* и *Claviglis* они узкие, практически с параллельными боковыми краями и в формировании боковой стенки не уча-

ствуют. Лобный отросток челюстной кости у *Graphiurus* s.str. всегда много короче носовых костей и лобных отростков предчелюстных костей. У *Aethoglis* и *Claviglis* все три кости оканчиваются приблизительно на одном уровне.

Скуловая дуга у *Graphiurus* s.str. обычно расположена низко, у *Aethoglis* и особенно у *Claviglis* высоко поднята. Она может быть узкой (у многих *Graphiurus* s.str.), умеренно или очень широкой (у *G. parvus*, *Aethoglis*, максимально у *Claviglis*). Скуловая кость длинная, доходит до слезной кости (у *Claviglis*, возможно, не доходит). Верхняя ветвь переднего корня скуловой дуги у *Graphiurus* s.str. начинается довольно низко и впереди нижней ветви, у *Aethoglis* — высоко и на одном уровне с нижней ветвью, у *Claviglis* — высоко и позади нижней ветви.

Зигомассетерная конструкция *Graphiurus* s.str. примитивно хистрикоморфного типа у большинства видов, массетерная площадка практически не выходит на боковую сторону скуловой дуги (из изученных видов только у *G. spurelli* она заметно поднята). Массетерная площадка у *Claviglis* поднимается довольно далеко вверх по боковой стороне корня скуловой дуги, её передний край даже выступает вперёд в виде небольшого гребня, характерного для настоящих миоморфных грызунов, в связи с чем зигомассетерную конструкцию *Claviglis* можно от-

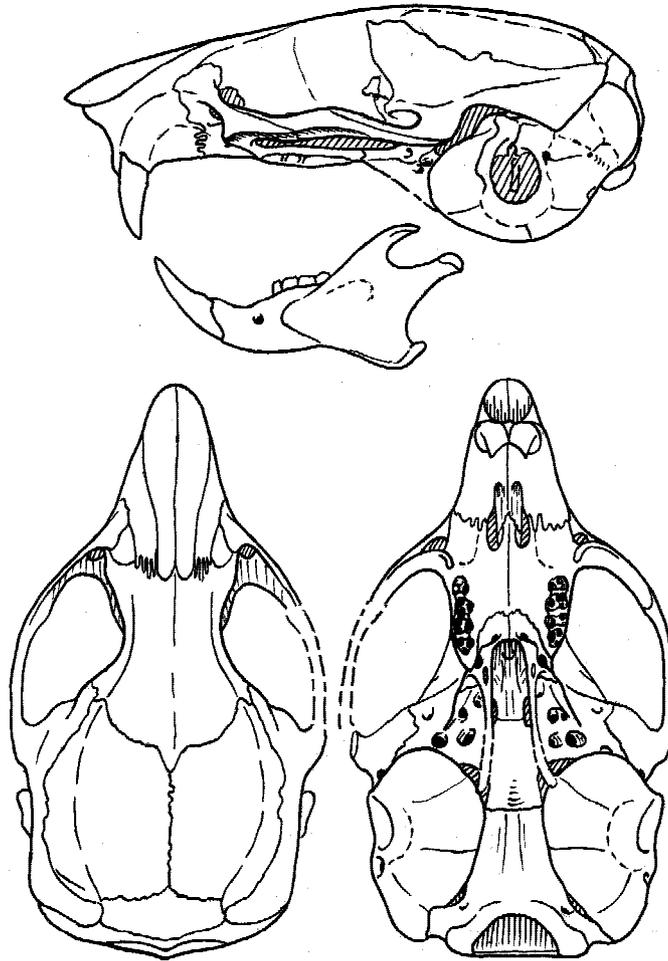


Рис. 36. Череп сони саванной, *Graphiurus* (s.str.) *murinus*

нести к примитивно миоморфному типу (рис. 19а). У *Aethoglis* эта конструкция промежуточного типа (рис. 19б): массетерная площадка частично выходит на боковую сторону скуловой дуги, но меньше, чем у *Claviglis*. Подглазничное отверстие у *Graphiurus* s.str. (рис. 20а) и *Aethoglis* (рис. 20б) крупное, широкое, у *Claviglis* (рис. 20в) снизу сильно сужено.

Обонятельные раковины у *Graphiurus* s.str. и у *Aethoglis* очень крупные, нижняя выступает наружу, а там, где расположена верхняя, стенка и крыша глазницы, заметно вздуты (см. рис. 18).

Костное нёбо широкое, с параллельными краями, в большинстве случаев оканчивается на уровне середины или заднего края M^3 , лишь у *Claviglis* относительно узкое и оканчивается позади зубного ряда. Его задний край может быть без выступа (*Graphiurus* s.str.) или с небольшим срединным выступом (*Aethoglis*, *Claviglis*), без крыловидных выростов, либо с выростами, которые по форме варьируют от небольших гребней, перпендикулярных плоскости

нёба до широких треугольных пластинок, загнутых вперёд и накрывающих задненёбные отверстия. Зубные ряды у *Graphiurus* s.str. и *Aethoglis* относительно короткие, у *Claviglis* длинные, начинаются на уровне нижнего корня скуловой дуги (*Aethoglis* и *Claviglis*) или позади него (*Graphiurus* s.str.). Наклон зубного ряда относительно плоскости нёба хорошо выражен у *Graphiurus* s.str. и *Aethoglis* и в меньшей степени у *Claviglis*. Зарезцовые отверстия короткие (*Aethoglis*, *Claviglis*, некоторые *Graphiurus* s.str.) или средней длины (многие *Graphiurus* s.str., наиболее длинные у *G. platyops*), до переднего края нижней ветви скуловой дуги не доходят. Задненёбные отверстия варьируют от очень мелких (*G. murinus*) до весьма крупных (*G. parvus*, *G. platyops*), у *Aethoglis*, их, как правило, несколько (по два и более с каждой стороны). Они всегда отодвинуты назад от нёбно-челюстного шва и расположены в центральной или задней части кости. Задненёбные отверстия могут быть самых разных размеров. Крыловидная ямка длин-

ная, сдвинута назад (наименее у *Graphiurus* s.str., более значительно у *Aethoglis* и *Claviglis*). Нёбная кость практически не участвует в её выстилке. Алисфеноид типичного строения, гребень довольно высокий, мостик не выражен, столбик широкий, овальное отверстие крупное и сдвинуто назад, вторичные щёчное и верхнечелюстное отверстия разделены, есть отверстие для выхода надорбитальной ветви (*ramus supraorbitalis*) стапедиальной артерии.

Теменная вырезка чешуйчатой кости практически не выражена. Затылочное крыло длинное, со скошенным задним краем, без отверстия (на одной стороне у одного экземпляра была отмечена небольшая перфорация). Орбитальное крыло чаще всего длинное. Височная ямка крупная. Височная линия идёт по теменной кости намного выше чешуйчато-теменного шва. Затылочная кость не имеет контакта с чешуйчатой костью или контактирует лишь с вершиной её затылочного крыла.

По диапазону изменчивости размеров слуховых барабанов африканские сони сравнимы с другими представителями семейства. Так, у *Aethoglis* они такие же небольшие, как у *Myoxus*, у большинства исследованных видов группы “*murinus*” столь же крупные, как у *Dryomys*, *Eliomys* или *Selevinia*. У всех графиурин барабаны впереди смыкаются с алисфеноидом, снизу широко расставлены, так что дно мозговой капсулы (даже у *Graphiurus* s.str. с наиболее увеличенными барабанами) довольно широкое. Тимпанальный отдел вздут, но барабанное кольцо почти не обособлено от покровной стенки (*Aethoglis*, *Claviglis*, многие *Graphiurus* s.str.), либо (у некоторых *Graphiurus* s.str.) обособлено весьма умеренно (спереди больше, чем сзади). Мастоид наименее вздут у *G. christyi* и у *Claviglis*, у которых парафлоккулярная ямка сохраняет значительный контакт с покровной стенкой. У остальных *Graphiurus* s.str. и у *Aethoglis* этот контакт очень мал, так как мастоид вздут в значительно большей степени.

В роде *Graphiurus* представлены три варианта строения мастоида, общей чертой которых является преобладание заднего (антрального) направления пневматизации (рис. 26к-м). Для *Graphiurus* s.str. (рис. 26м) характерен типично миоксидный вариант с пятью полостями: эптитимпаномастоидной, верхней и нижней мастоидными, антральной и боковым карманом. Антральная камера всегда самая крупная. Особый вариант отмечен у *Aethoglis* (рис. 26к). Эпитим-

панальный отдел не вздут. В мастоиде представлены лишь две воздушные камеры — антральная и её производная (дополнительная антральная камера), отсутствующая в типичном варианте. Боковое впячивание, если есть, то весьма незначительное, поэтому линия тимпано-мастоидного контакта практически не искривлена. Третий вариант встречается у *Claviglis* (рис. 26л). В эптитимпано-мастоидном отделе представлены шесть полостей: самая крупная антральная полость, её дериват — дополнительная антральная камера, отсутствующая у *Graphiurus* s.str., но представленная у *Aethoglis*, боковое впячивание, верхняя и нижняя мастоидные полости и эптитимпанальная камера, которая в мастоид не заходит.

Нижняя челюсть у *Graphiurus* s.str. и *Aethoglis* вытянутая, с низким телом и широкой пологой восходящей ветвью, которая не закрывает снаружи зубной ряд. Массетерные гребни начинаются на уровне контакта P_4-M_1 или M_1 , симфизный угол расположен рострально, под краем альвеолы резца, нижний край челюсти плавно изогнут, нижнечелюстной угол отрицательный. Сочленовный отросток длинный, узкий и, относительно жевательной поверхности коренных, пологий. Сочленовная головка слегка вытянута, вынесена далеко назад и незначительно поднята над жевательной поверхностью. Венечный отросток крупный и высокий; угловой отросток широкий, короткий, с развёрнутыми углами, не имеет отверстия, низко опущен. Нижняя челюсть у *Claviglis* массивная, её тело очень высокое, восходящая ветвь широкая и относительно крутая. Начало массетерных гребней сдвинуто вперёд. Сочленовная головка поднята над жевательной поверхностью коренных, пожалуй, выше, чем таковая у других графиурин, венечный отросток очень крупный и высокий, угловой отросток немного приподнят, так что нижнечелюстной угол равен нулю.

Верхние резцы описто-, реже орто- или даже немного проодонтные; их передняя поверхность гладкая. Эмаль нижних резцов с продольно ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993).

Зубные ряды относительно короткие: их длина составляет 11–14 % длины черепа. Для рода характерен значительный наклон плоскости жевательной поверхности коренных к плоскости твёрдого нёба: соответствующий угол составляет около 30° у *G. murinus* до 45° у *G. hueti*. Наклон зубных рядов приводит к тому, что

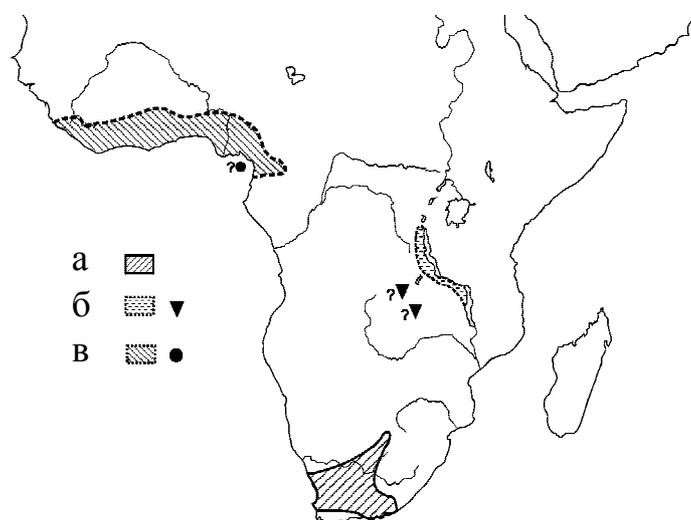


Рис. 37. Ареалы видов рода африканских сонь, *Graphiurus*: а – *G. ocularis*, б – *G. microtis*, в – *G. crassicaudatus*.

сила сокращения передних частей массетера практически перпендикулярна жевательной поверхности, а височного мускула — наклонена назад больше, чем у сонь с более выпрямленным зубным рядом и тем же наклоном мускулов. Судя по конструкции зубов, жевание осуществляется путём раздавливания и дробления с использованием небольших перетирающих движений (как пестик в ступке).

Щёчные зубы относительно мелкие. Предкоренные чаще всего вытянуты поперечно, у *G. ocularis* уменьшены; первые и вторые коренные ромбовидные, третьи коренные треугольной формы. Жевательная поверхность коренных чащеобразно вогнута, краевые элементы (зачатки вершин, цингулюм) значительно выдаются над дном средней части коронки. На минимально стёртых зубах отчётливо — больше, чем у других современных сонь — идентифицируются исходные вершины: пара-, мета- и протокон. Напротив, поперечные гребни в целом выражены слабее, чем в других родах сонь (исключая *Selevinia*), особенно в номинативном подроде (см. рис. 30а). У его представителей чаще всего следы гребней заметны лишь на минимально стёртой коронке, чаще всего сильно фрагментированы и гомологизации поддаются с трудом. В отличие от этого, у *Claviglis* и особенно у *Aethoglis* поперечные гребни вполне отчётливы и более всего похожи на конфигурацию, свойственную группе *Dryomys–Eliomys*. На этом основании можно предполагать, что, во-первых, упрощение зубной коронки в номинативном подроде имеет вторичный характер и, во-вто-

рых, графиурины, как и лейтины, изначально характеризуются развитием эндолофа.

История, распространение. Ископаемые остатки неизвестны (Hartenberger, 1994). Если предположение о первичности для этого рода хистрикоморфного строения зигомассетерной конструкции справедливо, то в современной фауне миоцид африканских сонь следует признать одной из наиболее древних, рано обособившихся групп. Поэтому неудивительно, что на основании косвенных данных Артенберже (op.cit.) предполагает возникновение рода в миоцене и даже, возможно, в эоцене Африки.

Современный ареал охватывает почти всю Африку к югу от Сахары и Африканский Рог (см. рис. 37, 38, 40–42).

Многие аспекты распространения африканских сонь на видовом уровне представляются довольно проблематичными, особенно в номинативном подроде. Хотя в последнее время многие формы в его составе были выделены в качестве самостоятельных видов, в большинстве фаунистических сводок они трактуются в широком понимании, т.е. в составе *G. murinus*. Поэтому границы арелов, приведённые в настоящей монографии, можно рассматривать лишь как крайне приближительные, экстраполированные преимущественно исходя из расположения типовых местонахождений.

Биология. Африканские сони встречаются в самых разных местах — от дождевых тропических лесов до аридных областей, от равнин до высокогорий, нередко на плантациях и в садах, не избегают человеческого жилья. Их

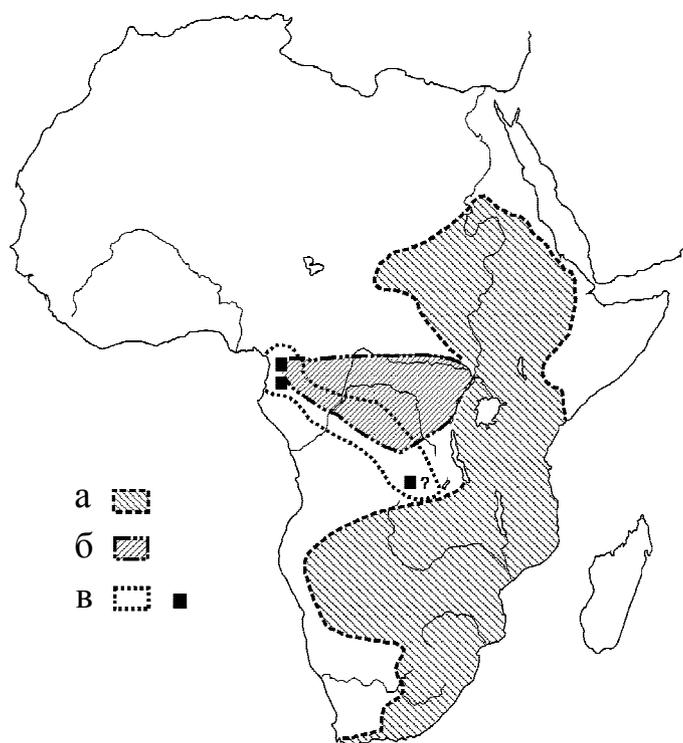


Рис. 38. Ареалы видов рода африканских сонь, *Graphiurus*: а – *G. murinus*, б – *G. christyi*, в – *G. surdus*.

можно видеть охотящимися на насекомых в свете лампы или роющим в кучах мусора посреди поселка. При неблагоприятных условиях могут впадать в частичное оцепенение, причём температура тела понижается до 13–16°. Размножаются чаще всего в весенне-летний период, в помёте обычно 4–6 детёнышей. Зверьки издают звонкие сигналы. Свои маршруты помечают выделениями хорошо развитых анальных желёз.

Kingdon (1974, со ссылкой на Eibl-Eibesfeldt, 1958) пишет о том, что африканские сони не утрачивают способность бегать по тонким веткам даже с ампутированными когтями: подошвенных мозолей оказывается для этого достаточно. Возможно, это косвенно указывает на тот же механизм фиксации лап на поверхности, что и у *Dryomys laniger*, т.е. за счёт эффекта “присоски”.

Многие авторы отмечают, что низ головы, грудь и передние лапы бывают окрашены в рыжий цвет разной степени яркости: это связывают с поеданием каких-то растений.

Паразиты. Паразитофауна сонь рода *Graphiurus* практически не изучена. Из специфичных паразитов соневых — клещей миобий рода *Radfordia* (Myobiidae) с африканских сонь описан отдельный вид *R. graphiuri* и обоснован подрод *Graphiurobia* (Fain, 1972; Fain, Lukoschus, 1973a,b). На африканских сонях встречаются также представители волосяных клещей двух семейств — Myocoptidae и Atopomelidae (Fain, 1970a, 1972).

Из других эктопаразитов обнаружены: клещи *Paraspeleognathopsis graphiuri* из семейства Ereyinetidae (Fain, 1970b), а также вши *Shizothirus graphiuri* (Durden, Musser, 1994).

Подрод *Graphiurus s.str.*

Систематика. В традиционных системах выделяется на основании частичной редукции верхних предкоренных; соответственно, состав ограничивается только одним видом *G. ocellaris*. В настоящей сводке этот вид объединен с группой “*murinus*” по ряду черепных признаков (ростральный отдел, зигомассетерная конструкция,

мастоид и некоторые другие) и упрощенному строению коронки коренных.

Строение. Череп (см. рис. 36) довольно короткий и “компактный”, его отделы как бы перекрываются. Носовые кости длинные, булавоподобной формы, участвуют в образовании боковой стенки роострума. Верхняя ветвь скуловой

дуги низко опущена и расположена впереди верхней. Зигомассетерная конструкция примитивно хистрикоморфного типа (рис. 19а): массетерная площадка практически не выходит на боковую сторону скуловой дуги, подглазничное отверстие крупное, широкое (рис. 20а). Зарезцовые отверстия короткие или средней длины. Слуховые барабаны крупные и сильно вздуты, их барабанный отдел заходит под корень скуловой дуги и смыкается с алисфеноидом. В ма-

стоиде имеется пять типичных для соневых полостей; антральная камера всегда самая крупная (рис. 26м). Нижняя челюсть вытянутая, её горизонтальная ветвь узкая, восходящая ветвь пологая, нижнечелюстной угол отрицательный. На жевательной поверхности коренных гребни слабо выражены лишь при минимально стертой коронке, чаще всего сильно фрагментированные; при стирании они довольно быстро исчезают.

Группа “ocularis”

Соня очковая *Graphiurus (s.str.) ocularis* (H.Smith, 1829)

Синонимы. *capensis* Cuvier, 1829; *typicus* Smith, 1834; *elegans* Ogilby, 1838.

Строение. Самая крупная из сонь юга Африки: длина тела 120–148 мм, длина хвоста 100–135 мм (Smithers, 1983; Webb, Skinner, 1995). Верх тела серый, с серебристым налётом; брюхо грязно-белое (волосы с тёмными основаниями и светлыми концами). Мордочка спереди белая, между глазами и на лбу серая; от верхней губы через глаз до основания уха идёт черноватая полоса, наиболее широкая в области глаза (рис. 35а). Щёки контрастно белые, над глазами небольшие белые пятна. На хвосте волосы удлинены, особенно ближе к концу (до 40 мм), окраска хвоста сверху в целом белёсая, снизу чёрная.

Череп типичного для мелких графиуринов строения, по существенным чертам сходен с таковым у видов группы “murinus”. Носовые кости булавовидной формы. Верхняя ветвь расположена впереди нижней и начинается довольно низко. Отличительная особенность — редукция верхнего предкоренного (диагностический признак группы). Относительно плоская крыша черепа напоминает таковую у *G. platyops*.

Распространение. Эндемик Южной Африки (рис. 37а). Распространён на большей части Капской провинции (кроме районов, пограничных с Намибией и Ботсваной), одна находка есть в юго-западном Трансваале (Rautenbach, 1978; Smithers, 1983; Webb, Skinner, 1995).

Места обитания. Узкоспециализированный по биотопическим предпочтениям вид (Channing, 1984). Населяет крупные выходы скальных пород с большим количеством вертикальных и горизонтальных расщелин; в тех же местах живут слоновые прыгунчики (*Elephantulus edwardsi*) и крысы (*Aethomys namaquensis*). Лишь в лесистых местностях с незна-

чительной площадью скальных обнажений живёт среди деревьев. Не избегает населенных пунктов, поселяясь в каменных стенах домов и изгородах.

Численность, структура населения. Участок обитания. В подходящих местообитаниях достаточно обычный вид. Плотность населения колеблется по годам от 1,8 до 3,1 особей на га. Соотношение полов в природе близко к 1:1. В конце сезона размножения соотношение взрослых и сеголеток составляет 1:1,26. Площадь индивидуальных участков в среднем у самцов 13,9 га, у самок 8,5 га, расстояния между поимками в среднем у первых 127 м, у вторых 81 м (Hensbergen, Channing, 1989).

Убежища. Зверьки на день укрываются в вертикальных щелях в скалах.

Питание. Основу рациона составляют животные: по результатам анализа экскрементов в рационе преобладают мелкие птицы, ящерицы, насекомые, а среди последних — прямокрылые и муравьи (Channing, 1984). В неволе соня с удовольствием ест мясо, атакует помещённых в одну с ней клетку небольших грызунов (Sclater, 1901; Roberts, 1951); один из присланных экземпляров был снабжен запиской, на которой указано, что он убил 24 цыпленка (Shortridge, 1934).

Суточная активность. Спячка. Строго ночное животное. Во время зимних похолоданий отмечается резкое снижение активности: возможно, зверьки впадают в спячку, хотя в живоловки они ловятся на протяжении всего года. Состояние оцепенения может быть вызвано как понижением окружающей температуры, так и существенным ограничением пищи.

Размножение. В году обычно два помёта по 4–6 детёнышей в каждом. Период активного

гона длится 6–8 недель, но размножающиеся пары остаются вместе до 11 мес. Максимальная продолжительность жизни в природе 4 года, в неволе 6 лет.

Поведение. Преимущественно наземная. Территориальна, индивидуальные участки занимают отдельные полувзрослые особи или размножающиеся пары. Границы территории помечаются пахучими метками.

Группа “*murinus*”

Соня саванная *Graphiurus (s. str.) murinus* (Desmarest, 1822)

Синонимы. *lalandianus* Schinz, 1825; *erythrobronchus* Smith, 1829; *cineraceus* Rueppel, 1842; *cinerascens* Schinz, 1845; ? *orobinus* Wagner, 1845; *smithii* Thomas, 1893; *griselda* Schwann, 1906; *raptor* Dollman, 1910; *saturatus* Dollman, 1910; *soleatus* Thomas, Wroughton, 1910; *woosnami* Dollman, 1910; *butleri* Dollman, 1912; *griseus* Allen, 1912; *isolatus* Heller, 1912; *pretoriae* Roberts, 1913; *streeteri* Roberts, 1913; *tzaneensis* Roberts, 1913; *vulcanicus* Loennberg, Gyndelstolpe, 1925; *alticola* Roberts, 1929; *littoralis* Roberts, 1929; *vandami* Roberts, 1929; *zuluensis* Roberts, 1931; *selindensis* Roberts, 1937; *dasilvai* Roberts, 1938; *etoschae* Roberts, 1938; *schneideri* Roberts, 1938; *sudanensis* Setzer, 1953; *marrensis* Setzer, 1956.

Систематика. Объём вида во многом неясен. Ранее в него включали многие мелкие формы под общим названием “группа *murinus*” (например, Misonne, 1974). В настоящее время статус целого ряда из них пересмотрен, но открытых вопросов остаётся всё ещё достаточно много (Holden, 1993).

Строение. Размеры небольшие: длина тела 78–113 мм, длина хвоста 58–94 мм, вес тела 23–34 г. Мех на спине короткий, мягкий, пушистый. Окраска верха тела однотонная серая или желтовато-серая, низ тела желтовато-белый. Волосы на хвосте слабо удлиняются к концу (до 18 мм), окрашены в буроватые тона, на самом кончике белые. Череп (см. рис. 36) с укороченным рострумом, носовые кости расширены в передней части (рис. 17е). Мозговая часть черепа выпуклая, с чётко обозначенным межглазничным сужением. Костное небо широкое, иногда незначительно сужено в задней части, заканчивается на уровне М³. Верхний зубной ряд наклонен вперёд: его ось составляет около 30° по отношению к продольной оси челюсти. Зубная коронка одна из наиболее простых в роде (рис. 30а).

В Западной Африке в кариотипе 70 хромосом (Tranier, Gautun, 1979); на юге Африки выявлено три кариоморфы (Dippenaar et al., 1983).

Распространение. Границы ареала саванной сони остаются до сих пор неясны, в первую очередь в силу смешения во многих работах этого вида с другими видами африканских сонь. Более или менее чёткие представления о её распространении существуют только по Южной Африке (Smithers, 1983; Meester et al., 1986), откуда описано большинство относимых к этому виду форм (Allen, 1939; Holden, 1993).

В целом, по-видимому, ареал саванной сони (рис. 38а) простирается от юга Африки, захватывая восток и север Намибии и юг Анголы, через Ботсвану, Зимбабве, Замбию, Малави, Мозамбик, восток Заира (включая Катангу), охватывает всю Восточную Африку на север до Эфиопии, Судан и соседние районы Чада (Genest-Villard, 1979; Holden, 1993; Yalden et al. 1996). В ЮАР саванная соня населяет самый юг (к югу от гор Звартберг) и восток (к югу от реки Оранжевой) Капской провинции, территории провинций Наталь, Оранжевой и Трансвааль (Rautenbach, 1978; Smithers, 1983). В Уганде саванная соня распространена по всей территории страны, хотя часть точек, приводимых Delany (1975), скорее всего относится к формам *G. parvus*. К северу от Уганды и Кении формы, относящиеся к *G. murinus*, по-видимому, описаны только из Судана (*orobinus* и др.). Северным пределом распространения саванной сони, видимо, следует считать Эритрею (Yalden et al., 1976) и северный Судан.

В Западную Африку саванная соня не проникает. Находки африканских сонь из этого региона, приводимые в некоторых сводках (напр., Harpold, 1987), вероятно, должны быть отнесены к другим — в частности, к *G. lorraineus*.

Места обитания. На юге Африки (Shortridge, 1934; Smithers, 1983) населяет леса, предпочитая держаться в зарослях акаций, держидерева и другой колючей растительности по сухим долинам и балкам. В Гане довольно обычна во вторичных лесах, саванне, садах (Jeffrey,

1975), на востоке — на банановых плантациях (Allen, Lawrence, 1936). На юге Эфиопии приурочена к прибрежным низкорослым лесам и кустарниковым зарослям со сплошным покрытием (Corbet, Yalden, 1972; Hubert, 1978). В Кении эта соня обычнее всего во влажных местах в зарослях крестовника (Coe, Foster, 1972), в районе Рувензори — в акациевых саваннах (Thomas, Wroughton, 1910; Misonne, 1963). Иногда попадает в завалах сучьев и камней, наносимых на берега во время высокой воды. Встречается на высоте до 3900–4100 м н.у.м. (Gyldenstolpe, 1928; Coe, Foster, 1972). Вполне уживается рядом с человеком, местами в поселках и в зарослях кустарников по их окраинам обычнее, чем в прилежащих саваннах (Misonne, 1963; Misonne, Verschuren, 1976); однако не выносит конкуренции с чёрной крысой (Allen, Lawrence, 1936).

Убежища. В качестве убежищ использует дупла или углубления у основания больших ветвей на высоте от 6–8 до 20 футов, щели в упавших стволах, пустоты под корнями. В жилищах человека устраивает гнёзда под крышами, в щелях глинобитных стен, оградах. Нередко её гнёзда обнаруживают в ульях (Kingdon, 1974). В качестве гнездового материала использует сухие древесные волокна, иногда пучки шерсти, кусочки материи.

Питание. Содержимое желудков включает остатки плодов деревьев, насекомых, мелких позвоночных. В экспедиционном лагере в Ботсване (Smithers, 1983) эта соня регулярно приходила ловить в свете лампы насекомых, в том числе крупных бабочек, некоторых жуков, но избегала полужесткокрылых; при этом близость людей её ничуть не беспокоила. Поедает яйца и птенцов в гнёздах воробьиных птиц и почти наверняка убивает спящих в гнёздах взрослых птиц. Поселяясь на пасеке, подбирает мёртвых пчёл и посещает ульи ради меда (Kingdon, 1974). Мелких позвоночных умерщвляет укусом в затылочную область, крупных насекомых — за голову. На юге Африки содержимое желудков составляют в основном насекомые и в меньшей степени семена некоторых деревьев (Rowe-Rowe, 1986; Wirminghaus, Perrin, 1992). Вместе с тем, в неволе до недели может питаться одними бананами (Frechkor, 1943).

Суточная активность. Спячка. В природе, по-видимому, зимоспящая. Хотя на юге Африки в живоловки попадает в любой сезон, ловившиеся весной зверьки были более тощи-

ми, чем в другие сезоны (Wirminghaus, Perrin, 1993). В то же время, в Капской провинции годовой динамики веса тела не выявлено (Ellison, Skinner, 1991). В неволе состояние оцепенения может быть вызвано понижением температуры воздуха до 10–15° (Ellison, Skinner, 1991).

Размножение. Пик размножения приходится на влажный сезон; местами размножается дважды в год. Беременность около 24 дней, вес новорождённых около 2,4 г (Kingdon, 1974). В Уганде в марте большинство пойманных самок были беременными или кормящими, в октябре 1 самка была беременна; в Кении несколько беременных самок были пойманы в ноябре, а в Танзании — в январе, молодые же ловились там в марте (тот же автор). В Зимбабве беременная самка была поймана в феврале, а подросших детёнышей местные жители обычно ловят в феврале–марте (Smithers, 1983). В Гане и Конго гнёзда с 3–4 молодыми находили в январе (Allen, Lawrence, 1936; Jeffrey, 1975); в Либерии самка с 1 эмбрионом была поймана в феврале (Misonne, Verschuren, 1976). В Натале сезон размножения длится с октября по февраль, молодых ловили почти круглогодично исключая середину лета (Wirminghaus, Perrin, 1993). На этом основании последние авторы считают, что саванная соня по характеру размножения является К-стратегом: почти круглогодичное размножение и медленный рост молодых.

Поведение. Наземно-древесная форма. В кронах деревьев передвигается с большой скоростью и лёгкостью, способна сбегать по стволу вниз головой и бегать по тонким веткам вниз спиной (Kingdon, 1974). Однажды видели, как эта соня прыгнула с дерева высотой 50–60 футов (Shortridge, 1934). Держится одиночно или парами. В неволе самцы строго территориальны и агрессивны, нередко убивают других сонь (Kingdon, 1974). Однако в природе в одном гнезде нередко можно обнаружить несколько взрослых особей; по несколько (до 11) разнополых зверьков обычно укладываются и в спячку (Frechkor, 1943; Kingdon, 1974).

Паразиты. Из специфичных паразитов соневых — клещей миобий рода *Radfordia* (Myobiidae) на *G. murinus* в Замбии обнаружен *R. graphiuri* (Fain, Lukoschus, 1973a); в Заире с саванной сони описан самостоятельный подвид данного вида *R. gr. kivuana* (Fain, Lukoschus, 1973b). Из волосяных клещей сем. *Myocoptidae* описан *Gliricoptes vulcanurum* (Конго) (Fain, 1970a, 1972); сем. *Atopomelidae* — *Listrophoroides*

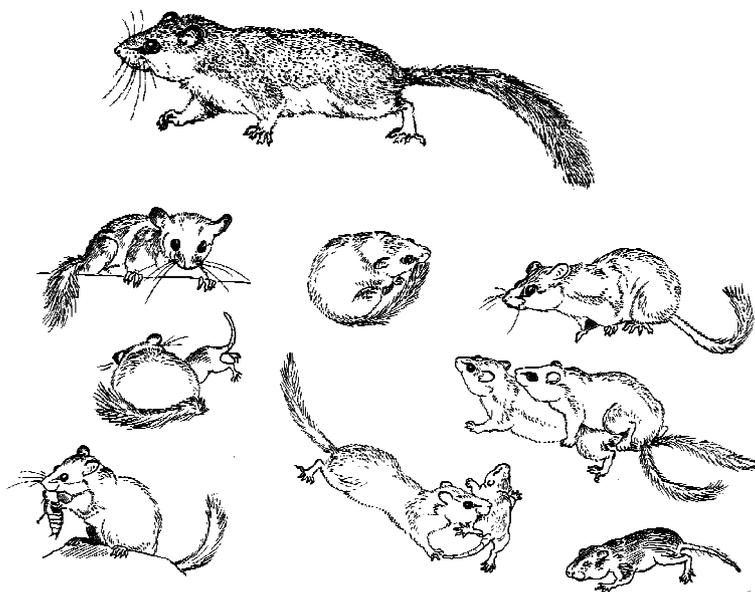


Рис. 39. Соня малая, *Graphiurus parvus* (С.В.К., ориг.)

(*Arboricolichus clavialis* (Заир) (Fain, 1972). Из-шедшей с *G. murinus* описан вид *Shizophthirus graphiuri* (Durden, Musser, 1994).

Серологическое исследование на чуму одного зверька из Кении дало отрицательный результат (Медицинская териология, 1979).

Соня малая *Graphiurus* (s. str.) *parvus* (True, 1839)

Синонимы. *brockmani* Dollman, 1910; *dollmani* Osgood, 1910; *personatus* Heller, 1911; *inter-nus* Dollman, 1912; *foxi* Dollman, 1914; ? *olga* Thomas, 1925.

Систематика. Таксономические границы и состав неясны (Holden, 1993): с одной стороны, ранее сам этот вид нередко рассматривался в составе *G. murinus*; с другой стороны, остаются неопределёнными отношения с формами наименьшей “размерной группы”. В частности, отдельным видом может быть *olga* из Центральной Африки (Holden, 1993), причём не исключена её близость к *G. kelleni* (Robbins, Schlitter, 1985).

Строение. Размеры мелкие: длина тела 75–87 мм. мех на спине короткий, на хвосте постепенно удлиняется к концевой части. Верх тела от однотонно серого с незначительной примесью песчаного оттенка до охристо-серого, брюхо серовато-белое (иногда с незначительной рыжиной), низ головы белёсый. Вокруг глаз тёмное кольцо, иногда расширяющееся вперёд до поля верхнегубных вибрисс и назад до основания ушной раковины. Хвост без белого кончика (рис. 39).

Череп с укороченным высоким роострумом, с широкой и относительно плоской мозговой

коробкой. Скуловая дуга поднята довольно высоко, в свободной части широкая, сильно изогнутая. Верхняя ветвь начинается низко и впереди нижней. Задненёбные отверстия крупные. Слуховые барабаны сильно вздуты, умеренно расставлены. Верхние зубные ряды заметно смещены каудально, относительно длинные, несколько сходятся кзади.

Распространение. Ареал простирается от Западной до Восточной Африки (рис. 40а). На западе эта соня найдена в Кот-д’Ивуар, на севере Ганы и Нигерии и на юге Мали, в Гамбии; указание для Сьерра-Леоне ошибочно (Grubb et al., 1998). В центральной части континента есть несколько точек в Айре (северный Нигер), Чаде, северной Нигерии — иногда тамошнюю форму выделяют в самостоятельный вид *G. olga* (Schlitter et al., 1985; Robbins, Schlitter, 1985; Holden, 1993). В восточной части ареала известна из Судана, северо-западной Уганды, Кении, северной Танзании, из Эфиопии и Сомали (Genest-Villard, 1979; Holden, 1993). Исходя из известного ареала, малая соня может быть найдена в восточной Гвинее, Буркина-Фасо, Того, Бенине, северном Камеруне, Центрально-Африканской Республике и на юге Чада.

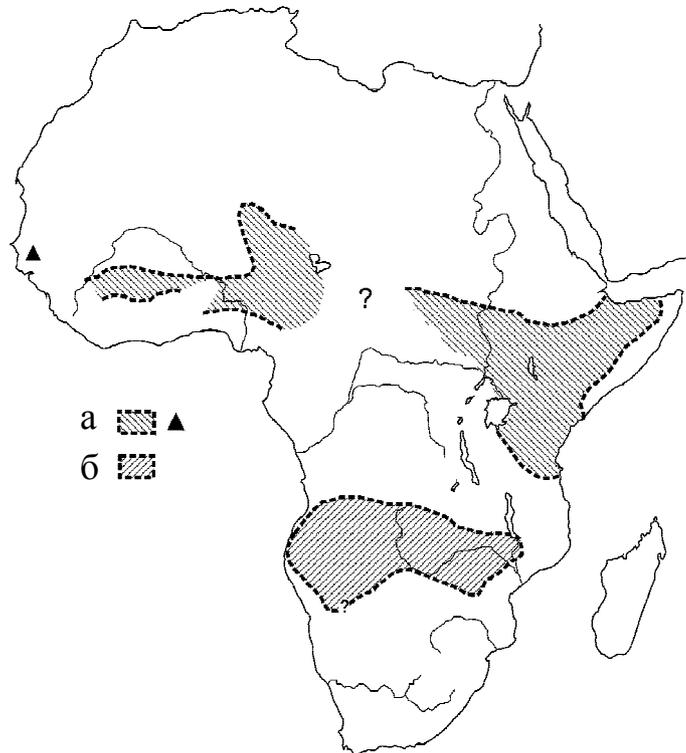


Рис. 40. Ареалы видов рода африканских сонь, *Graphiurus*: а – *G. parvus*, б – *G. kelleni*.

Ранее в ряде сводок (напр., Yalden et al., 1976) данный вид объединялся с *G. murinus*, в связи с чем сборы сонь со всего предполагаемого ареала требуют переопределения. В частности, к малой сонне могут относиться находки из южной территории Нигерии, которые Narpold (1987) отнес к *G. murinus*.

Места обитания. Населяет саванны и сухие редколесья, избегает густых лесов (Genest-Villard, 1978). Образом жизни сходна с саванной сонней, с которой её обычно смешивают. В Западной Африке ловилась в апреле и ноябре; в сухой сезон в ловушки не попадалась (Gautun, 1977).

Питание. Пищей служат как растительные, так и животные корма. В неволе зверьки, убитые сородичами в драке или погибшие естественной смертью, менее чем через сутки оказываются почти полностью съеденными (не считая зубов, костей ног и части шкурки). Косвенно это может указывать на то, что малая соня в природе способна нападать не только на насекомых и других беспозвоночных, но и на мелких позвоночных, вплоть до мелких грызунов.

Суточная активность. В неволе (наблюдения С.В.К.) ведёт почти строго ночной образ жизни. В середине ночи происходит некоторый спад активности, сменяющийся пиком часа за полтора-два перед рассветом. В дневное время

зверьки находятся в убежище, однако в оцепенение не впадают. При попытке заглянуть туда они сразу просыпаются и на некоторое время замирают с открытыми глазами, а затем, при продолжении беспокойства, стараются зарыться в гнездовой материал.

Размножение. Перед спариванием самец некоторое время гоняется за самкой, при этом один из зверьков или, возможно, оба, издаёт звуки более тихие и мелодичные, чем обычные коммуникационные крики. Догнав самку, самец обхватывает её передними лапами на уровне поясницы, задними держась при этом за основание её хвоста. В таком положении зверьки остаются, по нашим наблюдениям (С.В.К.), по 15–20 минут. Причём самка, будучи потревоженной, может ходить по клетке, волоча на себе самца, который не ослабляет хватку, даже если тронуть его рукой (рис. 39). Беременность продолжается, по видимому, около 40 дней, детёнышей 1–3, причём у первородящих самок как правило 1, а у вполне взрослых по 2–3. Новое спаривание может происходить через несколько дней после родов.

Рост, развитие, линька. Детёныши рождаются слепые, голые, с закрытыми слуховыми проходами, розового цвета. Примерно к десятому дню они покрываются заметной короткой шерстью, спина и бока их становятся светло-

серыми, а брюшко, ноги и хвост остаются розовыми. Примерно в это же время на хвосте становятся видны “автомийные” кольца. Глаза открываются на 11–13-й день. К концу третьей недели шерстный покров развивается полностью, несколько более короткий и серый, чем у взрослых, шерсть на хвосте полностью скрывает кольца. Детёныши к этому времени вдвое мельче взрослых. Молодые сони становятся вполне самостоятельными на 4–5-й неделе, однако до 2-месячного возраста хорошо отличаются от взрослых по размерам и длине шерстного покрова. Половозрелости достигают, по видимому, к концу 4-го месяца жизни.

Поведение, коммуникация. При содержании в условиях неволи у малой сони выявлено

5–6 типов звуковых сигналов (Hutterer, Peters, 1999). Для одних сигналов характерен широкий диапазон варьирования основных характеристик, другие довольно стереотипны. В звуковом диапазоне (ультразвуки не регистрировали) частота сигналов 0,5–20 кГц, но большая часть из них — в диапазоне ниже 1 кГц. Все тональные сигналы модулированы по частоте, причём в графическом представлении форма модуляций для разных типов сигналов является либо колоколообразной, либо обратно-колоколообразной, либо нисходящей. Длительность большинства сигналов невелика (до 50 мс), интервалы между отдельными звуками для многих типов сигналов явно фиксированы и также непродолжительны (менее 100 мс).

Соня Келлена *Graphiurus* (s. str.) *kelleni* (Reuvens, 1890)

Синонимы. *nanus* Winton, 1897; *ansorgei* Dollman, 1912; *johnstoni* Heller, 1912; ? *tasmani* Roberts, 1929; *cuanzensis* Hill, Carter, 1937.

Признаки. Размеры мелкие: длина тела 65–85 мм, длина хвоста 65–75 мм. Окраска верха тела “мышинного” (серовато-буроватого) цвета, низ тела и головы (включая щёки) грязновато-белый. По бокам головы от полей верхнегубных вибрисс через глаза идёт довольно широкая бурая полоса. На хвосте волосы короткие у основания и удлинённые ближе к концу (по крайней мере сверху; снизу короткие по всей длине), буроватые с белыми кончиками, на самом конце чисто белые. Череп сходен с таковым у *G. murinus*, с более узким межглазничным перехватом. Слуховые барабаны сильно увеличены, сближены, разрастаются вниз и вперёд. Верхние зубные ряды сильно сдвинуты назад, начинаются позади корня скуловой дуги, несколько сходятся кзади. Коренные зубы пропорционально мельче, чем у *G. murinus*.

Распространение. Известна (рис. 40б) из Анголы, Замбии, Малави и Зимбабве (Holden, 1993), северной Намибии (Shortridge, 1934). Можно предположить, что ареал сони Келлена заходит на территории Мозамбика, Ботсваны и южного Заира. Smithers (1983) пишет, что точное картирование ареала сони Келлена (у Смитерса — в составе *G. parvus*) в Южной Африке едва ли возможно из-за смешения её с *G. murinus*.

Биология. Особей этого вида находили в стенах хижин местных жителей, а гнёзда — в коллективных коконах общественных пауков (*Stegodyphus* sp.) размером до человеческой головы (Roberts, 1951). Грызуны выедали в них камеру подходящих размеров, выстилали её мягкой сухой травой, иногда перьями птиц. Если убежище пауков занято, соня изгоняет оттуда хозяев.

Паразиты. На *G. kelleni* найдены вши *Shizopthirus graphiuri* в Кении, ЮАР и Заире (Durden, Musser, 1994).

Соня Доллмана *Graphiurus* (s. str.) *lorraineus* Dollman, 1910

Синонимы. ? *coupeii* Geoffroy, Cuvier, 1822; *haedulus* Dollmann, 1912; *spurrelli* Dollman, 1912; *collaris* Allen, Loveridge, 1933.

Систематика. Rosevear (1969), Genest-Villard (1979) относят *spurrelli* к *G. murinus* в статусе подвида; о приведённом здесь составе см. Robbins, Schlitter (1981); Holden (1993). Предположительное включение сюда формы *coupeii*

требует пересмотра действительного названия (Schlitter et al., 1985).

Строение. Размеры небольшие: длина тела около 80 мм, длина хвоста до 70 мм. Ушная раковина небольшая, овальной формы. Волосяной покров короткий; также короткие и головные вибриссы. Окраска довольно светлая, тусклая: верх тела серовато-охристо-“мышинный”, брю-

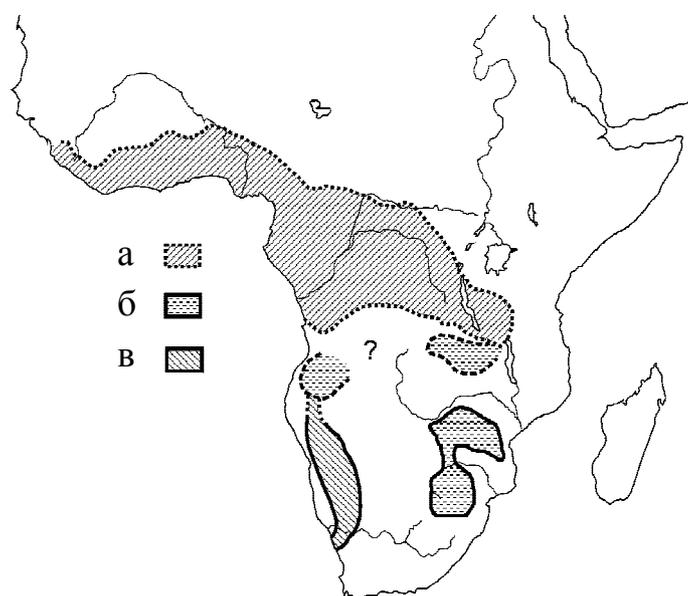


Рис. 41. Ареалы видов рода африканских сонь, *Graphiurus*: а – *G. lorraineus*, б – *G. platyops*, в – *G. rupicola*.

хо грязновато-серое с рыжеватым налётом, щёки белёдые. Вокруг глаза узкое буроватое кольцо. Хвост весь одного цвета со спиной или чуть более буроватый, волосы на его конце удлинены мало (рис. 35г). Череп короткий и широкий, хотя скуловые дуги расставлены не так сильно, как у *G. crassicaudatus*. Носовые кости с сильным лопатообразным расширением в передней части. Межглазничное пространство широкое, со сглаженными краями. Массетерная площадка с заметными признаками миоморфии. Слуховые барабаны средних размеров. Зубные ряды короткие, довольно широко расставлены, коренные зубы несколько уменьшены.

Распространение. К северу от Гвинейского залива от Гвинеи-Биссау (Rosevear, 1969) до Камеруна (рис. 41а). Вид широко представлен в Сьерра-Леоне, Либерии, Гане (Rosevear, 1969; Grubb et al., 1998), Того и Бенине (Robbins, Straten, 1996). Если форма *coupei* действительно входит в состав данного вида, тогда северо-западным пределом его распространения следует считать Сенегал и Гамбию, хотя согласно Grubb et al. (1998) в Гамбии обитает только *G. parvus*. К востоку от Нигерии распространение этой сони, вероятно, охватывает центральную часть Камеруна, север Республики Конго, юго-запад Центрально-Африканской Республики, север, центр и восток Заира, север Замбии, Уганду, юго-запад Танзании и север Малави. На юг эта соня распространена до Габона и Сев. Анголы (Holden, 1993). Начиная с Восточного Заира она живёт симпатрично с *G. murinus*.

Места обитания. Лесной вид, предпочитает вторичные низкорослые леса, пальмовые и банановые плантации, весьма обычен в поселениях человека среди плантаций; реже встречается среди высокоствольных деревьев (Rosevear, 1969 — как *G. murinus spurrelli*). В горных районах поднимается до высоты 1600 м н.у.м.

Убежища. Гнёзда находили в дуплах, соплодиях бананов, иногда под корнями деревьев, в улье (Heim de Balsac, Lamotte, 1958; Rosevear, 1969), в глиняном гнезде ласточки под крышей (Hatt, 1940), в стенах хижин (Roche, 1971). В Конго самка с молодыми, у которых были не полностью прорезавшиеся коренные, была найдена в декабре (Petter, 1967).

Питание. Детали неизвестны. Обитание среди плантаций предполагает фруктоядность. В то же время, в одном из гнёзд было найдено большое количество остатков уховёрток (Hatt, 1940).

Суточная активность. По результатам экспериментов (Lachiver, Petter, 1969) выяснено, что понижение температуры воздуха или лишение пищи сопровождается понижением температуры тела и оцепенением. При температуре воздуха 24–28° температура тела в среднем около 36°, варьирует от 33° до 38°, утренняя и вечерняя температуры приблизительно одинаковы. При температуре воздуха 13–16° температура тела вечером около 34°, утром опускается иногда до 17°, животное становится вялым. При температуре воздуха около 5° зверьки способны сохранять такой же температурный режим на протяжении нескольких дней, если обильно

питаются; при этом потери в весе составляют до 1,4 % веса тела ежедневно. При отсутствии пищи в первые сутки температура тела остаётся высокой, потери в весе составляют до 7,4 % веса тела, в последующие сутки температура тела падает до 8°, потери в весе составляют до 12 % веса тела; затем температура тела постепенно падает до 6,5°. Эйзентрауту (Eisentraut, 1962) не удалось добиться состояния спячки у нормально питающегося животного даже при температуре воздуха +2°–+4°. Критическая температура тела, при которой спонтанно наступит или прекращается спячка, составляет 14–15°. При температуре тела 10° соня реагирует на прикосновение учащением дыхания, короткими криками; при температуре тела 6° прикосновение вызывает только зрачковый рефлекс и сжимание лап. При последующем повышении температуры воздуха до 15° соня начинает разогреваться, пытается двигаться, а если её вытащить из гнезда, стремится вернуться обратно. При

температуре тела 18° начинается спонтанный розогрев зверька, даже если температура воздуха остаётся низкой, при температуре тела 28° восстанавливаются все рефлексии и активность. Чем продолжительнее была летаргия, тем продолжительнее период восстановления нормальной температуры тела.

Поведение. Преимущественно древесная: в Камеруне все экземпляры были пойманы на деревьях в ловушки, настороженные рядом с дуплами или на толстых ветвях на высоте 10–15 м (Eisentraut, 1963). С лёгкостью взбегают по гладким вертикальным стволам. В одном из наблюдений отмечено (Hatt, 1940), что эта соня, дабы добраться до своего подвешенного к скальному выступу гнезда, должна была проползти не менее полуметра спиной вниз по гладкой поверхности камня. Весьма агрессивна, легко возбуждается; в возбужденном состоянии подёргивает распушённым хвостом и издаёт громкие резкие звуки “гак-гак...” (Hatt, 1940).

Соня короткоухая *Graphiurus (s. str.) microtis* (Noack, 1887)

Систематика. Ранее обычно включалась в состав *G. murinus*. О видовом статусе см. Ansell, Downsett (1988), Ansell (1989).

Строение. Сходна с *G. murinus*, в составе которой ранее рассматривалась.

Распространение. Ареал (рис. 37б) очерчен в соответствии с узкой трактовкой объёма вида (по Holden, 1993). По-видимому, эта соня распространена в горных системах вдоль западного берега оз. Танганьики, в восточной Замбии между Танганьикой и Малави и на западном берегу названного озера (Holden, 1993). Hatt (1940) указывает на находки этой сони в Катанге и северной Замбии.

Биология (по Shortridge, 1934). Лесной вид. Обычно делает небольшие наружные шарообразные гнёзда в кустах из сухой травы и листьев; двух беременных самок с парой самцов однажды нашли в гнезде ласточек, прилепленном снизу к скальному карнизу; один выводок был обнаружен в старой сумке, висевшей на заборе. Самок с эмбрионами и новорождённых находили на юге Африки в декабре–январе, на востоке — в ноябре. Число молодых чаще всего 4–5. Молодые издают мелодичные щебечущие звуки.

Паразиты. В Руанде у *G. microtis* обнаружены клещи *Paraspeleognathopsis graphiuri* из семейства Ereyenetidae, паразитирующие внутри носовых полостей (Fain, 1970b).

Соня тропическая *Graphiurus (s. str.) christyi* Dollman, 1914

Строение. Размеры небольшие: длина тела до 93 мм, длина хвоста до 90 мм. Ушная раковина округлой формы. Вибриссы довольно длинные: верхнегубные чуть заходят за край ушной раковины. Глазной разрез окружён тёмным полем. Череп специфичен: с очень массивным рострумом, межчелюстные и носовые кости очень длинные, заходят далеко назад, намного дальше предглазничных бугров, почти до середины глазницы. Слухо-

вые барабаны с наименее вздутым для подрода мастоидом, парафлоккулярная ямка сохраняет значительный контакт с покровной стенкой барабана. Зубные ряды короткие, сравнительно слабо наклонены к плоскости нёба.

Распространение. Известна из северо-восточного Заира и с юга Камеруна (Robbins, Schlitter, 1981, 1985; Holden, 1993, 1996a). Границы ареала не выяснены (рис. 37б); возмож-

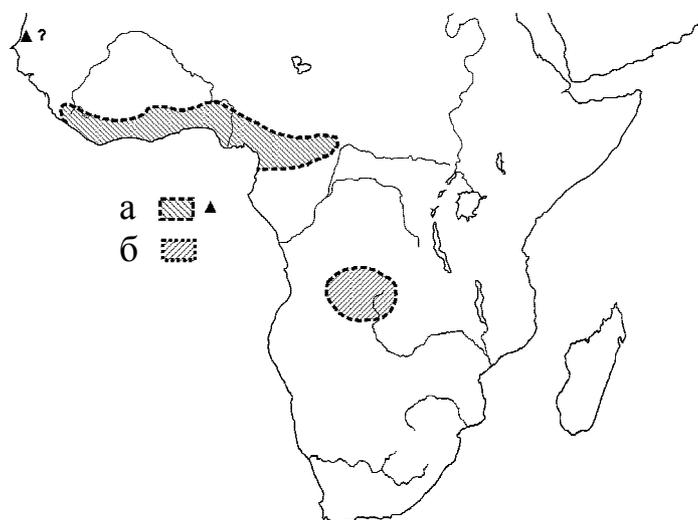


Рис. 42. Ареалы видов рода *Graphiurus*: а – *G. hueti*, б – *G. monardi*.

но, они совпадают с таковыми *G. surdus* (Holden, 1996a).

Биология (по Hatt, 1940). Почти не изучена. Населяет тропические леса. Желудок добытых сонь был полон зеленоватой массы, вероятно, растительного происхождения. Репродуктив-

ный потенциал, вероятно, невысок: в конце января в гнезде в дупле дерева была добыта самка с двумя слепыми детёнышами; ещё одна самка была добыта также в конце января с тремя эмбрионами. Возможно, социальные: в январе в одном дупле была добыта группа из пяти особей.

Соня западноафриканская *Graphiurus* (s. str.) *surdus* Dollman, 1912

Синонимы. ? *schwabi* Allen, 1912

Строение. Размеры небольшие: длина тела около 95–110 мм, длина хвоста 56–82 мм. Уши довольно короткие. Волосы на хвосте с белыми кончиками. Череп в целом относительно длинный и узкий, с удлинёнными роstralной и мозговой частью. Слуховые барабаны средней длины. Верхние резцы ортодонтные. Верхние коренные небольшие.

Распространение. До недавнего времени ареал этого вида (рис. 38в) ограничивали Эква-

ториальной Гвинеей и крайним юго-западом Камеруна (Robbins, Schlitter, 1981; Happold, 1993). Однако Holden (1993, 1996a) считает, что западноафриканская соня проникает до юго-восточного и центрального Заира.

Биология. Вероятно, лесной вид: несколько экземпляров было поймано в одной давилочной линии с *G. crassicaudatus*. Беременную самку поймали в январе (Robbins, Schlitter, 1981).

Соня Монарда *Graphiurus* (s.str.) *monardi* (St. Leger, 1936)

Систематика. В сводке Ellerman et al. (1953) сближается с *G. murinus*; Genest-Villard (1979) относит к *G. hueti*. О видовом статусе см. Robbins, Schlitter (1981).

Строение. Размеры крупные: длина тела 125–150 мм. Хвост почти весь белёсый, с отчётливо белым концом. Носовые кости расширены в передней части, назад простираются за уровень заднего края верхней ветви скуловой дуги. Слуховые барабаны крупные. Зарезцовые отверстия относительно длинные (более 4 мм).

Зубы мелкие (зубной ряд короче 4,5 мм). Верхние резцы опистодонтные.

Распространение. Точные границы ареала не ясны, вид известен по отдельным находкам в Анголе и на прилежащих территориях Заира и Замбии (рис. 42б).

Биология. Населяет местности с резко выраженной периодичностью выпадения осадков на высоте до 1250 м н.у.м., встречается в лесах, изредка на возделываемых землях и даже в домах (Leger, 1936).

Группа “platyops”

Систематика. В классических сводках нередко выделяется в подрод *Gliriscus*. Отличительной

особенностью является несколько уплощенный череп с выпрямленной линией верхнего профиля.

Соня плоскоголовая *Graphiurus* (s. str.) *platyops* Thomas, 1897

Синонимы. *angolensis* Winton, 1897; *eastwoodae* Roberts, 1913; *jordani* Roberts, 1929; *parvulus* Monard, 1932.

Строение. Размеры крупные: длина тела 99–130 мм, длина хвоста 60–110 мм (Webb, Skinner, 1995). Верх тела темно-серый, с белёсоватым налётом, брюхо палево-серое. Между верхней губой и ухом более темная полоса, частично охватывающая глаз; щеки белые. Хвост пушистый (длина волос на дорзальной стороне до 30 мм), светло-серый с белым кончиком. Череп уплощен, с почти прямым верхним профилем.

Распространение. Ареал состоит из двух основных участков (рис. 41б). Один из них охватывает плоскогорья северо-востока ЮАР, к северу от реки Оранжевой (кроме запада и северо-востока Трансвааля), большую часть Зимбабве; две находки известны из западного Мозамбика. Другой участок ареала расположен на

севере Замбии и в прилежащих районах Катанги (Заир). Формы из Анголы в сводке Holden (1993) отнесены к этому же виду.

Биология. На большей части ареала населяет скальные участки с нагромождениями крупных глыб, в тех же местах, что и даманы (Roberts, 1951; Smithers, 1983). В отсутствие скальных выходов живёт среди деревьев. Наземная или наземно-древесная. (Ansell, 1960; Smithers, Tello, 1976; Smithers, 1983). Иногда попадает в домах. Держится одиночно, активна ночью. В желудках обнаружены (Smithers, 1983) хорошо пережёванные небольшие семена, остатки зелёных частей растений, хитиновые остатки насекомых (в частности, бабочек). Размножение сезонное, рождение молодых приходится на жаркую влажную зиму (октябрь–февраль). В Замбии (Ansell, 1960) самка с 6 эмбрионами поймана в феврале, молодые ловились в ноябре–декабре.

Соня скальная *Graphiurus* (s. str.) *rupicola* (Thomas, Hinton, 1925)

Синонимы. *montosus* Thomas, Hinton, 1925; *australis* Shortridge, Carter, 1938; *kaokoensis* Roerts, 1938.

Систематика. Иногда объединяется (Missonne, 1974; Genest-Villard, 1978) с предыдущим видом.

Строение. Сходна с *G. platyops*, отличается более крупными размерами, вздутыми слуховыми барабанами. Окраска верха тела сталисто-серая (темнее, чем у *G. platyops*) с более или менее выраженным палевым налётом. Хвост пушистый, с выраженным “расчёсом”, окрашен одинаково со спиной, кончик белый. На лице иногда выражена темная “маска” вокруг глаз.

Распространение. Ареал (рис. 41в) ограничен горными системами Дамараланд и Намакваланд в Намибии и в западной части ЮАР (Shortridge, 1934; Smithers, 1983). Остаются неясными пределы распространения данного вида к северу от Намибии, а также взаимодействие ареалов этой и плоскоголовой сонь в Анголе.

Биология (по Shortridge, 1934). Населяет возвышенные, совершенно безлесные местности; однако не обнаружена на скальных участках, где особенно многочисленны скальные мыши и крысы (*Petromus*, *Petromyscus*, *Aethomys*). Наземная. Убежищами служат трещины в скалах.

Подрод *Aethoglis*

Систематика. Хорошо очерченная группа, по ряду важных диагностических признаков похожа на один подрод, по другим — на другой, по третьим не имеет аналогов среди графиурин. Включает 1 вид.

Строение. Череп (см. рис. 43) вытянутый, его отделы не перекрываются: корень скуловой дуги начинается позади резцов, слуховые барабаны лежат позади скулового отростка *os squamosum*. Рострум очень длинный. Носовые кос-

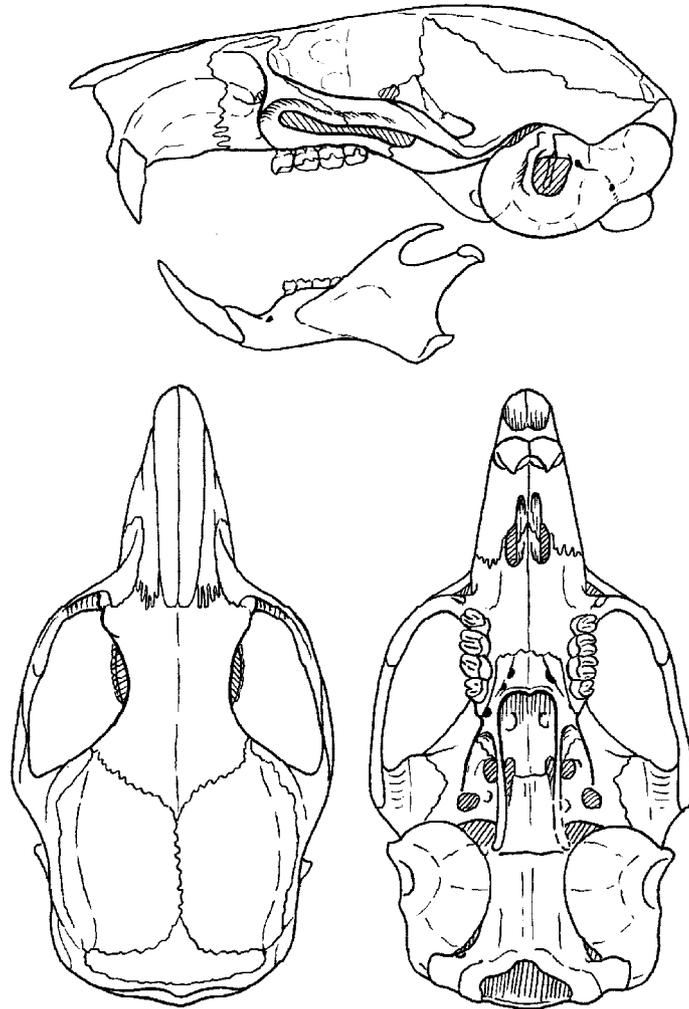


Рис. 43. Череп сони Хьюта, *Graphiurus (Aethoglis) hueti*

ти узкие, с практически параллельными краями, выдаются вперёд за уровень переднего края верхних резцов. Строение зигомассетерной конструкции промежуточное между исходной хистрикоморфной и более продвинутой миоморфной (рис. 19б): подглазничное отверстие крупное (рис. 20б), массетерная площадка незначительно выходит на боковую сторону скуловой дуги (меньше, чем в подроде *Claviglis*). Верхняя ветвь корня скуловой дуги высоко поднята, сдвинута назад и расположена над нижней ветвью. Зарезцовые отверстия короткие, далеко не доходят до зубных рядов. Слуховые барабаны

относительно небольшие, хотя мастоид вздут. В нём представлены лишь две дополнительные камеры — антральная и её производная (рис. 26к), отсутствующая у большинства других представителей семейства (кроме *Claviglis*). Нижняя челюсть как в номинативном подроде. Верхний зубной ряд сильно наклонен вперёд, так что ось зубного ряда составляет около 45° по отношению к продольной оси челюсти. Коронка коренных с хорошо (для рода) выраженными поперечными гребнями, однозначно гомологизируемыми с таковыми в группе *Dryomys–Eliomys*.

Соня Хьюта *Graphiurus (Aethoglis) hueti* Rochebrune, 1883

Синонимы. *nagtglasii* Jentink, 1888; *argenteus* Allen, 1936.

Систематика. Grabb et al. (1998) со ссылкой на неопубликованные данные в качестве действительного используют название *nagtglasii*.

Признаки. Размеры крупные: длина тела 120–165 мм, длина хвоста 87–120 мм. Волосы на туловище очень короткие, густые. Хвост равномерно опушён почти по всей длине, обычно без выраженного конечного удлинения волос

(рис. 35д), на вентральной стороне с выраженным “расчёсом”, так что хвостовой стержень отчётливо виден. Ушная раковина относительно крупная. Окраска довольно изменчива: спина от тёмно- до буровато-серой, бока тела несколько светлее, брюхо от светло-рыжевато-серого до пепельно-буроватого. На голове иногда потемнение между глазом и полем верхнегубных вибрисс. Лапы от белых, чётко выделяющихся цветом на фоне более тёмной окраски туловища, до буроватых. Хвост окрашен одинаково со спиной или несколько рыжее.

Череп (см. рис. 43) с округлой мозговой камерой, отчётливо обозначенным межглазничным сжатием. Обонятельные раковины очень крупные, так что стенка и крыша глазницы заметно вздуты (рис. 18). Костное нёбо широкое, с параллельными краями. Слуховые барабаны относительно наиболее короткие в роде. Верхние резцы ортодонтные, их передняя поверхность гладкая или с 1–2 слабо обозначенными бороздками. Ряды щёчных зубов довольно длинные, сами зубы массивные, с довольно чётко (для рода) выраженными гребнями.

В кариотипе 40 хромосом, из них 14 акроцентрических и 26 мета- и субметацентрических (Tranier, Dosso, 1979).

Распространение. Ареал охватывает побережье Западной Африки от Сьерра Леоне до Камеруна и Габона, и, вероятно, западную часть Центрально-Африканской Республики (рис. 42а). Распространение в Нигерии (Happold, 1987) практически совпадает с границей лесной зоны (Smithers, 1983; Grubb et al., 1998); в Гане этот вид населяет и юг саванной зоны, но в сухие саванны не проникает. Место находки в Сенегале (типичное местонахождение *hueti*), вероятно, изолировано от основного ареала; возможно, этот локалитет ошибочный (Grubb et al., 1998).

Систематика. Во многих системах к этому подроду относят также виды группы “*miripus*”, здесь включенной в номинативный подрод. Соответственно, состав *Claviglis* ограничен только типовым видом.

Строение. Череп (рис. 44) короткий и широкий, бобовидной формы, мозговая коробка плоская. Как и в номинативном подроде, отделы черепа “перекрываются”: скуловая дуга отходит от рострума на уровне задней части рез-

Места обитания. Убежища. Основные местообитания связаны с дождевыми тропическими лесами, в которых эта соня вполне обыкновенна (Genest-Villard, 1978; Rosevear, 1969); в Либерии эту соню ловили на банановых плантациях (Misonne, Verschuren, 1976). Дневными убежищами служат дупла деревьев, гнездовым материалом служат сухие листья (чаще всего бананов).

Питание. Содержимое желудков состоит из остатков растительной пищи, главным образом бананов, реже из остатков насекомых (Misonne, Verschuren, 1976).

Размножение. В Камеруне самка с 2 эмбрионами была поймана в феврале, кормящих самок ловили в апреле (Robbins, Schlitter, 1981). Гнёзда с 2–3 молодыми находили с сентября по ноябрь (Jeffrey, 1975); в Либерии самка с новорождёнными была найдена в январе (Misonne, Verschuren, 1976). В период размножения самки и самцы держатся отдельно (те же авторы).

Поведение. Древесная форма, по земле передвигается довольно медленно, но может высоко подпрыгивать. При отлове этих сонь ловушки более недели стояли “вхолостую”, прежде чем попался первый зверёк (Robbins, Schlitter, 1981).

Паразиты. Один из наиболее изученных паразитологически видов африканских сонь. На этой соню обнаружены: один из видов клещей миибий *Radfordia graphiuri*, волосяные клещи *Gliricoptes graphiuri* (сем. Mycoptidae) (Котд’Ивуар) (Fain, 1970a), *Listrophoroides (Arboricolichus) graphiuri* (сем. Atopomelidae) (Fain, 1972); из вшей в Либерии найдены *Shizophthirus aethogliris* (Durden, Musser, 1994).

Значение для человека. В Западной Африке местные жители используют эту соню в пищу, выкуривая зверьков из щелей (Heim de Balsac, Bellier, 1967).

Подрод *Claviglis*

цов, слуховые барабаны заходят под корень скуловой дуги. Зигомассетерная конструкция примитивно миоморфного типа. Ростральный отдел укорочен (рис. 17г), носовые кости не выступают вперёд за резцы. Скуловые дуги широко расставлены (максимально в центральной части), высоко подняты, в свободной части очень широкие. Массетерная площадка заходит довольно далеко вверх по боковой стороне скуловой дуги, её передний край даже немного вы-

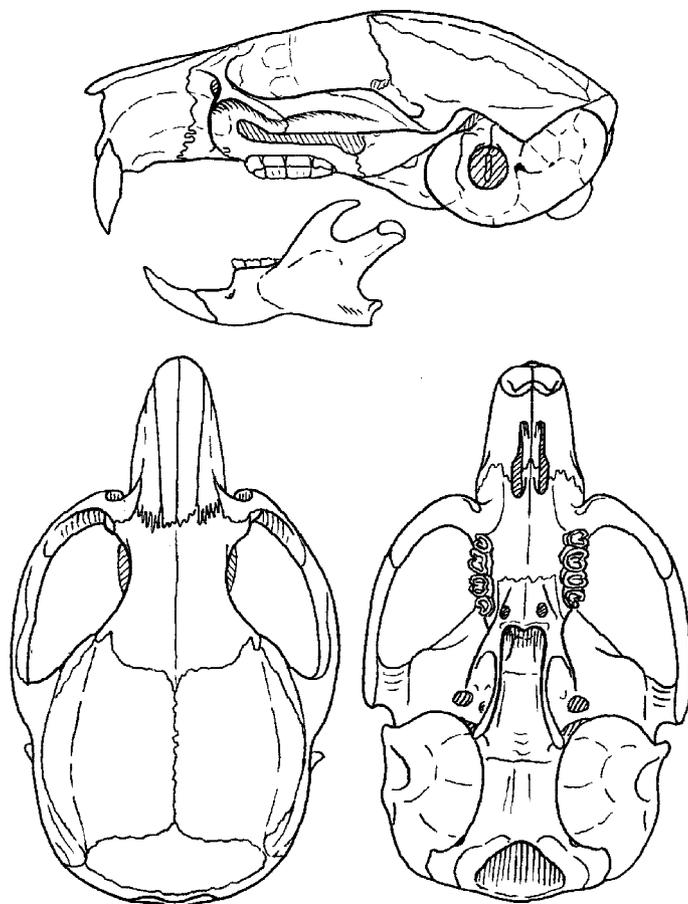


Рис. 44. Череп сони пышнохвостой *Graphiurus (Claviglis) crassicaudatus*

ступает вперёд в виде небольшого гребня; подглазничное отверстие снизу сужено (рис. 20в). Зарезцовые отверстия короткие. В слуховом барабане тимпанальный отдел увеличен и смыкается с алисфеноидом, барабанное кольцо не обособлено. В эпитимпано-мастоидном отделе представлены шесть полостей (рис. 26бл); кроме 5 типичных камер, есть дополнительная антральная камера, отсутствующая у *Graphiurus s.str.*, но имеющаяся у *Aethoglis*; эпитимпанальная камера в мастоид не заходит.

Нижняя челюсть массивная, её тело очень высокое, восходящая ветвь широкая. Сочленовная головка поднята над жевательной поверх-

ностью коренных несколько выше, чем таковая у других графиурин, венечный отросток очень крупный и высокий.

Верхние резцы ортодонтные или слабо проодонтные (единственный случай в роде). Зубные ряды относительно длинные, начинаются на уровне нижней ветви скулового корня в его основании, их наклон относительно плоскости нёба выражен в наименьшей для графиурин степени. Структура жевательной поверхности почти такая же сложная, как в подроде *Aethoglis*, поперечные гребни выражены более чётко, чем в номинативном подроде, и дольше сохраняются при стирании.

Соня пышнохвостая *Graphiurus (Claviglis) crassicaudatus* (Jentink, 1888)

Синонимы. *dorotheae* Dollman, 1912.

Систематика. Типовой вид подрода *Claviglis*. Занимает в нём обособленное положение по строению примитивно миоморфной зигомасетерной конструкции.

Строение. Размеры мелкие: длина тела около 80–90 мм, длина хвоста до 70 мм. Окраска

довольно тёмная, яркая: верх и бока тела и головы однотонные буровато-кирпичные, брюхо тёмно-серое. Дистальные отделы конечностей белые. Бока морды между носом и глазным разрезом черноватые, размытое чёрное поле есть и вокруг глаз; однако это потемнение не имеет характера чётко очерченной лицевой “маски”.

Относительно короткий хвост с очень пышным волосяным покровом (рис. 35e), причём волосы одинаково длинные и на дорзальной, и на вентральной поверхности. Окраска хвоста черновато-бурая с белёсо-желтоватым налётом (из-за светлых окончаний волос).

Важнейшие особенности черепа указаны в характеристике подрода *Claviglis* (см. рис. 44). Слуховые барабаны короткие (но больше в относительном выражении, чем у *G. hueti*), с незначительно вздутым мастоидом.

Распространение. Западная Африка от западной части Ганы (Вольта), Либерии, Кот-д'Ивуар до Нигерии и Камеруна (Rosevear, 1969; Genest-Villard, 1979; Grubb et al., 1998) (рис. 37в). Предположительно связана с лесными биотопами, но в Гане обитает в зоне саванн (Grubb et

al., 1998). Возможно, обитает на о-ве Фернандо По, но, по мнению Rosevear (1969) это местонахождение может быть ошибочным.

Биология. Встречается в редкоствольных лесах, на плантациях, нередко в поселках (Rosevear, 1969). Убежища — наружные гнёзда размером с мяч среди густых ветвей или дупла старых деревьев на высоте 5–10 футов; строительный материал — сухие листья, волокна сухих “орехов”, подбираемые с земли (Sanderson, 1940). Один экземпляр был пойман в полости в железнодорожной насыпи (Robbins, Schlitter, 1985). Для размножения иногда занимает брошенные птичьи гнёзда. При неблагоприятных условиях способна впадать в довольно продолжительное оцепенение. В неволе предпочитают земляные орехи.

Род сони-полчки *Myoxus* ZIMMERMANN, 1780

Синонимы. *Glis* Storr, 1780 pro Brisson, 1762 nom.nud.; *Elius* Schilze, 1900.

Систематика. Типовой род подсемейства *Myoxinae* s.str.

Палеонтологами на основании структуры коронки коренных выводится либо из менее продвинутых *Glirudinus* и на этом основании сближается с *Muscardinus* (Bruijn, 1967; Daams, 1981; Daams, Bruijn, 1995), либо из *Paraglis* и на этом основании сближается (вместе с *Leithia*) с *Bransatoglis* s.lato (Chaline, Mein, 1972). Близость к *Muscardinus* подтверждается также генетическими данными (Benz, Montgelard, 1999), отсутствием отверстия for. sphenofrontalis (Wahlert et al, 1993). Строение мужских гениталий (Kratochvil, 1973), эмали резцов (Koenigswald, 1993) и кариология (Графодатский, Фокин, 1993) сближают род *Myoxus* с представителями *Leithiinae*, в рамках которого Storch (1995) по комплексу кранио-дентальных и генитальных признаков помещает этот род рядом с *Glirulus*. По характеру пневматизации мастоида полчки относятся к базальной радиации соневых (Potapova, 2001).

Для рода полчков в качестве действительного до недавнего времени в общем употреблении было название *Glis* Brisson, 1762. Однако оно непригодно в соответствии со статьей 11с Международного кодекса... (2000). Следующим по старшинству названием является *Myoxus* Zimmermann, 1780, имеющее приоритет всего в несколько месяцев перед *Glis* Storr, 1780. И

хотя авторы ряда сводок возражали против формального следования требованиям Кодекса (Corbet, 1978, 1984; Павлинов, Россолимо, 1987), название *Myoxus* в настоящее время получило достаточно широкое признание (Hopacki et al., 1982; Holden, 1993; Павлинов, Россолимо, 1997) и поэтому принимается здесь.

Включает 1 современный и 11 ископаемых видов.

Строение. Наиболее крупные из современных сонь: длина тела до 185 мм, длина хвоста до 160 мм, масса тела до 180 г. Островная форма *M. major* из раннего миоцена Сардинии характеризовалась гигантизмом (Agusti, 1988). Внешний вид типично “соньобразный” (рис. 45), что определяется пушистым хвостом, на вентральной стороне которого волосы с “расчёсом” на две стороны. Уши небольшие, округлые, покрыты довольно густыми волосами. Задние конечности лишь ненамного длиннее передних. Задняя ступня относительно короткая и широкая; задние мозоли на ней приблизительно одинаковой длины, обе несколько укорочены. По степени специализации ступней к лазанию по деревьям являются одними из наиболее специализированных сонь, уступая *Muscardinus* (Гамбарян, Аракелова, 1983).

Имеются парная препуциальная железа, образованная крупными сальными железами, и подошвенные железы, расположенные в подошвенных мозолях и образующие крупные клубки (Schaffer, 1940; Соколов, 1973). У самцов в

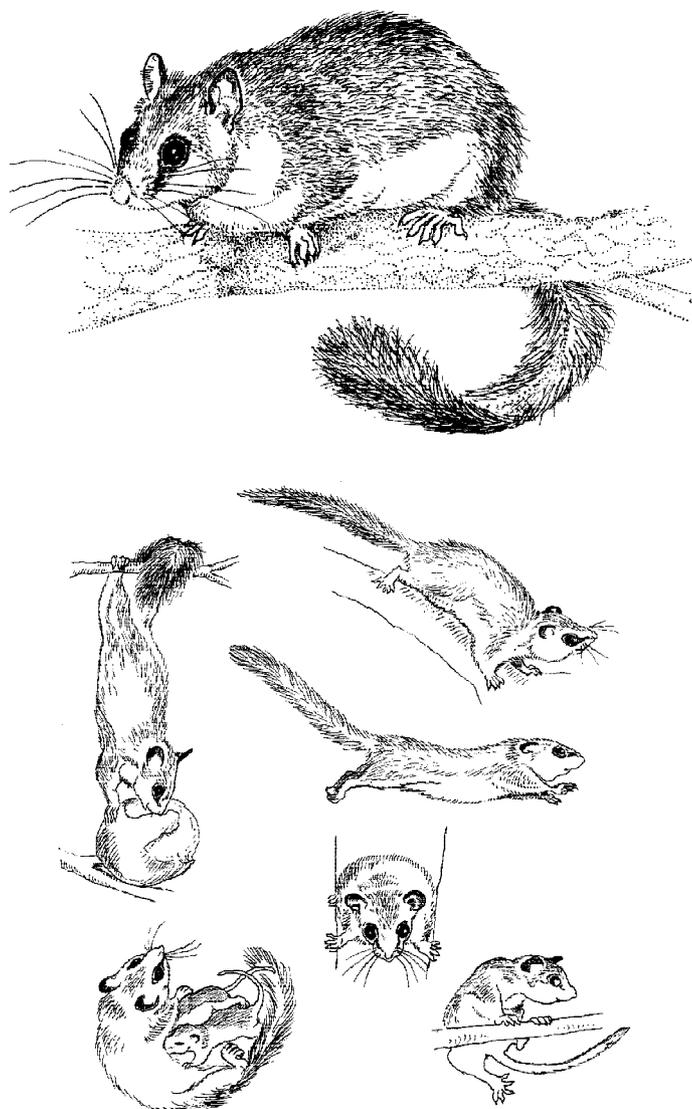


Рис. 45. Соня-полчок, *Myoxus glis* (по фотографиям И.М. Фокина, А.В. Борисенко).

прианальной области сальные железы увеличены, располагаются тремя группами, из которых дорзальные развиты относительно слабо, а вентральные очень крупные, степень их развития связана с развитием гонад (Hrabe, 1971). Железы в углах рта, в отличие от большинства других грызунов, снаружи не покрыты волосами (Скурат, 1972; Соколов, 1973).

Мех довольно длинный, пышный. Направляющие волосы (Церевитинов, 1958; Соколов, 1973) длиной 14,7 мм, с довольно резким расширением в средней части, образующим гранну. Остевые волосы длиной от 10,3 до 14,2 мм, наиболее длинные на крестце, наиболее короткие — на брюхе. Волосы растут поодиночке или парами, на 1 см² кожи насчитывается 22300 волос.

Окраска верха тела однотонная пепельно-серая с буроватым оттенком, без какого-либо

рисунка; лишь иногда вокруг глаз бывает потемнение. Низ тела белый.

Череп (рис. 46) массивный, с длинным роstralным отделом и высокой мозговой капсулой. Рельеф поверхности отчётливо выражен. Есть очень невысокие парные надглазничные и височный гребни, более чётко выражены затылочный и лямбдоидный гребни. Носовые кости (рис. 17в) с параллельными краями, в конце чуть сужаются, сзади доходят до корня скуловой дуги, в образовании боковой стенки роstrума не участвуют. Лобный отросток *os praemaxillare* короче и лобных отростков *os maxillare*, и нёбных костей. Скуловые дуги умеренно расставлены, сзади чуть сильнее, чем спереди. Скуловая дуга в свободной части широкая, высоко поднята. Скуловая кость доходит до слёзной кости. Массетерная площадка сциуроморфно-

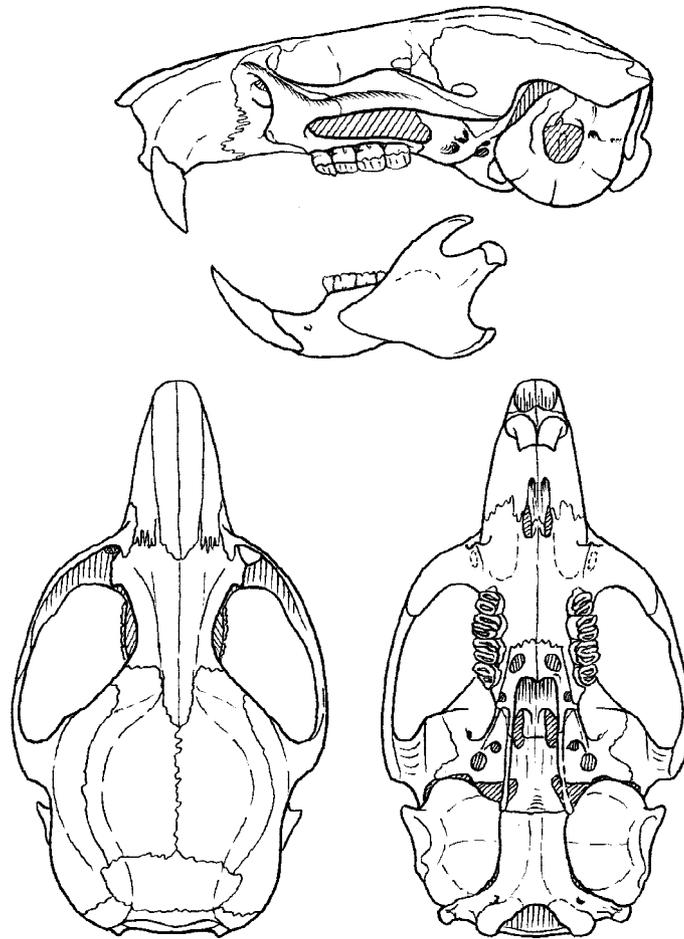


Рис. 46. Череп сони-полчка, *Myoxus glis*.

го типа (рис. 19е). Подглазничное отверстие сверху шире, чем снизу (рис. 20д), мускул через него проходит.

Костное нёбо широкое, с параллельными краями (рис. 21а). Задний край расположен на уровне середины M^3 , его крыловидные выросты практически сливаются с нёбной пластинкой. Резцовые отверстия очень короткие, не доходят даже до корня скуловой дуги. Заднечелюстные отверстия умеренных размеров, смещены ближе к заднему краю нёбной кости. Задненёбные отверстия расположены позади зубных рядов. Передний край нёбной кости проходит на уровне контакта M^1-M^2 . Крыловидные отростки *os palatinum* средней длины, в образовании дна крыловидной ямки не участвуют. Крыловидная ямка спереди узкая, сзади широкая, её латеральная стенка образована невысоким, коротким алисфеноидным гребнем с выступом, с внутренней стороны которого расположено отверстие крыловидного канала. Овальное отверстие крупное. Крылолобного отверстия *for. sphenofrontalis* нет, поскольку стапедиальная

артерия редуцирована (частично или полностью) и надглазничная ветвь выходит через глазничную щель (рис. 23,2–3). Орбитальное крыло алисфеноида может быть очень длинным (рис. 22а,б).

Чешуйчатая кость без теменной вырезки. Затылочное крыло широкое и длинное, без отверстия. Орбитальное крыло может быть либо очень коротким, либо настолько длинным, что крылья разных сторон разделены лишь очень узким участком лобной кости. Алисфеноидный отдел этой кости широкий и длинный. Височная ямка длинная и высокая, заходит не только на чешуйчатую и теменную кости, но и на межтеменную и затылочную. *Os interparietale* очень крупная. Горизонтальный участок затылочной кости широкий, контактирует с дорсальным, а не с каудальным краем затылочного крыла *os squamosum*.

Слуховые барабаны самые короткие в семействе (около 26% длины черепа), расположены ниже корня скуловой дуги и сзади не доходят до *pr. jugularis*. Большая часть эпитимпано-

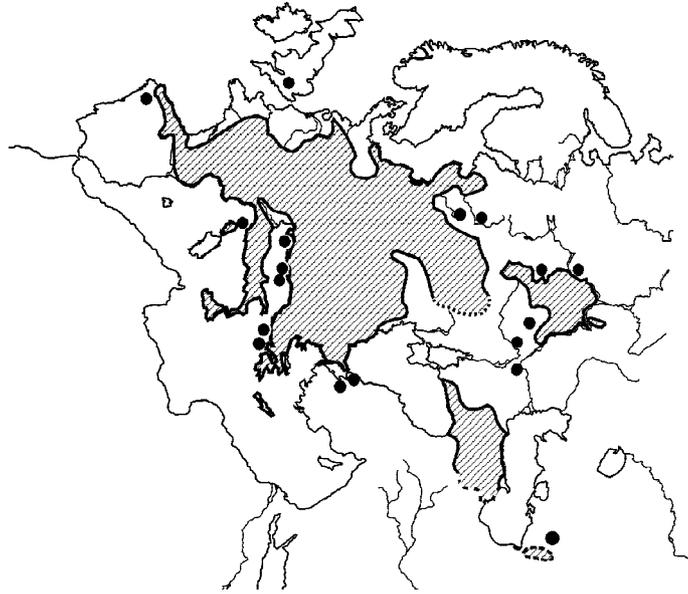


Рис. 47. Ареал сони-полчка, *Myoxus glis*.

мастоидного отдела покрыта затылочным отростком *os squamosum*. Наружный слуховой проход широкий. Мастоид практически не вздут; кроме эптитимпаномастоидной камеры, других дополнительных воздушных полостей либо нет, либо есть только верхняя мастоидная камера и неглубокие антральное и боковое впячивания (рис. 26а).

Нижняя челюсть наиболее генерализованного строения, мощная и высокая (высота челюсти составляет более половины её длины). Тело челюсти высокое. Симфизный угол сильно смещен вперёд и лежит впереди нижнего альвеолярного края резца. Нижний край челюсти плавно изогнут без резкого перегиба в основании углового отростка. Нижнечелюстной угол равен нулю или отрицательный. Начало массетерных гребней сдвинуто назад до середины M_1 . Восходящая ветвь широкая, крутая, закрывает сбоку около 2/3 коронки M_3 . Венечный отросток очень крупный и наиболее высокий. Его вершина поднята выше сочленовной головки. Сочленовный отросток относительно короткий, умеренно поднят и отодвинут назад. Сочленовная поверхность спускается на боковую сторону отростка. Угловой отросток относительно короткий, слабо дифференцирован; без отверстия. Нижний угол отогнут внутрь и расположен намного впереди верхнего.

Эмаль нижних резцов с поперечно ориентированными поясами Хантера–Шрегера, что считается архаичным признаком для семейства (Koenigswald, 1993).

Зубные ряды довольно длинные. Наклон зубных рядов небольшой. Предкоренные лишь ненамного меньше третьих коренных. Первые коренные квадратные, вторые прямоугольной формы. Жевательная поверхность плоская, её структура достаточно специфична (рис. 30б). Кроме основных, есть дополнительные поперечные гребни; в отличие от других сонь, на верхних коренных продольный лингвальный гребень не выражен: нет не только эндолофа, но и соединения протокона с постеролофом. Умеренно развита тениодонтия: гребни немного наклонены относительно продольной оси зубного ряда, на предкоренных и первых коренных чуть сильнее, чем на вторых–третьих коренных.

Головка полового члена (рис. 31а) цилиндрической формы, довольно толстая, по характеру рельефа поверхности чётко подразделена на две части (Kratochvil, 1973). Дорзальная поверхность почти вся гладкая, без шипиков и борозд; только ближе к дистальной части имеется пара небольших латеральных “полей” с очень мелкими шипиками. Напротив, вентральная поверхность изборождена длинными продольными бороздами и вся покрыта небольшими шипиками. Кость полового члена (рис. 32а) имеет форму сильно вытянутого треугольника, постепенно сужающегося от основания к концу, который несколько изогнут в сагиттальной плоскости.

В кариотипе (Zima, Kral, 1984; Графодатский, Фокин, 1993) 62 хромосомы, все двулучечие. X-хромосома — средний субме- или мета-

центрик, У-хромосома — наименьший (по сути, “точечный”) элемент кариотипа, субтело- или акроцентрик. Структурного гетерохроматина нет.

История, распространение. Один из наиболее древних современных родов соневых, известен со среднего олигоцена (Daams, Vriijp, 1995). Наиболее ранние находки (вторая половина олигоцена — начало миоцена) — на севере современной Малой Азии; возможно, это указывает на место возникновения рода. В миоценовых фаунах Европы был редок. Описано 11 вымерших видов.

Структура зубной коронки у наиболее раннего представителя (*guerbuersi*) представляет собой смесь архаичных признаков гипотетического предка данного рода и таковых современного вида (*glis*); в среднем миоцене (*apertus*) зубная коронка уже мало отличима от современной.

Начиная с середины миоцена ископаемые остатки обнаруживаются только в пределах европейской части современного ареала. В настоящее время распространён в Южной (включая острова Средиземного моря), Центральной и частично Западной Европе, Европейской части России, на Кавказе и в Закавказье, частично в Анатолии (рис. 47).

Биология. Полчки — древесные жители, населяют преимущественно широколиственные леса,

отдают предпочтение сплошным лесным массивам. В горах поднимаются до высоты 2000 м н.у.м. Убежищами служат главным образом дупла старых деревьев; наружные гнёзда строят редко.

Преимущественно растительноядны: в рационе преобладают семена и плоды древесных пород. Животные корма незначительны, но всегда присутствуют в рационе. Местами делают небольшие запасы орехов и косточек на зиму.

Активны главным образом в тёмное время суток, активность монофазная; молодые зверьки, а также взрослые при выходе из спячки и в условиях неволи нередко покидают убежище и днём. Зимоспящие, длительность спячки наибольшая среди европейских соневых.

Размножаются 1 раз в году, в помёте до 10 детёнышей (обычно 4–6). Детёныши рождаются недоразвитыми: голые, ушные и глазные отверстия закрыты, пальцы срослены.

Очень подвижны, с лёгкостью бегают как по гладким стволам, так и по тонким веткам, часто повисают на них вниз головой, цепляясь только задними ногами, прыгают с ветки на ветку на расстояние в несколько метров. Довольно агрессивны. Звуки, издаваемые полчками, разнообразны и довольно громкие, особенно в период гона.

Соня-полчок *Myoxus glis* (Linnaeus, 1758)

Синонимы. *persicus* Erxleben, 1777; *esculentus* Blumenbach, 1779; *vulgaris* Oken, 1816 nom.nud.; ? *gigli* Cuvier, 1816 nom.nud.; *avellanus* Owen, 1840; *italicus* Barrett-Hamilton, 1898; *orientalis* Nehring, 1903; *caspicus* Satunin, 1905 = *caspicus* Satunin, 1906; *spoliatus* Thomas, 1906; *meloni* Thomas, 1907; *pyrenaicus* Cabrera, 1908; *intermedius* Altobello, 1920; *tschetschenicus* Satunin, 1920; *subalpius* Burg, 1920; *postus* Montagu, 1923; *abrutti* Altobello, 1923; *minutus* Martino, 1930; *petruccii* Goodwin, 1939; *vagneri* Martino, 1941; *intermedius* Martino, 1941 non Altobello; *argenteus* Zimmermann, 1953; *martinoi* Miric, 1960 pro *intermedius* Martino; *pindicus* Ondrias, 1966; *germanicus* Violani, Zava, 1995.

Систематика. Единственный современный вид рода.

Типовое местонахождение номинативной формы уточнено как “Словения, Южная Карниола” (Violani, Zava, 1995).

Строение. Основные признаки указаны в характеристике рода.

История. Известен с раннего плейстоцена. Остатки полчка в средней Европе на протяжении плейстоцена встречаются спорадически, свидетельствуя о том, что этот вид, вероятно, время от времени исчезал в связи с похолоданиями (Horacek, 1986). Его находили вместе с типичными обитателями неморальных лесов — *Microtus agrestis*, *Apodemus* spp. На юге Европы полчок существовал в межледниковья одновременно (но не синтопно) с типичными представителями бореальной фауны — *M. gregalis*, *Dicrostonyx*.

Распространение. В своем распространении полчок, по-видимому, прочно связан с широколиственными лесами и плодовыми садами. Их неравномерное распределение на территории и определяет крайнюю мозаичность распространения этой сони на большей части ареала (см. рис. 47).

Западная граница ареала в Европе идёт от северных Пиренеев через территорию Франции, пересекая долины Гароны и Луары приблизи-

тельно на широте Гринвича. Далее граница идёт на восток до территории Лотарингии (восточная Франция), проходит через юг Бельгии и по границе Бельгии и Люксембурга. Германию западная граница ареала полчка пересекает приблизительно по линии Вуппергаль (Вестфалия) — Тевтобургский лес — Дейстер — Эльм — Хальденслебен (к северу от Магдебурга) — Аахен на Эльбе. Далее к востоку она пересекает Одер, и поворачивает на север, пересекая область Укермарк и выходя к берегу Мекленбургской бухты. По побережью Балтики граница идёт до Гданьского залива и далее на восток к Каунасу, отсюда вновь сворачивает на север и доходит до северной оконечности Рижского залива. Видимо, граница Латвии и Эстонии — северный предел распространения полчка в Европе (Огнев, 1947; Storch, 1978).

В материковой Южной Европе полчок отсутствует на большей части Пиренейского полуострова (заходя на юг до южных отрогов Кантабрийских гор и на северо-западную часть Иберийских гор) и в долине р. По (Storch, 1978). Ареал его полностью охватывает Апеннинский и Балканский полуострова, в том числе европейскую часть Турции; в Анатолии найден в окрестностях Босфора и на горе Улу-Даг (Kurmerlove, 1975; Storch, 1978; Kurtonur, 1992).

Полчок населяет многие средиземноморские острова — Корсику, Сардинию, Сицилию, Эльбу, Крк, Брач, Корчула, Хвар, Мльет, Корфу, Кефалинию и Крит; на многие из них, возможно, был завезён человеком (Carpaneto, Cristaldi, 1995).

Небольшой изолят имеется в Великобритании (графство Херфордшир) — результат интродукции из материковой Европы в 1902 г. (Morris, 1997).

В Белоруссии полчок распространён вдоль бассейна Березины, на юге республики, в Беловежской Пуше (Сержанин, 1961) и на границе с Брянской областью России. Он отсутствует в украинском и молдавском Причерноморье, в Молдавии известен из окрестностей Кишинёва, на Украине — из Киевской, Сумской, Харьковской, Житомирской и Винницкой областей; распространён по территории Карпат.

В Европейской части России северная граница ареала полчка проходит через Псковскую область. Далее к востоку эта соня распространена в долине Оки, на юге Московской области, и затем — по правобережью Оки и Волги. На левом берегу Оки восточнее Московской

области полчок найден севернее Окского заповедника, а на левом берегу Волги — в окрестностях Макарьева и немного восточнее Самарской луки. Южнее бассейна Оки полчок найден в Воронежской области, и по волжскому правобережью от юга Нижегородской области и Чувашии до Волго-Донского междуречья.

В Кавказском регионе полчок распространён, по-видимому, во всех местах с подходящими биотопами, от юга Краснодарского края и бассейна Терека до южного Азербайджана и северо-западного Ирана; отсутствует на Апшеронском полуострове. В северо-восточном Иране он обитает в окрестностях Астрабада, а также восточнее, в горах Джагатай, и западнее (Goodwin, 1940; Lay, 1967). Из Копетдага (южная Туркмения) известен по одному экземпляру (Сатунин, 1905), но возможно, что эта особь в действительности происходит из Ирана, так как других находок полчка в Копетдаге нет (Огнев, 1947).

Места обитания. В окрестностях Цюриха (Eiberle, 1977) эта соня предпочитает смешанные леса с буком, ясенем, дубом, грабом и др. Охотно обитают в молодых лесах с достаточным количеством лиственных пород. Избегают чистых хвойных лесов и насаждений отдельных лиственных пород. В Германии (Andresen, 1985; Scober, 1988) полчки предпочитают всхолмленный ландшафт со смешанным лесом, где много дуба, бука, подроста и подлеска; охотно селятся в садах и парках, не избегая соседства построек человека.

В Австрии максимум распространения полчка падает на область распространения буковых лесов по северному и западному краю Альп, а также в юго-восточных окраинных Альпах (Wetstein, 1963). Связь вида с буком выражена столь чётко, что в Нижней Австрии полчка называют “буковой мышью” (“Buchmaus”) (Spitzenberger, 1983). Находки полчков в альпийском регионе относятся к высотам между 150 м и около 1600 м, чаще всего в предгорных–низкогорных областях между 250 и 700 м (Kofler, 1979). В субальпике полчок редок, не выходит за верхнюю границу распространения бука (Spitzenberger, 1983).

Во внутренних районах Хорватии (Tvrkovic et al., 1995) полчок распространён вплоть до субальпика (высота 1670 м н.у.м.). Он довольно тесно связан с дубравами на горных склонах с карстовым микрорельефом или скальными выходами. В связи с вырубкой этих лесов

в последние годы численность и ареал полчка в этом регионе существенно сокращены. В Чехии и Словакии полчок встречается довольно спорадично среди смешанных и листопадных лесов на изреженных склонах нижнего—среднего пояса гор, попадает на высотах от 150 до 1300 м н.у.м., обычнее всего на высотах 200–600 м н.у.м. (Andera, 1986).

В Молдавии (Кузнецов, 1952; Успенский, Лозан, 1961), на Украине (Страутман, Татарин, 1949; Сокур, 1952; 1960; Татарин, 1956; Шнарович, 1959), в Белоруссии (Сержанин, 1955) излюбленные места обитания полчка — высокоствольные, часто перестойные широколиственные смешанные леса (бук, явор, лещина), дубово-грабовые и буковые леса. В таких насаждениях обычно хорошо развит подлесок, они изобилуют старыми дуплистыми деревьями, гнилыми трухлявыми стволами и пнями и всегда богаты разнообразными кормами. Поселяясь в садах, особенно в сильно запущенных, эти сони выбирают места, где фруктовые насаждения вклиниваются в лес и среди них есть старые деревья грецкого ореха, кустарники терна, а почва запускается под сенокос. Местами они придерживаются пойменных лесов, реже встречаются в елово-широколиственных и хвойных лесах, в карпатском криволесье, поясе стланцев, на полонине у границы леса.

В западных областях Украины полчки охотнее обитают в горных смешанных широколиственных лесах, чем в буковых и грабовых лесах на равнине. Молодых насаждений, чистых лесов “паркового типа” и хвойных массивов, как правило, избегают или встречаются там в виде исключения. В лесостепной Украине (Самарский, Самарский, 1980) поселяются в широколиственных и смешанных лесах, изредка в садах, виноградниках и лесополосах.

В Прибалтике (Греве, 1909, Juskaitis, 1995a) сони-полчки держатся в местах, где много дубов на известковой почве, а также в зарослях лещины и лиственных лесах по берегам рек и балкам. На границе Калужской и Тульской губ. (Капланов, Раевский, 1928) они встречены в парке, состоящем из лиственных пород с примесью хвойных; в среднем течении Оки (Окский заповедник) (Бородин, 1960) — в сосново-широколиственном лесу. В Поволжье (Попов, 1960) полчок в основном поселяется в липово-буковых лесах по волжским склонам с значительной примесью клёна, орешника, вяза и меньше осины; довольно часто встречается в

прибрежных дубравах. На Жигулевской возвышенности постоянно держится в спелых и старых липово-кленовых лесах с дубом, реже в липово-кленовых и осиновых молодняках. Два молодых зверька обнаружены однажды на береговом склоне в ежевичных зарослях по вязовому редколесью; в другом случае — на крутом склоне к Волге, поросшем одиночными дубками и рябинками и куртинами ежевики.

На Кавказе полчки заселяют все равнинные и горные местности, покрытые лесами; особенно охотно поселяются в диких фруктарниках, в фруктовых и ореховых садах, особенно старых и запущенных. На западном Кавказе (Донауров и др., 1938; Грекова, 1972; Шляхтин и др., 1987) оптимальные местообитания полчка — широколиственные леса, состоящие в основном из дуба, бука, граба, вяза, клёнов и каштана с примесью бирючины, ольхи и боярышника. Хорошо заселяют сони и тёмнохвойные леса (кавказская пихта, ель с богатой примесью бука, лещины и других лиственных пород). В более засушливых восточных районах (Сатунин, 1920; Беме, 1925; Мейер, Схоль, 1955) полчок густо населяет леса и сады по речным долинам, вместе с ними проникая далеко в степь, также встречается в пойменных джунглеобразных зарослях винограда и хмеля. В Ленкорани и Талыше (Спангенберг, 1929) полчок обитает даже в затопленных лесах, состоящих из крупных деревьев, перевитых лозами дикого винограда и плюща.

В вертикальном распространении в горных местностях полчок заходит довольно высоко. В Карпатах он поднимается до нижней границы субальпийского пояса на высоте 1300–1900 м н.у.м.; на Кавказе — до границы с альпийскими лугами на высоте 2000 м н.у.м. Правда, на Кавказе у верхних пределов леса эти сони встречаются редко и вовсе исчезают с последними деревьями бука.

Численность, структура населения. Полчок повсюду, кроме Карпат и Кавказа, немногочислен и распространён спорадически из-за отсутствия подходящих для него мест обитания. Заселение стадий и численность в них зверьков находится в прямой зависимости от обилия и разнообразия кормов и наличия убежищ.

На территории Западной Европы (Scherf, 1991) плотность населения сони в оптимальных условиях составляет 3–7 зверьков на га. В окрестностях Мекленбурга (Nemke, 1984) полчок редок, обитает отдельными изолированными по-

пуляциями. В Великобритании, Хартфордшир (Hoodless, Morris, 1993) плотность населения полчка в буковых лесах 1,7–1,8 и в смешанных — 0,6 зверьков на га. В Польше в настоящее время соня встречается главным образом в южных и восточных районах, где плотность в буковых лесах достигает 1–11 особей на га (Jurgzyszyn, 1995), очень редка на северо-западе и отсутствует в центре страны. На северо-западе полчки обитают в небольших островных лесах площадью до 10 га (Jurgzyszyn, 1997).

В Карпатах (Татаринов, 1956) сони многочисленны. В широколиственных и смешанных лесах это один из наиболее характерных грызунов. За одну ночь на 12–15 капканов попадает до 8 зверьков. Меньше их численность в криво-лесье и в лесах на равнине. В Буковине (Шнаревич, 1959) наибольшая численность отмечается в горных хвойных лесах. В Молдавии (Кузнецов, 1952; Лозан, 1959; Успенский, Лозан, 1961) численность полчка крайне неравномерна. Наибольшая плотность отмечается в центральных лесных массивах республики, где летом бывает 10–12 особей на га. На территории Лозовского лесхоза по опушке буково-ясеневого леса с подлеском плотность составляет 10,5 зверьков на га; в глубине дубово-грабового леса с подростом, расположенного в долине — 9,3 особи на га и в грабово-буково-дубовом лесу на крутом северо-восточном склоне — 5,2 зверька на га. В Беловежской Пуще (Пивоварова, 1956) эта соня весьма обычна, но численность её очень невысока. В Поволжье (Капланов, Раевский, 1928; Попов, 1960) также нередка, хотя плотность населения невелика; довольно часто встречается в прибрежных дубравах волжского правобережья.

Очень многочислен полчок на Кавказе, хотя местами распространён спорадически. В предгорьях Сев. Кавказа (Беме, 1925) численность особенно высока в восточной его части, в Хасав-Юртовском округе Дагестана. По всему Сев. Кавказу (Сатунин, 1920) он очень обыкновёнен; в горных лесах местами встречается в “громадных количествах”, местами же редок. На территории Кавказского заповедника (Донауров и др., 1938) численность сонь в различных растительных зонах весьма отличается. Даже в пределах одной зоны плотность населения неравномерна и зависит от состава древесных пород. Путём визуального учёта выяснено, что в наиболее благоприятных в кормовом отношении сплошных насаждениях диких фруктарников,

буковых и буково-пихтовых насаждениях, густо заселённых полчком, минимально обитает 30 особей на га.

В горной части Черноморского побережья северо-западного Кавказа (Грекова, 1988) сони наиболее многочисленны в перестойном субтропическом мезофильном лесу — до 50 зверьков на га. Ниже их численность в мезофильных лесах Туапсинского и Тульского районов — 40–45 экз. на га. Ещё меньше их в юго-восточной части Геленджикского района — 25 зверьков на га и в грабово-дубовых лесах Анапского и Новороссийского районов — 18 экз. на га.

В горных лесах и садах Закавказья, Малого Кавказа и Талыша полчок очень обыкновёнен. В Азербайджане (Мейер, Схоль, 1955) это один из самых многочисленных видов, обитающих в равнинных и горных лесах, в фруктовых и ореховых садах. В Ленкорани и на Талыше (Спангенберг, 1935) его плотность составляет 350–400 особей на 1 км².

Умеренные темпы размножения и высокая смертность не способствуют возникновению резких колебаний численности полчка. Обычно ежегодное пополнение популяции лишь немногим превышает её убыль. Наблюдающиеся время от времени колебания численности всегда обусловлены урожаем кормов. Отмечено, что численность “лесных” популяций, где колебания урожаев резче, более изменчива, а численность популяций садов и фруктарников более стабильна.

В природе основная масса полчков доживает до 3–3,5-летнего возраста, т.е. переживает три зимовки и погибает в течение четвёртого лета или зимы. Практически за этот период происходит полная смена популяции. Случаи доживания до пятого лета крайне редки. В Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) в 1936 г. был пойман один самец в возрасте около 4 лет с настолько стёртыми зубами, что возможность обработки пищи была ограничена. При содержании в неволе в больших вольерах, где зверькам создаются оптимальные условия (Vietinghoff-Riesch, 1960), полчки доживают до 7–9-летнего возраста. Один из таких зверьков был жив даже в возрасте старше 9 лет.

Природная популяция полчков разделяется на 4 или 5 возрастных категорий. В схеме их количественное соотношение выглядит следующим образом (Vietinghoff-Riesch, 1960): 0–11 мес. — 52 %; 11–13 мес. — 28 %; 2–3 года — 14 %; 3–4 года — 4 %; 5 лет — 2 %. Однако это соотно-

шение далеко на стабильно и смещается в ту или иную сторону как в разные сезоны, так и в различные по благоприятности условий годы. По наблюдениям в Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) в начале лета популяция в основном состоит из зверьков 1–2-летнего возраста; значительно меньше в ней 3-летних и практически нет 4-летних особей. Перед спячкой основу популяции составляют сеголетки (50–70 %). В Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) на протяжении двух отличающихся обилием кормов лет возрастной состав популяции был несколько различным (табл. 2).

Таблица 2. Возрастной состав (в %) популяции полчка в Кавказском заповеднике

Группы	Возраст	1935 г.	1936 г.
I	1–3 месяца	52	48,3
II	13–16 месяцев	28	31,9
III	25–28 месяцев	14	12,9
IV	больше 37 месяцев	6	6,9

Как правило, годовые колебания состава популяции сильнее всего обнаруживаются в численности I и II возрастных групп.

Сведения о половом составе популяции ограничены. В Молдавии (Лозан, 1959) из 43 сеголеток было 23 самца (53,4 %) и 20 самок (46,6 %). В целом (Лозан и др., 1987) самцы составляют 65 %. В степной части Украины (Самарский, Самарский, 1980) в популяции также преобладают самцы — 55,43%, весной и в первой половине лета больше всего полувзрослых зверьков, и с августа преобладают неполовозрелые. В Кавказском заповеднике из 20 крупных эмбрионов у 4 самок было обнаружено 12 самцов и 8 самок (3:2). Среди сеголеток в выборках из 60–64 особей доля самок составляла 34–37 %. Видимо, эти цифры, основанные на ловле зверьков капканами, прежде всего отражают большую активность самцов, раньше и более дружно вступающих в размножение.

В связи с этим можно отметить, что для некоторых районов Западной Европы приводятся обратные соотношения самок и самцов: 1,37:1 (Kahmann, 1965, данные по Monte Gargano), 1,8:1 (Vietinghoff-Riesch, 1960, данные по Deister).

Годовая смертность очень высока и составляет приблизительно 70 %. Наибольшей элиминации подвержены сеголетки и зверьки старше

3-х лет. В Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) сеголетки перед залеганием в спячку составляют 48,3–52 % популяции, зверьков годовалого возраста остаётся лишь 28–31,9 %. Почти полностью вымирает IV возрастная группа. Массовая гибель и тех и других происходит во время зимней спячки. И слишком молодые, и слишком старые зверьки не набирают достаточного запаса жировых веществ и погибают к концу спячки от дистрофии. Во время зимы элиминации подвергается от 30 % до 50 % популяции, причём 2/3 погибших составляют сеголетки.

Участок обитания. Зверьки обитают на сравнительно небольшой территории, проявляя привязанность к своему участку. Кольцевание сось с 1948 г. по 1956 г. в Сев. Рейне и Вестфалии (Vietinghoff-Riesch, 1960) показало, что в течение 2–4 лет, а нередко и всей жизни зверёк живёт на площади 15–20 га. На протяжении 9 лет лишь в 175 случаях из 1079 была отмечена смена участка. Средняя удалённость новой обитаемой территории от старой составляла 175 м. Наибольшие расстояния ухода зверьков от места кольцевания отмечены в трёх случаях: это — молодая самка, зарегистрированная через 12 мес. в 2800 м от места кольцевания; старая самка, ушедшая за 11 мес. на 1200 м, и старая самка, найденная через 24 мес. в 990 м от места кольцевания. По наблюдениям в южном Гарце (Schulze, 1970) молодые самцы расселяются на расстояние до 1700 м и самки до 1500 м от материнского гнезда.

В северной Моравии повторные находки меченых животных располагались в следующих границах: 50–100 м — 9 животных, 101–200 м — 2, 201–300 м — 3, 301–400 м — 1, 501–600 м — 1, 601–700 м — 2, 1100 м — 1. Средний поперечник участка оценивается в 200 м (Gaisler et al., 1977). Ясное ограничение участка отсутствует.

Вместе с тем, определённая подвижность в окрестностях своего участка достаточно характерна для полчка (Bieber, 1995). Зверьки, особенно в период пика численности, способны преодолевать несколько десятков метров открытого пространства. Этого оказывается достаточно для снятия эффекта пространственной изоляции в мозаичных местообитаниях.

В пределах обитаемого участка зверьки постоянно меняют место жительства, перемещаясь на расстояние до 700 м (табл. 3). Причины поисков нового убежища разнообразны: загрязнённость гнезда, его заражённость эктопаразитами,

Таблица 3. Перемещения полчков внутри индивидуальных участков в Сев. Рейне–Вестфалии (по: Vietinghoff-Riesch, 1960) и Беловежской Пуще (по: Голодушко, 1959)

Северный Рейн – Вестфалия			Беловежская Пуща	
Место регистрации	Число особей	Срок регистрации со времени кольцевания	Число особей	Срок регистрации со времени кольцевания
В месте кольцевания	4	2 экз. через 10–14 дней 1 экз. через 2 месяца 1 экз. через 10,5 месяцев		
До 100 м от места кольцевания	13	6 экз. в течение 1 месяца 3 экз. через 10–11 месяцев 4 экз. через 2–3 года	2	1 экз. через 2 недели 1 экз. через 1 год
От 100 м до 200 м от места кольцевания	4	2 экз. через 4–10 дней 1 экз. через 2 месяца 1 экз. через 9 месяцев	1	1 экз. через 1 месяц
В 700 м от места кольцевания	3	1 экз. через 5 дней 2 экз. через 3 года		

поиски партнёра в период спаривания, угроза опасности, драки в брачный период.

Подвижность самцов и самок, выражающаяся в частоте смены убежища и длине кочёвок, очень различна. Самки значительно более привязаны к гнезду, случаи их перемещений регистрируются в полтора раза реже, чем передвижения самцов. Длина кочёвок у самок также меньше, чем у самцов и составляет в среднем 30 % от длины кочёвок последних.

Для полчков характерны ежесуточные ночные перемещения зверьков в поисках пищи с возвращением к утру в прежнее убежище. Эти местные кочёвки нередко совершаются за пределами обитаемого участка, зверьки могут уходить на расстояние 1–2 км от гнезда (Vietinghoff-Riesch, 1960; Успенский, Лозан, 1961).

Периодические неурожаи кормов вызывают массовые переселения сонь. В Карпатах (Сокур, 1960) они связаны с неурожаем бука, в Ленкорани (Спангенберг, 1935) — дуба и железного дерева. Местом массового скопления зверьков в этих случаях становятся сады и виноградники.

Убежища. Убежищем полчку чаще всего служат дупла по преимуществу старых деревьев самых разнообразных пород — осины, вётлы, осокоря, бука, грецкого ореха, яблони, груши и т.д.

На Кавказе (Беме, 1925) из 30 найденных гнёзд 29 помещались в дуплах. В Молдавии (Куз-

нецов, 1952) зверьки предпочитают поселяться в дуплах, расположенных в половину высоты дерева и имеющих узкое входное отверстие. В Волжско-Камском крае (Попов, 1960) убежище сони однажды было найдено в дупле с входным отверстием в 4 см на высоте 1,5 м от земли: верхняя часть дупла была занята летучими мышами, сам грызун жил в нижней его части.

Иногда зверьки строят наружные гнёзда, укрепляя их в кронах деревьев и кустарников. В Буковине (Шнаревич, 1959) такие гнёзда нередко располагаются в густых кустарниковых изгородях. На Кавказе (Беме, 1925) одно гнездо найдено в развилке куста лещины на высоте 4–5 м над землёй.

Часто для устройства убежища полчок использует старые гнёзда птиц — сорок, ворон и хищников. Нередко поселяется в гайнах. В Буковине (Шнаревич, 1959) на площади 1,5 га из 22 найденных беличьих гнёзд 4 были заняты белками, а 5 — полчками. Охотно используют сони и искусственные гнездовья, развешанные для привлечения птиц-дуплогнёздников.

В некоторых случаях сони поселяются в несложных самостоятельно вырытых норах, расположенных среди корней деревьев. В горных и каменистых местностях они нередко живут в расщелинах скал и в нишах среди камней, даже в небольших пещерах на расстоянии нескольких десятков метров от входа (Scaravelli,

Bassi, 1995). В южной Осетии (Огнев, 1947) зверёк однажды был найден в каменистом ущелье в маленькой пещерке в скале. На территории Волжско-Камского края (Попов, 1960) полчки живут в трещинах скал по каменистым склонам волжских берегов.

Постоянны случаи поселения полчков в жилье человека. Они устраивают гнёзда в камышовых крышах, в глинобитных стенах, под крышами на чердаках построек. На Кавказе однажды (Гептнер, 1932) гнездо сони было обнаружено под накатом действующей мельницы.

Гнёзда, находящиеся в укрытиях, представляют собой мягкую выстилку, состоящую из древесной трухи, сухих листьев, травы, растительного пуха и т.д. Свободные гнёзда шарообразной формы сооружаются из сухих веток и листьев. Диаметр гнезда колеблется от 22 до 26 см. Внутренняя часть его выстлана соломинками, травинками, сухими мягкими листьями, зачастую пухом тополя, мхом. Небольшое входное отверстие расположено сбоку.

Для зимних убежищ сони выбирают места, защищённые от больших колебаний температуры и проникновения влаги. Очень часто зимуют в норах, для тепла забивая ход норы сухими листьями, или под корнями старых сухих деревьев и пней на глубине 1–1,5 м. Постоянными местами зимовок оказываются дупла больших старых деревьев, куда полчки натаскивают сухие листья и мох, и где они зарываются в древесную труху. Свообразные зимовочные убежища наблюдаются у полчков в Ленкорани (Спангенберг, 1929). Они используют старые ветлы, у которых вся внутренняя прогнившая часть наполнена трухой. Зверьки прорывают труху сверху и залегают в спячку в самом нижнем её слое или под ней в земле на глубине 0,5–1 м. В Молдавии и на Кавказе полчки постоянно проводят зиму в самых неожиданных местах: в кучах сухих листьев, во мху, в скирдах сена, в расщелинах скал, в камышовых и осоковых крышах строений, в погребках и подпольях. Во всех этих случаях зимние убежища хорошо утеплены сухими листьями, мхом и т.д.

Питание. Полчок по преимуществу растительнояден. Вместе с тем в рационе всегда присутствуют объекты животного происхождения, они, видимо, имеют существенное значение в питании сонь. В Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) растительная пища встречается в 75,6 % желудков, а животная в 23,4 % (данные по 265 желудкам). На территории Вол-

жско-Камского края (Попов, 1960) остатки насекомых обнаружены в 1 желудке из 5 исследованных (20 %).

Пища полчка очень разнообразна. Преобладают “маслянистые” корма: жёлуди, буковые орешки, лещина, грецкие орехи, каштаны, липовые “орешки”, семена граба, железного дерева, ели, косточки разнообразных плодов. Все это сони начинают есть ещё в незрелом состоянии. В Закарпатской обл. Украины (Колушев, 1953) осенью отмечено питание полчков хранящейся в початках кукурузой. Вторая группа кормов — “водянистые” корма: мякоть абрикосов, персиков, слив, груш, яблок, черешни, винограда, айвы, алычи, ягоды шелковицы, черники, малины, ежевики, мушмулы, ожины, грибы, кора молодых побегов лиственных (ветла, алыча и др.) и хвойных (пихта, ель) деревьев, листья клёна, липы, дуба, бересклета, алычи и др. Плодами фруктовых деревьев сони начинают питаться задолго до их созревания. У незрелых фруктов выгрызают косточки; по мере созревания начинают есть мякоть, всегда оказывая предпочтение более зрелым, сочным и сладким плодам. Наконец, в рацион входят и животные корма: различные насекомые и их личинки, слизни, гусеницы, многоножки, яйца и птенцы мелких воробьиных птиц, иногда взрослые птицы, изредка мелкие насекомоядные и грызуны.

В лиственных лесах северо-западной Испании (Gigirey, Rey, 1998) в желудках 32 сонь жёлуди дуба и орехи составляли 86,5% сухого веса их содержимого; остатки ягод ежевики — 10,2%, зелёные части растений — 3,3%. Остатки насекомых встречались часто, но в очень небольшом количестве — 0,01%. В Ленкорани (Спангенберг, 1929) весной отмечено массовое поедание майских жуков. В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) в период гнездования зарегистрированы случаи разорения гнёзд чёрных дроздов; на зап. Кавказе (Петров, Курдова, 1961) — больших синиц. В Черногорье на полонине (Страутман, Татиринов, 1949) сони пьют сыворотку из корыт-поилок скота. В Центральной России (Капланов, Раевский, 1928) зверьки, забираясь в жилые помещения, расположенные в лесу, поедают продукты; они “имеют пристрастие к молоку” и постоянно тонут в крынках.

Состав пищи и соотношение отдельных компонентов отличаются не только в разных местностях, но даже в соседних биотопах и существенно меняются по сезонам года. Типично, что во всех случаях в первую очередь пи-

щей становятся наиболее массовые и доступные корма. Так, в Молдавии, на Украине и на Кавказе, богатых широколиственными лесами, фруктарниками и садами, в массе поедаются различные плоды орехоносов и фрукты; в Белоруссии — жёлуди, буковые орешки, семена ели. В Прибалтике наиболее обычные корма — орехи лещины и жёлуди; на территории Волжско-Камского края — жёлуди, орехи лещины, липовые “орешки”. В Кавказском заповеднике состав пищи полчка на северных и южных склонах главного хребта в разных растительных ассоциациях различен. На южных склонах преобладает группа маслянистых кормов (54,1%), из них: орехи бука — 44,7%, грецкие орехи — 8,2% и лещина — 1,2%. Среди водянистых кормов (45,9%) в больших количествах поедаются плоды груши — 27,2% и черешни — 12,9%, яблоня и алыча в пищу не употребляются. На северных склонах полчок поедает маслянистые и водянистые корма примерно в одинаковых количествах (50,8% и 49,2%). Отсутствие грецкого ореха возмещается большим количеством лещины (17,2%). Из водянистых кормов предпочтение отдается плодам яблони (21,9%); черешня и груша поедаются реже (0,9% и 13,7%).

Сезонная смена кормов связана с фенологией растительной ассоциации и в значительной мере определяется ею. В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) весной и в начале лета основу пищи сонь составляют прошлогодние запасы корма и сохранившиеся на земле плоды орехоносов. С конца мая зверьки переключаются на питание свежими плодами фруктовых деревьев. В течение всего лета различные фрукты имеются в изобилии за счёт постепенно созревающих диких и садовых культур. Со второй половины лета в составе пищи появляются плоды орехоносов. Осенью эти маслянистые корма (желуди, буковые орешки, лещина, грецкие орехи, семена граба, ядрышки косточек черешни, вишни, сливы, абрикоса) составляют основу питания сонь.

В Кавказском заповеднике сезонная смена кормов выглядит следующим образом (Донауров и др., 1938). Во второй половине июня основа питания — созревшая черешня и прошлогодние запасы буковых орешков (30%); к концу июня появляются семена незрелых яблок (10%). В первой половине июля питание становится более разнообразным: черешня — 22,2%; яблоки — 26,0%; много груши; прошлогодние запасы буковых орешков кончаются (3,7%); больше,

чем в остальные периоды, зелёных частей растений (22,2%). Во второй половине июля основу питания составляют плоды груши (48,0%) и яблони (36,0%); зелёные части растений всего 1,0%. В первой половине августа поедает много груши — 37,5% и меньше яблок — 12,0%; появляются буковые орешки — 31,3%. Во второй половине августа питается в основном буковыми орешками (88,9%), а фруктов поедает меньше (11,0%). В первой половине сентября большей частью поедает плоды орехоносов: бук — 48,5%, лещина — 24,1%; груши и яблоки — всего 3,4% и 13,7%; зелёных частей растений — 10,3%. Во второй половине сентября рацион почти такой же: бук — 49,2%, лещина — 20,0%, появляется грецкий орех — 9,2%; груши и яблоки — 15,4% и 4,6%; зелёных частей растений очень мало (1,6%). В первой половине октября поедаются почти исключительно плоды орехоносов: бук — 85,8%, грецкий орех — 7,1%; из фруктов только груши — 7,1%.

В целом со времени весеннего пробуждения до второй половины августа пища сонь на 65,9% состоит из водянистых кормов, всего на 10,8% — из маслянистых и на 23,3% — из животных объектов. Со второй половины августа до наступления спячки 60% пищи составляют маслянистые корма; 12,9% — водянистые и 27,1% — животные. В Ленкорани (Спангенберг, 1929) в конце мая — начале июня полчки питаются нежной корой молодых побегов ветлы и алычи, зелёной алычой и ягодами шелковицы. С половины июня основной пищей становятся семена железного дерева и в конце июня незрелые грецкие орехи. В июле сонь поедает незрелые яблоки и виноград. Виноградом питаются вплоть до его уборки в середине октября. Позже едят жёлуди, буковые орешки, айву, мушмулу и ягоды ожины. В конце октября и начале ноября вновь наблюдается объедание коры ветлы и алычи.

Животную пищу на всём ареале полчок использует на протяжении всего активного периода более или менее равномерно.

Запасание корма на зиму, видимо, не носит массового характера и более обычно для местностей с мягким климатом, где спячка прерывиста. Наличие в питании после весеннего пробуждения прошлогодних плодов орехоносов, нахождение в дуплах свежеразгрызенных орехов, способность переносить корм во рту на значительные расстояния могут быть косвенными показателями возможности запасания пищи. В

Молдавии (Сокур, 1960; Успенский, Лозан, 1961) собирает орехи, косточки плодовых деревьев; на Кавказе (Беме, 1925; Донауров и др., 1938) в основном орехи лещины. В Австрии (Koenig, 1960) нередки случаи запаса орехов и различных косточек в гнёздах птиц. Один зверёк сделал запас из 200 желудей, косточек яблок, кусков хлеба, кекса, 2 корковых пробок и огарков свечей в 0,5 м от зимовочного гнезда под крышей дома. В другом случае запас, найденный под порогом дома, состоял из 3/4 ведра каштанов.

При кормлении в неволе (Татаринев, 1956; Попов, 1960; Грекова, 1972) полчок предпочитал морковь яблокам, особенно охотно ел груши сорта Бера, поедая молодые листья клёна, липы, дуба, бересклета и жёлуди. Были случаи поедания ослабленных собратьев, живых воробьёв, свежеебитых домашних мышей.

Количество потребляемой полчком пищи весьма велико. В Кавказском заповеднике средний суточный рацион полчка составлял 21,2 г маслянистых кормов или 42,8 г водянистых. Один зверёк за сутки съедает 23,2 г буковых орешков или 19,2 г лещины, или 52,9 г яблок, или 33,0 г груш. В Азербайджане (Алекперов, 1947; Мейер, Схоль, 1955) в среднем в сутки соня съедает 8–12 г маслянистых кормов и 20–30 г водянистых. Две сони в течение трёх месяцев (июнь-август) съели 1479 орехов лещины, 53 яблока, 96 груш, 231 ягоду винограда, 22 жёлудя, 113 плодов алычи, 227 ягод шелковицы, 398 ягод ежевики, 155 г белого хлеба, кроме того, они постоянно обгрызали кору молодых побегов.

Суточная активность. Полчок — животное тёмного времени суток. Однако сроки суточного ритма зависят не столько от длительности дня и ночи, сколько от сезона года, фазы эндогенного и репродуктивного циклов, условий местности и погоды.

Взрослые зверьки в летние месяцы покидают дневные убежища после захода солнца и возвращаются в них на рассвете. Наступление вечернего пробуждения, начало дневного отдыха и количество суточного активного времени очень изменчивы индивидуально и в большой степени определяются погодой. Находившиеся под наблюдением в Сев. Рейне (Vietinghoff-Risch, 1960) 4 сони покинули своё убежище 15 июля в 20 ч. 28 мин., на 40 мин. позже, чем 14 июля, и прекратили деятельность утром 16 июля между 5 и 9 час. Вечером 16 июля они стали активны лишь

около полуночи. В другом случае, 4 июля, зверьки начали поиски дневного убежища уже в 2 ч. и в 3 ч. последний из них погрузился в дневной сон. Также и вечерний выход каждого зверька из гнезда протекал по разному и нередко оказывался весьма длительным; между первым появлением сони в отверстии убежища до её выхода часто проходило около 30 минут.

Исследования суточного ритма биоэнергетики сонь (Gebczynski et al., 1972; Kayser, Hildwein, 1969) путём сопоставления уровня жизнедеятельности зверьков с количеством потребляемого кислорода, показало что со времени максимальной активности (20–24 часа) до её затухания (6–8 часов) сони используют на 33–45% больше кислорода, чем в остальное время суток. Основным фактором, определяющим количество потребляемого кислорода, служит температура: при +10° оно вдвое меньше, чем при +20°. У постоянно активных и впадающих в дневное оцепенение зверьков циркадный ритм потребления кислорода несколько различен.

Активность полчка в природе носит монофазный характер. Правда, их деятельность в течение ночи раздроблена, зверьки перемежают её сном, длящимся иногда до 30 мин., однако смена фаз отдыха и бодрствования нерегулярна и их длительность весьма изменчива. Максимальную деятельность сони проявляют в первые часы после пробуждения, находясь в активном состоянии непрерывно несколько часов подряд. Позже периоды деятельности сменяются фазами отдыха. Содержавшиеся в неволе во Франции (Saint-Girons, 1966) 2 самки в мае были активны непрерывно с 19 до 2 час.; позже, к утру, наблюдалось чередование непостоянных по длительности периодов деятельности и более кратковременных, но тоже различных по времени фаз отдыха.

Несмотря на ночной образ жизни, для полчков весьма характерна также и дневная деятельность. В первое время по окончании спячки и осенью перед её началом обычны выходы из убежища после полудня. Весной на светлое время суток приходится 20–30% активной деятельности. Известны случаи встреч бодрствующих в дневные часы зверьков в разгар лета. Свои перекочевки, связанные с урожаем кормов, полчки также часто совершают днём. Постоянно во второй половине дня покидают убежище зверьки и в зимние месяцы, во время перерывов спячки. Очень обычна дневная деятельность для сеголеток. Начинающие выходить из гнезд

да молодые постоянно встречаются в светлое время суток; свои перемещения в период расселения и поисков мест обитания они также совершают днём.

При содержании сонь в неволе в окр. Вены (Koenig, 1960) в больших вольерах в естественных условиях перерывы в дневном сне в летнее время были обычным явлением. Все зверьки постоянно выходили днём испражняться, есть и пить. Чем более ручным был зверёк, чем безопаснее он себя чувствовал, тем меньше он боялся света, хотя и не выносил ярких солнечных лучей. Прирученные сонь даже спаривались в дневное время.

При исследовании ритмов динамики веса тела и различных органов (надпочечников, семенников, печени, слюнных желёз), а также ритмов потребления пищи и воды, двигательной активности и температуры тела, установлено, что при таком же световом режиме (по 12 часов светлого и тёмного времени) и внешней температуре +21° происходят циклические изменения — инфраданные ритмы с длительностью цикла от 1 до 3 месяцев. Эти ритмы не связаны с циркадными (Rothwell, Stock, 1986), сохраняются и при постоянном освещении такой интенсивности, при которой циркадная система разрушается.

Изменение структуры фотопериодов — отношение светлого и тёмного времени 18:6 и 6:18 часов — не влияют на характер инфраданных ритмов. Но их периодичность меняется при колебаниях внешней температуры: так, при температуре +13° длительность периода увеличивается до года. Исследование состояния генеративной системы самцов в различных фазах инфраднного цикла показало, что эта цикличность не зависит от изменений репродуктивной системы и имеет эндогенное происхождение. Выказывается предположение, что инфраданные ритмы являются ускоренными циркадными ритмами (Mrosovsky et al., 1980; Joy et al., 1980; Joy, 1981).

Спячка. Состояние, в котором зверьки находятся в холодное время года, — настоящая спячка со всеми признаками гипотермии: температура тела, составляющая обычно 36,8°–38,1°, при внешней температуре 0°–+1,5° падает до 2,2°; дыхание становится нерегулярным и редким — 0,5–8 дыхательных движений в минуту.

Основным фактором, определяющим сроки и состояние зимней спячки этих сонь, оказываются сезонные изменения температуры

(Jallageas, Assenmacher, 1984; 1986 a,b,c; Jallageas et al., 1989). При содержании зверьков в естественных условиях спячка длилась с октября по февраль, занимая 34% времени года. При фотопериоде 12:12 часов тёмного и светлого времени и естественной внешней температуре параметры спячки не менялись. В том же режиме освещения, но в условиях постоянно низкой температуры (+5°–+7°) длительность спячки увеличивается до 44% годового времени. Одновременно наблюдается нарушение сроков спячки: в июле соотношение активных и находящихся в летаргии зверьков составляет 1:1, в сентябре, декабре, январе зимоспящих зверьков на 30% больше, чем активных. В условиях того же фотопериода, но при постоянной температуре +24° спячки сокращается до 4% годового времени, нормальная зимняя спячка отсутствует, лишь у немногих зверьков наступает временная, на несколько дней, летаргия с понижением температуры тела до 20–25°. В этих экспериментах также установлено, что ни кастрация, ни тиреоидэктомия не влияют на годовой цикл спячки.

На основании других экспериментальных исследований высказывается предположение, что на эндокринную систему, изменения которой переводят животное в состояние подготовки и наступления спячки, влияет длительность светового дня. Низкие же температуры обуславливают, главным образом, характер спячки (Koenig, 1960; Kayser, Hildwein, 1969, 1970).

Вероятнее всего, данные этих экспериментов не находятся в противоречии, поскольку, видимо, оба фактора — внешняя температура и структура фотопериода — служат решающими экзогенными стимулами годового цикла активности сонь. Влияние этих факторов осуществляется опосредованно путем изменения содержания гормонов в плазме крови.

В эксперименте выяснялась сопряженность температурного режима зимней спячки с уровнем содержания тироксина и тестостерона в плазме крови (Jallageas, Assenmacher, 1986a,b,c; Jallageas et al., 1989). В естественных условиях уровень тироксина и тестостерона в плазме крови меняется в течение года монофазно с максимальным их содержанием в июне–июле и минимальным при подготовке к спячке. Эта цикличность сохраняется при фотопериоде 12:12 часов светлого и тёмного времени. Вместе с тем при содержании зверьков в естественном освещении, но при постоянной температуре +24° указанные сезонные изменения концентрации

гормонов полностью нарушались. Так, средний уровень тестостерона у самцов в условиях высокой температуры выше, чем у самцов, содержащихся при низкой температуре. Уровень тироксина, напротив, падает при нахождении зверьков в условиях высокой температуры. Зверьков, находящихся в состоянии нормальной спячки при температуре +10° в конце февраля – начале марта переводили на содержание при температуре +24°. Быстрая смена температурного режима стимулировала деятельность щитовидной железы и резкое повышение содержания тироксина в плазме крови. Уровень гормона был максимальным в течение 7 дней, но при двухнедельном содержании в указанных температурных условиях снизился до нормального. Вероятно, годовой цикл концентрации тироксина в плазме крови, возникающий вследствие сезонных изменений внешней температуры, индуцирует, в свою очередь, годовой цикл концентрации тестостерона. И поскольку тироидные циклы определяют активность семенников, очевидно, что сезонные изменения температуры участвуют в регуляции нейроэндокринных циклов.

Исследование влияния температуры и концентрации глюкозы на секрецию инсулина В-клетками поджелудочной железы показало, что во время спячки средний уровень глюкозы в крови колеблется от 54±13 до 29±9 мг/100 мл. Концентрация инсулина в плазме крови составляет 65±11 мкЕд/мл. При спонтанных пробуждениях с повышением температуры тела от 17° до 37° уровень глюкозы увеличивается с 54±11 до 129±8 мг/100 мл; концентрация инсулина быстро повышается от 131±32 мкЕд/мл при 17°, до 365±101 мкЕд/мл при 26°, а затем снижается до 91±25 мкЕд/мл при 27°.

В опытах с перфузией В-клеток от зверьков, находящихся в состоянии оцепенения, при концентрации глюкозы 80 мг/100 мл секреция инсулина была низкой. Начиная с температуры 15° повышение концентрации глюкозы до 300 мг/100 мл стимулировало секрецию инсулина. Максимальный уровень секреции зарегистрирован при 30°. Далее, при 37° выделение инсулина сокращается почти в 1,5 раза. Высказывается предположение, что в В-клетках у зимоспящих зверьков при повышении температуры идёт “процесс акклиматизации”, связанный с изменениями молекулярных механизмов клеточных мембран (Castex et al., 1984a).

В эксперименте теми же авторами (Castex et al., 1984b) исследована зависимость уровня

секреции инсулина от состояния гибернации. У зверьков, впадающих осенью в спячку, в одном случае глубокую, в другом поверхностную, обнаружены существенные различия в секреции инсулина В-клетками поджелудочной железы при весеннем пробуждении. К этому времени содержание в плазме крови глюкозы составляет у зверьков первой группы 108 мг/100 мл и второй — 90 мг/100 мл; содержание инсулина в плазме крови, соответственно, 35 мкЕд/мл и 69 мкЕд/мл, и в поджелудочной железе — 150 мкг и 34 мкг. Таким образом, чувствительность В-клеток к глюкозе при глубокой спячке значительно выше, и секреция инсулина много больше, чем при поверхностном сне.

Подготовка к спячке сопровождается ожирением зверьков. В Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) осенью относительный вес (0,63) размножавшихся самок увеличивается на 16% по сравнению со временем лактации; относительный вес (0,83) размножавшихся самцов — на 43%; годовалых яловых самок (0,55) — на 20%. Относительный вес сеголеток к моменту спячки составляет 0,34. За время спячки взрослые зверьки теряют от 22% до 41,5%, сеголетки — до 55% веса.

Сезонные изменения веса тела в норме имеют двухфазный характер со значительным увеличением веса весной и осенью и определённой стабилизацией летом. В световых условиях 12:12 тёмного и светлого времени изменения веса тела приобретают монофазный характер с максимальным его увеличением осенью перед спячкой. При содержании зверьков в условиях того же фотопериода, но либо при постоянной низкой температуре (+5°–+7°), либо постоянной высокой (+24°) указанная периодичность изменения веса пропадает.

При содержании зверьков в условиях недостатка пищи (Melnyk, 1979) циклы изменений веса тела сохраняли динамику, свойственную условиям нормального питания. Таким образом, регуляция колебаний веса тела не зависит от достаточности кормления, но осуществляется эндогенным осциллятором.

В эксперименте установлено, что годовой цикл изменений веса тела не нарушается при тиреоидэктомии, но исчезает при кастрации (Jallageas, Assenmacher, 1986 б,в).

Для выяснения уровня зависимости метаболизма от спонтанного потребления пищи соням предлагались на выбор углеводный, белковый и жировой корм. В первую очередь сони

стали поедать источник углеводов, затем увеличилось потребление жиров. Количество белковой пищи повысилось незначительно. Суточное потребление углеводов составляло от 7,76 Ккал до 57,76 Ккал; белков — от 0,01 Ккал до 6,20 Ккал; жиров — от 0,3 Ккал до 79,99 Ккал. Повышенное потребление указанных пищевых компонентов в разной степени коррелирует с активизацией целой группы ферментов (Schaefer et al., 1978).

Время спячки меняется по ареалу в зависимости от широты местности. Прекращение активного периода в различных частях ареала зарегистрировано с последних чисел сентября до середины ноября; весеннее пробуждение — с первой декады мая до середины июня. Таким образом, длительность спячки составляет от 6 до 8,5 месяцев, т.е. больше, чем у других видов сонь. В разных местностях наблюдались следующие сроки спячки (табл. 4).

Таблица 4. Сроки спячки полчка в разных регионах

Местности	Начало спячки	Конец спячки
Западная Украина	Конец октября (последняя встреча 17.10)	Середина мая (первые встречи 14–15.05)
Молдавия		1 декада мая
Поволжье	Последняя встреча 25.09	Первая встреча 8.06
Кавказский заповедник	Массовое во II декаде октября (последняя встреча 16.10)	Массовый во II декаде июня (первая встреча 9.06)
Азербайджан	Конец октября	Конец апреля — начало мая
Ленкорань	15.09–15.10	Массовый в середине июня (первые встречи в конце мая)

Показательно, что зверьки перестают быть активными, когда ещё совсем тепло и пища бывает в изобилии, и возобновляют деятельность, когда устанавливается летняя погода и в некоторых местах появляются уже первые, правда, ещё незрелые плоды. По наблюдениям в неволе в Сев. Рейне (Vietinghoff-Riesch, 1960) температуры, при которых начинается и кончается спячка, крайне непостоянны. Зверьки впадают в оцепенение осенью чаще всего при температуре +16°–+20°, хотя нередко случаи засыпания в интервале температур от +5° до +29°. Весеннее пробуждение наступает при температуре +11°–+29°, но чаще при +18°–+23°.

Период прекращения и начала активного сезона в каждой популяции весьма растянут. Внутренняя готовность к спячке или весеннему пробуждению у отдельных особей разного пола и возраста формируется в разное время.

Среди зверьков, находившихся под наблюдением в Сев. Рейне в течение четырех лет (Vietinghoff-Riesch, 1960) у 4 взрослых самцов первое пробуждение от спячки отмечено на протяжении трёх месяцев между 1 апреля и 1 июля, чаще с 11 по 28 мая; пробуждение 6 взрослых самок происходило с 4 апреля по 1 июля, чаще с 15 апреля по 18 июня; 4 годовалых самца одного помёта вышли из спячки 24, 29 апреля, 28 мая и 14 июня. В целом у взрослых самцов спячка длилась 250 дней, у взрослых самок — 265 дней и у молодых — 198 дней.

Наблюдениями в Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) выяснено, что первыми, в первой половине июня, выходят из спячки годовалые самцы; прекращают свою деятельность они в первой половине сентября, находясь, таким образом, в активном состоянии 85–90 дней. Вслед за ними, в конце июня — начале июля, просыпаются взрослые самцы. Они заканчива-

ют свой летний цикл, длящийся 90–95 дней, в последних числах сентября. Взрослые самки появляются в первых числах июля и уходят в спячку в двадцатых числах сентября, пробыв в активном состоянии 80 дней. Короче всего летний период у годовалых самок, не достигающих половой зрелости; они выходят из спячки в последних числах июня и перестают встречаться через 60–70 дней, в конце августа. Дольше всего осенью, до середины октября, деятельны сеголетки.

Характер спячки зависит от климатических условий местности. При содержании в неволе при естественных климатических условиях (Eisentraut, 1956) выяснено, что каждое повышение внешней температуры до +1°–+5° сопровождается пробуждением зверьков, во время которого они обязательно питаются. Очевидно, что по ареалу в местностях с суровой зимой,

спячка полчков глубока и непрерывна. В условиях мягкого климата с постоянными зимними оттепелями, видимо, имеют место периодические перерывы в спячке, когда зверьки более или менее длительное время ведут активный образ жизни.

Полчки устраиваются на зимовку в одиночку и группами по 3–4 и даже 8 особей. Состав таких групп может быть различным: это или самка с поздним выводком, или группа молодых обоего пола, иногда среди них встречаются и взрослые самцы.

Помимо настоящей спячки, наступающей в процессе естественного годового цикла организма, полчкам свойственна способность впадать в оцепенение, внешне ничем не отличимое от спячки, в любое время года и при любой температуре воздуха. В экспериментальных исследованиях (Eisentraut, 1956; Konig, 1960) в условиях летнего периода снижение внешней температуры до +3°, или изъятие пищи при окружающей температуре +21°–+29° вызывало у зверьков летаргию, длящуюся от нескольких дней до нескольких недель. Вероятно, всякое ухудшение условий существования может сопровождаться у сонь более или менее глубоким и длительным оцепенением. В природе подобное свойство полезно, как приспособление к переживанию неблагоприятных моментов в жизни особи и вида в целом.

Размножение. Размножение полчков характеризуется умеренными темпами. Количество участвующих в размножении зверьков, число помётов и величина выводка таковы, что ежегодный прирост популяции сравнительно невелик.

Период половой активности начинается спустя несколько дней после весеннего пробуждения; массовым спариванием становится приблизительно через месяц. Сроки эти изменчивы по ареалу: в Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) и в Западной Украине (Сокур, 1960) первые случаи спаривания наблюдаются в первой декаде мая, а его разгар в середине июня; в Поволжье (Попов, 1960) массовая половая активность приходится на вторую половину июня; в Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) — на начало и середину июля; в Закавказье (Спангенберг, 1935) первые спаривания бывают в начале мая, но массовым оно становится в конце июня – середине июля. У словацких полчков высшую точку половой активности самцов Hgábe (1970) находил в июле. К концу августа семенник у среднеевропейских животных

становится инактивным. В северо-моравских популяциях Gaisler et al. (1977) обнаруживают следующие доли сексуально активных самцов: июнь — 69%, июль — 100%, август — 10%, сентябрь — 0%.

Брачный период полчков растянут и длится около 1,5 месяцев. По наблюдениям в Западном Предкавказье и Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938; Грекова, 1972) с первых дней активного периода — у годовалых самцов с начала июня и у взрослых с конца этого месяца — начинается быстрое увеличение семенников, достигающих максимальных размеров (17г и 7,7 мм) у годовалых зверьков в первые 10 дней июля и у взрослых в 20 числах июля. Сокращение семенников начинается в последних числах июля и длится до середины августа. В Закавказье (Спангенберг, 1935) спаривание зверьков наблюдается с последней трети июня до первой половины августа. Первыми среди самок вступают в размножение взрослые особи, их массовое спаривание отмечается с конца июня до середины июля. Позже наступает брачный период у годовалых самок, его разгар наблюдается с июля до середины августа.

В Западном Предкавказье (Грекова, 1972) первая самка с эмбрионами размером всего 2 мм встречена 21 июня. В июле–начале августа самки имели эмбрионы самой разной величины; в середине августа наряду с родившими встречались особи с небольшими (9,8 мм) эмбрионами.

По наблюдениям в северной Италии (Pilaturo et al., 1994) молодые самки, вышедшие из спячки в хорошем состоянии и приступившие к размножению раньше, больше теряли в весе при лактации, чем их сверстницы, хуже переживавшие и забеременевшие позже. Авторы усматривают возможность существования в этом случае двух репродуктивных стратегий. У самок, находящихся весной в худшей кондиции, происходит задержка первой беременности, так что период лактации совпадает со временем изобилия кормов. Самки первоначально более упитанные, приступают к размножению раньше и, таким образом, по окончании лактации имеют больше времени для восстановления жировых запасов. Молодые их выводков также имеют более длительный период для нагула перед спячкой.

При содержании в неволе при естественных климатических условиях в окр. Вены (Koenig, 1960) выяснено, что на протяжении всего актив-

Таблица 5. Сроки нахождения молодых полчков в различных регионах

Место	Сроки	Состояние детёнышей
Молдавия	12–15.07	Первые выводки
Украина	Конец июня–начало июля	Рождение детёнышей
	Конец июля 6.08	Детёныши в ювенильном мехе Голые слепые детёныши
Жигули	II половина июля 12–13.08	Массовое рождение детёнышей 20–25-дневные детёныши
Ленкорань	Весь август, большая часть сентября	Новорождённые
Азербайджан	17.08	Покрытые шерстью слепые детёныши
	18.08	Детёныши, ведущие самостоятельную жизнь
	24.08	Зрячие детёныши

ного сезона с мая по сентябрь в популяции встречаются зверьки обоих полов, готовые к спариванию. Однажды спаривание наблюдалось даже 1 октября.

Процент участвующих в размножении самок очень изменчив по годам и иногда весьма невелик. Обычно большинство взрослых самок приносит помёт каждый год. Холостыми, как правило, остаются старые особи, а среди взрослых в особо кормные годы, чаще всего, ожиревшие самки. Так, в Кавказском заповеднике (Донауров и др., 1938) в 1935 г. не встречено ни одной половозрелой яловой самки, а в очень кормном 1936 г. они составляли 4,7%. Число участвующих в размножении годовалых самок также очень изменчиво по годам. Среди них созревают обычно зверьки ранних выводков. Самки же, достигшие 11–12-месячного возраста в августе–сентябре, остаются холостыми.

В Центральной Европе повторные помёты возможны при ранней утрате детёнышей — примерно во время первых двух недель после рождения (Koenig, 1960). С другой стороны, в прохладные дождливые лета целые популяции могут не размножаться (Lohrl, 1955, данные по юго-западной Германии).

Беременность длится 30–40 дней. Время появления выводков весьма растянуто. Довольно обычно одновременное нахождение в одной местности гнёзд с новорождёнными и детёнышей, ведущих самостоятельную жизнь (табл. 5).

Сопоставление сроков спаривания, длительности беременности и гнездового периода позволяет с большой достоверностью говорить о существовании всего одного помёта на протяжении года. Содержавшиеся в неволе в окр. Вены

(Koenig, 1960) самки в подавляющем большинстве приносили за сезон один выводок. Лишь в единичных случаях, когда молодые погибали, не достигнув двухнедельного возраста, самки сразу спаривались повторно и приносили второй помёт. Подобные случаи вероятны и в природе.

В помёте у полчков зарегистрировано от 1 до 10 детёнышей. Географические вариации числа детёнышей не столь существенны (табл. 6).

Значительно резче колеблется величина помёта по годам. Выяснено, что она находится в обратной зависимости с упитанностью самок. Обычной для полчка оказывается частичная резорбция эмбрионов. Так, в Кавказском заповеднике эмбриональная смертность в 1935–36 гг. составляла 15–19% (Донауров и др., 1938). При этом размеры эмбриональной смертности, как

Таблица 6. Размер выводка у полчков в различных регионах

Место	Число детёнышей		
	мин.	макс.	сред.
Германия	—	—	3–5
Молдавия	1	7	4
Зап. Украина	3	8	—
Степная Украина	4	10	6,3
Кавказский заповедник	3	10	6–8
Северный Кавказ	2	5	4–5
Главный Кавказ	4	9	6,5
Ленкорань	3	8	—
Азербайджан	2	7	—

и величина выводка, в первую очередь зависят от степени ожирения самок.

Рост, развитие, линька. Новорождённые полчки весят 1–2 г, что составляет всего 6% от веса матери, при длине тела 4 см и хвоста 2 см.

Детёныши рождаются голыми с морщинистой розовой кожей, через которую на брюхе просвечивает кишечник (Koenig, 1960; Vietinghoff-Riesch, 1960). Спина и брюхо слегка покрыты светлыми, только в лупу различимыми щетинками. Пальцы конечностей полностью сросшены, ушные отверстия закрыты ушными раковинами, сросшимися с кожей головы. Глаза закрыты, глазные щели имеют форму слабо выступающих валиков. Дыхание у новорождённых слабое, аритмичное.

С 4-го дня становится хорошо различимым пол. К 5-му дню тело покрывается волосками в 1 мм. Ушные раковины освобождаются, и слуховой проход обозначается в виде углубления. Глазные яблоки принимают форму выпуклых бугорков. Зверьки ползают в гнезде, пресмыкаясь и волооча задние конечности. Постоянно издают призывные или угрожающие звуки.

К 10-му дню детёныши покрываются мягкой короткой тёмно-серой шерсткой. Пальцы на передних конечностях полностью и на задних наполовину разъединены. Дыхание становится быстрым и регулярным. Появляется способность различения запаха и вкуса. В гнезде полчата очень подвижны, вынутые оттуда пытаются залезть обратно, пользуясь при этом только передними конечностями. Появляется выраженная реакция испуга, детёныши постоянно издают тревожный крик.

На 12-й день открывается слуховой проход, ушные раковины становятся подвижными, но реакции на звук ещё нет. На 13-й день прорезаются нижние резцы.

К 16-му дню все тело покрывается плотной, короткой, тёмной шерстью. Все пальцы полностью разъединены. Глазные яблоки сильно выпуклы. Хорошо развиты тактильные движения осязательных щетинок. Зверьки очень активны, вынутые из гнезда, обследуют пространство, влезают на вертикальные поверхности, быстро бегают. Совершают кратковременные вылазки из гнезда, но если удалились на расстояние более 10 см, то обратной дороги не находят. Боятся “высоты”. Появляется забота о мехе, но все движения не скоординированы.

На 18-й день начинают реагировать на звуки. На 20-й день прорезаются верхние резцы.

Появляется интерес к разного рода пище. Зверьки быстро бегают, лазают в любом направлении, при прыжках парашютируют. Надолго покидают гнездо.

На 21-й день открываются глаза. Обоняние и осязание развито полностью. Наступает “фаза любопытства и познания”, сопровождающаяся повышенной всесторонней активностью. Зверьки испражняются вне гнезда. Отмечаются первые попытки метить территорию.

На 26-й день — окончательное развитие слуха, координация движений полная.

К 33-му дню достигают совершенства в лазаньи. Наступает “фаза внезапного испуга”, при опасности детёныши спасаются бегством вверх. В основном переходят на самостоятельное питание. Очень развита “социальная чистка” меха. Начало “ненаправленной” половой активности.

На 46-й день происходит первая смена волосяного покрова. До 47-го дня развиваются познавательные реакции и всесторонняя активность. Усиливается половой интерес. На 47-й день кончается подсосный период. К этому возрасту в природе происходит распад семьи.

На 53-й день появляются попытки постройки гнезда. К 110-му дню ослабевают познавательные реакции, вырабатывается характерное для вида отношение к территории и суточный ритм. Окончательно формируется инстинкт постройки гнезда. Очень возрастает половая активность, самцы метят территорию, регулярно покрывают самок, но отсутствие потомства от них не позволяет судить о их половой зрелости.

Увеличение размеров и веса тела в процессе роста показано в табл. 7.

По наблюдениям в лабораторных условиях (Gebczynski, 1970) терморегуляция у сонь полностью формируется в первые три недели жизни. Температура тела 4–6-ти дневных зверьков 32,6°–32,4°, в возрасте 22 дней — 35,1°; в 30 дней стабилизируется на уровне 35,5°. Во вторую и третью неделю жизни прирост температуры составляет 0,17° в день.

Температура тела детёнышей колеблется в достаточно широких пределах в зависимости от активности зверьков, причём сильнее, чем у взрослых. Так, у 4-дневных особей индивидуальные различия температуры составляют 5,4°, у 16-дневных — 2,2°–3,0°, у взрослых — 2°. Молодые в выводке значительно успешнее поддерживают свою температуру, чем в одиночку.

Развитие зубной системы показано в табл. 8.

Таблица 7. Изменение размеров (мм) и веса (г) тела у молодых полчков (по: Vietinghoff-Riesch, 1960)

Возраст в днях	Длина тела	Длина хвоста	Вес
1	4	2	1–2
6	5	2	5
10	6	3	6–7
14	7	4	12
18	7	4,5	13
22	–	–	19
28	8	7	24
35	10	9	31
43	10,5	9	32–36
46	10,5–2,5	9–11	50–53
49	11	10	60
52	11–12,5	9,5–12	62–70
57	11–13,5	10–12	71–85
64	–	–	90–110
67	–	–	106–116

Половая зрелость наступает у перезимовавших зверьков в возрасте 11–12 месяцев.

Линька молоди (сублатеральный тип) начинается на 46–50-й дни жизни. Предшествующая переходная шерсть короче, мягче и более голубовато-серая, чем мех выросших особей (Kahmann, Tiefenbacher, 1970).

Картина линьки полчка дана на основании исследования 222 шкурок с территории Кавказского заповедника (Донауров и др., 1938). Пол-

чки линяют в году один раз. Протекание линьки целиком зависит от физиологического состояния зверька: болезнь, ухудшение питания, беременность и т.п. вызывают замедление или временную приостановку смены меха. По той же причине различны сроки линьки у зверьков разного пола и возраста.

В начале линьки (1-я стадия) появляются тёмные точки и небольшие пятна, разбросанные по всей поверхности мездры, занимающие в общей сложности 1,8% её площади. Постепенно пятна сливаются (2-я стадия), образуя тёмные полосы в области лопаток и хвоста. И, наконец, эти участки, расширяясь, покрывают всю мездру (3-я стадия). Окраска мездры в этой стадии не везде одинакова — отдельные тёмные пятна чередуются с более бледными. “Очищение” мездры протекает в том же порядке: первыми светлеют наиболее “ранние” линные пятна. Никакой общей последовательности в топографии линьки не наблюдается. На всех стадиях расположение линяющих участков у отдельных особей различно.

С первыми признаками линьки зверьки выходят из зимней спячки. Это состояние (1-я стадия линьки) длится до середины августа, когда начинается интенсивная смена волосяного покрова. Первыми, во второй половине августа, достигают 3-й стадии линьки неразмножавшиеся годовалые самки. Несколько позже, в первой половине сентября, такое состояние меха наблюдается у неразмножавшихся годовалых и всех взрослых самцов. И только во второй половине сентября 3-я стадия достигают размножавшиеся самки. С незавершившейся линькой все зверьки, кроме взрослых самцов, впадают в

Таблица 8. Развитие зубной системы у молодых полчков (по: Донауров и др., 1938)

Возраст	Состояние зубной системы
13 дней	Прорезаются J_1
20 дней	Прорезаются J^1
25–30 дней	Вырастают M^1 , M^2 , молочные P_m
50–60 дней	Вырастают M^3
90 дней	Сменяются молочные P_m
11–15 месяцев	На жевательной поверхности дентин либо не обнажен, либо обнажен в виде небольших точек и бороздок.
24–27 месяцев	На жевательной поверхности в бороздках имеются обнажения дентина.
36–39 месяцев	На жевательной поверхности наблюдается сплошное обнажение дентина в виде глубоких борозд. По их краям узкие эмалевые кромки.

зимнюю спячку. У последних удаётся наблюдать “очищение” мездры до их погружения в зимнее оцепенение.

У сеголеток спустя 10–12 дней после выхода из гнезда начинается смена ювенильного меха. В первую очередь (1-я стадия) линяют участки в области лопаток и хвоста; позже появляются полосы по бокам тела (2-я стадия). Постепенно разрастаясь, эти участки сливаются (3-я стадия) и покрывают всю площадь шкурки от боков к середине (4-я стадия). Мездра постепенно приобретает равномерную интенсивно чёрную окраску. “Очищение” мездры начинается с головы и развивается в направлении, обратном нарастанию тёмных пятен. Основная масса сеголеток, подобно взрослым зверькам, залегает в спячку, не закончив линьку (в состоянии 4-й и 5-й стадии).

Предположение о существовании у полчка двух линек (Алекперов, Грекова, 1969; Номолка, 1978; Самарский, Самарский, 1980), возможно, связано со сложной картиной линьки популяции в целом; с её индивидуальными, возрастными, половыми различиями и варьированием по годам.

Поведение, коммуникация. Полчок ведёт древесный образ жизни, легко лазает вверх и вниз по гладким отвесным стволам деревьев, проворно передвигается в кронах, цепляясь и часто повисая головой вниз на тонких ветвях, сгибающихся под его тяжестью, прыгает там с ветки на ветку на расстояние до нескольких метров. Может свисать с тонкой ветки, уцепившись за неё только задними лапами, чтобы сорвать орех или сгрызть лист; однако поедает добычу, только взобравшись обратно на ветку. В случае необходимости бросается с высоты 5–7 м, распластываясь при этом и отчасти планируя. По земле передвигается быстро и вприпрыжку. Зверьки необычайно подвижны и любопытны, в поисках пищи снуют, обследуя всякое укромное место — каждую щель, дупло, углубление в почве, постоянно роются в земле.

Отличаясь большой прихотливостью в еде, полчок надгрызает обычно множество плодов, никогда не съедая их целиком. Не слишком твёрдую кожуру, будь то семена или фрукты, зверёк счищает полностью, отбрасывая вместе с ней и недостаточно зрелую мякоть. Семена полчок чистит по-разному: у желудей прогрызает круглое отверстие с тупого конца, у грецких и лесных орехов делает несколько отверстий, через которые вынимает ядро, у каштанов снимает

почти всю оболочку, семена подсолнечника вскрывают по боковой линии. Добывая плод, зверёк подгрызает стебель и хватает его передними лапами и зубами; часто продельывает это, висая на задних лапах вниз головой. Мелкие объекты соня обычно съедает сразу, крупные утаскивает в безопасное место; иногда наблюдали зверьков, несущих вверх по стволу кусок пищи весом до 40 г.

При еде обычно сидит на задних лапах, держа пищу в передних. Если кусок велик, придерживает его задними лапами, передними помогая в еде.

Полчки чисто плотные, постоянно совершают свой туалет; у самок с детёнышами обычен взаимный уход за мехом. Гнездо содержится в чистоте; всегда имеется “уборная”.

Взрослые зверьки в природе, как правило, ведут одиночную жизнь. При встречах ведут себя довольно агрессивно; настороженно обследуют друг друга, принимают угрожающие позы, сопровождая их угрожающими звуками. Нередко это завершается дракой. Особенно агрессивны самцы в период гона, в поисках самки они беспощадно грызутся между собой. Но по завершении гона самцы с молодыми холостыми особями образуют кочующие группы, рассеивающиеся лишь осенью при наступлении спячки.

Ухаживание заключается в том, что самец следует за убегающей самкой, помечая свой путь секретом анальных желёз. Самка движется по кругу, останавливаясь и вновь убегая. Спаривающиеся зверьки объединяются на несколько суток. Спаривание протекает ночами и у каждой пары повторяется многократно на протяжении нескольких суток. Многократный коитус перемежается длительным отдыхом, во время которого зверьки едят и спят. Самцы и самки в течение сезона спариваются с несколькими партнёрами.

Беременная самка уже через несколько дней после спаривания начинает избегать других зверьков, становится все более сторожкой и приступает к постройке гнезда. Нередко самки образуют семейные территориальные поселения и выращивают детёнышей совместно. Чаще всего такую группу образуют мать и дочь. В этой ситуации молодые самки приносят помёт, как правило, раньше молодых самок-одиночек. Совместное существование двух выводков иногда завершается уничтожением старшей самкой детёнышей молодой (Лозан и др., 1987; Pilastro et al., 1996).

Молодые рождаются с интервалом 30–50 сек. Первое время после родов самки необычайно пугливы, в случае опасности нередко затаптывают или съедают детёнышей. В дальнейшем забота о потомстве развита очень сильно. Уходя из гнезда, самка накрывает детёнышей, в случае беспокойства перетаскивает их в другое убежище; около гнезда всегда очень агрессивна.

Все органы чувств развиты у полчков достаточно хорошо. Глаза хорошо приспособлены к ночному видению благодаря большим размерам глазного яблока, особенностям строения зрачка и хрусталика, большой кривизне роговицы и, наконец, особенностям строения сетчатки. Последняя состоит преимущественно из палочек — фоторецепторов ночного и сумеречного зрения. Кроме того, под фоторецепторным слоем в глазу находится своеобразное зеркальце — тапетум, его назначение — вторично проецировать изображение на сетчатку, увеличивая тем самым его яркость. Благодаря тапетуму у соня в темноте светится зрачок, если на него падает пучок света (Константинов, Мовчан, 1986).

Зверьки обладают тонким осязанием: кроме вибрисс, на верхней губе, подбородке и внутренней стороне предплечья имеются осязательные щетинки. Хорошо развито обоняние и вкус, всегда участвующие в опозновании пищи. Остро развит слух, настроенный на низкочастотные звуки — шелест, треск.

Ночью в местности, населенной полчками, стоит постоянный гомон из писка, свиста, стрекотания, ворчания. При угрозе зверьки испускают непрерывное “гурр... гурр... гурр...” или “суррр... суррр...”. В период гона разносятся громкие, слышные на 50 м звуки “уиии... уиии...”; зверёк повторяет их 50–300 раз в течение 10 и более минут. Стремящийся к спариванию самец привлекает самку мягким громким “щебетанием”. Детёныши в первое время постоянно издают опознавательные звуки “пси-пси-пси...”, “сит-сит-сит...”. Позже у них появляются сигналы тревоги: “цик-цик-цик...”, “цуик-цуик-цуик...”.

При анализе акустического общения полчков (Коротецкова, 1977; Мовчан и др., 1983) у них выделен целый ряд голосовых реакций на определённые жизненные ситуации.

“Пение” представляет собой сигналы “тциии-тциии” у самцов и “цюиии” у самок, характерные только для полчков. Это обычно тональная длинная гомотипическая, ритмичная

последовательность звуков, длящаяся 10 мин и дольше, т.е. более 200 импульсов. Длительность импульсов в серии 500–600 мсек, период следования 1320–2790 мсек, основная частота 3500 Гц. “Поют” самцы и самки, сидя в спокойной позе; голова может быть или опущена вниз, или вытянута горизонтально. Ушные раковины при каждом звуке сближаются и отводятся назад; рот довольно широко открывается. По наблюдениям в природе полчки “поют”, находясь в кроне деревьев на высоте 3–10 м; их хорошо слышно в радиусе около 20 м. “Песни” звучат всю ночь с 22 час. 45 мин. до 4 час. Видимо, эти сигналы несут “эмоциональную” нагрузку и связаны с развитием половой активности животных. Очевидно они облегчают поиск партнёра. Возможно, “песни” могут служить также для маркировки кормового участка.

Агрессивно-оборонительные звуковые реакции полчка делятся на две группы. Первые из них голосовые — тональные, имеющие шумовой характер, резкие агрессивные вскрики и угрожающее ворчание. Длительность импульсов у этих голосовых сигналов 50–150 мсек, период следования 170–550 мсек, звуки могут быть одиночными или образовывать последовательности с частотой следования 3 имп./сек. Количество звуков в строфе 2–7, основная частота 2–7 кГц. Сигналы второй группы — это стук зубов.

Обычно голосовые сигналы сопровождают драку. Нападающая соня приближается с резким вскриком и делает бросок в сторону противника. Обороняющийся зверёк ударяет “агрессора” передними лапами и угрожающе ворчит, иногда падает на спину и защищается всеми четырьмя лапами. Чаще всего нападению предшествуют назо-анальный и лицевой контакты.

Угрожающее ворчание издаёт зверёк, если его потревожить во время сна или схватить руками, а также при нападении другой особи. Интенсивность звука в этих случаях несколько меньше, чем у агрессивных вскриков, основная частота 800 Гц. Импульсы могут образовывать гетеротипические аритмичные последовательности с частотой следования 3–5 имп./сек.

Стук зубов слышен во время ссор. Самка использует этот сигнал, когда её преследует самец. Частота следования импульсов 25–30 имп./сек, период следования 55 мсек, основная частота 2000 Гц.

Для спящих группой полчков характерно “чирикание”. Зверьки издают звуки, похожие на

сигналы исследовательского поведения лесной соны. Длительность импульсов — 20–70 мсек. У полчков-одиночек подобных звуков не отмечали.

“Щебетание” самцов — ряд ритмичных тональных коротких звуков. Длительность импульсов 30–50 мсек, период следования 160–350 мсек, частота следования 5 имп./сек. Основная частота 1700 Гц. При ухаживании за самкой, самец, “щебеча”, быстро двигается вслед за ней. Самка отвечает агрессивными звуками и стуком зубов. При попытке самца приблизиться следуют удары лапами. Временами зверьки останавливаются, самец перестает “щебетать” и обнюхивает анальную область самки. Затем преследование возобновляется. Самка не всегда отвечает угрожающими звуками, некоторые приподнимают хвост, облегчая анальный контроль. После длительного преследования, во время которого самец постоянно “щебечет”, происходит спаривание. В момент спаривания самец часто продолжает “щебетать”; самка издаёт короткий “циркающий” звук.

Детёныши с первого дня издают два типа сигналов: отрывистый короткий писк и “потрескивание”, напоминающее электрический разряд. С возрастом писк становится интенсивнее. В 15 дней появляется отрывистое “цоканье” — сигнал потревоженных в гнезде детёнышей. Затем “цоканье” сменяется “хрюкающими” звуками, похожими на угрожающее ворчание взрослых. Кроме того, молодые издают своеобразное “щебетание”. Это серии частотно модулированных звуков с основной частотой 630 Гц, периодом следования 180–340 мсек. Через два месяца впервые появляется “пение”. В это время наступает половозрелость и наблюдаются сексуальные игры.

При содержании в неволе (Koenig, 1960) в достаточно просторном помещении с обильным кормом зверьки хорошо уживаются между собой. Спят по несколько особей в одном гнезде, облизывают друг друга, не обнаруживая никаких склонностей к каннибализму. Проявления последнего возникают вследствие “физиологического и нервного шока” при содержании в тесном помещении, неудовлетворительном режиме питания и особенно в отсутствии воды (Vieitinghoff-Risch, 1960).

По отношению к человеку полчки сохраняют злобный нрав и не приручаются.

Враги, конкуренты. Полчок становится добычей многих наземных и пернатых хищни-

ков. Однако лишь немногие из них оказываются постоянными врагами этих сонь, для большинства же это случайная пища. Основными и постоянными врагами сонь обычно становятся виды, образ жизни которых облегчает им контакт с жертвой. Во всех местностях это прежде всего совы. На Кавказе постоянными врагами оказываются ласка и куница, на юге видовой ареала — чёрная крыса, иногда гадюка.

Зарегистрированы случаи поедания сонь лесной и каменной куницами, лесным хором, горностаем, лаской, лесным и камышовым котами, рысью, шакалом, лисицей и волком. Вблизи человеческого жилья их постоянный враг — домашняя кошка. Гнездовые детёныши поедаются чёрной крысой и жёлтогорлой мышью. Из птиц за полчками в основном охотятся ночные хищники — ушастая и болотная совы, неясыть, филин, сипуха, мохноногий сыч. Молодые нередко становятся добычей совки-сплюшки и домового сыча. Нападают на полчков сойки, сороки, вороны и грачи; изредка ястребы-тетеревятники и канюки. В Ленкорани их серьезный враг — эскулапова змея (*Elaphe longissima*).

С целым рядом видов животных соны связаны конкурентными отношениями, возникающими на почве питания или убежищ. В числе гнездовых конкурентов отмечены белки, чёрные крысы, дятлы, сизоворонки, совки-сплюшки, осы и шершни. С дятлами, сизоворонками и совками-сплюшками соны часто используют убежище совместно, поселяясь в разных его частях. В конкуренции с чёрной крысой, шершнями и осами полчки всегда оказываются побеждёнными. Пищевая конкуренция с другими животными наблюдается лишь в некоторых местностях и выражена довольно слабо. На Сев. Кавказе у сонь общие пищевые объекты с некоторыми видами птиц — чёрным дроздом, дубоносом, витютнем, сойкой, а из млекопитающих — с медведем.

В окрестностях Мекленбурга (Hemke, 1984) гибель сонь вызвана уничтожением старых дуплистых деревьев. Для сохранения вида предлагается отказаться от таких рубок и от использования ловушек и капканов при дератизации.

Паразиты. Сведений по паразитоносительству полчков относительно много. В целом характер питания этих сонь (небольшая доля животной пищи) определяет сравнительно невысокую заражённость их экто- и эндопаразитами (Морозов, 1958). При исследовании сонь из Беловежской Пуши (Морозов, 1958; Арзамасов,

1963; Меркушева, 1963), Украины (Татаринов, 1956), Закарпатья (Высоцкая, 1964), Молдавии (Андрейко, 1965; Бобровский, Кудряшова, 1966), Кавказского заповедника (Соснина, 1949), Грузии (Киршенблат, 1949), Армении (Алоян, 1956; Аветисян, 1970; Саакян, 1964; Оганджаниян, 1970), Азербайджана (Верещагин, 1949) из эктопаразитов зарегистрировано 2 вида клещей краснотелок (*Hirsutiella zachvatkini* и *Neotrombicula nagayoi*), 2 вида гамазовых клещей (*Androlaelaps casalis*, *Laelaps* sp.), 3 вида иксодовых клещей (*Ixodes ricinus*, *I. laguri*, *Dermacentor marginatus*) и 6 видов блох (*Ceratophyllus sciurorum*, *C. consimilis*, *Myoxopsylla jordani*, *Leptopsylla segnis*, *Hystrichopsylla talpae*). В Беловежской Пуще эктопаразитами заражены 91,7 % сонь. Среди них чаще всего встречается *Ixodes ricinus* у 83,3% зверьков, в среднем 6,3 (макс. 21) клеща у одной сони. Блохами *Ceratophyllus sciurorum* заражены 75% сонь (средний индекс обилия 6,4; максимальное количество на одном зверьке — 24). У 25% сонь зарегистрирован *Androlaelaps casalis*, в среднем по 13,3 (макс. 96) клещей у одной сони. Основная масса паразитов обнаружена на зверьках летом, особенно в июне.

Блохи *Ceratophyllus sciurorum* являются специфическими паразитами сонь, в том числе и полчка (Traub et al., 1983). Представители другого вида *Myoxopsylla jordani*, для которых главным прокормителем является лесная соня, по данным тех же авторов (Traub et al., 1983), на полчке встречаются редко. Блохи, паразитирующие на многих грызунах, ведущих древесный образ жизни (белка, летяга, бурундук), встречаются и на полчке (Июфф, Скалон, 1954; Июфф и др., 1965). К этой экологической группировке блох относятся *Tarsopsylla octodecimdentata*, *Aenigmopsylla grodekovi*, *Ceratophyllus indages*, *C. tamius*, *Ctenophthalmus pisticus*, *Eopsylla nuda*.

Помимо этих видов на полчках зарегистрированы единичные находки следующих видов блох: *Myoxopsylla laverani*, *Ctenophthalmus agyrtes*, *C. assimilis*, *C. obtusus*, *Nosopsyllus fasciatus*, *Orchopeas howardi*, *Leptopsylla taschenbergi* (Hopkins, Rothschild, 1971; Beaucournu, Launay, 1988; Traub et al., 1983). Все эти виды паразитируют в основном на мышках, полёвках, хомячках, песчанках и других грызунах, а также на мелких насекомоядных млекопитающих. На сонь они нападают случайно, когда зверьки спускаются на землю вблизи гнёзд и нор этих животных. Здесь же, на земле, на полчков могут

нападать птичьи блохи *Dasypsyllus gallinulae*, *Ceratophyllus gallinae*, *C. garei* (Traub et al., 1983).

На Балканах с полчка были собраны следующие виды блох (Trilar, 1999): *Pulex irritans*, *Hystrichopsylla orientalis*, *Ctenophthalmus monticola*, *C. agyrtes*, *C. nifetodes*, *C. congener*, *Leptopsylla segnis*, *L. sciurobia*, *Ceratophyllus sciurorum*, *C. hirundinis* и *C. rusticus*.

К постоянным эктопаразитам полчков относятся два вида вшей — *Shizophthirus gliris*, обнаруженные на зверьках в Болгарии, Польше и Югославии, и *S. pleurophaeus*, характерные для них в Европе, Белоруссии и Марокко (Blagoveshtchensky, 1965).

Из клещей краснотелок на полчках отмечены *Miyatrombicula muris*, *Neotrombicula austriaca*, *N. inopinata*, *N. japonica*, *Hirsutiella zachvatkini*, *Ascoschoengastia latyshevi* (Кудряшова, 1998).

На полчках паразитируют волосяные клещи из семейства Myocoptidae *Gliricoptes glirinus* — специфические паразиты шерсти (Fain et al., 1970).

Из характерных для соневых клещей-миобий из подрода *Graphiurobia* (Myobiidae, *Radfordia*) для полчка видоспецифичен *R. gliricola*, распространённый в Европе и на Черноморском побережье Кавказа (Бочков, 1994).

Для гнёзд полчков характерен определённый набор видов свободноживущих, в основном хищных, клещей, которые иногда обнаруживаются в массовых количествах. Так, в Болгарии в гнезде полчка зарегистрированы *Bdella muscorum*, *Cyta latirostris* и *C. coeruleipes* — хищные клещи из подсем. Bdellinae и Cytinae (Bdellidae, Prostigmata), соответственно (Соснина и др., 1965). Эти виды питаются мелкими членистоногими и их яйцами, а гнёзда грызунов используют только в качестве местообитания.

Из клещей сем. Glycyphagidae на полчках отмечены расселительные гипопусы *Labidophorus talpae* — непаразитических клещей, использующих мелких млекопитающих для форезии (Брегетова и др., 1955).

Из гельминтов обнаружено всего 2 вида трематод (*Alaria alata* (личинка), *Brachylaemus recurvus*) и 5 видов нематод (*Hymenolepis myoxis*, *H. horrida*, *Longistriata elpatievskii*, *L. schulzi*, *Heligmosomoides gracile*). Трематодами зверьки заражаются при поедании их промежуточных хозяев — наземных моллюсков, тогда как для нематод служат дефинитивными хозяевами (Юшков, 1995). Заражённость эндопаразитами по

ареалу весьма различна. В Беловежской Пуще (Морозов, 1958) при специальном гельминтологическом обследовании в 1947 г. из 13 полчков только у 7-ми был обнаружен 1 вид нематод *Longistriata schulzi* от 1 до 47 (в среднем 14,8) гельминтов у одного зверька. В Армении нематода *Heligmosomoides gracile* зарегистрирована у 70% зверьков в среднем по 1,75 (макс. 35) гельминтов у 1 особи и нематода *Longistriata elpatievskii* у 10% сонь в среднем по 0,85 (макс. 17) паразитов. В Кавказском заповеднике гельминтами были инвазированы 92,5% сонь. Чаще всего встречались нематоды *H. gracile* (у 86,2% зверьков) при средней интенсивности заражения 31,6 (от 2 до 138) и *Hymenolepis myoxis* у 50 % зверьков, в среднем по 6,8 (от 1 до 31) гельминта у одной сони. Трематода *Brachylaemus recurvus* обнаружена в количестве 2 экз. у одного зверька. Заражение полчков личинками *Heligmosomoides* и *Longistriata* происходит при поедании зверьками растений, тогда как инвазионные личинки *Brachylaemus*, *Hymenolepis* локализуются в мелких животных (в основном членистоногих) — потенциальных жертвах полчков.

В Кавказском заповеднике в 1936 г. заражённость сонь паразитами выглядела следующим образом (табл. 9).

В Азербайджане с полчка описан новый вид кокцидии *Eimeria gliris* (Мусаев, Вейсов, 1961).

Практическое значение. Роль полчка в хозяйстве человека непосредственно связана с его численностью. На большей части ареала — в Прибалтике, Белоруссии, Поволжье, даже местами на Украине и на Кавказе — из-за редкости присутствие этих сонь для человека безразлично. Зато в местах с высокой численностью их

вредоносная деятельность в садовом и лесном хозяйстве огромна. Они наносят урон, не только съедая, но и в массе повреждая обычно даже ещё незрелые плоды фруктовых деревьев и орехоносов. Кроме того, сони оказываются косвенными вредителями охотничьего хозяйства. Истребление массы плодов в диких фруктарниках и орехоносных лесах делает их серьёзными пищевыми конкурентами охотничьих и промысловых животных.

Подсчитано, что в диких фруктарниках Сев. Кавказа (Донауров и др., 1938) 1 зверёк за сезон уничтожает 4125 груш весом в 33 кг. При средней плотности 30 зверьков на 1 га они истребляют 990 кг, или 18% урожая. В общем среднегодовом урожае это составляет 25 тыс. тонн. На территории Кавказского заповедника сони уничтожают 30–35% урожая диких фруктовых деревьев. Большой ущерб наносят они и урожаю бука. На пробных площадках, заложенных на приречных террасах р. Белой и р. Киши (Чернявская, 1956) в 1949 г. было уничтожено соответственно 20,5% и 30,7%, в 1951 г. 16,1% и 31,2% урожая буковых орешков. В целом на 1 га букового леса сони съедают от 16% до 24% урожая. В посадках мелкого ореха (фундук) в Азербайджане (Алекперов, 1947, 1952) в течение месяца, с момента созревания до уборки, полчки уничтожают на 1 га 20 кг орехов, что составляет на общей площади насаждений в 5 тыс. га 120–150 тонн. На 5 виноградниках в Ленкорани (Спангенберг, 1929) общей площадью 3,25 га сони уничтожили 32 центнера винограда, что составило в среднем третью часть урожая. На отдельных виноградниках было истреблено от 12,5% до 41,7% урожая. В Молдавии наибольший урон полчок наносит урожаю грец-

Таблица 9. Заражённость полчков паразитами в Кавказском заповеднике (по: Донауров и др., 1938)

Период	Число исследованных сонь	Число заражённых сонь в %	Эндопаразиты			Эктопаразиты		
			Среднее для 1 сони	В том числе		Среднее для 1 сони	В том числе	
				Цестоды	Нематоды		Блохи	Клещи
Июнь I	1							
Июнь II	9	88,9	30,1	2,9	27,2	1,6	1,5	0,1
Июль I	12	91,7	25,8	13,9	11,9			
Июль II	16	75,0	20,4	5,9	14,5			
Август I	10	90,0	13,9	3,7	10,2	1,8	1,8	
Август II	9	100	30,0	2,4	27,6			
Сентябрь I	4	100	35,3	7,5	27,8			
Сентябрь II	4	75,0	10,3	6,3	4,0			

кого ореха. За сезон 1 зверёк истребляет около 500 орехов (Успенский, Лозан, 1961).

Существенна вредная деятельность сонь в молодых лесных насаждениях. Зверьки обгрызают кору в предвершинной части деревьев, сдирая её лентами от 8 до 120 см, иногда до 2,5 м длиной, или широкими в 3–12 см кольцами. В городском саду Роттенбурга зверьки сдирали молодую кору на различных древесных породах, в первую очередь на буке и грабе, а также на берёзе, ольхе, дубе, иве козьей, лещине, клёне, стремясь добраться до камбия и сока флоэмы. Масштабы ущерба могут быть значительными (Dengler, 1998). В Закарпатье в 10–15 летних посадках пихты и ели на площади в 150 га обнаружено 12 очагов с 8–65 повреждёнными деревьями в каждом. В результате вторичного повреждения вредителями через 2–3 года от 60% до 80% таких деревьев гибнет (Турянин, 1959; Рудышин, 1960).

В некоторых местах полчок оказывается в числе конкурентов и истребителей птиц-дуплогнёздников. В Молдавии (Лозан, 1959; Лозан и др., 1990) в Лозовском лесхозе из 130 искусственных гнездовых сони ежегодно заселяют от 26% до 65%. Там же (Успенский, Лозан, 1961) на площади около 5 га обнаружено 5 гнёзд чёрных дроздов, разорённых полчком. На зап. Кавказе (Петров, Курдова, 1961) в окр. озера Абрау из 28 обнаруженных кладок большой синицы 8 были уничтожены полчком, что составляет 29%.

Напротив, местами в Западной Европе, в окр. Цюриха (Eiberle, 1977) и округе Шверин, Германия (Andresen, 1989) сони не составляют конкуренции ни птицам-дуплогнёздикам, ни летучим мышам и жёлтогорлой мыши, заселяющим искусственные гнездовья.

Особая ситуация сложилась в Великобритании с интродуцированной популяцией полчка. Ставшие обычными в этой местности сони могут приносить вред на лесных плантациях и в жилищах. Во избежание дальнейшего расселения запрещён выпуск сонь в других местах, выдаются лицензии на их отлов. Одновременно, как редкий для Великобритании вид, полчок находится там под охраной (Morris, 1997).

В некоторых регионах полчка добывают ради шкурки. Однако промысел, даже в местностях с высокой численностью, не имеет широкого распространения по причине нерентабельности. Добыча полчков обычно носит эпизодичес-

кий характер и чаще всего бывает сопряжена с истреблением их в садах и на виноградниках. Охотников, специально занимающихся промыслом полчка, крайне мало. Так, в Краснодарском крае (Лавров, 1958) в 1938 г. было сдано 139 тыс. шкурок полчка, в 1947 г. — 184 тыс. В последующие годы промысел стал постепенно сокращаться и в пятидесятых годах выход шкурок по краю не превышал 50 тыс. в год. В это время промыслом там занималось 10–15 охотников; в большинстве районов полчок просто не промышлялся (Котов, 1957). Один из этих охотников, имея 400 капканов, добывал до 250 зверьков в день и сдал в 1955 г. 11 тыс. шкурок. Так же слабо развит промысел на Сев. Кавказе и в Азербайджане. На Сев. Кавказе в 30-е годы допустимой считалась добыча 175 тыс. шкурок в год, тогда как заготавливалось 45–58 тыс. (Донауров и др., 1938). В Азербайджане в довоенные годы ежегодный выход шкурок составлял 60 тыс., против возможных 180–240 тыс. (Алекперов, 1947).

Со времен Древнего Рима полчка употребляли в пищу, его мясо считалось деликатесом (O'Connor, 1986). Это обстоятельство отражено в ряде европейских языков, в которых местное название полчка переводится буквально как “съедобная соня” (например, в английском — “edible dormouse”). Полчков содержали на “полувольном выпасе” в специальных “глирариях”, а перед забоем помещали в небольшие сосуды — “долии” — для ограничения подвижности зверьков, способствовавшего накоплению жира (Carpaneto, Cristaldi, 1995). Их тушки засаливали в банках наподобие сардин (Violani, Zava, 1995 со ссылкой на Mattioli, 1559). На юге Италии и местами на Пирененях, Балканах эта национальная кухня сохранена до сих пор: полчков специально добывают капканами или отстреливают (Carpaneto, Cristaldi, 1995). На Украине, западе Европейской части России мясо полчков также иногда употреблялось в пищу (Меландер и др., 1935).

Медицинское значение полчков изучено слабо, вероятно, их эпидемиологическая и эпизоотологическая роль незначительны. Некоторое эпидемиологическое значение полчки могут иметь в местах, где служат объектом промысла, поскольку являются хозяевами хантавирусов, к которым принадлежит возбудитель геморрагической лихорадки с почечным синдромом. Например, в трёх районах Словении доля инфицированных особей в популяции составляла 13,3% (Prosenc et al., 1997).

Род СОНИ ОРЕШНИКОВЫЕ *MUSCARDINUS* PALMER, 1889

Систематика. Положение в системе семейства более чем неопределённо: род сближается чаще всего с *Myoxus* (Bruijn, 1967; Daams, 1981; Wahlert et al, 1993; Daams, Bruijn, 1995; Benz, Montgelard, 1999; отчасти также Storch, 1995), реже с группой *Dryomys–Eliomys* (Chaline, Mein, 1972; Potapova, 2001) или с группой *Myomimus–Selevinia* (Koenigswald, 1993), считается самостоятельной ветвью (Kratohvil, 1973; Е.Г.П.); на основании анализа генетического материала (Benz, Montgelard, 1999) сближается с *Graphiurus*. Таким образом, по разным трактовкам род *Muscardinus* должен считаться членом либо *Myoxinae*, либо *Leithiinae*, либо *Seleviniinae*,

либо *Graphiurinae*, либо выделяться в самостоятельное подсемейство *Muscardininae*.

Включает немногим более десятка вымерших видов (делятся на 2 подрода) и один современный, иногда сюда относят также *Glirudinus*.

Строение. Одни из наиболее мелких сонь: длина тела до 90 мм, длина хвоста до 75 мм, масса тела до 40 г. Облик типично сонобразный (рис. 48). Уши несколько укорочены. По степени приспособления конечностей к древесному образу жизни — одни из наиболее специализированных сонь, обитающих в лесах Европы (Гамбарян, Аракелова, 1983). Задние конечности относительно длинные, равно как и II–V

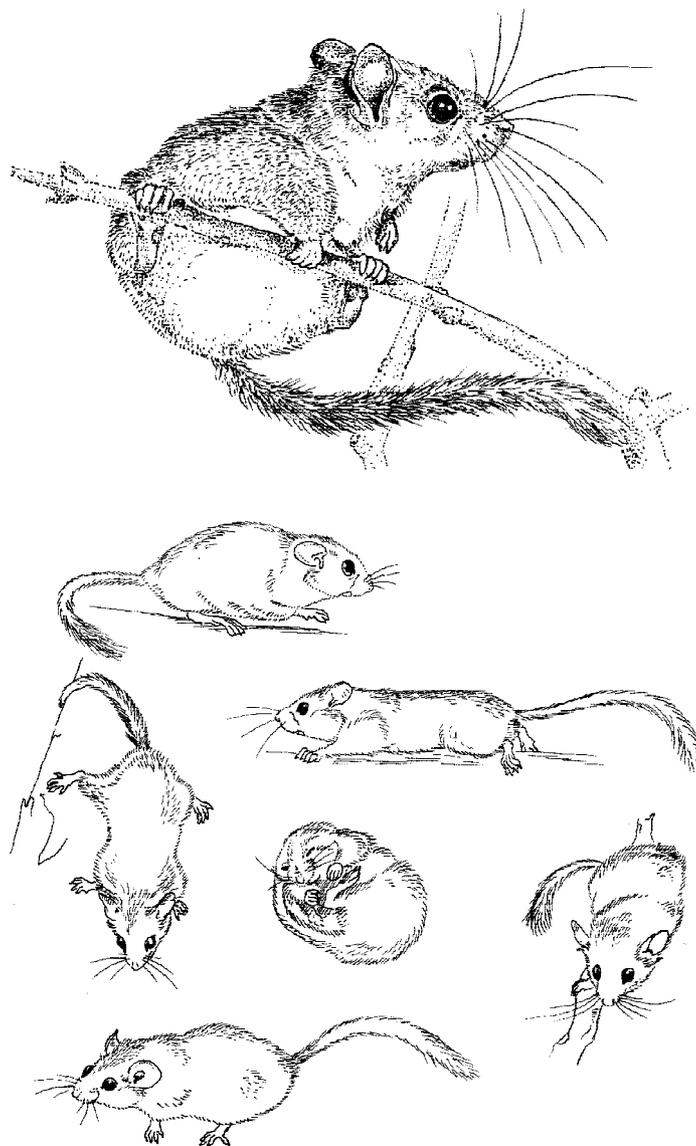


Рис. 48. Соня орешниковая, *Muscardinus avellanarius* (по фотографиям И.М. Фокина, А.В. Борисенко)

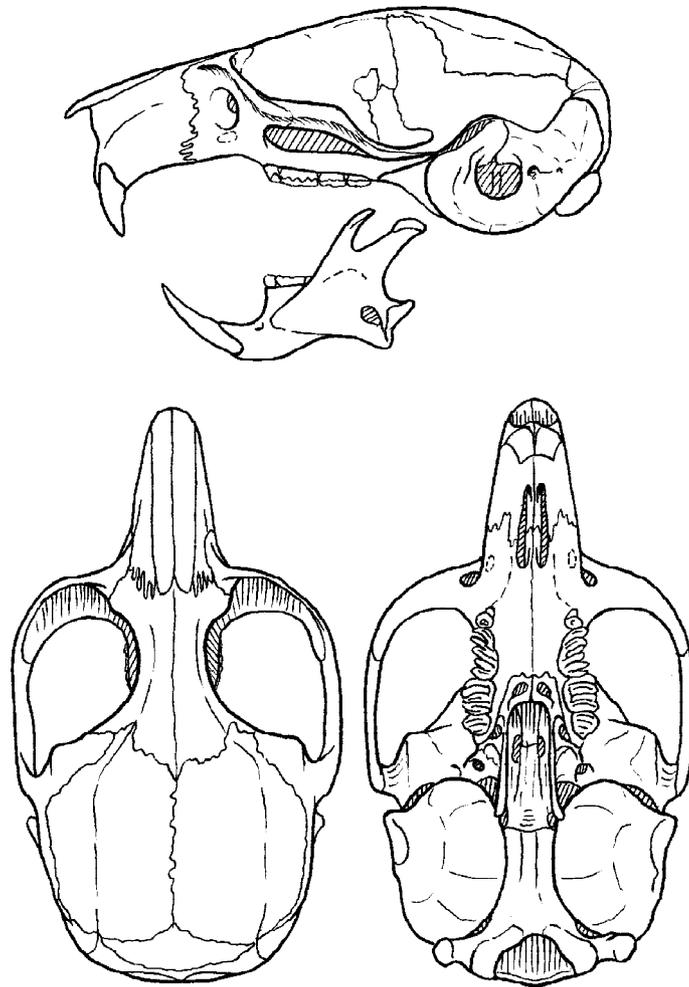


Рис. 49. Череп сони орешниковой, *Muscardinus avellanarius*

пальцы (на передних лапах), тогда как внутренние пальцы заметно редуцированы, обычно без когтя. На ступне наружная задняя мозоль почти такая же крупная, как внутренняя (рис. 16б).

Волосной покров в целом относительно короткий. Направляющие волосы (Соколов, 1973) длиной 10,9 мм, без расширения в средней части. Остевые волосы длиной 8,9 мм. Хвост не такой пушистый, как у других древолазающих представителей семейства, его волосы без “расчёса” снизу. Характерны увеличенные вибриссы: длина верхнегубных около 40% длины тела. Окраска меха на верхней части тела и хвоста равномерно охристо-рыжая, без потемнений на голове и спине.

В наружном слуховом проходе слюнные железы значительно увеличены; препуциальных желёз нет (Schaffer, 1940). Прианальные железы как в родах *Dryomys*, *Eliomys* (Hrabe, 1971).

В строении черепа (рис. 49) проявляются черты специализации к зеленоядности, которые

наиболее ярко выражены в строении нижней челюсти и переднего корня скуловой дуги.

Череп треугольной формы с выпуклой мозговой коробкой, наиболее высокая точка которой расположена на уровне заднего корня скуловой дуги. Ростральный отдел длинный, узкий. Надрезцовые гребни высокие. Носовые кости довольно длинные и узкие, с параллельными краями. Задний край *os nasale* расположен чуть позади корня скуловой дуги, но до предглазничного бугра лобной кости не доходит. Лобные отростки *os praemaxillare* заходят назад до одного уровня с носовыми костями и одноименными отростками верхнечелюстной кости или немного дальше и тех, и других. Решётчатая пластинка сзади не доходит до конца зубного ряда. Нижняя обонятельная раковина сбоку не видна. Скуловые дуги, если смотреть сверху, отходят перпендикулярно роструму, в свободной части параллельны друг другу, умеренно широкие, впереди высоко подняты над коренными,

сзади заметно опущены. Скуловая кость не доходит до слёзной кости. Верхняя ветвь корня скуловой дуги высоко поднята и расположена немного впереди нижней ветви.

Массетерная площадка (рис. 19з) сциуроморфного типа, внизу срастается с рострумом так, что край подглазничного отверстия оказывается на одном уровне с краями слёзно-носового канала, в результате чего оба расположенных в разных плоскостях отверстия, *for. nasolacrimale* и *for. infraorbitalis*, выглядят как одно целое. Площадка для крепления поверхностной порции массетера вынесена вперёд относительно зубного ряда и лежит не на корне скуловой дуги, а непосредственно на боковой поверхности рострума под слёзно-носовым каналом.

Костное нёбо (рис. 21б) умеренно узкое; оно оканчивается на уровне M^2 , что обусловлено не столько укорочением нёба, сколько каудальным смещением зубного ряда. Задний край нёба закругленный, без срединного выступа, с небольшими крыловидными выростами треугольной формы. Нёбная кость очень короткая, её передний край занимает типичное положение на уровне переднего края M^2 . Зубной ряд начинается позади нижней ветви корня скуловой дуги. Зарезцовые отверстия короткие. Задненёбные отверстия умеренных размеров, но из-за значительной редукции нёбной кости занимают практически всю её площадь и спереди доходят до нёбно-челюстного шва. Заднечелюстные отверстия очень крупные и лежат медиальнее M^3 . Крыловидный отросток *os palatinum* длинный, но выстилает лишь самую вершину крыловидной ямки.

Крыловидная ямка короткая, плоская и очень широкая. Медиальная пластинка низкая, латеральной нет совсем. Овальное отверстие крупное, его задняя стенка заметно сужена. Входное отверстие крылового канала лежит чуть впереди *for. ovale* на продолжении оси зубного ряда. Алисфеноид высокий. Его столбик широкий и плоский, выглядит как продолжение стенки мозговой камеры. Вторичные отверстия для выхода щёчной и жевательной веточек тройничного и лицевого нервов удалены друг от друга. Крылолобного отверстия *for. sphenofrontalis* нет, поскольку нет стапедиальной артерии, а надглазничная ветвь отходит от наружной сонной артерии и выходит через орбитальную щель (Bugge, 1985). Затылочное крыло чешуйчатой кости относительно короткое, может быть без отверстия, с отверстием или раздвоенным. Ви-

сочная ямка средних размеров, ни на межтеменную, ни на затылочную кости не заходит. Горизонтальная часть затылочной кости представлена треугольными выростами по бокам *os parietale*, которые расположены над мастоидным отделом слуховых барабанов и которые контактируют лишь с вершиной затылочного крыла *os squamosum*.

Слуховые барабаны умеренно увеличены за счёт вздутия и барабанного, и мастоидного отделов; снизу сближены, впереди доходят до алисфеноида. Барабанное кольцо прикреплено непосредственно к стенке барабанной камеры (рис. 24а). Степень пневматизации мастоида невелика. Дно парафлоккулярной ямки всегда сохраняет довольно обширный контакт с кровной стенкой. В мастоиде представлен типичный набор из пяти дополнительных полостей (рис. 26б): эптитимпано-мастоидная, верхняя и нижняя мастоидные, антральная и боковое наружное впячивание. Относительные и абсолютные размеры полостей широко варьируют. Верхняя мастоидная камера, как правило, крупнее нижней (иногда двойная) и может доходить вверх до середины мастоида. Реже нижняя мастоидная камера бывает заметно больше верхней. Размеры бокового кармана широко варьируют от весьма незначительных до довольно крупных, сопоставимых с размерами одной из мастоидных полостей. Антральная полость всегда меньше центральных полостей и даже может быть представлена только антральным впячиванием.

Нижняя челюсть специфична, представляет собой вариант так называемого “полёвочье-го типа”: её отличают все те особенности, которые наблюдаются в строении нижней челюсти зеленоядных форм из разных таксономических групп грызунов (см. Потапова, 2000). Она высокая и короткая, её восходящая ветвь вся приподнята вверх, так что нижнечелюстной угол, пожалуй, самый большой в семействе. Тело челюсти высокое. Задний край диастемной части челюсти вертикальный. Симфиз сдвинут назад, лежит под подбородочным отверстием. Массетерные гребни расположены очень низко, их начало смещено вперёд, до уровня передней половины P_4 . Восходящая ветвь довольно узкая и крутая; закрывает снаружи M_3 и часть M_2 . Сочленовный отросток длинный и высоко поднят. Сочленовная головка вытянутая. Венечный отросток узкий, его вершина лежит чуть выше сочленовной головки и приближена к ней. Уг-

ловой отросток с отверстием; поднят вверх, но до уровня жевательной поверхности не доходит; его углы развёрнуты относительно плоскости челюсти, оба заходят назад до края сочленовой головки.

Резцы без специфических особенностей. Эмаль нижних резцов с продольно ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993).

Зубной ряд значительно удлинён (около 20% длины черепа) и заметно смещён назад. Наклон зубного ряда относительно плоскости нёба практически отсутствует. Предкоренные много меньше третьих коренных. Второй и особенно первый коренные сильно вытянуты в длину, с уплощенной коронкой. Структура их жевательной поверхности одна из наиболее своеобразных, представляет собой систему поперечных гребней приблизительно одинаковой формы и размеров (рис. 30в). Отдельные вершины не выражены; эндолофа нет. Тениодонтия отчетливо выражена, по длине верхнего зубного ряда направление гребней меняется от наклонного на M^1 до практически поперечного на M^2 и вновь наклонного, но в другую сторону на M^3 . На нижних коренных гребни практически поперечные или же слабо наклонены в сторону, противоположную верхним.

Орешниковые соны — единственные из изученных представителей семейства с усложнёнными желудком (Воронцов, 1967). В данном роде задний конец пищевода образует особое расширение (bulbus oesophagus), аналогичное роговому преджелудку у *Muroidea*. В результате желудок получается фактически двухкамерным железисто-роговым. В его роговую часть вырастают специальные трабекулы, которые образуют сетчатую структуру на всей внутренней стенке b. oesophagus.

Головка полового члена (рис. 31г) относительно узкая, почти цилиндрической формы (Kratovichil, 1973). Её дистальная часть покрыта многочисленными продольными неглубокими бороздами, не формирующими каких-либо чётких структур, и лишена шипиков. В прокси-

мальной части имеются два латеральных подушкообразных утолщения, покрытых шипами. Кость полового члена (рис. 32г) длинная, узкая, слабо расширена в основной части и несколько изогнута на конце.

Кариотип типичен для соневых (Zima, Kral, 1984; Графодатский, Фокин, 1993): в диплоидном наборе 46 хромосом, в том числе 18 пар мета- и субметацентриков, 3 субтелоцентрические пары и 1 пара акроцентриков (наименьшие в наборе). Половые хромосомы без специфических особенностей. Вторичные перетяжки расположены на хромосомах 16-й и 18-й пар.

История, распространение. Род известен начиная со среднего миоцена. Предком считается род *Glirudinus*. Как и у большинства других современных родов с достаточно полной палеонтологией, расцвет *Muscardinus* приходится на вторую половину миоцена: отсюда описано более половины его видов. У ранних представителей рода структура зубной коронки была несколько сложнее, чем у современного *avellanarius*. Номинативный подрод ведёт своё начало с позднего миоцена, в это время он уже был, вероятно, паневропейским (Hartenberger, 1966).

Все ископаемые остатки известны с территории современного ареала, который охватывает лиственные леса Европы (рис. 50).

Биология. Населяют разного типа лиственные и отчасти смешанные леса с густым подлеском; в горах встречаются до 2000 м н.у.м. Селятся в дуплах и других закрытых полостях или строят наружные шарообразные гнёзда (см. рис. 34). Активность преимущественно ночная. Зимоспящие. Питание в основном растительное (семена, орешки, жёлуди, разнообразные ягоды). За сезон размножения приносит от 1 до 3 (в зависимости от климата) помётов, в каждом до 7 детёнышей. Характер индивидуального развития типичен для соневых. Хорошо лазают и бегают по ветвям, включая самые тонкие; на земле передвигаются короткими прыжками. Вокализация богатая, причём значительная часть звуковых сигналов лежит в ультразвуковом диапазоне.

Соня орешниковая, мушловка *Muscardinus avellanarius* (Linnaeus, 1758)

Синонимы. *muscardinus* Schreber, 1782; ? *speciosus* Dehne, 1855; *corilinum* Fatio, 1869; *pulcher* Barrett-Hamilton, 1898; *anglicus* Barrett-Hamilton, 1900; *trapezius* Miller, 1909; *niveus* Altobello, 1920; *zeus* Chaworth-Musters, 1932; *kroECKi* Niethammer,

Bohmann, 1950; *abanticus* Kivanc, 1983.

Систематика. Единственный современный вид рода.

Строение. Основные признаки указаны в характеристике рода.

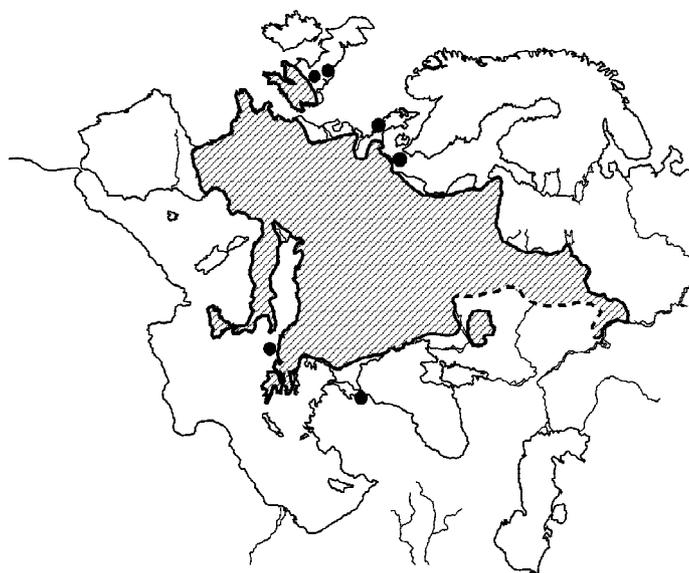


Рис. 50. Ареал сони орешниковой, *Muscardinus avellanarius*

Распространение. Ареал орешниковой сони охватывает Южную, Центральную, Западную и Восточную Европу и центр Европейской части России (см. рис. 50).

На западе соня распространена до атлантического побережья. Она отсутствует на Пиренейском полуострове, населяя только северный склон Иберийских гор. В Великобритании ареал охватывает большую часть Англии и юг Уэльса (Bright et al., 1996).

Орешниковая соня практически отсутствует на побережье Северного моря, к северу от Кале. Здесь граница её ареала проходит приблизительно по линии, соединяющей место слияния Мааса и Самбры в южной Бельгии, город Норден на севере Саксонии и далее, огибая часть Везерско-Эльбского междуречья, по линии Вальдсроде–Виттинген–Гамбург. Севернее соня распространена до Хузума на побережье Северного моря и по балтийскому побережью Германии (включая о. Рюгель) и Польши до Вислинского залива (Storch, 1978).

К северо-востоку от Польши ареал охватывает Латвию и Литву приблизительно до 58° с. ш. Оттуда северная граница ареала идёт через юг Псковской области на запад, проходит через верхнюю Волгу, север Московской и Владимирской областей и Ивановскую область. Западнее распространение орешниковой сони охватывает Нижегородскую область; возможно, этот вид заходит в Татарию и левобережное Поволжье (Бобринский и др., 1965). В Европейской части России орешниковая соня, по-видимому, не спускается на юг дальше центральных районов Тульской, Калужской и Смоленской областей.

В Белоруссии орешниковая соня распространена в Витебской области и во многих районах южнее Минска, а также в Беловежской Пуще (Сержанин, 1961). На Украине она, видимо, обитает на большей части территории, кроме причерноморских и восточных областей.

На юге Европе мушловка населяет Балканский и Апеннинский полуострова, отсутствуя лишь в долине р. По, приморских районах Болгарии и во Фракии, а также острова Сицилия и Корфу (Amorì et al., 1984). Изолированная находка этого вида есть в азиатской Турции — в районе Босфора, в горах Алем-Даг (Storch, 1978; Kivanc, 1983).

Места обитания. В целом, по-видимому, орешниковая соня менее чувствительна к нарушенности лесных биотопов, чем другие европейские сони, но более — к аридизации ландшафта. Этим, вероятно, объясняется её более широкое распространение в Западной Европе и практически полное отсутствие в степной и лесостепной зонах Европейской части России, а также на Кавказе.

Мушловка обитает преимущественно в лиственных, реже в смешанных лесах, поселяясь в местах с богатым подлеском главным образом из орешника или других лиственных пород. Охотнее всего зверьки держатся вдоль лесных просек и дорог, по опушкам полей и на зарастающих вырубках. Распределение её неравномерно: местами во вполне, казалось бы, благоприятных условиях зверьки не встречаются совсем.

В Уэльсе (Bright, 1995), где только 11% лесных массивов имеют площадь более 20 га, что необходимо для обитания сони, зверьки придер-

живаются лиственных опушек, хвойных насаждений или дубрав. Эти островные леса населены соней только при условии существования между ними полос древесной растительности.

В юго-западной Англии (Bright, Morris, 1990) орешниковая соня выбирает места с богатым подлеском из ежевики и жимолости, где древесный ярус разрежен и не затеняет этот подлесок. На старых вырубках, где нижний ярус сильно затенён, она селится неохотно, предпочитает средневозрастные вырубки.

В Нидерландах (Laag, 1984) эти сони обитают на лёссовых платообразных террасах, где осадки наиболее обильны (700 мм в год). Встречаются на сырых склонах холмов, с мелкозернистой суглинистой почвой, хорошо сохраняющей влагу, что имеет решающее значение в период спячки. Селятся в мезофильных растительных ассоциациях — буково-дубовых, ожиково-дубовых, звёздчатково-грабовых лесах, в них отдаёт предпочтение вырубкам с молодыми посадками, обочинам дорог с кустарниковым покровом. В южном Гарце (Schulze, 1973) предпочитаемый биотоп — буково-дубовые леса различного возраста с примесью ели, перемежающиеся участками груши, ореха, зарослями малины. Сходным образом, в Германии в Тевтобургском лесу и в горах Золлинг заселяются преимущественно буковые старые древостои, в которых подлесок имеет подчинённое значение (Meyer, 1957).

В Австрийских Альпах основная часть области распространения орешниковой сони находится, как и у полчка, в предгорном и низкогорном высотных поясах. Большинство находок происходит с высот 300 и 800 м. Самые высоколежащие находки происходят с 1800 м (Kofler, 1979). Сходно с полчком, мушловка населяет все области пихтово-буковых и смешанных с буком лесов (Mayer, 1971; Spitzenberger, 1983), т.е. подчеркнута избегает сухих и теплых местообитаний. В Альпах (Kahmann, Frisch, 1950; Wachtendorf, 1951) она населяет предпочтительно светлые, солнечные лесосеки на открытых склонах, лесопосадки и окраины лесов, просветы (поляны и т.д.). Эти станции являются ранними сукцессионными стадиями с ещё низкой высотой древостоя (0,5–1,5 м), с богатым видами ярусом узколистных трав, разнотравья и кустарников, по возможности густым кустарниковым ярусом (особенно предпочитают малина, ежевика). Единично орешниковая соня встречается также в местах произрастания горной сосны, где

сильно переплетенные растения соснового стланика могут также обеспечивать требуемую густоту покрова.

На Апеннинах орешниковая соня заселяет разного типа леса на высотах от уровня моря до 1000 м н.у.м. Она найдена в небольших перелесках, реликтовых дубравах, прибрежных буковых лесах и борах, в садах, кустарниковых зарослях на склонах холмов (Scaravelli et al., 1995); ранее была нередка также в зарослях живых изгородей вдоль дорог и полей (Zangheri, 1957).

В Литве (Езерскас, 1961; Юшкайтис, 1990) соня обитает в самых разных древостоях за исключением старых чистых ельников и сосняков, при этом решающим фактором оказывается развитость подлеска, особенно лещины и подроста из молодых ёлок. В Латвии (Штраус, 1959) зверьки селятся преимущественно как в чисто лиственных (берёза, осина, ольха), так и смешанных (берёза и ель) лесах с богатым подлеском (ива, лещина, крушина), предпочитая при этом более молодые (20–30 лет) и густые лесонасаждения.

В Молдавии (Лозан, Егоров, 1960), на Украине (Татаринов, 1956), в Белоруссии (Михолап, 1956) и в бывшей Западной области (Меландер, 1935) зверьки населяют смешанные широколиственные леса, грабовые, грабово-буковые насаждения, молодые дубово-мелколиственные леса и старые тенистые дубняки с густым подлеском из орешника, липы и ясеня и зарослями бурьяна. Встречаются мушловки в чистых зарослях орешника, обитают в небольших островных лесах, в некоторых случаях поселяются в старых сильно запущенных садах, состоящих, кроме фруктовых насаждений, из грецкого ореха и кустарников тёрна, и вклинивающихся в лесные массивы. В искусственных лесных полосах мушловка не селится. В горных местностях западных областей Украины в вертикальном распространении зверьки доходят до верхней границы леса, включая криволесье, встречаясь до 1750 м н.у.м. В горах сони часто селятся в буковых лесах (Татаринов, 1956; Шнаревич, 1959) и в густых зарослях вдоль горных речек (Сокур, 1960). В окрестностях Киева (Шарлеман, 1915) мушловка была обнаружена в зарослях дикого винограда на веранде дачи. Добывались зверьки и в городском саду “Пуца-Водица”.

В б. Ярославской и Владимирской губ. (Капланов, Раевский, 1928), Московской и Тульской

обл. (Огнев, 1947; Лихачев, 1953, 1954а, 1955; Заблоская, 1957а,б), в б. Нижегородской губ. (Формозов, 1925) места обитания мушловки очень сходны. Это чаще всего смешанные леса, состоящие из берёзы, осины, липы, дуба, сосны, ели с богатым подлеском из липы, клёна, орешника, шиповника, жимолости, бересклета, калины, рябины, боярышника, черёмухи и ясеня. Поселяются сони в дубовых и дубово-липовых лесах с подлеском из орешника, в молодых осинниках с богатым разнообразным подлеском, местами переплетающимся в непролазную чащу, спутанную выющимися мотыльковыми и хмелем. Встречаются мушловки в участках редкого дубняка 40–50-ти летнего возраста. Зверьки предпочитают селиться на вырубках и редицах с густым возобновлением липы, дуба, берёзы, осины. Очень часто обитают в молодых дубово-лещиновых насаждениях или старых светлых дубняках с подлеском, реже в густых осинниках. Отдельные экземпляры попадают в елово-сосновом лесу и в различных сосняках, имеющих во втором ярусе и в подлеске примесь липы и дуба.

Численность, структура населения. Орешниковая соня повсюду немногочисленна. Более или менее резкие подъёмы численности для неё не характерны, т.к. ежегодное пополнение популяций лишь немногим превышает годовую убыль особей.

В западной части ареала — в Великобритании, Швеции, Нидерландах (Bright, Morris, 1996; Berg, 1996) под непрекращающимся действием целого ряда причин (фрагментация, деградация и исчезновение необходимых местообитаний) численность орешниковой сони постоянно сокращается. За последние 100 лет в Великобритании территория, где можно встретить мушловку, уменьшилась почти вдвое, “пятнистое” заселение зверьками отдельных пригодных для обитания участков позволяет говорить об остаточном “реликтовом” распределении сони в этой части ареала.

В б. Закарпатской обл. Украины мушловка водится в небольшом количестве, хотя и не представляет редкости (Сокур, 1952; Турянин, 1959). Наиболее многочисленна она в горных буковых лесах, несколько реже поселяется в смешанных насаждениях и ещё реже в равнинных грабово-буковых лесах (Татаринов, 1956). В Молдавии в островных дубовых лесах обитает в незначительных количествах, в лесных массивах обычна, плотность заселения угодий составляет 6–9 зверьков на 1 га (Лозан, Егоров, 1960).

В Латвии (Штраус, 1959) орешниковая соня не такое редкое животное, как предполагалось ранее; численность её может увеличиваться в связи с улучшением охраны леса. В Литве (Juskaitis, 1995а,б) в двух локалитетах плотность популяции на протяжении 1984–1990 гг. составляла весной 0,4–1,5 особей на га, осенью — 0,9–3,8 особей на га.

В “Тульских засеках” и на юге Московской области (Приокско-Тerrasный заповедник) мушловка — нередкий зверёк (Лихачев, 1954б). В средневозрастном лесу “Тульских засек” на площади в 20 га, где имелось 50 искусственных гнездовых, плотность поселения сони составляла в 1950 г. — 3,2 и в 1951 г. — 3,9 особей на 1 га. В молодом лесу с большим количеством лещины на протяжении 3,5 км в 76 искусственных гнездовьях осенью 1951 г. выловлен 61 живущий в одиночку зверёк и 2 самки с выводками. На юге Московской обл. на площади в 4 га плотность поселения сонь составляла 3,5 особи на 1 га.

Продолжительность жизни орешниковых сонь в среднем 2,5 года, большинство зверьков переживает лишь две спячки и почти полностью погибает во время третьей. Единичные экземпляры, перезимовавшие третий раз, погибают до начала лета. Ежегодный прирост популяции достаточно высок — 71%. Но по причине очень большой смертности зверьков, особенно в первый год жизни, резких колебаний численности не бывает.

Возрастной состав популяции одинаков у обоих полов. В двух территориальных группировках в Литве весной сони делятся на 3–4 возрастных группы (Juskaitis, 1995b, 1999a,б): годовалых зверьков 67% и 72,1%; двухлеток 25% и 22,4%; трёхлеток и старше 7,4% и 5,5%. В тех же популяциях осенью взрослые особи составляют 33,7% и 22,3%, сони, рождённые в июне — 30,9% и 36,8% и рождённые в августе — 35,4% и 40,9%. Объединённая группа сеголеток составляет в разные годы от 57% до 89%.

На юге Московской обл. суммарно за 7 лет наблюдений популяция состояла из 68% годовалых зверьков, 23% 2-леток, 7% зверьков 3 лет и 2% 4-летних особей. Из шести наблюдаемых 4-летних особей — четыре погибло в начале лета, одна самка принесла помёт и наблюдалась до 9 июля, один самец ловился до 3 сентября. Один окольцованный самец ловился в течение 5 лет.

Количество сеголеток в популяции в зависимости от характера размножения и уровня смертности существенно меняется по годам.

Летом на юге Московской обл. они составляют от 68% до 32%, осенью от 59% до 8%. В Тульских засеках летом сеголетки составляют 75%–69%, а осенью 71%–29%.

Сильно колеблется по годам гибель брошенных выводков. В зависимости от характера весны погибает от 15% до 39% детёнышей. Высота обычно смертность зверьков в первой зимовке — около 50%. Основная причина гибели сеголеток в спячке заключается в недостаточной упитанности зверьков и наступающем к весне истощении. В целом за год гибель сеголеток колеблется от 48% до 81% (в среднем 60%). Размеры гибели молодых зверьков мало зависят от времени их рождения. Отход среди зверьков годовалого возраста составляет в среднем 56% (от 50% до 60%). Лишь в 1958–59-х гг. при высокой численности годовичков погибло 74% зверьков. Среди зверьков 2 и 3 лет показатель годовой смертности равен примерно 70% и оказывается прямым следствием снижающейся с возрастом энергии жизнедеятельности.

В целом, очевидно, годовая смертность орешниковой сони очень велика. Отсев, главным образом сеголеток и стариков, особенно высок во время зимней спячки. Полная смена особей в популяции должна происходить через 4–5 лет. В двух упомянутых популяциях Литвы смертность в первый период жизни составляет 64,2% и 70,9% и во второй — 71,3% и 84,2% (Juskaitis, 1999b). Для окрестностей Лозанны (Catzeflis, 1984) показатель зимней смертности сеголеток — 65%. В Молдавии (Лозан, Егоров, 1960; Успенский, Лозан, 1961) в начале лета популяция сони состоит главным образом из 8–19-месячных и 20–29-месячных зверьков и в меньшей степени из особей в возрасте 30 месяцев и старше. Осенью перед спячкой популяции на 50–70% состоит из сеголеток в возрасте 1–7 месяцев. Смертность молодых до перехода к самостоятельной жизни составляет 30%.

Соотношение полов в популяции орешниковых сонь по наблюдениям в южном Гарце (Schulze, 1973) составляет 46% самок и 54% самцов. При этом в гнездовой период в выводках было 52% самок, среди самостоятельных молодых их было 50% и среди взрослых преобладали самцы 60%. В Литве (Юшкайтис, 1990) на стадии выводков прослежены все возможные вариации соотношения полов от 5:0 до 0:4. Во взрослой популяции отклонения от соотношения 1:1 оказываются недостоверными. В популяции мушловки на юге Московской области и

в Тульских засеках (Лихачев, 1954а, 1966б) количество самцов постоянно превышает количество самок. Так, в выводках, не отошедших от самок, 53,6% самцов, 46,6% самок; среди самостоятельно живущих молодых 58,5% самцов, 41,5% самок; среди взрослых зверьков 55,8% самцов и 44,4% самок.

Участок обитания. Величина участка в данной местности стабильна и определяется природными условиями и общей численностью сонь в этой местности. В годы с высокой численностью популяция не уплотняется, часть молодых зверьков временно поселяется в менее пригодных угодьях.

При содержании в вольере в Сев. Рейне (Датмольд) 20 сонь (Zippelius, Goethe, 1951) выяснено, что с момента весеннего пробуждения в течение всего тёплого периода каждый взрослый зверёк имеет индивидуальный участок, отмеченный запахом мочи.

В южном Гарце (Schulze, 1970) максимальные перемещения самцов составили 1600 м за сезон. Самки большей частью оставались на участке радиусом до 50 м, лишь немногие уходили на расстояние до 150 м. Из 17 отловленных и выпущенных на разном расстоянии животных к месту поимки вернулись 7, причём один самец преодолел за 27 дней 700 м.

Систематическое кольцевание и повторные отловы зверьков на юге Московской обл. и в “Тульских засеках” (Лихачев, 1955, 1967а) показали, что взрослая часть популяции очень привязана к своему небольшому участку обитания и проводит в нём всю жизнь. Основу распределения местности составляют участки обитания самок; территории кочёвок самцов как бы накладываются на более подвижную схему мест обитания самок. Возникновение пожизненного индивидуального участка у самок связано с появлением первого выводка. У самцов он формируется в течение второго лета жизни. Кочёвки, определяющие размеры обитаемого участка, составляют у родивших самок 50–75 м, изредка 100–200 м и у самцов 50–100 м, в редких случаях 150–200 м. Территория, на которой кочует взрослый самец, обычно перекрывает участки обитания 2–3 самок, с которыми он спаривается.

Устойчивая привязанность к сравнительно небольшому индивидуальному участку, видимо, свойственна орешниковой соне и в других частях ареала. По наблюдениям в окр. Херефорда в Великобритании (Bright, Morris, 1991, 1992) даль-

ние путешествия не характерны для местных мушловок. Средние размеры территории обитания самцов составляют 0,68 га и самок 0,22 га.

В предгорьях Альп (Wachtendorf, 1951) площадь участка в среднем составляет около 2000 м². Гнёзда одного животного распределены на площади примерно в 700 м². Места жировки находились большей частью в окружности всего в 10 м вокруг дневного убежища, максимально — до 40 м; в северной Моравии Gaisler et al. (1977) оценивают средний поперечник участка в 150 м.

В двух популяциях в Литве (Юшкайтис, 1990; Yuskaitis, 1997) индивидуальные участки самцов в среднем охватывают площадь в 1,0±0,1 га и у самок 0,8±0,1 га. Территория, занятая более подвижными самцами, перекрывает обычно несколько индивидуальных участков самок. Участки же самок никогда не перекрываются. Характер расселения молодых зависит от времени их рождения. Зверьки более ранних выводков, отделяясь, уходят в среднем на 360±30 м, максимально до 800 м. Августовские молодые отселяются в среднем на 130±10 м, максимально до 600 м. Детёныши, рождённые в сентябре, за редким исключением, зимуют всем выводком вместе.

Кольцевание сонь в Кампиновской Пуще под Варшавой (Pielowski; Wasilewski, 1960) также показало, что основной массе сонь не свойственны более или менее значительные миграции. Индивидуальный участок невелик: 66% всех многократно пойманных зверьков ловились в пределах отдельных опытных участков площадью от 6,0 га до 10,6 га. Отловы, проводимые раз в 2–4 месяца на протяжении 2 лет, показали, что из всех повторно пойманных зверьков 62% ловятся в пределах 200 м, 14% в пределах 200–400 м, 14% от 400 до 600 м и только 10% между 600 и 1000 м от первоначального места поимки.

На юге Московской обл. и в “Тульских засеках” (Лихачев, 1967 а,б) молодые зверьки, рождённые весной, в первое лето жизни осваивают новые места обитания и совершают значительные миграции, кочуя иногда на расстояние 1000 м и более. Это расселение наблюдается в июле–сентябре. Интенсивность миграций определяется численностью. Сони, рождённые во второй половине лета, в первую осень не расселяются, зимуют в местах своего рождения. Из-за большой зимней гибели зверьков весенние кочёвки годовалых сонь не носят массового характера, но по протяженности достигают 300–

600 м. Кочуя в поисках свободных мест обитания, сеголетки постоянно оказываются в пределах стабильных участков обитания взрослых сонь. При этом между зверьками не возникает антагонизма. Нередки случаи, когда “пришелец” проводит день вместе с постоянным обитателем в его убежище.

Для взрослой части популяции, обитающей в искусственных гнездовьях, характерны некоторые перемещения, связанные с погодными условиями. Пик заселения дуплянок взрослыми зверьками приходится на май–июнь. В июле они ловятся в дуплянках значительно реже, в жаркое время, по-видимому, переселяясь в подземные убежища. Чем жарче и суше лето, тем меньше их в искусственных гнездовьях. В августе число встреч сонь в дуплянках увеличивается, в сентябре они опять начинают покидать гнездовья и к концу месяца почти перестают встречаться, уходя на зимовку.

Убежища. Орешниковая соня обычно строит свои летние шаровидные гнёзда (см. рис. 34) на ветвях различных деревьев и кустарников на высоте чаще всего 1–2 м, но иногда и выше (до 6 м) над поверхностью земли. Гнёзда обычно располагаются в развилке стволов или на сближенных побегах прикорневой поросли, иногда подвешиваются в петлях вьющихся растений. Иногда сони используют для своего гнезда дупла деревьев, гнёзда мелких птиц, надстраивая к ним крышу, трухлявые пни, поваленные прогнившие стволы. Делают также гнёзда на земле; видимо, нередки случаи обитания в подземных убежищах.

На северо-западе Франции в лесу Ренне (Hamon, 1976) в октябре из 10 гнёзд сони 6 обнаружены на буках на высоте 0,45–2,3 м, 2 на грабах на высоте 1,2–2,5 м, и 2 в терновнике на высоте 1,6–2,0 м. В Тевтобургском лесу гнёзда с помётом были найдены на высоте до 20 м на старых буках (Storch, 1978). В Южном Гарце (Schulze, 1973) зверьки без предпочтения заселяли дуплянки, развешенные на 18 видах деревьев по опушкам, вдоль светлых дорог и просек.

В западных областях Украины (Татаринов, 1956) находили гнёзда сонь на ветвях орешника, граба, осины, сосны, в трухлявых пнях, в старых поваленных ветром стволах бука, ели, в бурьяне, среди опавшей листвы и сухих веток. Одно гнездо, найденное на вершине молоденького бука на высоте 75 см, имело форму эллипса (105×50 см) и состояло из сухих листьев бука, папоротника и мха, снаружи было замаскиро-

вано зелёными листочками бука. В окрестностях Киева (Кесслер, 1850) в дубовых кустах невысоко над землёй найдено шаровидное гнездо с боковым выходом, сплетённое из травинок и выложенное внутри нежным сухим мхом. В тех же местах находили гнёзда за отставшей корой сосен (Шарлеман, 1915). В Эстонии (Aul et al., 1957) сони устраивают гнёзда в кустах на высоте 1–2 м, иногда на деревьях до 20 м, и совсем редко на земле. Гнёзда, сделанные из травы и листьев и устланные внутри шерстью, имеют шаровидную форму, диаметр их достигает 12 см. В Орловской губ. (Danilowitsch, 1936) гнездо сони обнаружено на высоте 1 м над землёй на кустике малины. Оно было сложено из сухих листьев и травинок и напоминало гнездо крапивника; входного отверстия заметно не было. Во Владимирской губ. (Капланов, Раевский, 1928) соня поймана в пустой колоде, повешенной для привлечения пчёл.

На юге Московской обл. (Заблоцкая, 1957а) шаровидные гнёзда сонь, укрепленные на ветвях молодых дубков на высоте 1–2 м, находили на вырубках с негустым возобновлением. Гнезда сделаны из листьев дуба, липы и орешника. Одно гнездо найдено в трухлявом берёзовом пне высотой около 1 м и диаметром 25–30 см на высоте 20 см от земли. На территории Лосиноостровского охотничьего хозяйства (Томилин, 1958) одно гнездо, свитое из сухих листьев орешника и травы, найдено на кусте орешника в 30 см над землёй. Второе гнездо диаметром в 10 см, состоящее внутри из зелёного мха и покрытое сверху слоем сухой травы и отделанное еловыми прутиками, помещалось в развилке между двумя молодыми елочками на высоте 1 м от земли. В Московской области гнёзда сонь обнаруживали в дуплах малого пестрого дятла: одно в небольшом пне на высоте 1,5 м над землёй, другое на высоте 4,3 м (Благосклонов, 1939). До самого летка дупло было набито мхом и травинками, образующими рыхлый шар.

В б. Нижегородской губ. (Формозов, 1925) гнёзда мушловки обнаружены в разнообразных условиях: в кустах орешника, одно на высоте 35 см, другое на высоте человеческого роста; в узком дупле небольшой осинки на высоте 1 м; на земле у подножия папоротника в кучке сухих листьев; на сухой осинке на высоте 47 см, в кусте дуба на высоте 106 см, на молоденькой яблоне между стволами на высоте 123 см. Одно гнездо было подвешено к стеблям вьющегося мотылькового на высоте 1 м. В одном случае

соня использовала расположенное на орешнике гнездо славки-черноголовки.

Размеры и форма гнёзд варьируют. Гнёзда одиночек и молодых зверьков меньше по размеру и более рыхлые. Размеры четырех гнёзд, найденных в б. Нижегородской губернии (Формозов, 1925), были следующими: горизонтальный диаметр 9,0–13,5 см, вертикальный диаметр 10,5–15,0 см, диаметр входного отверстия 1,5–2,0 см. Гнёзда для спячки бывают поперечником в 6–12 см, а гнёзда с выводком — 9–12 см (Wachtendorf, 1951).

Наружное гнездо обычно имеет две оболочки — наружную, сложенную из листьев того дерева или кустарника, на котором строится гнездо, и внутреннюю, представляющую собой толстый слой стеблей травы, лубяных волокон, мягких сухих листьев деревьев, папоротника, лишайников, мха, пуха иван-чая и шерсти.

В местах развески искусственных гнездовий сони охотно поселяются в них. В Великобритании в графстве Сомерсет (Morris, Bright, Woods, 1990) при ежемесячных проверках в 1986–88 гг. дуплянок, сходных с синичниками (115×130×120 мм, леток 35 мм) уже к концу первого лета после развески в 60% обнаружены следы пребывания сонь, в 40% сами зверьки. В некоторых местах ящики для птиц представляют излюбленные дневные убежища (Sidorowicz, 1959; Meyer, 1957). Они обычно заселяются позже, чем наружные гнёзда: например, в Гарце — в конце мая–начале июня (Schulze, 1970; Laufens, 1975).

В Саксонии в Восточных Рудных Горах в густом пихтовом лесу 5 гнездовых ящиков, предназначенных для летучих мышей, размещенных на высоте 1,5–2 м на площади 1000 м², в июне все были заняты сонями (Wilhelm, 1976). В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) сони занимают 10–50% дуплянок. Зверьки предпочитают убежища с летком около 5 см; особое предпочтение отдается пустотелым плодам тыквы лагенарии. В Литве (Езерскас, 1961; Юшкайтис, 1990) сони поселяются в искусственных гнездовьях уже в первый год после их развески. В последующие годы весной они занимали 10%, а осенью 30–50% синичников. В Латвии (Штраус, 1959) сонями заселены от 18% до 60% дуплянок, в Тульских засеках 56,0–66,7%, а на юге Московской обл. 27,9–33,3% искусственных гнездовий (Лихачев, 1954б, 1967б). В этих случаях звери-одиночки иногда не строят гнёзда, просто натаскивая сухие листья или прячась в

накопившихся остатках прошлогодних гнезд. При поселении в обитаемом убежище строят своё гнездо поверх птичьего. Так, на территории Лосиноостровского хозяйства (Томилин, 1958) 3 гнезда найдены в скворечниках; в одном случае в скворечнике, расположенном на липе на высоте 3,5 м от земли, соя разорила гнездо мухоловки-пеструшки.

Наравне с разнообразными гнёздами, расположенными над поверхностью земли, в местах, где бывает сухое и жаркое лето, орешниковые сони, видимо, постоянно пользуются подземными убежищами (Лихачев, 1955, 1967 б), выселяясь в них на засушливый период. Обычно в них же мушловки и зимуют.

Зимние убежища находятся в углублениях почвы, под землёй, под корнями деревьев и кустарников. Иногда зверьки зимуют в дуплах деревьев и искусственных гнездовьях. Зимние гнёзда всегда хорошо утеплены. В Приокско-Террасном заповеднике (Заблоцкая, 1957а) 5 апреля при сгребании строительного мусора у кордона на поляне лиственного леса было обнаружено зимнее гнездо сони. Зверёк в состоянии оцепенения лежал в углублении под дубом на небольшом бугорке — дерновинке. Дно и стенки ямки были выстланы сухими травинками и листьями дуба. Сверху соя была покрыта листьями дуба и строительным мусором. В 20 км от Серпухова (Капланов, Раевский, 1928) в хвойном лесу при осеннем сборе мха на сравнительно небольшом участке леса было найдено около десятка спящих сонь.

В Западной Европе (Zimmerman, 1921; Kllas, 1947) сони зимуют в углублениях почвы, под корнями деревьев, иногда в кучах хвороста, дуплах деревьев, расщелинах скал, искусственных гнездовьях. Одно гнездо найдено на балке на чердаке лесного кордона на высоте 2 м.

Питание. Орешниковая соя в основном растительноядна, хотя в некоторые сезоны часто употребляет и животную пищу. Из растительных кормов питается главным образом жёлудями, различными орехами, семенами, ягодами и плодами, иногда вегетативными частями растений. Животная пища состоит из различных насекомых, яиц и птенцов мелких птиц, иногда же и взрослых птиц.

В Латвии (Лукшевич, 1981) при содержании в неволе двух самцов в течение 20 суток зверькам предлагали плоды и вегетативные части двадцати видов растений. Из вегетативных частей деревьев и кустарников сони охотно по-

едали только листья. Из предложенных плодов тринадцати видов растений зверьки выбрали лишь плоды шести. Бересклет, липу мелколистную, ольху чёрную, бузину красную, клён платановидный ели неохотно; семена хвойных не трогали. При подготовке к спячке предпочитали орехи лещины и жёлуди, но съедали также ягоды малины, крушины ломкой, калины. В среднем за сутки зверьки съедали по $6,19 \pm 0,71$ г пищи, что составляло 32% живого веса.

В Молдавии (Лозан, Егоров, 1960; Успенский, Лозан, 1961) в летнее время сони питаются главным образом семенами дуба, бука, лещины, в меньшей степени грецкими орехами, семенами граба, сочной мякотью и косточками яблок, груши, черешни, вишни, сливы, абрикоса. В желудках сонь из Черногорья (Татаринов, 1956) обнаружены семена черники и земляники; в конце августа — начале сентября желудки были набиты мякотью и зёрнами малины. В Прибалтике (Greve, 1909) сони едят жёлуди, ягоды, семена деревьев, сочные фрукты, ягоды рябины. В б. Нижегородской губ. (Формозов, 1925) находили на ближайших к гнезду сони ветках лещины, орехи с прогрызенными боками.

Весной, до появления семян и плодов, пища в основном состоит из вегетативных частей растений. У добытых в апреле-мае сонь из Черногорья желудки были наполнены зеленовато-бурой массой (Татаринов, 1956). В Раховском районе (Сокур, 1952) весной отмечены нередкие случаи питания зверьков корой с верхушек молодых (10–15-летнего возраста) елей.

В период гнездования мелких воробьиных птиц их яйца и птенцы становятся нередкой добычей орешниковых сонь, иногда нападают они и на насиживающих самок. Жертвами сонь в Молдавии (Успенский, Лозан, 1961), Литве (Езерскас, 1961), Латвии (Штраус, 1959), “Тульских засеках” (Лихачев, 1954б) в первую очередь оказываются мухоловка-пеструшка, горихвостка, реже лазоревка и большая синица. На протяжении всего весенне-летнего сезона сони, видимо, в небольших количествах, поедают самых разнообразных беспозвоночных. Так, в желудках сонь из западных областей Украины (Татаринов, 1956) обнаружены хитиновые остатки насекомых.

Жившая в неволе соя (Формозов, 1925) не трогала сухих ржаных зерен, грызла пшеничные зёрна и пшено, предпочитала овес, пробовала жёлуди. У спелых лесных орехов зверёк не мог прогрызть скорлупу, у орехов без скорлупы

съедал ядро, охотно теребил рябину, часто выедая только семечки. Всего охотнее ел яблочные семечки и ядрышки вишнёвых косточек. В неволе мушловки хорошо едят ягоды, семена, белый хлеб, варенье (Татаринов, 1956). Один зверёк съедает в сутки 5–7 желудей или 12–14 орешков бука (Лозан, Егоров, 1960).

В осеннее время сони делают небольшие запасы из желудей и орехов, складывая их в летних гнёздах. Используются запасы в весеннее “голодное время”. Сами зверьки к осени сильно жиреют. Особенно это заметно в годы с высоким урожаем кормов. В Московской обл. (Лихачев, 1966 б) в такие годы осенью старые и молодые особи достигают веса 30 и более граммов.

Зимние запасы мушловок иногда бывают очень большими. В Литве осенью в дуплянках (Езерскас, 1961) приходилось находить до 400 и более желудей, собранных сонями. Зимой в окрестностях Нижнего Новгорода (Формозов, 1925) найдено гнездо с запасом из 8 желудей. Другой запас уже проросших желудей обнаружен весной в дупле небольшой сломанной липы в прошлогоднем гнезде горихвостки.

Суточная активность. Орешниковая соня деятельна в сумеречное и ночное время. В летние месяцы период активности длится 8–12 часов с чётко выраженным единственным пиком (Gebczynski et al., 1972). Весной и осенью продолжительность активного периода несколько меньше. Летом в течение дня взрослые зверьки обычно не покидают гнёзда, исключение составляют кормящие самки, оставляющие днём ненадолго подрастающих детёнышей. Весной постоянна слабая дневная активность, но выходы днём редки и кратковременны. В конце лета и осенью при подготовке к спячке иногда деятельны во второй половине дня. На протяжении тёмного времени фазы деятельности зверьков сменяются периодами отдыха. Длительность тех и других колеблется приблизительно от получаса до двух часов.

В Западных областях Украины (Татаринов, 1956) в летний период зверьки выходят из гнезда, когда в лесу совсем смеркнет, и прекращают свою деятельность с первыми лучами солнца. На юге Московской обл. (Лихачев, 1965) с мая по август взрослые зверьки деятельны с 19–21-го час. до 5–7 час.

Во Франции в окр. Бруни (Saint-Girons, 1966) жившая в вольере соня в мае выходила из гнезда после захода солнца около 20 час. и возвращалась в него до рассвета около 3 часов. На

протяжении этого времени зверёк почти никогда не отдыхал. Регулярно наблюдались 2–4 коротких дневных выходов. В Сев. Рейне (Детмольд) 24–25 сентября две содержавшиеся в неволе сони (Zippelius, Goethe, 1951) покинули убежище около 19 час. и были активны приблизительно до 20 час. 30 мин. После двухчасового перерыва, они вновь покинули убежище приблизительно с 22 час. 30 мин. до 24-х час. Между 4-мя и 5-ю часами утра сони были активны около получаса, и последний раз зверьки вышли приблизительно с 6 час. 30 мин. до 7 час. 30 мин. Те же зверьки уже в конце августа изредка выходили кормиться в 14–16 час.

Двухлетние наблюдения в Великобритании в лиственном равнинном лесу в Самерсетшире (Bright et al., 1996) показали, что основным внешним фактором, определяющим суточную активность сони летом, был фотопериод. Чаще всего зверьки покидали убежище через 30 мин. после захода солнца и возвращались в него за 50 мин. до восхода. Фазовое изменение лунного освещения не отражается на характере активности сонь.

Определённое и временами значительное влияние на ночную жизнь зверьков оказывают изменение температуры воздуха и дожди. При более теплой погоде сони дольше не возвращаются в убежище, а во время дождя их пребывание вне гнезда сокращается. Кормящая самка при неблагоприятной погоде может не выходить из гнезда с детёнышами на протяжении нескольких дней (Лихачев, 1965).

В прохладный сезон, когда температура падает ниже +9°, сони могут быть активными и днём. При особенно неблагоприятных условиях зверьки впадали в неглубокую спячку. По наблюдениям с 11 июля по 31 октября 1969 г. (Walhovd, 1971) в период с июля по сентябрь начало ночной активности сонь совпадало с заходом солнца, а их возвращение в убежище происходило за час до восхода. Зверьки были деятельны вне гнезда приблизительно 6 часов. В этот период первый пик активности приходился на 20–22 часа, но основная жизнедеятельность наблюдалась между 1–3 часами. В октябре зверьки стали покидать гнездо на значительно более короткое время — от 1 до 2 часов. Самый длительный перерыв в их активности составлял 43 часа 29 мин.

По возвращении в гнездо после ночной кормёжки сони на несколько часов впадают в оцепенение. С 15 апреля по 15 мая в таком состоянии находилось 84% зверьков, с 16 июня по 31

августа — 70%, с 1 по 30 сентября — 68% и в октябре — все 100% зверьков. Большинство сонь впадает в оцепенение на протяжении всего теплого периода с 7 до 9 час., в более холодное время весной, осенью и при летнем похолодании это состояние может длиться до 11–13 час. Явление летнего оцепенения характерно лишь для взрослых сонь, для молодых зверьков даже поздней осенью оно не типично.

Спячка. Для орешниковой сони характерна настоящая спячка с явлениями гипотермии. Систематическое измерение температуры тела четырех зверьков из одного гнезда, содержащихся в неволе в Германии во время зимней спячки при естественной температуре (Klaas, 1947) показало, что при температуре среды выше +2° температура тела превышает её на 0,8°–2,2°, при понижении температуры воздуха ниже +2° температура тела падает до +1,6±0,2°.

Экспериментальными исследованиями (Томилини, 1958) выяснено, что во время спячки у зверьков происходит сокращение частоты дыхания и появляются более или менее длительные дыхательные паузы. Изменение температуры тела в связи со сменой температуры среды достигается изменениями частоты дыхания и длительности дыхательных пауз. С понижением температуры воздуха и соответственно температуры тела число дыханий возрастает и длительность перерывов между ними сокращается; с повышением внешней температуры и температуры тела число дыханий уменьшается и возрастает длительность пауз. Во время пробуждения перерывы в дыхании исчезают, частота дыхания прогрессивно увеличивается и достигает максимума (420–510 раз в мин.) при температуре тела 19°–27,5°. По мере приближения температуры тела к нор-

мальной (34,5°–36°) число дыханий уменьшается до нормы (160–290 раз в мин.). Длительность пробуждения колеблется от 30 мин. до немногим более часа.

Орешниковая соня, по-видимому, более теплолюбива, чем другие виды сонь. При понижении температуры ниже +15°–+16° зверьки становятся вялыми и засыпают (Eisentraut, 1929). В Германии 13 октября при температуре воздуха +8° найдено гнездо с погрузившимися в спячку четырьмя сонями (Klaas, 1947). В конце октября у обитающих в летних убежищах сонь отмечаются фазы глубокой летаргии, длительность которых тем дольше, чем холоднее ночи (Lohrl, 1960; Laufens, 1975). При содержании их в неволе в естественной температуре в феврале при +5°–+6° зверьки находились в состоянии полусна и лишь с потеплением до +9° проснулись.

Пробуждение мушловок в природе, по-видимому, наступает довольно поздно, лишь с наступлением полного весеннего тепла. В Дании пробуждение и засыпание происходило при температуре воздуха между 0° и +9°, в среднем при +3°–+5°C (Walhovd, 1974). В Саксонии сони не встречаются в лесу, пока кусты наполовину не покроются листьями (Zimmerman, 1921).

Начало спячки по ареалу отмечается в конце сентября–октябре, пробуждение — в конце апреля–начале мая. Длительность спячки меняется от 5,5 до 7 месяцев (табл. 10).

В Польше мушловки встречаются в летних гнездах чаще всего до конца сентября–начала октября (Sidorowicz, 1959).

Вместе с тем, на юге Италии орешниковую соню ловили и находили в погадках хищных птиц в декабре (Cagnin, Aloise, 1995; Scaravelli, Aloise, 1995), что позволяет предполагать как минимум неполную спячку в этом регионе.

Таблица 10. Сроки зимней спячки орешниковой сони в различных регионах

Место	Начало спячки	Конец спячки
Западные области Украины	I декада ноября	I декада апреля
Львов	Наиболее поздняя поимка 9.11	Наиболее ранняя поимка 9.04
Молдавия	Середина октября	III декада апреля
Латвия	Начало ноября	Начало мая
Эстония	Сентябрь	Май
Юг Московской области	Сентябрь–октябрь, наиболее поздняя поимка 10.11	Середина апреля, первая половина мая; наиболее ранняя поимка 14.04
Окр. Лозанны	13 ноября	9 апреля

Сроки пробуждения и засыпания зверьков в одной местности довольно растянуты и зависят от погодных условий весны или осени, от пола и возраста зверьков. Так, на юге Московской обл. (Лихачев, 1966а) первыми весной в середине апреля появляются старые и годовалые самцы из ранних выводков и позднее, в первой половине мая, самки и молодые зверьки обоего пола. Осенью большинство взрослых зверьков уходит в спячку в сентябре раньше молодых, особенно из последних выводков. Молодые в свою очередь в тёплые и сухие осени засыпают позднее (в октябре), чем в дождливые и холодные (в сентябре). В малокормные годы с тёплой осенью сони поздних выводков бывают активны до ноября. В Молдавии (Лозан, 1960) весной сони пробуждаются в разное время в зависимости от условий погоды.

По наблюдениям в неволе (Walhovd, 1976; Walhovd, Jensen, 1976) общая продолжительность спячки мушловки в следующие друг за другом годы составляла 108; 148; 44 дня при температуре среды от -5° до $+8,5^{\circ}$. Наибольшие периоды непрерывной спячки в той же последовательности длились 86 (01.11–26.04), 79 (13.01–01.04) и 22 (21.12–11.01) дня. В начале спячки зверьки часто пробуждались, причём периоды активности продолжались от 3 до 8 часов. Общая продолжительность частичного пробуждения составляла 3,6% от всего периода спячки. Длительное состояние глубокой гипотермии наступало лишь с понижением температуры внешней среды, тогда как пробуждения зверьков происходили не только с потеплением, но и при постоянной температуре внешней среды не ниже $+2^{\circ}$. Температура в гнезде во время глубокого оцепенения была на $1-2^{\circ}$ выше, чем снаружи, никогда не опускалась ниже 0° . При временном пробуждении зверьков температура в гнезде повышалась на $6^{\circ}-23^{\circ}$. Переход сони от состояния глубокой гипотермии к поверхностному оцепенению длился в среднем 40 мин., а обратно в среднем 4 часа 45 мин.

На сроки засыпания зверьков отчасти влияет внутренняя температура зимнего убежища. Две семьи сонь наблюдались во время зимней спячки в Сев. Рейне (Zippelius, Goethe, 1951): одна в полудупле, другая в синичнике. Они впади в спячку при разной внешней температуре: первая — 1 декабря при $+6^{\circ}$, вторая — 12 декабря при $+2^{\circ}$. По этой же причине зимовавший в одиночку зверёк заснул на 6 дней раньше “зимовочной группы”.

Характер спячки главным образом зависит от суровости зимы и изменчив по ареалу. По наблюдениям в Молдавии (Лозан, 1960) благополучную зимовку сонь определяет погода поздней осени и начала зимы. Смена оттепелей и морозных дней с промачиванием и промерзанием почвы, холодные бесснежные зимы неблагоприятны для спящих зверьков. Напротив, многоснежные зимы с рано установившимся снежным покровом по сухой земле создают благоприятные условия зимовки. На территории России, где зимой господствуют отрицательные температуры, спячка, видимо, непрерывна и зверьки находятся в глубоком оцепенении. В Зап. Европе с постоянными положительными зимними температурами оцепенение не так глубоко и регулярно прерывается.

Частота пробуждений, кроме колебаний внешней температуры, зависит ещё от защищённости зимнего убежища и физиологического состояния зверька. В первой из двух описанных выше семей сонь из Сев. Рейна (Zippelius, Goethe, 1951), зимовавшей в полудупле, в течение зимы сон прерывался 5 раз при внешней температуре 0° , тогда как во второй, зимовавшей в синичнике, — 14 раз при внешней температуре -5° . В Германии (Klaas, 1947) находившиеся под наблюдением в течение всей зимы 4 сони регулярно просыпались при потеплении до $+5^{\circ}-+6^{\circ}$. Старый самец, зимовавший в этой группе, кроме того, время от времени выходил из гнезда на протяжении всего холодного периода с морозами до $-10^{\circ}, -15^{\circ}$.

В перерывах сна зверьки кормятся и пьют. Возможно, что периодические пробуждения вызываются наполнением мочевого пузыря. Так, с изъятием пищи и воды самец, выходивший при морозе $-10^{\circ}, -15^{\circ}$, перестал просыпаться.

Во время спячки зверьки сильно теряют в весе. На юге Московской обл. (Лихачев, 1967в) сони в возрасте 1–3 лет, весившие осенью в среднем 30 г, весной весили 19 г, теряя за зиму от 33% до 45% веса (среди них самцы в среднем 36%, самки 27%). Сеголетки за первую зиму теряют 15–25% веса. Из них вес молодых, достигших к осени 22–31 г, изменяется на 28–40%, и молодых, весивших к осени 16–25 г, на 18–29%.

В спячку зверьки залегают либо в одиночку, либо группами. Группа совместно зимующих зверьков чаще всего состоит из самки и молодых позднего выводка.

Размножение. Начало и сроки спаривания, количество участвующих в размножении зверь-

ков, однократность или двукратность размножения в течение года, время наступления половой зрелости непосредственно связаны с продолжительностью и сроками активного периода и потому изменчивы по ареалу. Кроме того, показатели плодовитости повсюду весьма изменчивы по годам в связи с погодными и кормовыми условиями.

Во всех местностях сони приступают к размножению вскоре после весеннего пробуждения и на протяжении 3–4 недель основная масса самок, готовых к оплодотворению, беременеет.

Большинство самок приносит только один помёт, второй выводок составляет исключение. В горах Северной Моравии на больших высотах правилом является один помёт в год, на меньших высотах их, как правило, два; в виде исключения также 3 помёта (Gaisler et al., 1977). В Альпах (Wachtendorf, 1951) самки мушловок размножаются один раз.

В Центральной Европе период размножения растянут от начала июня до конца сентября; во время мягкой осени он может продлеваться вплоть до октября. В этом регионе отмечаются два пика размножения: конец июня–начало июля и конец июля–начало августа (Wachtendorf, 1951; Sidorowicz, 1959). В южном Гарце (Schulze, 1973) период размножения длится 4,5 месяца, выводки в гнёздах обнаруживали с середины мая до середины сентября: самые поздние 29.08 и 14.09.

В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) спаривание происходит с 20-х чисел апреля до первой половины мая, в Прибалтике (Greve, 1909) спаривание наблюдается до июня. В “Тульских засеках” (Лихачев, 1966 а) первые спаривания,

в которых в основном принимают участие 2–4-летние самки происходят в конце апреля. На юге Московской обл. (Лихачев, 1966 а) первые пары начинают попадаться в дуплянках 2–5-го мая, массовое спаривание наблюдается во второй декаде этого месяца. Спаривание годовалых самок в связи с их разным возрастом (особи из ранних или поздних помётов) весьма растянуто. Они вступают в размножение по мере созревания, что длится до второй половины июля. При втором размножении спаривание происходит обычно через 5–12 дней после первых родов.

Подробными наблюдениями в “Тульских засеках” и на юге Московской обл. (Лихачев, 1966а) выяснено, что характер спаривания бывает различным. Старые и годовалые (10,5–11-месячные) самки, вступающие в размножение первыми, спариваются с одним самцом и, по-видимому, на протяжении одних суток. У самок, начинающих размножаться несколько позже, наблюдается многодневный период спаривания: их можно поймать с самцами, иногда с разными, 3–5 раз. При втором размножении самки обычно спариваются с другим самцом, хотя иногда это бывает тот же самец, что при первом размножении.

Каждый следующий год самки, как правило, спариваются с новыми самцами. Самцы во всех случаях спариваются с несколькими самками. У годовалых самок из поздних прошлогодних выводков обычно наблюдается “холостое” спаривание. Такие самки на протяжении всего лета ловятся вместе с самцами, но, будучи не готовыми к оплодотворению, остаются без приплода. “Холостое” спаривание обычно на юге Московской обл. и редко в “Тульских засеках”.

Таблица 11. Число холостых самок орешниковой сони в Центральной России в зависимости от года и возраста (по: Лихачев, 1966а)

Год	Возраст самок			
	2–4 года		1 год	
	Число самок	Число выводков	Число самок	Число выводков
1956	4	0	14	7
1957	8	5	11	8
1958	8	3	31	7
1959	7	3	8	3
1960	4	2	11	5
1961	4	3	9	1
1962	6	1	5	1

Среди взрослых самок 2–4 лет в отдельные годы не все особи участвуют в размножении. Число холостых самок меняется в связи с более или менее благоприятными условиями года (табл. 11).

В “Тульских засеках” количество холостых самок заметно меньше. В 1950 г. из 9 пойманных самок 7 были с выводками, в 1951 г. из 14 размножились 10.

Половая зрелость и у самцов, и у самок, видимо, на всём ареале (Молдавия, “Тульские засеки”, юг Московской обл.) (Успенский, Лозан, 1961; Лихачев, 1966а), как правило, наступает в возрасте 10–11 месяцев. Поэтому в средней России среди годовалых самок в среднем 64% особей остаётся холостыми и лишь 36% приносит потомство. Обычно это зверьки первых выводков, рождённые в июне–июле (см. табл. 11).

Самцы в этом возрасте спариваются наравне с более взрослыми зверьками. Рождённые в начале прошлого лета включаются в размножение с весны, родившиеся же в июле — несколько позже. В особо кормные годы отдельные сеголетки обоего пола, вероятно, достигают половой зрелости (иногда в возрасте 2,5 месяцев) и в конце лета начинают размножаться.

Сроки беременности одинаковы на всём ареале и колеблются от 18–19 до 23–24 дней. На юге Московской обл. первые выводки появляются 1–8 июня и 35% самок приносят помёт до 15 июня. Последний помёт появляется в середине августа. Появление новорождённых в конце августа крайне редко. Самое позднее появление молодых относится к 8–9 сентября. В “Тульских засеках” первые выводки появляются 16–19 мая и 38%

самок родят во второй половине этого месяца. Заканчивается размножение в конце августа, самая поздняя дата рождения детёнышей 1–2 сентября. Сроки появления первого выводка довольно растянуты. Самки 2–4-летнего возраста приносят помёт очень дружно. На юге Московской обл. 75% таких самок родят в последних числах мая – первых числах июня, и лишь очень редко позднее. Самое позднее появление выводка у старой самки отмечено 23 июля. Появление выводков у годовалых самок, как на юге Московской обл., так и в “Тульских засеках” происходит на протяжении всего лета, правда 64% этих зверьков родят до 15 июля. Самки, рождённые в мае–июне приносят детёнышей в мае–июне следующего года, рождённые в июле–августе, родят в июне, июле и частично в августе следующего года. Самое позднее появление молодых у годовалой самки относится к 24 августа.

В исключительных, крайне редких случаях размножения самок-сеголеток выводки у них могут появиться в самом конце лета или осенью. Так в 1957 г. на юге Московской обл. три такие самки принесли помёты 26–27 августа, 1–2 и 8–9 сентября. В “Тульских засеках” в 1951 г. две самки родили молодых тоже в конце августа – начале сентября.

Второе размножение следует сразу за первым. Вторые выводки на юге Московской обл. рождаются через 30 дней, в “Тульских засеках” через 37–39 дней, а в случае гибели первого выводка через 25–26 дней после первого. На юге Московской обл. второй помёт у старых самок появляется в начале июля, а у годовалых зверьков в конце этого месяца. Более позднее рождение вторых выводков наблюдалось очень ред-

Таблица 12. Время появления выводков в разных частях ареала у орешниковой сони

Место	Первый выводок	Второй выводок
Латвия	Гнёзда с детёнышами: начало июня, 23.07	
Литва	Самки с выводками с середины мая до конца августа	
Окр. Львова	Слепые детёныши: июнь	
Молдавия	Первые новорождённые: вторая половина мая, начало июня	Новорождённые: начало августа
Окр. Киева		Слепые голые детёныши: вторая половина сентября
Бывш. Нижегородская губ.	Голые детёныши: 20.05; слепые детёныши с короткой шерстью: 9.06	Не вполне выросшие молодые: 9.09; 5–18.09

ко. Самое раннее появление здесь второго выводка отмечено 3 июля, самый поздний помёт был 18 августа. В Тульских засеках самки приносят второй помёт обычно в конце июня, но многие родят и в августе. Наиболее ранний выводок 27 июня, а самый поздний 25 августа. Время появления выводков несколько варьирует по ареалу (табл. 12).

Вторичное размножение, видимо, может происходить у мушловки на всём ареале, но в южных частях ареала несколько чаще. Кроме упомянутых мест, есть указания на двукратное размножение сошь в Карпатах (Татаринов, 1956) и в Эстонии (Aul et al., 1957). Второе размножение характерно главным образом для старых самок. Из годовалых зверьков иногда приносят второй выводок лишь рождённые в начале прошлого лета. Как правило, повторно размножаются самки, имевшие ранние первые помёты или лишившиеся первого выводка. Самки, запаздывающие с первым размножением, второй раз не плодятся.

На юге Московской обл. второе размножение бывает далеко не каждый год. На протяжении 8 лет исследований лишь 17,5% преимущественно старых самок, родивших первый выводок до 30 июня, размножаются второй раз. Среди них из 23 самок 2-летнего возраста и старше лишь 8 дали второй приплод, а из 47 годовалых самок с первым выводком до 15 июля лишь 4 размножились второй раз. В “Тульских засеках” мушловки чаще приносят два выводка за лето. В 1950–51 гг. 50% самок, имевших первый выводок рано (с 15 мая по 15 июня), принесли второй помёт. В двух случаях (в 1955 и 1957 гг.), видимо, представляющих собой исключение, две старые самки, после гибели первых выводков и появления в начале июня вторых помётов, принесли в конце августа – начале сентября третьи выводки. Нормально мушловки трижды за лето не размножаются.

В случае двукратного размножения (юг Московской обл.) самка покидает первый выводок через 35–45 дней после рождения. Со вторым выводком она остаётся 50–60 дней; часто вся семья зимует вместе. Покинутые молодые 5–7 дней держатся вместе, после чего расселяются попарно или в одиночку (Лихачев, 1969). В неволе (Zippelius, Goethe, 1951) в возрасте 55 дней зверьки переходят к одиночной жизни, они строят собственное двуслойное, сложно сплетённое гнездо, отличающееся от гнезда взрослых лишь размерами.

Количество молодых в помёте в Молдавии — 3–8, в среднем 4,9 (Успенский, Лозан, 1961); в Литве — 4–6 (Езерскас, 1961), в Нижегородской губ. — 3–6 (Формозов, 1925). На юге Московской обл. (1952–1962) и в “Тульских засеках” (1950–1951 гг.) детёнышей бывает от 3 до 7, в среднем от 4,27–4,66 (Лихачев, 1966а). В выводках, рождённых в начале лета, как правило, больше детёнышей, чем в более поздних, к осени величина помёта обычно уменьшается. У рано родивших самок 2–4-летнего возраста детёнышей всегда больше (4,83), чем у рано родивших (4,31) и поздно родивших (4,08) годовалых самок. Даже вторые выводки у старых самок крупнее, чем выводки молодых. Так, у трёх самок-сеголеток в выводках было 3, 4 и 5 детёнышей. Наибольшее число молодых на размножающуюся самку за лето отмечено в годы с интенсивным двукратным размножением. В Тульских засеках в 1950 г. при массовом втором размножении на самку приходилось в среднем за лето 7,33 молодых, а в 1951 г. всего 5,55. На юге Московской обл. в 1957 г. при наличии вторых помётов на самку приходилось 6,09 молодых, а в 1956 г. при их отсутствии только 3,38. В среднем же в “Тульских засеках” на одну размножавшуюся самку было 6,05 детёнышей, а на юге Московской обл. всего 4,75.

Рост, развитие, линька. Судя по наблюдениям в Молдавии, на юге Московской обл. и в “Тульских засеках” (Лозан, 1960, 1961; Лихачев, 1967в, 1969), в развитии орешниковых сошь не наблюдается существенных географических отличий. Во всех местностях детёныши одного выводка, как правило, развиваются равномерно; запаздывающие в развитии особи встречаются редко и обычно быстро погибают. Темп развития отдельных выводков, особенно в первые дни, отличается, но время прозревания и развития слуха у всех зверьков почти одинаково.

Айрапетьянц, Сластионенко (1988), обобщая результаты наблюдений в лабораторных и природных условиях за развитием 57 выводков, выделяют в постнатальном онтогенезе мушловки 4 этапа.

Первый этап — с момента рождения до 8–10 дней, характеризуется развитием ряда экстерьерных признаков. Появляется пигментация кожи, образуется ювенильный шёрстный покров, формируются ушные раковины. Детёныши в этом возрасте способны цепляться, переворачиваться со спины на брюхо, ползать, активно работая только передними лапами.

Таблица 13. Возрастные изменения внешних признаков орешниковой сони (по: Галанцев, Коротецкова, 1980; Сластиковенко, 1990)

Возраст в днях	Покровы	Глаза	Уши	Пальцы	Вибриссы
1	Голые, кожа ярко-красная, постепенно розовеет, просвечивают кровеносные сосуды, желудок	Закрываются	Ушные раковины не сформированы; слуховой проход закрыт	Не разъединены	Отсутствуют
3–4	Верх тела буроватый, на голове и спине редкие щетинки	Закрываются	Ушные раковины “отлипают” от головы; слуховой проход закрыт	Не разъединены	Вибриссные поля припухшие
5–6	Верх хорошо пигментирован, на спине серый пушок	Чётко видна глазная борозда	Ушные раковины “отстают” от головы, высота ушной раковины 1–2 мм; слуховой проход закрыт	Не разъединены	Вибриссные валики хорошо выражены; вибриссы 2–5 мм
10–11	Покрываются рыжеватой шерстью, брюхо голое или с белёсым пушком	Глазные яблоки набухли, на верхних веках ресницы	Высота ушной раковины до 3 мм; слуховой проход закрыт	Не разъединены	10 мм
15–16	Сверху полностью опушены рыжей шерстью, снизу охристо-сероватые, на хвосте короткие рыжие волосы	Некоторые прозревают (прозревание — 13–20 дни)	Высота ушной раковины 3.4 мм; слуховой проход открывается на 14–17 день	Не разъединены	—
20–21	Полное опушение, на груди появляются белые волосы	Открыты	Высота ушной раковины 4 мм; слуховой проход открыт	Все свободны	Концы вибрисс темнеют
25–26	На груди белое пятно, общая окраска, как у взрослых, но бледнее	—	Высота ушной раковины 6 мм		

Второй этап длится 7–10 дней и заканчивается к 17–20-дневному возрасту. Завершается он открыванием слуховых проходов, прорезыванием нижних резцов, отъединением крайних пальцев кисти и стопы. Детёныши хорошо лазают, в случае опасности не затаиваются, а выпрыгивают из гнезда; основные формы локомоции у них — шаг и прыжок с одновременным отталкиванием всеми четырьмя лапами.

Третий этап длится около 10–13 дней, и заканчивается к месячному возрасту. В это время окончательно формируются все экстерьерные признаки, а также поведенческие и локомотор-

ные реакции. Детёныши выходят из гнезда, начинают самостоятельно питаться. Движения у них быстрые, резкие.

Четвёртый этап завершается к 45 дням. Это время совершенствования поведенческих и локомоторных реакций, регулярных самостоятельных выходов из гнезда, кончается распадом семьи. Молодые в этом возрасте достигают 2/3 размеров взрослых, отличаются от них менее пушистым хвостом и бурым окрасом. Половозрелость наступает в возрасте от 3 до 10 месяцев в зависимости от времени рождения и экологической ситуации года.

По наблюдениям за динамикой сердечного и дыхательного ритмов в постнатальном развитии (Коротецкова, Галанцев, 1979; Галанцев, Коротецкова, 1980) к 10–11-дневному возрасту ритм сердца, по сравнению с 5-м днём, увеличивается на 28%, но частота дыхания практически не меняется. К 15–16 дням частота сокращения сердца в том же сравнении увеличивается на 58%, дыхание остаётся почти неизменным. К 20–21-у дням сердечный ритм возрастает на 90%, частота дыхания — на 20%. К 25–26-ти дням, по сравнению с 5-м днём, число сокращений сердца увеличивается на 105%, частота дыхания остаётся на уровне 20–21-го дня. На 30–31-й день в том же сравнении сердечный ритм увеличивается в 2,2 раза. На 40-й день по отношению к 30-у дню частота сердечных сокращений уменьшается на 13%. Частота дыхания постоянна. На 40–50–60-й дни оба параметра практически не меняются. В 6-месячном возрасте по сравнению с 30-дневным сердечный ритм ниже на 38%.

Подробнее сведения о развитии внешних признаков, зубной системы, динамике сердечного и дыхательного ритмов и особенностей поведения приведены в табл. 13–16.

В первую спячку зверьки залегают с неодинаково развитыми зубами. У молодых ранних выводков к осени зубной ряд не отличим от зуб-

ного ряда взрослых. У зверьков, рождённых позже, 3-й коренной и предкоренной всегда недоразвиты, их рост завершается во время спячки.

Увеличение веса зверьков в ходе развития в большей мере зависит от обилия пищи. В более кормные годы в любой местности вес всех зверьков больше, чем в менее кормные. Одно-возрастные зверьки, ведущие самостоятельный образ жизни, в более благоприятных в смысле питания местностях всегда весят больше. Увеличение веса и внешних промеров в первые 1,5 месяца жизни выглядит следующим образом (табл. 17, 18).

На юге Московской области и в “Тульских засеках” (Лихачев, 1967в, 1971) различия в весе отдельных особей одного помёта в первые 15 дней не превышают 0,1–0,3 г, в 15–20 дней составляют 0,5 г и перед началом самостоятельной жизни 1 г. Вес одновозрастных детёнышей различных выводков отличается сильно. 5–6-дневные сони весят от 1,9 г до 2,7 г; 9–10-дневные — от 3,0 г до 4,2 г. С 20-дневного возраста становится заметным половой диморфизм в весе: самки всегда легче самцов. При переходе к самостоятельной жизни молодые достигают веса в 10–13 г. Увеличение веса молодых весенних и летних выводков протекает различно. Рождённые в июле с 15–18 дней растут быстрее де-

Таблица 14. Возрастные изменения состояния зубной системы орешниковой сони (по: Лозан, 1961)

Возраст	Состояние зубов верхней челюсти.
15–16 дней	Появляются I. Прорезаются M^1 , M^2 .
30 дней	Прорезаются M^3 . Обозначается место прорезывания P_m .
40 дней	Полный зубной ряд. Уровень жевательной поверхности P_m и M^3 ниже, чем M^1 и M^2 .
50 дней	Все зубы одинаковой высоты. Эмалевые гребни острые.
12–13 месяцев	Вершины эмалевых гребней начинают притупляться.
16 месяцев	Вдоль вершин эмалевых гребней появляются продолговатые углубления обнажённого дентина.
26–27 месяцев	Эмаль сильно стёрта, отдельные участки гребней полностью разрушены. Дентин обнажается не только на гребнях, но и между ними.
28–29 месяцев	Разрушение эмалевых гребней захватывает половину или большую часть жевательной поверхности. На месте гребней образуются углубления в дентине.
36 месяцев	От коренных зубов отламываются части зуба с жевательной поверхностью.

Таблица 15. Возрастные изменения поведения орешниковой сони (по: Лихачёв, 1971; Галанцев, Коротецкова, 1980; Сластиков, 1990)

Возраст в днях	Поведение
1	Лежат на боку, не могут переворачиваться на брюхо.
3–4	При испуге обнаруживают реакцию вздрагивания.
5–6	Переворачиваются на брюхо, лежат в позе “сфинкса”, поджав задние лапы, немного ползают, перебирая передними лапами и подтягивая задние.
10–12	Быстро ползают, могут повисать на ветке.
15–16	Быстро перемещаются, поднимаясь на лапах, сохраняется поза “сфинкса”, подпрыгивают вверх, отталкиваясь всеми лапами, могут передвигаться шагом.
20–21	Быстро бегают, но из гнезда не выходят, хорошо лазают и прыгают, появляется оборонительная реакция, пытаются умываться, чесаться. Питаются только молоком.
25–26	Впервые выходят из гнезда. Умело умываются и чистятся, основная форма поведения — исследовательская деятельность. Начинают переходить на самостоятельное питание.
30–31	Напоминают взрослых. Полностью переходят на самостоятельное питание.
40–50	Полностью самостоятельные, распад семьи. Поиск новых угодий, гнёзд.
60	У некоторых особей наступает половозрелость.

Таблица 16. Возрастные изменения сердечного и дыхательного ритмов у орешниковой сони (по: Коротецкова, 1979; Галанцев, 1980)

Возраст в днях	Сердечный ритм (в мин.)	Длительность сердечного цикла (в мсек.)	Дыхательный ритм (в мин.)
5–6	252–350	200–300	225–300
10–11	312–525	140–180	210–230
15–16	432–630	120–140	192–336
20–21	534–768	80–100	234–396
25–26	564–819	80–100	255–466
30–31	630–810	80–90	—
40	594–784	—	235–558
50	561–738	—	300–564
60–61	561–738	—	300–564
более 6 месяцев	498–708	90–140	276–456

тёньшей майских и июньских помётов того же возраста. Чем позже рождение выводка, тем быстрее увеличивается вес детёнышей. Несмотря на это, ко времени спячки вес зверьков разных выводков колеблется от 20 г до 28,6 г. Молодые поздних выводков часто уходят в спячку с весом в 12,6–14,5 г.

Весной после первой зимовки годовалые самцы в зависимости от возраста весят от 10,4 г до 22,0 г. Чем моложе зверьки, тем интенсивнее увеличивается их вес в течение лета, и ко вто-

рой зимовке они достигают веса 17,7–36,0 г. Годовалые самки весной весят 8,7–20,2 г, ко второй зимовке — 18,2–33,0 г. Зверьки обоих полов 2–4-летнего возраста весной после зимовки, как правило, имеют большой вес (самцы 16,3–24,5 г, самки 16,8–24,0 г), снижающийся летом (самцы 16,5–21,4 г) и вновь возрастающий осенью (самцы 19,5–35,7 г, самки 19,6–30,3 г) (табл. 19).

При наблюдении в неволе за развитием особенностей поведения мушловки (Zippelius, Go-

Таблица 17. Увеличение веса (в г) у молодых орешниковых сонь (по: Лозан, 1961; Лихачёв, 1967в, 1971; Schulze, 1973)

Возраст в днях	“Тульские засеки”	Московская обл.	Молдавия	Южный Гарц
	мин.—макс.	мин.—макс.	мин.—макс.	среднее
1–2	0,9–1,3	1,0–1,6	1,6–2,0	0,8
3–4	1,4–2,3	1,3–1,4	–	1,4
5–6	1,8–3,0	2,0–3,0	4,0	–
7–8	2,5–3,9	9,0–4,1	–	2,0
9–10	3,0–4,3	3,4–4,5	5,5	–
11–13	4,1–6,0	3,9–5,1	–	–
14–16	4,7–6,9	4,5–7,0	6,0–7,0	3,2
17–19	5,1–7,8	5,0–7,3	–	–
20–25	6,5–8,9	6,5–8,0	–	4,1
26–30	8,0–10,0	6,6–8,5	8,5	5,0
31–35	9,0–11,0	7,5–8,5	–	–
36–40	10,9–11,5	8,2–9,0	8,8–9,5	–
41–45	11,0–13,0	9,5–10,0	–	7,3

Таблица 18. Увеличение внешних промеров тела (в мм) молодых орешниковых сонь в Молдавии (по: Лозан, 1960)

Возраст в днях	Длина тела	Длина хвоста	Длина ступни	Высота уха
5	29–30	16–18	–	–
10	42	34	12	3
15–16	52	45	14,5	6
30	57	56	16	11
40	62	62	16,5	9,5

ethe, 1951) оказалось, что в возрасте 17 дней у зверьков обнаруживаются все движения чистки меха, правда, ещё несовершенные; на 18-й день они начинают понемногу есть мягкие фрукты. В возрасте 21 день у молодых обнаруживаются иногда неудачные попытки лазать, к 23–24-му дню они свободно лазают и бегают. В 24 дня появляется реакция испуга — стремление спастись бегством вверх. На 27-й день зверьки уже поедают любую пищу.

Линька сонь, по наблюдениям в Молдавии (Лозан, Егоров, 1960), происходит один раз в году. Линяющие зверьки всех возрастов встречались с июня до середины сентября. В то же время в Североморавской области, по мнению Номолка (1978), сони линяют дважды: в июне-

июле и августе–сентябре. Совпадение указанных авторами общих сроков линьки сонь в этих регионах позволяет предположить, что, вероятно, смена волосяного покрова происходит один раз в году, но в целом период линьки у зверьков разного возраста, пола и физиологического состояния значительно растянут.

Поведение, коммуникация. Орешниковая соня прекрасно и с лёгкостью лазает, нередко забираясь на самые тонкие ветки, гнущиеся под её тяжестью. Она свободно передвигается вдоль ветви, обхватив её лапами и вися вниз спиной. При лазании соня фиксируется на субстрате за счёт плотного прижатия подушечек ступни и кисти; возможно, определённое значение имеет и секрет желёз, повышающий адгезию (Haffner, 1996). Кроме того, при лазании важную роль играет хвост. Зверьки легко устраиваются кормиться на тонких ветвях, при грызении балансируя хвостом. Нередко едят, подвешиваясь на задних лапах и держа пищу в передних. Во время отдыха распластываются на ветвях, иногда же свешиваются поперек сучка, так что передняя часть тела оказывается по одну сторону, а задняя по другую. Хвост в этом случае способствует поддержанию равновесия.

Выпугнутые из гнезда, мушловки обычно не убегают далеко, а рассыпаются по сучьям дерева и, распластавшись на них, затаиваются или

Таблица 19. Вес орешниковых сонь на юге Московской обл. (по: Лихачёв, 1967в, 1971)

Дата	Возраст в годах					
	1		2		3–4	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
15.04–10.05	10,4–22,0	8,7–20,2	16,3–24,5	16,8–24,0	19,0–22,8	18,0–19,3
11.05–31.07	11,0–23,6	10,0–24,0	16,5–21,4	16,1–33,0	17,0–22,0	16,4–27,1
1.08–31.08	16,0–26,0	14,4–24,4	17,0–23,0	16,5–25,6	18,1–24,0	18,6–21,2
1.09–15.10	17,7–36,0	18,2–33,0	19,5–29,7	19,6–30,3	21,0–35,7	21,2–22,2

прячутся в ближайшем заранее известном убежище, по возможности на скрытой неподвижной ветке. Замерев, они становятся почти незаметными и подпускают к себе на самое близкое расстояние. В таком положении зверьки могут оставаться 30 минут и более, а когда опасность миновала, возвращаются в гнездо. При усилении опасности мушловка кидается вниз, ударяясь о листья “со звуком падающего жёлудя”, или сбегает вниз по веткам и, попав на землю, мгновенно исчезает. “Промежуточное” затаивание особенно характерно для молодых зверьков и беременных самок (Формозов, 1925).

При встречах зверьки обнюхивают друг друга, нередко между ними возникают драки. Часто они дерутся из-за пищи, особенно взрослые. У молодых сонь индивидуализм выражен не так резко: они более дружелюбны, постоянно облизывают, чистят и расчёсывают друг другу шерсть. С приближением времени зимней спячки у сонь появляется “потребность в обществе”, зверьки собираются группами в одном убежище. Вместе с тем новая соня, попавшая в гнездо, которое уже занято сформировавшимся на зиму “обществом”, обычно изгоняется и лишь в редких случаях становится его членом. Во время спячки слабых или погибших зверьков оставшиеся в живых при пробуждении вытаскивают из убежища.

С наступлением периода спаривания сонь становятся очень активными и легко возбудимыми. Столкновения между зверьками в это время происходят независимо от пола. Они агрессивны, кусают друг друга в разные части тела; сопровождается драка визгом и скрежетом зубов. Спаривание происходит ночью. После спаривания зверьки уходят на днёвку в одно убежище, иногда даже тогда, когда у самки есть выводок.

К постройке выводкового гнезда зверьки приступают за несколько дней до родов. Иногда они строят сразу два гнезда. Нередко бере-

менная второй раз самка строит новое гнездо во время выращивания первого выводка.

Незадолго до появления детёнышей самка становится агрессивной по отношению не только к самцам, но и другим самкам и молодым, изгоняя их из убежища. В первые 7–10 дней после родов самка очень возбуждена: крик покинутого детёныша часто вызывает у неё смещённую реакцию: не найдя детёныша, соня может схватить, чтобы утащить, любого подвернувшегося зверька (Eisenberg, 1975).

Мушловки — заботливые матери. Самка постоянно вылизывает молодых, начиная с анального отверстия, брюшка, затем вылизывает лапы, уши и мордочку. В лабораторных условиях при добавлении в гнездо “подкидышей” разного возраста самка успешно вырастила 22 детёнышей.

При сильном беспокойстве самка переносит слепых и переводит зрячих молодых из одного убежища в другое. Перетаскивая детёныша, взрослая особь при подозрительном звуке замирает, держа его во рту, но при реальной угрозе бросает и скрывается в укромном месте. Иногда при переселении мать “забывает” детёныша в старом гнезде или, напротив, перетаскивая одного, возвращается в старое гнездо и остаётся в нём с остальными. С ростом молодых материнская забота ослабевает и в возрасте 2–3 месяцев они встречают со стороны взрослых особей первые проявления агрессивности.

Только что пойманные орешниковые сонь не проявляют дикости и не кусаются. Приручение протекает различно в зависимости от характера зверька. Чаще всего мушловка быстро становится ручной, хотя в редких случаях дичится всю жизнь. В неволе они могут жить подолгу.

У орешниковой сонь, как и у садовой, лесной, существует своеобразный способ защиты от нападающего хищника — легко обрывающаяся кожа хвоста.

Едят пищу сони обычно там, где её находят. При содержании зверьков группой каждый из них имел отдельное постоянное место, куда приносил и где съедал пищу. Старые и молодые буковые орешки сони открывают по-разному. У старых орешков прогрызают тупой конец и вынимают ядро; у молодых же обгрызают край и вскрывают его сбоку. При поедании плода шиповника зверек либо вскрывает его с одного конца и выедают семена, не отгрызая от ветки, либо подгрызает черенок близко к плоду и после падения обрабатывает его на земле.

Основные характеристики слуха орешниковой сони выглядят следующим образом: верхний предел частот — 60 кГц; область максимальной чувствительности — 5–30 кГц; оптимальные частоты слуха — 8 и 16 кГц (Мовчан, 1980). При исследовании способности этих сонь различать частоту и длительность свистов, выяснилось, что зверьки дифференцируют сигналы, различающиеся по частоте на 8% и по длительности не более чем на 20% (Мовчан, Коротецкова, 1985). В эксперименте показана способность мушловки к дискретному восприятию звуковых сигналов, сопровождающих агонистическое поведение (Коротецкова, Мовчан, 1990).

Из посторонних звуков мушловок больше всего беспокоит шуршание, шелест, потрескивание, шумы, вероятно возникающие в лесу при приближении хищника.

У самок возникает отчётливая поисковая реакция и стремление к источнику звука при воспроизведении записей не только естественных писков детёнышей, но и их синтезированных моделей. При изучении естественной поисковой реакции лактирующих самок на писк детёнышей выяснено, что ведущие биологически значимые признаки призывных сигналов — это спектральные, а не временные параметры. В случае дискомфорта детёнышей это тональность, выраженная единственной спектральной составляющей, и высокая частотность сигналов, обычно выше 10 кГц. Длительное поступление сигналов от детёнышей (более 40 мс) активизирует поисковую реакцию самки (Мовчан, Коротецкова, 1984).

При комплексном анализе акустических реакций сонь и сопутствующих им поведенческих ситуаций выяснилось, что зверьки используют несколько основных типов сигналов, отличающихся функциональной нагрузкой (Мовчан, Коротецкова, 1983). Общая их особенность, характерная для мушловки, состоит в преобладании тональных звуков. Основными при раз-

личении сигналов служат их спектральные, а не временные параметры.

Ультразвуковые свисты сони издаются с закрытым ртом, т.е. через нос. Они имеют частоту 14–25 кГц; продолжительность каждого свиста 0,7 сек.; уровень звукового давления выше 90 децибел.

Наиболее обычным для взрослого животного звуковым сигналом служит тональный ультразвук свист. В отличие от всех других звуков, издаваемых соней, он сопутствует самым разнообразным жизненным ситуациям (Коротецкова, Семенова, 1988). Всегда свистят оказавшиеся в одиночестве зверьки. Такой сигнал может звучать на протяжении длительного времени. Однако интервал между свистами довольно большой — в течение одного часа можно насчитать не более 90 свистов.

При восприятии на слух сигналы угрозы или боли в драке слышатся как “циу”, “цви”, “цуил”, “бли-бли-бли”; при столкновении из-за еды — тихие щёлкающие трели; во время туалета — тихое “дьюк, дьюк...”; шепчущие “ди, ди, дийк...” — при нетерпении, неудовольствии. Зимой крепко спящий зверёк издаёт тихое продолжительное “цииип”. Призывные сигналы детёнышей — писки, свисты. Сигнал одиночества у детёнышей — “цит, цит...”, возбуждения — “вип, вип, вб, вб, вб”. В возрасте до 1 месяца, свернувшись в гнезде, они поют “сип-сип...”.

Наблюдения в неволе (Константинов, Мовчан, 1985) показали, что свистеть могут отсаженные от семейной группы молодые сони, свистит самец, оставшийся без самки, вместе с которой он содержался длительное время, и свистит кормящая самка, если от неё отобрали детёнышей. Тихий свист издаются сони при беспокойстве во время спячки. Постепенно разогреваясь и разворачиваясь, зверьки также свистят, причём число и интенсивность сигналов увеличиваются с повышением температуры тела. В их свисте содержатся высокочастотные компоненты до 3,5 кГц. Свист в форме высокочастотных тональных звуков издаются зверьки, находящиеся в подчинённом положении в конфликтных ситуациях. Эти сигналы подаются в промежутках между столкновениями. По мере возрастания напряжённости отношений зверьков свист звучит все чаще. Свистят и попарно содержащиеся зверьки. Вечером сразу после выхода из гнезда они обычно устраиваются на ветке и, неподвижно сидя в наступающей темноте, в течение получаса и дольше обмениваются высокочастот-

ными свистами. Особенно часто и подолгу сони свистят в период размножения. Вообще этот период отличается самой высокой звуковой активностью. Самцы во время ухаживания за самками практически непрерывно издают разнообразные звуки: не только свисты, а также стрёкот и высокие стоны.

Свисты, издаваемые орешниковой соней в период размножения, могут быть громкими и тихими. Громкие свисты по длительности и уровню звукового давления не отличаются от свистов одиночества, но несколько выше их по частоте. Тихие свисты значительно короче громких. В начале и в конце тихого свиста сильно меняется его частота, в результате чего сигнал захватывает как звуковой, так и ультразвуковой диапазон. При общении зверьков громкие и тихие свисты постоянно перемежаются, создавая впечатление диалога между ними.

Довольно часто тихие свисты, постепенно укорачиваясь, переходят в серию быстрых, коротких частотно-модулированных звуков, воспринимающихся как стрекот. Вначале даже может показаться, что это не звуковой сигнал, а скрежет зубами. Однако анализ физической структуры звуков показал, что это все же голосовой звук, частота которого меняется от 1 до 30 кГц. Одна из особенностей стрекота — постоянство длительности звуковых импульсов и периода их следования, в результате чего весь звук воспринимается как равномерное по ритму стрекотание.

Стрёкот всегда связан с движением зверьков. Самец стрекочет, подходя к самке, находящейся в течке. Не переставая стрекотать, он обследует её. Значительно реже самец стрекочет при ссаживании с особями того же пола или неэстральными самками. Но стрёкот не является сигналом, характерным только для самцов. Стрекочут и самки, например, возвращаясь после длительного отсутствия в гнездо, где остались детёныши.

Специфический сигнал самца в период размножения — высокий “стон”. Стонут самцы на протяжении длительного времени — нередко около получаса и более, как перед спариванием, так и в конце садки. Этот стон представляет собой продолжительную серию тихих звуков. Такая серия состоит из довольно часто следующих друг за другом импульсов, каждый длительностью около 0,7 сек.

В отличие от описанных выше сигналов, стоны целиком относятся к звуковому диапазо-

ну частот. Чаще всего их спектр представлен одной узкой областью постепенно понижающихся частот. Однако бывает, что, ухаживая за самкой, самец вначале издаёт простые по физической структуре стоны, которые затем переходят в более сложные звуки, спектр которых характеризуется наличием дополнительного, более низкочастотного и широкополосного участка с набором отчётливо выраженных спектральных максимумов.

В период спаривания, а также во время встречи незнакомых зверьков можно услышать ещё один сигнал — тихое чириканье. Этот тональный частотно-модулированный звук является самым низким из всех звуковых сигналов сонь, его частота всего 2–5 кГц. Во всех случаях чириканье сопровождает контакты между миролюбиво настроенными особями, когда встретившиеся зверьки обнюхивают мордочки друг друга.

Определяя функциональное значение звуков орешниковой сони, по-видимому, можно считать, что ультразвуковые свисты играют роль призывных сигналов, обеспечивающих связь между животными на больших расстояниях, когда зрение и обоняние уже малоэффективны. Стрёкот, высокие стоны и чириканье предназначены для общения дружелюбно настроенных зверьков, находящихся поблизости. Кроме того, стоны и чириканье, видимо, являются сигналами готовности к контактам с другими особями, а стрёкот — умиротворяющим, снижающим агрессивность окружающих зверьков. Так мушловки звучат чаще всего в период размножения.

Отдельную группу сигналов представляют звуки, сопровождающие агонистическое поведение орешниковой сони, — визги и цоканье. Основная особенность их спектра — широкополосность и наличие ярко выраженных гармоник. Характерны три формы визгов: пронзительный, стрекочущий и визг самки во время спаривания. Они хорошо различаются по частоте наиболее выраженной спектральной составляющей, длительности отдельных импульсов и временной организации. Пронзительные визги обычно раздаются при помещении незнакомых особей в одну клетку. Это широкополосные по спектру сигналы, захватывающие как звуковой, так и ультразвуковой (до 80 кГц) диапазоны частот. Особенно часто визги сопровождают встречи взрослых самцов в период половой активности. В высшей степени агрессивно визжат также беременные самки, а также кормящие самки в конце периода кормления, когда уже взрослые

детёныши своими навязчивыми действиями надоедают матери.

Во время агонистического поведения сонь их пронзительный визг переходит в стрекочущий, отличающийся от предыдущего как временной, так и частотной характеристиками. Если пронзительный визг представляет собой одиночный или парный звук, то каждый стрекочущий визг является продолжительной серией быстро следующих импульсов. Стрекочущий визг состоит из гармонических, частотно-модулированных звуков, в спектре которых гармоники имеют чётко выраженную колоколообразную форму.

Отдельный стрекочущий визг соня издаёт, главным образом, в тот момент, когда ей причиняют боль. Такой визг можно рассматривать как “протест” животного: он слышится, если зверька берут в руки. В природных условиях стрекочущий визг соня издаёт при нападении на неё более сильного животного.

Особый визг характерен для самки во время спаривания. Обычно при попытке самца приблизиться, она издаёт серию пронзительных визгов. В конце же садки эти визги сменяются быстрой серией звуков сложной частотно-временной структуры, обогащенных дополнительными, по сравнению со всеми другими визгами этих зверьков, спектральными максимумами. При высокой степени агрессивности, нанося укусы и преследуя врага, мушловки цокают, т.е. издают короткие и резкие звуки. Этот сигнал — последовательность из 2–3 коротких широкополосных звуков, не имеющих гармонической структуры. Во время погони цоканье может смениться пронзительным визгом.

Свистеть мушловки могут в разных ситуациях (Коротецкова, Семенова, 1988). В одном случае это призывные контактные сигналы между сонями на дальнем расстоянии. Издаются они одиноким зверьком, чаще всего в период размножения при поисках партнёра. Тихий свист издают соня при беспокойстве во время спячки. Постепенно разогреваясь и разворачиваясь, зверьки свистят. При этом число и интенсивность сигналов увеличивается с повышением температуры тела. В свисте содержатся высокочастотные компоненты до 35 кГц.

Свист в форме высокочастотных тональных звуков издают зверьки, находящиеся в подчинённом положении в конфликтных ситуациях. Эти сигналы подаются в промежутках между столкновениями. По мере возрастания напряжённости отношений зверьков свист звучит всё чаще.

Агонистическое поведение зверьков сопровождается и другими сигналами (визги, цоканье), характерными в основном для обороняющихся сонь. Во время столкновений, особенно при преследовании и нападении “хозяина”, “чужак” издаёт “визги” — широкополосные звуки с хорошо выраженной гармоничной структурой. С напряжением конфликта “чужак” все чаще издаёт визжащие звуки.

“Цоканье” характерно для более агрессивного зверька, как правило, “хозяина” ситуации. Этот сигнал — последовательность из 2–3 коротких широкополосных звуков, не имеющих гармонической структуры. Число издаваемых доминантом “цоканий” возрастает в ходе преследования и нападений на “чужака”.

Детёныши орешниковой соня также имеют довольно обширный репертуар звуков (Мовчан, Коротецкова, 1984). В возрасте до 20 дней их сигналы имеют различную и весьма сложную форму. Длительность импульсов составляет от 12 до 280 мсек; период их следования 365–4960 мсек; частота следования 0,7 имп./сек.

Вынутые из гнезда и помещенные на холодную поверхность, малыши издают сигналы дискомфорта — продолжительный ряд практически не слышимых человеком звуков. Обычно такая звуковая последовательность состоит из нескольких серий, каждая из которых включает от 2 до 8 коротких импульсов. Сигналы дискомфорта детёнышей имеют частотную модуляцию. Наиболее распространены две её формы. Первая характеризуется быстрым подъёмом частоты в начале и резким её спадом в конце сигнала. Вторая форма отличается от первой отсутствием сдвигов частоты в начале сигнала. По мере роста детёнышей, особенно к 3-недельному возрасту, эти сигналы утрачивают частотную модуляцию. Частота звуков дискомфорта при этом возрастает: так, если в 1-й день жизни детёнышей она составляла 10–30 кГц, то к 20-му дню — уже 15–50 кГц.

При боли детёныши визжат. Такие визги, слышимые человеком, раздаются в тех случаях, когда мать перетаскивает детёнышей с места на место. Этот сигнал резко отличается от упомянутых выше ультразвуковых криков дискомфорта прежде всего меньшей длительностью и наличием в его спектре не одного, а нескольких отчётливо выраженных гармонических составляющих, число которых колеблется от 2 до 5. На основе высокочастотных сигналов дискомфорта у малышей с возрастом формируются ультразву-

ковые свисты, с помощью которых осуществляется общение взрослых животных. Уже в месячном возрасте малыши используют их для поддержания связи с матерью во время ночных вылазок на кормёжку. Ультразвуковые внутрисемейные контакты поддерживаются не менее двух недель после выхода детёнышей из гнезда.

С началом самостоятельной деятельности детёнышей связано появление ещё одного сигнала — стрёкота, который отличается от стрёкота взрослых животных увеличенной в два раза частотой следования импульсов. Малыши стрекочут и во время обследования новой территории, а также в случае приближения к взрослой незнакомой особи. Поскольку стрёкот, по-видимому, является сигналом, снимающим агрессивность окружающих, то становится очевидной его огромная роль в жизни молодых зверьков, вынужденных во время расселения и поиска свободных территорий пересекать чужие индивидуальные участки.

Враги, конкуренты. Мушловка страдает от хищников больше других сонь (Scaravelli, Aloise, 1995). На юге Италии (Cagnin, Aloise, 1995) мушловка найдена в 50% погадок сипухи, тогда как частота нахождения остатков прочих сонь не превышает 20%. Однако из-за общей низкой численности её доля в питании этой совы всё-таки невелика: в разных сборах остатки орешниковой сони составляют от 0,4% до 18% от всех остатков грызунов, съеденных сипухой. Примечательно, что на юге ареала остатки орешниковой сони обнаруживаются в погадках хищных птиц не только в тёплое время года, но и зимой.

В Московской обл. (Лихачев, 1966 б) орешниковых сонь уничтожают горностаи, куницы, изредка совы; в Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) — лесная и каменная куницы, дикая кошка, ушастая сова и неясать, в период зимовки — лисица. Детёнышей сони в гнездах поедает жёлтогорлая мышь.

Многолетние наблюдения в Литве за конкурентными отношениями орешниковой сони с другими обитателями искусственных гнездовых (Юшкайтис, 1990, 1993; Juskaitis, 1995а) показали, что наиболее острая конкуренция, даже “соперничество” возникает с мухоловкой-пеструшкой. Из 960 гнезд последней 131 (13,6%) были заняты сонями. Зверьки занимают как незаконченные гнезда этих птиц, так и гнезда с полными или неполными кладками. Значительно реже эта сова разоряет гнезда хохлатой (2 из 7) и большой (1 из 658) синиц, зарянки (1 из 8),

поползня. Причём поводом для заселения гнезд птиц служит не охота за кладками яиц, а стремление использовать гнездовой материал.

Прошлогодние гнезда сонь очень привлекательны для шмелей, лесных ос и шершней. Гнезда сонь часто используют также грызуны, причём рыжие полёвки занимают прошлогодние жилища, а жёлтогорлые мыши нередко поселяются и в жилых гнездах сонь, размещая в них кормовые запасы. Характерно, что конкуренция с жёлтогорлыми мышами идёт именно из-за дуплянок, но не из-за территории обитания.

В конкурентных отношениях за искусственные гнездовья нередки случаи, когда сони оказываются “страдающей” стороной. Так, в гнездах птиц-дуплогнездников были найдены мёртвые сони с глубокими ранами на голове и туловище.

Паразиты. Сведений о паразитоносительстве мушловки относительно мало. Из специфичных паразитов соневых — клещей-миобий подрода *Graphiurobia* (Myobiidae, *Radfordia*) для орешниковой сони видоспецифична *R. oudemansi*, найденная в Германии и в Закарпатье (Fahrenholz, 1909; Бочков, 1994). Видоспецифичными паразитами мушловки являются также клещи-железницы *Demodex muscardini*, паразитирующие в коже зверьков (Брегетова и др., 1955), клещи-подкожники *Psorergates muscardinus* (Lukoschus et. al., 1971) и волосяные клещи *Gliricoptes muscardinus* из семейства Myocoptidae (Kok et. al., 1971).

Из клещей краснотелок на орешниковой соне отмечены *Neotrombicula autumnalis*, *N. austriaca*, *N. inopinata*, *N. carpathica*, *N. absoluta*, *Hirsutiella zachvatkini*, *Ascoschoengastia latyshevi* (Кудряшова, 1998). В Карпатах на мушловках обнаружены гамазовые клещи *Ornithonyssus pavlovskyi* (Ланге, 1959).

В Молдавии (Андрейко, 1965) число инвазированных особей невелико, составляет всего 31,4%. Из зарегистрированных здесь на орешниковых сонях 11 видов эктопаразитов основными являются два — блоха *Ceratophyllus sciurorum* и вошь *Shizophthirus pleurophaeus*. Они не являются видоспецифичными паразитами мушловок, а питаются на всех соневых, а также на некоторых других древесных грызунах (белка, летяга, бурндук). Другие восемь найденных на мушловках видов также относятся к числу паразитов с широким кругом хозяев, питающихся на различных насекомоядных и грызунах (в том числе на сонях). Это гамазовые клещи *Laelaps agilis*,

Hyrtionyssus macedonicus, *Ornithonyssus pavlovskyi*, *O. bacoti*, иксодовые клещи *Ixodes laguri*, *I. ricinus*, *Dermacentor marginatus*.

Из эндопаразитов обнаружены личинки цестоды *Mesocestoides lineatus*, промежуточными хозяевами которых служат панцирные клещи (Юшков, 1995), и трематода *Corrigia vitta* (Андрейко, 1965).

Практическое значение. Орешниковая соня в общем не имеет большого значения в хозяйстве человека. В некоторых местностях её деятельность для лесного и сельского хозяйства более существенна, в других безразлична.

В Молдавии наиболее важным оказывается вред в местах искусственного привлечения птиц-дуплогнёзdnиков (Лозан, Егоров, 1960; Успенский, Лозан, 1961; Гвоздак, Симочко, 1977). Особенно страдают от сонь горихвостки, у которых погибает 50% яиц и птенцов, и мухоловки-пеструшки, у которых зверьки съедают 34% кладок и птенцов. В меньшей степени мушловки уничтожают яйца и птенцов лазоревок (10%) и большой синицы (8%). Кроме того, сони оказываются серьёзными гнездовыми конкурентами птиц, занимая до 60% искусственных гнездовий. В Литве (Езерскас, 1961) они заселяют до 32% синичников, уничтожая кладки, птенцов и взрослых птиц, в первую очередь мухоловки-пеструшки и реже синицы. Кроме того, они загрязняют дуплянки, после чего птицы в них не поселяются. В Латвии (Штраус, 1959) местами заселяют до 60% дуплянок. В "Тульских засеках" (Лихачев, 1953, 1954б) размножающиеся самки становятся главными врагами мухоловки-пеструшки, уничтожая более 40% кладок и заселяя до 67% искусственных гнездовий. В южном Гарце вред птичьим выводкам незначительный, поскольку мушловки занимают скворечники только после освобождения их птенцами (Schulze, 1970).

В некоторых местностях сони наносят ущерб возобновлению лесов. В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) они растаскивают и поедают семена деревьев (жёлуди, буковые орешки, орехи лещины, грецкие орехи, семена граба и пр.). В Закарпатской обл. Украины (Сокур, 1960) мушловки наносят ущерб молодым (10–15 лет) посадкам ели, особенно тем, которые высажены с буком: так, в Раховском р-не в таких посадках 15% елей имеют засохшие повреждённые вершины.

В местностях, где орешниковая соня редка и находится под охраной, развеска дуплянок может способствовать сохранению там вида. Искусственные гнездовья привлекают зверьков и это приводит к увеличению плотности их населения. Для сохранения, а местами и реинтродукции мушловки в Великобритании разрабатываются специальные рекомендации ведения лесного хозяйства, ориентированные на поддержание и восстановление существующих местообитаний и создание новых, привлекающих зверьков (Bright, Morris, 1990, 1992, 1995; Bright et al., 1994; Bright, 1995; Berg, 1996).

Своеобразным положительным следствием обитания сонь в синичниках в Литве можно считать заселение их прошлогодних гнёзд шмелями, внесёнными в Красную Книгу Литвы (Юшкайтис, 1990).

Эпидемиологическая и эпизоотологическая роль орешниковой сони не выяснены, но, по всей вероятности, она незначительна. В эксперименте установлено (Дунаева, 1954), что эта соня очень восприимчива и чувствительна к туляремии: в случае эпизоотии зверьки остро болеют и погибают. Кроме того, у орешниковой сони установлен эризипелоид (Медицинская териология, 1979).

РОД СОНИ САДОВЫЕ *ELIOMYS* WAGNER, 1840

Синонимы. *Bifa* Lataste, 1885.

Систематика. По многим признакам сближается с родом *Dryomys* (Kratochvil, 1973; Chaline, Mein, 1979; Daams, Bruijn, 1995; Storch, 1995; Potarova, 2001); В.Г. Гептнер (в рукописи) даже считал возможным объединение *Eliomys* и *Dryomys* в один род. Неоднократно высказывалось предположение, что род *Eliomys* может иметь не очень отдалённых общих предков с *Graphiurus*. Кроме того, Daams, Bruijn

(1995) из примитивных *Eliomys* по строению зубов выводят современных *Chaetocauda*.

Из ископаемых таксонов близкими родичами считаются плио-плейстоценовые средиземноморские формы (в том числе гигантские) — *Tyrrhenoglis*, *Hypnomys*, *Maltamys*, *Eivissia* (Chaline, Mein, 1979; Daams, Bruijn, 1995), иногда трактуемые даже как подроды *Eliomys*. К этой же группе, возможно, тяготеет и *Leithia* (Daams, Bruijn, 1995).



Рис. 51. Представители рода сонь садовых, *Eliomys*: а – *E. quercinus*, б – *E. melanurus*

Выделяют 5–6 видов, из которых 4 — вымершие (Daams, Bruijn, 1995; см. раздел по палеонтологии в настоящей книге). Таксономические границы между современными *E. quercinus* s. lato и *E. melanurus* определены недостаточно чётко.

Строение. Средних размеров довольно ярко окрашенные сони типичного “сонеобразного” облика (рис. 51). Длина тела до 155 мм, длина хвоста до 120 мм, масса тела до 120 г. Ушная раковина довольно длинная и несколько приоттрённая у вершины. Задние конечности длиннее передних (как у лесных сонь), ступни относительно узкие. По степени приспособленности ступней к передвижению по деревьям садовые сони — одни из наименее специализированных среди европейских древолазающих представителей семейства (Гамбарян, Араkelова, 1983). Из подошвенных метатарзальных мозолей латеральная небольшая, медиальная удлинённая (почти как в роде *Myomimus*). В мозолях подошвы задних лап имеются огромные клубки эккриновых потовых желёз, окружённых жировыми клетками (Соколов, 1973). Как и у лесных сонь, из салных желёз прианальной области имеется только вентральная, а дорзальная не развита (Hrabe, 1971).

Направляющие волосы (Соколов, 1973) длиной 13,4 мм, без расширения в средней части. Остевые волосы длиной от 10,2 мм до 12,2 мм, с хорошо выраженной гранной. Волосы растут поодиночке, иногда парами, на 1 см² кожи насчитывается 17660 волос (меньше, чем у других исследованных сонь).

В окраске верха тела преобладают буровато-рыжие тона. На голове почти чёрная лицевая “маска”, проходящая от носа через глаза и ушные раковины до средней части шеи. Обволошение и окраска хвоста очень характерны. Волосы на хвосте заметно удлиняются от основания к вершине, образуя нечто вроде уплощенной концевой “кисточки” с “расчёсом” на вентральной поверхности. У основания хвоста волосы одного цвета со спиной, дистальная половина чёрная. Бока и вершина хвоста оторочены белыми волосами. На поверхности хвоста хорошо заметны 4–6 тёмных кольцевых бороздок, где происходит разрыв кожи при автотомии хвоста. Они располагаются на расстоянии 10–15 мм друг от друга и образованы бедной фибриллами соединительной тканью.

Череп (рис. 52) растянутый, мозговая коробка в большей или меньшей степени выпуклая. Рострум длинный, надрезцовый гребень высокий. Носовые кости узкие, с параллельными краями (*E. melanurus*) или спереди слегка расширены и участвуют в образовании боковой стенки (*E. quercinus*); оканчиваются на уровне или позади корня скуловой дуги (рис. 17д). Задний край лобных отростков *os praemaxillare* сильно скошен, назад заходит до одного уровня с носовыми костями или немного дальше и заметно дальше лобных отростков *os maxillare*. Нижняя обонятельная раковина выступает наружу. Скуловая дуга в свободной части довольно широкая, поднята выше уровня коренных, сзади опущена. *Os jugale* не доходит до слёзной

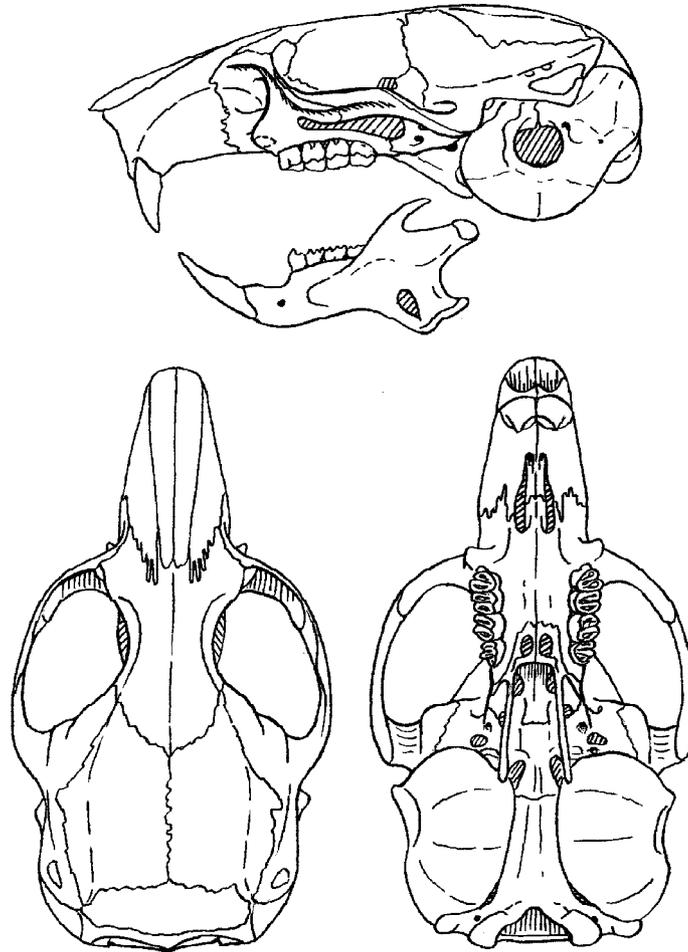


Рис. 52. Череп сони садовой, *Eliomys quercinus*

кости. Массетерная площадка сциуроморфного типа. Выступ в её основании направлен наружу и вниз. Зубной ряд сдвинут вперёд под основание корня скуловой дуги. Верхняя ветвь узкая, отходит довольно низко и практически на одном уровне с нижней ветвью или чуть каудальнее неё. Подглазничное отверстие довольно крупное, суженное, особенно снизу.

Костное нёбо умеренно широкое, доходит до конца зубного ряда. Нёбная кость короткая, начинается на уровне M^2 . Её задний край без срединного выступа, с неширокими крыловидными выростами. Резцовые отверстия средней длины, до корня скуловой дуги не доходят. Заднёбные отверстия очень крупные, лежат посередине нёбной кости. Заднечелюстных отверстий нет, но могут быть отверстия в шве между *os palatinum* и *os alisphenoideum*. Крыловидные отростки нёбной кости участвуют в выстилке передней части крыловидной ямки. Крыловидная ямка длинная, глубокая (особенно у *melanurus*), начинается близко к зубному ряду. Алисфеноидный гребень короткий, мостика нет.

Fog. alare лежит с медиальной стороны этого гребня близко к крупному овальному отверстию. Вторичных отверстий для выхода щёчного и жевательного нервов может быть два или одно. *Fog. sphenofrontalis* есть. Чешуйчатая кость с небольшой теменной вырезкой. Её обитальное крыло длинное, затылочное крыло широкое, как правило, с отверстием или разделено на два отростка; алисфеноидный отдел кости небольшой и формирует в основном выстилку сочленовной ямки, треугольного выроста в сторону алисфеноида нет. Височная ямка высокая, но на межтеменную и затылочную кости не выходит. Височная линия сверху идёт по теменной кости, сзади по краю затылочного крыла *os squamosum*. Горизонтальная пластинка затылочной кости узкая, выросты *os exoccipitale*, расположенные по бокам межтеменной кости над мастоидом, небольшие.

Слуховые барабаны сильно увеличены: сзади они плотно примыкают к ярёмному отростку, снизу сближены, спереди вплотную подходят к алисфеноиду, вверх поднимаются намно-

го выше корня скуловой дуги. Барабанное кольцо полностью обособлено от покровной стенки, сформирован купол барабанного кольца (рис. 17з). Мастоид вздут полностью, парафлюккулярная ямка не имеет контакта с покровной стенкой. Полость мастоида разделена двумя септами на три практически одинаковые части — эптитимпано-мастоидную, верхнюю мастоидную и антральную (рис. 26е). Нижняя мастоидная камера и наружное впаивание заметно уступают им в размерах.

Нижняя челюсть низкая, с пологой восходящей ветвью и с низко расположенным крупным угловым отростком. Нижнечелюстной угол отрицательный. Тело челюсти низкое, диастема длинная. Резцы сзади оканчиваются ниже жевательной поверхности коренных. Массетерные гребни сдвинуты вперёд до уровня P_4 . Симфизный угол расположен чуть позади альвеолярного края резца. Восходящая ветвь широкая и не закрывает зубной ряд сбоку, имеет форму почти симметричного трезубца. Венечный отросток высокий. Сочленовный отросток длинный, пологий. Сочленовная головка плоская, с суставной поверхностью на латеральной стороне. Угловой отросток крупный, длинный, с отверстием, его углы развёрнуты относительно плоскости челюсти.

Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера, сходно с *Dryomys*; подобное строение эмали выявлено и у ближайших ископаемых родов (Koenigswald, 1993).

Зубные ряды длинные, с пропеллерообразно изогнутой жевательной поверхностью. Предкоренные почти равны по размерам 3-им коренным (сходно с *Myoxus* и в отличие от *Dryomys*). Коронка щёчных зубов довольно высокая, умеренно вогнутая, пара- и метакон крупные, отчетливо обособлены. Структура коронки (рис. 30г) одна из наиболее простых среди современных сонь: на M^{1-2} из дополнительных гребней постоянно присутствует лишь передний центролоф, остальные появляются редко; эндолоф имеется.

Головка полового члена у садовой сони (рис. 31в) своеобразной формы (Kratochvil, 1973): с сильно утолщенной проксимальной частью, утоньшенной и заостренной на конце дистальной частью. На дорзальной поверхности имеются две пары подушкообразных утолщений, покрытых шипиками. Рельеф вентральной и латеральной поверхностей формирует

пара крупных подушкообразных долей, также покрытых шипиками. Кость полового члена (рис. 31в) слабо изогнута в сагиттальной плоскости, с двойным расширением — у самого основания и ближе к середине.

Кариотип изменчив (Tranier, Petter, 1978; Zima, Kral, 1984; Filippucci et al., 1988a,c, 1990; Графодатский, Фокин, 1993; Zima et al., 1997): диплоидное число хромосом равно 46–54, число аутосомных плеч 82–88. Большая часть хромосом двуплечие. Практически весь диапазон хромосомных различий приходится на один вид — *E. quercinus*.

История, распространение. Как и род *Dryomys*, выводится из умеренно специализированных представителей *Microdryomys*. Ископаемые (нечетвертичные) остатки известны в Европе, начиная со среднего миоцена; в позднем миоцене род был представлен тремя видами (Maug, 1979; Adrover, 1986; Nadachovski, Daoud, 1995). На границе мио–плиоцена (во время Мессинского кризиса) произошла экспансия на острова Средиземного моря, давшая несколько отдельных таксонов родового/подродового статуса (Zammit Maempel, Bruijn, 1982). Раннеплиоценовые остатки этого рода обнаружены на севере Африки (Coiffait, Coiffait, 1981); в более поздних слоях ископаемых *Eliomys* там не находили, так что их появление в раннем плиоцене может быть связано с указанной экспансией садовых сонь на юг Средиземноморья. В азиатском регионе Присредиземноморья садовые сони известны только в современном состоянии.

Современный ареал охватывает значительную часть Европы (на север до Финской Карелии, на восток до Среднего Заволжья), крайний юго-запад Азии (Малая Азия, Левант), присредиземноморскую часть Африки (рис. 53).

Биология. Садовые сони — наземно-древесные: они больше, нежели лесные сони, приспособлены к наземному образу жизни.

Биотопическая приуроченность весьма разнообразна. В европейской части ареала эти сони придерживаются больших лесных массивов, где преобладают или хотя бы присутствуют хвойные породы. В горных областях на юге ареала они населяют скальные выходы от равнин до 3000 м н.у.м., облеснённые или покрытые редким кустарником, иногда же почти голые. Местами, однако, садовых сонь можно обнаружить на песчаных почвах — на поросших редкими соснами приморских дюнах или в пустынных оазисах среди разреженных пальм и кустов та-

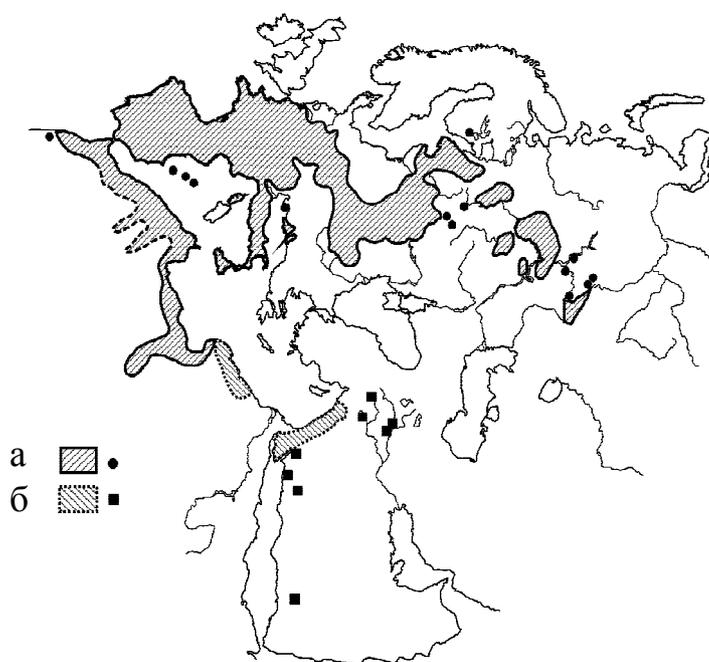


Рис. 53. Ареалы видов рода сонь садовых, *Eliomys*: а – *E. quercinus*, б – *E. melanurus*

марикса. Во многих местах они соседствуют с человеком, поселяясь в садах (откуда пошло название), жилых и служебных постройках.

Убежища разнообразны, обычно располагаются близ земли: в дуплах или щелях в деревьях и лежащих колодах, в гнёздах крупных птиц. Нередко садовые сонь устраивают жилища на земле — в норах грызунов, в пустотах между камней; в безлесных областях на юге ареала такой тип поселений — основной. Летом, подобно другим соням, нередко строят шарообразные гнёзда из растительных остатков.

Питание смешанное: в рационе присутствуют и растительные, и животные корма. Садовые сонь склонны к хищничеству более других европейских сонь: в сообществах, бедных пригодными растительными кормами (хвойные леса, безлесные пространства) они в основном животнойны. В поселениях человека нередко питаются остатками его стола или запасами (например, вяленой рыбой).

Суточная активность в основном ночная, но в период гона обыкновенно активны и днём. Зимоспящие на севере ареала (длительность спячки 5–6 мес.) и лишь изредка впадающие во

временное оцепенение в южных регионах; в Африке непрерывной зимней спячки, вероятно, вообще не бывает. О физиологических изменениях при подготовке к спячке и во время неё см. в очерке *E. quercinus*.

Размножаются 1–2 раза в год (в зависимости от климата), беременность в среднем около 1 мес., в помёте 3–8 детёнышей. Они рождаются голыми и слепыми. Они остаются с самкой довольно долго, длительное время питаются молоком. Половое созревание наступает обычно после первой зимовки.

Садовые сонь очень подвижны и ловки. Из-за склонности к хищничеству неуживчивы: при встрече с животными соответствующего размера класса немедленно атакуют их, при удаче умерщвляют и поедают.

Как и другие представители семейства, садовые сонь пользуются своеобразным пассивным способом защиты от хищников — автотомией (отделением кожи) хвоста.

Садовые сонь обладают разнообразными средствами звуковой коммуникации, из которых наиболее выразительны сигналы во время агонистического поведения и сигналы сближения.

Соня садовая *Eliomys quercinus* (Linnaeus, 1766)

Синонимы. *nitela* Schreber, 1782; *dichrurus* Rafinesque, 1814; *munbianus* Pomel, 1856; *lerotina* Lataste, 1885; *lusitanicus* Reuvens, 1890; *amori* Graells, 1897; *cincticauda* Miller, 1901; *pallidus*

Barrett-Hamilton, 1901; *surdus* Barret-Hamilton, 1901; *gymnesicus* Thomas, 1903; *occidentalis* Thomas, 1903; ? *tunetae* Thomas, 1903; *hortualis* Cabrera, 1904; *hamiltoni* Cabrera, 1907; *raeticus* Burg,

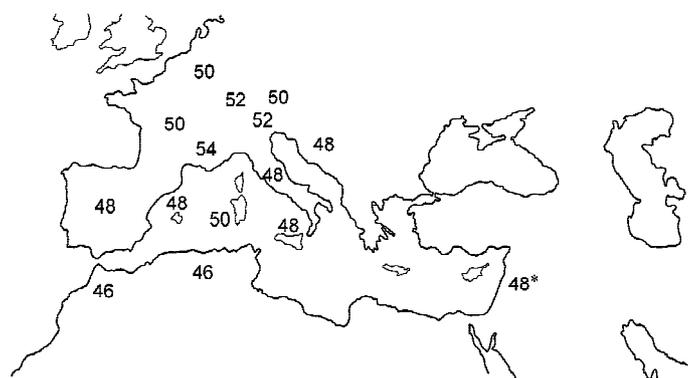


Рис. 54. Распределение на территории разных хромосомных форм у соней садовой и чёрнохвостой (помечено звёздочкой) (по: Filippucci et al., 1988a)

1920; *gottardus* Burg, 1920; *jurassicus* Burg, 1920; *ophiusae* Thomas, 1925; *superans* Ognev, Stroganov, 1936; *liparensis* Kahmann, 1960; *dalmaticus* Dulic, Fenton, 1962; *denticulatus* Ranck, 1968; *valverdei* Palacios et al., 1974.

Систематика. Очень изменчивый вид, кариологически дифференцированный на несколько групп (см. ниже). На фоне этой изменчивости не вполне решённым остаётся вопрос об отношении к *E. melanurus*. В частности, не ясны морфологические и географические границы между *quercinus* s.lato и *melanurus* на северо-западе Африки (Vesmanis, 1980, 1985; Filippucci et al., 1988b; Krystufek, Kraft, 1997).

История. Садовая соня, вероятно, возникла в конце плиоцена на юге Европы: на это указывают данные палеонтологии (Storch, 1978) и — косвенно — кариологии (Filippucci et al., 1988a). В Центральной Европе её древнейшие остатки датируются ранним—средним плейстоценом, затем они исчезают (по-видимому, в связи с позднеплейстоценовым оледенением) и вновь появляются в голоцене. Заселение этой соней Центральной и Восточной Европы датируется ранним неолитом (около 4000 лет до н.э.) (Horáček, 1986).

Вне пределов современного ареала остатки садовой соней найдены в археологических раскопках на юге Англии, датированы Римской эпохой (O'Connor, 1986). Поскольку ни в более ранних, ни в современных фаунах этот вид там не известен, можно предполагать, что, по-видимому, садовая соня была завезена в Англию римлянами (которые потребляли её в пищу), но закрепиться не смогла (Carpaneto, Cristaldi, 1995).

Строение. Крупный представитель рода: длина тела до 155 мм, длина хвоста до 120 мм. Уши и вибриссы относительно короткие. Окраска верха тела от серовато-охристой до серова-

то-бурой, на верхней стороне головы с заметным добавлением рыжего оттенка. Концевая кисточка хвоста более уплощена, обычно с краевым белым окаймлением (рис. 51а). Зверьки из северных и материковых частей ареала крупнее и темнее окрашены, чем из южных и островных; чёрное поле на нижней поверхности хвоста у них отсутствует или чуть намечено (Громов, Ербаева, 1995).

Череп (см. рис. 52) растянутый, крыша черепа лишь слегка изогнута. Ростральная часть довольно массивна. Носовые кости слегка расширены спереди, оканчиваются на уровне корня скуловой дуги. Массетерная площадка практически перпендикулярна боковой поверхности рострума. Зарезцовые отверстия относительно короткие. Слуховые барабаны несколько меньше, чем у *E. melanurus*, составляют около 34% длины черепа.

Кариотип изменчив: в 10 популяциях из различных регионов Европы и Северной Африки выявлено 5 кариотипических форм (Tranier, Petter, 1978; Zima, Kral, 1984; Filippucci et al., 1988a; Графодатский, Фокин, 1993; Zima et al., 1997). Диплоидное число варьирует от 46 до 54. Наиболее распространённой является кариоморфа с $2N=48$: она обнаружена в Испании, Италии, Прибалтике, на западе Балкан, ряде овов Средиземного моря. Распространение 46-хромосомной формы ограничено Северной Африкой, диплоидное число 50 обнаружены в Центральной Европе, числа 52–54 — в Альпийском регионе (рис. 54). Filippucci et al. (1988a) считают 48-хромосомную форму предковой: уменьшение числа хромосом они связывают с не-робертсоновскими перестройками, которые могли привести к утрате мелких акроцентриков; увеличение диплоидного числа — с робертсоновскими перестройками. Географического “па-

раллелизма” между изменчивостью кариотипа, стандартных морфологических признаков и биохимических показателей не выявлено (Delibes et al., 1980; Filippucci et al., 1988a,b).

Описание наружных мужских гениталий см. в характеристике рода.

Распространение. Садовая соя населяет Южную, Центральную Европу, часть Западной и Восточной Европы и Европейской части России, а также, возможно, часть Северной Африки (рис. 53а).

На западе её ареал доходит до атлантического побережья Европы, охватывая практически всю территорию Франции и весь Пиренейский полуостров. Северная граница ареала в Европе пересекает север Бельгии и юг Нидерландов, затем Германию приблизительно по линии Дюссельдорф — Зальцкоттен — Мюнден — Гельмштадт — Рлауен — Дрезден. От между-речья Эльбы и Одера граница распространения садовой соны огибает верховья Вислы и идёт на север через окрестности Люблина и среднее течение Немана к южному побережью Рижского залива (Storch, 1978).

Граница ареала в Европе огибает долину р. По, пересекает Альпы примерно на 11–12° в.д. и по северному склону Альп идёт до верховий Дуная, а далее на восток по дунайскому левобережью через территорию Германии и Австрии. Ещё восточнее граница распространения этого вида практически совпадает с границей предгорий Карпат, вдоль которой пересекает Словакию и Румынию и выходит к верхнему течению Днестра.

По югу Европы садовая соя населяет весь Апеннинский полуостров, Сардинию, Корсику и Сицилию с мелкими соседними островами (Amorì et al., 1984) и Балеарские острова, кроме острова Ивица, на котором садовая соя вымерла в голоцене (Alcover, Kahmann, 1980). Она практически полностью отсутствует на Балканах и в странах нижнего Дуная. В Балканских странах изолированные популяции этого вида есть только в Далмации (Хорватия) и на острове Крк.

Садовая соя распространена в Прибалтике, а далее на север проникает в Ленинградскую область и Финляндию, где встречается в окрестностях Миккели. Самая северная точка ареала находится в Финской Карелии, в окрестностях озера Хейтияйнен, примерно на 63° с.ш.

В Белоруссии садовая соя спорадично распространена по бассейну Березины, на юге Могилевской области и в Беловежской Пуще

(Сержанин, 1961). На Украине вид распространён также спорадически, доходя на юг до Киева. Во всём Причерноморье и Кавказском регионе садовая соя отсутствует.

В Европейской части России ареал садовой соны, по-видимому, состоит из нескольких разрозненных участков. Она распространена к востоку от Чудского озера, в Псковской области и далее на восток до Центрального лесного заповедника (Тверская область). Другой участок ареала охватывает север Тверской области и окрестности Рыбинского водохранилища, видимо, до южных районов Вологодской области. В За-волжье соя распространена от южных районов Костромской области через север Нижегородской области и Марий-Эл до Татарии. По Каме она проникает в Башкирию, где распространена в бассейне реки Белой (Огнев, 1947) и, возможно, на юг Пермской области (Бобринский и др., 1965). В правобережном Поволжье этот вид населяет юг Нижегородской области и леса по реке Суре (на территории Татарии и Мордовии), а несколько западнее доходит по правобережью Оки до юго-востока Московской области.

Представителей рода, распространённых в северной Африке, многие авторы относили к *E. melanurus*. Однако по крайней мере западноафриканские формы, вероятно, относятся к рассматриваемому виду (Krystufek, Kraft, 1997). Это позволяет охарактеризовать распространение садовой соны в Африке следующим образом. В Марокко она населяет побережье от залива Рио-де-Оро на юге до Гибралтарского пролива и Средиземного моря на севере, от мыса Дра распространяется вглубь материка, населяя горы Анти-Атлас и Атлас (Aulagnier, Thevenot, 1986). Далее к востоку садовая соя населяет север Алжира и большую часть Туниса кроме южных пустынных районов (Vesmanis, 1985; Kowalski, Rzebik-Kowalska, 1991), присредиземноморские области Ливии до запада Киренаики, заходя вглубь материка, по-видимому, до гор Эль-Харудж-Эль-Асвад (Ranck, 1968; Vesmanis, 1985; Krystufek, Kraft, 1997).

Места обитания. Во Франции в Альпах (Baudoin et al., 1987; Le Louarn, Spitz, 1974) садовая соя предпочитает смешанные леса из лиственницы с сосной или лиственными породами на высоте 1400–1700 м н.у.м. Но она встречается до верхней границы субальпийского кустарника (2200 м н.у.м.), а местами даже до высоты 3000 м н.у.м. Излюбленные местообитания — участки на 10–30% с каменистым суб-

стратом, обломками скал, упавшими стволами деревьев, редкими кустарниками и скудным травяным покровом.

В Австрийских Альпах садовая соня предпочитает станции с выходящими на поверхность скалами или бедными почвами, избегая сырых и тенистых лиственных лесов с глубокими гумусовыми почвами. Psenner (1960) в качестве типичного биотопа садовой соны в Тироле называет еловые леса, а в областях выше границы леса — скалистые местообитания. В Мимингских горах этот вид чаще всего встречается в ущельях с древостоем из красной сосны, ели, лиственницы с примесью лесного бука, ольхи, осины, в подлеске с лещиной и с высокой травой в надпочвенном ярусе на склонах, защищённых от оползней (Wettstein, 1956a-c). В Тироле вид распространён от долины Инна (около 600 м) до горных мест высотой до более чем 2000 м; самая высокая точка в Австрии — 2560 м, там были найдены приписанные этому виду пищевые остатки (Psenner, 1960; Spitzenberger, 1983).

В Испании в окр. Леона садовая соня обычна в дубравах (Abad, 1987), а на юге Испании в резервате Доньяна (Palacios, 1975) её распространение отражает главным образом конкурентные отношения с чёрной крысой, особенно в рощах пробкового дуба и влажных местообитаниях. В этой связи соны предпочитают более сухие местности — боры, заросли можжевельника и т.д.

В Эльзасе в резервате Малый Эльзасский Камарг (Vaterlaus-Schlegel, 1997) соны живут в лесу с преобладанием в древостое дуба, ольхи, ясеня, белой акации. В Чехии садовая соня держится на высоте до 1000 м н.у.м., наиболее обычна на высоте 200–800 м н.у.м., предпочитает каменистые биотопы с весьма влажным и прохладным микроклиматом (Andera, 1986).

На Украине (Сокур, 1960) предпочитаемые местообитания — еловые и елово-буковые леса; в Уманском районе садовая соня поймана в лиственном лесу (Гиренко, Листвиненко, 1971). В Ровенской обл. (Макарчук, 1973) зверьков встречали во влажном лесу с зарослями багульника, на сильно заросшей вырубке смешанного леса, в сосновом бору в понижении, заросшем крушиной, осинкой, берёзой. Повсюду в нижнем ярусе преобладали вереск и черника.

В Карелии (Марвин, 1959), Прибалтике (Aul et al., 1957; Езеркасас, 1961), Центральной России и Поволжье (Формозов, 1926; Эстерберг, 1929; Гольцмайр, 1934; Строганов, 1936; Першаков, 1937; Морозова-Турова, 1938; Попов,

1960) эти соны населяют спелые перестойные сосняки и ельники без подлеска с мёртвым покровом; сухие сосняки, поросшие можжевельником с пятнами мхов и лишайников; чистые сосновые и еловые молодняки. Обитают они в сосновых и еловых борах с примесью берёзы, осины, ольхи, ели, с обилием папоротника, брусники, вереска. В сосновых борах нередко сомкнутость крон верхнего яруса невелика, лес хорошо освещён и прогреваем. Селятся соны и в спелых смешанных лесах из сосны, ели, осины, берёзы с подлеском из подроста рябины, черёмухи, липы, клёна, дуба, можжевельника, с богатым травянистым покровом из лесных мхов, черники, брусники, земляники, ландыша, грушанки, копытня, медуницы и пр., с обилием пней и валежника. Такие насаждения обычно хорошо затенены, в них нередко сырые места и болотца, поросшие ивняком, осокой, багульником и голубикой. Поселяются зверьки и в смешанных, преимущественно лиственных лесах из дуба, берёзы, липы, клёна, ильма, вяза, осины; в осиново-дубовых лесах и дубравах. Постоянными местообитаниями оказываются опушки старых зарастающих вырубок с кучами хвороста, зарослями папоротника, кипрея, земляники, осоки и различных губоцветных; сосновые гари с обильной порослью лиственных пород и богатым травянистым покровом.

На Южном Урале (Снигиревская, 1947; Кириков, 1952) соны встречаются в сосновых борах с примесью берёзы и обильным подростом; черёмушниках-ольшаниках; молодых березняках с богатым сомкнутым травянистым покровом и многочисленными выходами скал. Они населяют скалистые гребни с редкими соснами, лиственницами, берёзами и обильными зарослями малины, рябины, черёмухи; встречаются в нагорных широколиственных и сосново-берёзово-лиственничных лесах; в остепненных борах и борах-черничниках.

В африканской части ареала садовая соня населяет разнообразные местообитания, в том числе в целом не совсем типичные для неё. В Марокко (Petter, Saint-Girons, 1965) она обитает повсюду в лесных местностях, но поселяется также и в садах, и в скальных биотопах. В горах на севере Африки эту соню можно встретить на высоте 3000 м н.у.м. В Алжире (Kowalski, Rzebiak-Kowalska, 1991) она встречается в горных хвойных лесах, зарослях средиземноморского маквиса, на поросших редкими соснами приморских дюнах, в засушливых горах Са-

харского Атласа среди безлесных скальных выходов. В Ливии (Ranck, 1968) её ловили на склонах пересохших временных водотоков среди низкорослых кустов, в оазисах среди разреженных пальм и кустов тамарикса на закрепленных песках (вместе с тушканчиками и песчанками). В таких местах отдельные поселения сонь бывают разделены несколькими сотнями метров.

Иногда садовая соня становится назойливым сожителем человека. В тех случаях, когда постройки расположены в лесу, зверьки поселяются в сторожках, зимницах, кордонах, избушках и жилых домах (Горбачев, 1915; Формозов, 1926; Ефремов, 1957). В Зап. Европе связь садовой сони с человеком особенно ощутима. Зверьки, как правило, обитают в сельскохозяйственной местности, поселяясь в сыроварнях, продуктовых складах, магазинах, жилых домах и различных подсобных помещениях.

Численность, структура населения. Садовая соня распространена очень неравномерно, отдельными очагами, отсутствуя на больших пространствах, казалось бы, пригодных для обитания местностей. Плотность населения ее, видимо, не бывает высокой, и, кроме того, может весьма различаться в отдельных регионах. Так, в восточной Франции в популяции сонь в Альпах плотность населения в 10 раз меньше, чем в Юре (Baudoin et al., 1987), а в другой части Альп (Louarn, Spitz, 1974) колеблется от 3 до 27 зверьков на га. В Тироле в периоды пика численности, повторяющиеся каждые 3 года, в течение активного периода на площади в 15 га 12 ловушками было поймано 90 садовых сонь Wettstein (1956a,b). В Малом Эльзасском Камарге (Vaterlaus-Schlegel, 1997) население сонь в 1993 г. составляло 12,6 зверьков на га. На территории Чехии и Словакии это наиболее редкий вид сонь (Horacek, 1986).

В Прибалтике зверьки лишь местами обычны, но чаще немногочисленны или даже редки. В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, Фокин, 1997) в последние 15 лет повсюду численность этих сонь сокращается, из ряда районов они исчезли совсем. В настоящее время в пределах области существуют 1–2 тысячи размножающихся пар. Авторы считают, что садовая соня должна быть отнесена к редким видам млекопитающих России. В б. Нижегородской губ. (Формозов, 1926) садовая соня была очень обычной, о чем свидетельствовали косвенные показатели — хорошее знание её охотниками и множество местных названий зверька.

Соотношение полов в популяции близко 1:1. В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967) из 15 зверьков было 4 взрослых самца, 3 взрослых самки и по 4 самца и самки сеголеток.

Участок обитания. Данных практически нет. Автор, работавший в Эльзасе в Малом Эльзасском Камарге (Vaterlaus-Schlegel, 1997), по поводу индивидуального участка сонь пишет, что у самцов он больше, чем у самок. Исследование в Альпах на высоте 1600 м н.у.м. и Юре на высоте 400 м н.у.м. (Baudoin et al., 1987) показало, что в альпийской популяции участок обитания зверька в 10 раз больше.

Убежища. Гнёзда садовая соня устраивает в самых разнообразных местах; её убежища часто располагаются около земли.

Весьма часто зверьки поселяются в дуплах, особенно старых полусгнивших деревьев и пней невысоко над землёй. В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967) гнездо найдено в гнилой осине на высоте 1,5 м; в б. Нижегородской губ. (Формозов, 1926) — в дупле-жёлобе толстого дуба, открытом с одной стороны и поднимающемся от 0,5 до 1,5 м от земли. Между гнилой сердцевинной и живыми наружными частями обнаружен ряд извилистых ходов с небольшими пещерообразными расширениями. Гнездо, видимо, располагалось в одной из округлых камер диаметром в 20 см и высотой в 10 см. Там же (Капланов, Раевский, 1928) выводок сонь найден в низком осиновом дупле. Нередки случаи постройки гнёзд в полусгнивших поваленных деревьях, за отставшей корой трухлявых пней и стволов, в кучах хвороста.

Постоянно поселяются садовые сони в брошенных гнёздах врановых птиц, канюков, коршунов, цапель, дроздов, в жилищах белок. Охотно занимают они искусственные гнездовья птиц преимущественно с летком диаметром 46–90 мм (Езерскас, 1961). В б. Нижегородской губ. (Формозов, 1926) постоянно обитают в колодах, предназначенных для привлечения диких пчёл. Обычно зверьки используют старые заброшенные полусгнившие колоды, прикреплённые на дереве на высоте 8–10 м или упавшие на землю. В некоторых местностях Белоруссии (Меландер, 1930) зверьки часто забираются в незанятые пчелами ульи, расставленные в лесу.

Очень часто садовые сони располагают свои убежища на земле. В этих случаях они обычно используют крысиные норы или кротовые ходы. В западных областях Украины (Сокур, 1960) и на Южном Урале (Снигиревская,

1947) убежищем зверькам постоянно служат пустоты в выходах каменных пород. Сони устраивают норки под прикрытием отдельно лежащих разбросанных камней или в расщелинах скал.

В жилье человека сони поселяются в трещинах и щелях каменных оград, в погребах, амбарах, на чердаках, в подполье, в потолках зимниц и т.д.

Летние гнёзда либо представляют собой шаровидное сооружение из плотной массы разнообразного строительного материала: мха, лишайников, сухих листьев папоротника, стеблей, травы, колосков, метёлок, мягких листьев злаков, тонких веточек, шерсти, мелких перьев и т.д., либо в хорошо защищённом убежище это просто выстилка из древесной трухи и того же строительного материала. Эти гнёзда зверьки строят сразу после спячки.

Характерная особенность летних гнёзд — их неопрятность. Жильё садовой сони всегда можно обнаружить по запаху. В гнезде постоянно скапливаются объедки и отбросы, а вход бывает покрыт помётом.

Зимуют сони в сухих дуплах, под пнями, за корой поваленных деревьев, в земляных норах. Часто на зимовку переселяются в разнообразные постройки человека, устраиваясь там в укромных редко посещаемых местах. Во Франции (Bussy, 1965) около 300 обнаруженных зимовочных гнёзд располагались в сараях, на сеновалах в соломе, в амбарах, в заброшенных печах, в изгородях огородов и виноградников, под крышами в черепице, под дранкой, в гнёздах ласточек, под полом, в глинобитных стенах, в щелях каменных оград. В жилых необитаемых помещениях гнёзда находили в обивке кресел, за картинами, в свернутых матрацах, в бутылках, за электрическими счётчиками.

В отличие от летних, зимние гнёзда плотные, с толстыми стенками, без признаков входа, содержатся в чистоте. В неволе (Perard, 1968) все зверьки одной группы в равной мере участвовали в постройке зимнего гнезда. Строительство происходило только ночью с перерывами иногда на час и более. Молодые сони начинают строить гнёзда с 3-месячного возраста.

Питание. Пищу садовой сони составляют животные и растительные корма. Однако в целом, в сравнении с другими представителями семейства из европейской части ареала, эта соня значительно более животноядна. Соотношение и состав тех и других в рационе зверьков опре-

деляется кормовыми условиями данной местности. Вероятно, на большей части России она в основном животноядна по причине обитания в больших массивах хвойных и смешанных лесов, бедных пригодными для неё растительными кормами. В местностях, богатых растительной пищей, она в большой степени растительноядна.

В Испании в резервате Доньяна (Palacios, 1975) исследование содержимого желудков, кишечника, а также экскрементов, показало, что основу питания сонь составляют насекомые — 59,4%; плоды и семена — 18,6%. Реже поедаются (в порядке убывания) многоножки, пауки, млекопитающие, мёд, рептилии и амфибии. Особенность питания сонь, обитающих в других местностях Пиренейского п-ова, — поедание в большом количестве мяса кроликов. Однако не установлено, служат ли молодые кролики предметом охоты сони или же последние поедают павших от миксоматоза животных.

По наблюдениям в Альпах (Le Louarn, Spitz, 1974), садовые сони в основном питаются насекомыми, особенно охотно добывая гусениц и куколок. На о. Форментера (Kahmann, Lau, 1972) они также в основном животноядны: их добыча — моллюски, пауки, многоножки, насекомые, мелкие беспозвоночные; изредка части растений.

На Украине, богатой плодовыми деревьями и орехоносами, садовые сони в значительной мере растительноядны. Основной пищей им служат буковые и лесные орехи, жёлуди, каштаны, различные фрукты и насекомые (Сокур, 1960). Поселяясь в постройках человека, эти сони с успехом заменяют серую крысу, всюду проникая на склады, нападая на пищевые запасы и пожирая любые продукты.

Во всех местностях Прибалтики для сонь характерно хищничество. В Эстонии (Aul et al., 1957) в их желудках обнаружены остатки змей, постоянно отмечается поедание яиц и птенцов мелких птиц. В Литве (Езерскас, 1961) в нескольких случаях в период насиживания жертвой сонь становились взрослые скворцы.

В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967), Западной обл. (Меландер, 1930, 1935), Поволжье (Формозов, 1926; Попов, 1960), на Южном Урале (Снигиревская, 1947), судя по содержанию желудков, экскрементам и объедкам пищи, основу питания всегда составляют мелкие беспозвоночные, в первую очередь жуки-навозники, бронзовки, майские жуки, шелкоуны, слоники, листоеды, затем светлячки, саранчовые, пе-

репончатокрылые (особенно осы), муравьи, пауки, гусеницы. Постоянно становятся добычей мелкие млекопитающие и птицы. В Мордовском заповеднике (Морозова-Турова, 1938) в желудке одной сони обнаружена землеройка. Из растительных остатков обычно в небольшом количестве встречаются ягоды брусники, черники, малины, земляники, косточки черёмухи, различные семена. Соотношение разных видов пищи в 11 желудках сонь из Волжско-Камского края (Попов, 1960) было следующим: в 9 желудках — остатки насекомых, в 3 — пёрышки птиц, в 2 — шерсть млекопитающих. Растительные остатки обнаружены в 6 желудках.

Поселяясь рядом с человеком, садовая соня переключается на его “кухню”. В б. Нижегородской губ. (Формозов, 1926) на лесном кордоне зверьки грызли хлеб, портили хранившуюся в снегу рыбу и дичь, в горшках с молоком съедали сливки, сметану. В Марийской республике (Ефремов, 1957) в сенцах избушки поймана соня, пожиравшая свежую рыбу. В Эстонии (Aul et al., 1957) зверьки часто питаются в кормушках свиней. В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967) на постройке дома на берегу реки среди сосновых молодняков сони таскали продукты у рабочих и съели у них почти весь сахар.

В Западной Европе эти сони постоянно опустошают фруктовые деревья и ягодные кустарники, поедают различные овощи, особенно картошку, любые продукты в домах. Во Франции (Bussy, 1965) известны случаи, когда зверьки, обитающие на продовольственной фабрике, питались отходами; в бакалейном магазине поедали макароны и манную крупу; с большой охотой потребляли сосиски, яйца и сыр. Кроме того, этот автор наблюдал, как зверьки ловят и пожирают молодых перепелов.

При содержании в неволе (Айрапетьянц, 1967) садовые сони особенно охотно и в первую очередь поедали именно животную пищу — кобылок, бабочек, жуков-навозников, бронзовок, хрущей и их личинок, ос, мучных червей, муравьиные яйца, птичьи яйца, тушки грызунов и мелких птиц (у них в первую очередь съедается головной мозг), а также спелые ягоды земляники, черники, малины, фрукты, зёрна злаков, семена подсолнечника, жёлуди. Суточный рацион составляли тушка полёвки или птички, заменяемые иногда 10 жуками и кобылками. Из растительной пищи в условиях неволи (Muller, Schneider, 1974) садовая соня поедала плоды 16 видов растений, используя только их мякоть.

Семена и косточки размером до 4 мм проходили через пищеварительный тракт неповреждёнными. При этом всхожесть семян черники и земляники сохранялась на 90–96%, паслёна — на 100%. Суточный рацион — около 30 г семян, зёрён, ягод.

Потребность в жидкости у этих сонь велика: зверёк выпивает в сутки 30–40 г воды или молока.

Суточная активность. Садовая соня — зверёк тёмного времени суток. Активность её носит монофазный характер. Правда, весной и в начале лета обычна дневная деятельность. Выходы в светлое время могут быть многократными, но всегда кратковременными; в сутки на них приходится не более 20% активного периода.

Годовой цикл суточной активности прослежен во время содержания в неволе в естественных условиях в окр. Парижа взрослой самки сони (Saint-Girons, 1960, 1966). В марте–апреле активность зверька была нерегулярной. Сумма активного времени существенно менялась в отдельные дни. Деятельность, начинавшаяся незадолго до захода солнца, была прерывистой и состояла из 2–3 периодов, наиболее длительным из которых был первый. К концу апреля фазы ночного отдыха прекратились; покинув гнездо вечером, соня возвращалась в него утром. В мае–июне сроки ночного активного периода довольно строго совпадали с заходом и восходом солнца. В это же время, особенно в июне, зверёк стал регулярно и многократно выходить днём на короткие промежутки времени. В июле–августе деятельность сони ограничивалась только ночным временем; к концу августа вновь появились фазы ночного отдыха. С августа по ноябрь активность постепенно падала. Это выразилось в увеличении числа и длительности фаз ночного покоя и удлинении дневного отдыха в основном за счёт более раннего возвращения в гнездо.

Периоды ночного отдыха на протяжении всего этого времени были достаточно длительными — от 40 до 280 мин. Чаще всего их продолжительность составляла 80–140 мин., но в единичных случаях 240–280 мин. В течение ночи время фаз отдыха постепенно возрастало. В зимние месяцы во время эпизодических пробуждений от спячки зверёк был деятелен во второй половине дня и частично в сумерки и ночью.

Связь суточного ритма с солнечным циклом прослеживается весьма чётко. Вечерний выход из гнезда происходил в пределах 1 часа до или

после захода солнца. В весенне-осенние месяцы деятельность начиналась позже захода солнца, а летом несколько раньше (табл. 20).

Таблица 20. Суточная активность садовой сони в разные сезоны (по: Saint-Girons, 1960, 1966)

Месяцы	Время выхода из гнезда относительно захода солнца
Март	27 мин. после
Апрель	9 мин. после
Май	18 мин. до
Июнь	43 мин. до
Июль	50 мин. до
Август	6 мин. до
Сентябрь	3 мин. до
Октябрь	45 мин. после

Определённое влияние на начало ночной активности оказывают погодные условия. На протяжении 13 дней с 18 по 30 августа, с ясной, пасмурной, грозовой погодой, среднее время вечерних выходов было 18 ч. 17 мин. В ненастье начало деятельности всегда отмечалось в более ранние часы, а при ясной погоде в более поздние. Самый ранний выход наблюдался в 17 час. 25 мин. в грозовой день, самый поздний при ясном небе в 19 час. 20 мин.

Все показатели суточной деятельности отчётливо обнаруживают связь с температурой воздуха. При содержании зверька в искусственно изменяемой температуре от +16° до +32° установлено, что её повышение сопровождается увеличением суммарной суточной активности. Это осуществляется за счёт более ранних вечерних выходов из убежища.

Сумма активного времени на протяжении суток заметно меняется с весны до осени. Период наибольшей деятельности приходится на июль–август (в среднем не менее 9 час), несколько ниже активность в марте–апреле (в среднем 7–8 час) и заметно ниже в сентябре–ноябре (в среднем 5–6 час).

Спячка. Садовая соня обладает довольно совершенной терморегуляцией (Слоним, 1952). По наблюдениям во Франции (Bussy, 1965), спячка начинается в период с минимальной внешней температурой +6° и кончается, когда минимальная температура воздуха достигает +3°. В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967) в октябре при температуре +2° – +3° зверьки пе-

риодически впадали в оцепенение на 2–3 дня. Экспериментальными исследованиями выяснено (Lachiver, Boulouard, 1965), что температура среды +5°, видимо, близка к оптимальной в период спячки. В этих условиях сони существуют без пищи и воды 5–6 месяцев.

Сроки спячки весьма изменчивы по ареалу. В одной местности они также очень растянуты, зависят от погодных условий и существенно отличаются у особей разного пола, возраста и физиологической готовности к зиме.

В Испании в окр. Леона зверьки начинают впадать в спячку при первых сильных понижениях температуры, обычно в конце октября. Залегание в спячку длится около двух недель, первыми уходят на зимовку более крупные и упитанные зверьки. Иногда наступление спячки задерживается до начала декабря. Время пробуждения весной зависит от температуры воздуха и всегда более растянуто, чем залегание в спячку. Зверьки могут выйти из оцепенения в феврале, но полное окончание спячки наступает в апреле (Bussy, 1972). Во Французских Альпах (Le Louarin, Spiz, 1974) зимняя спячка длится с октября по апрель, но сроки варьируют в пределах трёх недель в зависимости от температуры воздуха. В Эльзасе (Vaterlaus-Schegel, 1997) сроки спячки те же — с октября по апрель. Единичные же зверьки активны в этих местах зимой и встречаются с ноября до марта.

Там, где садовая соня как синантроп живёт круглый год в домах (прежде всего на западе европейского ареала), спячка сильно подавлена, особенно в мягкие зимы при обеспеченности пищей (Kahmann, Staudenmayer, 1969).

В Прибалтике (Aul et al., 1957) залегание в спячку происходит в сентябре–октябре, весенний выход в начале мая. В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967) последний раз сони отмечены в начале сентября (1962–63 гг). В Волжско-Камском крае (Попов, 1960) последняя встреча зарегистрирована 11 сентября 1939 г., а первая — 29 апреля 1943 г. На Юж. Урале (Снигиревская, 1947; Кириков, 1952) начало спячки приурочено к первой половине сентября. Холодной осенью 1930 г. последний зверёк пойман 9 сентября, убежище с готовыми к спячке зверьками найдено 1 сентября; первая поимка поздней весной 1939 г. относится к 3 мая.

Характер спячки зависит от климатических условий местности. Для садовой сони вообще характерно прерывание зимнего оцепенения в

моменты потепления. Содержавшаяся в неволе в окрестностях Парижа (Saint-Girons, 1960, 1966) зимой при температуре $+4^{\circ}$ взрослая самка сони с декабря по март просыпалась 6 раз приблизительно через каждые две недели. В Прибалтике (Ard et al., 1957) зимний сон прерывается неоднократно. Случаи пробуждения зверьков известны даже в условиях суровой зимы Средней России: так, в Костромской обл. среди зимы замерзшая соня была найдена на льду реки (Формозов, 1948). Спячка зверьков, устраивающихся на зиму в жилище человека, где температура достаточно высока и всегда есть обилие пищи, представляет собой постоянное чередование периодов оцепенения и бодрствования. В первые два месяца спячки пробуждения происходят чаще, т.к. зверьки в это время ещё довольно чувствительны к прикосновениям. В периоды пробуждения зверьки обязательно едят и пьют.

В Африке продолжительной непрерывной спячки, по всей вероятности, не бывает. Садовых сонь там ловят на протяжении всей зимы, хотя в это время они не столь активны, как летом (Ranck, 1968; Kowalski, Rzebik-Kowalska, 1991).

Периоды непрерывной спячки у самцов длительнее, чем у самок. В первый месяц они продолжаются у самцов 7,5–13 суток и у самок 6–9,5, в середине зимы у самцов 14,5–16 суток и у самок 11,5–14; и в апреле у самцов 10,5–12 суток и у самок 11,5–14. Самое долгое непрерывное оцепенение длилось у самцов 13–25 суток, у самок 11–22 суток (Pajunen, 1970, 1974, 1981). Периодические перерывы в зимней спячке у самок отрицательно влияют на функцию яичников. Во время спонтанных пробуждений происходит стимуляция их деятельности. Частые пробуждения вызывают развитие и затем массовую атрезию фолликул (Richoux, 1974).

Сони часто залегают в спячку обществом. По наблюдениям во Франции (Bussy, 1965, 1972) в более суровые зимы группы состоят из 2–12, однажды даже 27 особей. Мягкой зимой сони обычно спят в одиночку или лишь иногда группами не более 4 зверьков.

К началу спячки сони сильно жиреют. Одна трёхлетняя самка перед спячкой весила 210 г, из которых 135 г приходилось на жир (Mohr, 1954). У зверьков, добываемых в августе–сентябре на Юж. Урале (Снигиревская, 1947) слой жира на груди достигал 0,9 мм, на шее, брюшке, боках 0,5 мм, на крестце 0,2 мм, внутренние

органы и стенки брюшной полости также были покрыты жиром.

В условиях оцепенения при внешней температуре около $+5^{\circ}$ вес тела зверьков уменьшается пропорционально длительности спячки в среднем 14,4 г на 100 г веса на 100 дней оцепенения. Большая потеря веса вызывает пробуждение зверька. При продолжительности спячки в 189–199 дней потеря веса составляла в среднем от 33,5% до 43,4% от исходного веса зверька. Крупные особи теряют в весе относительно меньше мелких, обладающих более высоким уровнем метаболизма.

Садовой сонне свойственно состояние временной летаргии как способ избегания неблагоприятных условий в период активной жизнедеятельности. В эксперименте (Lachiver, Bouloiard, 1965) выяснено, что охлаждение и голод в летний период приводит к значительно большей потере веса, чем во время спячки (97 г на 100 г веса на 100 дней). Уже после 45 дней такого состояния зверёк может потерять 37% первоначального веса.

Кратковременная обратимая гипотермия, вызванная в экспериментальных условиях путём лишения зверьков пищи на 7 суток без понижения температуры внешней среды, длилась от 4 до 26 часов. У находящихся в этом состоянии сонь повышалось содержание свободных жирных кислот в плазме и общее содержание жирных кислот в печени, сердечной мышце и бурой жировой ткани. Очевидно, эти изменения связаны с активной мобилизацией жира, обилие которого, видимо, необходимо соням для спонтанного разогревания (Ambid, Agid, 1972). Подобное же обратимое гипотермическое оцепенение может быть вызвано безбелковым питанием зверьков. Причём в этом случае оно наступает при достаточно высоком обеспечении энергетических потребностей организма (Montoya et al., 1979).

Изучение состояния зверьков в лабораторных условиях при температуре $4,2^{\circ}\pm 0,5^{\circ}$ показало, что в период глубокого оцепенения температура тела всегда либо равна внешней, либо превышает её на 1° . Тип дыхания зверьков подобен описанному Чейн-Стоксом, частота сердечного ритма 2–13 ударов в минуту. В течение первого месяца пробуждения сонь более часты, сердечный ритм выше, периоды апноэ короче, потеря веса больше, чем в последующее время спячки.

При наблюдении зависимости изменений физиологических параметров — продолжитель-

ности спячки, частоты сердечных сокращений, частоты дыхания, потребления кислорода — от смены внешней температуры обнаружена отрицательная корреляция. С повышением температуры воздуха до +4°, +6,5°, +9° уменьшается продолжительность спячки, но увеличиваются частота сердечных сокращений, частота дыхания и потребление кислорода (Rajunen, 1979, 1984, 1986).

Во время пробуждения от спячки пороговая температура внешней среды для стимуляции метаболической активности составляет +13°. Далее начинается активация деятельности надпочечников и гликогенез в печени. При исследовании термогенной активности бурой жировой ткани в состоянии глубокого оцепенения и на разных стадиях пробуждения сонь обнаружена сопряженность этих изменений с весом бурой жировой ткани, содержанием протеинов и весом тела зверьков (Atgie et al., 1987).

Имеющийся во внутренней мембране митохондрий бурого жира разобщающий белок обеспечивает освобождение более 50% тепловой энергии, необходимой для пробуждения от спячки (Martins et al., 1991a,b).

С сезонным изменением ритма жизни сонь связано колебание количества лейкоцитов в крови, резко сокращающегося при впадении в спячку и увеличивающегося при пробуждении (Neruha, 1973).

Циклический ритм спячки обусловлен колебаниями функций большого и спинного ядер перегородки гипоталамуса (Represa et al., 1983).

Исследование супраоптического, паравентрикулярного и инфундибулярного ядер во время активного периода и спячки показало, что существенное значение для функции гипоталамуса во время спячки имеют первые два (Machin-Santamaria, 1978).

Сезонным изменениям подвержено содержание вазопрессина в некоторых участках головного мозга. Здесь весной и летом его уровень различен у самцов и самок. При этом существует корреляция между весом семенников и уровнем вазопрессина. В участках мозга, где отсутствовал половой диморфизм в содержании вазопрессина, его уровень оставался постоянным.

Связанные со спячкой изменения функций желёз внутренней секреции весьма различны. Гипоталамо-гипофизарная система в этот период остаётся активной. Высоко активна в зимнее время клубочковая зона коры надпочечников: после их удаления спячка зимой нарушалась. Функция других эндокринных желёз, завися-

щих от передней доли гипофиза, в конце спячки повышалась (Legait et al., 1970).

У сонь, обследованных в начале зимы в состоянии спячки, в ядрах колоночного эпителия, выстилающего эпидидимис, обнаружены глобулярные включения, содержащие С, N, O, Fe, Mg, P, S. Их число возрастало с повышением уровня тестостерона в плазме (Hawkes et al., 1988).

Размножение. Все сроки и основные показатели размножения несколько изменчивы по ареалу в связи с различной фенологией. Начало спаривания отмечается либо сразу, либо спустя некоторое время после пробуждения.

На юго-западе Испании (Moreno, 1988) половая активность самцов проявляется уже в феврале и сохраняется до октября. Первый пик массового спаривания приходится на март—май, второй на июль—август. Первые беременные самки встречаются в марте. В целом период размножения длится 9 месяцев. На севере Испании в окр. Леона (Abad, 1987) период размножения сонь непродолжителен и короче, чем в средиземноморских популяциях. Половая активность зверьков длится с весны до начала лета.

Во Французских Альпах (Le Louarin, Spiz, 1974) спаривание зверьков начинается сразу после выхода из зимней спячки в начале мая. В Эльзасе в Малом Эльзасском Камарге (Vaterlaus-Schlegel, 1997) начало спаривания наблюдается в апреле. В Ленинградской обл. (Айрапетьянп, 1967) оно начинается, по-видимому, в конце мая; на Украине (Сокур, 1960) — в первой половине мая. В Волжско-Камском крае (Попов, 1960) у самцов, пойманных 28 апреля и 11 мая, несмотря на большие размеры семенников (18,9×10,8 мм, вес 1,6 г), в эпидидимисе не было зрелых сперматозоидов.

Период спаривания, по-видимому, довольно растянут. В Ленинградской обл. самцы сохраняли половую активность в июле, размеры семенников у них в это время составляли 19 мм. Там же 30 августа была поймана лактирующая самка, а 28 августа — самка с хорошо заметными плацентными пятнами. Удлинение периода спаривания создаётся ещё и за счёт того, что годовалые зверьки выходят из спячки неполовозрелыми, и, созрев летом, приступают к размножению позже взрослых особей. В Волжско-Камском крае (Попов, 1960) 18 июня была поймана годовалая самка в состоянии течки.

Беременность длится 25–35 дней. На юго-западе Испании лактирующие самки встречаются с марта до октября. Во Французских Альпах

новорождённых детёнышей находили с середины июня до конца июля, в Малом Эльзасском Камарге в 1993 и 1995 гг. новорождённые обнаруживались в гнёздах в течение всего сезона размножения, а в 1996 г. только в июле.

В Ленинградской обл. (Айрапетьянц, 1967) молодые месячного возраста встречаются с двадцатых чисел июля на протяжении всего августа. В Поволжье (Формозов, 1926; Капланов, Раевский, 1928; Попов, 1960) 25 июля найдено гнездо с голыми детёнышами, 23 июля поймана самка с хорошо заметными плацентными пятнами, но уже незаметными млечными железами и “подсохшими” сосками; 29 июля добыта самка с почти рассосавшимися плацентными пятнами, 2 августа обнаружен выводок совсем самостоятельных молодых.

На севере ареала садовые сони приносят один помёт в год, однако на юге за сезон чаще бывает два выводка. Дважды в сезон размножаются сони на юго-западе Испании и на о-ве Форментера (Kahmann, Lau, 1972), два помёта приносят отдельные самки в популяции из окр. Леона, на севере Испании. По мнению Морено (Moreno, 1988), такие возможности появляются у зверьков за счёт лишь незначительных энергетических затрат на подготовку к кратковременной спячке, длящейся всего один месяц.

Число детёнышей в выводке колеблется от 3 до 8. В популяции на юго-западе Испании у самок обнаружено от 4 до 8 (в среднем 5,54) эмбрионов; у самок из окр. Леона — 3–6 (в среднем 5,1). Для Волжско-Камского края (Попов, 1960) приводится средняя величина выводка в 6,7 молодых.

Рост, развитие, линька. Наиболее интенсивно детёныши растут и прибавляют в весе в первые 30 дней жизни. Затем их рост постепенно замедляется. В среднем длина тела зверька за 80 дней увеличивается на 210% (Kahmann, Thoms, 1977; Kahmann, 1986).

Детёныши способны активно двигаться с 1-го дня рождения, на 2-й день могут уже переворачиваться, на 5-й пытаются поддерживать тело над субстратом (Valentin, Baudoin, 1980). В среднем на 17-й день детёныши созревают. В возрасте 16–18 дней в поведении детёнышей преобладают беспорядочные несоциальные действия (например, манипуляции гнездовым материалом).

На 18–21-й день появляются резцы. Молочные премоляры прорезаются на 24–25-й день, затем друг за другом прорезаются коренные, пос-

ледний из них приблизительно на 50-й день. Полностью зубной ряд формируется на 70–75-й день, когда жевательные поверхности всех коренных достигают одного уровня. Смена молочных предкоренных начинается на 65-й день и на 80-й день постоянные предкоренные встают в ряд с коренными (Kahmann, Staudenmajer, 1968).

При определении возраста зверьков по весу хрусталика (Baudoin, Abdi, 1981) установлено, что от 1,5 до 6 месяцев его вес изменяется прямо пропорционально возрасту. В дальнейшем с возрастом увеличение веса хрусталика замедляется.

Экспериментальное исследование развития слуха (Valentin, Baudoin, 1984) проводилось путём предъявления детёнышам акустических стимулов. Уровень звукового давления составлял 60 дБ, длительность 1 сек, частота 1600 Гц и 16000 Гц. Первые поведенческие реакции на акустические сигналы — движение ушными раковинами, побежки, прыжки, повороты головы — появляются на 18-й день. На звуки частотой 1600 Гц зверьки начинали реагировать на 19-й день и на 16000 Гц — на 20–25-й день. Полное развитие слуха наступает на 19-й день (Мовчан, Коротецкова, 1985).

В процессе формирования терморегуляции у детёнышей до 30-дневного возраста при содержании их в температуре воздуха +22° выделяются три фазы: с 1 по 4 день, когда детёныши быстро теряют много тепла; с 5 по 16 день — потери тепла становятся небольшими и стабильными; с 16 до 25–26 дней — потери тепла быстро уменьшаются и прекращаются совсем. Эти фазы изменения потерь тепла зверьками совпадают с развитием их подвижности (Valentin, Baudoin, 1984).

Линька у садовой сони не носит сезонного характера. Смена волосяного покрова у размножавшихся самок начинается сразу по окончании подсосного периода. Молодые меняют ювенильный наряд на протяжении месяца приблизительно с 50 до 80-дневного возраста. Окончательный взрослый меховой покров появляется у них обычно в возрасте 150–180 дней, после первой зимней спячки.

Поведение, коммуникация. Садовые сони очень подвижны и пронырливы; отличаются большой ловкостью и быстротой движений. Они прекрасно лазают по деревьям и стремительно бегают по земле, где в их поведении много общего с лесными мышами. Их основная жизнедеятельность протекает на земле или на

деревьях не выше чем на 6 метрах. Выше 40 м сони поднимаются по деревьям очень редко (Vaterlaus-Schlegel, 1997).

Жившая в неволе (Снигиревская, 1947) соня быстро бегала по потолку, ловко перепрыгивая с потолка на стенку и обратно. Пойманный в капкан, несмотря на раздавленную заднюю ногу, зверёк выпрыгнул из ящика высотой 75 см. Напуганная днём садовая соня выскакивает из убежища, быстро взбирается вверх по дереву и затаивается где-либо в развилках сучьев или ином укрытии. Иногда же, ловко спрыгнув с дерева, убегает по земле, забиваясь в ближайшее укромное место.

Каждый раз после еды, сидя на задних лапах, зверёк тщательно умывается: трёт передними лапками мордочку, спину и бока тела.

Эта соня обладает неуживчивым агрессивным характером. Обнаружив в клетке живого “постороннего” зверька, садовая соня с удивительной быстротой и хищностью набрасывается на добычу.

Молодая садовая соня, посаженная в клетку к двум взрослым лесным соням, на другой день загрызла и съела обоих. Не менее агрессивна садовая соня по отношению к особям своего вида. Взрослый самец, посаженный в клетку к самке, был съеден ею. Особенно злобными и раздражительными становятся зверьки в период спаривания. Между самцами наблюдаются драки, нередко кончающиеся гибелью одного из партнёров. В этом случае победитель всегда съедает труп побеждённого. Постоянны случаи каннибализма во время эпизодических пробуждений в период зимней спячки: бодрствующие зверьки съедают своих партнёров, находящихся в оцепенении. В одном таком случае соня съела трёх зверьков из соседних гнёзд.

Умертвив грызуна, садовая соня в два коротких приёма перекусывает ему позвоночник, ошипывает шерсть на брюшке, прогрызает кожу и в первую очередь съедает внутренности. Затем добыча съедается постепенно через проделанное отверстие так, что остаётся шкурка с хвостом, лапками и очищенными от мяса костями голени и предплечья. Так же быстро и успешно она справляется с мелкими птицами.

При нападении хищника соня падает на спину, кусаясь и царапаясь, яростно защищается, нередко отбиваясь даже от домашней кошки.

Попав в неволю, садовая соня долго дичится. При попытке взять её в руки она усиленно отбивается и стремится укунить.

У самок сильно развит инстинкт материнства. Однажды (Капланов, Раевский, 1928) при спиливании осины было вскрыто гнездо с детёнышами. Несмотря на присутствие людей, специально отпугивающих её, самка, прячась в поленице, вновь и вновь возвращалась, стремясь унести детёнышей. Когда одного из детёнышей, привязанного к палке, поднесли к поленице, самка тот час появилась около, стремясь перегрызть веревку и утащить его.

Во время спячки зверьки тесно прижимаются друг к другу, образуя шар. Если в начале спячки их потревожить, они покидают убежище, уходя в новое спокойное место.

Территория маркируется фекалиями и секретом прианальных желёз, который наносится при потирании субстрата анальной областью (Baudoin, Valentine, 1982). Разные формы маркировочного поведения меняются по сезонам. Например, наиболее активно самки метят гнездо и прилегающую территорию вскоре после появления потомства, благодаря чему детёныши узнают гнездо матери уже в возрасте 6 дней.

Садовая соня обладает хорошо развитым слухом (Krieg, 1931). Она способна улавливать слабые ночные шорохи, глухой звук полёта совы и т.п. При исследовании слуховой чувствительности сонь в электрофизиологическом эксперименте (Baudoin et al., 1984) было обнаружено два пика повышенной чувствительности слуха — в диапазонах 1–2 кГц и 16–28 кГц. Среди высокочастотных импульсов (свистов) сони различают сигналы, различающиеся по частоте на 13% (Мовчан, Коротецкова, 1985). К третьему году жизни слуховая чувствительность резко понижается и сокращается диапазон воспринимаемых частот.

Спектральный анализ звуков, издаваемых взрослыми зверьками, показал, что основная энергия сосредоточена в диапазоне от 500 Гц до 2 кГц. Частоты биологически наиболее важных свистов занимают диапазон 15–30 кГц. В звуковом репертуаре садовой сони отсутствуют тональные звуки. Все её сигналы представляют собой сложные шумоподобные звуки. Даже наиболее узкие по спектру свисты захватывают широкий диапазон частот от 0,5 до 80 кГц. Однако основная их энергия концентрируется в трёх узких областях — 0,5–1,5; 9–14 и 20–25 кГц (Константинов, Мовчан, 1985).

Звуки, издаваемые садовой соней, разнообразны. При возбуждении это “тьеррх...тьеррх..”, напоминающее голос раздраженной белки.

Иногда издаёт звуки, похожие на стрекотание хоря или короткий резкий крик морской крачки; иногда тихое похрюкивание и изредка резкий свист, повторяемый через 1–1,5 сек и напоминающий “сигнальный” свист скворца.

Издаваемые садовой соней звуки можно объединить в две группы (Baudoin, Guignard, 1972). Одна из них включает сигналы во время агонистического поведения. В зависимости от своих физических характеристик, а также от характера возникшей ситуации, эти звуки могут выполнять функции сигналов тревоги, запугивания, нападения. Это глухое ворчание, крики угрозы “тиуик”, предупреждающие сигналы, крики самки при совокуплении.

Вторая группа — сигналы сближения: это пронзительные, жалобные, а в период гона призывные свисты. Издав свист, соня внимательно прислушивается, затем свистит ещё и ещё раз и так на протяжении длительного времени. По наблюдениям Коротецкой (1984), число свистов, издаваемых самкой, может достигать до 30. Обычно на её свист отзываются другие зверьки, в том числе и самцы. В ответ на свист самцы издают и ещё один звук — “бульканье”, напоминающий шум закипающего чайника. Услышав свист самки, самец сильно возбуждается и начинает её искать. Однако больше всего самец возбуждается, если услышит свист самки в сочетании с низкочастотным печальным стоном. Свистят не только взрослые особи — подобные, но более высокочастотные и более тональные звуки издают оказавшиеся вне гнезда малыши.

Враги, конкуренты. Садовая соня постоянно становится добычей куниц, ласок, хорей. Из пернатых хищников за нею чаще всего охотятся филин, совы. Остатки сонь находили в гнёздах сипухи, канюка, коршуна, орла-могильника. Доля садовой соньи среди остатков млекопитающих в погадках ночных хищных птиц не превышает 5%. При обитании в жилище человека она нередко становится добычей домашних кошек.

На юге Европы, особенно на островах Средиземного моря, садовая соня серьёзно конкурирует с чёрной крысой. Последняя появилась на названных островах позже садовой соньи и вытесняет её во многих открытых местообитаниях (Carpaneto, Cristaldi, 1995).

Паразиты. Сведения по паразитофауне садовой соньи скудны. Из блох, помимо *Ceratophyllus sciurorum* — вида, характерного для всех изученных в этом отношении сонь, а также других грызунов, живущих на деревьях и кустарниках,

специфическим паразитом садовой соньи является один вид — *Myoxopsylla laverani* (Сазонова, 1960; Theodor, Costa, 1967; Haddow et al., 1983). Кроме того, в различных точках ареала на садовых сонях обнаружены единичные экземпляры следующих видов блох: *Echidnophaga murina*, *Xenopsylla ramesis*, *Ctenophthalmus agyrtes*, *C. baeticus*, *C. bisectodentatus*, *C. solutus*, *C. assimilis*, *Doratopsylla dasyncema*, *Megabothris turbidus*, *Nosopsyllus durii*, *Leptopsylla segnis*, *L. taschenbergi*, *Peromyscopsylla fallax* (Hopkins, Rothschild, 1966; Theodor, Costa, 1967; Beaucournu and Launay, 1988; Traub et al., 1983; Lewis, Lewis, 1990). Все эти виды паразитируют в основном на крысах, полёвках, лесных и домовых мышках, а также на других мелких грызунах и насекомоядных млекопитающих. На соню они нападают случайно, когда зверьки спускаются на землю вблизи гнёзд и нор этих животных.

На Балканах на лесной сонье зарегистрированы следующие виды блох (Trilar, 1999): *Echidnophaga murina*, *Myoxopsylla laverani*, *Ceratophyllus sciurorum*.

В прокормлении иксодовых клещей садовые соньи не играют существенной роли, однако в разных частях ареала могут быть заражены личинками и нимфами некоторых видов. В лесной зоне это в основном *Ixodes ricinus* и *I. persulcatus* (Брегетова и др., 1955; Филиппова, 1977), а в степных и пустынных регионах — *Rhipicephalus sanguineus* (Theodor, Costa, 1967) и *Haemaphysalis punctata* (Филиппова, 1997). Отмеченная выше находка на садовой сонье одной особи *I. trianguliceps* — случайное явление, т.к. клещи этого вида на всех фазах своего развития подстерегают хозяев на почве и в почвенной подстилке, куда соньи спускаются достаточно редко.

Из характерных для соневых клещей-миобий подрода *Graphiurobia* (Myobiidae, род *Radfordia*) в качестве видоспецифичного паразита садовой соньи описан *R. eliomys*, найденный в Тунисе, Италии, Швейцарии, Франции и Голландии (Fain, Lukoschus, 1973). По предположению Бочкова (1994), этот вид должен встречаться на садовой сонье на протяжении всего ареала.

Видоспецифичными паразитами садовой соньи являются клещи-подкожники *Psorergates quercinus*, описанные со зверьков в Испании (Lukoschus et al., 1971) и волосяные клещи *Glirocoptes eliomys* из семейства Myocoptidae (Kok et al., 1971).

Из клещей краснотелок на садовой сонне отмечены *Miyatrombicula muris*, *Hirsutiella zachvatkini*, *H. llogorensis*, *Schoutedenichia krampitzi* (Кудряшова, 1998).

На садовой сонне отмечен наиболее обычный вид вшей *Shizophthirus pleurophaeus*, характерный вообще для всех европейских видов сонневых (Durden, Musser, 1994).

О степени заражённости зверьков в различных частях ареала судить практически невозможно. Известна только одна работа, где приводятся комплексные данные о паразитоносительстве садовой сонны (Арзамасов, 1963). По данным этого автора, в Беловежской Пуще с 3 соннь, заражённых эктопаразитами, снято 42 экз. клещей краснотелок *Hirsutiella zachvatkini*, 12 экз. иксодовых клещей *Ixodes ricinus*, 1 экз. *I. trianguliceps*, 1 экз. вши *Schizophyllus pleurophaeus* и 3 экз. блохи *Peromyscopsylla silvatica*. Отмеченные виды клещей относятся к паразитам с широким кругом хозяев: блохи *P. silvatica* паразитируют также на лесной сонне и других грызунах, а вши *S. pleurophaeus* характерны для всех сонневых.

Из эндопаразитов при обследовании грызунов в Горьковской обл. (Шалдыбин, 1965) у одной сонны обнаружено 15 экз. трематод *Plagiorchis muris*, которыми зверьки заражаются при поедании промежуточных хозяев гельминтов — моллюсков и членистоногих. У двух соннь в подкожной клетчатке и в серозных покровах грудной и брюшной полостей найдено множество лярвоцист (тетрапиридий) цестод, которыми сонны заражаются также при поедании насекомых.

В Белоруссии (Дылько, 1963) при взятии у 2 соннь мазков из лёгких и сердца обнаруже-

ны единичные экземпляры внутриклеточных паразитов крови, близких к риккетсиям, *Anaplasma* sp. и в крови — паразитов эритроцитов рода *Grahamia*. В Израиле у садовых соннь обнаружены простейшие *Trypanosoma blanchardi*, *Grahamella* sp. (Theodor, Costa, 1967).

Практическое значение. По причине малой численности садовая соння почти безразлична для хозяйства человека. Она может приносить некоторый вред в местностях искусственного привлечения птиц-дуплогнёздников. Поселяясь в непосредственной близости от хозяйственных построек, портит различные пищевые продукты.

В Австрии в годы высокой численности соння может вредить лесным насаждениям, повреждая молодую кору (Wettstein, 1956a).

Будучи носителем возбудителя клещевого энцефалита, садовая соння могла бы иметь эпидемиологическое значение, но спорадическое распространение и низкая численность делают её участие в поддержании природного очага случайным.

Некоторые народности на юге Европы употребляют мясо садовой сонны в пищу, причём в иных местах оно ценится выше мяса полчка (Lucifero, 1907; Cagnin, Aloise, 1995).

Шкурки садовой сонны в ничтожном количестве поступают в заготовку.

Определённую пользу садовая соння приносит в роли важного распространителя эндохориальных растений. После прохождения пищеварительного тракта зверька их семена сохраняют высокую всхожесть: черники и земляники — 90–96% и паслёна — 100%.

Соня чёрнохвостая *Eliomys melanurus* Wagner, 1849

Систематика. Нередко рассматривается как подвид (или группа подвидов) в составе *E. queurcinus* (напр., Corbet, 1978). Видовой статус подтверждён как морфологически, так и биохимически (Filippucci et al., 1988b; Krystufek, Kraft, 1997); однако морфологические и географические границы между этими двумя видами в Африке не установлены (см. далее).

Синонимы. ? *cyrenaicus* Festa, 1922; *Vesmanis* (1985) отождествляет с данным видом также форму *tunetae*, однако Krystufek, Kraft (1997) включают её в состав *E. queurcinus*.

Строение. По сравнению с садовой сонней, несколько мельче: длина тела до 135 мм, хвост

немного короче. Отличительные признаки, вероятно, связаны с обитанием в более аридных условиях. Ушная раковина несколько увеличена по сравнению с таковой у садовой сонны; вибриссы также длиннее. Окраска верха тела довольно светлая; на этом фоне резко выделяется более пушистая чёрная конечная половина хвоста со светлым кончиком (последний нередко не выражен) (рис. 51б).

Череп треугольной формы. Мозговая коробка выпуклая. Ростральная часть менее массивна, зарезцовые отверстия более длинные, а зубные ряды более “миниатюрные”, чем у садовой сонны. Носовые кости узкие, длинные, с парал-

лельными краями, оканчиваются позади корня скуловой дуги, дальше лобных отростков и предчелюстной, и особенно челюстной костей. Крыловидная ямка очень глубокая. Слуховые барабаны заметно более вздуты, чем у *E. quercinus*, составляют около 38% длины черепа, их мастоидная часть несколько выдаётся назад за линию затылочной площадки.

В кариотипе израильской популяции (Filippucci et al., 1988c, 1990) 48 хромосом, число плеч аутосом 86. Из аутосом 6 пар субтелоцентрические, последовательно убывающие в размерах, 14 пар отчётливые двуплечие (мета- или субметацентрики), 3 пары акроцентрические. X-хромосома крупный метацентрик, Y-хромосома точечная. Указание названных авторов на изменчивость числа хромосом у чёрнохвостой сони связано с тем, что они отождествляют форму *tunetae* с рассматриваемым видом. Вместе с тем, на территории пустыни Негев отмечены различия по парацентрической инверсии в первой паре аутосом.

Распространение. Ареал охватывает восточную часть африканской части и азиатскую часть ареала рода *Eliomys* (рис. 53б).

В Африке чёрнохвостая соня распространена по средиземноморскому побережью от Геминеса (Киренаика) до Матруха в северо-западном Египте. Хотя ранее в ареал этой сони включали всю Северную Африку, по-видимому, Геминес — западный предел распространения этого вида (Krystufek, Kraft, 1997). Характер границы (в частности, существование зоны перекрывания) между ареалами *E. melanurus* и *E. quercinus* не известен. По морфологическим признакам ареал чёрнохвостой сони простирается на восток не далее Туниса, по биохимическим — вплоть до Марокко, т.е. охватывая весь африканский фрагмент родового ареала.

В Азии чёрнохвостая соня распространена на большей части Синайского полуострова, кроме крайнего севера (Osborn, Helmy, 1980), в горных районах на большей части Израиля и в соседних частях Сирии (на северо-восток до Эль-Карьятейна) и Иордании (Kahman, 1981; Harrison, Bates, 1991). Изолированные находки известны из Саудовской Аравии (Медаин-Салих и Асир; Nader et al., 1982), в Ираке (к юго-западу от Мосула; Nadachowski et al., 1978) и на севере Сирии (между Дейр-эз-Зором и Раккой; Krystufek, Kraft, 1997). Самая северная находка вида — в районе верхнего течения Евфрата в юго-

восточной Турции (Nader et al., 1982; Harrison, Bates, 1991).

Места обитания. Чёрнохвостая соня населяет разнообразные местообитания, от равнинных полупустынь с редкой растительностью на закреплённых песках до субальпийских высокогорий на высоте до 1600–2000 м н.у.м. (Harrison, 1972; Harrison, Bates, 1991). Общей чертой населяемых ею биотопов является наличие выходов скал или каменистых россыпей и чаще всего отсутствие древесно-кустарниковой растительности. Наряду с этим, в оазисах среди пустынь она иногда встречается по окраинам садов (Wassif, Hoogstraal, 1954).

В горных районах Ливана (Lewins et al., 1967; Atallah, 1978) чёрнохвостая соня встречается в альпийской зоне на крупноглыбистых осыпях, летом поросших альпийским разнотравьем и мхами, а зимой покрытых снегом, из-под которого текут многочисленные ручьи. В пустыне Негев (Haim, Rubal, 1995) она обитает в полупустынных каменистых ландшафтах без древесной и почти без кустарниковой растительности, с очень низким уровнем осадков. Летом дневные температуры превышают 30°, тогда как ночи, когда зверьки активны, бывают прохладными. Зимой температура почвы бывает близка к нулевой.

На юго-западе Аравийского п-ова (Nader et al., 1982) чёрнохвостая соня населяет скальные выходы с акациевым редколесьем на высоте около 2000 м н.у.м. На Синайском п-ове (Wassif, Hoogstraal, 1954; Osborn, Helmy, 1980) она обычно встречается на выходах известковых пород. На востоке Ливии её ловили на каменистых склонах высохших водотоков среди низкорослых кустарников (Ranck, 1968).

Численность, структура населения. Немногочисленный вид, встречающийся спорадично. Из-за мозаичного распределения пригодных для этой сони местообитаний она нередко живёт небольшими скоплениями, имеющими характер колоний. Одна из них была обнаружена в заваленной крупными глыбами известковой промине у основания холма, поросшего редкими деревьями миндаля (Harrison, Bates, 1991).

В небольшой выборке из восточной части Египта соотношение полов было: 12 самцов на 18 самок (Osborn, Helmy, 1980).

Убежища. Чёрнохвостая соня поселяется в щелях среди камней. Строение гнёзд неизвестно.

Питание. В рационе преобладают различные животные корма. Немногочисленные

вскрытые желудки (Atallah, 1978; Kahman, 1981; Nader et al., 1982) содержали остатки насекомых, многоножек, кусочки шкурок мелких млекопитающих и лишь в незначительных количествах — растительные остатки.

Суточная активность. Активна в ночное время. В норме суточный ход потребления кислорода типичен для ночных животных, будучи наименьшим в тёмное время и наибольшим в светлое (Haim, Rubal, 1995).

Спячка. Настоящей непрерывной спячки, по-видимому, нет: в пустыне Негев зимой, когда температура припочвенного слоя воздуха близка к нулевой, зверьки иногда попадали в жиголовокки; утром их находили в состоянии оцепенения, температура тела была около 12° (Haim, Rubal, 1995).

В лабораторных условиях изучали (Haim, Rubal, 1995) терморегуляцию сонь после периода акклимации к приблизительно постоянной температуре воздуха +24° и фотопериоду 12:12 при полноценном питании. Уровень метаболизма оказался достаточно низким и зверьки могли впасть в оцепенение, сохраняя до 65% суточного бюджета энергии, расходуемого при нормальной активности. Данный показатель составляет всего 40% ожидаемой величины, рассчитанной исходя из удельного рас-

хода энергии на единицу массы тела (ниже, чем соответствующий показатель у полчка). Это может считаться приспособлением к обитанию в засушливых условиях, поскольку способствует сохранению влаги. Выход из оцепенения сопровождался повышением потребления кислорода.

Размножение. В деталях неизвестно. В Негеве беременная самка была поймана в апреле, кормящая — в мае (Kahman, 1981). На юге Аравии в конце января поймана самка с 7 (3л+4п) эмбрионами (Nader et al., 1982). В Палестине неполовозрелые зверьки попадались в июле (Atallah, 1978).

Враги, конкуренты. В одних местообитаниях с чёрнохвостой соней в присредиземноморской части ареала живут песчанки (*Dipodillus dasyurus*, *D. campestris*, *Sekeetamys calurus*), колючие мыши (*Acomys* spp.) (Osborn, Helmy, 1980); на юго-западе Аравийского п-ова — также песчанки (*D. dasyurus*, *Meriones rex*) и мыши (*Acomys dimidiatus*, *Praomys fumatus*) (Nader et al., 1982).

Паразиты. Практически не изучены. В Израиле на этом виде обнаружены два вида блох — преобладающий *Myxopsylla laverani* и паразит песчанок *Xenopsylla ramesis* (Krasnov et al., 1997, 1999).

РОД СОНИ ЛЕСНЫЕ *DRYOMYS* THOMAS, 1906

Синонимы. *Elius* Schulze, 1900; *Dryomys* Thomas, 1907.

Систематика. Среди современных сонь практически по всем признакам ближе всего к *Eliomys* (Kratochvil, 1973; Chaline, Mein, 1979; Daams, Bruijn, 1995; Storch, 1995; Potapova, 2001). Holden (1993) без достаточных оснований включает сюда центральноазиатских *Chaetocauda*. Из ископаемых сонь к роду *Dryomys* ближе всего, вероятно, *Anthracoglis* (Daams, Bruijn, 1995), а также *Afrodryomys*, под вопросом включенный в его состав (Daams, Bruijn, 1979).

Описано 5 видов, из которых только 2 — вымершие (Daams, Bruijn, 1995; см. раздел по палеонтологии в настоящей книге).

Строение. Довольно мелкие представители семейства: длина тела до 115 мм, хвост чуть короче, масса тела до 34 г. Облик типичен для сонь (рис. 55). Ушная раковина относительно короткая, слабо опушённая. Хвост по всей длине равномерно покрыт довольно длинными густыми волосами, на нижней поверхности они с

“расчёсом” на две стороны. На хвосте до 10-12 колец, по которым происходит разрыв кожи; после автотомии хвоста концевые волосы удлиняются в густую пышную кисточку.

Задние лапы заметно длиннее передних, с довольно узкой ступней (но несколько шире, чем в роде *Eliomys*), из метатарзальных мозолей ступни латеральная приблизительно вдвое короче медиальной. По степени её специализации к передвижению по деревьям по крайней мере один из представителей рода (*D. nitedula*) лишь несколько превосходит садовую соню (Гамбарян, Аракелова, 1983). В подошвенных мозолях стопы имеются очень крупные клубки эккриновых желёз (Соколов, 1973; Eberl-Rothe, 1974). Как и у садовой сонь, из сальных желёз прианальной области имеется только вентральная, а дорзальная не развита (Hrabe, 1971).

Направляющие волосы (Соколов, 1973) длиной 13,5 мм, без расширения в средней части. Остевые волосы длиной 11,4 мм, с хорошо выраженной гранной. Волосы растут поодиноч-

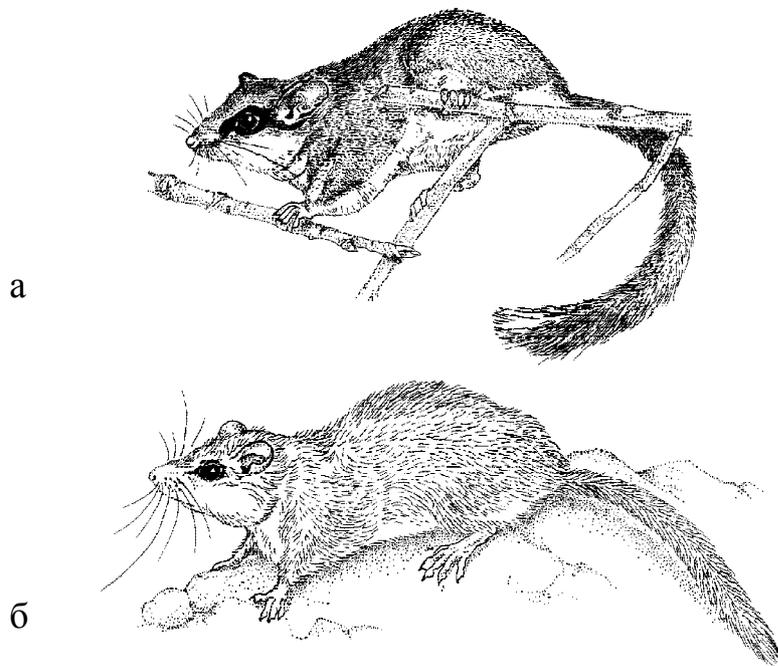


Рис. 55. Представители рода сонь лесных, *Dryomys*: а – *D. nitedula*, б – *D. laniger*.

ке, на 1 см² кожи насчитывается 23300 волос. Обволошение хвоста достаточно равномерное: разница в длине волос у основания и на вершине в норме незначительна.

Окраска тела изменчива, у большинства форм довольно яркая, хотя и не в такой степени, как у садовых сонь. Общий тон окраски спины и боков от светло-пепельной до серовато-охристой; брюхо светлее, нередко с желтоватым оттенком. На голове тёмная лицевая “маска” в форме кольца вокруг глаза или широкой полосы от носа до основания ушной раковины. Хвост слабо двухцветный: сверху он буроватый (нередко темнее и ярче спины), снизу белёсый; по краю иногда оторочен белесоватыми волосками.

Череп (рис. 56) треугольной формы, с сильно выпуклой мозговой коробкой, наиболее высокая точка которой расположена над корнем скуловой дуги. Роstralный отдел длинный. Гребень предчелюстной кости высокий. Носовые кости слегка расширяются спереди, но в образовании боковой стенки практически не участвуют, оканчиваются на одном уровне или чуть впереди лобных отростков предчелюстной и челюстной костей. Нижняя обонятельная раковина видна снаружи. Скуловая дуга умеренно поднята, в свободной части узкая, сильно изогнутая. Верхняя ветвь корня скуловой дуги расположена немного впереди или на одном уровне с нижней. Скуловая кость не доходит до слёзной. Массетерная площадка сциуроморф-

ного типа, расположена практически перпендикулярно поверхности роstrума (рис. 19д). Выступ в её основании с площадкой для крепления поверхностной порции массетера направлен вперёд. Подглазничное отверстие (рис. 20г) одно из самых широких в семействе (шире только у *Graphiurus*).

Костное нёбо широкое, оканчивается на уровне середины М³ или позади зубного ряда. Задний край не имеет срединного выступа, крыловидные выросты либо не выражены, либо небольшие. Нёбная кость укорочена, её крыловидные отростки длинные, участвует в образовании дна крыловидной ямки. Зарезцовые отверстия короткие. Задненёбные отверстия средних размеров или крупные, впереди могут соединяться с нёбно-челюстным швом. Заднечелюстное отверстие расположено позади зубного ряда и может быть практически полностью окружено нёбной костью. Крыловидная ямка широкая и умеренно длинная. Её латеральная стенка довольно высокая и может быть образована не только гребнем, но иногда и мостиком алисфеноида. Вход в крыловой канал расположен чуть впереди крупного овального отверстия изнутри алисфеноидного гребня (рис. 22д,е). Вторичные отверстия для выхода щёчной и жевательной веточек нервов разделены перегородкой (довольно узкой или умеренно широкой). Крылолобное отверстие есть. Чешуйчатая кость чаще всего без чётко выраженной теменной

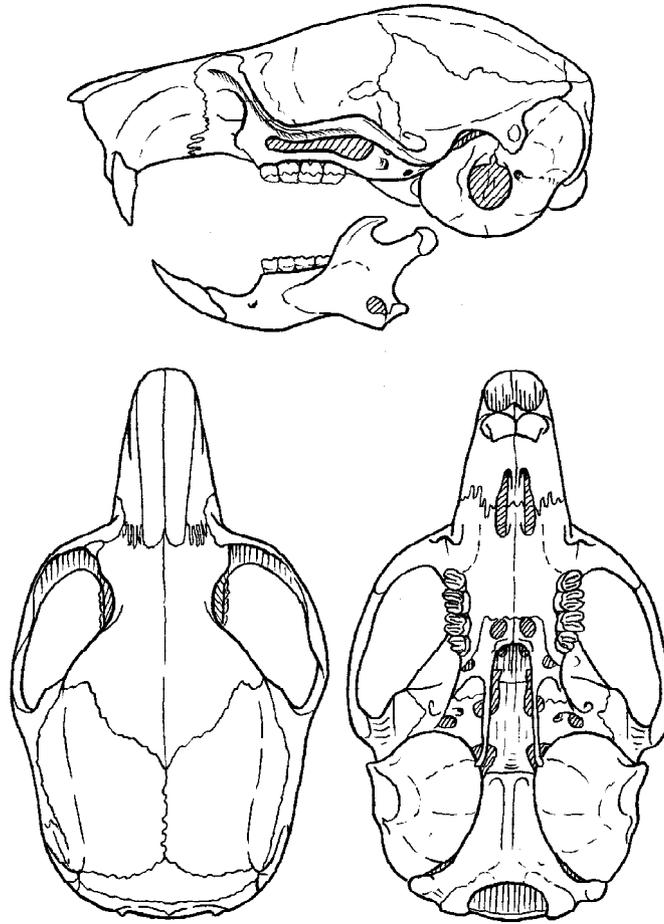


Рис. 56. Череп сони лесной, *Dryomys nitedula*

выемки. Затылочное крыло широкое, средней длины с сильно скошенным задним краем. Оно может быть цельным, может иметь отверстие или раздваиваться. Орбитальное крыло относительно короткое. Височная ямка крупная, но до крыши черепа не доходит. Височная линия идёт в основном по теменной кости. Затылочная кость практически не контактирует с чешуйчатой. Горизонтальной пластинки нет, участок *os occipitale*, расположенный над мастоидом, занимает вертикальное положение.

Слуховые барабаны увеличены (в наибольшей степени у *D. niethermeri*). Впереди они всегда доходят до алисфеноида, снизу сближены, а сзади плотно примыкают к ярёмным отросткам. Обособление барабанного кольца (рис. 24ж) и размеры мастоидных камер варьируют в зависимости от степени вздутия барабанов. Мастоид умеренно или сильно вздут. В нём пять дополнительных слуховых камер: эпитимпаномастоидная, верхняя и нижняя мастоидные, антральная и боковое впячивание (рис. 26г,д).

Нижняя челюсть типичного строения. Тело челюсти невысокое, диастема длинная. Симфиз-

ный угол расположен немного позади нижнего края альвеолы резца. Массетерные гребни начинаются на уровне переднего края M_1 . Восходящая ветвь неширокая и относительно крутая, закрывает снаружи часть M_2 . Венечный отросток крупный и высокий. Его вершина удалена от оси вращения. Угловая часть челюсти слегка приподнята, нижнечелюстной угол немного больше нуля. Венечная вырезка узкая и глубокая, угловая неглубокая, так что трезубец восходящей ветви не симметричен. Сочленовная головка слегка вытянутая. Суставная поверхность спускается на латеральную сторону отростка сзади. Угловой отросток короткий с крупным отверстием, сзади до уровня сочленовной головки не доходит. Его углы развёрнуты относительно плоскости челюсти и оба практически одинаково сдвинуты назад. Расстояние между углами небольшое.

Резцы ортодонтные или слабо проодонтные; верхние с гладкой передней поверхностью. Эмаль нижних резцов с диагонально ориентированными поясами Хантера–Шрегера, сходно с *Eliomys* (Koenigswald, 1993).

Ряды щёчных зубов средней длины. Коронка коренных средней высоты, слабо вогнутая. Предкоренные вдвое меньше третьих коренных (в отличие от *Eliomys* и сходно с *Myomimus*), овально-треугольной формы. Первый и второй коренные приблизительно одинаковых размеров; в верхней челюсти они ромбовидной формы, в нижней почти прямоугольные. Общий тип жевательной поверхности коренных как в роде *Eliomys*, несколько сложнее (рис. 30д): в частности, на верхних коренных часто присутствует задний централоф, нередко появляются дополнительные образования между основными гребнями и централофами. О более продвинутом в сравнении с названным родом строении коренных свидетельствует не столь отчётливо обособленные пара- и метакон.

Кишечник относительно длинный, его длина у взрослых зверьков в 6–7 раз превышает длину тела (Голодушко, Падутов, 1961).

Головка полового члена (изучен у *D. nitedula*; рис. 31б) довольно широкая, чётко структурирована (Kratochvil, 1973). Её дорзальная часть почти целиком голая; только ближе к вершине имеется пара небольших дорзолатеральных подушкообразных образований с очень мелкими шипиками. Боковые и вентральная поверхности чётко подразделены на две пары подушкообразных образований, целиком покрыты шипиками. При этом на вентро-дистальных “подушках” шипики мелкие, на вентро-латеральных заметно крупнее. Кость полового члена (рис. 32б) почти прямая, её основание с чётким лопатообразным расширением, отчасти напоминающим (в качестве начальной стадии дифференциации) таковое в роде *Chaetocauda*.

В кариотипе (изучен у *D. nitedula*: см. Zima, Kral, 1984; Filipucci et al., 1985; Графодатский, Фокин, 1993; Civitelli et al., 1995) 48 хромосом, большинство или все хромосомы двуплечие (для ряда популяций выделяется от 3 до 9 пар телю или субтелюцентриков). X-хромосома — средний или крупный субмета- или метацентрик, Y-хромосома — наименьший элемент кариотипа. Структурный гетерохроматин отсутствует.

История, распространение. Филогенетически род выводится из примитивных форм *Microdyromys*. В ископаемых остатках очень редок. Известен в среднем — позднем миоцене в Северной Африке (Lavocat, 1961; Jaeger, 1975), начиная с позднего миоцена по современность в Европе, причём плиоценовые остатки очень

фрагментарны и, возможно, относятся к современному виду (Nadachovski, Daoud, 1995); в азиатской части ареала — только в современном состоянии.

Современный ареал охватывает Центральную и Восточную Европу, Балканы, Турцию, Переднюю Азию, Европейскую часть России, Кавказ и горные системы Средней и Центральной Азии (рис. 57, 58).

Биология. Биотопическая приуроченность представителей рода лесных сонь достаточно разнообразна, но в основном это древесно-кустарниковые ассоциации. На большей части ареала зверьки связаны с разного рода древесной и кустарниковой растительностью — с широколиственными (преимущественно дубовыми) лесами в Европе; смешанными и хвойными (в том числе сильно аридизированными, типа арчвников) лесами и приречными кустарниковыми зарослями в азиатской части ареала. В пустынных регионах, однако, встречаются среди скальных выходов, иногда лишённых древесно-кустарниковой растительности, причём как в предгорьях, так и выше лесного пояса.

На юге ареала эти сони приурочены к горным ландшафтам, поднимаясь до высот (в разных местах) от 2300 м н.у.м. (юг Европы, Мал. Азия) до 3500 м н.у.м. (Средняя Азия, система Гиндукуша) — выше, чем любые другие сони.

Ведут древесно-наземный или наземный образ жизни. В лесных областях большую часть тёплого времени года проводят на деревьях, убежищами служат дупла или наружные гнёзда из веток и листьев; на зиму нередко укрываются в неглубоких норах. В безлесных регионах селятся в расщелинах скал. На большей части ареала весьма обычны.

Питаются разнообразными растительными и животными кормами, рацион сильно варьирует в зависимости от сезона и биотопа; в целом к хищничеству склонны меньше, чем садовые сони. Из растительных кормов предпочитают мягкие плоды, в меньшей степени семена, значительно реже (обычно весной) поедают зелёные части растений, листовые почки. Среди животных кормов преобладают насекомые; охотно поедают кладки мелких воробьиных, иногда на гнёздах ловят птенцов и даже взрослых населяющих птиц.

Суточная активность строго ночная. Зимоспящие; на юге ареала спячка неполная, при потеплении бывают перерывы. Способны впасть в оцепенение при любых неблагоприятных ус-

ловиях — при понижении температуры, недостатке кормов.

Размножаются 1 раз в год на севере и в центральных областях, 2 или даже 3 раза в год на юге ареала. В помёте от 2 до 9 детёнышей, чаще всего 5–7. Как и у других сонь, новорождённые почти голые, слепые, ушные отверстия закрыты, пальцы сросшиеся. В 3-недельном возрасте детёныши почти полностью развиты, начинают покидать убежище, пробовать твёрдую пищу. 2-

месячные лесные сони уже почти не отличаются от взрослых. Половое созревание у большинства — после первой зимней спячки.

Зверьки очень подвижны, прекрасно лазают по деревьям, прыгают с высоты до 6 м. Достаточно уверенно чувствуют себя на земле; у одного из видов выражена способность к передвижению по гладким скальным поверхностям. Весьма широк диапазон голосовых реакций.

Соня лесная *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779)

Синонимы. *dryas* Schreber, 1782; *pictus* Blanford, 1875; *intermedius* Nehring, 1902; *wignei* Nehring, 1902; *angelus* Thomas, 1906; *phrygius* Thomas, 1907; *robustus* Miller, 1910; *milleri* Thomas, 1912; *tichomirovi* Satunin, 1920; *obolenskii* Ognev, 1923; *carpathicus* Brohmer, 1927; *bil-kjewiczi* Ognev, Heptner, 1928; *ognevi* Heptner, Formosov, 1928; *tanaiticus* Ognev, Turov, 1935; *dagestanicus* Ognev, Turov, 1935; *caucasicus* Ognev, Turov, 1935; *kurdistanicus* Ognev, Turov, 1935; *pallidus* Ognev, Turov, 1935; *saxatilis* Rosanov, 1935; *ravijojla* Paspalev, Martino, Pechev, 1952; *diamesus* Lehman, 1959; *aspromontis* Lehman, 1963.

Систематика. Типовой вид рода. Описано до 20 подвидов, главным образом на основании весьма значительной и закономерной географической изменчивости окраски тела (см. далее). Вариации размерных черепных показателей выражены очень слабо (Россолимо, 1971).

Обособленное положение в системе вида занимают две формы лесной сони из юго-западной Азии, для которых иногда предполагается видовой статус. Одна из них — израильская, существенно отличающаяся как по краниологическим, так и по электрофоретическим показателям (Filippucci et al., 1995), другая — с юго-востока Турции (Mursaloglu, 1973). Поскольку названные авторы не располагали материалами по *D. laniger*, вопрос о статусе двух этих форм остаётся открытым.

Строение. Размеры средние для рода; хвост относительно длинный, хотя и не в такой степени, как у *D. niethammeri*. Ступня также длинная. Лицевая “маска” хорошо выражена, простирается от носа через глаза до основания ушной раковины (почти не проникает за неё на шею, в отличие от садовых сонь) (рис. 55а).

Окраска верха тела изменчива. По крайней мере в европейской России и на Кавказе (Ог-

нев, 1947; Млекопитающие фауны СССР, 1963; Россолимо, 1971) с севера на юг окраска меха светлеет (на хвосте сильнее, чем на спине), бурые тона замещаются серыми и жёлтыми, охристая граница между окраской верха и низа становится более выраженной. Подобные же изменения происходят в горах Средней Азии в направлении с запада на восток. На западе ареала картина, видимо, несколько иная (Roesler, Witte, 1968; Krystufek, 1985). Сони, населяющие Апеннины, Альпийский регион, север Балкан, характеризуется преимущественно серой окраской верха тела. На остальных Балканах, Карпатах и в Малой Азии окраска меха на спине преимущественно буровато-жёлтая. Брюхо от белёсого до жёлтоватого. Хвост у тёмно окрашенных форм со слабо выраженной боковой оторочкой из белёсых волосков.

Череп (см. рис. 56) с довольно узким межглазничным пространством и короткими резцовыми отверстиями. Слуховые барабаны самые короткие в роде, демонстрируют очень широкий диапазон изменчивости. Мастоид может быть вздут полностью или частично, когда парафлюккулярная ямка сохраняет контакт с покровной стенкой (как у *Muscardinus*). Абсолютные и относительные размеры дополнительных слуховых камер широко варьируют. Как правило, самой крупной камерой является верхняя мастоидная, много реже — практически замещающая её нижняя мастоидная. Основная затылочная кость не сужена.

Описание наружных мужских гениталий см. в характеристике рода.

В кариотипе отмечены географические различия в размещении ядрышкового организатора (Графодатский, Фокин, 1993).

История. Плиоценовые остатки из Центральной Европы, возможно, относятся к данному виду (Nadachovski, Daoud, 1995).

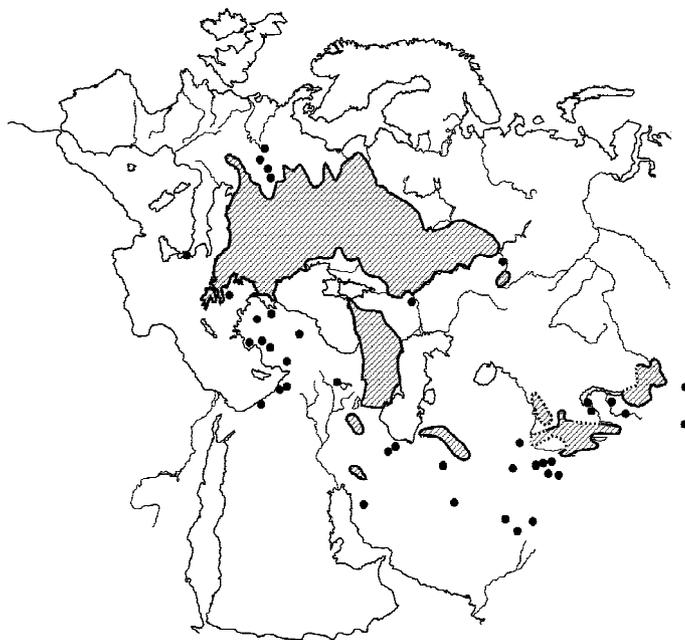


Рис. 57. Ареал сони лесной, *Dryomys nitedula*

Распространение. Наиболее широко распространённый вид рода и, вероятно, семейства в целом. Ареал практически совпадает с указанным для рода (см. рис. 57).

В Европе распространение лесной сони хорошо совпадает с ареалом дуба (Огнев, 1947), однако в Закавказье, Средней и Западной Азии этот вид связан с разнообразными типами лесов (включая смешанные и сильно аридизированные) и кустарниковых зарослей (Огнев, 1947; Harrison, Bates, 1991). Мозаичное распространение широколиственных лесов с выраженным кустарниковым подлеском и зарослей типа маквиса, вероятно, объясняет раздробленность некоторых частей ареала этого вида.

На запад лесная соня проникает менее других европейских видов соневых (Krystufek, Vohralik, 1994). Западная граница её ареала идёт от Словении вдоль северо-восточной границы Италии и далее на запад до восточной оконечности Швейцарии. Оттуда она поворачивает на восток и идёт по северному макросклону Альп (все Австрийские Альпы заняты этим видом) (Spitzenberger, 1983; Paolucci et al., 1989), пересекает Дунай западнее Будапешта и далее идёт на северо-запад через территории Словакии и Чехии (только Судеты и Западные Карпаты — см. Andera, 1995) до области Силезии (юг Польши). Оттуда граница ареала проходит через южные и восточные области Польши к границе с Беларуссией (Беловежская Пушча) и далее на северо-восток через верхнюю часть бассейна Немана. Места изолированных находок на террито-

рии Западной Европы расположены вдоль среднего течения Дуная (в левобережье) в южной Словакии, северной Австрии и в Баварии (Storch, 1978). Несколько обособлен от основной части ареала лесной сони прибалтийский участок в Литве (Огнев, 1947; Juskaitis, 1995a) и Латвии (Pilats, 1995).

В Южной Европе лесная соня распространена по всему Балканскому полуострову. Её ареал охватывает всю материковую часть Греции, включая Пелопонесс, а также остров Эвбея. Эта соня практически отсутствует в Италии, кроме самого юга Апеннинского полуострова, где есть изолированная популяция в Калабрийских горах (Amori et al., 1984; Cagnin, Aloise, 1995); но на Сицилии она отсутствует (Sara, Casamento, 1995).

В Беларуссии лесная соня распространена преимущественно в бассейне Березины (Сержинин, 1961). Так же она найдена на севере республики (на границе с Россией), в Полесье и, как уже было отмечено выше, в Беловежской Пушче.

На Украине лесная соня распространена в северной и западной частях, но отсутствует в причерноморских районах, в бассейне Днепра южнее Днепропетровска, в нижнем течении Южного Буга и Днестра и в дельте Дуная. Нет её и в Крыму.

В Европейской части России северная граница ареала лесной сони проходит через Вышневолоцкий район Тверской области, затем смещается к югу, проходя через Малоярославец. Далее на восток она продолжается по Окскому

правобережью, переходя на левый берег волги приблизительно в 50 км ниже Нижнего Новгорода. Самая северная точка ареала в Заволжье находится на юго-западе Кировской области, в окрестностях Уржума, примерно на 57°с.ш. (Огнев, 1947). Далее на восток соня распространена по бассейну Камы вплоть до нижнего течения р. Белой. В левобережном Поволжье лесная соня распространена на юг примерно до Ульяновска. В правобережном Поволжье лесная соня распространена практически повсеместно от Чувашии до Волго-Донского междуречья. Южнее изолированные находки сонь есть в Астраханской области (на севере области и в окрестностях Астрахани). Граница основного ареала поворачивает на запад и идёт по правому берегу Дона, не достигая его низовий. В Приазовье лесной сони, по-видимому, нет.

На северо-западном Кавказе лесная соня распространена как на южном макросклоне Главного Кавказского хребта, так и в бассейне Кубани. Далее к юго-востоку её ареал охватывает практически весь Кавказский регион до оз. Резайне в Иране, за исключением Апшеронского полуострова и аридных районов Дагестана.

Во Фракии лесная соня обнаружена практически повсеместно в растительных ассоциациях (Kurtonur, Ozkan, 1990). В Малой Азии её находки известны с гор Улу-Даг и Мурад, из окрестностей озер Эгридир и Бейшихир, западной части Западного Тавра, с Центрального Тавра, окрестностей Йозгата и с западного берега оз. Ван (Felten et al., 1973). К югу и юго-востоку от Закавказья лесная соня найдена в Иранском Азербайджане, горах Эльбурс (к северу от Тегерана), Хорасане, Кохруде (Средний Иран), горах Загрос, в верхнем течении р. Малый Заб (Сулеймания в Ираке и соседние области Ирана) (Lay, 1967). В Леванте лесная соня найдена в северном Израиле (Верхняя Галилея) и в северо-западной Сирии (Harrison, Bates, 1991). Восточнее она известна из западного (западный склон Средне-Афганских гор) и восточного (окрестности Кабула) Афганистана (Hassinger, 1973) и северного Пакистана (окр. Дира, долины рек Сват и Куррам) (Roberts, 1977; Corbet, Hill, 1992; Holden, 1996b).

В Туркмении лесная соня распространена в Копетдаге, где найдена в Фирюзинском и Чулийском ущельях, долинах рек Сакис-Яб и Мерген-Ули и в среднем–нижнем течении р. Сумбар (Огнев, 1947). В Узбекистане она найдена в Сурхан-Дарьинской области (Виноградов и др.,

1935), окрестностях Самарканда и Ташкента. В Таджикистане соня обитает на Памире восточнее Худжанта и в долине р. Пяндж. В Киргизии лесная соня населяет разнообразные леса по склонам Ферганской долины, Ферганского и Чаткальского (оз. Сары-Челек и р. Чон-Курчак) хребтов, северный склон Алайского хребта, Таласский Алатау и Киргизский хребет, поднимаясь в горы до высоты 2200 м и более. В Центральном Тянь-Шане соня населяет поймы рек Сусамыр, Нарын и Ат-Баши (Млекопитающие Киргизии, 1972). Севернее от Таласского Алатау ареал лесной сони идёт через Аксу-Джебаглы и окрестности Чимкента и охватывает хребет Каратау. К востоку от Киргизского хребта соня распространена на северных склонах Кунгей-Алатау, в Заилийском Алатау и в Семирежье. Далее на территории Казахстана ареал сони идёт на северо-восток через северные склоны Джунгарского Алатау и западную часть Тарбагатая. В Семипалатинской области лесная соня известна с Калабинского хребта, р. Кулуджана и к северу от Усть-Каменогорска; отсюда она, возможно, проникает в Горно-Алтайскую область (Огнев, 1947).

Восточнее лесная соня распространена на территории западного Китая, к северо-востоку от оз. Улунгур и на юго-востоке Джунгарии (Богдо-Ола). Самая восточная точка ареала расположена на западном склоне Монгольского Алтая, вблизи границы Баян-Улзгейского и Кобдосского аймаков (Соколов, Орлов, 1990).

Места обитания. Лесная соня населяет лиственные или иногда смешанные леса с подлеском или без него, разнообразные заросли кустарников, сады. За редким исключением зверьки избегают поселяться в борových ассоциациях. Часто намечается определённая приуроченность к затенённым участкам с повышенной влажностью и припойменным лесам.

Излюбленные станции сонь — овражистые захламлинные разнородные леса с порубками или полянами, изобилующие гнилыми пнями старые густо заросшие вырубki, зарастающие опушки леса, густо заросшие затенённые склоны балок, оврагов, гор, берега речек, запущенные сады, непролазные кустарниковые заросли.

В Альпах предпочитаемыми местообитаниями являются горные еловые леса; наряду с этим, лесные сони встречаются в речных долинах, в низкоствольном лесу с рябиной, древесным из осины, лещины и дикой вишни, по поросшим кустарником опушкам, в субальпий-

ских зарослях кустарника из зелёной (горной) ольхи и в садах (Psenner, 1957, 1960; Schedl, 1968; Wettstein, 1963; Zapf, 1956). Местами лесная соня является обитателем лиственных лесов, чаще всего встречаясь в дубравах. Границы её вертикального распространения лежат на высотах от 350 м до 2300 м, большая часть находов сделана на высотах между 500 и 1000 м (Schedl, 1968; Spitzenberger, 1983).

На юге западноевропейской части ареала (Калабрия, Хорватия) лесная соня населяет преимущественно склоны гор, поросшие редкостойными дубравами, хвойно-широколиственными лесами и сосняками (Cagnin, Aloise, 1995; Tvrtkovic et al., 1995). При этом на склонах, обращённых в сторону моря, она распространена в более высоких поясах (920–1800 м н.у.м.), чем на континентальных склонах (230–1600 м н.у.м.). В Восточных Альпах (Paolucci et al., 1989) она населяет лиственные леса разного типа, парки, сады, чаще всего достаточно увлажнённые, с большим количеством источников.

В Молдавии и западных областях Украины (Кузнецов, 1952; Татарин, 1956; Сокур, 1960; Успенский, Лозан, 1961) зверьки обитают в разновозрастных в разной степени заросших подлеском лиственных и смешанных лесах, в остаточных островных дубравах, в загущенных искусственных лесных насаждениях 10–12 летнего возраста, в байрачных и пойменных лесах и садах. Иногда поселяются в чистых горных еловых и сосновых лесах, в сосновых зарослях на полонине. В Карпатах встречаются до нижней границы стланных и нижних полонин на высоте 900–1700 м. н.у.м.

В Центральной России эта соня предпочтительно поселяется в тенистых, часто сырых лиственных или смешанных лесах с преобладанием старых дуплистых осин, дубов, лип и вязов и густым подлеском. Менее охотно заселяет лиственные, смешанные, хвойные молодняки. Нередко встречается в полосах лиственного леса, чередующегося с мелколесьем, в пойменных и припойменных дубово-вязовых и дубово-липовых лесах, в полезащитных полосах, байрачных лесах, лесных колках, фруктарниках и даже городских парках и садах (Воробьев, 1923; Спангенберг, 1925; Огнев, 1947; Сержанин, 1955; Барабаш-Никифоров, 1957; Попов, 1960; Ангерманн, 1963; Смирнов, 1964).

На северном Кавказе (Огнев, 1947; Темботов, 1960) излюбленные станции лесной сони — широколиственные леса с примесью фруктовых

деревьев, перепутанные хмелем кустарниковые заросли орешника, ольховника с более мелкими кустами малины, ежевики, барбариса. Особенно охотно зверьки селятся по склонам горных балок и берегам речек. В предгорьях (Сатунин, 1920) преимущественно обитают в старых садах.

В Армении (Флеров, Гуреев, 1934; Даль, 1954) и Азербайджане (Мейер, Схоль, 1955; Алекперов, 1966; Элэкбэров, Нэзэфов, 1974) характерные места обитания — липово-грабово-буковые леса на высоте 600–2300 м н.у.м., сады, заросли кустарников и орехоносов, дикие фруктарники. Выше границы леса встречается среди каменистых россыпей и скал. В Тальше в основном держится в горно-степном редколесье, поднимаясь в горы до 1800 м (Кадацкий, 1964). В Нахичеване заселяет леса и сады, кустарниковые заросли как на равнине, так и в горах (700–2000 м н.у.м.) (Алиева, 1965).

Во Фракии лесная соня обитает практически во всех растительных ассоциациях (Kurtonur, Ozkan, 1990).

В Средней Азии условия существования лесных сонь весьма разнообразны. Как правило зверьки поселяются в местах с достаточно густыми и обширными древесно-кустарниковыми зарослями на равнине, по склонам гор в ущельях и по берегам рек. Диапазон вертикального распространения велик. На равнине сони заходят в полосу орошаемого земледелия. В Гиссарском и Ферганском хребтах встречаются в высокогорьях (2500–3500 м н.у.м.), лишенных древесной растительности (Соснина, 1955; Токтосунов, 1958). Особенно охотно обитают в кустарниковой чаще, густо переплетенной вьющимися растениями с богатым травянистым покровом и разбросанными отдельными деревьями. Обычны в тугайных зарослях, в разнообразных лиственных лесах с богатым подлеском и травянистым покровом, в диких фруктарниках и садах. Держатся зверьки в горных орехоплодовых лесах, древовидных и стелющихся арчённиках, встречаются в ельниках, где есть покрытые мхом каменистые нагромождения (Давыдов, 1984).

В высокогорных районах Средней Азии лесные сони местами обитают на безлесных склонах гор. Так, в Чу-Илийских горах они добывались среди каменистой, лишенной растительности осыпи на склоне пересыхающей летом реки, русло и склоны были покрыты скудной ксерофильной растительностью (Афанасьев, 1945). На южных склонах Гиссарского и Алайского хреб-

тов встречены среди отвесных скал и в россыпи крупных камней с каменистыми глыбами, переходящей в крутые скалистые склоны с редкой низкорослой кустарниковой и травянистой растительностью (Соснина, 1955; Токтосунов, 1958). В Сюготинской долине на высоте 1200 м н.у.м. в голой каменистой, с чахлой ксерофильной растительностью нагорной полупустыне зверьки ловились в пещере среди камней (Огнев, 1940). На Памире (Розанов, 1935) один экземпляр добыт в расщелине отвесной скалы, причём кустов и деревьев вблизи не было. В Тарбагатае найдена на южных склонах хребта среди обломков скал (Кузнецов, 1948).

В Зайсанской котловине лесные сони обнаружены в весьма нетипичном биотопе — в увлажнённых понижениях среди полужакопленных бугристых песков, поросших по ложу берёзой и тростником, а на склонах — редкими тополями и кустами джидгиля, шиповника (Лобачев, 1964).

В Пакистане лесная соня найдена только в горных дубравах (Holden, 1996b)

Численность, структура населения. Численность лесной сони на территории всего ареала неравномерна. Иногда во вполне пригодных, на взгляд, для её существования местностях зверьков нет.

В северной Моравии плотность популяции оценивается в 0,1 особь на га (Gaisler et al., 1977). В Беловежской Пуще соня весьма обычна, но численность её невысока, в елово-ольховых и сосново-еловых лесах не превышает 0,1 зверька на 100 ловушкосуток (Пивоварова, 1956). Высока численность сонь в Воронежском заповеднике: из 700 развешанных дуплянок 30%

были заняты их постоянными и временными гнёздами. Очень обычны сони и по Хопру (Огнев, 1947).

В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) соня малочисленна: плотность населения составляет меньше 8–9 зверьков на га. Распространение её спорадично. Густо заселены достаточно запущенные искусственные лесные полосы 10–12 летнего возраста: в таких местах на 1 км приходится в среднем 5 гнёзд, но при наличии искусственных гнездовых их число по меньшей мере удваивается. На Украине распространена спорадично (Сокур, 1960), довольно обычны зверьки в окрестностях Киева (Шарлеман, 1915). В Ростовской обл. эти сони малочисленны, встречаются лишь в отдельных районах области (Ралль, 1953).

В Дагестане (Рутульский кантон) обитают во множестве, за полуторачасовую экскурсию в садах и окрестностях аула было добыто 9 сонь (Красовский, 1932). Западный Кавказ она населяет неравномерно: местами в буковых лесах очень многочисленна, в Абхазии редка (Шидловский, 1950). В зангезурском регионе Армении в основных очагах распространения — лесосады, где численность достигает 15–18 экз./га (Газарян, 1985). В юго-западном Азербайджане довольно многочисленны. В Талыше встречаются в большом числе (Сатунин, 1920); в Ленкоранской низменности очень редки (Верещагин, 1949; Кадацкий, 1964). В Нахичевани численность в отдельных биотопах колеблется от 5–9 до 2–3 особей на 100 л/с (Алиева, 1965).

В Поволжье зверьки попадаются редко. Численность на территории Саратов–Камышин держится на постоянно низком уровне. По

Таблица 21. Относительная численность лесной сони в разных станциях на Тянь-Шане (по: Огнев, 1940)

Стация	Высота м н.у.м.	Количество зверьков на 100 ловушко/суток за 1 ночь (в %)
Яблонник по северному склону долины р. Марал-Сай	1400	10,1
Сырой осинник по р. Мал. Алмаатинке	1520	6,2
Сухой каменистый южный склон р. Казачьей с редкими деревьями и кустарником	1535	5,9
Сырой ельник по берегу р. Курмекты	1750	2,2
Глубокий дол, поросший лиственным лесом с богатым подлеском в Заилийском Алатау	1750	1,9
Тугаи по р. Чилик	1088	1,5

Таблица 22. Относительная плотность населения лесной сони в Воронежском заповеднике (по: Ангерманн, 1963)

Биотоп	1958 г.		1959 г.	
	всего дуплянок	заселенных соней	всего дуплянок	заселенных соней
Осиново-смешанный лес	14	8	12	—
Осиново-смешанный лес	17	10	17	1
Дубняк	27	4	13	—
Осинник	22	7	17	1
Осинник	13	6	14	1
Дубово-сосновый смешанный лес	31	7	27	2
Смешанный лиственный лес	187	12	165	12

опушкам молодого дубового леса сони составляют 3,6% и в берёзовом лесу 2,3%, от общего числа обитающих здесь грызунов (Елпатьевский и др., 1952).

В горах востока Средней Азии лесная соня везде распространена спорадично и численность её неравномерна (табл. 21). В Заилийском Алатау в садах зверьки всегда очень многочисленны. В большом количестве они встречаются в подходящих стациях на равнине, в предгорьях и в горах на высоте 1000–1700 м н.у.м. Так, на северном склоне долины р. Марал-Сай, покрытым лесом с преобладанием яблонников, на площадке 50×60 м² обнаружено 11 жилых (9 постоянных и 2 временных) и 20 пустых (10 постоянных и 10 временных) гнёзд. На высоте 2600 м н.у.м. близ Б. Алма-Атинского озера зверьки весьма редки (Шнитников, 1936). Высока численность сони на склонах Киргизского, Ферганского и Алайского хребтов, обычна она в системе Таласского Алатау и в Чаткальском хребте, более редка по северным склонам Кунгей Алатау и по Нарыну, очень редка по Чуйской долине и Сусамыре (Токтосунов, 1958). В западной части Иссык-кульской котловины численность невысокая — 1–2% от общего попадания грызунов в ловушки. Но в прилегающих районах — Чон-Кемине и ущелье Шамси — зверьки многочисленны: 15–20% от общего попадания грызунов в ловушки (Токмергенов, 1991).

В западной Монголии в мае–июне 1973 г. плотность популяции была высокой — 20±5 экз. на га (Stubbe, Dawaa, 1985).

Лесной соне не свойственны резкие колебания численности. Размножение характеризуется умеренными темпами и годовой прирост попу-

ляции лишь немногим превышает её сокращение в течение года. Летняя смертность сонь весьма невелика. Уровень смертности определяется климатическими условиями осени и ранней весны и обилием кормов. Основная элиминация в популяции происходит во время зимовки.

При наблюдении в Воронежском заповеднике (табл. 22; Ангерманн, 1963) осень 1957 г. была очень тёплой (средняя температура сентября +14,1°, в первой половине этого месяца до +30,7°; только 11 октября температура упала до -9,3°) и отличалась весьма богатым урожаем жёлудей (4841,5 г на 0,25 га). Осень 1958 г. была дождливой и холодной (ср. температура сентября +9,0°, 9 сентября температура упала до -5°), урожай жёлудей составлял 847,1 г на 0,25 га. Следующая весна 1959 г. также была неблагоприятной — в марте минимальная температура была -20,7°, в течение 27 дней стояли морозы, в апреле были отмечены резкие колебания температуры: 11 апреля +24,6°, 23 апреля -5,6°, 13 дней в месяце были морозными. В результате численность сонь летом 1959 г. была очень низкой. В том же заповеднике в 182 дуплянках обнаружено всего 2 выводка с мёртвыми детёнышами и 1 мёртвая взрослая самка (Семенов, 1956).

По возрасту популяция лесной сони подразделяется на 4 группы. Основная масса населения в первой половине лета состоит из зверьков, переживших 1–2 зимовки. К осени популяция пополняется сеголетками, составляющими перед спячкой половину или более населения. В Молдавии в это время ими представлены 50–70% популяции (Успенский, Лозан, 1961). Зверьки, зимовавшие 4 раза, составляют незначительную часть населения. Все они либо гибнут в течение 4-го лета жизни, либо во время 5-й зи-

мовки. В Воронежском заповеднике эта возрастная группа в 1958–59 гг. была представлена лишь самками. В Беловежской Пуще и Воронежском заповеднике зарегистрирован следующий состав популяции (Голодушко, Падутов, 1961; Ангерманн, 1963) (табл. 23).

Таблица 23. Возрастной состав популяций лесной соны в двух пунктах Восточной Европы

	Беловежская Пуща	Воронежский заповедник	
		1958 г.	1959 г.
Зимовавшие 1 раз	52,6	54,1	36,2
Зимовавшие 2 раза	43,4	31,1	43,1
Зимовавшие 3 раза	3,6	13,1	15,5
Зимовавшие 4 раза	1,2	1,6	5,2

Элиминация в разных возрастных группах выражена в различной степени. Наибольшая гибель отмечена у сеголеток и зверьков, зимующих четвёртый раз. Среди тех и других большее число особей впадает в спячку недостаточно упитанными и гибнет от истощения. У самцов гибель выше, чем у самок.

Соотношение полов у лесной соны всегда несколько смещено в сторону большего количества самок. В Беловежской Пуще (Голодушко, Падутов, 1961) лишь среди молодых зверьков, ведущих самостоятельный образ жизни, количество молодых самцов и самок одинаково (1:1), среди взрослых самок уже несколько больше (1:1,15). В Воронежском заповеднике (Ангерманн, 1963) самки стабильно преобладают во всех возрастных группах. В 1958 г. в выводках и среди молодых, ведущих самостоятельный образ жизни, они составляли 56,7%, среди взрослых — 63,7%; в 1959 г. в выводках зарегистрировано 61,4% самок, у молодых, ведущих самостоятельный образ жизни — 65,0% и у взрослых — 57,7%.

Участок обитания. При кольцевании лесных сонь в Беловежской Пуще (Голодушко, 1959) выяснено, что территория, на которой обитает зверёк, невелика, радиус индивидуального участка чаще всего составляет 150–300 м. Из 104 зверьков, выловленных повторно, 77,7% обнаружены не далее 150 м, почти все остальные

в пределах 350 м, и лишь один зверёк ушел на 900 м от места кольцевания.

Вероятно, во второе лето жизни зверьки уже оседают на определённой территории. Годовалый самец, окольцованный 26 мая, был выловлен 19 июня в 50 м и 11 августа в 200 м от места кольцевания; другой годовалый самец, окольцованный 30 мая, обнаружен 21 июня в 50 м и 16 августа в 100 м от места кольцевания.

Участки обитания взрослых самцов и холостых самок больше, чем у самок с выводком: последние занимают минимальную территорию.

Зверьки придерживаются одного и того же участка обитания на протяжении ряда лет. Окольцованная в августе 1953 г. соня была выловлена в августе 1956 г. в 150 м и в 1957 г. в 100 м от места кольцевания; и окольцованная 14 мая 1954 г. выловлена в августе 1956 г. в 100 м от места кольцевания.

При кольцевании небольшого количества сонь в Воронежском заповеднике получены сходные данные (Ангерманн, 1963). В течение лета окольцованные зверьки ловились в тех же или соседних гнездовьях. Лишь одна взрослая самка, окольцованная осенью 1958 г. была обнаружена в июле 1959 г. в 1 км от места кольцевания.

Убежища. Летние гнёзда лесная соня устраивает в самых разных местах. Свободные гнёзда обычно зверьки сооружают в густых, зачастую переплетенных вьющимися растениями кустарниковых зарослях или в кустоподобных кронах деревьев. Весьма часто поселяются в дуплах любых растущих в данной местности пород деревьев. Иногда, обычно на соснах, убежищем служат неглубокие щели в стволе дерева (Шарлеман, 1915; Сокур, 1960). Изредка гнёзда сонь помещаются в старых трухлявых пнях около их основания (Данилович, 1950; Сержанин, 1955).

В Словакии (Tursek, 1953) гнёзда находили исключительно на молодых буках, большей частью на высоте 60–140 см. Материалом для гнезда служат снаружи — в первую очередь листья бука, внутри — сухая трава. Вход боковой или в основании. В Тироле (Schedl, 1968) одно гнездо с приплодом, круглое с поперечником 25–30 см, было обнаружено на молодой ели на 6-метровой высоте. Нижняя часть была из множества перекрещивающихся, тонких еловых веток; крыша и подстилка — из мха, древесных волокон и тончайших еловых веточек.

Лесная соя очень охотно использует развешанные для привлечения птиц искусственные гнездовья. Зверьки предпочитают селиться в вертикальных дуплянках типа скворечника или синичника (Кошкина, Рубина, 1951) с входным отверстием около 5 см в диаметре (Успенский, Лозан, 1961). При меньшем диаметре зверьки расширяют леток, обгрызая края. Горизонтальных дуплянок и полудуплянок соя избегают. В Молдавии особое предпочтение отдавалось развешанным для привлечения птиц пустотелым плодам тыквы лагенарии.

Нередко зверьки поселяются в старых гнёздах сорок, соек, ворон, коршунов, чёрных дроздов, зябликов: соя либо достраивают их, либо устраивают своё жилище под гнездом птицы. В Дагестане (Красовский, 1932) было обнаружено убежище соя в жилом гнезде сороки.

Нередки случаи, особенно в Средней Азии, поселения соя в хозяйственных и жилых постройках. Гнёзда находили за обшивкой стен, на чердаках, под крышами и карнизами домов, в трещинах дувалов, в камышовых настилах. Однажды в земляном заборе на высоте 70–150 см на протяжении 7 м найдено 7 гнёзд (Соколова, 1928). Используют для постройки гнёзд и старые нежилые ульи (Измаилов, 1940). Известен случай обитания семьи соя в психрометрической будке на высоте 10 м, стоящей среди лиственного молодняка (Силантьев, 1898).

В каменистых долинах, россыпях и скалах горных районов Памира, Тянь-Шаня и Семиречья соя обычно строят гнёзда в расщелинах скал (Розанов, 1935; Соснина, 1955), среди камней, в земляных норах, нередко используя при этом жилища других грызунов, или на земле среди камней (Флеров, Гуреев, 1934; Шнитников, 1936; Огнев, 1947; Афанасьев и др., 1953). Обитание в подземных норах, видимо, имеет место и на юге Европейской части России (Оболенский, 1927; Писарева, 1955).

Лесная соя устраивает свои убежища на самой различной высоте — от земляных нор до гнёзд на деревьях на высоте до 12 м, но чаще всего на уровне 1,5–3 м. В окрестностях Алма-Аты (Тагильцев, 1962) из 125 обследованных гнёзд на расстоянии до 1 м от земли расположено 1,6%; от 1 м до 1,5 м — 4%; от 1,5 м до 2 м — 20,8%; от 2 м до 3 м — 50,4%; от 3 м до 6 м — 17,6% и на высоте 6 м и более — 1,6%. “Высокие” гнёзда (6–12 м), как правило, сооружены на тополях или на отдельно стоящих среди мелколесья старых высокоствольных деревьях. В за-

падной Монголии на берегах р. Булган гнёзда обнаружены на ивах вдоль реки на высоте от 1,4 м до 7,0 м (Stubbe, Dawaa, 1985).

Гнездо обычно располагается близ ствола. Известны случаи (Сержанин, 1955; Попов, 1960), когда гнёзда, построенные на елях, подвешивались к концам ветвей. В Средней Азии подавляющее большинство гнёзд строится на теневой стороне дерева или находится на теневых склонах северной экспозиции. В окрестностях Алма-Аты из 125 найденных гнёзд 87 занимали такое положение (Тагильцев, 1962). Немногие гнёзда, расположенные на южной стороне, находятся в тени близлежащих деревьев. Во всех случаях убежище устраивается в наиболее затенённых густых частях растения.

Свободно расположенные гнёзда шарообразной формы, сплетены из тонких веточек, прутиков, травинок, шерсти, сухих и свежих листьев, коры деревьев и имеют диаметр 10–20 см. Входное отверстие расположено сбоку и обычно намечено слабо. Существует два типа таких гнёзд, отличающиеся своим устройством, — постоянные (чаще всего выводковые) и временные. Постоянные гнёзда плотные, с мягкой внутренней выстилкой из сухой травы, мягких сухих листьев, мха, тонких растительных волокон, надранной тонкими ленточками заболони и коры деревьев, трухи перепревших листьев, семян-летучек иван-чая, пуха тополя, перьев птиц, шерсти овец, клочков ваты, войлока, тряпок и др. Внешний слой этих гнёзд постоянно подновляется свежей листвой. Временные гнёзда обычно построены рыхло и лишены внутренней выстилки. Зачастую это просто небрежно скрепленные, местами просвечивающие небольшие кучки листьев.

Гнёзда, расположенные в дуплах или искусственных гнездовьях, построены по такому же типу и также бывают постоянными (выводковыми) или временными. Занимая искусственные гнездовья после птиц или рукокрылых, соя строят своё гнездо поверх птичьего гнезда или помёта летучих мышей. Используя старые гнёзда птиц, соя подновляют и при необходимости расширяют лоток, возводят над ним свод и натаскивают мягкую выстилку.

Обычно зверёк имеет в своем распоряжении несколько гнёзд, большинство из которых временные. Так, в Копетдаге из 10 найденных гнёзд лишь в 1–2 были зверьки (Огнев, Гептнер, 1929). В окрестностях Алма-Аты убежища обычно располагаются группами, состоящими из 1–2 крупных выводковых гнёзд и 6–7 вре-

менных (Тагильцев, 1962). Гнёзда одной группы расположены через 5–8 м, расстояние между группами 100–200 м.

Вес свободных гнёзд, по наблюдениям на юго-востоке Казахстана (Косолапова, Новикова, 1965), колеблется от 9 г до 30 г (ср. 20 г), в искусственных гнездовьях от 20 г до 50 г (ср. 35 г).

Гнёзда обычно обильно заселены различными беспозвоночными. На юго-востоке Казахстана в них обнаружено около 50 видов брюхоногих моллюсков, паукообразных, насекомых. Наиболее многочисленны в видовом отношении насекомые, представленные 40 видами. Самые массовые обитатели — клещи, в первую очередь эктопаразиты сонь. Фауна свободно расположенных гнёзд и гнёзд в дуплянках сильно отличается в количественном отношении и несколько различна по видовому составу, что определяется микроклиматическими особенностями этих убежищ. В 49 свободно расположенных гнёздах найдено 199 экз. (4,1 экз. на гнездо) и в 31 гнезде из дуплянок — 494 экз. (15,4 экз. на гнездо) паразитов (Млекопитающие Казахстана, 1977). В случаях заселения искусственных гнездовых после птиц в их фауне сохраняются паразиты первых хозяев. Обнаруженные в таких гнёздах блохи на 94,5% состояли из птичьих блох и лишь на 5,5% из блох сонь.

Зимние убежища сонь обычно устраивают в подземных норах, под корнями деревьев. В Харьковской обл. обнаруженное зимнее гнездо помещалось на глубине 0,6 м под отходящим корнем дерева (Спангенберг, 1925). В Азербайджане находили сонь, зимующих в навозных кучах (Мейер, Схоль, 1955). В Средней Азии зимовочные гнёзда нередко располагаются в дуплах или под крышами жилых построек. Зимние жилища во всех случаях хорошо утеплены.

Сонь слабо привязаны к своим убежищам, пользуются ими в зависимости от направления ночных выходов. В Средней Азии, по-видимому, они меняют гнёзда и днём при нагревании их солнцем. Вспугнутая соня, живущая в одиночку, далеко не всегда возвращается в прежнее убежище: обычно строит новое. Больше привязаны зверьки к выводковым гнёздам. Беременная или родившая самка покидает такое гнездо лишь в случае серьёзной опасности, перетаскивая весь выводок в другое убежище.

Гнездо содержится крайне нечистоплотно. В подстилке накапливаются остатки пищи и экскременты, которые зверёк время от времени

прикрывает свежими листьями. Поэтому одной из причин смены жилища может быть чрезмерное заражение его паразитами или загрязнение.

Сразу после весеннего пробуждения сонь не строят новых гнёзд, а обитают какое-то время в зимних норах или прошлогодних летних убежищах.

Питание. Лесная соня питается разнообразными растительными и животными кормами. Состав и соотношение пищевых объектов зависит от сезона года и места обитания. Большое значение имеют животные корма.

В эксперименте в Беловежской Пуще (Голлодушко, Падутов, 1961) зверьки, искусственно лишённые животной пищи, через 5–7 дней становились вялыми и менее активными. Одна самка, получавшая в течение 10 дней обильную, но только растительную пищу, съела своих детёнышей. В местностях, где отсутствуют фруктарники и мало садов, животные корма употребляются в пищу чаще, чем растительные. Из 56 исследованных желудков зверьков из Ворожежского заповедника в 45 обнаружены остатки насекомых и других беспозвоночных, в 18 — остатки птиц и их яиц и лишь в 12 — растительные остатки: семена, ягоды и зелёные части растений (Ангерманн, 1963). Из 122 желудков сонь из Волжско-Камского края животная пища присутствовала в 90,9% желудков, а растительная в 77,3% (табл. 24) (Попов, 1960).

Таблица 24. Состав пищи лесных сонь в Волжско-Камском крае

Состав пищи	Количество желудков	
	абс.	в %
Животная пища	20	90,9
Жуки	14	63,6
Муравьи	3	13,6
Гусеницы	2	9,1
Слизистая масса (видимо остатки голых моллюсков)	2	9,1
Растительная пища	17	77,3
Коричневая масса (семена, жёлуди, липовые орешки, черёмуха)	12	54,5
Белая масса (молодые орехи лещины)	2	9,1
Зелёная масса	2	9,1
Ягоды	2	9,1
Дубовые галлы ?	2	9,1

Содержимое желудков 31 экз. сонь, добытых (Ангерманн, 1963) в Усманском лесу (Воронежская обл.), состояло на 40% из остатков гусениц бабочек; на 39,5% клопов; по 70% основных бражников и пауков; 4% мух. В фрагментах кала и гнездовых подстилках обнаружены остатки слоников, листогрызов, навозников, жуликов, золотистой и мраморной бронзовок, майского и мучного хрущей.

В отдельных местностях существенную роль в питании играют яйца и птенцы мелких воробьиных птиц — пищух, мухоловок (пеструшки и белошейки), горихвосток, синиц (большой и лазоревки), зябликов, воробьёв, чёрного дрозда, вертишейки. Из взрослых птиц сони справляются с насиживающими самками мухоловок-пеструшек, реже горихвосток, больших синиц и лазоревок (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Успенский, Лозан, 1961). В Воронежском заповеднике из 52 разорённых соном гнездовой 42 принадлежали мухоловке-пеструшке, 7 — большой синице, 1 — полевому воробью, 1 — вертишейке. Во всех случаях были съедены яйца и птенцы. И, кроме того, 26 взрослых самок мухоловки-пеструшки и 2 взрослых самки большой синицы (Семенов, 1956).

В Центральной Европе растительный компонент охватывает широкий спектр плодов и семян: например, жёлуди, бузина, плоды шиповника, ягоды малины, яблоки. Наряду с ними при исследованиях желудков были установлены также зелёные части — например, листья бересклета, побеги малины, трава (злаки и осоки) (Turcek, 1951; Holisova, 1968).

На Украине, в Молдавии и на Кавказе, в местностях очень богатых растительными кормами, на их долю приходится 75–80%. Зверьки главным образом поедают жёлуди, буковые орешки, ядра орехов лещины, грецких орехов, косточек черешни, вишни, сливы и абрикоса, семена граба. Используется в пищу и сочная мякоть плодов, предпочтительно груш, яблок, абрикосов, черешен, частично вишен и слив, ягоды ежевики, боярышника, шиповника. Охотно поедают мякоть и косточки арбузов и дынь, семечки подсолнуха (Калабухов, Раевский, 1930; Сокур, 1960; Успенский, Лозан, 1961).

В Средней Азии излюбленная растительная пища — также разнообразные плоды и ягоды вплоть до дынь и арбузов. Зверьки поедают семена джидды, ядра миндаля и фисташек, мякоть и ядра косточек абрикосов, персиков, вишен,

косточки яблок и груш, ягоды барбариса, шиповника, облепихи, жимолости, ежевики. Фрукты начинают есть задолго до их созревания, предпочтительно выгрызая косточки. В 59 желудках сонь из Семиречья обнаружено 42,3% остатков яблок, 27,1% жимолости синей, 10% жимолости красной, 15,2% малины, 13,0% шиповника, 10,0% барбариса, 3,4% боярышника, 1,7% зелёных листьев, 1,7% земляники (Огнев, 1940). Состав кормов в большой мере зависит от их обилия. Осенью 1937 г. при большом урожае яблок в окрестностях Алма-Аты желудки отловленных там сонь были заполнены мелко нагрызенными кусочками плодов (Огнев, 1947). Несмотря на обилие и разнообразие растительных кормов, зверьки не пренебрегают и животной пищей. Из 75 желудков сонь из Семиречья в 59 содержались растительные остатки и в 58 остатки насекомых. В желудке сони, добытой в мае 1960 г. в Таджикистане, обнаружены остатки шерсти и мяса грызуна (вероятно, лесной мыши) (Давыдов, 1964).

Сезонная смена кормов выражается в том, что в рационе всегда преобладают наиболее массовые и доступные в данное время объекты питания. Например, в Воронежском заповеднике до августа сони преимущественно питаются животными кормами (разнообразные беспозвоночные, в период гнездования — яйца и птенцы мелких воробьиных птиц). В сентябре основу питания составляют семена (главным образом жёлуди) (Ангерманн, 1963). В период гнездования птиц заметную часть пищи сонь составляют яйца и птенцы. Весной в большем количестве поедаются вегетативные части растений (молодые побеги, почки, кора).

Запасание кормов на зиму нельзя считать характерным для лесной сони, хотя в некоторых частях ареала оно имеет место. На Украине известны случаи летнего запасания корма; небольшие склады пищи обнаруживаются возле семейных гнёзд (Данилович, 1950). В Воронежском заповеднике (Ангерманн, 1963) в июне некоторые дуплянки на 2/3 заполнены целыми или очищенными от скорлупы жёлудями и остатками насекомых. На Кавказе (Бёме, 1925) зверьки в основном запасают лесные орехи, складывая их под корой деревьев, в норах мышей и в дуплах. В Поволжье в зимних гнёздах сонь находили жёлуди и дубовые листья. В Фергане (Соколова, 1928) в дуплах деревьев можно встретить от 200 до 1500 выеденных косточек урюка. Запасов из целых косточек не отмечено. Зимние запасы, в тех слу-

чаях, когда они есть, используются весной, пока нет ещё концентрированных кормов, они весьма важны для восстановления сил ослабленных зимней спячкой зверьков (Свириденко, 1957).

В неволе лесные сони поедают самую разнообразную пищу: яйца и птенцов мелких воробьиных птиц, различных насекомых, дождевых червей, мучных червей, ядра лесных и кедровых орехов, мякоть и семечки яблок, груш, винограда, клубнику, землянику, костянику, чернику, бруснику, малину, семечки подсолнуха. Любят сладкий сок, варенье, мёд, сахар. Не отказываются от белого хлеба, смоченного в молоке, печенья, масла, яиц, колбасы, пшенной каши, пьют молоко. Предлагаемые зверькам различные травы, листья, грибы, незрелая рябина, лягушки, веретенницы оставались нетронутыми (Огнев, Воробьев, 1923; Бёме, 1925; Огнев, 1940; Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Голодушко, Падутов, 1961; Ангерманн, 1963). Кормящие самки и холостые самки и самцы предпочитают одни и те же корма.

В условиях неволи за ночь один зверёк съедает 20 больших бабочек, или 11 куколок, или 7–11 больших жуков вместе с кусочками яблок, хлебом с подсолнечным маслом; пьёт молоко (Ангерманн, 1963). Суточный растительный рацион одной сони составляет 18–20 г маслянистых и 25–30 г сочных кормов (Мейер, Схоль, 1955).

Суточная активность. Летом период активности начинается после захода солнца и прекращается приблизительно за час до восхода. Судя по потреблению кислорода (Gebczynski et al., 1972), весной пик ночной активности выражен более резко, чем осенью. В определённые сезоны, помимо тёмного времени, сони деятельны и днём. Бодрствование и повышенная активность в светлое время суток наблюдаются весной во время спаривания. Постоянна дневная деятельность осенью перед наступлением спячки, когда холодными ночами зверьки впадают в оцепенение. В летний период дневные выходы случаются редко и всегда связаны с пасмурной или прохладной погодой.

В Воронежском заповеднике, по данным Ангерманн (1963), летом суточная активность лесной сони выглядит следующим образом (табл. 25).

При содержании в неволе (Франция, окрестности Бруни) в течение года в естественных температурных условиях самки сони оказались (Saint Girons, Lenkiewicz, 1965), что в марте зве-

Таблица 25. Суточная активность лесной сони в Воронежском заповеднике

Дата	Начало активности	Конец активности
21.06.1954	21 ч.40 м.	4 ч.05 м.
27.06.1958	21 ч.05 м.	4 ч.05 м.
29.06.1958	21 ч.45 м.	-
13.07.1958	21 ч.10 м.	-
14.07.1958	21 ч.25 м.	4 ч.20 м.
5.09.1954	20 ч.	около 6 ч.

рёк активен круглосуточно, хотя периоды деятельности в ночное время более длительны и повторяются чаще (табл. 26). В апреле–июне выходы из гнезда почти полностью приурочены к тёмному времени суток, дневная активность носит эпизодический характер. В июле–августе соня была деятельна лишь ночью, а в сентябре вновь стала выходить и днём. Пик активности с апреля по июль приходится на 22–02 ч., в марте и августе — на 20–22 ч.

При содержании сонь в неволе в Белгородской обл. также в естественных температурных условиях в августе 85% активного времени зверьков приходилось на ночные часы (Смирнов, 1964). Максимум активности приходится в августе на время с 21 ч. до 22 ч.

Длительность активного времени на протяжении суток и ритм суточной деятельности зависят от солнечного ритма и температуры воздуха, существенно меняются по сезонам года. В Белгородской обл. в августе сумма суточной деятельности составляла 292–300 мин. при длительности тёмного времени суток в 847 мин. В окр. Бруни (Saint Gerons, Lenkiewicz, 1965) в весенне-летние месяцы зверёк был деятелен около трети суток, с марта по август длительность активного времени составляла 29,95–35,9% суточного времени. Осенью, в сентябре–ноябре, активность заметно ослабла, лишь 16–18% времени зверёк проводил вне гнезда. В данном случае высокая активность в октябре определялась высокой температурой воздуха этого месяца 1962 г., когда проводился эксперимент.

Соотношение фаз активности и покоя существенно меняется на протяжении года. В окр. Бруни летом, в период почти исключительно ночной активности, зверёк в тёмное время нередко не отдыхал по 3–5 час. (табл. 26), фазы отдыха бывали далеко не всегда и были крат-

Таблица 26. Длительность активности лесной соны в течение каждого часа по месяцам (в % от 60 мин.) (по: Saint Girons, Lenkiewicz, 1965)

Часы Месяцы	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
III	12	18	18	14	16	22	35	63	80	83	66	61	59	62	56	56	38	22	2	1	1	2	1	6
IV	-	1	12	16	1	-	6	37	82	97	100	100	100	99	94	81	38	11	4	1	1	-	-	-
V	-	-	-	2	3	6	12	20	74	89	90	94	94	96	96	50	30	2	1	-	-	1	-	-
VI	-	1	4	5	2	2	-	7	26	82	99	100	100	100	100	96	30	1	-	-	-	1	-	-
VII	-	-	-	-	1	-	-	-	16	87	100	100	100	100	100	95	30	-	-	-	-	-	-	-
VIII	-	-	-	-	-	-	-	9	55	98	100	97	96	96	96	93	40	1	-	-	-	-	-	-
IX	-	-	2	1	1	1	1	14	40	56	59	60	54	46	42	40	20	4	-	-	-	-	-	-

ковременными. В Белгородской обл. в августе ночные периоды активности соны длились от 10 до 160 мин., а перерывы для отдыха, как правило, 10–15 мин. Эпизодические дневные выходы были очень кратковременными, длились от 1,5 до 4 мин. В марте за счёт повышенной и круглосуточной активности и в сентябре за счёт пониженной активности фазы деятельности и отдыха сменяют друг друга более равномерно. Наиболее длительные фазы деятельности всегда приурочены ко времени максимальной активности зверьков.

В зимние месяцы в окр. Бруни во время кратковременных пробуждений от спячки зверёк в основном бывал активен в тёмное время суток, хотя часто выходил ещё за светом. В отдельных случаях соня просыпалась днём. В эти периоды продолжительность бодрствования в течение суток была очень невелика, она составляла в декабре 2,6%, в январе 2,7%, в феврале 2,8% времени суток.

Сезонные изменения активности сопровождаются колебаниями количества потребляемого зверьками кислорода (Gebczynski et al., 1972). Весной оно всегда выше, чем осенью, при +20° эти различия достигают 6,2%. Различно потребление кислорода и при разной температуре воздуха: так, и весной, и осенью при +15° оно на 27,4% больше, чем при +20°. С повышением температуры на 1° потребление кислорода изменяется: в интервале от +2°–+20° — на 0,14 см³/гр., выше 20°С — на 0,07 см³/гр.

Спячка. Лесная соня проводит холодное время года в спячке, впадая в оцепенение с явлениями гипотермии. Нормальная температура активных зверьков — +34°–+37°. С падением температуры тела до +22°–+23° соны становятся вялыми и сонливыми; при температуре тела +18°–+20° возникает легкое оцепенение, при ко-

тором зверёк принимает характерную для спячки позу. С понижением температуры до +13°–+15° оцепенение усиливается; при температуре тела +10° наступает глубокая летаргия, дыхание становится неравномерным, после 1–20 глубоких дыхательных движений наступает пауза, длящаяся от 15 сек. до 17 мин. (Минин, 1940; Eisentraut, 1962; Nevo, Amir, 1964).

Температура, при которой осенью у сонь появляются признаки наступающей спячки, очень различна. Например, в Киргизии (Токто-сунов, 1958) известны случаи засыпания сонь лишь при +5°–+10°; в центральной России — при +7°–+8°. В Израиле “критическим” было падение температуры ниже 0°, при том, что зверьки засыпали уже при +5°. Очевидно, что решающую роль в наступлении спячки играет гормональная готовность особи при корректирующем влиянии температуры.

Сроки и длительность спячки весьма варьируют по ареалу в зависимости от широты местности. Залегание в спячку происходит в сентябре–октябре, пробуждение — в марте–апреле. Таким образом, продолжительность неактивного периода в году составляет от 4 до 7 месяцев (табл. 27).

Но и в одной местности время начала и конца спячки не остаётся постоянным. Оно колеблется в зависимости от погодных и кормовых условий года, различно у зверьков разного пола и возраста и изменчиво индивидуально. Например, в Воронежском заповеднике (Ангерманн, 1963) в 1958 г. при средней температуре сентября +14,1° и среднем урожае жёлудей соны исчезли из летних убежищ 6 октября; дождливой осенью 1959 г. со средней температурой сентября +9° и плохим урожаем жёлудей зверьки покинули летние убежища 27 сентября. Первыми погружаются в спячку взрослые самки: в

Таблица 27. Сроки зимней спячки лесной сони в различных регионах

Регион	Начало спячки	Конец спячки
Молдавия		Третья декада апреля
Украина	Конец сентября, начало октября	Начало мая
Центральные районы Европейской части	Весь сентябрь, первая декада октября	Вторая половина апреля
Саратовская область		Первые числа апреля
Татарстан	Последняя встреча 9.09	Первая встреча 25.04
Кавказ	Середина октября	Конец апреля
Дагестан, Азербайджан	Конец октября, начало ноября	Апрель
Алма-Аты		Уже активны 23.03
Южная Киргизия	Последняя встреча 28.10	Первые встречи 13–21.04
Западная Монголия		4–11.05

1959 г. они перестали встречаться в дуплянках 15 сентября; несколько позже впадают в спячку взрослые самцы и ещё позже сеголетки.

Не только сроки, но и характер спячки определяется климатическими особенностями местности. В более суровых условиях северных широт спячка, как правило, длительна и непрерывна, сони впадают в глубокое оцепенение. В южных районах, видимо, полной и глубокой спячки не бывает, зверьки и зимой (по крайней мере в первой её половине) ведут вполне активный образ жизни: спячка наступает в самые холодные месяцы и длится сравнительно недолго; зимние оттепели, как правило, сопровождаются пробуждением сонь. Так, у самки сони, содержащейся в неволе во Франции в окрестностях Бруни (Saint Girons, Lenkiewicz, 1965), спячка наступила 12 ноября и закончилась 27 февраля. На протяжении всего этого периода повышение температуры воздуха выше +7° обычно до +8°–+12° сопровождалось пробуждением зверька. В ноябре спячка прерывалась 5 раз, в декабре 4 раза, в январе 5 раз и в феврале 11 раз. Длительность активного состояния зверька в эти периоды колебалась от 2 час. до 28 час. В Израиле (Nevo, Amir, 1961) у сони вообще не наблюдается более или менее продолжительной спячки, зверьки активны в течение всего года, в осенне-зимние месяцы время от времени наступают лишь кратковременные периоды летаргии.

Лесная соня обладает способностью в любое время года и при всякой внешней температуре “устраняться” от неблагоприятных моментов существования путем временного (от 1 суток до нескольких недель) оцепенения. Это со-

стояние внешне не отличимо от настоящей спячки. В экспериментальных условиях (Nevo, Amir, 1964) оно вызывалось у зверьков изъятием пищи независимо температуре воздуха, которая колебалась от +5° до +29°.

Размножение. Появление признаков половой активности у лесных сонь повсюду отмечается вскоре после весеннего пробуждения. Дальнейший ход размножения и его длительность находятся в тесной зависимости от продолжительности активного периода и потому существенно меняются по ареалу.

В Молдавии (Успенский, Лозан, 1961) и на Украине (Сокур, 1960) спаривание происходит с двадцатых чисел апреля до середины–конца мая. В Приднепровье первые спаривания отмечены в двадцатых числах апреля, разгар гона приходится на конец апреля–первую половину мая. Размеры семенников в этот период от 11,0 до 18,0 мм, в среднем 14,4 мм; их вес составляет от 169,0 до 450,0 мг, в среднем 326,3 мг. В лабораторных условиях гон длится 15–20 дней (Самарский, Самарский, 1979).

В Беловежской Пуще (Голодушко, Падутов, 1961) период течки приходится на вторую половину мая, последние беременные самки встречаются в третьей декаде июня. Размеры семенников у самцов с конца мая постепенно убывают. В Воронежском заповеднике (Ангерманн, 1963) последняя небеременная самка обнаружена в одном убежище с самцом 21 мая; последняя беременная самка — в десятых числах июля. Размеры семенников в течение лета постоянно сокращаются по мере угасания сперматогенеза. С мая по июль это происходит бо-

лее резко с 10,5 мм до 8,5 мм, и с июля по сентябрь — с 8,5 мм до 8 мм.

В Волжско-Камском крае (Попов, 1960) у пойманных в конце апреля зверьков ещё не было явных признаков размножения, хотя увеличение семенников у самцов уже началось. У самца, выловленного 12 мая, размеры семенников составляли 14,3×7,5 мм (2,3% веса тела); самец, добытый 24 мая, имел семенники 12,5×4,7 мм; у самки, пойманной 25 мая, были хорошо заметны жёлтые тела. Видимо, массовое спаривание происходит в середине мая — самом начале июня. Самец, выловленный в августе, имел спавшиеся семенники (5,2×3,0 мм).

На юго-западе Азербайджана размножение у зверьков старше 2 лет наблюдается с начала мая, у размножающихся годовалых — с июня—первой половины июля до октября (Алекперов, 1956).

Во Фракии период размножения длится с конца апреля до начала сентября (Kurtonur, Ozkan, 1990).

На Тянь-Шане (Огнев, 1940; Токтосунов, 1958; Янушевич, 1968; Иванова, 1973) размножение длится с мая до начала августа. Увеличение семенников у самцов до 13×8 мм начинается в апреле. Начало спаривания наблюдается в мае; со второй половины этого месяца отмечаются самки с увеличенными матками, а в конце месяца с вполне сформированными эмбрионами. Массовым спаривание становится с третьей декады мая, размеры семенников у самцов в это время достигают в среднем 16×9 мм (максимум 18×10 мм). Наиболее активное размножение происходит в июне. В это время 48% самок беременны. Зверьки с признаками гона — со свежими следами покусов — ловятся в июне и июле. С середины июля интенсивность размножения частично падает. Несколько уменьшается число беременных самок (32%); ослабевают или прекращаются половая активность части самцов (около 35%), семенники у них уменьшенные (9×6 мм), спадающие. В августе беременные самки встречаются лишь в первой декаде месяца. У большинства самцов половая деятельность прекращается (семенники 8×5 мм), но часть их, видимо, ещё сохраняют половую активность до середины августа — самцы, добытые в это время в Чаткале, имели семенники 14,9 мм.

В западной Монголии беременные самки ловились с конца мая, массовое появление помётов отмечено во второй половине июня (Stubbe, Dawaа, 1985).

О характере спаривания почти ничего не известно. Наблюдениями в Воронежском заповеднике (Ангерманн, 1963) выяснено, что, видимо, самки спариваются многократно, нередко даже будучи уже беременными. Так, две самки, обнаруженные в состоянии спаривания, имели одна (28 мая) эмбрионы величиной с горчичное зерно, и вторая (4 июня) эмбрионы длиной 10,5 мм и весом 0,3 г.

Количество участвующих в размножении зверьков, судя по всему, очень изменчиво и определяется главным образом благоприятностью условий. В Приднестровье (Самарский, Самарский, 1979) интенсивность размножения сравнительно высокая: среди всех отловленных с 1967 по 1976 гг. самок 71,5% составляли размножающиеся особи. Количество самок, участвующих в размножении, существенно колеблется по годам: от 46,6% до 100%. Самый активный период размножения приходится на июнь, когда 94,7% самок или беременны (50%), или кормящие (44,7%). Наибольшее число кормящих самок встречается в июне (71,4%) и в первой декаде июля (75,0%) от числа всех половозрелых самок. В Воронежском заповеднике в 1959 г. в размножении участвовало 90–95% самок (Ангерманн, 1963).

На Тянь-Шане (Янушевич, 1968) в 1956 г. больше половины взрослых самок оставалось холостыми, количество участвующих в размножении особей было следующим (табл. 28).

Таблица 28. Процент размножающихся самок лесной сони на Тянь-Шане в 1956 г. (по: Янушевич, 1968)

Месяц	Исследовано взрослых самок	% размножающихся
Апрель	2	0,0
Май	12	8,3
Июнь	26	42,3
Июль	25	32,0
Август	15	0,0

Количество помётов у одной самки в году прежде всего определяется длительностью активного периода. Исходя из длительности беременности (около 35 дней) и сроков развития молодых, покидающих гнездо в 4–5-недельном возрасте, можно с достаточной вероятностью предполагать, что в регионах, где сони активны более 5 месяцев, одна самка может успеть принести два помёта. Количество таких самок, оче-

видно, колеблется, как в различных местностях, так и в отдельные более или менее благоприятные годы.

Вероятно, на всей европейской территории ареала двукратное размножение — редкое явление. На Украине (Сокур, 1961), в Беловежской Пуще (Голодушко, Падутов, 1961) и в центральной России (Барабаш-Никифоров, 1957; Ангерманн, 1963) отмечается лишь один выводок. В Приднепровье (Самарский, Самарский, 1979), где период размножения длится с конца апреля по июль, первая беременная самка поймана 5 мая, первая кормящая — 10 мая, последняя беременная — 19–21 июня, кормящая — 24 июля. У взрослых самцов наблюдается некоторое увеличение семенников в конце июля и в августе, что свидетельствует о потенциальной возможности появления второго помёта. Но беременных самок в это время уже не встречалось.

На Кавказе и в Средней Азии двукратное размножение, видимо, частое или даже обычное явление. На Северном Кавказе (Беме, 1925) гнёзда с выводками встречаются в мае–июне и в августе. На юго-западе Азербайджана (Алекперов, 1956) первые помёты наблюдаются со второй половины мая до середины июля и вторые — со второй половины августа до конца сентября. Беременные самки встречаются даже в октябре. Жившая в неволе в Ташкенте соня принесла летом 1937 г. два помёта: один 5 июня и второй 6 августа (Куликова, 1940). На Тянь-Шане (Шнитников, 1936; Огнев, 1940; Токтосунов, 1958; Ковшарь, Янушко, 1965) гнёзда с детёнышами 1–12-дневного возраста встречались с третьей декады мая до конца августа.

В Израиле, где сони размножаются с марта по декабрь, самки приносят 2–3 помёта (Nevo, Amir, 1964).

Косвенным показателем количества выводков в данной местности могут служить сроки нахождения детёнышей различного возраста (табл. 29).

Количество детёнышей в помёте у лесной сони в пределах всего ареала колеблется в пределах от 2 до 9. Данные для разных регионов приведены в табл. 30.

В Приднепровье отмечено, что количество эмбрионов и тёмных пятен у самок, родивших в мае (3–5 и 3–4 соответственно), меньше, чем у родивших в июне (2–6 и 4–7 соответственно). Кроме того, у старых самок количество эмбрионов более постоянно (4–6), чем у более молодых (2–7) (Самарский, Самарский, 1979).

Рост, развитие, линька. Детёныши лесной сони рождаются почти голыми, слепыми, с закрытыми ушными отверстиями и сросшимися пальцами лапок (табл. 31). Рост и развитие протекают быстро (Свириденко, 1968): на 13-й день зверьки хорошо реагируют на звук, на 14–15-й день прозревают. В течение первых двух недель прибывшие растут равномерно, ежедневное прибавление веса детёнышей составляет от 0,45 до 0,52 г. К 2-недельному возрасту вес молодых одного выводка возрос на 300% и другого на 440%, детёныши достигли приблизительно половины размера взрослых и по общему виду стали похожи на них.

Наблюдения в естественных условиях в Беловежской Пуще (Голодушко, Падутов, 1961) над гнездовыми детёнышами, точный возраст которых не был известен, показали, что рост отдельных частей тела неравномерен. При размерах тела 40–60 мм (приблизительно в середине гнездового периода) увеличение задней ступни и ушной раковины происходит значительно быстрее, чем рост длины тела. В этот период ступня и ухо относительно много длиннее, чем у взрослых зверьков.

Ускоренный рост задней ступни происходит раньше (размеры тела — 40–55 мм), ушной раковины позже (размеры тела 45–60 мм). В ходе дальнейшего развития темп роста задней ступни и ушной раковины резко падает, соотношение их длины с длиной тела меняется, приближаясь к пропорциям взрослого животного. Из внутренних органов в процессе развития очень сильно увеличиваются относительные размеры кишечника и печени, почти не меняются относительные размеры почек; лёгкие и сердце у детёнышей относительно больше (табл. 32).

По наблюдениям в природе, молодые начинают выходить из гнезда через 2 недели после рождения. В этом возрасте они уже хорошо лазают (Сокур, 1960). Жившие в неволе в Ташкенте (Куликова, 1940) детёныши прозрели на 16–18 день, на 25-й день их вес был 13 г. В этом возрасте они начинают защищаться, но прокусить кожу руки ещё не могут. Молодые сосут мать до 4-недельного возраста, но уже в 3 недели начинают есть твёрдую пищу. В 4–5-недельном возрасте покидают выводковое гнездо. Двухмесячные молодые по размерам не отличаются от взрослых, их отличает меньший вес, менее опушённый хвост и более тусклая окраска (Ангерманн, 1963). К этому возрасту у них

Таблица 29. Сроки нахождения в разных регионах детёнышей лесной соны различного возраста

Место	Срок	Состояние детёнышей
Молдавия	25.05–14.06	Появление новорождённых
Беловежская Пуща	Конец II–начало III декады июня	Появление новорождённых
Окр. Киева	3.07 10.07	Немного мельче взрослого 2/3 размера взрослого
Черниговщина	Конец июня – первая половина июля	Разновозрастные гнездовые
б. Полтавская губ.	Июль	Почти со взрослого
Воронежский заповедник	11–25.06	Появление новорождённых
Черноземный центр	Первая половина июня	Появление основной массы новорождённых
Азербайджан	Первая декада июня – последние числа августа	Разновозрастные гнездовые
	Середина июля – первая неделя августа	Появление основной массы новорождённых
	4.08	8-9 дневные
Зап-к “Аксу-Джабаглы” (1800 м н.у.м.)	23.05	4 новорождённых (2,1–1,95 г)
“–”(2200 м н.у.м.)	5.06	3 новорождённых
“–”(2200 м н.у.м.)	4.08	3 погибших гнездовых
“–”(1500 м н.у.м.)	6.08	2 гнездовых со взрослого
Южная Фергана	5.06	Новорождённые
	13.06	Слепые
	13.07	Только прозревшие
	20.07	Новорождённые
	25.07	Ведущие самостоятельную жизнь
Заилийский Ала-Тау	25.06	Первая кормящая самка
	20.08	1/3 размера взрослого (16 г)
	21.08	Слепые (8 г)
	26.08	Детёныши (10 г)
Окр. Алма-Аты	19.05	Слепые
	9.06	Слепые, голые
	21.06	Зрячие, покрытые шерстью
	5.07	Слепые, с короткой шерстью
	16.07	Почти взрослые
	3.08	Полувзрослые
	6.08	Полувзрослые
	6.08	Слепые
	6.08	Почти взрослые
19.08	Ведущие самостоятельную жизнь	
6.09	Ведущие самостоятельную жизнь	

Таблица 30. Количество детёнышей в помёте у лесной соны в разных регионах

Место	Минимум–максимум	Среднее
Молдавия	3–6	4
Беловежская Пуца	–	3,9
Украина	3–6	–
Черноземный центр	3–6 (7)	3,8
Воронежский заповедник	2–6	4,0–4,1
Кавказ	2–9	Чаще 3–4
Ю.-З. Азербайджан	3–8	–
Киргизия	3–6	4,6
Заилийский Ала-Тау	2–5 (7)	Чаще 3–4

Таблица 31. Возрастные изменения внешних особенностей у молодых лесных сонь

Возраст в днях	Покровы	Глаза	Ушные отверстия	Пальцы	Вес (в г)	Длина (в мм)		
						тела	хвоста	задней ступни
1	Спина розовато-серая с редкими рыжеватыми волосками. Брюхо, бока, лапки, хвост розовые, голые.	Закрыты	Плотно закрыты	Сросшиеся на всех лапах	2,7	31	13	7,5
2	–	*	*	*	4,8	42	18	11
5	Спина серая, покрыта шерстью. Брюхо бледно-розовое, голое.	Закрыты. Глазные яблоки выпуклые, обрамлены тёмной полоской, тянущейся под ухо.	Закрыты	Разъединены на 1/3	5,5	45	22	11
10	Спина рыжевато-серая, хорошо покрыта шерстью. Брюхо белое покрыто пушком.	Закрыты. Пятно вокруг глаз и полоска к уху ярко выражены.	Приоткрыты в виде щели.	Полностью разъединены.	7,8	51	32	13
13	Спина хорошо покрыта рыжеватой шерстью. Брюхо с короткой белой шерстью.	У одного зверька открыты.	Полностью открыты.	*	9,8	55	37	16
15	*	Открыты	*	*	9,9	61	44	16

Таблица 32. Возрастные изменения относительных размеров внутренних органов лесной сони (в % к длине и весу тела) (по: Голодушко, Падутов, 1961)

Орган	juv	sad	ad
Кишечник (мм)	430	655	698
Печень (г)	38,03	69,05	73,94
Почки (г)	15,23	16,24	16,10
Лёгкие (г)	22,69	16,60	14,85
Сердце (г)	11,88	10,27	10,29

развивается полный зубной ряд, но рост зубов длится до зимней спячки (табл.33).

Половозрелость наступает на втором году жизни. В Приднестровье содержащиеся в неволе молодые самки принесли помёт в возрасте 11,5–13 месяцев. Вес беременной самки с 3 эмбрионами общим весом 9 г составлял 21,1 г при длине тела 92,0 мм. Кормящая самка весила 20,5 г при длине тела 80,0 мм, это минимальные размеры молодых рожавших самок (Самарский, Самарский, 1979).

Таблица 33. Возрастные изменения состояния зубной системы лесной сони (по: Лозан, 1961)

Возраст	Состояние зубов верхней челюсти
25–27 дней	Полностью вырос M^1 . Растут P_m и M^2 .
35 дней	Прорезался M^3 . M^2 достиг высоты M^1 .
Старше 50 дней	Полный зубной ряд. Зубы растут до ухода в спячку.
13–14 месяцев	Первые признаки стирания с внутренней стороны жевательной поверхности.
26–27 месяцев	На жевательной поверхности образуются небольшие углубления с разрушенными гребнями эмали.
28–29 месяцев	Сумма площадей углублений превышает половину жевательной поверхности.
38–39 месяцев	Углубления с разрушенными гребнями занимают всю жевательную поверхность.

Сроки, ход и топография линьки различны у зверьков разного пола и возраста. Первыми начинают менять волосяной покров взрослые самцы и взрослые холостые самки, несколько позже — рожавшие самки. Заканчивается линька у всех взрослых зверьков в одни сроки, т.к. у

рожавших самок процесс смены меха протекает быстрее. У сеголеток линька начинается и заканчивается позже, чем у взрослых; самцы и самки линяют одновременно.

У взрослых линька начинается отдельными пятнами на голове, загривке и хвосте, распространяясь на область лопаток и заднюю часть спины и затем на всю шкуру. У сеголеток сначала появляются резко ограниченные полосы вдоль брюха и боков тела, сливающиеся позже на лопатках и на задней части спины, в последнюю очередь линяют голова и загривок (Голодушко, Падутов, 1961).

Сроки линьки несколько изменчивы по ареалу. В Североморавской области Чехии зверьки в основном линяют в июле (Homolka, 1978). В Беловежской Пуще (Голодушко, Падутов, 1961) у взрослых самцов и холостых самок смена меха начинается в середине июня. Наиболее интенсивная линька протекает с середины июля до середины августа. У рожавших самок начало линьки отмечается в первых числах августа и достигает максимума к середине этого месяца. Сеголетки начинают менять ювенильный наряд в конце июля–начале августа. В Воронежском заповеднике (Ангерманн, 1963) линяющие взрослые самцы встречаются раньше, чем в Беловежской Пуще — уже со второй половины мая. Последний нелиняющий самец пойман 4 июня. Наиболее интенсивная линька отмечена у них, как и в Беловежской Пуще, со второй половины июля до середины августа. Рожавшие самки в Воронежском заповеднике тоже начинают линять раньше, чем в Беловежской Пуще. Первая рожавшая линяющая самка встречена 14 июня и последняя нелиняющая — 27 июня. В 1958 г. отдельные самки линяли до конца июля. К середине сентября особи обоих полов имеют новый мех. У сеголеток Воронежского заповедника в первой декаде июля только завершается рост ювенильного наряда. Смена первичного меха начинается несколько раньше, чем в Бело-

Таблица 34. Ход линьки лесной сони в Центральном Тянь-Шане

Дата	Общее количество особей	Количество линяющих особей	% линяющих особей
1–15.07	15	4	26,6
16–31.07	19	7	36,8
1–15.08	11	5	45,4
16–31.08	27	20	64,0



Рис. 58. Соня лесная, *Dryomys nitedula* (по фотографиям И.М. Фокина)

вежской Пуше — в третьей декаде июля и достигает наибольшей интенсивности в начале августа. У пойманных 20–21 сентября сеголеток ещё имелись следы линьки.

В Центральном Тянь-Шане (Огнев, 1940) наиболее интенсивная линька отмечена в августе, особенно во второй его половине (табл. 34).

Поведение, коммуникация. Лесная соня (рис. 58) быстрая, ловкая, прекрасно лазает, нередко взбираясь на самые тонкие верхние ветви, гнущиеся под их тяжестью. Цепляясь за малейшие шероховатости, она легко передвигается по совершенно гладким вертикальным поверхностям деревьев, глиняным стенам, отвесным скалам. Достаточно уверенно зверьки чувствуют себя и на земле. При опасности с большой ловкостью и быстротой скрываются в любом укромном месте. Потрясенные в гнезде, как правило, спасаются бегством вниз, нередко прыгая на землю с довольно большой высоты, иногда до 6 м. Особенно охотно сони используют такой путь отступления в случае, если внизу есть заросли кустарников. Иногда, напротив, зверьки избегают опасности, стремительно взбираясь вверх и затаиваясь в кроне дерева.

Обычно скрытные, в период спаривания сони становятся очень активны, подвижны и

заметны даже днём. Самцы в это время необычайно раздражительны, злы и постоянно дерутся, прокусывая друг другу уши, лапы, отрывая хвосты, нанося глубокие раны на спине, иногда даже вырывая глаза. Самец, подсаженный в террариум к самке, издаёт цокающие звуки, бежит за ней, обнюхивает и облизывает её. Оба возбужденных зверька бегают по клетке около 2 часов, не притрагиваясь к еде (Самарский, Самарский, 1979). Спаривание повторяется несколько раз; происходит на земле, в дуплах и на ветвях деревьев. При спаривании самец хватается самку зубами за шею и плотно обхватывает её передними лапами (Беме, 1925).

Зверьки весьма чистоплотны. После еды, совершая туалет, соня долго умывается и чистит мех передними и задними лапами.

В период течки зверьки живут непостоянными парами; незадолго до родов беременные самки поселяются в одиночку. Взрослые самцы также ведут одиночный образ жизни. При содержании в клетке в летнее время зверьки спокойно уживаются друг с другом, хотя в случае перенаселения и недостатка пищи нередки случаи каннибализма (Соколова, 1928; Ангерманн, 1963). После перехода молодых к самостоятельной жизни сони начинают собираться в убежи-

щах группами (до 7 экз.), состоящими из молодых и взрослых особей обоих полов. На зимовку сони устраиваются как в одиночку, так и группами по несколько особей в гнезде. Взрослые самцы чаще зимуют отдельно.

С появлением детёнышей самки крайне настороженно относятся к беспокоящим факторам. При защите выводка незамедлительно наступает активная оборонительная реакция. Самка принимает устрашающие позы с резкими отпугивающими движениями, ворчаньем и стучанием зубов. При попытке взять детёныша она пытается вырвать его из рук, кусается (Самарский и др., 1983).

Кормясь на фруктовом дереве, зверёк обычно надкусывает несколько плодов прежде, чем приступает к еде. Свежий урюк прогрызает сбоку, не съедая целого плода; косточку тоже прогрызает сбоку (Соколова, 1928). Охотясь за крупными жуками, соня осторожно подкрадывается, набрасывается на добычу сзади, надгрызает надкрылья, отскакивает и, быстро описывая круги, вновь и вновь нападает; поедает верхнюю часть спинки и брюшка (Огнев, 1947).

Основные характеристики слуха лесной сони (Мовчан, 1980) выглядят следующим образом: верхний предел частот — 90 кГц; область максимальной чувствительности 5–30 кГц; оптимальные частоты слуха 0,3, 8 и 16 кГц.

Разнообразие голосовых реакций весьма велико (Коротецкова, 1977; Мовчан и др., 1983; Константинов, Мовчан, 1985). Чаще всего это нежный, иногда певучий писк, цоканье или стрекотанье. Одними сигналами зверьки пользуются постоянно — такими, как агрессивно-оборонительные угрожающие звуки; сигналы, сопровождающие исследовательское поведение; звуки комфортного состояния. Другие же звучат лишь в определённые периоды жизни, как например, брачные песни самцов и самок или “переговоры” при общении с детёнышами. Самцы в момент спаривания издают мелодичное урчание (Огнев, Воробьев, 1923; Огнев, 1947; Данилович, 1950).

Один из наиболее обычных сигналов составляет “пение при возбуждении” — меняющиеся по интенсивности “тиу-тиу-тиу”. Эти сигналы представляют собой ритмичные ряды меняющихся по частоте тональных звуков. Чем больше у сони ощущение опасности, тем более интенсивны издаваемые ею звуки и выше частота следования импульсов. При небольшом возбуждении длительность импульса 0,15 сек и частота

следования 3–4 имп./сек; при сильном возбуждении — 0,35 сек и 5 имп./сек, соответственно. Чаще всего их издаёт обороняющаяся или подчиняющаяся соня. Они сопровождаются определённой позой: уши прижимаются к голове, хвост поднят и вращается из стороны в сторону.

Еще одна форма сигналов — “цоканье”. Это короткая серия щелчков, в спектре которых присутствуют не только звуковые, но и ультразвуковые частоты. Длительность серии импульсов при “цоканье” от 0,5 сек до 1 сек, частота следования 1 имп./сек. Длительность отдельного импульса в серии 20 мсек, частота заполнения 600 Гц. Зверёк “цокает” при сильном возбуждении, раздражении и драках, а также при быстром передвижении или прыжках. Наблюдалось, как самка, возвращаясь после ночной кормёжки, с “цоканьем” преследовала задержавшегося 1,5 месячного детёныша, загоняя его в дуплянку. Аналогичные звуки издавали молодые зверьки, бегая по ветвям.

При исследовании незнакомой обстановки зверьки издают тихие звуки, напоминающие “чирканье”. В этом случае длительность одного импульса составляет 30–40 мсек, основная частота 1200 Гц. При этом зверёк вытягивает шею, распластывается, прижимаясь к субстрату.

У лесной сони существует большой набор голосовых реакций, используемых при общении матери и детёнышей (Коротецкова, 1977). Выходя из дуплянки, самка издаёт два типа сигналов “призывного” характера. Перед тем, как сони покидают дуплянку, внутри слышны “клокочущие” звуки, не отмеченные в других ситуациях. Первая соня, выйдя из дуплянки, обычно громко издавала серии звуков “цри-цри-цри”.

Звуки, издаваемые детёнышами с рождения до 25-дневного возраста, воспринимаются как “писк” и немедленно вызывают у самки реакцию поиска. Пищание представляет собой последовательность сигналов сложной формы обычно длительностью 180–300 мсек. Но частота сигналов в большой мере зависит от состояния детёныша. Например, при переохлаждении издаваемые сигналы учащаются, и период их следования составляет 820–3000 мсек. В 23-дневном возрасте детёныши начинают производить звуки, напоминающие сигналы исследовательского поведения.

У лесной сони зарегистрированы регулярно испускаемые ультразвуковые сигналы частотой 20–50 кГц (Boratynski et al., 1999).

Враги, конкуренты. Враги лесной сони многочисленны. Среди них, в первую очередь, мелкие хищные млекопитающие: куницы, дикие кошки, лесной хорь, горностай, ласка; из птиц — совы. Обычный враг этой сони — домашняя кошка. Известны случаи поедания детёнышей в гнезде жёлтогорлой мышью и туркестанской крысой. Во время зимней спячки зверьки иногда становятся добычей лисиц (Успенский, Лозан, 1961); вероятно, чисто случайно попадают в пищу барсуку (1 случай из 444 желудков) (Иванова, 1962). Молодые сони становятся добычей сорок (Спангенберг, 1925).

К конкурентам лесных сонь относятся белки, дятлы, сорокопуды и даже пчёлы и шершни, вытесняющие их из дупел. Из-за убежищ изредка возникает конкуренция с летучими мышами. Вытеснить их сони не могут и, если колония последних невелика, поселяются вместе с ними в нижнем ярусе дупла (Барабаш-Никифоров, Павловский, 1948; Кошкина, Рубина, 1951).

Паразиты. Заражённость лесной сони внешними и внутренними паразитами изучена слабо, однако для известных случаев довольно велика. По данным Арзамасова (1963) в Беловежской Пуще эктопаразитами были заражены 83% зверьков. В центральной России (Барабаш-Никифоров, 1957; Морозов, 1958; Ангерманн, 1963; Щербак, Дударенко, 1970) эктопаразиты обнаружены у 90–95% зверьков и эндопаразиты у 50–70%. Во внутреннем Тянь-Шане (Янушевич, 1968) эктопаразиты найдены у 60–80% и эндопаразиты у 28% сонь. В Азербайджане (Мейер, Схоль, 1955), напротив, заражённость оказалась низкой, паразиты (преимущественно гельминты) обнаружены всего у 9% особей. По данным Сартбаева (1975), в Киргизии одной из причин, определяющих низкую (7,8%) степень заражённости лесных сонь эктопаразитами, может быть обработка ореховых лесов инсектицидами.

Наиболее обычными эктопаразитами лесных сонь являются некоторые виды гамазовых клещей разных семейств, клещей краснотелок и иксодовых клещей, а также вши и блохи. Из специфических паразитов соневых — клещей-миобий подрода *Graphiurobia* (Myobiidae, *Radfordia*) для лесной сони видоспецифична *R. dyromys*, распространённая в Европе и на Черноморском побережье Кавказа (Бочков, 1994). Видоспецифичными паразитами лесной сони являются также волосянные клещи *Gliricoptes nitedulus* из семейства Myocoptidae (Kok et al., 1971).

В прокормлении иксодовых клещей сони принимают незначительное участие, т.к. ведут ночной образ жизни и много времени проводят на деревьях и кустарниках. Лесные сони зарегистрированы как прокормители нимф *Haemaphysalis punctata*, личинок и нимф *H. parva*, *Rhipicephalus rossicus*, *R. pumilio*, *Ixodes kazakstani*, *Dermacentor marginatus*, *D. niveus*, а также всех фаз развития *I. redikorzevi*, *I. laguri* и *I. persulcatus* (Филиппова, 1977, 1998; Лабзин, 1985). При этом видовой состав иксодид, питающихся на лесной соне, зависит от региона. Так, *I. laguri*, *I. persulcatus*, *I. ricinus*, *D. marginatus*, *R. rossicus* являются обычными эктопаразитами лесных сонь в Европейской части их ареала (Соснина, 1949; Брегетова и др., 1955; Арзамасов, 1963; Андрейко, 1965), *I. persulcatus*, *I. kazakstani*, *H. punctata*, *H. parva*, *D. marginatus*, *D. niveus*, *R. pumilio* — в горах Средней Азии и Казахстана (Сартбаев, 1975).

Из гамазовых клещей наиболее обычными паразитами лесных сонь являются *Ornithonyssus dogieli* и *O. sylviarum* (сем. Macronyssidae). Первый вид встречается на хозяине только в период кровососания и обычно населяет убежища зверьков (Брегетова и др., 1955), второй может переходить к постоянному паразитизму (Земская, 1973). В окрестностях Алма-Аты (Тагильцев, 1962) *Ornithonyssus dogieli* встречается в массе — до 1,5 тысяч особей в одном гнезде. В Израиле в качестве специфического паразита лесной сони отмечен *Ornithonyssus nitedulae* (Theodor, Costa, 1967). К облигатным кровососам принадлежат также виды рода *Hirstionyssus* (сем. Hirstionyssidae) — *H. pauli*, *H. isabellinus*, *H. sciurinus*, часто встречающиеся на зверьках и в их гнёздах (Земская, 1973).

Кроме того, на лесных сонях обычны *Androlaelaps casalis*, *Eulaelaps stabularis*, *Hypoaspis murinus* (сем. Laelaptidae), *Haemogamasus pontiger* (сем. Haemogamasidae) (Рейтблат, 1964; Андрейко, 1965; Сартбаев, 1975). *A. casalis* — гнездово-норовый паразит многих видов птиц, связанный с гнёздами закрытого типа, встречается также на грызунах и в их гнёздах, особенно часто в расположенных на деревьях. Этот вид, а также часто встречающийся в гнёздах сонь *A. glasgowi* — факультативные гематофаги и в основном питаются мелкими членистоногими и их яйцами, находимыми в подстилке гнёзд хозяев, а также каплями жидкой и сухой крови, выделяемой, к примеру, блохами, питающимися на зверьках (Замский, 1964; Земская,

1973). По всему ареалу в гнёздах лесных сонь и на самих зверьках часто встречается *E. stabularis* — типичный нидикол, факультативный кровосос. Питается главным образом мелкими членистоногими, в основном тироглифоидными клещами, может питаться кровью, высасывая напитавшихся личинок иксодовых клещей, пьёт капелюную кровь и охотно поедает сухую кровь (например, экскременты блох), может питаться на зверьках (Земская, 1973). *H. pontiger* — факультативный гематофаг, многочисленный в гнёздах белок, в гнёздах лесных сонь встречается в меньшем количестве (Арзамасов, 1963). В гнёзда лесных сонь случайно попадают *Laelaps agilis* и *L. muris* — специфические паразиты жёлтогорлых и лесных мышей и водяной полёвки, соответственно. Они относятся к факультативным гематофагам, чаще встречающимся в гнёздах зверьков, чем на самих хозяевах.

К нидиколам относятся также представители сем. Laelaptidae — *Hypoaspis murinus*, *H. aculeifer*, *H. pavlovskii* и сем. Macrochelidae — *Macrocheles decoloratus*, *M. glaber*. Многие из них встречаются в навозе, в местах развития пластинчатоусых жуков, на которых происходит форезия расселительных стадий клещей. В гнёзда сонь эти клещи могут случайно попадать на насекомых, употребляемых зверьками в пищу.

Из клещей краснотелок на лесной соне отмечены *Montivagum raropinne*, *M. hirsutum*, *Eutonella crinita*, *E. iolderiensis*, *Neotrombicula autumnalis*, *N. inopinata*, *Cheladonta costulata* (Кудряшова, 1998).

У лесных сонь есть свои специфические виды блох (*Myoxopsylla jordani*, *M. dryomydis*, *Ceratophyllus sciurorum*), для которых эти сони являются главными прокормителями (Иофф и др., 1965; Traub et al., 1983).

Блохи, паразитирующие на грызунах, живущих на деревьях и кустарниках (белке, летяге, бурундуке), встречаются также и на лесной соне (Иофф, Скалон, 1954; Иофф и др., 1965). К этой экологической группировке блох относятся *Tarsopsylla octodecimdentata*, *Aenigmopsylla grodekovi*, *Ceratophyllus indages*, *C. tamius*, *Ctenophthalmus pisticus*, *Eopsylla nuda*.

Лесные сони, периодически спускаясь на землю, могут подцепить и не свойственных им блох, питающихся в основном на мышевидных грызунах. В отдельных местах на соне отмечены блохи следующих видов: *Wagnerina schelkownikovi* (паразит хомячков, песчанок, крыс и мышей), *Ctenophthalmus agyrtes*, *C. proximus*, *C. in-*

termedius, *C. obtusus*, *C. shovi*, *C. strigosus*, *C. wladimiri* (паразиты полёвок, мышей, сусликов, песчанок), *Palaeopsylla gromovi*, *P. soricis*, *Doratomyssa dampfi*, *D. dasycnema* (паразиты землероек), *Callopsylla caspia* (паразит полёвок), *Ceratophyllus anisus* (паразит крыс), *Citellophilus jennissejensis* (паразит сусликов), *Leptopsylla nana* (паразит горных полёвок и хомячков), *Peromyscopsylla silvatica* (паразит полёвок) (Иофф и др., 1965; Исаева, 1971; Hopkins, Rothschild, 1966, 1971; Skuratowicz, 1967; Mahnert, 1969; Traub et al., 1983). Во внутреннем Тянь-Шане на лесных сонях отмечены единичные особи *Ceratophyllus simla* (массовый паразит крыс), *Pectinotenus nemorosus* (основной паразит лесных мышей), *Amphipsylla rossica* и *A. asiatica* (паразиты разных видов полёвок) (Янушевич, 1968). Обнаружение этих паразитов свидетельствует о периодическом посещении зверьками общих с мышевидными грызунами подземных убежищ, дупел и гнёзд.

На Балканах на лесной соне зарегистрированы следующие виды блох (Trilar, 1999): *Ctenophthalmus agyrtes*, *C. congener*, *Leptopsylla segnis*, *L. sciurobia*, *Ceratophyllus sciurorum*.

Изредка у лесных сонь встречаются птичьи блохи (*Ceratophyllus borealis*, *C. enefdei*, *C. garei*, *C. gallinae*), т.к. сони часто используют убежища, где гнездятся птицы (Соснина, 1949; Иофф, Скалон, 1954; Иофф и др., 1965).

Из вшей для лесных сонь характерны следующие виды: *Shizophthirus pleurophaeus*, впервые описанный с садовой сони и характерный также для всех европейских видов соневых; *Shizophthirus dryomydis*, описанный из Казахстана, а затем обнаруженный на зверьках по всей территории России и в Польше; кроме того в Польше на зверьках найден новый вид *Shizophthirus jaczewskii* (Durden, Musser, 1994).

Среди видов эктопаразитов, для которых лесные сони являются специфическими или предпочитаемыми хозяевами, в центральной России наибольший индекс обилия отмечен для блох *Ceratophyllus sciurorum*, гамазодных клещей *Hirstionyssus pauli* и преимагинальных фаз *Ixodes ricinus*. Например, в Беловежской Пуще (Арзамасов, 1963) заражённость сонь эктопаразитами выглядит следующим образом (табл. 35).

При этом сильнее зверьки заражены осенью (индекс обилия 15), слабее весной и летом (индексы обилия соответственно 6,5 и 6,2). В том же регионе заражённость эктопаразитами гнёзд сонь значительно выше. В них обнаружено 18

Таблица 35. Заражённость лесных сонь эктопаразитами в Беловежской Пуще (по: Арзамасов, 1963)

Виды паразитов	Кол-во заражённых зверьков	% встречаемости	Кол-во паразитов	Индекс обилия
Гамазоидные клещи				
<i>Androlaelaps casalis</i>	2	1,7	31	0,2
<i>Laelaps agilis</i>	1	0,8	2	0,01
<i>Hirstionyssus pauli</i>	5	4,4	29	0,2
<i>Macrocheles tridentinus</i>	1	0,8	1	0,008
Parasitidae gen.sp.	4	3,5	6	0,05
Иксодовые клещи				
<i>Ixodes ricinus</i>	86	76,8	510	4,5
Блохи				
<i>Ceratophyllus sciurorum</i>	27	24,1	79	0,7
<i>Leptopsylla bidentata</i>	1	0,8	1	0,008
Вши				
<i>Schizophtirus pleurophaeus</i>	1	0,8	106	0,9

видов клещей, при этом в некоторых убежищах встречалось до 280 экземпляров паразитов (в среднем 34,6) (Арзамасов, Булыгин, 1968). Как видно из таблицы, наиболее массовый паразит — европейский лесной клещ *Ixodes ricinus*. Отдельные зверьки были в массе заражены гамазовыми клещами: на одной сонне было обнаружено 30 экз. *Androlaelaps casalis*, на другой 20 экз. *Hirstionyssus pauli*. Единичные зверьки были массово поражены вшами *Schizophtirus pleurophaeus*: на одной особи обнаружено более 100 паразитов.

Заражённость эктопаразитами лесных сонь во внутреннем Тянь-Шане составляет 60–80 %. Здесь на зверьках отмечено до 20–25 личинок и нимф *Ixodes persulcatus* и *I. kazakstani*. Из блох в массе встречается *Ceratophyllus sciurorum*. Блохи обнаружены у 75 % зверьков в еловом лесу (индекс обилия 5,4; максимально 13) и у 31,2 % в пойменном лесу (индекс обилия 4,5; максимально 10) (Янушевич, 1968).

Известный видовой состав эндопаразитов сонни не слишком велик. К их числу относятся около 20 видов паразитических червей (Мейер,

Схоль, 1955; Морозов, 1958; Ангерманн, 1963; Янушевич, 1968, Никадамбаева, Салихбаев, 1974; Определитель гельминтов..., 1979; Шайкенов, 1981) и 2 вида кокцидий (Золотарев, 1935; Мусаев, Вейсов, 1959). Из них лишь один вид трематоды (*Lyperosomum armenicum*) и оба вида кокцидий (*Eimeria dyromydis* и *E.nachitscheviana*) специфичны для лесной сонни. Среди паразитических червей доминирует группа биогельминтов, что объясняется значительной долей животной пищи в рационе зверьков. Например, лесная соння сильно инвазирована личинками нематод *Hymenolepis straterna* и *Physoccephalus sexalatas*, промежуточными хозяевами которых являются жуки-копрофаги (например, *Geotrupes stercorarius*). Кокцидии — внутриклеточные паразиты кишечника — попадают в организм хозяина с пищей, загрязнённой фекалиями больных животных.

В Казахстане (Шайкенов, 1981) лесные сонни заражены трематодой *Brachylaemus recurvus*, обычными также для лесных мышей и некоторых видов полёвок; цестодой *Mesocestoides lineatus* — видом, характерным для широкого круга грызунов; нематодами *Rictularia amurensis* и видами родов *Oxyuroidea*, *Capillaria* и *Physaloptera*. Кроме того в Средней Азии и Казахстане лесные сонни заражены трематодами *Plagiorchis maculosus*, *P. talassensis* (Таласская долина и Иссык-Кульская котловина), *Brachylaemus spinulosus* (Киргизия, Заилийский Алатау); цестодами *Rodentolepis straminea* (Киргизия, Таджикистан, южный Казахстан) и *Mesocestoides lineatus* (повсеместно) (Токобаев, 1976). Первыми промежуточными хозяевами *M. lineatus* являются клещи-оригатида, круг вторых промежуточных хозяев очень широк, ими являются различные грызуны, птицы, амфибии и рептилии, в которых развиваются личинки тетратиридии. Первыми и вторыми промежуточными хозяевами цестод *Brachylaemus* и *Plagiorchis* являются наземные моллюски, у вторых — также насекомые и мокрицы, при поедании которых млекопитающие (в частности сонни) заражаются инвазионными личинками (Юшков, 1995). Этими паразитами, так же как и видами родов *Rodentolepis* и *Rictularia*, лесные сонни заражаются по потреблению животной пищи — различных моллюсков и членистоногих, промежуточных хозяев гельминтов. Кроме того, в качестве паразитов лесных сонь отмечены *Hymenolepis straterna*, *Armocapillaria sadovskajae*, *Rattostrogylus petrovi*, *Gongylonema problematicum*, *Heligmoso-*

moides gracile, *Longistriata elpatievskii*, *Rictularia caucasica*, *R. cristata*, *R. elvirae* (Определитель гельминтов..., 1979).

Вероятно, состав фауны эндопаразитов, экстенсивность и интенсивность инвазии популяций меняются по ареалу. Кроме того, степень заражённости зверьков отличается ещё и по годам. По данным Андрейко (1965), заражённость сонь эндопаразитами в Молдавии крайне низка (табл. 36).

Таблица 36. Заражённость лесных сонь эндопаразитами в Молдавии (по: Андрейко, 1965)

Вид паразита	Кол-во зверьков	Кол-во паразитов	Локализация
Цестоды			
<i>Rodentolepis straminea</i>	2	8	-
Трематоды			
<i>Lyperosomum armenicum</i>	1	28	желчный пузырь
Нематоды			
<i>Rictularia cristata</i>	3	6	-
<i>Physaloptera</i> sp.	1	1	желудок
<i>Capillaria</i> sp.	1	8	-

В Беловежской Пуще 70% особей популяции заражены гельминтами (Морозов, 1958). Среди них наиболее многочисленны нематоды, встречающиеся у 62,85% зверьков. Значительно меньше инвазированы сони цестодами (37,14%) и очень редко трематодами (1,42%). Заражённость одного зверька отдельными видами гельминтов очень различна. Некоторые из них представлены единичными экземплярами (*Longylonema* sp.), другие у отдельных зверьков встречаются в массовом числе (личинки *Physocephalus sexalatus* — до 938 экз.) (табл. 37).

В Березинском заповеднике при полном гельминтологическом обследовании 3 сонь у одной обнаружено в кишечнике 3 экз. цестод *Rodentolepis straminea*, у двух в стенке желудка, кишечника и мышцах — личинки нематод *Ascarops strongylina* (Карасев, 1972).

В Воронежском заповеднике заражённость популяции лесных сонь эндопаразитами достаточно высока. Даже при неполном гельминтологическом анализе выяснено, что инвазия популяции составляла в 1958 г. — 51,5% и в 1959 г. — 70,5%. В отличие от зверьков Беловежской Пущи,

Таблица 37. Заражённость гельминтами лесной сони в Беловежской Пуще (по: Морозов, 1958)

Паразиты	Экстенсивность	Интенсивность		
		мин.	макс.	сред.
Трематоды				
<i>Lyperosomum armenicum</i>	1,42	-	-	14
Цестоды				
<i>Rodentolepis straminea</i>	37,14	1	40	6
Нематоды				
<i>Rictularia amurensis</i>	47,14	1	29	5,7
<i>Gongylonema</i> sp.	1,42	-	-	1
<i>Physocephalus sexalatus</i> (личинки)	24,28	2	938	142,9
<i>Ascarops strongylina</i> (личинки)	4,28	1	24	8,6
<i>Armocapillaria sadovskajae</i>	7,14	1	10	3,4

у сонь Воронежского заповедника чаще встречаются нематоды *Rictularia* sp. (в 1958 г. 44,7%, в 1959 г. 47,4%) и реже цестоды *Hymenolepis straterna* (в 1958 г. 10,7%, в 1959 г. 35,9%). В Грузии у сонь обнаружены 2 вида нематод: *Rictularia cristata* и *Heligmosomoides gracile*, а также трематода *Gliotrema semen* (Киршенблат, 1949).

В Армении заражённость лесных сонь гельминтами доходит до 90%. Среди паразитов преобладают нематоды — 55,5%, затем цестоды — 44,4% и трематоды — 39,3%. В одном случае цестоды *Staphylocystis procera* были обнаружены у двух сонь из девяти: у одного зверька — 11 экз., у второго — 12 экз. (Щербакова, 1942; Ахумян; 1956). В Азербайджане (Мейер, Схоль, 1955) в печени сонь обнаружены личинки цестод *Tetrathyridium rugosum*; из тех же мест описаны оба вида простейших (кокцидий). Во внутреннем Тянь-Шане (Янушевич, 1968) заражённость эндопаразитами значительно слабее, гельминты встречены у 28% сонь. Больше всего они инвазированы нематодами.

В исследованиях паразитоносительства лесной сони в Белоруссии есть наблюдения о её заражённости паразитами крови (Дылько, 1963). При обследовании 6 зверьков у одного был обнаружен *Grahamia arvalis* (Artozoa): в мазке из

сердца 28 палочек и из лёгких 22 палочки, диффузно разбросанных по всему эритроциту. Ещё у одной сони наблюдались пироплазмиды *Babesia* (= *Nuttallia*) sp. и единичные (в поле зрения) экземпляры близких к риккетсиям анаплазм (*Anaplasma* sp.).

Практическое значение. Роль лесной сони в хозяйстве человека не слишком существенна, чаще всего выражается в более или менее ощутимом вреде. При высокой численности во всех местностях с садовым хозяйством ущерб, наносимый ею, может быть весьма заметным. Так, в Фергане в мае 1926 г. было собрано 8 пудов незрелого урюка, повреждённого сонями в нескольких садах (Соколова, 1928). Однако в годы низкой численности её вредоносная деятельность незначительна: так, в Зангезурской зоне Армении лесная соя повреждает не более 1,33% урожая яблок (Газарян, 1985).

В известной мере этот грызун вредит в лесоводстве, уничтожая семена и нарушая корневую систему деревьев рытьем ходов и нор (Писарева, 1955). Косвенный ущерб лесному и садовому хозяйству заключается в том, что их гнёзда служат резерватами некоторых опасных вредителей. В окр. Алма-Аты в гнёздах лесной сони найдены личинки зерновки *Bruchidius fasciatus*, повреждающей семена белой акации, личинки бабочки *Acronycta psi* — вредителя фруктовых, ягодных и древесных пород, личинки долгоносиков, кожеедов, скрытноедов (Косолапова, Новикова, 1965).

Очень существенным оказывается вред в местах привлечения птиц дуплогнёздников, где сони, с одной стороны, истребляют птиц и, с другой, заселяют гнёздья. В Беловежской Пуще в некоторых участках молодняков сони занимали до 90% дуплянок, в спелых смешанных лесах — до 60% и в других угодьях — до 50% дуплянок. В 1957 г. ими уничтожено 44 гнёзда мухоловки-пеструшки и 26 гнёзд большой синицы, что составляло 32,5% и 21,5% всех располагавшихся в дуплянках гнёзд этих птиц (Голодушко, Падутов, 1961). В Теллермановском лесничестве в 1955 г. и 1956 г. сонями было разорено 40% и 52% птичьих гнёзд и заселено 32% и 44% искусственных гнёзд (Королькова, 1961). В Воронежском заповеднике лесные сони заселяют от 19,8% до 83,3% гнёзд и разоряют от 2,7% до 17,9% гнёзд; в частности, в 1939 г. в одном участке обнаружено 86,6% разорённых соней гнёзд мухоловки-пеструшки; в 1954 г. из 164 дуплянок, занятых соней, в 79 найдены остатки птиц (Бара-

баш-Никифоров, Павловский, 1947; Кошкина, Рубина, 1951). В окр. Алма-Аты в различных условиях (сады, дикие фруктарники, нижний пояс ельника) сони в течение года занимают от 39% до 95% искусственных гнёзд, разоряя от 14% до 47% птичьих гнёзд (белая лазоревка, гаичка, московка, скворец) (Гаврилов, 1965а,б; Иванова, 1966). Кроме того сони “выводят из строя” гнёздья, загрязняя их, так что в покинутых грызунами убежищах птицы не поселяются. Сходным образом мешают сони и привлечению летучих мышей. В Воронежском заповеднике в первый год после развески всего было заселено 60% убежищ, но 48% из них заняты сонями (Лавров, 1953).

Эпидемиологическая и эпизоотологическая роль лесных соней не выяснены, но, по всей вероятности, она незначительна. Есть указание на выделение из лесной сони вируса клещевого энцефалита (Медицинская териология, 1979). Вероятно прямое и косвенное участие соней в поддержании некоторых природноочаговых заболеваний. За счёт высокой восприимчивости к некоторым из них — например, к бруцеллёзу и туляремии, в естественных очагах инфекций в годы высокой численности зверьки могут включаться в эпизоотологическую цепь. В местах распространения *I. persulcatus* и *D. marginatus*, зарегистрированных в качестве переносчиков вируса клещевого энцефалита, сони могут быть его носителями (Янушевич, 1960; Тагильцев, 1962). Могут они служить и резервуаром вируса клещевого возвратного тифа (Павловский, 1943). В условиях Березинского заповедника сони служат распространителями зооноза, вызываемого цестодой *Rodentolepis straminea*, и гельминтоза свиней — аскаропсоза (Карасев, 1972).

Гнёзда соней — природные резерваты многих гаммазоидных клещей, служащих переносчиками возбудителей ряда инфекций (Брегетова, 1956). От лесной сони выделена культура бактерии некроза (Янушевич, 1968).

Небольшая польза заключается в поедании лесной соней вредных насекомых. Летом 1951 г. близ станции Шелковской (сев. Предкавказье) (Ротшильд, 1958) при массовом размножении непарного шелкопряда зарегистрировано массовое уничтожение соней гусениц и куколок этого вида.

В некоторых районах в небольшом количестве производилась заготовка шкур лесной сони (Виноградов и др., 1935).

В местах развитого садоводства и массового привлечения птиц, возможно, необходимо регулирование численности сонь. Оно может проводиться путем их отлова в широких масштабах, а также охраны и привлечения естествен-

ных врагов сонь. Предохранение искусственных гнездовых от посещения сонями осуществляется “кольцеванием” деревьев гладкой бумагой или марлей, посыпанной порошком с отпугивающим запахом.

Соня пакистанская *Dryomys niethammeri* Holden, 1996

Систематика. Вид, наиболее близкий к *D. nitedula*, представляет собой периферийный дериват, формирование которого связано с приспособлениями к аридным условиям юго-западных отрогов Гиндукуша.

Строение (по Holden, 1996b). От других видов рода отличается главным образом увеличенными слуховыми барабанами, а также деталями окраски тела.

Размеры средние для рода: длина тела 99–103 мм, длина хвоста около 93 мм. Окраска меха более сходна с таковой анатолийской соню: пепельно-серая с рыжеватым налётом на спине и однотонно-кремовая на брюхе (волосы со светлыми основаниями), граница между окраской верха и низа тела обозначена чётко. На голове широкая тёмная “маска”, идущая от вибрисс до переднего края уха и целиком включающая глазной разрез. Хвост в целом рыжеватый, сверху с лёгким пепельным налётом у основания и в средней части, низ хвоста и кончик отчётливо желтоватые.

Череп с округлой мозговой камерой и относительно короткой ростральной частью. За-

резцовые отверстия несколько увеличены, а верхний зубной ряд несколько укорочен в сравнении с лесной соней. Характерны крупные отверстия в крылоклиновидной области основания черепа. Слуховые барабаны в абсолютном и относительном (около 36% длины черепа) выражении больше, чем у других видов рода, в основном за счёт значительного разрастания тимпанальной части. По этой причине ширина основной затылочной кости значительно меньше, чем у лесной соню.

Распространение. Найдена только в горах к востоку от Кветты в Пакистанском Белуджистане (Holden, 1996b) (рис. 59a).

Биология. Известна по трём экземплярам, пойманым в горных сухих арчевых лесах на высоте около 2300 м н.у.м. Климатические условия в месте поимки пакистанской соню характеризуются как пустынные, с очень низким годовым уровнем осадков. Судя по низкой частоте попадания в учётных линиях давилок, численность невысока (Holden, 1996b).

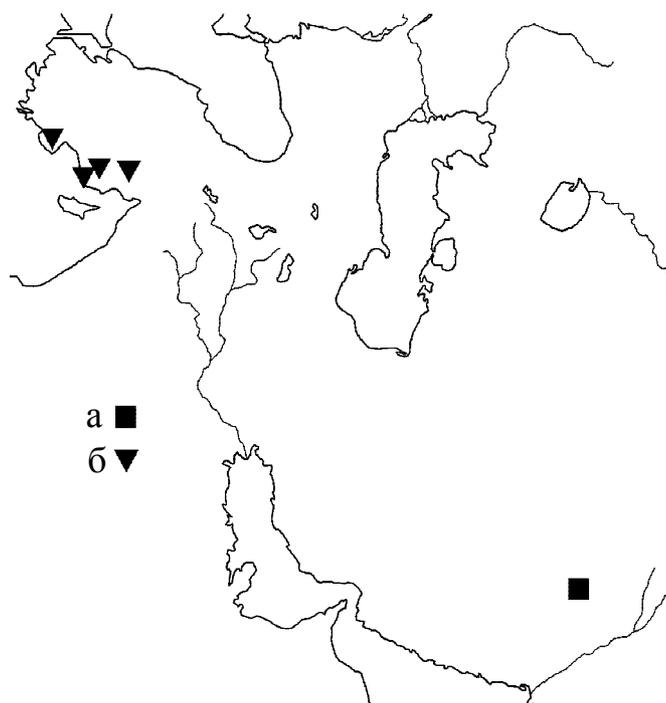


Рис. 59. Ареалы видов рода сонь лесных, *Dryomys*: а – *D. niethammeri*, б – *D. laniger*

Соня анатолийская *Dryomys laniger* Felten, Storch, 1968

Систематика. Чётко выраженный вид в составе *Dryomys*, отличающийся главным образом окраской тела, увеличенными слуховыми барабанами, особенностями строения ступней (Felten, Storch, 1968; Spitzenberger, 1976; Holden, 1996b).

Строение. Самый мелкий вид рода: длина тела 81–96 мм, длина хвоста 51–74 мм: хвост в относительном выражении самый короткий в роде, так же как и ступня (Holden, 1996b). Окраска верха тела довольно светлая равномерно пепельная с буровато-палевым оттенком. Низ тела беловато-палевый (волосы на брюхе с тёмными основаниями), щёки белёдые (рис. 55б). Граница между окраской верха и низа тела размытая. Тёмная “маска” на голове выражена слабо, в форме потемнения вокруг передней части глазного разреза. Хвост сверху буровато-пепельный, снизу светло-палево-серый. Волосы на хвосте удлинены незначительно, концевая “кисточка” отсутствует или слабо выражена.

Строение опорной поверхности дистальных отделов конечностей весьма характерно (Eberl-Rothe, 1974). На ладони и ступне сильно развиты мягкие эластичные подошвенные мозоли (подушечки), смыкающиеся краями и расположенные таким образом, что между ними есть блюдцеобразное углубление. Сходные эластичные образования есть и на нижней поверхности пальцев, причём мозоли на концевых фалангах столь велики, что при рассмотрении снизу закрывают короткие когти. Кругообразно расположенные эластичные мозоли при прижатии ладони или ступни к субстрату образуют нечто вроде “присоски”. Вдобавок к этому поверхность мозолей увлажнена секретом кожных желёз, обеспечивая адгезию к гладкой поверхности. Всё это служит специфическим приспособлением к лазанию по гладким скальным поверхностям.

Череп с длинным и относительно узким и низким ростром. Скуловая дуга в целом и её верхняя ветвь высоко подняты. Зарезцовые отверстия длинные, могут почти доходить до корня скуловой дуги. Слуховые барабаны увеличены, хотя в меньшей степени, чем у пакистанской сони. Их тимпанальный отдел сильно вздут, в связи с чем барабаны снизу сильно сближены, а основная затылочная кость сужена. Парафлюккулярная ямка сохраняет незна-

чительный контакт с покровной стенкой или полностью от неё обособлена.

Распространение. Эндемик южноанатолийской горной области (Турция), населяет горные районы Западного и Центрального Тавра на высотах от 1600 до 2000 м (рис. 59б). Возможно, к этому виду относится популяция из юго-восточной Турции, в отношении которой Mursaloglu (1973) предполагал видовую обособленность относительно *D. nitedula* из других районов Турции.

Местообитания. Все известные местонахождения распроложены исключительно в карстовых ландшафтах (Felten, Storch, 1968; Felten et al., 1973; Spitzenberger, Eberl-Rothe, 1974; Spitzenberger, 1976; Storch, 1978). Зверьки населяют систему скалистых стен долин и осыпей. Часто эти места полностью лишены древесно-кустарниковой растительности.

Так, в Цигликара (Ciglikara, Kohu Dag, Западный Тавр) этих сонь добывали на высоте 1700–1800 м н.у.м. в области с сильно выраженной карстовостью в зоне, ограниченной кустарниками на верхней границе леса. Прилежащий лес состоял преимущественно из кедра, древовидного можжевельника, клёна, осины, боярышника и барбариса. В этих местах зверьки ловились в разных биотопах — в “глыбистых” стенах долины, в каменистых осыпях, среди камней в кедровнике на скалистом плато с редким травянистым покровом. Во всех этих местах зверьки (по-видимому, кочующие самцы) находились вблизи от пещерок, пустот и щелей в камнях, на осыпях среди крупных каменных глыб или мелких камней.

В Центральном Тавре эту соню добывали на высоте 1700 м н.у.м. (Kas Yayla, 40 км сев.-вост. от Demirtas) в пределах верхней границы светлохвойного леса из чёрной сосны, пихты, кедра, можжевельника, с барбарисом в подросте на выходах известняка. Мощные глыбы известняка составляют заметную часть ландшафта. На высоте 1800 м н.у.м (Inlice Yayla, 25 км южнее Nadim) они обнаружены в местности, представляющей собой типичный карстовый ландшафт, полностью лишённый деревьев. Скалистые обнажения находятся, главным образом, на вершинах холмов, их обломки, падая, громоздятся в осыпи, богатые щелями и трещинами. Растительный покров представлен редкими

Таблица 38. Численность анатолийской соны в трёх пунктах (по: Spitzenberger, 1976)

Регион		Ловушко-сутки (л/с)	Всех млекопитающих	Поймано сонь	% сонь к (л/с)	% сонь к млекопитающим
KasYayla		100	10	2	2,0	20,0
Inlice Yayla	1971 г.	300	11	6	2,0	54,5
	1973 г.	420	16	1	0,42	6,25
Bolkardag	1620 м	200	10	3	1,5	33,3
	2000 м	150	12	4	2,67	33,3

куртинами астрагала, мелкими кустами берберы и волчника.

На северных склонах Тавра и в области, обращённой к центральному плоскогорью, анатолийская соня ловилась на высотах 1620 м н.у.м. (Bolkardag) и 2000 м н.у.м. (Madenkoу). Климат здесь значительно холоднее и богаче осадками, чем в описанных выше регионах. Зверьков ловили среди известняковых глыб на берегу ручья с богатыми зарослями барбариса на противоположном берегу. Окрестности представляют собой известняковый карстовый ландшафт, лишённый сплошного травяного покрова, с редкими деревьями и кустарниками. Во всех случаях зверьки пойманы или в скоплениях глыб, или на галечниках, или у подножий склонов долины. Обычные места поимки — нагроможденные друг на друга плиты и глыбы камней.

Численность. Сведения о численности анатолийской соны были получены при отловах зверьков в трёх регионах (табл. 38). Очевидно, что плотность населения зверьков в данных местностях невелика, особенно если учесть, что ловушки ставились выборочно в наиболее обитаемых сонями участках. Такой расстановкой ловушек объясняется, очевидно, и преобладание в уловах сонь по сравнению с другими млекопитающими (Spitzenberger, 1976).

Убежища. Судя по косвенным признакам, убежища и гнёзда анатолийской соны находятся под нагромождениями скал и глыб, где имеется разветвлённая сеть сообщающихся ходов и щелей.

Питание. По данным Spitzenberger (1976) из 22 обследованных желудков 3 были пустыми, остальные содержали животные остатки (табл. 39). В 6 желудках зверьков из Yayla, судя по красной окраске содержимого, были ягоды волчника. В остальных желудках присутствовали остатки только животной пищи (фрагменты беспозвоночных).

Судя по этим данным, анатолийская соня питается преимущественно членистоногими, но при обилии плодов частично употребляет в пищу и их. Преобладание животной пищи, вероятнее всего, обусловлено обитанием сонь в скалистых ландшафтах со скудной растительностью.

Суточная активность. Видимо, сумеречно-ночная. Все имеющиеся наблюдения были сделаны в вечернее время. Вместе с тем, в поисках пищи соны могут появляться на открытых местах в нагромождениях камней и днём.

Размножение. Сведения о размножении анатолийской соны получены при вскрытии зверьков, пойманных в различных точках области распространения вида (Felten, Storch, 1968; Felten et al., 1973; Spitzenberger, 1976).

Так, взрослая самка из Анталии, пойманная 9 июня на высоте 2000 м н.у.м. имела 5

Таблица 39. Идентифицированные остатки животной пищи в желудках анатолийской соны

Таксоны	Число желудков
Arthropoda indet.	1
Araneae	1?
Arachnida: Opiliones	1?
Myriopoda: Chilopoda	
Insecta indet.	
Имаго	1
Личинки	1
Orthopteroidea: <i>Eusifera</i> sp.	3
Gryllacridoidea	3
Hymenoptera: Formicidae	1
Coleoptera	7
Diptera indet.	2
Schizophora	1

эмбрионов — 3 в левом роге матки и 2 в правом. Пять самцов и семь самок из Ciglikara, пойманные между 8 июня и 10 июля, были активны в половом отношении. Две самки поймки 9 июня и 14 июня имели 3 и 5 эмбрионов. Самки, отловленные позже — 20 июня и 8–10 июля, имели тёмные пятна в матках и развитые соски. У самки, добытой 20 июня, совсем свежие пятна беременности свидетельствовали о недавних родах. Число тёмных пятен у трёх самок было одинаковым — по 4. У зверьков, пойманных 9 и 10 июля, пятна сильно резорбированы, их число устанавливается с трудом, но соски в это время развиты полностью. Из семи самок, пойманных с конца июля до середины августа, только у одной обнаружена более развитая ткань млечных желёз, остальные самки были уже не кормящие: матки несколько увеличены и набухшие кровью. Ни в одном случае признаков второй беременности не обнаружено. Видимо, к этому времени половая активность анатолийской сони угасает. Об этом же свидетельствует и состояние семенников у самцов: с 17 по 20 июня их размеры составляли от 12,0×5,2 мм до 11,1×5,5 мм; к 15 августа семенники уменьшились до 6,4×6,6 мм.

Первые встречи самостоятельных молодых зверьков весом около 14 г с молочными предкоренными отмечены 1 августа. 12 августа пойман молодой весом 9,4 г с прорезавшимися верхними и нижними третьими коренными; 15 августа — молодой весом 18 г. Вероятно, появление первых выводков происходит приблизительно в 20-х числах июня. Подсосный период длится до 20-х чисел июля — 1-х чисел августа. Судя по этим данным, анатолийские сони приносят в году 1 помёт.

Число эмбрионов или тёмных пятен беременности, отмеченных при вскрытии самок,

свидетельствует о достаточно невысокой плодовитости этого вида (табл. 40).

Линька. В сезонной смене волосяного покрова самцы опережают самок: первые находящиеся в состоянии линьки самцы пойманы 21 июня, а первая самка — 9 июля. Характерно, что это была самка, не участвовавшая в размножении. В период с 14 июня по 10 июля ни у одной лактирующей самки не обнаружено признаков линьки. Но уже в конце июля все без исключения зверьки линяли, и в середине августа только один самец и рожавшие самки имели следы линьки на мездре.

В смене волосяного покрова соня отмечено два возможных варианта. В одних случаях на мездре наблюдаются беспорядочно разбросанные мелкие или крупные пятна. Этот тип линьки обнаружен у всех самцов и у трёх (из восьми) самок. Второй вариант — симметричный узор из тёмных участков мездры, охватывающий большую часть шкурки, наблюдался у пяти самок. Из трёх молодых особей линька отмечена только у самого крупного зверька — у самки весом в 18 г, добытой 15 августа. Это, вероятно, первая линька после гнездового наряда.

Поведение. Благодаря своеобразному устройству ступней, снабженных “присасывательным” механизмом (см. выше), анатолийская соня обладает необычайной способностью к лазанью. Зверьки свободно бегают вниз спиной по потолку, легко передвигаются по гладкой отвесной поверхности. При этом соня расплющивается, прижимаясь всей нижней поверхностью тела к субстрату и этим увеличивая трение. Её движения отчасти напоминают движение геккона. В поисках пищи эта соня может удерживаться в мельчайших углублениях отвесных поверхностей и на краю скал, используя их как удобное сидение.

Паразиты. Не изучены.

Таблица 40. Число эмбрионов или тёмных пятен у анатолийской сони

Дата	Число эмбрионов или тёмных пятен в матке	
	Левый рог	Правый рог
09.06.1966	3 эмбр.	2 эмбр.
14.06.1969	2 эмбр.	1 эмбр.
20.06.1969	1 т.п.	3 т.п.
20.06.1969	1 т.п.	3 т.п.
08.07.1969	2 т.п.	2 т.п.

Род сони сычуаньские *CHAETOCAUDA* WANG, 1985

Систематика. В оригинальном описании (Wang, 1985) род отнесён к *Myiomiminae*; Dams, Bruijn (1995) относят к подсемейству *Leithiinae* (их *Dryomyinae*). Storch (1995) включает его в *Seleviniinae*, причём помещает ближе всего к роду *Selevinia*: основанием для этого служит наличие в обоих родах борозды на верхних резцах, сильно увеличенные слуховые барабаны, существенно упрощенная структура зубной коронки; принято во внимание и слабое обволакивание хвоста.

По некоторым особенностям строения черепа (булавовидные носовые кости, длинные и широкие резцовые отверстия, низко опущенная широкая скуловая дуга, по-видимому, крупные выросты в основании массивной площадки и крупные крылья заднего края неба — см. ниже) череп *Chaetocauda* более всего напоминает таковой *Myomimus*. Однако наличие на верхних коренных рассматриваемого рода явно вы-

раженного эндолофа скорее согласуется с диагнозом *Leithiinae*, нежели *Seleviniinae*. Таким образом, вопрос о положении *Chaetocauda* в системе *Myoxidae* остаётся открытым; в нашей классификации (см. раздел “Систематика семейства *Myoxidae*”) он помещён под вопросом в подсемейство *Leithiinae*.

Holden (1993) относит сычуаньских сонь к роду *Dryomys* и даже предполагает не более чем подвидовой статус *C. sichuanensis* в составе *D. nitedula*. Эта точка зрения представляется совершенно ошибочной.

Включает 1 вид.

Строение. Подробное исследование морфологических особенностей сычуаньских сонь не проводилось. Единственная доступная информация, изложенная в первоописании (Wang, 1985), не позволяет дать характеристику рода, полностью сопоставимую с таковой других миоксид. Ниже приведены сведения на основа-

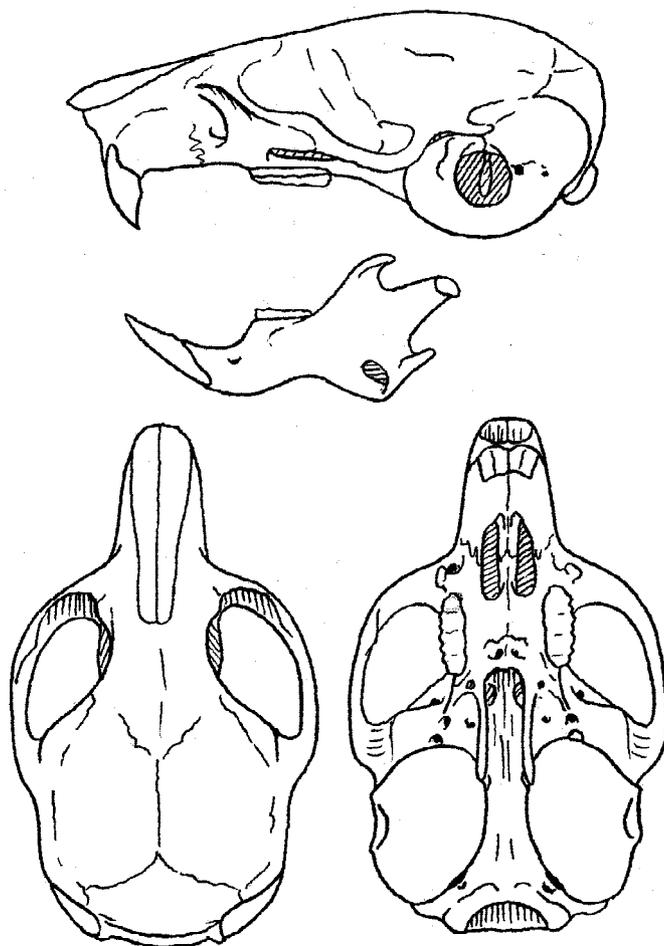


Рис. 60. Череп сони сычуаньской, *Chaetocauda sichuanensis* (по: Wang, 1985)

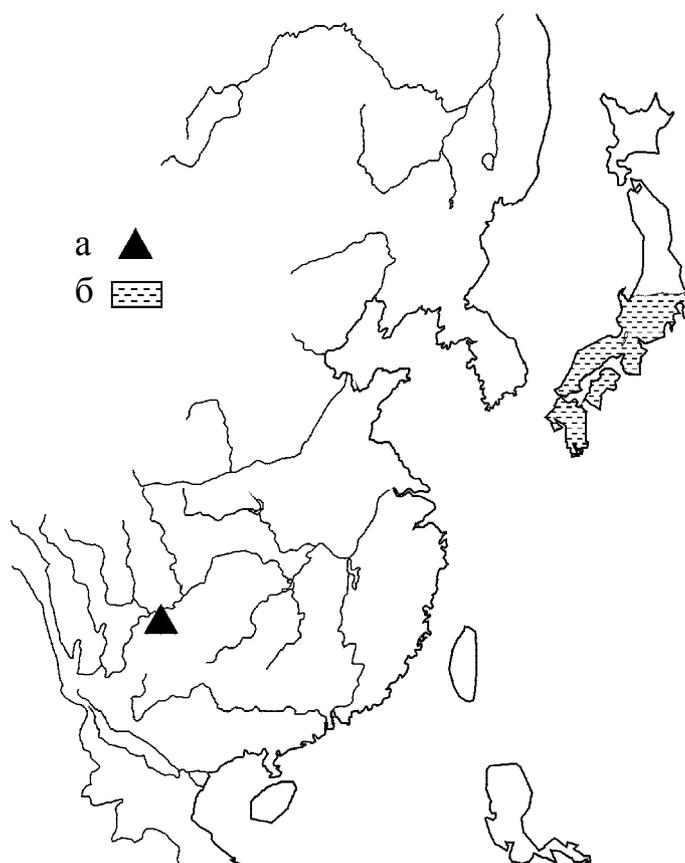


Рис. 61. Ареалы видов сонь из Восточной Азии: а – соня сычуаньская, *Chaetocauda sichuanensis*, б – соня японская, *Glirulus japonicus*.

нии текста и фотографий (к сожалению, имеющей плохое качество) в оригинальном описании.

Размеры небольшие: длина тела до 100 мм. Хвост такой же длины, покрыт короткими густыми волосами, роговые чешуи через них не видны. Лицевая “маска” практически не выражена, но вокруг глазного разреза есть тёмное кольцо.

Череп (рис. 60) в профиль треугольной формы с выпуклой крышей, наиболее высокая точка которой расположена над корнем скуловой дуги. Рострум длинный, его надрезцовый отдел высокий, гребни предчелюстной кости довольно высокие. Носовые кости, по-видимому, спереди сильно расширены, длинные, назад заходят дальше предглазничного бугра. Межглазничный промежуток очень широкий (около 20% общей длины черепа). Скуловая дуга в свободной части широкая и довольно низко опущена. Массетерная площадка сциуроморфного типа. Верхняя ветвь корня скуловой дуги широкая, расположена немного впереди нижней; выступ в основании нижней ветви, по-видимому, крупный. Зубной ряд начинается на уровне основания корня скуловой дуги.

Костное небо квадратное — широкое и очень короткое, до конца зубного ряда не доходит, оканчивается примерно на уровне середины M^3 . Его задний край не имеет срединного выступа, крыловидные выросты, похоже, крупные. Зарезцовые отверстия крупные и очень длинные, идут назад почти до уровня середины P^4 . Крыловидная ямка довольно длинная. Слуховые барабаны увеличены (около 33% длины черепа).

Нижняя челюсть вытянутая, её диастема длинная. Восходящая ветвь широкая и относительно крутая. Венечный отросток высокий. Сочленовный отросток длинный. Сочленовная головка вытянутая, довольно высоко поднята над коренными. Венечная и угловая вырезки довольно глубокие, трезубец восходящей ветви почти симметричен. Угловой отросток не короткий, с отверстием, сзади до края сочленовной головки не доходит. Его углы развёрнуты относительно плоскости челюсти.

Верхние резцы с глубокой продольной бороздой на передней поверхности (сходно с *Selevinia*). Верхние зубные ряды довольно длинные, параллельные, широко расставлены, сме-

щены несколько вперёд относительно средней части черепа.

Щёчные зубы довольно простые, дополнительные гребни практически не развиты (рис. 30е). Верхние коренные с вогнутой жевательной поверхностью, антеролоф короткий, соединен посредством эндолофа с протоконом. Дополнительные гребней (в том числе переднего центролофа) нет. Паракон и метакон хорошо выражены, протокон расположен почти посередине коронки. На нижних коренных основные вершины (мета-, прото- и гипоконид) также хо-

рошо выражены, эндолофид отсутствует (на оригинальном рисунке в качестве него ошибочно указан энтоконид).

Кость полового члена очень специфична (рис. 32е): с резко расширенным основанием и сильно изогнутой концевой частью. Нечто похожее, но в гораздо меньшей степени, отмечено только в роде *Dryomys*.

История, распространение. Род известен только в современном состоянии из лесных областей Сычуаня (рис. 61а).

Биология. Обитатели горных лесов. Особенности образа жизни не изучены.

Соня сычуанская *Chaetocauda sichuanensis* Wang, 1985

Систематика. Единственный известный вид рода.

Строение. См. выше характеристику рода.

Распространение. Известна только из типового местонахождения: Китай, север провинции Сычуань, Пинву, заповедник Вань-Лань (Wang, 1985; Corbet, Hill, 1992) (см. рис. 61а).

Биология. Два известных экземпляра пойманы в субальпийском хвойно-широколиственном лесу в наружном гнезде, расположенном на дереве у ствола на высоте 3–3,5 м от земли. Содержимое желудков — растительная масса.

Род сони мышевидные *Myomimus* OGNEV, 1924

Синонимы. *Philistomys* Bates, 1937.

Систематика. Ранее род сближали с группой *Dryomys–Eliomys* (Bruijn, 1967) или считали единственным сохранившимся представителем особой ветви соневых (Chaline, Mein, 1979), выделяемой в отдельное подсемейство (Daams, 1981; Daams, Bruijn, 1996). Вторую точку зрения отчасти подтверждает сохранение, в отличие от других соневых, в геноме структурного гетерохроматина (Графодатский, Фокин, 1993). В последнее время из современных миоксид этот род чаще всего сближают с *Selevinia* (Яхонтов, Потапова, 1993; Koenigswald, 1993; Wahlert et al, 1993; Storch, 1995; Potapova, 2001).

Возможно, включает (как подрод) плиоценовых *Dryomimus* (Kowalski, 1963). Описаны 7 ископаемых и 3 современных вида.

Строение. Довольно мелкие относительно короткохвостые сони: длина тела 79–112 мм, длина хвоста 53–67 мм. Общий облик “мышеобразный” (рис. 62). Задние конечности ненамного длиннее передних. Боковые пальцы относительно короткие, могут несколько противопоставляться при лазании. Подошвенные мозоли развиты слабее, чем у древолазающих видов

сонь, особенно латеральная метатарзальная (рис. 16а). Ушные раковины довольно крупные, покрыты короткими редкими волосами.

На теле мех короткий, густой, на ощупь несколько грубоватый; хвост покрыт короткими довольно редкими волосами, из-под которых видны роговые чешуйки. Окраска верха тела обычно однотонная, от песчано-охристой до буровато-серой; вдоль спины проходит более тёмный размытый “ремень”; пространство за ушами, напротив, нередко окрашено светлее. Голова без тёмной “маски”, хотя вокруг глаз, реже и на полях вибрисс бывает потемнение. Низ тела белый или белёсый. Хвост слабо двухцветный: сверху темнее, чем снизу.

Череп (рис. 63) в профиль характерной треугольной формы. Рострум короткий, мозговая коробка высокая и длинная. Гребни предчелюстной кости низкие, но надрезцовый отдел рострума высокий, так как в образовании его боковой стенки участвуют и носовые кости. Os nasale спереди сильно расширены, длинные, назад заходят дальше предглазничного бугра (рис. 17а). Лобный отросток os praemaxillare чуть длиннее и носовых костей, и лобного отростка челюст-

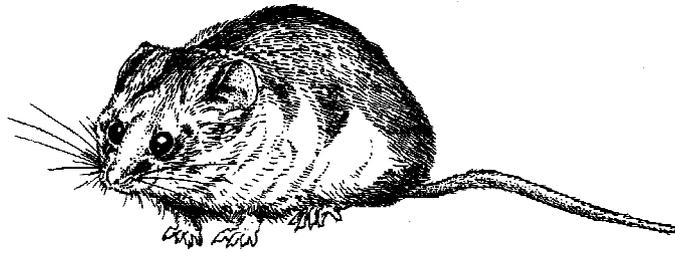


Рис. 62. Соня закаспийская, *Myomimus personatus* (по фотографии И.М. Фокина)

ной кости. Скуловая дуга широкая, как правило, низко опущена практически до уровня верхнего края альвеол коренных. Скуловая кость не доходит до слёзной кости.

Массетерная площадка сциуроморфного типа, вогнутая, в передней части параллельна стенке рострума, в задней перпендикулярна ей. Верхняя ветвь корня скуловой дуги широкая, расположена довольно низко (но выше, чем у *Selevinia*) и на одном уровне с нижней ветвью (рис. 19ж). Подглазничное отверстие очень маленькое, сверху сужено (рис. 20е). Выступ в основании нижней ветви крупный, направлен вперёд, наружу и вниз, так что начало поверхностной порции массетера выдвинуто вперёд.

Костное нёбо широкое, с параллельными краями, оканчивается позади зубного ряда или на уровне M^3 (рис 21в). Форма его заднего края у разных видов различна. Крыловидные выросты крупные, частично или полностью накрывают задненёбные отверстия и образуют канал. Нёбная кость короткая и широкая. Её передний край лежит на уровне середины M^2 . Зарезцовые отверстия очень длинные, доходят сзади почти до зубного ряда. Задненёбные отверстия крупные, смещены к заднему краю нёбной кости. Типичного заднечелюстного отверстия нет. Крыловидная ветвь нёбной кости (рис. 22ж) очень длинная, образует выстилку значительной части крыловидной ямки. Последняя довольно длинная и глубокая, начинается почти на уровне зубного ряда. Передняя часть ямки отгорожена перемычкой и прободена отверстием, которое, возможно, соответствует дополнительно заднему отверстию, представленному у *Eliomys*. Алисфеноидные гребень, как правило, с клювовидным выступом, соответствующим передней части мостика. Овальное отверстие крупное. Входное отверстие крылового канала *for. alage* примыкает вплотную к крупному овальному отверстию и расположено непосред-

ственно под основанием алисфеноидного гребня. Отверстия для щёчного и жевательного нервов разделены, крылолобное отверстие есть.

Чешуйчатая кость без теменной вырезки. Затылочное крыло разделено на два отростка, верхний из которых очень длинный, а нижний очень короткий, алисфеноидный отдел короткий, без треугольного выроста в сторону алисфеноида. Височная ямка высокая, на межтеменную и затылочную кости не заходит. Горизонтальная пластинка затылочной кости не выражена, боковые выросты *os occipitale* могут вклиниваться между верхним затылочным отростком *os squamosum* и слуховыми барабанами. Слуховые барабаны увеличены (умеренно у *M. setzeri*, сильнее у *M. personatus* и *M. roachi*), сзади могут даже обрастать ярёмный отросток; снизу они сильно сближены, спереди налегают на алисфеноид. Барабанное кольцо отделено от покровной стенки (рис. 24г,д). В мастоиде пять дополнительных слуховых полостей: эптитимпано-мастоидная, верхняя и нижняя мастоидные, антральная и боковое впячивание. Относительные и абсолютные размеры дополнительных слуховых камер у разных видов различны (рис. 26ж,з).

Нижняя челюсть высокая и относительно короткая. Тело высокое; диастема короткая; симфиз смещен вперёд. Начало массетерных гребней расположено на уровне заднего края или даже середины P_4 . Восходящая ветвь закрывает сбоку часть или весь M_3 ; венечный отросток высокий, широкий, загнутый назад; сочленовный отросток длинный, высоко поднят. Угловой отросток широкий, длинный, с крупным отверстием и развёрнутыми углами: верхний угол высоко поднят, а нижний низко опущен, так что нижнечелюстной угол равен нулю или отрицательный.

Резцы типичного для семейства строения, с гладкой передней поверхностью. Эмаль нижних резцов с продольно ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993).

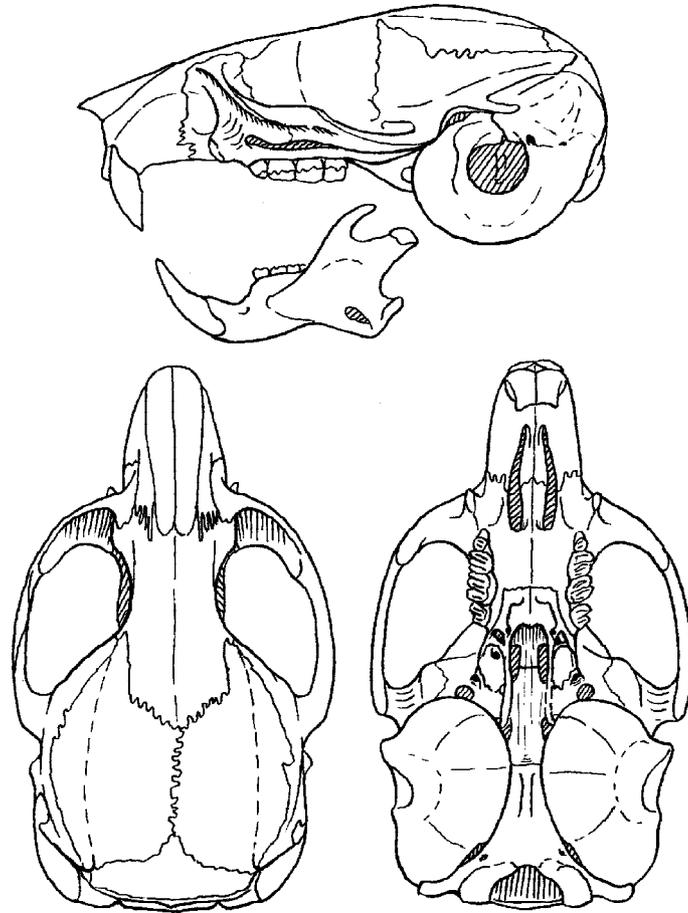


Рис. 63. Череп сони закаспийской, *Myomimus personatus*

Зубные ряды средней длины. Предкоренные зубы вдвое меньше 3-х коренных. Коренные с довольно низкой, простой коронкой. В отличие от *Eliomys* и *Dryomys*, у *Myomimus*, жевательная поверхность не столь чашеобразна, бугорчатость в целом менее выражена; напротив, гребни чётко выражены (рис. 30ж). Из современных форм наиболее крупные бугорки у *M. setzeri*, самая плоская коронка у *M. personatus*. На M^1 эндолоф чаще всего не выражен, но у *M. personatus* он иногда присутствует в качестве индивидуально-варианта (Россолимо, 1976); на M^2 этот элемент присутствует практически всегда. Тениодонтия слабо выражена, при этом на верхних и нижних коренных гребни наклонены в одну сторону, т.е. при окклюзии угол схождения гребней уменьшается. Наклон гребней на верхних коренных максимальный у *M. personatus* и менее выражен у *M. roachi* и *M. setzeri*. Т.о., по строению зубной коронки *M. setzeri* более генерализован, чем остальные виды.

Головка полового члена (изучена у *M. personatus*; рис. 31д) относительно широкая, устрое-

на просто, без дополнительных лопастей, равномерно покрыта мелкими шипиками почти на всём протяжении (см. характеристику рода). Такое строение, по-видимому, является наиболее архаичным для семейства соневых. Кость полового члена (рис. 32д) с незначительным, слабо обособленным расширением в проксимальной части и довольно сильно изогнутой дистальной частью.

В кариотипе (Графодатский, Фокин, 1993; Civitelli et al., 1995) 44 хромосомы, все они двуплечие (число аутомсомных плеч 84). X-хромосома — средних размеров метацентрик, Y-хромосома — наименьшая в наборе, но крупнее, чем у других изученных видов сонь. По крайней мере у закаспийской сони имеется гетерохроматин — архаичная особенность, общая со многими другими млекопитающими и отличающая мышевидных сонь от других изученных представителей семейства *Muoxidae*.

История, распространение. Известны начиная с позднего миоцена. Происходят от весьма продвинутых *Peridyromys*. Были достаточно

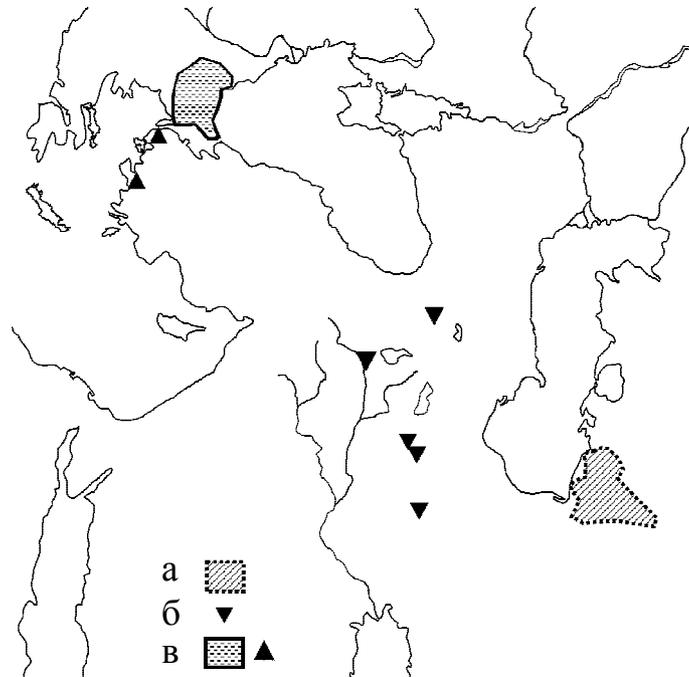


Рис. 64. Ареалы видов рода сонь мышевидных, *Myomimus*: а – *M. personatus*, б – *M. setzeri*, в – *M. roachi*.

разнообразны и многочисленны в Южной Европе в позднем миоцене — раннем плиоцене; приблизительно в это время ареал на востоке простирался вплоть до Внутренней Монголии (Wu, 1985). В конце плиоцена — раннем плейстоцене были обычны в восточном Присредиземноморье, на север доходили до среднего течения Дона (Агаджанян, Ембаева, 1983). В настоящее время спорадически распространены в Иранском нагорье, Малой Азии, на востоке Балкан (рис. 64).

Биология. Наземные обитатели открытых засушливых регионов с редкой кустарниковой растительностью и изреженным растительным покровом. Предпочитают каменистые ландшафты в нижнем и среднем поясах невысоких гор. Всюду редки. Всеядные или предпочитают растительные корма. Активны в тёмное время суток. Зимоспящие. Размножаются, видимо, 1 раз в год сразу после выхода из спячки; число эмбрионов у самки до 12 (Csorba, 1993).

Соня закаспийская *Myomimus personatus* Ognev, 1924

Строение. Размеры небольшие для рода: длина тела 79–83 мм, длина хвоста 53–66 мм. Остевые волосы длиной около 11 мм, в отличие от других евразийских сонь, бывают с пережатием в средней части (Dziurdzik, 1978). Окраска верха тела светло-пепельно-серая с лёгким палево-буроватым налётом. Вдоль хребта от темени до огузка проходит неравномерно выраженная размытая буроватая полоса, наиболее чёткая в средней части спины, её образуют тёмные окончания остевых волос. Тёмная окраска полей верхнегубных вибрисс и тёмное кольцо вокруг глаз создаёт некое подобие небольшой тёмной лицевой “маски” (см. рис. 62). Небольшое пространство за ушами и бока шеи окрашены заметно светлее спины. Брюхо белое, граница между окраской верха и низа тела обозначена чётко. Хвост

на всём протяжении светлее спины, с узкой тёмной полоской на верхней стороне.

Череп (см. рис. 63) с наиболее выпуклой мозговой коробкой и с заметным прогибом крыши в области глазницы. Костное небо оканчивается позади зубных рядов, его задний край с небольшим срединным выступом. Крыловидные выросты очень крупные, полностью закрывают задненёбные отверстия, образованный ими канал наиболее длинный в роде. Крыловидные отростки нёбной кости выстилают практически всю крыловидную ямку. Восходящая ветвь нижней челюсти поднята меньше, чем у *M. setzeri*, её венечная вырезка узкая, так что венечный отросток сближен с сочленовным, задняя вырезка широкая. Сочленовная головка округлая. Слуховые барабаны крупные. Барабанное

кольцо полностью обособлено от покровной стенки (рис. 24е). Парафлоккулярная ямка не имеет контакта с покровной стенкой. Эпитимпано-мастоидная, верхняя мастоидная и антральная камеры доходят до верхней стенки мастоида, причём вторая, как правило, разделена перегородкой на две части. Нижняя мастоидная камера небольшая.

Коренные зубы устроены несколько сложнее, чем у других современных представителей рода. Примечательную особенность вида составляет изменчивость эмалевой обкладки внутреннего края первого и второго верхних коренных: отмечено появление эндолофа (Россолимо, 1976а).

Описание наружных мужских гениталий см. в характеристике рода (также Rossolimo, Pavlinov, 1985).

Для данного вида показано присутствие в хромосомах гетерохроматина; в остальном кариотип без специфических особенностей (Графодатский, Фокин, 1993).

Распространение. Датированный современными находками ареал (рис. 64а) ограничен системой Копетдага — Малого и Большого Балханов в Туркмении и северо-западном Иране. В Туркмении эта соня найдена в долине р. Сумбар и на прилежащих склонах Копетдага, на Малом Балхане; наиболее северная точка ареала — хребет Карагёз (Зыков, 1987). В Иране обнаружена в нескольких пунктах на севере пров. Хорасан (Россолимо, 1976а; Ян Обух, личное сообщение).

Несколько особняком стоящая субфоссильная находка в центральных районах Афганистана (Niethammer, 1982), вероятно, также относится к этому виду.

Указание на Узбекистан (Holden, 1993 со ссылкой на А. Зыкова) ошибочно. Указание на юг Турции (Corbet, Morris, 1967) также неверно, основано на слишком широкой трактовке объёма данного вида.

Места обитания. Все места отлова мышевидных сонь расположены в типичных полупустынных—пустынных каменистых ландшафтах предгорий и гор. Так, в Центральном Копетдаге (Кубранов и др., 1990) в окр. Фирюзы один зверёк пойман на высоте 900 м н.у.м. на дне неглубокого ущелья с довольно густым травянистым покровом осочково-мятликово-полынной ассоциации. Другой был добыт на вершине г. Душак (2400 м н.у.м.) в арчём редколесье с сильно изреженным полынно-злаковым травянистым покровом между мощными плитообразны-

ми выходами горных пород. Авторы считают, что наиболее вероятно нахождение сони в остепнённых биотопах с более или менее изреженным растительным покровом по склонам небольших ущелий или в арчём редколесье на высотах 700–2400 м н.у.м. Первый представитель вида был пойман в бассейне реки Сумбар близ Кайне-Кассыра в горной пустыне, в камнях среди мелкого редкого кустарника (Огнев, 1924, 1947; Огнев, Гептнер, 1929; Виноградов и др., 1936).

В западном Копетдаге на водоразделе ручьёв Ай-Дере и Тутла-Кала на высоте 1000 м н.у.м. зверьки ловились на склонах неглубоких оврагов с довольно густым травянистым покровом, среди редких зарослей невысокого миндаля с толщиной стволов 2–4 см (Никольский, Молюков, 1975). В предгорьях хр. Карагёз в 30 км от станции Искандер зверёк был добыт на сланцевой осыпи, поросшей отдельными кустами эйлены, солянок и парнолистника (Зыков, 1987). У подножья хр. Малый Балхан в 45 км западнее станции Казанджик соня поймана на высоте 700 м н.у.м. в глинисто-щербнистой пустыне. Растительность при холодной поздней весне была крайне скудной, едва начиналась вегетация кустарничков полыни, эфедры. Эфемеровый покров был замечен лишь вблизи родника и по ручью.

Численность. Эта соня — редкий вид: о её малочисленности свидетельствуют как крайне редкие поимки, так и лишь единичные находки остатков в погадках хищных птиц. Со времени первой поимки закаспийской сони в 1923 г. за прошедшие 70 лет в руках зоологов оказалось немногим более 10 экземпляров (Гептнер, 1960; Громов, Ербаева, 1995). Наиболее обильным был “улов” Никольского и Молюкова (1975) в западном Копетдаге в окрестностях пос. Ай-Дере на водоразделе ручьёв Ай-Дере и Тутла-Кала. Там 13–16 мая в 100 ловушек, стоявших три ночи, было поймано 6 взрослых зверьков — 2 самки и 4 самца.

Убежища. Предполагается (Громов, Ербаева, 1995), что, по-видимому, убежища могут располагаться в каменистых россыпях, расщелинах среди камней, в вырытых норах.

Питание. Закаспийская соня, судя по наблюдениям в неволе, предпочитает животные корма (Громов, Ербаева, 1995). В условиях эксперимента при содержании в течение 3 недель в садке в естественных условиях соня употребляла в основном животную пищу. За ночь зве-

рѣк съедал ящерицу весом 10–12 г (каспийский геккон, быстрая ящурка и др.), бабочек, личинок усачей и др. (Маринина и др., 1987).

Суточная активность. Сведения о суточной активности крайне скудны. По-видимому, активна в сумерки и ночью (Громов, Ербаева, 1995). При содержании в неволе в естественных условиях днём была неактивна (Маринина и др., 1987).

Спячка. Относительно сроков спячки есть лишь предположения, основанные на косвенных данных. Так, в Западном Копетдаге в окрестностях ущелья Ай-Дере в середине мая пойманы 2 самки на последних стадиях беременности: на этом основании предполагается, что выход из зимовки происходил не позднее второй половины апреля (Никольский, Молюков, 1975). Самка, добытая 22 апреля на хр. Малый Балхан на высоте 700 м н.у.м. при холодной поздней весне (в 7 час. температура была 8°), находилась в состоянии оцепенения (Маринина и др., 1987).

Размножение. Размножение, по-видимому, начинается с последней декады апреля, вскоре после пробуждения (Айрапетьянц, 1983; Громов, Ербаева, 1995). В западном Копетдаге, в окрес-

ностях ущелья Ай-Дере из двух добытых беременных самок одна была с 6 эмбрионами, другая — с 9 эмбрионами по 17 мм (Никольский, Молюков, 1975). Также в Западном Копетдаге в окрестностях Тутла-Кала из 3 пойманных в конце апреля самок все были беременными — с 8, 10 и 12 эмбрионами (Csorba, 1993). Молодые экземпляры с молочными предкоренными в Копетдаге ловились в начале июня.

Поведение. Эта соя — одна из немногих представителей семейства, живущих на земле (Гептнер, 1960; Виноградов и др., 1936; Громов, Ербаева, 1995). Зверьки очень подвижны и способны с лёгкостью взбираться по отвесным поверхностям камней, цепляясь за малейшие неровности (Громов, Ербаева, 1995).

Враги. Нижние челюсти и другие костные остатки мышевидной соны найдены в погадках сыча (Камнев и др., 1962). Остатки нескольких зверьков найдены в погадках филина и серой неясыти (Obuch, 1994; Громов, Ербаева, 1995).

Паразиты. Из видоспецифичных паразитов соневых — клещей-миобий подрода *Graphiurobia* (Myobiidae, *Radfordia*) с копетдагской соны описан *R. myomimusi* (Бочков, 1994).

Соя иранская *Myomimus setzeri* Rossolimo, 1976

Систематика. Наиболее близка к *M. personatus*.

Признаки. Размеры мелкие: длина тела с хвостом 142–148 мм, длина хвоста 60–67 мм. Волосы на спине несколько короче и грубее, чем у закаспийской соны. Окраска верха тела однотонная серовато-палевая с более или менее выраженным коричневатым оттенком. Вдоль средней части спины коричневый налёт несколько гуще, но продольной полосы нет. Мордочка окрашена несколько светлее спины, поля верхнегубных вибрисс белые. Глаза окаймлены нечётко выраженным тёмным кольцом, которое может продолжаться в виде небольшого размытого буроватого пятна и за глазами. Низ тела белый. Хвост сверху одного цвета со спиной, снизу несколько светлее, но не двухцветный. Основания задних лап снаружи одного цвета со спиной. Вдоль наружной стороны передних лап проходит охристо-палевая полоска.

Череп с плавным изгибом крыши. Костное небо оканчивается на одном уровне с зубным рядом, его задний край прямой или с неболь-

шим выступом. Крыловидные выросты короче, чем у *M. personatus* и не полностью накрывают задненёбные отверстия. Крыловидный отросток нёбной кости образует выстилку передней половины крыловидной ямки, передняя часть которой отгорожена сухожильной, а не костной, перемычкой. Слуховые барабаны наименьшие в роде. Барабанное кольцо обособлено от покровной стенки неполностью (рис. 24г). Мастоид пневматизирован слабо, парафлюккулярная ямка в значительной степени сохраняет контакт с покровной стенкой (рис. 26ж). Представлены пять типичных камер, из них верхняя мастоидная может быть двойной. Нижняя челюсть самая высокая в роде, с наиболее круглым и высоко поднятым сочленовным отростком. Восходящая ветвь имеет форму почти симметричного трезубца, так как и венечная, и задняя угловая вырезки широкие. Сочленовная головка вытянутая. Зубная корона (рис. 30ж) типичная для рода.

Распространение. Отдельные находки в западном Иране (Курдистан, Лурестан, горы Загрос, Гарби) и восточной Турции (окр. Сарыка-

мышья, верховья Тигриси) (Россолимо, 1976а; Obuch, 1994, также личное сообщение) (рис. 64б). Точные границы ареала неизвестны.

Биология. По-видимому, биотопической приуроченностью и образом жизни сходна с за-

каспийской соней. Экземпляры иранской сони были пойманы в апреле–мае в фисташковых саваноидах. Костные остатки предположительно этого вида были найдены в погадках сипухи и филина (Obuch, 1994).

Соня болгарская *Myomimus roachi* (Bates, 1937)

Синонимы. ? *bulgaricus* Rossolimo, 1976.

Систематика. Современная форма из Юго-Восточных Балкан *bulgaricus* была описана как вид на основании сравнения с современными представителями рода (Россолимо, 1976б). По результатам сравнения четвертичных остатков из Палестины и с ряда островов Средиземного моря было высказано предположение о конспецифичности современной формы и позднплейстоценовой *roachi* (Storch, 1975), принятое в последующих сводках (Storch, 1978; Corbet, 1984; Holden, 1993; Павлинов и др., 1995).

История. В позднем плейстоцене–голоцене, вероятно, была широко распространена по территории Малой Азии и Палестины (Naas, 1973; Corbet, Morris, 1967). Известна также из среднего плейстоцена о. Хиос (Storch, 1978).

Признаки. Размеры наибольшие в роде: длина тела 94–112 мм, длина хвоста немного меньше. Волосистой покров несколько грубее, чем у других видов рода. Окраска тела в целом тёмная (у взрослых светлее, чем у молодых), сверху дымчато-пепельная с бурым оттенком. Вдоль хребта проходит размытая, но всё-таки отчётливо выраженная полоса тёмно-коричневого цвета, ярче всего на затылке; впереди она иногда доходит почти до конца мордочки. На последней хорошо заметна тёмная неширокая “маска”, идущая от полей верхнегубных вибрисс под глазами и резко ограничивающая тёмную окраску верха головы от светлых щёк. Низ тела грязновато-белёсый (волосы с тёмными основаниями), дистальные отделы конечностей почти белые. Задняя часть тела со своеобразным рисунком: у основания хвоста с каждой стороны по небольшому жёлтоватому или охристому пятну, на внутренней светлой стороне голени по тёмно-бурому пятну. Хвост в основной части отчётливо двухцветный: сверху одного цвета с полосой на спине, снизу белёсый.

Череп более массивный, чем у других видов рода. Свод черепа в передней части без прогиба. Вырост в основании массетерной площадки средних размеров, направлен вперёд. Задний край костного нёба с треугольной вырезкой, вершина

которой приходится на уровень контакта M^2 – M^3 . Крыловидные выросты небольшие, накрывают лишь заднюю часть заднёнёбных отверстий. Дно крыловидной ямки образовано главным образом нёбной костью. Слуховые барабаны как у *M. personatus* (рис. 24д). Венечная вырезка нижней челюсти широкая, трезубец восходящей ветви практически симметричный. Сочленовная головка округлая, высоко поднята.

Щёчные зубы пропорционально больше, чем у других видов рода. Структура коронки коренных несколько проще, чем у *M. personatus*: дополнительные образования менее сложны и появляются заметно реже (Россолимо, 1976б).

Кариотип без специфических особенностей (Civitelli et al., 1995).

История. В среднем–позднем плейстоцене была, вероятно, широко распространена в Восточном Средиземноморье: конспецифичными считаются раннеплейстоценовые остатки *Myomimus* из Южной Анатолии (Garrud, Bates, 1937) и среднеплейстоценовые остатки с о-ва Хиос (Storch, 1975). Субфоссильные остатки с юга Турции (Corbet, Morris, 1967), вероятнее всего, также относятся к данному виду.

Распространение. В настоящее время достоверно найдена только на юго-востоке Балкан и в Западной Анатолии: в Болгарии (окрестности Бургаса, Свилен и Ямбола) и в Турции (горы Текирдаг, Каннакала, Измир) (рис. 64в).

Места обитания. На Балканском полуострове эта соня обитает в открытых местностях степного характера с лесной каштановой подзолистой почвой. Населяет пустоши, необработываемые площади, окраины сельскохозяйственных угодий, засеянных овсом, пшеницей, кукурузой; а также запущенные виноградники и миндальные сады. В травянистом покрове преобладают щетинник зелёный, клевер пашенный и раскидистый, бессмертник однолетний, василёк синий и раскидистый. Реже встречаются ячмень, живокость, костёр полевой, горец птичий, туника побегоносная, чернушка полевая и др. Изредка вкраплены единичные кусты боярышника, малины, ежевики, дуба, яблони лесной и груши обыкновенной.

новенной (Пешев и др., 1960а,б). В северо-западной Турции ловилась на культурных землях с деревьями яблони и шелковицы (Kurtonur, 1975). В западной Анатолии попадалась на необработываемых полях с растущими на них редкими дубами (Mursaloglu, 1973).

Убежища. Единственное убежище болгарской сони, которое удалось найти и раскопать в природе (Пешев и др., 1960 а,б), представляло собой несложно устроенную нору, расположенную в верхней части земляного бугра диаметром около одного метра и высотой 20–30 см. Основной ход норы, длиной около 2 м, проходил под поверхностью бугра на глубине 3–10 см и имел несколько ответвлений диаметром 3 см. Ход заканчивался гнездовой камерой, расположенной на глубине 17 см. Главный вход в нору расположен у основания бугра в куче камней. Вдоль хода норы обнаружены ещё четыре вертикальных выхода. При содержании в неволе в естественных условиях (Buruldag et al., 1999) зверьки предпочитали гнездовые ящики и не пытались рыть норы в почве.

Питание. Болгарская соня, вероятно, растительноядна. Пищу ей в основном составляют семена травянистых растений. Желудки добытых зверьков содержали семена и ости щетинника зелёного. Лишь у нескольких сонь, пойманных весной, в желудках обнаружены остатки хитина. Зверькам, содержавшимся в неволе, предлагались семена тыквы, арбуза, дыни, овса, пшеницы, ядрышки ореха, молоко, сыр. Сони оказывали явное предпочтение семенам тыквы, арбуза, дыни и охотно пили молоко (Пешев и др., 1960 а,б).

Суточная активность. Содержавшиеся в неволе зверьки выходили кормиться только ночью. В светлое время суток почти не были активны, лишь крайне редко выходили в поисках

пищи утром, но не позднее 10 часов (Пешев и др., 1960 а,б).

Спячка. Судя по срокам попадания в ловушки, на Балканском полуострове период летней активности сонь длится недолго. Пробуждение, вероятно, происходит в конце мая–начале июня, так как в начале мая зверьки ещё не ловились. В конце сентября попаданий сонь в ловушки уже не отмечено. Отмечено, что сони накапливают подкожный жир за короткий срок (Пешев и др., 1960 а,б). При содержании в неволе в естественных условиях (Buruldag et al., 1999) зверьки переставали появляться на поверхности в конце октября–начале ноября, вновь появились во второй половине апреля.

Размножение. В природе сезон размножения наступает предположительно непосредственно после выхода сонь из спячки. На эти сроки косвенно указывает добыча в середине июня молодых зверьков с молочными зубами. При содержании в неволе (Buruldag et al., 1999) роды наблюдались приблизительно через 6 недель после выхода из спячки.

Рост, развитие, линька. Новорожденные весят около 2 г. Уши открываются в возрасте 13–18 дней, глаза — в возрасте 16–19 дней (Buruldag et al., 1999). Твёрдую пищу детёныши начинают есть в 3-недельном возрасте, покидают гнездо в месячном возрасте. Различия в окраске меха между полувзрослыми и взрослыми экземплярами (Пешев и др., 1960 а,б; Россолимо, 1976а) позволяет предполагать наличие как минимум одной ювенильной линьки.

Поведение. Подобно другим видам рода, болгарская соня ведёт наземный образ жизни. Зверьки не обладают какими-либо морфологическими особенностями — приспособлениями к лазанью и к жизни на деревьях.

РОД СЕЛЕВИНИИ *SELEVINIA* BELOSLUDOV, BAZHANOV, 1938

Синонимы. *Selevinia* Argyropulo, Vinogradov, 1939.

Систематика. Ранее род обычно выделялся в отдельное семейство Seleviniidae, близкое к собственно Myoxidae (= Gliridae) и объединяемое с последним в одно надсемейство Myoxoidea (= Gliroidea). Основанием для этого послужило крайне специфическое строение коренных и ряд резко выраженных черт специализации к обитанию в аридных условиях (Аргиропуло, Виноградов, 1939; Bazhanov, Belosludov, 1941).

Однако в последнее время (Яхонтов, Потапова, 1993; Wahlert et al., 1993; Daams, Bruijn, 1995; Potapova, 2000) подчёркивается их близость с мышевидными сонями (на что указывал ещё Огнев, 1947). Эти два рода объединяют в одно подсемейство Seleviniinae, разделяя на уровне триб (Яхонтов, Потапова, 1993; Storch, 1995; Daams, Bruijn, 1995), или даже в одну трибу в составе Leithiinae (Wahlert et al., 1993). Впрочем, Шторх (Storch, 1995) сближает селевиний не с *Myomimus*, а с *Chaetocauda*. Из ископаемых

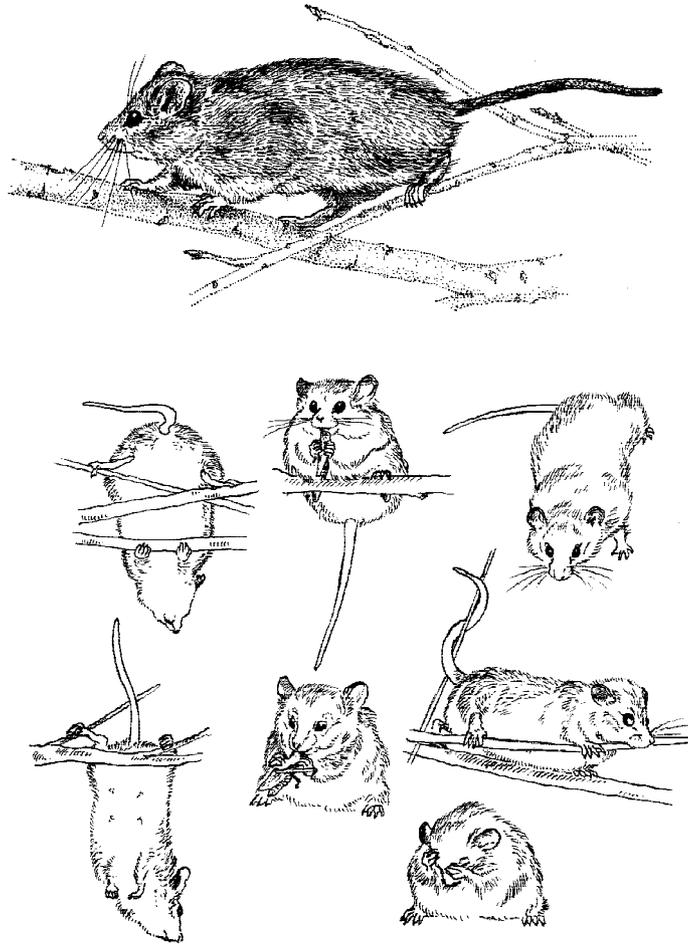


Рис. 65. Селевиния, *Selevinia betpakdalensis* (по фотографиям П.П. Гамбаряна)

форм к селевиниям ближе всего род *Plioselevinia* из плиоцена Польши.

Включает один современный вид.

Строение. Мелкие сонь: длина тела до 93 мм. Селевинии общим мышеобразным обликом похожие на мышевидных сонь (рис. 65). Передние и задние конечности приблизительно одинаковой длины. Боковые пальцы ступни не способны противопоставляться (единственный случай в семействе). Подошвенные мозоли развиты слабее, чем у других сонь. Ушная раковина очень подвижная, с лёгкостью складывается веерообразно в трубку и вновь раскрывается.

Волосы густые и мягкие. Направляющие волосы (Соколов, 1973) длиной 14,7 мм, почти одинаковой толщины по всей длине. Остевые волосы похожи на направляющие, длиной 12,9 мм, с хорошо выраженной гранью. Волосы растут поодиночке, иногда парами, образуя плотные группы из 3–4 волос, расположенных в 1 ряд. На 1 см² кожи загривка насчитывается 24660 волос.

Окраска верха тела одноцветно-серая, со слабо выраженным струйчатым рисунком.

Специфика черепа (рис. 66) во многом обусловлена редукцией зубного ряда и проявляется, в первую очередь, в строении и пропорциях твёрдого нёба и нижней челюсти. Роострум короткий. Надрезцовые гребни низкие. Носовые кости длинные, спереди сильно расширены, участвуют в образовании боковой стенки, заходят назад за корень скуловой дуги, чуть дальше лобных отростков *os praemaxillare*, или до одного с ними уровня, и немного дальше лобных отростков *os maxillare*. Обонятельные раковины крупные и видны снаружи.

Скуловая дуга низко опущена, её передняя часть очень широкая, с чётко выраженным верхним углом, задняя узкая, отогнута вниз. Скуловая кость не доходит до слёзной. Верхняя ветвь корня скуловой дуги широкая, начинается очень низко и далеко впереди нижней ветви. Массетерная площадка сциуроморфного типа, сверху слегка вогнутая. Подглазничное отверстие маленькое. Шероховатость в основании нижней ветви состоит из двух частей. Передняя часть лежит на выступе края массетерной пло-

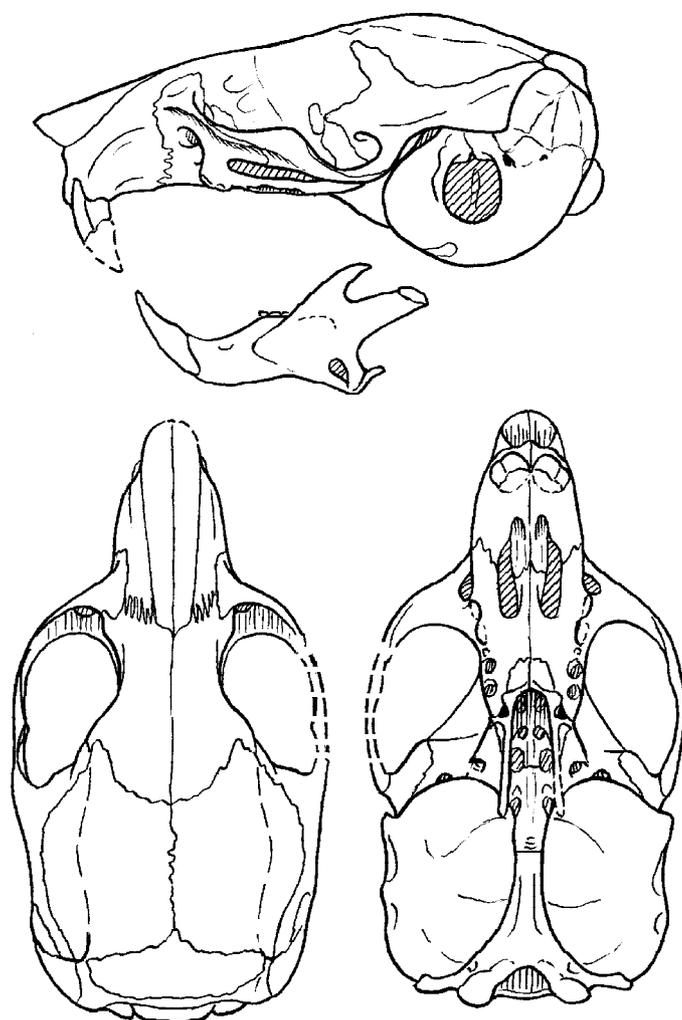


Рис. 66. Череп селевинии, *Selevinia betpakdalensis*

щадки, который направлен вниз и почти не выступает вперед, а задняя часть приближена к зубному ряду.

Костное нёбо широкое, сзади сужается, доходит до конца зубного ряда. Нёбная кость (рис. 21г) очень короткая и узкая, её передний край доходит до M^2 . Крыловидная часть *os palatinum* длинная, участвует в выстилке передней части крыловидной ямки. Зарезцовые отверстия широкие, длинные, заходят назад почти до заднего края массетерной площадки, но до коренных не доходят, так как зубные ряды сдвинуты далеко назад. Задненёбные отверстия небольшие и полностью закрыты крыловидными выростами заднего края нёбной кости. Заднечелюстные отверстия более крупные и также частично закрыты крыловидными выростами. Крыловидная ямка глубокая, умеренно длинная, спереди узкая, сзади расширяется. Латеральная пластинка невысокая и короткая, образована алисфеноидным гребнем, мостика нет. Задняя стенка

алисфеноида может быть редуцирована, так что *for. ovale* сзади может быть незамкнутым. *For. alare* расположено чуть впереди *for. ovale* в основании алисфеноидного гребня.

Чешуйчатая кость с широкой теменной вырезкой. Затылочное крыло длинное, без отверстия, его задний край не скошен. Височная ямка средних размеров. Межтеменная кость очень крупная. Охватывающие её с боков выросты затылочной кости практически не контактируют с *os squamosum*.

Слуховые барабаны очень крупные, снизу сильно сближены, в связи с чем основная клиновидная и основная затылочная кости заметно сужены. Наиболее вздут барабанный отдел (рис. 24и). Слуховой проход с двойной стенкой. Несмотря на значительное вздутие мастоидного отдела, парафлоккулярная ямка сохраняет небольшой контакт с покровной стенкой. В мастоиде пять типичных для соневых дополнительных воздушных камер (рис. 26з).

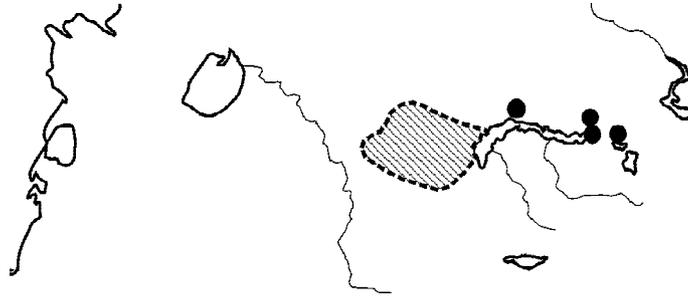


Рис. 67. Ареал селевинии, *Selevinia betpakdalensis*

Нижняя челюсть вытянутая, с пологой, узкой и длинной восходящей ветвью, которая не закрывает зубной ряд сбоку. Тело челюсти низкое. Симфизный угол практически не выражен и сильно смещён вперёд. Поскольку зубные ряды сдвинуты назад, начало массетерных гребней оказывается впереди M_1 . Сочленовный отросток узкий и длинный. Сочленовная головка слегка вытянута, вынесена далеко назад и приподнята над жевательной поверхностью коренных выше, чем у *Eliomys*, но ниже, чем у *Myomimus*. Суставная поверхность практически не спускается на боковую сторону отростка. Венечный отросток пологий, его вершина поднята чуть выше оси вращения. Угловой отросток крупный, с отверстием, его углы сильно развёрнуты, практически одинаково смещены назад и низко опущены (нижнечелюстной угол равен нулю).

Верхние резцы довольно массивные, каждый с глубокой продольной бороздкой по переднему краю. Соответственно, совместный режущий край резцов М-образно вырезан. Нижние резцы тонкие, почти не уплощены с боков. Эмаль нижних резцов с продольно ориентированными поясами Хантера–Шрегера (Koenigswald, 1993).

Зубные ряды очень короткие (длина верхнего ряда всего около 8% длины черепа), сильно отодвинуты назад. Верхний зубной ряд сильно развёрнут наружу, так что жевательная поверхность на M^3 практически направлена латерально. Дефинитивная зубная формула окончательно не установлена: в отличие от других современных сонь, для селевиний иногда указывается наличие двух предкоренных в верхнем ряду (Виноградов, Громов, 1952; Громов, Баранова, 1995). Это делает зубную формулу селевиний уникальной для современных сонеобразных; однако строгих доказательств тому, что

один из этих зубов — не сохранившийся в дефинитивном ряду молочный премоляр, не представлено. Впрочем, предкоренные легко утрачиваются при жизни, так что у взрослых зверьков указанная формула чаще сводится к трём коренным (Bazhanov, Belosludov, 1941; Огнев, 1947), что также нетипично для миооксид.

Щёчные зубы с одним корнем каждый, с низкой и очень просто устроенной коронкой округлой формы (рис. 30з). Вторые коренные наиболее крупные. Жевательная поверхность коренных без следов поперечных гребней, блюдцеобразно углублена, с валикообразным цингулюмом почти по всему периметру. Минимально стёртые зубы могут быть с лабиальной складкой, которая с возрастом быстро стирается.

Кишечник сравнительно короткий, составляет по отношению к длине тела всего 210%; сильно развиты печень и поджелудочная железа. Всё это связано с преимущественно животным питанием.

Головка полового члена, по-видимому, гладкая (Огнев, 1947; рис. 31е).

История, распространение. Ископаемые остатки, относящиеся к роду селевиний, неизвестны. Находка в плиоцене Польши формы *Plioselevinia*, несомненно близкой к данному роду (Sulimski, 1962), указывает на то, что некогда вся эта группа была распространена в засушливых открытых ландшафтах Европы. В настоящее время ареал селевиний ограничен полупустынями центрального и юго-восточного Казахстана (рис. 67).

Биология. Наземные обитатели плотнорунтовых (глинистых и отчасти щебнистых) полупустынь с редкой кустарниковой растительностью. Нор сами, по-видимому, не роют. Основу питания составляют мелкие беспозвоночные. Активность, вероятно, сумеречная. Зимоспящие.

Селевиния, соня боялычная *Selevinia betpakdalensis* Belosludov, Bazhanov, 1938

Синонимы. = *betpakdalaensis* Belosludov, Bazhanov, 1938; *paradoxa* Argyropulo, Vinogradov, 1939.

Систематика. Единственный вид рода.

Строение. Основные морфологические особенности указаны в характеристике рода.

Распространение. Ареал совпадает с таковым, указанным для рода (см. рис. 67). Селевиния встречается в Казахстане от полупустынь Бетпак-Дала и Дарьялык (100 км восточнее Джусалы) на восток спорадически до Зайсанской и Алакольской котловин; отдельные находки известны несколько к северу от Балхаша (Млекопитающие Казахстана, 1977; Громов, Ербаева, 1995); упоминание о нахождении в окр. Баянаула требует подтверждения (Громов, Ербаева, 1995). Предполагается (Млекопитающие Казахстана, 1977), что эта соня может быть обнаружена в смежных с Восточным Казахстаном районах Джунгарии и Западной Монголии, а также на плато Устюрт, где существуют обширные площади биотопов, населенных селевинией в Казахстане.

Места обитания. Селевиния найдена лишь в пустынях северного типа на щебнистых или глинистых участках, поросших боялычем, отдельными куртинами таволгоцвета и другими кустарниками и полукустарниками (Млекопитающие Казахстана, 1977). Часто встречается на совершенно открытых щебнистых участках и на солонцах с чахлой полынно-солянковой растительностью. Предпочитает места с наиболее богатой растительностью, вероятно потому, что они изобилуют насекомыми, составляющими основу пищи зверьков (Бурделов, Росинская, 1959).

Обычнее всего эта соня выбирают ассоциации боялыча и полыни (Бажанов, Белослюдов, 1939). Однако даже в пределах Бетпак-Далы приходилось добывать селевинию в довольно разнообразных биотопах (Исмагилов, 1957, 1961). Чаще она встречалась в Джетыкунурских песках, расположенных в северо-западной части Бетпак-Далы. В центральных районах Бетпак-Далы грызунов добывали в межсопочных понижениях и на склонах сопков со щебенистой почвой и солонцами среди терескена, караганы, кокпека, боялыча и особенно зарослей таволгоцвета. В восточных районах Бетпак-Далы один зверёк был добыт в 6 км севернее Байгары на участке, поросшем почти исключительно боя-

лычем с небольшой примесью полыни и разнотравья. У родника Тукен боялычная соня была отловлена на солонце, поросшем редкими кустами кокпека и полыни, граничащим со слабо закреплёнными песками, в растительном покрове преобладали терескен и эфедра. Рядом проходит сухое русло небольшой речки с обширными обнажениями песчаного грунта и корковых солонцов, с редкими зарослями гребенщика. Боялыч отмечен лишь несколько выше по склону в 120 м от места поймки.

За пределами Бетпак-Далы на Дарьялыке, где пойман взрослый самец, глинисто-щебнистая почва была покрыта редкими зарослями боялыча и полыню с примесью караганы. В Прибалхашье и в Алакольской котловине зверьки встречались на глинистых участках с пустынной растительностью (Белослюдов, 1955; Бурделов, Росинская, 1959). В северном Прибалхашье сонь ловили на невысокой узкой гряде аллювиальных супесчаных наносов среди многокилометровой такыровидной равнины, ограниченной мелкопочником. Гряда имела богатую растительность (покрытие 70–85%), в её основе редкие, но мощные кусты саксаула, высокой кустарниковой солянки, терескена, а также эфедра, эбелек, полынь, ревень и злаки (Бурделов, Трухаев, 1977).

В Джунгарских воротах (Росинская, 1956, см. Млекопитающие Казахстана, 1977) селевиния найдена среди крупных песчаных бугров на выносе реки Тохты, покрытых пухлым солончаком. В верхних частях они заросли тамариском, а у подножий — менее густыми чингилом и кустарниковой солянкой. Между буграми и в основании их склонов рос чахлый изреженный тростник. К буграм прилегали пухлый солончак с довольно густыми зарослями кустарниковых солянок и сухой сенокосный луг. На границе выноса реки Тохты и защебененной твёрдой равнины с густыми кустами боялыча и отдельными кустами тамариска по песчаным бугоркам самку селевинии спугнули из зарослей боялыча. В Зайсанской котловине одна соня была поймана в зарослях спиреи зверобойнолистной в долине с довольно густым травостоем (Р.А. Кубыкин, устное сообщение: см. Млекопитающие Казахстана, 1977).

Численность. Селевиния повсюду редка. В течение 20 лет (1938–1957) разными исследо-

вателями добыты 32 живых зверька и найдены костные остатки ещё 30 особей. В некоторые годы эта соня встречается всё же чаще. Так, в 1956 г. селевиний обнаружили в трёх пунктах Бетпак-Далы, удалённых друг от друга на сотни километров; в тех же местах за предыдущие 5 лет на стационарах и во время маршрутных исследований зверёк не был найден совершенно. Это, вероятно, свидетельствует о значительных колебаниях численности.

Убежища (по: Млекопитающие Казахстана, 1977). Норы этого грызуна до сих пор неизвестны. Одна селевиния летом 1956 г. была поймана под кустами кокпека. В радиусе 40 м от места поимки не было ни нор, ни других укрытий. Дальше находились жилые норы большой песчанки и мелкие норки, одиночно расположенные под кустиками кокпека. Вполне вероятно, что боялычная соня живёт в норах, вырытых в трещинах почвы, или под корнями кустарников. А.В. Корнеев и А.Ф. Букреев (устное сообщение: см Млекопитающие Казахстана, 1977) рассказывали о неоднократных встречах зверьков под корнями таволгоцвета при выкорчевывании кустарника на топливо. В таких местах они находили селевинию и в холодные осенние месяцы, и в первые дни установления снежного покрова (7–10 ноября).

По наблюдениям в неволе (Зверев, 1948), селевиния не рыла нор, хотя условия садка позволяли это. День зверёк проводил, забравшись под какой-нибудь лист, плоский камешек и т.п. С наступлением холодов боялычная соня вырыла неглубокую норку длиной в 38 см, куда стала прятаться на день. В другом случае при содержании в Алма-Атинском зоопарке селевиния быстро соорудила шарообразное гнездо из находящейся в углу садка грубой ваты с тремя-четырьмя входными отверстиями.

Питание. Очень мелкие коренные зубы, отсутствие на их поверхности поперечных гребней, сравнительно короткий кишечник, сильно развитые печень и поджелудочная железа свидетельствуют о приспособлении к питанию в основном животной пищей (Белослюдов, 1948; Бажанов, 1953).

Впрочем, о естественных кормах сведений очень мало. В единичных случаях в желудках боялычных сонь находили совершенно непережёванные остатки боялыча, который не служит их основным кормом (Бажанов, Белослюдов, 1939). В неволе (Зверев, 1948) селевинию кормили саранчовыми, ночными бабочками, жуками, муч-

ными червями, мокрицами, фалангами, тарантулами и другими пауками, а также мелкими ящерицами и молотым сырым мясом.

Насекомых зверёк часто поедает, не убивая. У личинок мучного хруща и кузнечиков откусывает голову или задний конец тела, внутренности вытягивает, зацепив резцами, и бросает, затем съедает насекомое. У жуков выедает все мягкие ткани и оставляет твёрдые. По сведениям Ионова (1948), у насекомых охотно съедает крупные членики лапок, голову и другие части тела, оставляя нетронутыми крылья и тонкие отделы конечностей. В течение дня соня кормилась три раза, давая по 3–7 г пищи за одно кормление. Зверьки предпочитали саранчу и кузнечиков. Охотно ели сухофрукты, от других растительных кормов отказывались. Селевинии часто пьют после еды, облизывая вату, смоченную водой, или из поилки.

За сутки селевиния съедает до 12 г червей, что составляет 67% веса её тела. При этом 25% пищи выводится в виде экскрементов, состоящих в основном из непереваренных частей тела насекомых. Экскременты селевиний в природе легко отличимы, они имеют слабоовальную форму и легко рассыпаются.

При содержании в экспедиционных условиях (Млекопитающие Казахстана, 1977) самец весом 11,5 г не поедает растения, даже самые нежные и сочные, но с жадностью ел саранчовых, слепней и мух. При кормлении умерщвлёнными мухами (весом 5 г) зверёк брал их зубами и, придерживая обеими лапками, откусывал мелкие кусочки, пока не съедал полностью. После приёма пищи соня утоляла жажду, облизывая смоченную водой вату. В другом случае соня съела 7 г кузнечиков и “выпила” 5–6 капель воды. Вообще зверёк съедал много, но мало пил. Видимо, такой режим свойствен сонне в естественных условиях. Правда, по наблюдениям Бажанова (1953), в неволе селевинии охотно пьют, особенно зимой (до 10 см³ воды в 3 приёма). Насытившись, зверёк обычно засыпает или, слегка сжавшись, некоторое время дрожит, особенно после питья, и затем забирается в гнездо.

Суточная активность. Сведения о суточной активности крайне скудны и, кроме того, противоречивы. По Ионову (1948), зверьки активны в сумерки и ранние утренние часы, когда саранчовые менее подвижны. В конце мая и середине июля зверьки добывались между 10 и 11 часами. Мусоров (1951) 17 и 19 мая отлавливал сонь в интервале 11–02 часов; Пастернак (1967) добыл

взрослого самца между 11 и 12 часами. Вместе с тем Е.Ф. Савинов (устное сообщение: см. Млекопитающие Казахстана, 1977) добыл селевинию в 24 часа 23 марта при ранне-весенних заморозках. В это время саранчёвых в активном состоянии не наблюдалось. Видимо, появление селевинии в ночное время — достаточно редкое явление. В целом эти фрагментарные данные позволяют предположительно говорить о способности боялычной сони быть активной в любое время суток, но в основном она активна в сумерки.

Спячка. Активных зверьков встречали осенью до конца сентября, а весной начиная с последней декады марта. Судя по этому, спячка селевинии длится около 5,5 месяцев.

Сроки спячки, по-видимому, частично зависят от времени активности насекомых, в частности саранчёвых, которые составляют основу питания сони. Осенью активных зверьков наблюдали в конце сентября (Мусоров, 1951). В ноябре зверьков находили под корнями таволгоцвета во время выкорчевывания кустарника. Зимой при наличии сплошного снежного покрова (с 15.XI по 15.III) следы селевинии обнаружены не были.

Весной разные исследователи добывали сонь только с начала мая. Как было отмечено выше, Е.Ф. Савинов обнаружил активного зверька в восточной части Бетпак-Далы 23 марта 1953 г., когда снег только что растаял и по ночам ещё стояли сильные заморозки. Скудость имеющихся сведений позволяет лишь предполагать, что ранней весной (март–апрель) и поздней осенью (октябрь–ноябрь) селевинии менее активны, чем летом.

Снижение активности боялычных сонь может происходить и в летние месяцы при неблагоприятной погоде. Так, в сводке “Млекопитающие Казахстана” (1977) приводятся следующие сведения. В ночь с 24 на 25 июля после сильных дождей температура воздуха понизилась до +10°. 25 июля утром соня была в состоянии лёгкого оцепенения. Лапки были холодными, шерсть взъерошилась. В тёплом помещении, отогреваясь, зверёк зашевелился, и позднее поел. В 15 часов из-за дующего похолодания соня по-прежнему была вялой, хотя и принимала пищу. Правда, находясь в сонливом состоянии, корм пережёвывала лениво, пытаясь удерживать его передними лапками, и даже засыпала во время еды. 26 июля утром, с наступлением солнечной погоды, селевиния стала активной, забегала по садку в поисках корма. Съев 7 г кол-

басы и выпив 3–4 см³ коровьего молока, зверёк заснул прямо на месте кормёжки. Постепенно сон у него стал более глубоким, дыхание замедлилось от 108 до 25 дыхательных движений в минуту. О глубоком сне у селевинии упоминает также Ионов (1948), однажды принявший спавших зверьков за мёртвых; к вечеру их активность восстановилась.

Размножение. Сведения о размножении крайне скудны. Так, беременная самка с 6 эмбрионами поймана 19 мая в окрестностях метеостанции Когашик (центральная Бетпак-Дала) (Мусоров, 1951). У самки (вес 19 г), пойманной 28 мая в восточной части Бетпак-Далы, из млечных желёз обильно выделялось молоко, в матке было 8 плацентных пятен. 11 июня в центральной части Бетпак-Далы была добыта взрослая самка (вес 21,4 г) с 7 плацентными пятнами и ещё заметно увеличенными млечными железами. У самки, пойманной 15 июня в Зайсанской котловине, было 4 крупных эмбриона (Р.А. Кубыкин, устное сообщение: см. Млекопитающие Казахстана, 1977). Более поздние сроки размножения селевинии, приводимые Соколовым (1953), сомнительны.

Количество эмбрионов в одном помёте 4–8.

Рост, развитие, линька. Молодые рождаются беспомощными — слепыми, лишёнными волосяного покрова, без зубов, но с хорошо сформировавшимися вибриссами. Ушные раковины уже большие, но сложены пополам, прижаты к голове и закрывают слуховые проходы. Ступни с маленькими мозолями, коготки на всех пальцах белые. Хвост с семью полными и тремя неполными кольцами, почти вдвое длиннее вытянутых задних конечностей (Бажанов 1953). Половая зрелость у самки наступила до того, как у неё прекратился рост тела. Беременная самка, добытая 19 мая, оказалась полувзрослой (Бажанов 1953).

При содержании в неволе обнаружилось, что линька протекает весьма своеобразно. Последовательно по всему телу якобы происходит отслаивание кусочков эпидермиса вместе с сидящими на нём волосками, причём под отслоившимся эпидермисом уже имеется густая низкая щётка быстро отрастающих новых волос (Зверев, 1940, 1948). Линька начинается на затылке, между ушей, переходит на спину и бока. Последними линяют лапки и мордочка. Весь период линьки длится около месяца. Ничего похожего у других грызунов не известно; примечательно, что эти данные в сводках либо при-

водятся в кавычках, либо не упоминаются вообще: возможно, мы имеем дело с артефактом.

Поведение. Коммуникация. Селевиния поселяется в одиночку, не образуя колоний. Ведёт оседлую жизнь.

Подвижный зверёк, передвигается медленно небольшими прыжками. Хорошо плавает. Достаточно легко лазает по тонким веткам кустарников, на которых ловит насекомых, но прыгают вертикально вверх не выше 20–25 см. Поедает добычу нередко на ветке, устроившись поперёк неё.

При появлении наблюдателя зверёк остаётся на месте неподвижным, не пытаясь убежать. Все добытые селевинии были пойманы руками. Бывали случаи, когда соня, вырываясь из рук, кусалась, но укусы были безболезненны, даже когда она висела, вцепившись зубами в палец. Потрясенные сони иногда убегают и прячутся под кусты. Перебегая от куста к кусту, зверёк может удалиться на значительное расстояние от места, где ранее отдыхал.

Селевиния довольно хорошо переносит неволю. Зверёк, привезённый из Бетпак-Далы, прожил в Алма-Атинском зоопарке больше года. Соню содержали в небольшом садке со слоем почвы в 30 см. В угол садка помещали грубую вату, из которой грызун делал себе гнездо.

Боялычная соня молчалива, лишь потревоженные зверьки издают звуки, напоминающие стрекотание сороки, иногда кузнечика или саранчи (Р.А.Кубыкин, устное сообщение: см. Млекопитающие Казахстана, 1977).

Враги. Сведения практически отсутствуют. А.А. Слудский (см. Млекопитающие Казахстана, 1977) находил остатки боялычной сони в зобу степного лурия и в желудках сарыча-курганника; В.И. Капитонов (устное сообщение, там же) обнаруживал её костные остатки в гнезде сарыча; Бондарь (1956), Гуляевская, Стогов (1983) — в погадках хищных птиц. Кости селевинии изредка встречаются на поселениях плоскочерепной полёвки, которая стаскивает к своим убежищам эти погадки (Капитонов и др., 1973).

РОД СОНИ ЯПОНСКИЕ *GLIRULUS* THOMAS, 1906

Синонимы. † *Amphidyromys* Heller, 1936

Систематика. Положение в системе семейства *Muohidae* неопределённо. Палеонтологами род либо выделяется в отдельное подсемейство вместе с некоторыми ископаемыми формами (Bruijn, 1967), либо включается в *Leithiinae* (= *Dryomyinae*) (Daams, 1981; Daams, Bruijn, 1995); в сводке Chaline, Mein (1971) этот род также выводится из общих предков с группой *Eliomys*–*Dryomys* и *Graphiurus*. Storch (1995) по комплексу признаков сближает *Glirulus* с *Muohus*, но его филогенетическая схема в отношении этих двух родов основана в основном на симплезиоморфном сходстве. По строению слухового барабана и челюстного аппарата *Glirulus* занимает обособленное положение в системе миоксид (Potarova, 2001; материалы Е.Г.П. в настоящей книге). По геномным характеристикам (Suzuki et al., 1997) масштаб различий между данным родом и родами *Dryomys* и *Muscardinus* такой же, как между *Rattus* и *Mesocricetus*, что свидетельствует о вероятной обособленности на уровне подсемейства.

Включает 7 ископаемых видов и 1 современный. Архаичные виды группируются в подрод *Amphidyromys*.

Строение. Одни из самых мелких сонь; внешний вид типичен для семейства (рис. 68). Уш-

ная раковина невелика. Ступни довольно широкие. Для волосяного покрова тела характерны относительно длинные направляющие волосы. Обволошение хвоста хорошо развито, густое. Как и у орешниковых сонь, довольно длинные верхнегубные вибриссы. Окраска спины буроватая, характерен почти чёрный довольно широкий “ремень” (единственный случай в семействе).

Череп в профиль бобовидной формы (рис. 69). Наиболее высокая точка его крыши расположена впереди заднего корня скуловой дуги. Мозговая коробка широкая. Ростральный отдел средней длины. Надрезцовый гребень предчелюстной кости умеренно высокий. Носовые кости узкие, с параллельными краями, короткие, оканчиваются сзади у переднего края верхней ветви скуловой дуги на одном уровне с лобными отростками *os praemaxillare* (рис. 176). Лобные отростки *os maxillare* заходят назад дальше этих костей. Предглазничный бугор практически не выражен. Скуловые дуги широко расставлены, в свободной части средней ширины, высоко подняты над коренными, сзади незначительно отогнуты вниз. Скуловая кость немного не доходит до слёзной кости. Массетерная площадка сциуроморфного типа, перпендикулярна плоскости рострума (рис. 19г). Верхняя ветвь скуловой дуги узкая, начинается довольно низ-

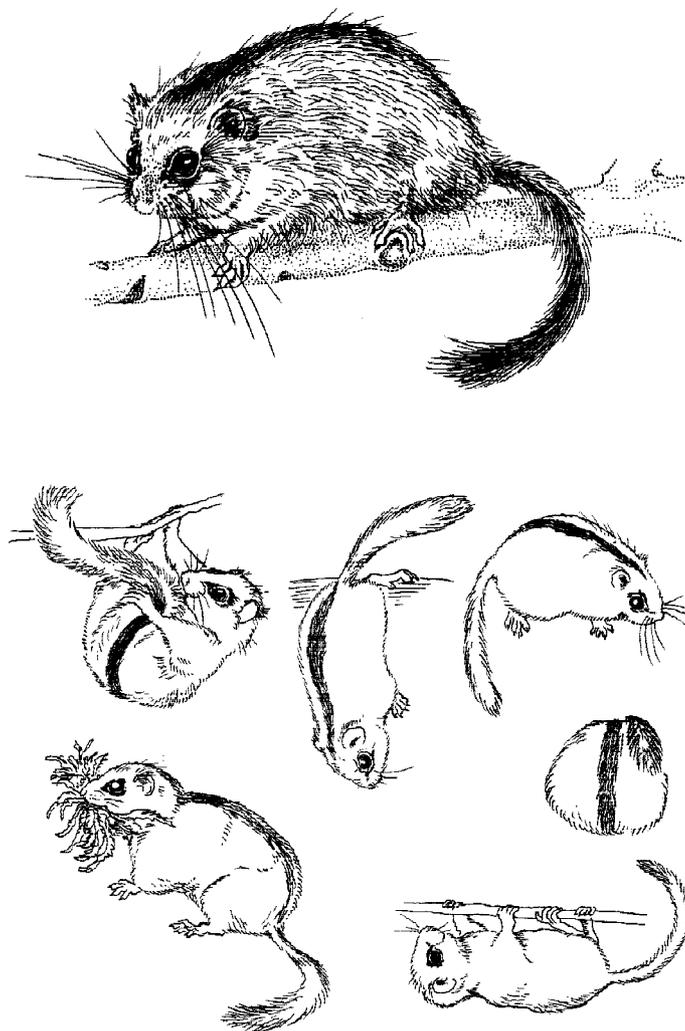


Рис. 68. Соня японская, *Glirulus japonicus* (по: Nowak, Paradiso, 1983; Minato, 1996)

ко и немного сдвинута назад относительно нижней ветви. В основании последней есть выступ, который направлен вперёд, а не вниз. Подглазничное отверстие крупное, книзу сужается.

Костное нёбо широкое, оканчивается на уровне середины M^3 . Его задний край с небольшим выступом посередине, по бокам небольшие крыловидные выросты. Зубные ряды начинаются на уровне нижней ветви скулового корня. Зарезцовые отверстия короткие. Задненёбные отверстия небольшие, расположены ближе к заднему краю нёбной кости. Крупные заднечелюстные отверстия расположены позади зубных рядов, отростки нёбной кости могут смыкаться снаружи каждого отверстия, в результате чего последние утрачивают связь с нёбно-челюстным швом и оказываются со всех сторон окружены *os palatinum*. В выстилке дна крыловидной ямки нёбная кость практически не участвует.

Крыловидная ямка плоская. Её медиальная стенка невысокая, латеральная не выражена совсем. Овальное отверстие и отверстие крылового канала крупные, далеко отстоят друг от друга. Столбик широкий и плоский, вторичные щёчное и верхнечелюстное отверстия удалены друг от друга, клинолобного отверстия нет, что говорит об отсутствии или о значительной редукции стапедиальной артерии. Орбитальное крыло алисфеноида короткое.

Чешуйчатая кость с небольшой теменной вырезкой, её затылочное крыло широкое, без отверстия, орбитальное крыло длинное, алисфеноидный отдел широкий и довольно короткий. Височная ямка небольшая, на затылочную кость не заходит и занимает лишь весьма незначительный участок межтеменной кости. *Os parietale* короткая и широкая. Единственный представитель семейства, у которого затылочная кость с длинным широким отростком, спус-

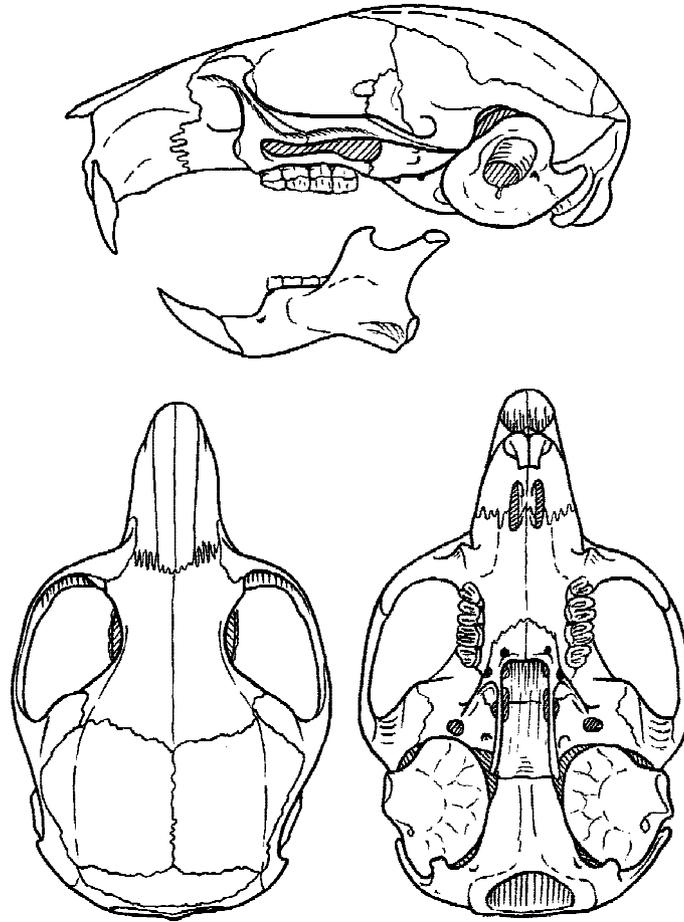


Рис. 69. Череп сони японской, *Glirulus japonicus*

кающимся вдоль заднего края затылочного крыла squamosum до трубки слухового прохода и участвующим в образовании передней ножки лямбдоидного гребня. На крышу черепа затылочная кость не выходит и потому не имеет горизонтальной пластинки.

Слуховые барабаны небольшие, по высоте занимают меньше половины мозговой коробки, сзади до *рг. jugularis* не доходят, но спереди контактируют с алисфеноидом, снизу широко расставлены. Практически весь эпитимпано-мастоидный отдел покрыт затылочным крылом чешуйчатой кости. Тимпанальный отдел не вздут, его полость разделена на множество ячеек (рис. 24в), слуховой проход узкий, вытянут в трубку. Отверстия для выхода стапедального мускула нет. В мастоидном отделе четыре дополнительных воздушных камеры, одна из которых (задняя мастоидная) не встречается у других *Муохidae*, тогда как типичная для сонь антральная камера отсутствует (рис. 26в).

Нижняя челюсть вытянута. Её тело относительно высокое, симфиз сильно сдвинут вперёд,

а подбородочное отверстие назад, начало массетерных гребней лежит на уровне контакта P_4-M_1 . Восходящая ветвь очень широкая, закрывает снаружи большую часть M_3 . Сочленовный отросток узкий, пологий и длинный. Сочленовная головка округлая, сильно сдвинута назад и умеренно высоко поднята. Венечный отросток широкий. Его вершина лежит далеко от сочленовной головки и расположена практически на одном с ней уровне или чуть выше. Угловой отросток короткий, без отверстия. Его плоскость заметно перекручена, а задний край S-образно изогнут.

Верхние резцы довольно тонкие, ортодонтные. Эмаль нижних резцов с поперечно ориентированными поясами Хантера–Шрегера, что считается архаичным признаком для семейства (Koenigswald, 1993).

Зубной ряд длинный (хоть и не в такой мере, как у *Muscardinus*). Предкоренные довольно крупные. Структура жевательной поверхности коренных (рис. 30и) построена по принципу *Dryomys*, но заметно сложнее. На верхних коренных она имеет вид гребёнки с единым цин-

гулюмом на лингвальной стороне, образованным эндолофом и протоконом, к которому под значительным углом подходят поперечные гребни. Последние практически параллельны друг другу и сильно наклонены к продольной оси зубного ряда (тениодонтия). На нижних коренных жевательная поверхность зубного ряда, как целого, очень сильно искривлена и на M_3 располагается под углом почти в 45° . Гребни на нижних коренных почти поперечные, а если и наклонены слабо назад, то в том же направлении, что и на верхних.

Головка полового члена специфична (Rosso-limo, Pavlinov, 1985) (рис. 31ж). Она цилиндрической формы, с умеренно развитым поверхностным рельефом. Парой глубоких сублатеральных борозд головка частично подразделена на вентральный и дорзальный отделы. На вентральной стороне расположены два вытянутых подушкообразных образования, на дорзальной стороне — длинный аксиальный валик. Терминальная часть головки с многочисленными продольными бороздами. Шипы на головке члена, в отличие от других сонь, отсутствуют. Строение *os penis* не описано.

Соня японская *Glirulus japonicus* (Schinz, 1845)

Синонимы. = *javanicus* Schinz, 1845 *lap. calami*; *elegans* Temminck, 1845 non Ogilby, 1838; *lasiotis* Thomas, 1880.

Систематика. Единственный вид рода.

По данным анализа рибосомальной и митохондриальной ДНК (Suzuki et al., 1997) популяции из центральной и юго-западной Японии существенно дивергировали: степень различия для соответствующих признаков составляет 2,8% и 6,5–7%. Это позволяет оценить время изоляции в приблизительно 2 млн лет.

Строение. Размеры небольшие: длина тела 65–80 мм, длина хвоста 40–55 мм. Мордочка притуплена. Ушные раковины едва выступают из меха. Волосяной покров довольно тонкий и длинный: направляющие волосы длиной около 15 мм, зверёк как бы окружён “ореолом” из тонких не очень густых волос, далеко выступающих над значительно более густой и короткой остью. Основной тон окраски верха тела (включая голову) однотонный буро-палевый. Вдоль спины от затылка до основания хвоста идёт довольно резко очерченная широкая полоса (почти “ремень”) чёрно-бурого цвета (см. рис. 68). Весь низ тела (включая горло) тёмно-пепельный

В кариотипе (Tsuchya, 1979) 46 хромосом, число плеч аутосом $NFa = 88$.

История, распространение. Род известен начиная с раннего миоцена Западной Европы, его ближайшие предки неясны: их следует искать среди *Microdyromys* (Daams, Bruijn, 1995) или *Bran-satoglis* (Meulen, Bruijn, 1982). В раннем миоцене существовал близкий род *Paraglrulus* с 2 видами (иногда считается подродом *Glirulus*); собственно *Glirulus* сформировался несколько позже, на протяжении мио-плиоцена в Европе представлен 7 видами, из которых доживший до раннего плейстоцена *G. pusillus* отличается от современного *G. japonicus* только меньшими размерами (Daoud, 1993; Bernarczyk, 1993; Nadachowski, Daoud, 1995). Один из вымерших видов (*G. lissiensis*) обнаруживает признаки приспособления к планированию (Mein, Romaggi, 1991).

Современный ареал (рис. 61б) ограничен Японскими о-вами, куда эти соня проникли, вероятно, в плиоцене (Kawamura, 1989).

Биология. Лесные обитатели, ведут строго древесный образ жизни. Преимущественно растительноядные. Зимоспящие. Размножаются до 2 раз в году, в помёте до 5 детёнышей.

с буроватым оттенком; дистальные отделы конечностей охристые. Хвост покрыт густыми волосами, удлинняющимися к концу (до 12 мм), окрашен одинаково со спиной. Верхнегубные вибриссы относительно длинные (до 35 мм), далеко заходят назад за ушную раковину.

Описание черепа, зубов, наружных мужских гениталий и кариотипа см. в характеристике рода.

Распространение. Эндемик ряда островов южной части Японского архипелага — Сикоку, Хонсю и Кюсю (Corbet, 1978) (см. рис. 61б).

Места обитания. Населяет широколиственные, хвойно-широколиственные, смешанные леса на склонах гор преимущественно на высоте 400–1880 м н.у.м. (Watanabe, 1978; Minato, Doei, 1995). Однако одна особь была поймана в коттедже на высоте 2900 м (Nowak, Paradiso, 1983).

Убежища. На день соня укрывается в дуплах деревьев; устраивает также наружные гнезда в развилках толстых ветвей у ствола; при наличии дуплянок поселяется также в них.

Для постройки гнезда используются главным образом мхи и лишайники, на них прихо-

дится в среднем около половины сухого веса гнездового материала (Watanabe, 1978; Minato, Doei, 1995). В меньшей степени применяется также древесный луб, ещё реже — свежие листья деревьев и мелкие веточки. При обследовании 21 гнезда остатков каких-либо наземных растений не было обнаружено. При постройке гнезда зверёк может использовать остатки от 1 до 22 видов растений (в среднем около 4 видов). Всего в гнездовом материале выявлено 25 видов мхов, в одних местностях преобладают Musci, в других — Hepaticae, по-видимому, в зависимости от их доступности. Обычно наружные стенки гнезда сони делают из более грубого материала — веточек и листьев, а внутренние стенки и гнездовую камеру — из мха. Количество мягкого материала больше в гнездах с детёнышами и меньше — в гнездах взрослых одиночек.

На время сезона размножения самка строит несколько гнёзд на своем индивидуальном участке (Minato, 1993). Если самку с помётом беспокоить, она строит новое гнездо и перетаскивает туда детёнышей. В условиях неволи на постройку нового гнезда зверёк тратит немного более трёх часов; в природе новое гнездо завершается в течение одной ночи. Гнездо строит только самка, самец участия в этом не принимает. При выборе места для нового гнезда соня руководствуется доступностью строительного материала: в природе материал для гнезда собирается всего в 40–60 см от последнего.

Питание. Основу рациона составляют семена и мягкие плоды деревьев, насекомые; поедает также яйца мелких воробьиных птиц. В неволе потребляет рис, орехи, сладкий картофель, фрукты, а также насекомых (Shimoizumi, 1933; Minato, 1989).

Спячка. Японская соня — типично зимоспящий вид (Shimoizumi, 1939; Obara, 1979). При содержании соня в неволе в природной обстановке (Shimoizumi, 1939) зверьки залегали в спячку и выходили из неё при температуре воздуха около +9°. Продолжительность спячки в природе в разных регионах составляет от 5 до 7 месяцев (табл. 41). Начинают залегать сони в середине октября—середине ноября, выходят из спячки в середине апреля—начале мая.

Минимальная температура тела спящей сони (измерялась во рту с помощью термометра, Shimoizumi, 1940) чуть выше 0° при температуре воздуха от 0° до –7°. При понижении температуры воздуха до –15° температура тела воз-

Таблица 41. Сроки и продолжительность спячки у японской сони

Место	Начало спячки	Конец спячки	Продолжительность
Токио	19 ноября –2 декабря	22 марта –6 апреля	4 мес.
Субасари	27 октября –3 ноября	7–18 апреля	5,5 мес.
Шимода	1–15 декабря	19–28 марта	3,5 мес.

растает до +6; при повышении температуры воздуха до +12° температура тела возрастает также до +12°.

Для спячки зверьки устраиваются в дуплах, дуплянках, отдельно стоящих деревенских домах.

Размножение. Японские сони размножаются 1–2 раза за тёплый сезон: молодые рождаются в июне–июле и в октябре (Minato, 1995, 1996). Самка спаривается с несколькими самцами, причём сначала с доминантом, потом с субдоминантами (Minato, 1999). Продолжительность беременности 30–39 дней, в среднем около 33 дней. При содержании в неволе в помёте 2–5 детёнышей, чаще всего 3–4 (Nowak, Paradiso, 1983; Minato, 1995, 1996); в природе находили до 7 детёнышей в помёте (Nowak, Paradiso, 1983).

Рост, развитие. По наблюдению в лабораторных условиях над 6 помётами (Minato, 1993, 1995), по сравнению с другими сонями у японской детёныши рождаются более развитыми. Так, при рождении у них уже явно обособлена ушная раковина; вес тела больше, чем у других соней со сходными размерами взрослых; спина покрыта прозрачным пушком; на 2-й день жизни детёныши уже способны повисать на ветке, цепляясь всеми четырьмя лапками. Соответственно, и основные вехи развития у них смещены на более ранний возраст.

Вес тела при рождении составляет 2–3 г (в среднем 2,4 г) и возрастает линейно вплоть до момента открытия глаз. Среднесуточный прирост веса на протяжении первых 2 недель составляет 0,3 г, к концу этого периода детёныши весят 6–8,5 г (в среднем 6,7 г); в возрасте 20 дней — 7,3–10,9 г (в среднем 8,3 г); в возрасте 72 дня — в среднем 24,8 г.

У новорожденных веки сросшены, черноватого цвета. Глаза открываются в возрасте от 11 до 16 дней (чаще всего на 14–15-й день). Ушная

раковина не срослена с кожей головы с самого рождения, но наружный слуховой проход закрыт. Углубление на его месте появляется на 9-й день, проход открывается на 12–15-й день.

Пальцы конечностей при рождении срослены, с крохотными коготками; подошвенные мозоли хорошо заметны. Разделение пальцев на кисти начинается на 2-й день и завершается на 8–12-й день, на ступне — на 6-й и 10–13-й дни, соответственно.

Новорождённые на спине покрыты редким бесцветным пушком, кожа по средней линии спины тёмная. В возрасте 5–8 дней вся спина покрывается короткими светло-бурыми волосами. На брюхе кожа полупрозрачная, голая, морщинистая, розоватая, сквозь неё виден кишечник; в возрасте 14–15 дней брюхо покрывается короткими сероватыми волосками. На коже конечностей тёмная пигментация появляется на 4-й день, а короткое ювенильное обволосение — на 10–11-й день.

При рождении кожа поля вибрисс красноватая, приблизительно в 2-недельном возрасте темнеет. Верхнегубные вибриссы появляются на 3-й день, сначала бесцветные, отрастают на 9-й день, в это же время кожа под ними темнеет. Карпальные вибриссы заметны уже с самого рождения, отрастают на 7-й день.

Поведенческие реакции развиваются следующим образом. Способность к переворачиванию проявляется полностью на 4-й день: время переворачивания в 3-дневном возрасте составляет 13–18 с, в 7-дневном — 2–4 с и в 10-дневном — около 1 с. В 1-дневном возрасте начинают появляться вращательные движения (вокруг вертикальной оси), в возрасте 8–12 дней они развиваются полностью (детёныши крутятся на месте с помощью задних ног), а в возрасте старше 2 недель исчезают. Попытки ползать отмечаются в возрасте 2–4 дня, на 10–12-й день некоторые детёныши пытаются неуклюже передвигаться на полувыпрямленных ногах, хотя хвост ещё волочится по субстрату; в возрасте 2 недели уже все они способны ходить. В возрасте 2 дня некоторые детёныши могут удерживаться в подвешенном состоянии на ветке, цепляясь когтями всех лап; в возрасте 5 дней это делают уже почти все; в возрасте 11–12 дней некоторые из них способны уже висеть только на задних ногах, а чуть позже — и на одной из них.

В возрасте около 3 недель появляются характерные движения груминга.

Изменение с возрастом характера вокализации вполне закономерно (Minato, Hidaka, 1999). Так называемые “групповые сигналы” появляются уже у новорождённых — высокочастотные (в значительной мере ультразвуковые), с несколькими гармониками, предположительно стимулируют защитные действия самки. Они исчезают одновременно с открытием глаз и заменяются звуками “кю-кю...”, лежащими в слышимом диапазоне. Средством общения малышей служат ещё несколько типов звуковых сигналов, в том числе чириканье и низко- и высокочастотные щелчки.

Реакция на свист впервые появляется в 2-недельном возрасте. В недельном возрасте детёныши ещё не реагируют на прикосновение к вибриссам. В 12 дней появляются первые признаки тактильной чувствительности, на 15-й день они начинают шевелить вибриссами при обследовании окружающего пространства.

Развитие внегнездовой активности происходит следующим образом. Сначала (возраст 16–19 дней, вскоре после открывания глаз) детёныши только выглядывают из гнезда. Впервые покидая гнездо (возраст 18–20 дней), они сначала ползают только по горизонтальным ветвям (одинаково хорошо и сверху, и снизу), взбираются вверх и вниз по вертикальным веткам. Затем (возраст 20–23 дня) они начинают перебираться с нижней ветки на верхнюю, привставая на задних ногах; днём позже — уже перепрыгивают, начинают при обследовании территории повисать на ветке, уцепившись только задними ногами. Всё это время детёныши предпочитают путешествовать группой, во всём копируя движения матери. На 23–24-й день жизни они вслед за матерью начинают спрыгивать вниз с ветки на ветку или на субстрат. Наконец, в возрасте 22–23 дня детёныши уже свободно бегают друг за другом по веткам, несколькими днями позже отмечаются первые назо-назальные контакты.

Молочное питание прекращается в возрасте 19–20 дней, детёныши начинают есть мягкие плоды. Один из наблюдаемых детёнышей попытался расколоть семечко подсолнуха, но безуспешно. Первые попытки ловли насекомых отмечены в возрасте 21–22 дня, способы поедания такие же, как у взрослых.

В целом в раннем постнатальном периоде индивидуального развития Minoto (1993, 1995) выделяет 5 основных этапов. Этап 1 (новорождённые): отсутствует способность к каким-либо

произвольным движениям. Этап 2 (1–11 дней): детёныши ещё не реагируют на звук, но уже способны переворачиваться, вращаться, ползать, пытаются ходить. Этап 3 (12–17 дней): быстро развиваются сенсорные и локомоторные органы, открываются глаза и уши, появляется реакция на звуки и на касание, верхнегубные вибриссы начинают двигаться; разделяются пальцы. Этап 4 (18–22 дня): детёныши начинают покидать гнездо, быстро развиваются особенности поведения, связанные с древесным образом жизни, развивается исследовательское поведение, прекращается молочное кормление. Они начинают ловить насекомых и поедать их, свисая с ветки вниз головой (как это обычно делают взрослые). Этап 5 (22–32 дня): детёныши начинают свободно играть и гоняться друг за другом в кроне дерева.

Поведение, коммуникация. Почти исключительно древесное животное (Minato, 1989, 1996). Совершенно свободно передвигается по самым тонким веточкам, подвешиваясь к ним снизу, а также по вертикальным стволам вниз головой (см. рис. 68). При необходимости может повисать на ветке, держась задними конечностями (иногда даже только одной из них): эта поза настолько обычна для взрослого зверька, что он, свесившись и схватив лежащий кусок пищи или поймав насекомое, съедает его в висячем положении (Minato, 1996). Японская соня способна, подпрыгнув вверх, зацепиться сразу всеми четырьмя лапами за ветку снизу.

При спаривании (Minato, 1999) захвата чаще всего не происходит, интромиссия и эйякуляция множественные.

Материнское поведение (Minato, 1996) выражается в перетаскивании детёнышей в случае опасности в другое гнездо: самка хватается малыша за бок, с такой ношей она может совершать прыжки до 10 см. Когда подросший детёныш находится вне гнезда, самка при опасности иногда хватается за него и затаскивает в гнездо.

Звуки, издаваемые взрослой японской соней, можно разделить на 4 группы (Minato, 1991). Самцы издают ультразвуки широкой полосы частот и краткой длительности. При агонистических контактах между самцами и самками они издают узкочастотные продолжительные сигналы. При агонистических контактах между самцами звуки широкой полосы частот, длительные, с частыми модуляциями. Сходные по характеристикам звуки издают и самки при однополюх агонистических контактах. Во время ухаживания идентифицировано до 10 разных звуковых сигналов, лежащих в звуковом и ультразвуковом диапазонах (Minato, 1999). У молодых особей удаётся идентифицировать 6 типов звуковых сигналов (Minato, Hidaka, 1999).

Паразиты. Данных о паразитофауне практически нет. Из специфичных для соневых эктопаразитов — клещей миобий подрода *Graphiurobia* (Myobiidae, *Radfordia*) с японской сони описан вид *R. gliruli* (Uchikawa, 1977).

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян Г.А. 1970. Обзор фауны блох Армянской ССР // Фауна и экология вредных беспозвоночных животных Армянской ССР // Фауна и экология вредных беспозвоночных животных Армянской ССР. Зоол. сб. (Ереван), 15: 21–49.
- Агаджанян А.К., Ербаева М.А. 1983. Позднекайнозойские грызуны и зайцеобразные территории СССР. М.: Наука. 189 с.
- Айрапетьянц А.Э. 1967. О распространении и экологии садовой сони в Ленинградской области // Вестн. Ленингр. ун-та, 21 (4): 62–69.
- Айрапетьянц А.Э. 1983. Сони. Л.: ЛГУ (Жизнь наших птиц и зверей). 191 с.
- Айрапетьянц А.Э., Сластениченко Ю.Б. 1988. Этапы постнатального онтогенеза орешниковой сони // Грызуны. Тез. докл. 7-ого Всесоюз. совещ. (Свердловск), 1: 119–120.
- Айрапетьянц А.Э., Фокин И.М. 1997. О садовой соне *Eliomys quercinus* в Ленинградской области // Редкие виды млекопитающих России и сопредельных территорий. Тез. Междунар. совещ., Москва, 9–11 апр., 1997. М. С. 5.
- Алекперов А.М. 1947. Соня полчок (*Glis glis*) как вредитель мелкого ореха-фундука в Азербайджане // Докл. Акад. наук АзербССР, 3 (7): 319–321.
- Алекперов А.М. 1952. Соня полчок (*Glis glis*) в Азербайджане // Тр. ин-та зоол. АН АзербССР, 15: 154–184.
- Алекперов А.М. 1956. Некоторые данные о размножении лесной сони (*Dyromys nitedula* Pall) в условиях Азербайджана // Докл. АН АзербССР, 12 (12): 987–992.
- Алекперов А.М. 1966. Млекопитающие юго-западного Азербайджана. Баку. 147 с.
- Алекперов А.М., Грекова В.Х. 1969. К возрастной изменчивости и линьке полчка (*Glis glis*) в северо-западной части Кавказа // Уч. зап. Азерб. ун-та., сер. биол., 11 (3): 53–59.
- Алиева Ш.Б. 1965. Материалы по фауне и экологии грызунов Нахичеванской АССР // Тр. ин-та зоол. АН АзербССР, 25 (2): 133–164.
- Алоян М.Т. 1956. Нематоды грызунов Армении // Зоол. сб. ЗИН АН АрмССР. Мат-лы по изуч. фауны АрмССР, 2: 125–170.
- Андрейко О.Ф. 1965. Некоторые результаты изучения паразитофауны сонь (Муохидае) Молдавии // Паразиты животных и растений (Кишинев), 1: 53–62.
- Аргиропуло А., Виноградов Б. 1939. О новом замечательном грызуне нашей фауне (*Selevinia paradoxa* gen. et spec. nov.) // Природа, 1: 81–83.
- Арзамасов И.Т. 1963. Эктопаразиты грызунов // Фауна и экология паразитов грызунов. Минск. 138 с.
- Арзамасов И.Т., Булыгин Р.С. 1968. Материалы по фауне гамазовых клещей Беловежской Пуши // Беловежская Пушча (Минск), 2: 160–167.
- Афанасьев А.В. 1945. Очерк фауны млекопитающих реки Бижэ (Джунгарский Ала-Тай) // Изв. КазФАН СССР, сер. зоол., 5: 24–39.
- Афанасьев А.В., Бажанов В.С., и др. 1953. Звери Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. 536 с.
- Ахумян К.С. 1956. К изучению фауны цестод грызунов Армении // Зоол. сб. ЗИН АН АрмССР. Мат-лы по изуч. фауны АрмССР, 2: 170–224.
- Бажанов В.С., Белослюдов Г.А. 1939. Новое семейство отряда грызунов // Уч. зап. КазГУ, 3 (1): 3–8.
- Барабаш-Никифоров И.И. 1957. Звери юго-восточной части Черноземного центра. Воронеж. 370 с.
- Барабаш-Никифоров И.И., Павловский Н.К. 1948. Фауна наземных позвоночных Воронежского государственного заповедника // Тр. Воронежск. гос. зап-ка, 2: 7–128.
- Белослюдов Г.А. 1948. Некоторые анатомические особенности боялычной сони // Изв. АН КазССР, 51 (7): 49–64.
- Белослюдов Г.А. 1955. Новое местонахождение селевинии // Тр. ин-та зоол. АН КазССР, 4: 238–238.
- Бёме Л.Б. 1925. К биологии и распространению некоторых грызунов Северного Кавказа // К биологии животных Сев. Кавказа. Владикавказ. С. 1–15.
- Биологические основы борьбы с вредными грызунами. 1968. Фрунзе. 241 с.
- Благосклонов К.Н. 1939. О значении дупел дятлов в лесном хозяйстве // Сб. науч. работ студентов МГУ, Зоол., 9: 70.
- Бобринский Н.А., Кузнецов Б.А., Кузякин А.П. 1965. Определитель млекопитающих СССР. М.: Просвещение. 382 с.
- Бобровский В.Н., Кудряшова Н.И. 1966. К фауне и экологии клещей краснотелок Молдавии // Паразиты животных и растений, 2: 162–166.
- Бондарь Е.П. 1956. Материалы по млекопитающим пустыни Бетпак-Дала и юго-западной части Казахского нагорья // Тр. Ср.-Азиатск. науч.-иссл. противочумн. ин-та, 3: 107–121.
- Бородина М.Н. 1960. Млекопитающие Окского заповедника // Тр. Окского зап-ка, 3: 1–28.
- Бочков А.В. 1994. Клещи подрода *Graphiurobia* рода *Radfordia* (Myobiidae) фауны России и сопредельных стран // Паразитология, 28 (5): 421–428.
- Брегетова Н.Г. 1956. Гамазовые клещи (Gamasoidea). Определители по фауне СССР..., 61. М.-Л.: Наука. 246 с.
- Брегетова Н.Г., Буланова-Захваткина Е.М., и др. 1955. Клещи грызунов фауны СССР. М.-Л.: изд-во АН СССР. 460 с.
- Бурделов А.С., Росинская О.Б. 1959. Об ареале селевинии (боялычной сони) и некоторых особенностях ее экологии // Зоол. журн., 38 (6): 942–943.
- Бурделов А.С., Трухачев Н.Н. 1977. Новые данные о селевинии // Редкие и исчезающие звери и птицы Казахстана. Алма-Ата. С. 51–56.
- Верещагин Н.К. 1949. К экологии и эпидемиологическому значению грызунов Ленкоранской низменности и горного Талыша // Тр. зоол. ин-та АН АзербССР, 13: 115–130.
- Виноградов Б.С., Аргиропуло А.И., Гептнер В.Г. 1936. Грызуны Средней Азии. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 228 с.
- Виноградов Б.С., Громов И.М. 1952. Грызуны фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 296 с.
- Виноградов Б.С., Павловский Е.Н., Флеров К.К. 1935. Звери Таджикистана, их жизнь и значение для человека. М.-Л.: изд. АН СССР. 276 с.
- Воронцов Н.Н. 1967. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск: Наука. 235 с.
- Высоцкая С.О. 1964. Блохи мелких млекопитающих закарпатской области // Паразитол. сб., 22: 153–172.
- Габуня Л.К., Бендукидзе О.Г. 1984. Мелкие млекопитающие Беломечетской (Северный Кавказ, Чокрак) и их биостратиграфическое значение // Сообщ. АН ГССР, 113 (1): 93–96.
- Гаврилов Э.И. 1965а. Привлечение птиц в плодовые сады окрестностей Алма-Аты // Тр. Казахского науч.-исслед. ин-та защиты растений, 9: 200–201.
- Гаврилов Э.И. 1965б. Опыты по привлечению насекомых птиц в горных лесах Тянь-Шаня // Новости орнитологии. Мат. Четвертой Всесоюз. орнитол. конф., 1–7 сентября 1965. Алма-Ата. С. 77–79.
- Газарян М.А. 1985. О некоторых вопросах образа жизни лесной сони (*Dyromys nitedula* Pall.) // Изв. с.-х. наук АрмССР, 7: 40–44.
- Галанцев В.П., Коротецкова Л.В. 1980. О динамике сердечного и дыхательного ритмов в постнатальном онтогенезе орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius*) // Зоол. журн., 59 (10): 1530–1535.
- Гамбарян П.П., Араkelова Е.С. 1973. Особенности строения стигмателы стопы у сонь (Rodentia, Glirinae) // Зоол. журн., 52 (1): 104–110.
- Гвоздак А.А., Симочко М.Д. 1977. Соня орешниковая (*Muscardinus avellanarius* L.) — конкурент мелких дуплогнездных птиц // Вестн. зоол., 3: 88–89.
- Гептнер В.Г. 1932. Соня-полчок. Сер. “Пушные звери СССР”, №16. М.-Л.: Внешторгиздат. 36 с.
- Гептнер В.Г. 1960. О нахождении мышевидной сони (*Myomimus personatus* Ogn., Mammalia, Muoixidae) в Болгарии // Зоол. журн., 39 (5): 786.

- Гиренко Л.Л., Литвиненко Е.Ф. 1971. Находка садовой сони (*Eliomys quercinus* L, 1766) на Украине // Вестн. зоол., 1: 46–51.
- Голодушко Б.З. 1959. Материалы по кольцеванию лесной сони в заповеднике “Беловежская Пуца” // Миграции животных (М.), 1: 186–189.
- Голодушко Б.З., Падутев Е.Е. 1961. Материалы по экологии лесной сони Беловежской Пуши // Фауна и экология наземных позвоночных Белоруссии (Минск): 49–70.
- Гольцмайер Г.К. 1934. Некоторые данные по распределению млекопитающих в присурских лесах автономной Чувашской ССР // Уч. зап. Казанск. гос. ун-та им. В.И. Ульянова-Ленина, 94, Зоол., 2: 143–173.
- Горбачев С.Н. 1915. Млекопитающие Орловской губернии по новым данным 1910–1914 года // Материалы к познанию природы Орловской губернии (Орел–Киев), 21: 1–13.
- Графодатский А.С., Фокин И.М. 1993. Сравнительная цитогенетика Gliridae (Rodentia) // Зоол. журн., 72 (11): 104–112.
- Грекова В.Х. 1972. Материалы по экологии и систематике полчков (*Glis glis*) в западном Предкавказье // Некоторые вопросы соврем. естествозн (Ростов-на Дону): 378–386.
- Грекова В.Х. 1988. Особенности стационального распределения и динамика численности полчка в северо-западной части Кавказа // Ресурсы живот. мира Сев. Кавказа. Тез докл. науч.-практ. конф., 19–22 апр., 1988. Ставрополь. С. 51–53.
- Громов И.М., Ербаева М.А. 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб.: Наука, 520 с.
- Гуляевская Н.С., Стогов И.И. 1983. Распространение селевинии западнее реки Сарысу // Редкие млекопитающие СССР и их охрана. Мат. III Всесоюз. совещ. М. С. 58.
- Давыдов Г.С. 1964. Грызуны северного Таджикистана. Душанбе: изд. Акад. Наук. 272 с.
- Давыдов Г.С. 1984. Распространение и экология лесной сони (*Dryomys nitedula* Pallas, 1779) в Таджикистане // Изв. АН ТаджССР. Отд. биол. наук., 2: 55–60.
- Даль С.К. 1954. Животный мир Армянской ССР. Т. I. Позвоночные животные. Ереван. 415 с.
- Данилович А.П. 1950. К экологии лесной сони на Украине // Природа, 8: 71–72.
- Донауров С.С., Попов В.К., Хонякина З.П. 1938. Соня-полчок в районе Кавказского государственного заповедника // Тр. Кавказского гос. зап-ка. Вып. I. М. С. 227–280.
- Дунаева Т.Н. 1954. Экспериментальное исследование туляремии у диких животных (грызунов, хищных, насекомых) как основа изучения природных очагов этой инфекции // Зоол. журн., 33 (2): 296–318.
- Дылько Н.И. 1963. Паразиты крови грызунов // Фауна и экология паразитов грызунов (Минск): 3–52.
- Езеркас Л.И. 1961. Посторонние обитатели дуплянок в лесах Литовской ССР и их влияние на птиц-дуплогнезников // Экология и миграции птиц Прибалтики. Тр. IV Прибалтийской орнитол. конф., Рига, июль–август, 1960 г. С. 123–128.
- Елпатьевский В.С., Ларина Н.И., Голикова В.Л. 1952. Видовой состав и экологическое размещение лесных и степных грызунов на трассе государственной лесной полосы Саратов-Камышин // Уч. зап. Сарат. ун-та, 29: 395–413.
- Ефремов П.Г. 1957. Животные лесов и полей (Природа Марийской АССР). Йошкар-Ола. С. 157–177.
- Заблочкая Л.В. 1957а. Материалы по экологии основных видов мышевидных грызунов Приокско-Террасного заповедника и смежных лесов // Тр. Приокско-Террасного гос. зап., 1: 170–241.
- Заблочкая Л.В. 1957б. Фауна мышевидных грызунов в различных типах леса левобережья широтного течения р. Оки // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 62 (4): 19–36.
- Замский С.И. 1964. Питание гамазовых клещей *Eulaelaps stabularis* (C.L. Koch) и *Haemolaelaps glasgowi* (Ew.) (Laelaptidae), обитающих в норах мышевидных грызунов // Эктопаразиты (фауна, биология и практическое значение), 4: 259–283.
- Зверев М.Д. 1940. Новый зверек в нашей фауне — пустынная соня // Природа, 10: 78–79.
- Зверев М.Д. 1948. Наблюдения над боялычной соней (боялычной мышью) в неволе // Тр. Алма-Атинского зоопарка, 1: 65–72.
- Земская А.А. 1973. Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. М.: Медицина. 167 с.
- Золотарев Н.А. 1935. К вопросу о кокцидиях пушных зверей // Сб. работ Дагестанского протозоологического науч.-иссл. опорного пункта Северо-Кавказской ВОС ДагССР, 1: 107–120.
- Зыков А.Е. 1987. Новая находка закаспийской мышевидной сони (*Myomimus personatus* Ognev) на территории СССР // Вестн. зоол., 1: 80.
- Иванова Г.И. 1962. Сравнительная характеристика питания лисицы, барсука и енотовидной собаки в Воронежском заповеднике // Мат. по фауне и экологии животных. Уч. зап. Моск. пед. ин-та им. В.И. Ленина: 210–256.
- Иванова Т.М. 1966. О роли лесных соней в биоценозе // Охрана и рациональное использование ресурсов дикой живой природы. Мат. научно-метод. конф., 18–22 апр., 1966 г. Алма-Ата. С. 118–120.
- Иванова Т.М. 1973. Размножение лесной сони в Алма-Атинской плодовой зоне // Вестн. с.-х. науки Казахстана, 17: 52–56.
- Измайлов И.В. 1940. Фауна птиц и млекопитающих Хоперского государственного заповедника // Тр. Хоперского гос. зап-ка, 1: 89–172.
- Ионов М.Н. 1948. Наблюдения над боялычной соней в Бетпак-Дала // Изв. АН КазССР, сер. зоол., 51 (7): 124–126.
- Иофф И.Г., Микулин М.А., Скалон О.И. 1965. Определитель блох Средней Азии и Казахстана. М.: Медицина. 370 с.
- Иофф И.Г., Скалон О.И. 1954. Определитель блох Восточной Сибири, Дальнего Востока и прилегающих районов. М.: Медгиз. 275 с.
- Исаева Э.В. 1963. К фауне блох (Suctoria) Азербайджана // Докл. АН АзербССР, 19 (6): 79–81.
- Исаева Э.В. 1971. Обзор фауны блох (Siphonaptera) Азербайджана // Проблемы особо опасных инфекций, 1 (17): 177–195.
- Исмагилов М.И. 1957. Наблюдения над селевинией // Изв. АН КазССР, сер. биол., 2 (14): 77–82.
- Исмагилов М.И. 1961. Экология грызунов Бетпак-Далы и южного Прибалхашья. Алма-Ата. 368 с.
- Кадацкий Н.Г. 1964. Грызуны Талыша и Ленкоранской низменности и их распределение по ландшафтно-географическим районам // Зоол. журн, 43 (11): 1693–1707.
- Калабухов Н.И., Раевский В.В. 1930. Млекопитающие Донецкого округа Северо-Кавказского края // Изв. Северо-Кавказской краевой станции защиты растений, 5: 129–148.
- Камнев П.И., Жерновов И.В., Скворцов Г.Н. 1962. Новая находка мышевидной сони в Западном Копет-Даге // Зоол. журн., 41 (2): 217.
- Капитонов В.И., Спивакова А.В., Кубыкин Р.А. 1973. Новые данные о распространении пятипалого карликового тушканчика и селевинии в Казахстане // Редкие виды млекопитающих фауны СССР и их охрана (М.): 58.
- Капланов Л.Г., Раевский В.В. 1928. Материалы к фауне млекопитающих центрально-промышленной области // Тр. Гос. музея Центр.-промыш. обл. (М.), 5: 19–21.
- Карасев Н.Ф. 1972. Экологический анализ гельминтофауны млекопитающих Березинского заповедника // Березинский зап-к (Минск), 2: 159–181.
- Кесслер К.Ф. 1850. Животные губерний Киевского учебного округа. Часть систематическая. Животные млекопитающие. Киев: унив. типогр., 88 с.
- Кириков С.В. 1952. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. Свердловск: Изд-во АН СССР, 410 с.
- Кириенблат Я.Д. 1949. Материалы к гельминтофауне грызунов Грузии // Тр. зоол. ин-та АН ГрузССР, 8: 318–331.
- Ковшарь А.Ф., Янушко П.А. 1965. Новые данные о млекопитающих заповедника Аксу-Джабаглы // Тр. гос. зап-ка Аксу-Джабаглы, 2: 203–236.
- Колошев И.И. 1953. Краткий очерк фауны грызунов Закарпатской области // Науч. зап. Ужгородского гос. ун-та, сер. биол., 8: 143–158.
- Константинов А.И., Мовчан В.Н. 1985. Звуки в жизни зверей. “Жизнь наших птиц и зверей”, вып. 7. Л. 303 с.
- Королькова Г.Е. 1961. Привлечение насекомоядных птиц в лесные полосы, в байрачные и островные леса // Сообщ. лаб. лесоведения. АН СССР, 3: 33–45.

- Коротецкова Л.В. 1977. Звуковые реакции семейства сонь (Myomidae) // Зоол. журн., 56 (4): 602–610.
- Коротецкова Л.В. 1984. Опознавание орешниковой соней некоторых типов акустических коммуникационных сигналов // Развитие фундам. и прикл. исслед. Секц. биол. Л.: ЛГУ. С. 101–106.
- Коротецкова Л.В., Галанцев В.П. 1979. Электрокардиографическое исследование динамики сердечного ритма в постнатальном периоде у орешниковой соней // Пробл. сравн. электрокардиол. Тез. докл. Всес. симпози. по сравнит. электрокардиол., Сыктывкар, 1979. Сыктывкар. С. 174.
- Коротецкова Л.В., Мовчан В.Н. 1990. Классификация видоспецифических звуковых коммуникационных сигналов грызунами семейства соневых Gliridae // Нерв. система., 29: 75–88.
- Коротецкова Л.В., Семенова О.Г. 1988. Звуковая сигнализация и агонистическое поведение у орешниковой соней // Коммуникатив. механизмы регулирования популяц. структуры у млекопитающих. Всес. совещ. (М.): 50–53.
- Косолапова Г.Я., Новикова Т.М. 1965. Фауна гнезд лесной соней на юго-востоке Казахстана // Вест. с.-х. науки (Алма-Ата), 9: 93–96.
- Котов В. 1957. Промысел пушных зверей // Охота и охот. хоз-во, 9: 13.
- Кошкина Т.В., Дубина М.А. 1951. Привлечение насекомоядных птиц путем развешивания дуплянок в Воронежском заповеднике // Охрана природы, 13: 35–44.
- Крамеров Д.А. 1999. Доказательство филогенетической близости семейств соневых и белчиных, основанное на изучении короткого ретропозона V1-d1d // Докл. РАН, 364 (2): 277–280.
- Красовский Д.Б. 1932. Материалы к познанию фауны наземных позвоночных Рутульского кантона Дагестанской АССР // Изв. 2-ого Сев.-Кавк. пед. ин-та, 9: 185–218.
- Кубранов А.К., Калабин С.Л., Молодова Н.В. 1990. Мышевидная соня (*Myomimus personatus* Ognev, 1924) в Центральном Копетдаге // Изв. АН ТуркмССР, сер. биол., 1: 75.
- Кудряшова Н.И. 1998. Клещи краснотелки (Acariformes, Trombiculidae) Восточной Палеарктики // Сб. трудов Зоологического музея МГУ, 39: 3–342.
- Кузнецов Б.А. 1948. Млекопитающие Казахстана // Мат. к познанию фауны и флоры СССР ..., нов. сер., зоол., 13 (28): 1–224.
- Кузнецов Б.А. 1952. Фауна млекопитающих Молдавии // Изв. Молдав. фил. АН СССР, 4–5 (7–8): 111–145.
- Куликова Е.А. 1940. О соне и лесной мышши в орехово-яблоневых лесах Ферганы // Тр. Узб. зоол. сада (Ташкент), 2: 82–86.
- Кубранов А.К., Калабин С.Л., Молодова Н.В. 1990. Мышевидная соня (*Myomimus personatus* Ognev, 1924) в Центральном Копетдаге // Изв. АН СССР, сер. биол., 1: 75.
- Коротецкова Л.В., Семенова О.Г. 1988. Звуковая сигнализация и агонистическое поведение у орешниковой соней // Коммуникатив. механизмы регулирования популяц. структуры у млекопитающих. Всес. совещ. (М.): 50–53.
- Лабзин В.В. 1985. Паразитирование на млекопитающих // В кн.: Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina, Ixodidae). Л.: Наука. С. 291–306.
- Лавров Л.С. 1953. Рукокрылые Воронежского заповедника и их привлечение // Тр. Воронежского зап.-ка, 4: 155–156.
- Лавров Н.П. 1958. Пушные ресурсы Краснодарского края // Бюлл. науч.-тех. информ. науч.-иссл. ин-та животного сырья и пушнины, 1: 17–26.
- Ланге А.Б. 1959. Новый вид гамазоидных клещей *Ornithonyssus pavlovskii* sp.n. (Gamasoidea, Dermanyssidae) с орешниковой соней из южных Карпат // Зоол. журн., 38 (3): 483–485.
- Лихачев Г.Н. 1953. Наблюдения над размножением мухоловки-пеструшки в искусственных гнездовьях // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 58 (2): 23–34.
- Лихачев Г.Н. 1954а. Размножение и численность орешниковой соней // Зоол. журн., 33 (5): 1171–1182.
- Лихачев Г.Н. 1954б. Характер использования орешниковой соней птичьих искусственных гнездовий // Третья экол. конф. Тез. докл. Ч.IV (Киев): 194–198.
- Лихачев Г.Н. 1955. Время пробуждения и характер кочевки орешниковых соней // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 60 (4): 123–124.
- Лихачев Г.Н. 1965. Материалы по суточной активности и летней спячке орешниковой соней // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 70 (2): 5–17.
- Лихачев Г.Н. 1966а. Размножение орешниковой соней на юге Московской области // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 71 (1): 32–42.
- Лихачев Г.Н. 1966б. Структура популяции орешниковых соней // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 71 (5): 18–29.
- Лихачев Г.Н. 1967а. Территориальное размещение орешниковых соней // В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 79–90.
- Лихачев Г.Н. 1967б. Заселение искусственных гнездовий орешниковой соней (*Muscardinus avellanarius* L.) // В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С. 67–79.
- Лихачев Г.Н. 1967в. Изменение веса орешниковых соней в течение года // В кн.: Экология млекопитающих и птиц. М.: Наука. С.90–101.
- Лихачев Г.Н. 1971. К биологии орешниковой соней // Тр. Приокско-Террасного гос. запов., 5: 160–175.
- Лобачев Ю.С. 1964. Новые места нахождения тяньшанской мышовки и лесной соней // Тр. ин-та зоол. АН КазССР, 23: 216–217.
- Лозан М.Н. 1959. Материалы по экологии соней Молдавской ССР // Изв. Молд. фил. АН СССР, 8 (62): 69–76.
- Лозан М.Н. 1960. Постэмбриональное развитие орешниковой соней (*Muscardinus avellanarius* L.) // Тр. ин-та биол. Молд. фил. АН СССР, 1: 137–140.
- Лозан М.Н. 1961. Определение возраста лесной (*Dyromys nitidula* Pall.) и орешниковой (*Muscardinus avellanarius* L.) // Зоол. журн., 40 (11): 1770–1743.
- Лозан М.Н., Белик Л.И., Самарский С.Л. 1987. Пространственно-этологическая структура популяции полчка (*Glis glis*) // Изв. АН МолдССР, сер. биол. и хим., 3: 42–46.
- Лозан М., Белик Л., Самарский С. 1990. Соня (Gliridae) Юго-Запада СССР. Кишинев: Штиинца, 146 с.
- Лозан М.Н., Егоров В.И. 1960. Материалы по распространению и биологии орешниковой соней в Молдавии // Тез. 2 науч. конф. молодых ученых Тираспольского пед. ин-та: 36–37.
- Лукшевич Э.В. 1981. Экспериментальное изучение избирательности питания орешниковой соней (*Muscardinus avellanarius* L.) // Природа и музей (Рига): 53–59.
- Михалоп О.Н. 1956. Грызуны палеской низины // Весті Акад. Навук Беларускай ССР. Сер. біял. навук, 4: 89–102.
- Макарчук П.Е. 1973. О нахождении садовой соней (*Eliomys quercinus* L.) на территории Ровенской области // Вестн. зоол., 1: 77–78.
- Маринина Л.С., Орлов Н.Л., Сорокина Н.А. 1987. О находке мышевидной соней (*Myomimus personatus* Ognev, 1924) на Малом Балхане // Изв. АН Турк ССР, сер. биол. наук, 1: 72.
- Медицинская териология: грызуны. 1979. М.: Наука. 330 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. Издание четвертое. СПб, 221 с.
- Мейер М.Н., Схоль Е.Д. 1955. Эколого-фаунистический очерк млекопитающих Варташенского района Азербайджанской ССР // Уч. зап. Ленингр. гос. ун-та, 181. Сер. биол. наук, 38. Зоология позвоночных: 104–121.
- Меландер В.А. 1930. Материалы для изучения фауны млекопитающих юго-восточной части БССР // Науч. зап. Смоленского гос. ун-та, 6 (1): 1–32.
- Меландер В.А., Зубарь К.Р., Граве Г.А. 1935. Млекопитающие Западной области (Животный мир Западной области). Смоленск, 368 с.
- Меркушева И.В. 1963. Гельминты грызунов // Фауна и экология паразитов грызунов (Минск): 53–137.
- Минин Н.В. 1940. Сравнительные данные о летальном действии низких температур на гетеро- и гомойотермных грызунов // Зоол. журн., 19 (1): 56–61.
- Мирзоева М.Н. 1956. Материалы по фауне блох Грозненской области // Тр. науч.-иссл. противочумного ин-та Кавказа и Закавказья, 1: 1–470.
- Млекопитающие Казахстана, т. 1 (грызуны). 1977. Алма-Ата: Наука, 536 с.
- Млекопитающие Киргизии. 1972. Фрунзе: Илим, 463 с.

- Млекопитающие фауны СССР, т. 1. 1963. М.: Изд. АН СССР, 638 с.
- Мовчан В.Н. 1980. Слух и акустическая сигнализация в пределах отряда грызунов // Грызуны. Мат. 5 Всес. совещ., Саратов, 1980. М. С. 238–240.
- Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В. 1983. Акустическая сигнализация орешниковой сони *Muscardinus avellanarius* (Rodentia, Muoxidae) // Зоол. журн., 62 (10): 1547–1558.
- Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В. 1984. Ведущие структурные признаки акустических сигналов дискомфорта детенышей орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius* L.) // Вестн. ЛГУ, 15: 66–73.
- Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В. 1985. Оценка частотных и временных параметров акустических сигналов представителями семейства сонь (Gliridae) // Вестн. ЛГУ, 24: 84–87.
- Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В. 1987. Восприятие соней *Muscardinus avellanarius* последовательностей коротких частотно-модулированных звуков // Журн. эволюц. биохимии и физиол., 23 (5): 635–641.
- Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В. 1987. Ознакомление орешниковой соней *Muscardinus avellanarius* (Rodentia, Gliridae) акустических сигналов, сопровождающих агонистическое поведение // Зоол. журн., 66 (9): 1363–1374.
- Мовчан В.Н., Коротецкова Л.В., Калинина Н.М. 1983. Акустическое поведение сонь // Поведение животного в сообществах. Мат. 3 Всес. конф. по поведению животных, т. 2 (М.): 26–28.
- Морозов Ю.Ф. 1958. Материалы по гельминтофауне грызунов и насекомоядных Беловежской Пуши // Тр. заповед.-охот. хоз. Беловежская Пуша (Минск), 1: 151–175.
- Морозова-Турова Л.Г. 1938. Млекопитающие Мордовского заповедника // Фауна Мордовского гос. зап.-ка. М.: Комитет по запасам при Президиуме ВЦИК. С. 16–40.
- Мусаев М.А., Вейсов А.М. 1961. Новый вид кокцидий из сони полчка *Glis glis* (Linnaeus, 1766) // Докл. АН АзербССР, 17 (11): 1085–1088.
- Мусоров М.А. 1951. Новые данные о боялычной соне // Изв. АН КазССР, 105. Сер. зоол., 10: 136–137.
- Никамбаева Т.С., Салихбаев И.К. 1974. Некоторые данные биологии лесной сони, лесной мыши и туркестанской крысы долины реки Аксат // Узбекский биол. журн., 2: 49–50.
- Никольский В.С., Молоков М.И. 1975. Новая находка мышевидной сони (*Myomimus personatus*) в Западном Копет-Даре // Зоол. журн., 54 (10): 1583–1585.
- Оболенский С.И. 1927. Грызуны правого берега Нижнего Поволжья // Мат. к познанию фауны Нижнего Поволжья (Саратов), 1: 1–26.
- Оганджян А.М. 1970. Материалы по фауне и зональному распределению гамазовых клещей в Армянской ССР // Фауна и экология вредных беспозвоночных животных Армянской ССР. Зоол. сб. (Ереван), 15: 81–117.
- Огнев С.И. 1924. Замечательный зверек // Природа и охота на Украине (Харьков), 1–2: 115–116.
- Огнев С.И. 1940. Млекопитающие центрального Тянь-Шаня (Зайлиского и Кунгей Алатау) // Мат. к познанию фауны и флоры СССР, изд. Моск. об-вом испыт. прир., нов. сер., отд. зоол., 3 (18): 42–46.
- Огнев С.И. 1947. Звери СССР и прилежащих стран, т. 5. М.-Л.: изд-во АН СССР, 809 с.
- Огнев С.И., Воробьев К.А. 1923. Фауна наземных позвоночных Воронежской губернии. М.: Новая деревня, 254 с.
- Огнев С.И., Гептнер В.Г. 1929. Млекопитающие среднего Копет-дага и прилежащей равнины // Тр. науч.-иссл. ин-та зоол. Моск. ун-та, 3 (1): 1–131.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. 1979. М.: Наука, 272 с.
- Соколов В.Е., Орлов В.Н. 1990. Определитель млекопитающих Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 351 с.
- Орловская О.М. 1965. Краснотелковые клещи (Trombiculidae) западных областей Украины // Зоол. журн., 44 (11): 1723–1725.
- Павлинов И. Я. 1988. Эволюция мастоидного отдела слухового барабана у пустынных грызунов // Зоол. журн., 67 (5): 739–750.
- Павлинов И. Я., Яхонтов Е.Л., Агаджанян А.К. 1995. Млекопитающие Евразии. I. Rodentia. М.: изд. МГУ, 240 с.
- Павлинов И.Я., Россолимо О.Л. 1998. Систематика млекопитающих СССР. Дополнения. М.: изд. МГУ, 188 с.
- Павловский Е.Н. 1943. Лесная соня (*Dryomys nitedula* Pallas) как возможный резервуар вируса клещевого возвратного тифа // Докл. АН СССР, 39 (7): 314–316.
- Пастернак Е.П. 1967. Находка селевинии в Зааралье // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 72 (1): 140–141.
- Першаков А.А. 1937. Фауна Марийской АССР // Поволжский лесотехнический ин-т, сб. тр.: 124–131.
- Петров В.С., Курдова Л.Г. 1961. К орнитофауне окрестностей озера Абрау // Тр. Новороссийской биол. станции (Ростов): 137–141.
- Петрусенко О.А., Коваль Л.Ф. 1993. Попередня оцінка значення вовків (Muoxidae) в лісових екосистемах правобережжя Лисостепу України // Підсумки 70-річної діяльності Канів. зап. та перспективи розвитку заповідної справи в Україні. Матер. конф., Канів, вересень, 1993 (Канів): 151–152.
- Пешев Ц., Динев Т., Ангелова В. 1960а. *Myomimus personatus* (сем. Muoxidae) — новый вид гризач за фауната на Европа // Изв. на Зоол. ин-т. (София), 9: 305–313.
- Пешев Ц., Динев Т., Ангелова В. 1960б. *Myomimus personatus* Ogn. (Mammalia, Muoxidae) — новый грызун для фауны Болгарии // Зоол. журн., 39 (5): 784–785.
- Пивоварова Е.П. 1956. Распределение по биотопам, питание и лесохозяйственное значение мышевидных грызунов Беловежской Пуши // Уч. зап. Моск. гор. пед. ин-та, 61 (4–5): 305–383.
- Писарева М.Е. 1955. Грызуны байрачных лесов и прилегающих к ним сельскохозяйственных угодий // Сб. работ биол. ф-та Днепропетровского гос. ун-та (Харьков), 51: 67–82.
- Померанцев Б.И. 1935. К вопросу о происхождении клещевых очагов в Ленинградской области // В кн.: Вредители животноводства. М.-Л.: 32–110.
- Попов В.А. 1960. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань. 468 с.
- Потапова Е.Г. 1988. К проблеме целостности формы (на примере изучения специфики черепа полевок Microtinae и песчанок Gerbillinae (Rodentia) // В кн.: Актуальные проблемы морфологии и экологии высших позвоночных, ч. 2. М.: 159–180.
- Потапова Е.Г. 1998. Пути преобразования костного среднего уха тушканчикообразных Dipodoidea (Rodentia) // Зоол. журн., 77 (1): 80–87.
- Потапова Е.Г. 1993. Череп и челюстной аппарат // В кн.: Ондатра: морфология, систематика, экология. М.: Наука. С. 96–112.
- Потапова Е.Г. 2000. Строение и морфологическое разнообразие нижней челюсти тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea) // Зоол. журн., 79 (8): 1–17.
- Ралль Ю.М. 1953. Млекопитающие и низшие наземные позвоночные Ростовской области // Уч. зап. Ростовского гос. ун-та, 19. Тр. биол.-почв. ф-та, 3: 115–126.
- Рейтблат А.Г. 1964. О фауне гамазовых клещей (Gamasoidea, Parasitiformes) Ставропольского края // Эктопаразиты (фауна, биология и практическое значение), 4: 244–258.
- Розанов М.П. 1935. Млекопитающие Памира // Мат. по млекопитающим и птицам Памира. Таджикская комплексная экспедиция 1932 г., 32: 34–60.
- Россолимо О.Л. 1971. Изменчивость и таксономия лесной сони (*Dryomys nitedula* Pallas) // Зоол. журн., 50 (2): 247–258.
- Россолимо О.Л. 1976а. Новый вид мышевидной сони — *Myomimus setzeri* (Mammalia, Muoxidae) из Ирана // Вестн. зоол., 4: 51–53.
- Россолимо О.Л. 1976б. Систематическое положение мышевидной сони *Myomimus* (Mammalia, Muoxidae) из Болгарии // Зоол. журн., 55 (10): 1515–1525.
- Ротшильд Е.В. 1958. Истребление грызунами непарного шелкопряда в очаге массового размножения // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 63 (4): 129–130.
- Рудышин М.П. 1960. Соня полчок — вредитель лесов // Лесное хоз-во, 8: 38.
- Саакян М.С. 1964. Фауна грызунов северо-восточной Армении // Тр. Арм. противочум. станции, 3: 329–346.
- Сазонова О.Н. 1960. Блохи мелких млекопитающих и птиц района Рыбинского водохранилища // Зоол. журн., 39 (4): 546–552.
- Самарский А.С., Самарский С.Л. 1980. Некоторые вопросы экологии сони-полчка *Glis glis* в условиях лесостепной Украины // Экология, 1: 105–107.

- Самарский С.Л., Билык Л.И., Козлов А.З. 1983. О поведении лесной сони в период размножения // Прикладная этология. Мат. 3-й Всес. конф. по поведению животных (М.), 3: 235–236.
- Самарский С.Л., Самарский А.С. 1979. Размножение лесной сони в условиях Среднего Приднепровья // Экология, 3: 96–98.
- Сартбаев С.К. 1975. Эктопаразиты грызунов и зайцеобразных Киргизии. Фрунзе. 210 с.
- Сатунин К.А. 1905. Обзор млекопитающих Закаспийской области // Зап. Кавказск. отд. Геогр. общ., 25: 55 (дополнение).
- Сатунин К.А. 1920. Млекопитающие Кавказского края, т. II. Тифлис. 223 с.
- Свириденко П.А. 1957. Запасание корма животными. Киев: изд-во АН УССР. 156 с.
- Свириденко П.А. 1968. О постэмбриональном развитии лесной сони (*Dryomys nitedula* Pall.) // Вестн. зоол., 4: 84–86.
- Семенов С.М. 1956. Лесная соня как истребитель птиц в искусственных гнездовьях // Пути и методы использования птиц в борьбе с вредными насекомыми (М.): 101–102.
- Серганин И.Н. 1955. Млекопитающие Белорусской ССР. Минск. 311 с.
- Серганин И.Н. 1961. Млекопитающие Белоруссии. Минск. 318 с.
- Силантьев А.А. 1898. Обзор мышеподобных млекопитающих средней и южной России. Ст.-Петербург: М.З. и Г.И. департаменты земледелия. 156 с.
- Сластionenко Ю.Б. 1990. Материалы по материнскому поведению и постнатальному развитию орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius* L.) // Исслед. по зоол. позвоночных. Тр. ЗИН АН ССР, 213: 143–150.
- Слоним А.Д. 1952. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.–Л. 327 с.
- Смирнов П.К. 1964. О суточной активности лесной сони // Вест. Ленингр. ун-та., 9. Сер. биол., 2: 125–127.
- Снигиревская Е.М. 1947. Грызуны Башкирского заповедника // Тр. Башкир. гос. зап-ка (М.), 1: 3–28.
- Соколов В.Е. 1973. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука. 487 с.
- Соколов С.С. 1953. О размножении селевинии // Уч. зап. Алма-Атинского гос. пед. ин-та, сер. ест.-геогр., 4: 145–146.
- Соколова Л.В. 1928. Заметки по биологии некоторых вредных позвоночных Средней Азии. II. Биологические наблюдения над туркестанской соней (*Dryomys angelus* Thomas) летом 1926 и 1927 гг. // Узбекск. опытн. станция защиты раст. (Ташкент), 12: 6–9.
- Сокур J. T. 1952. Господарське значення ссавців Закарпатської області і шляхи їх використання // Збірник праць зоологічного музею (Львів), 25: 35–45.
- Сокур J. T. 1960. Ссавці фауни України та їх господарське значення. Київ. 211 с.
- Соснина Е.Ф. 1949. Паразиты сони-полчка *Glis glis caspicus* Satun. в Кавказском государственном заповеднике // Уч. зап. Лен. гос. ун-та, 101. Сер. биол. наук, 19: 128–144.
- Соснина Е.Ф. 1955. Заметки по экологии и вертикальному распространению лесной сони на Гиссарском хребте (Таджикистан) // Тр. АН ТаджССР, 33: 16–176.
- Соснина Е.Ф., Высоцкая С.О., Марков Г.Н., Атанасов Л.Х. 1965. Хищные клещи сем. Bdellidae (Acarina, Prostigmata) из гнезд грызунов Болгарии // Фаунистика и экология животных. Тр. Зоол. ин-та, 35: 272–287.
- Спангенберг Е.П. 1925. К биологии лесной сони (*Dryomys nitedula obolenskii* Ognev) // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., нов. сер., 33 (3–4): 25–30.
- Спангенберг Е.П. 1929. Соня-полчок // Пушное дело, 10 (44): 34–40.
- Спангенберг Е.П. 1935. Соня-полчок *Glis glis* L. // Тонкопалый суслик, соня-полчок, слепыш, бурундук (М.–Л.): 36–70.
- Страутман Ф. J., Татаринов К.А. 1949. Материалы до фауны хребтных тварин криволеіся східних Карпат // Наукові записки (Львів), 16. Сер. біологічна, 5: 121–152.
- Строганов С.У. 1936. Фауна млекопитающих Валдайской возвышенности // Зоол. журн., 15 (3): 520–559.
- Тагильцев А.А. 1962. Особенности экологии гамазовых клещей с лесных сонь *Dryomys nitedula* Pallas из окрестностей Алма-Аты // Зоол. журн., 41 (5): 666–674.
- Татаринов К.А. 1956. Звірі рзхідних областей України. Київ. 187 с.
- Темботов А.К. 1960. Млекопитающие Кабардино-Балкарской АССР. Нальчик. 195 с.
- Токмергенов Т.З. 1991. О распространении лесной сони в Иссык-Кульской котловине // Фауна и экол. назем. позвоночных Кыргызстана (Бишкек): 137.
- Токобаев М.М. 1956. К познанию гельминтофауны грызунов в Киргизии // Тр. ин-та зоол. и паразитол. АН КиргССР, 5: 145–148.
- Токобаев М.М. 1976. Гельминты диких млекопитающих Средней Азии. Фрунзе: “Илим”. 175 с.
- Токтосунов А. 1958. Грызуны Киргизии. Фрунзе: “Илим”. 172 с.
- Томилин А.Г. 1958. Некоторые данные о терморегуляции у орешниковой сони (*Muscardinus avellanarius*). Изменение характера дыхания и температуры тела во время спячки и бодрствования // Зоол. журн., 37 (1): 120–130.
- Топачевский В.А., Несин В.А. 1989. Грызуны молдавского и хاپровского фаунистических комплексов Котловинского разреза. Киев: Наук. думка. 133 с.
- Трунова Ю.Е., Клевезаль Г.А. 1999. Межвидовые различия в регистрации зимней спячки дентином резцов грызунов // Зоол. журн., 78 (12): 1455–1465.
- Турянин И.И. 1959. Фауна, хозяйственное и эпидемиологическое значение грызунов Закарпатской области // Фауна и животный мир Советских Карпат. Науч. зап. Ужгородского гос. ун-та, 40: 21–38.
- Успенский Г.А., Лозан М.Н. 1961. Некоторые результаты изучения экологии сонь (Myoxidae) Молдавии // Воп. экол. и хоз. знач. наземн. фауны (Кишинев): 75–84.
- Филиппова Н.А. 1977. Фауна СССР. Паукообразные. Т.IV. Вып. 4. Иксодовые клещи подсем. Ixodinae. Л.: Наука. 395 с.
- Филиппова Н.А. 1997. Фауна России и сопредельных стран. Паукообразные. Т.IV. Вып. 5. Иксодовые клещи подсем. Amblyominae. СПб: Наука. 436 с.
- Флеров К.К., Гуреев А.А. 1934. О млекопитающих, собранных армянской паразитологической экспедицией в 1931 г. // Тр. Совета по изучению производ. сил. Сер. Закавказская, 11: 93–123.
- Формозов А.Н. 1925. Об орешниковой сонне (*Muscardinus avellanarius* L.) в Нижегородской губернии // Тр. гос. музея Центрально-промышленной обл., 2: 5–14.
- Формозов А.Н. 1926. Наблюдения над сонями (Rodentia, Myoxidae) Нижегородской губернии // Ежегодник зоол. музея АН СССР, 27 (1–2): 1–8.
- Формозов А.Н. 1948. Мелкие грызуны и насекомоядные Шарьинского района Костромской области за период 1930–1940 гг. (К вопросу о факторах, определяющих движение численности *Micromammalia* в северных лесах) // Фауна и экология грызунов (М.), 3: 3–110.
- Церевитинов Б.Ф. 1958. Топографические особенности волосяного покрова пушных зверей // Тр. Всес. н.-и. ин-та животн. сырья и пушнины, 17: 256–307.
- Чернявская С.И. 1956. Сезонное размещение и кочевки диких копытных и медведя в районе Кавказского заповедника в связи с распределением урожая плодов фруктарников и орехоносов // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 61 (4): 7–21.
- Шайкенов Б. 1981. Гельминты грызунов Казахстана. Алма-Ата: Наука. 172 с.
- Шалдыбин Л.С. 1965. К изучению гельминтов садовой сони (*Eliomys quercinus*) // Уч. зап. Горьковского пед. ин-та, 56: 96–98.
- Шарлеман Э.В. 1915. Млекопитающие окрестностей г. Киева // Мат. к познанию фауны юго-западной России. Т. I (Киев): 1–67.
- Шевырева Н.С. 1992. Первая находка соневых (Gliridae, Rodentia, Mammalia) в эоцене Азии (Зайсанская котловина, Восточный Казахстан) // Палеонтол. журнал, 3: 114–117.
- Шидловский И.В. 1950. Грызуны Абхазии // Тр. ин-та зоологии АН ГрузССР. Т.IX. С. 135–161.
- Шляхтин Г.В., Сонин К.А., Николаев Д.А. 1987. Соня-полчок Тебердинского государственного заповедника // Экол. и охрана горн. видов млекопитающих. Мат-лы 3 Всес. шк., Нальчик, окт., 1984. М.: изд. ВТО АН СССР. С. 203–204.
- Шнаревич И.Д. 1959. Млекопитающие Советской Буковины // Животный мир Буковины (Черновицы): 5–65.

- Шнитников В.Н. 1936. Млекопитающие Семиречья. М.-Л. 323 с.
- Штраус У. 1959. Орешниковая соня (*Muscardinus avellanarius* L.) в Латвийской ССР // Фауна Латвийской ССР и сопредельных территорий (Рига), 2 (12): 231–236.
- Щербак Г.И., Дударенко Г.П. 1970. Материалы к изучению гамазид левобережной степи УССР // Вестн. зоол., 5: 48–53.
- Щербакова Е.Я. 1942. К изучению гельминтофауны грызунов Армении // Изв. Арм. фил. АН СССР, 1–2 (15–16): 159–173.
- Эстерберг Л.К. 1929. О нахождении садовой сони (*Eliomys quercinus* L.) во Владимирской губернии // Защита растений от вредителей, 6 (1–2): 231.
- Юшкайтис Р.А. 1990. Территориальные связи орешниковых сонь в Литве // 5 съезд Весес. териол. о-ва АН СССР, Москва, 29 янв.–2 февр. 1990 г. Т.2. С. 212–213.
- Юшкайтис Р.А. 1993. Взаимоотношение орешниковых сонь и других обитателей искусственных гнездовых для птиц в Литве // Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., отд. биол., 98 (1): 30–34.
- Юшково В.Ф. 1995. Гельминты млекопитающих. (Фауна Европейского северо-востока России. Т. III.). СПб.: Наука. 201 с.
- Яхонтов Е.Л., Потапова Е.Г. 1993. О положении сонь в системе грызунов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 243: 127–147.
- Abad P.L. 1987. Biología y ecología del liron careto (*Eliomys quercinus*) en Leon // Ecología, 1: 153–159.
- Adrover R. 1986. Nuevas faunas de roedores en el Mio-Plioceno continental de la region de Teruel (España). Interés biostratigráfico y paleoecológico. Teruel: Inst. Estud. Turol. 423 pp.
- Afgie C., Nibbelink M., Aneb M., Langlois I., Ambid L. 1987. Temperatures corporelles critiques pour les reactivations metaboliques concomitantes du rechauffement spontané de l'animal hibernant // Bull. Soc. ecophysiol., 12 (2): 135–145.
- Aguilar J.-P. 1980. Rongeurs du Miocene inferieur et moyen en Languedoc. Leur apport pour les correlations marin-continental et la stratigraphie // Palaeoverbr., 9: 156–196.
- Agusti J. 1988. Dental evolution in the endemic glirids of the western Mediterranean islands // Mem. Mus. Natn. Hist. Nat. (Paris), ser. C, 53: 227–232.
- Alcover J., Kahmann H. 1980. Reste des gartenschlafers (*Eliomys*) aus hohlen (Cova Xives und Cova des Cuieram) der Insel Ibiza // Saugetierk. Mitt., 28 (1): 30–35.
- Allen G.M., Lawrence B. 1936. Scientific results of an expedition to the rain forest region in Eastern Africa. III. Mammals // Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard, 79: 31–126.
- Ambid L., Agid R. 1972 (1973). Hypothermie reversible et modifications du metabolisme lipidique induites par privation de nourriture chez le Lerot (*Eliomys quercinus* L.) // J. physiol. (France), 65 (3): 337.
- Amori G., Cristaldi M., Contoli L. 1984. Sui roditori (Gliridae, Arvicolidae, Muridae) dell'Italia peninsulare ed insulare in rapporto all'ambiente bioclimatico mediterraneo // Animalia, 11 (1–3): 217–269.
- Andera M. 1986. Dormice (Gliridae) in Czechoslovakia. Part 1: *Eliomys quercinus*, *Glis glis* (Rodentia: Mammalia) // Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid. Zool., 24: 3–47.
- Andera M. 1995. The present status of dormice in the Czech Republic // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 155–160.
- Andresen D. 1985. Siebenschlaferbeobachtungen im Kreis Schwerin-Land // Naturschutzarb. Mecklenburg, 28 (2): 96–103.
- Andresen D. 1989. Über allgemeine Beziehungen zwischen Siebenschlafnern und Höhlenbrütern in Nistkaste. Teil 2. // Falke, 36 (5): 156–161.
- Angermann R. 1963. Zur Oecologie and Biologie des Baumschlafers *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) in der Waldsteppensone // Acta Theriol., 7: 333–367.
- Ansell W.F.H. 1960. Mammals of Northern Rhodesia. Lusaka: Gov. Print. 155 p.
- Ansell W.F.H. 1989. Mammals of Malawi: part II // Nyala, 13 (1/2): 41–65.
- Ansell W.F.H., Downsett R.J. 1988. Mammals of Malawi: an annotated check list and atlas. St. Ives: Trendrline Press, 170 p.
- Atallah S.I. 1978. Mammals of the eastern Mediterranean region: their ecology, systematics and zoogeographic relationships // Saugetierk. Mitt., 26 (1): 1–39.
- Agusti J. 1988. Dental evolution in the endemic glirids of the Western Mediterranean islands // Mem. Mus. natl. Hist. Nat., ser. C, 53: 227–232.
- Aul J., Ling H., Paaver K. 1957. Eesti NSV imetajad. Tallinn. S. 163–169.
- Aulagnier S., Thevenot M. 1986. Catalogue des mammiferes sauvages du Maroc // Trav. Inst. Sci. Serie Zool., 11: 164 pp.
- Baudoin C., Abdi H. 1981. Determination de Page par pesée du cristallin chez le lerot *Eliomys quercinus* (L.) // Terre et vie, 35 (2): 161–172.
- Baudoin C., Guignard M. 1972. Les cris du Lerot (*Eliomys quercinus* L.) repertoire et analyse // Rev. comport. anim., 6 (4): 283–299.
- Baudoin C., Mann C., Taillard Ch. 1987. Comparaison de la structure sociale et de l'organisation spatiale du lerot, dans les Alpes et dans le Jura // Actes Colloq. biol. populat. Lyon.: 593–599.
- Baudoin C., Niauxat M.M. 1976. La sensibilité auditive du lerot (*Eliomys quercinus* L.) (Rodentia, Gliridae). Etude des potentiels evocues au niveau colliculaire // Mammalia, 40 (2): 291–297.
- Baudoin C., Niauxat M.M., Valentin S. 1984. Acoustic communication and auditory sensitivity in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. // Acta zool. fenn., 171: 103–106.
- Baudoin C., Valentin S. 1982. Les communications olfactives chez le lerot *Eliomys quercinus* L.: evolution saisoniere et ontogenese // Bull. Soc. zool. France, 107 (4): 587–595.
- Bazhanov B.S., Belosludov B.A. 1941. A remarkable family of rodents from Kazakhstan, U.S.S.R. // J. Mammal., 22 (3): 311–315.
- Beaucourru J.C., Launay H. 1988. Les puces de France et du Bassin Mediteraneen occidental // Faune de France., 76: 550.
- Benz S., Montgelard C. 1999. Systematic position of the African dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae) assessed from cytochrome b and 12S rRNA mitochondrial genes // J. Mammal. Evol., 6 (1): 67–83.
- Berg L. 1996. Small-scale changes in the distribution of the dormouse *Muscardinus avellanarius* (Rodentia, Myoxidae) in relation to vegetation changes // Mammalia, 60 (2): 211–216.
- Bernarczyk A. 1993. Early Pliocene terrestrial fauna with *Glirulus* (Mammalia) from Panska Gora (Czenstochowa Upland, Poland) // Acta zool. Cracov., 36 (2): 233–240.
- Bieber C. 1995. Dispersal behaviour of the edible dormouse (*Myoxus glis* L.) in a fragmented landscape in Central Germany // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 257–264.
- Blagoveshtchensky D.L. 1965. New species of sucking lice (Siphunculidae) that are parasites of rodents. Communication I // Entomol. Rev. (Wash), 44: 85–91.
- Boratynski, P., Rachwald A., Nowakowski W. K. 1999. Ultrasound communication calls in forest dormouse (*Dryomys nitedula*) // Abstr. IVth Internat. Conf. on Dormice (Rodentia, Gliridae), 13–16 September 1999, Edirne — Turkey. Edirne.
- Bright P.W. 1995. Distribution of the Dormouse *Muscardinus avellanarius* in Wales, on the edge of its range // Mammal Rev., 25 (3): 101–110.
- Bright P.W., Mitchell P., Morris P.A. 1994. Dormouse distribution: survey techniques, insular ecology and selection of sites for conservation // J. Appl. Ecol., 31 (2): 329–339.
- Bright P.W., Morris P.A. 1990. Habitat requirements of dormice *Muscardinus avellanarius* in relation to woodland management in South-west England // Biol. Conserv., 54 (4): 307–326.
- Bright P.W., Morris P.A. 1991. Ranging and nesting behaviour of the dormouse, *Muscardinus avellanarius*, in diverse low-growing woodland // J. Zool. (Lond.), 224 (2): P.177–190.
- Bright P.W., Morris P.A. 1992. Ranging and nesting behaviour of the dormouse, *Muscardinus avellanarius*, in coppice-with-standards woodland // J. Zool. (Lond.), 226 (4): 589–600.
- Bright P.W., Morris P.A. 1995. A review of the dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in England and a conservation programme to safeguard its future // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 295–302.
- Bright P.W., Morris P.A. 1996. Why are Dormice rare? A case study in conservation biology // Mammal Rev., 26 (4): 157–187.
- Bright P.W., Morris P.A., Mitchell-Jones A.J. 1996. A new survey of the dormouse *Muscardinus avellanarius* in Britain, 1993–1994 // Mammal Rev., 26 (4): 189–195.
- Bright P.W., Morris P.A., Wiles N.J. 1996. Effects of weather and season on the summer activity of dormice *Muscardinus avellanarius* // J. Zool. (Lond.), 238 (3): 521–530.
- Bruijn H. de 1967. Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (Provincia de Zaragoza, España) y su relacion con la biostratigrafía del area // Bol. Inst. Geol. Mineral. Madrid, 78: 187–365.

- Bugge J. 1971. The cephalic arterial system in mole-rats (Spalacidae), bamboo-rats (Rhizomyidae), jumping mice and jerboas (Dipodoidea) and dormice (Gliroidea), with special reference to the systematic classification of rodents // *Acta anat.*, 79 (62): 165–180.
- Bugge J. 1985. Systematic value of the carotid arterial pattern in rodents // In: Luckett W.P., Hartenberger J.-L. *Evolutionary relationships among rodents*. NY: Plenum Press. P. 381–402.
- Buruldag E., Kurtonur C., et al. 1999. Captive breeding of *Myomimus roachi* in outdoor cage // *Abstr. IVth Internat. Conf. on Dormice (Rodentia, Gliridae)*, 13–16 September 1999, Edirne — Turkey. Edirne.
- Bussy J. 1965. Quelques observations ecologiques sur le lerot // *Bull. mens. Soc. linneenne*. Lyon., 34 (9): 355–359.
- Bussy J. 1972. Notes ecologiques sur hibernation du lerot *Eliomys quercinus* L. // *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon.*, 41 (10): 214–216.
- Bussy J. 1975. Notes ecologiques sur l'hibernation du lerot *Eliomys quercinus* L. // *Bull. mens. Soc. Linn.*, 44 (5): 148–149.
- Cagnin M., Aloise G. 1995. Current status of myoxids (Mammalia: Rodentia) in Calabria (Southern Italy) // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 169–180.
- Carpaneto G.M., Cristaldi M. 1995. Dormice and man: a review of past and present relations // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 303–330.
- Castex Ch., Tahri A., Hoo-Paris R., Sutter B.Ch.J. 1984. Hibernation depth influences the edible dormouse pancreatic B cell during the spring arousal // *Gen. & Comp. Endocrinol.*, 54 (1): 123–131.
- Castex Ch., Tahri A., Hoo-Paris R., Sutter B.Ch.J. 1984. Insulin secretion in the hibernating edible dormouse (*Glis glis*): in vivo and in vitro studies // *Comp. Biochem. & Physiol.*, A79, 1: 179–183.
- Catzefflis F. 1984. Etude d'une population de Muscardinus (*Muscardinus avellanarius*) lors du repos journalier (Mammalia, Gliridae) // *Rev. suisse. zool.*, 91 (4): 851–860.
- Chaline J., Mein P. 1979. Les rongeurs et l'évolution. Paris: Doin. 235 pp.
- Channing A. 1984. Ecology of the namtap *Graphiurus ocularis* (Rodentia: Gliridae) in the Cewdarberg, South Africa // *S. Afr. J. zool.*, 19 (3): 144–149.
- Civitelli M.V., Filipucci M.G. et al. 1995. Chromosom analysis of three species of Myoxidae // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 117–126.
- Coe M.J., Foster J.B. 1972. The mammals of the northern slopes of Mt. Kenya // *J. East Afr. Nat. Hist. Soc.*, 131: 1–18.
- Coiffait B., Coiffait P.E. 1981. Découverte d'un gisement de micro-mammifères d'âge pliocène dans le bassin de Constantine (Algérie) // *Palaeovertebr.*, 11: 1–15.
- Corbet G.B. 1978. The mammals of Palaearctic region: a taxonomic review. L.: *Brit. Mus. (Nat. Hist.) Publ.*, 314 p.
- Corbet G.B. 1984. The mammals of Palaearctic region: a taxonomic review. Supplement. L.: *Brit. Mus. (Nat. Hist.) Publ.*, 45 p.
- Corbet G.B., Hill J. E. 1992. The mammals of the Indomalayan region: a systematic review. Oxford: Oxford Univ. Press, 488 pp.
- Corbet G.B., Morris P.A. 1967. A collection of recent and subfossil mammals from southern Turkey (Asia Minor), including the dormouse *Myomimus personatus* // *J. Nat. Hist.*, 4: 561–569.
- Corbet G.B., Yalden D.W. 1972. Recent records of mammals (other than bats) from Ethiopia // *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) zool.*, 22 (8): 213–252.
- Csorba G. 1993. A review of the occurrences of mouse-like dormouse (*Myomimus personatus*) in Turkmenia and additional records // *Mammalia*, 57 (2): 282–284.
- Daams R. 1974. *Pseudodryomys* (Gliridae, Rodentia, Mammalia) from Early and Middle Miocene deposits in Spain // *Kon. Ned. Akad. Wetensch., Proc. Ser. B.*, 77 (3): 201–245.
- Daams R. 1976. Miocene rodents (Mammalia) from Cetina de Aragon (prov. Zaragoza) and Bunol (prov. Valencia), Spain // *Kon. Ned. Akad. Wetensch., Proc. Ser. B.*, 79 (3): 152–182.
- Daams R. 1981. The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys* and *Peridyromys* // *Utrecht Micropaleont. Bull., spec. publ.* 3: 5–115.
- Daams R. 1989. Miscellaneous Gliridae from the Miocene of the Cayud-Teruel Basin, Aragon, Spain // *Scripta Geol.*, 89: 13–39.
- Daams R. 1990. Hypsodont Myomiminae (Gliridae, Rodentia) from the Miocene and the Oligocene-Miocene boundary interval of Spain // *Scripta Geol.*, 95: 1–62.
- Daams R., Bruijn H. de. 1995. A classification of the Gliridae (Rodentia) on the basis of dental morphology // *Hystrix* (N.S.), 6 (1–2): 3–50.
- Daams R., Freudental M. 1985. *Stertomys laticrestatus*, a new glirid (Dormice, Rodentia) from the insular fauna of Gorgano (Prov. of Foggia, Italy) // *Scripta Geol.*, 77: 21–27.
- Daams R., Meulen A.J. van der. 1984. Paleoenvironmental and paleoclimatic interpretation of micromammal faunal successions in the Upper Oligocene and Miocene of North Central Spain // *Paleobiol. continentale*, 14 (2): 241–257.
- Danilowitsch A.P. 1936. Ueber die Verbreitung einiger Arten der Familie Muscardinidae // *Folia Zoolog. et Hydrobiol.*, 9 (1): 61.
- Davis S.J.M. 1987. *The archaeology of animals*. Yale: Yale Univ. Press, 224 pp.
- Dawson M.R., Krishtalka L. 1984. Fossil history of the families of recent mammals // In: Anderson S., Jones J.K. *Orders and families of recent mammals of the World*. N.Y.: Wiley & sons. P. 11–57.
- Daxner-Hock G. 1996. Middle and late Miocene Gliridae of Western, Central, and Southeastern Europe // In: Bernor R. L. et al. (eds). *The evolution of Western Eurasian Neogene mammal faunas*: 261–263.
- Daxner-Hock G. 1998. Säugetiere (Mammalia) aus dem Karpat des korneuburger beckens. 3. Rodentia und Carnivora // *Beitr. Palaeont.*, 23: 367–407.
- Daxner-Hock G., Bruijn H. de. 1981. Gliridae (Rodentia, Mammalia) des Eichkogels bei Modling (Niederösterreich) // *Palaeont. Z.*, 55 (2): 157–172.
- Delany M.J. 1975. The rodents of Uganda. L.: *Tr. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 165 pp.
- Delibes B.M., Hiraldo F., et al. 1980. Disagreement between morphotypes and karyotypes in *Eliomys* (Rodentia: Gliridae): the chromosomes of the Central Morocco garden mouse // *Saugetierk. Mitt.*, 28 (4): 289–292.
- Dengler K. 1998. Auch Siebenschläfer schalen Ringe, ohne sie zu fressen // *AFZ/Wald.*, 53 (15): 809–810.
- Dippenaar N.J., Meester J., et al. 1983. The status of Southern African mammal taxonomy // *Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Zool.*, 237: 103–107.
- Durden L.A., Musser G.G. 1994. The sucking lice (Insecta, Anoplura) of the world: A taxonomic checklist with records of mammalian hosts and geographical distribution // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 218 (1): 1–90.
- Dziurdzik B. 1978. Histological structure of hair in the Gliridae (Rodentia) // *Acta zool. Cracov.*, 23 (1): 1–10.
- Eberl-Rothe G. 1974. Der Sohlenhaftmechanismus von *Dryomys laniger* // *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 78: 485–494.
- Eiberle K. 1977. Zur Populationsdynamik des Siebenschläfers (*Glis glis*) im Lehrwald der ETHZ // *Schweiz. Zeitschr. Forstw.*, 128 (8): 630–645.
- Eisenberg G.F. 1975. The behavior patterns of desert rodents // *Rodents in desert environments*, 2. *Monogr. biol.*, 28: 1–28.
- Eisentraut M. 1929. Beobachtungen über den Winterschlaf der Haselmäuse (*Muscardinus avellanarius* L.) // *Zeitschr. f. Saugetierkunde.*, 4 (4/6): 213–236.
- Eisentraut M. 1956. Der Winterschlaf mit seinen ökologischen und physiologischen Begleiterscheinungen. Jena. 160 s.
- Eisentraut M. 1962. Wie verhalten sich verwandte Vertreter von heimischen Winterschläfern aus Warmeren Gebieten unter Veränderten Temperaturbedingungen? // *Zool. Anzeiger.*, 169 (11–12): 429–432.
- Eisentraut M. 1963. Die wirbeltiere des Kamerungebirges. Humburg u. Berlin.
- Ellermann J.R. 1941. Families and genera of living rodents, V. 1. L.: *Tr. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, 689 pp.
- Ellison G.T.H., Skinner J.D. 1991. Thermoregulation and torpor in African woodland dormice, *Graphiurus murinus*, following cold acclimation // *Z. Saugetierk.*, 56: 41–47.
- Engesser B. 1983. Die jungtertiären Kleinsäuger des Gebietes der Maremma (Toskana, Italien) // *Eclogae geol. Helv.*, 76 (3): 763–780.
- Fahrenholz H. 1909. Aus dem myobien-nachlass des herrn Poppe // *Abhandl. Naturwiss. Ver. Bremen.*, 19: 359–370.
- Fain A. 1970a. Les Myocoptidae en Afrique au Sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes) // *Mus. Roy. de L'Afrique Centr. (Tervuren). Ann. Serie IN-8, Sc. Zool.*, 179: 1–67.
- Fain A. 1970b. Notes sur les speleognathines parasites nasicoles des mammifères (Ereynetidae: Trombidiformes). // *Acarologia*, 12 (3): 509–521.

- Fain A. 1972. Les *Listrophorides* en Afrique au Sud du Sahara (Acarina: Sarcoptiformes). III. Atopomelidae. // Mus. Royal de l'Afrique Centrale (Tervuren). Ann. Serie IN-8, Sc. Zool., 197: 1–200.
- Fain A., Lukoschus F.S. 1973a. Note sur un nouveau Myobiidae parasite *Dryomys nitedula* (Acarina: Trombidiformes) // Bull. Ann. Soc. r. Belg. Entomol., 109: 320–322.
- Fain A., Lukoschus F.S. 1973b. Notes sur quelques Myobiidae parasites de rongeurs africains (Acarina: Trombidiformes) // Rev. Zool. Bot. Afr., 87 (3): 622–632.
- Fain A., Munting A.J., Lukoschus F. 1970. Les Myocoptidae parasites des rongeurs en Hollande et en Belgique // Acta Zool. Pathol. Antverpiensia, 50: 67–172.
- Fejfar O., Storch G., Koenigswald W. 1994. Das nagetier von Valec-Waltsch in Bohmen – ein historischer fossiler saugetierfund – (Rodentia: Myoxidae) // Munchner Geowiss. Abh. (A), 26: 5–34.
- Felten H., Spitzenbergen F., Storch G. 1973. Zur Kleinsaugetierfauna West-Anatoliens. Teil II. // Senckenberg. Biol., 54 (4/6): 227–290.
- Felten H., Storch G. 1968. Eine neue Schlafer Art *Dryomys laniger* n.sp. aus Kleinasien // Senckenberg. Biol., 49 (6): 429–435.
- Filipucci M.G., Catzeflis F., Capanna E. 1990. Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse *Eliomys* Wagner, 1840 (Gliridae, Mammalia): 3. Further karyological data // Boll. Zool., 57 (2): 149–152.
- Filipucci M.G., Civitelli M.V., Capanna E. 1985. La caryotype du lero-tin, *Dryomys nitedula* (Pallas) (Rodentia, Gliridae) // Mammalia, 49 (3): 365–368.
- Filipucci M.G., Krystufek B. et al. 1995. Allozymic and biometric variation in *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 127–140.
- Filipucci M.G., Nevo E., Capanna E. 1988a. Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner, 1840. 1 – Karyotype divergence // Boll. Zool., 55 (1): 35–45.
- Filipucci M.G., Nevo E., Capanna E. 1988b. Evolutionary genetics and systematics of the garden dormouse, *Eliomys* Wagner, 1840. 2 – Allozyme diversity and differentiation of chromosomal races // Boll. Zool., 55 (1): 47–54.
- Filipucci M.G., Simson S., Nevo E., Capanna E. 1988c. The chromosomes of the Israeli garden dormouse, *Eliomys melanurus* Wagner, 1849 (Rodentia, Gliridae) // Boll. Zool., 55 (1): 31–33.
- Flynn L.J., Jacobs L.L., Lindsay E.H. 1985. Problems in muroid phylogeny: relationship to other rodents and origin of major groups // In: Luckett W.P., Hartenberger J.-L. Evolutionary relationships among rodents. NY: Plenum Press. P. 589–616.
- Frechkop S. 1943. Mammiferes. Explor. du Park National Albert, 1. Bruxelles.
- Freudental M. 1997. Fuenferrada 3, the first Eocene mammal locality in the depression of Montalban (Teruel, Spain), with some remarks on the fauna of Olalla 4A // Scripta Geol., 115: 1–25.
- Gabunia L., Bendukidze O. 1990. On small mammals from the Oligocene of Benara (Akhazikhe Region, South Georgia) // Acad. Sc. Georgia, Inst. Paleontol. 10 pp.
- Gaisler J., Holas V., Homolka M. 1977. Ecology and reproduction of Gliridae (Mammalia) in Northern Moravia // Fol. Zool., 26 (2): 213–228.
- Garrod D.A.E., Bates D.M.A. 1937. The Stone Age of mount Carmel. Oxford: Clarendon Press, 233 pp.
- Gautun J.-C. 1977. Note a propos de la piegeabilite saoniere de quelques rongeurs de Cote d'Ivoire // Mammalia, 41 (3): 369–370.
- Gebczynski M. 1970. Development of temperature regulation in the fat dormouse // Acta theriol., 15: 13–23.
- Gebczynski M., Gorecki A., Drozd A. 1972. Metabolism, food assimilation and bioenergetics of three species of Dormice (Gliridae) // Acta Theriol., 17: 271–294.
- Genest-Villard H. 1978. Revision systematique du genre *Graphiurus* (Rongeurs, Gliridae) // Mammalia, 42 (4): 391–426.
- Gigirey A., Rey J.M. 1998. Autumn diet of the edible dormouse in Galicia, northwest Spain // Acta theriol., 43: 325–328.
- Goegli H. 1930. Zur Frage der Schwanzautotomie bei Nagern // Zeitschr. Morphol. & Ocol. Tiere, 19 (1): 135–143.
- Goodwin G.G. 1940. Mammals collected by the Legendre 1938 Iran expedition // Aner. Mus. Novit., 1082: 1–17.
- Greve K. 1909. Saugetiere Kur-Liv-Estlands. Riga. 184 s.
- Gyldenstolpe N. 1928. Mammals from the Birunga volcanos, north of Lake Kivu // Ark. Zool., 20, ser. A (4): 1–76.
- Haas G. 1973. The Pleistocene glirids of Israel // Verhandl. Naturf. Ges. Basel., 83 (1): 76–110.
- Haffener M. 1996. A tendon-locking mechanism in two climbing rodents, *Muscardinus avellanarius* and *Micromys minutus* (Mammalia, Rodentia) // J. Morphol., 229 (2): 219–227.
- Haim A., Rubal A. 1995. Thermoregulation and rhythmicity in *Eliomys melanurus* from Negev // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 209–216.
- Hamon P. 1976. Note sur la reproduction du muscardin (*Muscardinus avellanarius* L.) dans l'Ille-et-Vilaine // Penn. Ar. Bed., 10 (87): 500–502.
- Happold D.C.D. 1987. The mammals of Nigeria. Oxford: Clarendon Press, 402 pp.
- Harrison D. L., Bates P. J. J. 1991. The mammals of Arabia. Sevenoaks: Harrison Zoological Museum, 354 pp.
- Hartenberger J.-L. 1966. Les rongeurs du Vallesien (Miocene superieur) de Can Llobateres (Sabadell, Espagne): Gliridae et Eomyidae // Bull. Soc. geol. France, ser. 7, 8: 596–604.
- Hartenberger J.-L. 1971. Contribution a l'etude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocene d'Europe // Palaeovertebr., 4: 97–135.
- Hartenberger J.-L. 1994. The evolution of the Gliroidea // Natl. Sci. Mus. Monographs (Tokyo), 8: 19–33.
- Hassinger J.D. 1973. A survey of the mammals of Afghanistan resulting from the 1965 Street expedition (excluding bats) // Field.: Zool., 60: 1–195.
- Hatt R.T. 1940. Lagomorpha and rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the American Museum Congo Expedition // Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 76, 9: 457–604.
- Hawkes F., Rzepka J., Gontrand G. 1988. Presence of intranuclear inclusion in the principal cells of the epididymis of the garden dormouse *Eliomys quercinus* L. // J. Submicrosc. Cytol. and Pathol., 20 (2): 471–476.
- Heim de Balsac H., Bellier L. 1967. Liste preliminaire des rongeurs de Lamto (Cote-d'Ivoire) // Mammalia, 31 (1): 156–159.
- Heim de Balsac H., Lamotte M. 1958. La reserve naturelle integrale du mont Nimba, Part 4 (15): mammiferes rongeurs (muscardinides et murides) // Mem. Inst. Franc. Afr. Noire, 53: 339–357.
- Hemke E. 1984. Uber den Siebenschlafer, *Glis glis*, im Kreis Neustrelitz. // Naturschutzarb. Mecklenburg. Vol.27. No.1. S.43–44.
- Hensbergen H.J. van, Channing A. 1989. Habitat preference and use of space by the namtap *Graphiurus ocellatus* (Rodentia: Gliridae) // Mammalia, 53 (1): 25–33.
- Hermes M.L.H.J., Bulis R.M., Masson-Pevet M., Pevet P. 1990. Seasonal changes in vasopressin in the brain of the garden dormouse (*Eliomys quercinus* L.) // J. Comp. Neurol., 293 (3): 340–346.
- Holden M.E. 1993. Family Myoxidae // In: Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). Mammals species of the World. A taxonomic and geographic reference. Washington: Smithsonian Inst. Press. P. 763–770.
- Holden M.E. 1996a. Systematic revision of Sub-Saharan African Dormice (Rodentia: Myoxidae: Graphiurus). Part 1. An introduction to the generic revision, and a revision of *Graphiurus surdus* // Amer. Mus. Novit., 3157: 1–44.
- Holden M.E. 1996b. Description of a new species of *Dryomys* (Rodentia, Myoxidae) from Balochistan, Pakistan, including morphological comparisons with *Dryomys laniger* Felten & Storch, 1968, and *D. nitedula* (Pallas, 1778) // Zool. Beitr., 46 (1–4): 111–131.
- Holisova V. 1968. Notes on the food of dormice (Gliridae) // Zool. Listy, 17 (2): 109–114.
- Homolka M. 1978. Zum Haarwechsel bei Adulten dreier Schlaferarten (Gliridae) // Folia zool., 27 (3): 203–210.
- Honacki J.H., Kinman K.E., Koepl J.W. (eds). 1982. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference. Lawrence (Kansas): Allen Press, 694 pp.
- Hoodless A., Morris P.A. 1993. An estimate of population density of the fat dormouse (*Glis glis*) // J. Zool. (Lond.), 230 (2): 337–340.
- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1966. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas in The British Museum (Natural History). Vol. IV. London. 549 pp.

- Hopkins G.H.E., Rothschild M. 1971. An illustrated catalogue of the Rothschild collection of fleas in The British Museum (Natural History). Vol. V. London. 530 pp.
- Horacek I. 1986. Fossil records and chronological status of dormice in Czechoslovakia. Part 1: *Eliomys quercinus*, *Glis glis* // Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid., Zool., 24: 49–59.
- Hrabe V. 1970. Seasonal changes in microscopical structure of the vesicular glands and the prostate in *Glis glis* (Gliridae, Rodentia) // Zool. Listy, 19 (2): 249–260.
- Hrabe V. 1971. Circumanal glands of Central European Gliridae (Rodentia) // Zool. Listy, 20 (3): 247–250.
- Hubert B. 1978. Modern rodent fauna of the Lower Omo Valley, Ethiopia // Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist., 6: 109–112.
- Hutterer R., Peters G. 1999. The vocal repertoire of an African dormouse (*Graphiurus parvus*), and comparison with other species of the Myoxidae // Abstr. IVth Internat. Conf. on Dormice (Rodentia, Gliridae), 13–16 September 1999, Edirne — Turkey. Edirne.
- Jaeger J.J. 1975. Les rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocene de Beni-Mellal (Maroc) // Montpellier: Lab. Pal. Univ. Sci. Techn. Languedoc, 164 p.
- Jallageas M., Assenmacher I. 1983. Annual plasma testosterone and thyroxine cycles in relation to hibernation in the edible dormouse *Glis glis* // Gen. & Comp. Endocrinol., 50 (3): 452–462.
- Jallageas M., Assenmacher I. 1986a. Effects of castration and thyroidectomy on the annual biological cycles of the edible dormouse *Glis glis* // Gen. & Comp. Endocrinol., 63 (2): 301–308.
- Jallageas M., Assenmacher I. 1986b. External factors controlling hibernation and related endocrine cycles in the edible dormouse, *Glis glis* // Regul. endocrinom. et adapt. environn.: Colloq. int. Cent. etud. biol. anim. sauvag., Chize, 1–5 Juill., 1985, Paris. P. 363–369.
- Jallageas M., Assenmacher I. 1986c. Suppression of annual plasma testosterone and thyroxine cycles in the edible dormouse *Glis glis* under constant photoperiod at 24°C // Experientia., 42 (2): 171–173.
- Jallageas M., Assenmacher I. 1989. Further demonstration of the ambient temperature dependence of the annual biological cycles in the edible dormouse, *Glis glis* // J. Comp. Physiol., B, 159 (3): 333–338.
- Jeffrey S.M. 1975. Notes on mammals from the high forest of Western Ghana (excluding Insectivora) // Bull. Inst. Fondam. Afr. Noire, 37, ser. A, 4: 950–973.
- Jin Meng. 1990. The auditory region of *Reithroparamys delicatissimus* (Mammalia, Rodentia) and its systematic implications // Amer. Mus. Novit., 2972: 1–35.
- Joy J.E. 1981. Persistence of infradian body weight cycles in castrated dormice (*Glis glis*) // Experientia, 37 (8): 837–839.
- Joy J.E., Melnyk R.B., Mrosovsky N. 1980. Reproductive cycles in the male dormouse (*Glis glis*) // Comp. Biochem. & Physiol., A67, 1: 219–221.
- Jurczyszyn M. 1995. Population density of *Myoxus glis* (L.) in some forest biotops // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 265–272.
- Jurczyszyn M. 1997. Rozmieszczenie populacji, *Myoxus glis* (L.) (Rodentia, Myoxidae) w Polsce // Prz. zool., 41 (1–2): 101–108.
- Juskaitis R. 1995. Relations between Common dormice (*Muscardinus avellanarius*) and other occupants of bird nest-boxes in Lithuania // Fol. zool., 44 (4): 289–296.
- Juskaitis R. 1997. Rahging and movement of the Common dormouse *Muscardinus avellanarius* in Lithuania // Acta theriol., 42: 113–122.
- Juskaitis R. 1995a. Distribution, abundance and conservation status of dormice (Myoxidae) in Lithuania // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 181–184.
- Juskaitis R. 1995b. The structure and dynamics of common dormouse (*Muscardinus avellanarius* L.) populations in Lithuania // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 273–280.
- Juskaitis R. 1999a. Life tables for the common dormouse *Muscardinus avellanarius* in Lithuania // Acta theriol., 44: 465–470.
- Juskaitis R. 1999b. Winter mortality of the common dormouse (*Muscardinus avellanarius*) in Lithuania // Fol. zool., 1999, 48 (1): 11–16.
- Kahmann H. 1965. Le loir (*Glis glis* L.) dans les monts Gargano Italie (Apuilie) // Mammalia, 29 (1): 92–94.
- Kahmann H. 1981. Zur naturgeschichte des loffelbilches, *Eliomys melanurus* Wagner, 1840 (Mammalia: Rodentia, Gliridae). (Eine vorläufige untersuchung) // Spixiana, 4: 1–37.
- Kahmann H. 1986. Jugendentwicklung und Erscheinungsbild des Löffelbilches, *Eliomys quercinus melanurus* (Wagner, 1839) — ein Nachfrag // Säugetierk. Mitt., 33 (1): 1–19.
- Kahmann H., Lau G. 1972. Der Gartenschläfer *Eliomys quercinus ophiusae* Thomas, 1925 von der Pityuseninsel Formentera // Veröff. Zool. Staatssamml. München., 16: 29–49.
- Kahmann H., Staudenmayer T. 1968. Zahnwachstum Zahnwechsel und Zahnabnutzung bei dem Gartenschläfer *Eliomys quercinus* Linnaeus, 1766 // Zeitschr. Säugetierk., 33 (6): 358–364.
- Kahmann H., Thoms G. 1977. Über Wachstum und Altern des europäischen Gartenschläfers *Eliomys quercinus* (Linne, 1758) // Säugetierek. Mitt., 25 (2): 81–108.
- Kawamura Y. 1989. Quaternary rodent faunas in the Japanese Islands (Part 2) // Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., ser. Geol. & Mineral., 54 (1–2): 1–235.
- Kayser C., Hildwein G. 1969 (1970). Le rythme circadien de la consommation d'oxygene du loir (*Glis glis*) a 23°C a l'état actif en été et en automne // C.r. Soc. biol., 163 (12): 2707–2709.
- Kingdon J. 1974. East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. II, pt. B (hares and rodents). L.: Acad. Press. 704 pp.
- Kivanc E. 1983. Die haselmaus, *Muscardinus avellanarius* L., in der Türkei // Bonn. Zool. Beitr., 34 (4): 419–428.
- Klaas C. 1947. Beobachtungen an winterschlafenden Haselmauser // Natur und Volk., 77: 147–153.
- Klingener D. 1984. Gliroid and dipodoid rodents // In: Anderson S., Jones J.K. Orders and families of recent mammals of the World. N.Y.: Wiley & sons. P. 381–388.
- Koenig L. 1960. Das Aktionssystem des Siebenschläfers (*Glis glis* L.) // Zeitschr. f. Tierpsychologie, 17 (4): 427–505.
- Koenigswald W. 1993. Die schmelzmuster in den schneidezahnen der Gliridea (Gliridae und Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) und ihre systematische bedeutung // Zeitschr. Säugetierk., 58 (1): 92–115.
- Kofler A. 1979. Zur verbreitung der freilebenden säugetiere (Mammalia) in Osttirol // Carinthia II, 89: 205–250.
- Kok N.J.J., Lukoschus F.S., Fain A. 1971. Four new species of the genus *Gliricoptes* Lawrence, 1956, from European hosts (Acarina: Sarcopitiformes) // Acta Parasitol. Pathol. Antverpiensia, 52: 43–64.
- König C. 1960. Einflüsse von Licht und Temperatur auf den Winterschlaf des Siebenschläfers *Glis glis* (Linnaeus, 1766) // Zeitschr. Morphol. & Okol. der Tiere, 48 (6): 545–575.
- Kowalski K. 1997. Gliridae (Mammalia: Rodentia) from the Miocene of Belchatow in Poland // Acta zool. cracow., 40 (2): 173–198.
- Kowalski K., Rzebik-Kowalska B. 1991. Mammals of Algeria. Wrocław: Ossolineum. 370 pp.
- Kowalski K., Shevyreva N. 1997. Gliridae (Mammalia: Rodentia) from Miocene of the Zaisan depression (Eastern Kazakhstan) // Acta zool. cracow., 40 (2): 199–208.
- Krasnov B., Shenbrot G., Medvedev S., Vastchenok V., Khokhlova I. 1997. Host-habitat relations as important determinant of spatial distribution of flea assemblages (Siphonaptera) on rodents in the Negev Desert // Parasitology, 114 (1): 1–15.
- Krasnov B.R., Hastriter M.W., et al. 1999. Additional records of fleas (Siphonaptera) on wild rodents in the southern part of Israel // Israel J. Zool., 45 (2): 333–340.
- Kratochvil J. 1973. Männliche sexualorgan und system der Gliridae (Rodentia) // Acta Sc. Nat. Brno, 7 (12): 1–52.
- Krieg H. 1931. Beobachtungen am Gartenschläfer (*Eliomys quercinus* L.) // Zeitschr. f. Säugetierk., 6 (4): 137–142.
- Krystufek B. 1985. Forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) — Rodentia, Mammalia — in Yugoslavia // Scopolia, 9: 1–35.
- Krystufek B., Kraft R. 1997. Cranial variation and taxonomy of garden dormice (*Eliomys* Wagner) in the circum-Mediterranean realm // Mammalia, 61 (3): 411–430.
- Krystufek B., Vohralik V. 1994. Distribution of the forest dormouse *Dryomys nitedula* (Pallas, 1779) (Rodentia, Myoxidae) in Europe // Mammal Rev., 24 (4): 161–177.
- Kumerlove H. 1975. Die säugetiere (Mammalia) der Türkei // Veröff. zool. Staatssamml. München, 18: 69–158.
- Kurten B. 1968. Pleistocene mammals of Europe. Chicago: Aldin. 317 pp.

- Kurtonur C. 1975. New records of Thracian Mammals // *Saugetierk. Mitt.*, 23 (1): 14–16.
- Kurtonur C. 1992. First specimens of *Glis glis* (Linnaeus 1776) from Turkish Thrace (Mammalia: Rodentia: Gliridae) // *Senckenberg. biol.*, 72 (1/3): 1–6.
- Kurtonur C., Ozkan B. 1990. [Distribution and breeding season of the forest dormouse, *Dryomys nitedula* (Rodentia, Gliridae) in Turkish Thrace // X Ulusal Biyoloji Kongresi 18-20 Temmuz 1990, Erzurum. P. 353-361.
- Laar V. V. 1984. Verspreiding en habitatkeuze van de hazelmuis *Muscardinus avellanarius* (L., 1758) in Nederland // *Lutra*, 27 (3): 229–260.
- Lachiver F., Boulouard R. 1965. Evolution du poids corporel chez un hibernant le lerot (*Eliomys quercinus* L.) durant la période hivernale et au cours de l'exposition au froid en été // *Mammalia*, 29 (3): 343–366.
- Lachiver F., Pettef F. 1969. La letargie du graphiur (*Graphiurus murinus lorrainus* Dollman 1910) (Rongeurs, glirides) // *Mammalia*, 33 (2): 193–205.
- Landry S.O. 1999. A proposal for a new classification and nomenclature for the Glires (Lagomorpha and Rodentia) // *Mitt. Mus. Naturk. Berlin, Zool.*, 75 (2): 283–316.
- Laufens G. 1975. Beginn und ende der taglichen aktivitat freilebender haselmause (*Muscardinus avellanarius* L.) // *Z. Saugetierk.*, 40 (1–2): 74–89.
- Lavocat R. 1961. Etude systematique de la faune des mammiferes et conclusions generales // *Notes Mem. Ser. Geol., Maroc.*, 155: 1–144.
- Lavocat R., Parent J.P. 1985. Phylogenetic analysis of middle ear features in fossil and living rodents // In: Luckett W.P., Hartenberger J.-L. *Evolutionary relationships among rodents*. NY: Plenum Press. P. 333–354.
- Lay D. 1967. A study of mammals of Iran resulting from the Street expedition of 1962-63 // *Field.: Zool.*, 54: 7–282.
- Lay D.M. 1972. The anatomy, physiology, functional significance and evolution of specialized hearing organs of gerbilline rodents // *J. Morphol.*, 138 (1): 41–120.
- Le Louarn H., Spitz F. 1974. Biologie et ecologie du lerot *Eliomys quercinus* L. dans les Hautes-Alpes // *Terre et vie*, 28 (4): 544–563.
- Legait E., Burlet C., Legait A., Dussart G., Marchetti J. 1970. Quelques modifications endocriniennes au cours de l'hibernation et du cycle annuel chez le lerot (*Eliomys quercinus* L.) // *Bull. Assoc. anat.*, 145 bis: 1–52.
- Leger J., St. 1936. Mammals from Angola including a new species of *Claviglis* and a new race of *Zelotomys* // *Ann. Mag. Nat. Hist. London*, ser. 10, 17: 464–472.
- Lewins R.E., Lewins J.H., Atallah S.I. 1967. A review of Lebanese mammals. Lagomorpha and Rodentia // *J. Zool. (Lond.)*, 153 (1): 45–70.
- Lewis R.E., Lewis J.H. 1990. An annotated checklist of the fleas (Siphonaptera) of the Middle East // *Fauna of Saudi Arabia*, 11: 251–267.
- Lohrl H. 1955. Vermehrungsausfall beim siebenschlafer *Glis glis* (Linne, 1758), im Jahre 1954 // *Saugetierk. Mitt.*, 3 :177.
- Lohrl H. 1960. Saugetiere als nisthohlenbewohner in Sudwestdeutschland mit bemerkungen uber ihre biologie // *Z. Saugetierk.*, 25 (1–2): 66–73.
- Lucifero A. 1907. Mammalia Calabria. Elenco dei mammiferi calabresi // *Riv. Ital. Sc. Nat. Scienza*, 27 (5–6): 46–50.
- Lukoschus F.S., Cock A.W.A.M., Driessen F.M. 1971. Four new species of the genus *Psorergates* Tyrrel from European hosts (Acarina: Psorergatidae) // *Tijdschr. Ent.*, 114: 185–200.
- Lydekker R. 1896. On the affinities of the so-called extinct giant dormouse of Malta // *Proc. Zool. Soc. London* (1895), pt. 4: 860–863.
- Machin-Santamaria C. 1978. Ultrastructure of the hypothalamic neurosecretory nuclei of the dormouse (*Eliomys quercinus* L.) in the awakening and hibernating states // *J. Anat.*, 127 (2): 239–249.
- Mahnert V. 1969. Uber Flohe Tirols (Ins., Siphonaptera) // *Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck*: 157–178.
- Maier W., Schrenk F. 1990. The hystriomorphy of Bathyergidae as determined from ontogenetic evidence // *Z. Saugetierk.*, 52 (1–2): 156–164.
- Martins R., Afige G., et al. 1991a. Increased GDP binding and thermogenic activity in brown adipose tissue mitochondria during arousal of the hibernating garden dormouse (*Eliomys quercinus* L.) // *Comp. Biochem. & Physiol.*, 98 (2): 311–316.
- Martins R.L., Afige G., Ambid L. 1991b. Mise en evidence de la proteine decouplante mitochondriale et des ARNm correspondants dans le tissu adipeux brun pendant le reveil du lerot hibernant // *Arch. int. physiol., biochim. biophys.*, 99 (5): 173.
- Mayer H. 1971. Die waldgebiete und wuchsbezirke Osterreichs // *Centralbl. Ges. Frstwesen*, 88: 129–164.
- Mayr H. 1979. Gebissmorphologie untersuchungen an miozan gliriden (Mammalia, Rodentia) Suddeutschlands. Thes. diss. Munchen Univ. 380 s.
- Meester J., Rautenbach I.L., et al. 1986. Classification of Southern African mammals // *Transvall Mus. Monogr.*, 5: 1–359.
- Mein P., Romaggi J.-P. 1991. Un gliride (Mammalia, Rodentia) planeur dans le Miocene superieur de l'Ardeche: une adaptation non retrouvée dans la nature actuelle // *Geobios, mem. spec.*, 13: 45–50.
- Melnyk R.B. 1979. Persistence of body weight cycles in dormice maintained with a limited food supply // *Experientia*, 35 (5): 603–604.
- Meulen A.J. van der, Bruijn H. de. 1982. The mammals from Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2. The Gliridae // *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetens.*, ser. B., 85 (4): 485–524.
- Meyer U. 1957. Zur oekologie der haselmause (*Muscardinus avellanarius* Linne, 1758) im Solling // *Beitr. Naturk. Nidersachs.*, 10: 14–18.
- Miller G.S., Gidley J.W. 1918. Synopsis of the supergeneric groups of rodents // *J. Wash. Acad. Sci.*, 8: 431–448.
- Minato S. 1989. [Nutrition of the Japanese dormouse in the green forest] // *Anima*, 201: 36–37 (in Japanese).
- Minato S. 1991. Repertoire of vocalization in the Japanese dormouse // *Abstr. 22nd Intern. Ethol. Conf., Kyoto 22–29 Aug 1991. Kyoto*. P. 7–8.
- Minato S. 1993. Behavior of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus* in summer // *Abstr. II Conf. on dormice, 15–19 May 1993, Fus-cado, Italy. Abstr.* 39.
- Minato S. 1999. Sexual behavior of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus* // *Abstr. IVth Internat. Conf. on Dormice (Rodentia, Gliridae), 13–16 September 1999, Edirne — Turkey. Edirne*.
- Minato S., Doe H. 1995. Arboreal activity of *Glirulus japonicus* (Rodentia: Myoxidae) confirmed by use of bryophytes as nest materials // *Acta theriol.*, 40: 309–313.
- Minato S., Hidaka T. 1999. Vocalization of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus* — repertoire and development of vocalization in the young // *Abstr. IVth Internat. Conf. on Dormice (Rodentia, Gliridae), 13-16 September 1999, Edirne — Turkey. Edirne*.
- Misonne X. 1963. Les rongeurs du Ruwenzori et des regions voisines // *Explor. du Park National Albert, 2me serie*, 14. Bruxelles. 164 pp.
- Misonne X. 1974. Order Rodentia. Main text // In: Meester J., Setzer H.W. (eds). *The mammals of Africa: an identification manual*. Washington: Smithsonian. Inst. Press. 39 p.
- Misonne X., Verschuren J., 1976. Les rongeurs du Nimba liberien // *Acta zool. pathol. Antverp.*, 66: 199–220.
- Mohr E. 1954. Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarlander. Jena: Gustav Fischer Verlag, 212 s.
- Montgelard C., Benz S., Catzeflis F. 1998. Molecular systematics of the African dormouse *Graphiurus* (Rodentia, Gliridae): morphological and paleogeographical implications // *Abstr. Euro-Amer. mammal congr. (Santiago de Compostela, 19–24 July 1998). Santiago de Compostela*, 19.
- Montgelard C., Bentz S., et al. 1999. Molecular and morphological relationships among three sciurignath rodent families: Gliridae, Anomaluridae and Pedetidae // *Abstr. 8 symp. intern. sur les petits mamm. Afric.*, Paris, 4–9 jul. 1999: 55.
- Montoya R., Ambid L. 1978. Phases de lethargie hypothermique provoquées par une ration alimentaire depourvue de proteines chez un Rongeur hibernant, le Lerot (*Eliomys quercinus* L.) // *C. r. Soc. biol.*, 172 (5): 954–960.
- Montoya R., Ambid L., Agid R. 1979. Torpor induced at any season by suppression of food proteins in a hibernator, the garden dormouse (*Eliomys quercinus* L.) // *Comp. Biochem. & Physiol.*, A62, 2: 371–376.
- Moore W.J. 1981. *The mammalian skull*. L.-N.Y.: Cambridge Univ. Press, 369 pp.

- Moreno S. 1988. Reproduction of garden dormouse *Eliomys quercinus lusitanicus*, in southwest Spain // *Mammalia*, 52 (3): 401–407.
- Morris P.A. 1997. A review of the fat dormouse (*Glis glis*) in Britain: [Par.] 3rd Int. Conf. Dormice, Moscenicka Draga, 9–12 Oct., 1996 // *Natura croat.*, 6 (2): 163–176.
- Morris P.A., Bright P.W., Woods D. 1990. Use of nestboxes by the dormouse *Muscardinus avellanarius* // *Biol. Conserv.*, 51 (1): 1–13.
- Mrosovsky N., Melnyk R.B., Lang K., Hallonquist J.D., Boshes M., Joy J.E. 1980. Infradian cycles in dormice (*Glis glis*) // *J. Comp. Physiol.*, A137, 4: 315–339.
- Muller S.P. 1974. Über die rolle der waldmause und gartenschlafer als samenverbreiter // *Jahresber. Naturforsch. Ges. Graubundens*, 95: 19–30.
- Mursaloglu B. 1973. New Records for Turkish Rodents (Mammalia) // *Comm. Fac. Sci. Univ. Ankara*, C17: 213–219.
- Nadachovski A., Daoud A. 1995. Pattern of myoxid evolution in the Pliocene and Pleistocene of Europe // *Hystrix (n.s.)*, 6 (1–2): 141–149.
- Nadachovski A., Rzebik-Kowalska B., Kadhim A.H. 1978. The first record of *Eliomys melanurus* Wagner, 1840 (Gliridae, Mammalia) from Iraq // *Saugetierk. Mitt.*, 26 (3): 206–207.
- Nader I.A., Kock D., Al-Khallili A.-K. D. 1982. *Eliomys melanurus* (Wagner 1839) and *Praomys fumatus* (Peters 1878) from the Kingdom of Saudi Arabia // *Senckenberg. biol.*, 63 (5/6): 313–324.
- Nesin V.A. 1996. Lower Pliocene rodents of Ukraine and problems of Pontian biostratigraphy // *Acta zool. cracov.*, 39 (1): 395–399.
- Nevo E., Amir E. 1964. Geographic variation in reproduction and hibernation patterns of the forest dormouse // *J. Mammalogy*, 45 (1): 69–87.
- Niethammer J. 1982. Mausschlaffer (*Myomimus* Ognev, 1924) in Afghanistan // *Z. Saugetierk.*, 47 (1): 187–189.
- Nowak R. M., Paradiso J.L. 1983. Walker's Mammals of the World, vol. 2. Baltimore: John Hopkins Univ. Press, 1362 p.
- Obara K. 1979. [Hibernation of Japanese dormouse *Glirulus japonicus*.] // *Collect. & Breed.*, 41 (7): 270–372 (in Japanese).
- Obuch J. 1994. K potravě vyra skalneho (*Bubo bubo*) a sovy obyčajnej (*Strix aluco*) vo východnej časti Turecka // *Tichodroma*, 7: 7–16.
- O'Connor T.P. 1986. The garden dormouse *Eliomys quercinus* from Roman York // *J. Zool. (London)*, ser. A, 210: 620–622.
- Osborn D.J., Helmy I. 1980. The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai) // *Field. Zool.*, n.s., 6: 1–579.
- Pajunen I. 1970. Body temperature, heart rate, breathing pattern, weight loss and periodicity of hibernation in the Finnish garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. // *Ann. zool. fenn.*, 7 (3): 251–266.
- Pajunen I. 1974. Body temperature, heart rate, breathing pattern, weight loss and periodicity of hibernation in the French garden dormouse, *Eliomys quercinus* L., at 4.2±0.5°C // *Ann. zool. fenn.*, 11 (2): 107–119.
- Pajunen I. 1979. Effect of transfer from 4° to 0°C during midwinter on hibernation in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. // *Ann. zool. fenn.*, 16 (3): 201–204.
- Pajunen I. 1981. Effect of long laboratory rearing on the hibernation pattern in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* // *Ann. zool. fenn.*, 18 (2): 129–132.
- Pajunen I. 1984. Ambient temperature dependence of the periodic respiratory pattern during long-term hibernation in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. // *Ann. zool. fenn.*, 21 (2): 143–148.
- Pajunen I. 1986. Ambient temperature dependence of physiological parameters during long-term hibernation in the garden dormouse, *Eliomys quercinus* L. // *Regul. endocrin. et adapt. environn.: Colloq. Int. Cent. etud. biol. anim. sauvag.*, Chize, 1–5 Juilli., 1985. Paris. P. 379–383.
- Palacios F. 1975. Estudio ecologico del liron careto grance, *Eliomys quercinus lusitanicus* (Reuvenis) 1890, en la reserva biologica de Donana // *Bol. estac. cent. ecol.*, 4 (7): 65–76.
- Paolucci P., Battisti A., Battisti R. 1989. The forest dormouse (*Dryomys nitedula* Pallas, 1779) in the Eastern Alps (Rodentia, Gliridae) // *Biogeographia*, 13 (1987): 855–866.
- Parent J.P. 1983. Anatomie et valeur systematique de l'oreille moyenne des rongeurs actuels et fossiles // *Mammalia*, 47 (1): 93–122.
- Perard A., Vuillaume M. 1968. Les rythmes de l'activite nidifiante chez le lerot commun *Eliomys quercinus* // *Ann. epiph.*, 19 (1): 219–224.
- Petter F. 1967. Contribution a la faune du Congo (Brazzaville) Mission A. Villieret et A. Descarpentris. LV. Mammiferes rongeurs (Muscardinidae et Muridae) // *Bull. Inst. France Afr. Noire*, 29, ser. A: 815–820.
- Petter F., Saint Girons M.-C. 1965. Les Rongeurs du Maroc // *Travaux de l'Institut Scientifique cherifien.*, Ser. zool., 31: 1–58.
- Pielowski Z., Wasilewski A. 1960. Haselmause in Vogelnistkasten (*Muscardinus avellanarius* L.) // *Zeitschr. Saugetierk.*, 25 (1): 74–80.
- Pilastro A., Gomiero T., Marin G. 1994. Factors affecting body mass of young fat dormice (*Glis glis*) at weaning and by hibernation // *J. Zool. (London)*, 234 (1): 13–23.
- Pilastro A., Missiaglia E., Marin G. 1996. Age-related reproductive success in solitary and communally nesting female dormice (*Glis glis*) // *J. Zool. (London)*, 239 (3): 601–608.
- Pilats V. 1995. Dormice – their present status in Latvia // *Hystrix (n.s.)*, 6 (1–2): 185–194.
- Potapova E.G. 2001. Morphological patterns and evolutionary pathways of the middle ear in dormice (Gliroidea, Rodentia) // *Turkish J. Zool.*, in press.
- Prosenc K., Avsic-Zupanc T., et al. 1997. // *Natura croat.*, 6 (2): 253–262.
- Psenner H. 1957. Die ersten nachweise des Tiroler baumschlafer, *Dryomys nitedula intermedius* (Nehring, 1902), fur Nordtirol // *Saugetierk. Mitt.*, 5 (2): 172.
- Psenner H. 1960. Beitrag zur biologie und verbreitung der schlafmause (Glirinae) in Tirol // *Die Pyramide*, 8: 81–84.
- Ranck G.L. 1968. The rodents of Lybia. Taxonomy, ecology, and zoogeographic relationships // *Bull. US Natl. Mus.*, 275: 1–264.
- Rautenbach J.L. 1978. A numerical re-appraisal of the Southern African biotic zones // *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 6: 175–187.
- Renaud P. 1938. La formule chromosomiale chez sept especes de Muscardinidae et de Microtinae // *Rev. Suisse Zool.*, 45: 349–385.
- Represa B. A., Soria M.A., et al. 1983. La participacion del sistema del rafe en la hibernacion del liron careto (*Eliomys quercinus*) // *An. anat.*, 32 (86): 287–294.
- Reyes A., Gissi C. et al. 1998. Molecular phylogeny of rodents: the position of the family Gliridae // *Abstr. Euro-Amer. mammal Congr. (Santiago de Compostela, 19–24 July 1998)*. Santiago de Compostela, 363.
- Richoux J.P. 1974. Role des phases de reveil et de sommeil dans levolution de leaire du Lerot pendant l'hibernation // *Bull. Assoc. anat.*, 58 (161): 407–414.
- Robbins L.W., Schlitter D.A. 1981. Systematic status of dormice (Rodentia: Gliridae) from southern Cameroon, Africa // *Ann. Carnegie Mus.*, 50 (9): 271–288.
- Robbins L.W., Schlitter D.A. 1985. Taxonomic status of dormice (genus *Graphiurus*) from West and Central Africa // *Ann. Carnegie Mus.*, 54 (1): 1–9.
- Roberts A. 1951. The mammals of South Africa. Johannesburg: Tr. "Mamm. South Afr.". 700 pp.
- Roberts T.J. 1977. The mammals of Pakistan. L.: Ernest Benn Ltd., 361 p.
- Roche J. 1971. Recherches mammalogique en Guinee forestiere // *Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris)*, zool., 16: 737–781.
- Roesler U., Witte G.R. 1968. Chorologische betrachtungen zur subspeciebildung einiger vertebraten im italischen und balkanischen raum // *Zool. Anz.*, 182: 27–51.
- Rosevear D.R. 1969. The rodentia of West Africa. L.: Tr. Brit. Mus. (Nat. Hist.), 604 pp.
- Rossolimo O.L., Pavlinov J. 1985. External genital morphology and its taxonomic significance in the dormouse genera *Myomomus* and *Glirulus* (Rodentia, Gliridae) // *Fol. zool.*, 34 (2): 121–124.
- Rothwell N.J., Stock M.J. 1986. Spontaneous and experimental variations in body weight, food intake and metabolic rate in captive dormice (*Glis glis*) // *Comp. Biochem & Physiol.*, A84, 1: 141–147.
- Rowe-Rowe D.T. 1986. Stomach contents of small mammals from the Drakensberg, South Africa // *S. Afr. J. Wild. Res.*, 16: 32–35.
- Saint Girons M.C. 1960. Les variations saisonnieres du rythme nycthemeral d'activite chez un Lerot femelle (*Eliomys quercinus*) en captivite // *Mammalia*, 24 (2): 177–189.
- Saint Girons M.C. 1966. Le rythme circadien de l'activite chez les a'iferes Holarctiques // *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris)*, Ser. A, Zool., 11 (3): 109–113.

- Saint Girons M.C., Lenkiewicz Z. 1965. Variations annuelles de l'activite chez *Dryomys nitedula* (Pallas, 1778) en captivite // *Fol. biol.*, 13 (1): 23–39.
- Sanderson I.T. 1940. The mammals of the North Cameroon Forest Area being the results of the Percy Sladen Expedition to the Mamfe Division of the British Cameroons // *Trans. Zool. Soc. London*, 24: 623–725.
- Sara M., Casamento G. 1995. Distribution and ecology of dormice (Myoxidae) in Sicily: a preliminary account // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 161–168.
- Sarich V.M. 1985. Rodent macromolecular systematics // In: Lockett W.P., Hartenberger J.-L. *Evolutionary relationships among rodents*. NY: Plenum Press. P. 423–452.
- Savic I., Soldatovic B. 1972. On the karyotype of *Muscardinus avellanarius* Linnaeus, 1758 (Rodentia, Gliridae) // *Arch. biol. Nauka* (Beograd), 24: P. 7–8.
- Scaravelli D., Aloise G. 1995. Predation on dormice in Italy // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 245–256.
- Scaravelli D., Bassi S. 1995. *Myoxus glis* as a cave dwelling animal // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 283–286.
- Scaravelli D., Casini L., Matteuci C. 1995. Dormice distribution in Romagna region (Italy) // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 195–198.
- Schaefer A., Piquard F., Haberey P., Chanez M., Peret J. Relationships between spontaneous food intake and metabolic activities in the dormouse (*Glis glis* L.) // *Comp. Biochem. & Physiol.*, 61 (2): 233–236.
- Schaffer J. 1940. Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen aufbaues und bemerkungen über die proktoadldrüsen. Berlin: Urban & Scharzenberg, 1645 s.
- Schedl W. 1968. Der Tiroler baumschlafer (*Dryomys nitedula intermedius* Neghring, 1902) (Rodentia, Muscardinidae) // *Ber. nat-med. Verl. Innsbruck*, 56: 389–406.
- Scherf H. 1991. Der Siebenschlafer ruht acht Monate // *Naturwiss. Rosch.*, 44 (7): 269–270.
- Schlitter D.A., Robbins L.W., Williams S.L. 1985. Taxonomic status of dormice (genus *Graphiurus*) from West and Central Africa // *Ann. Carnegie Mus.*, 54 (1): 1–9.
- Schober W. 1988. Zur verbreitung von Siebenschlafer (*Glis glis* L.) und Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) im bezirk Leipzig // *Naturschutzarb. Sachsen.*, 30: 41–48.
- Schulze W. 1970. Beiträge zum Vorkommen und zur Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) und des Siebenschlafers (*Glis glis* L.) im Sudharz // *Hercynia.*, 7 (4): 355–371.
- Schulze W. 1973. Untersuchungen zur Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) im Sudharz // *Arch. Naturschutz. Landschaftsforsch.*, 13 (2): 107–121.
- Sc Slater W.L. 1901. The mammals of South Africa, vol. 2. London: Porter. 241 p.
- Shimoizumi J. 1933. [Food of dormouse.] *Plant & animal*, 1: 1053 (in Japanese).
- Shimoizumi J. 1940. Studies on the hibernation of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus* (Schinz). 2. On the body temperature during hibernation // [Sci. rep. Tokyo] *Bunrika Daigaku.*, sect. B, 5 (81–83): 21–26.
- Shimoizumi J. 1940. Studies on the hibernation of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus* (Schinz). 1. On the hibernation period // [Sci. rep. Tokyo] *Bunrika Daigaku.*, sect. B, 4 (67): 51–61.
- Shortridge C. G. C. 1934. The mammals of South West Africa. Vol. 1. London: William Heinemann Ltd., 437 pp.
- Sidorowicz J. 1959. Über morphologie und biologie der haselmause (*Muscardinus avellanarius* L.) in Polen // *Acta theriol.*, 3: 75–91.
- Simpson G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85: 1–350.
- Skuratowicz W. 1967. Klucze do oznaczania owadów polski. Pchhly-Siphonaptera (Aphaniptera) // *Warszawa: Polskie towarz. entomol.*, Czesc XXIX. № 53. 142 s.
- Smithers R.H.N. 1983. The mammals of the Southern African Subregion. Pretoria: Univ. Pretoria, 736 p.
- Smithers R.H.N., Tello J.L.P. 1976. Check list and atlas of the mammals of Mozambique // *Mus. mem. Natl. Monum. Rhod.*, 8: 1–184.
- Spitzenberger F. 1976. Beiträge zur Kenntnis von *Dryomys laniger* Felten et Storch, 1968 (Gliridae, Mammalia) // *Zeitschr. Säugetierk.*, 41 (4): 237–249.
- Spitzenberger F. 1983. Die schlafer (Gliridae) Österreichs. *Mammalia austriaca* 6. Mitt. Abt. Zool., 30: 19–64.
- Spitzenberger F., Eberl-Rothe G. 1974. Der Sohlenhaftmechanismus von *Dryomys laniger* // *Ann. Naturhistor. Mus. Wien.*, 78: 485–494.
- Stehlin H.G., Schaub S. 1951. Die trigonodontie der simplicidentaten nager. *Abh. Schweiz. Pal. Ges.*, 30: 1–325.
- Storch G. 1975. Eine mittelpleistozäne nager-fauna von der Insel Chios, Agais // *Senckenberg. biol.*, 56 (4/6): 165–189.
- Storch G. 1978. Familie Gliridae Thomas, 1897 // In: Niethammer, J., F. Krapp, *Handbuch der Säugetiere Europas. Band I. Rodentia I* (Sciuridae, Castoridae, Gliridae, Muridae). Wiesbaden: Akad. Verl. P. 201–280.
- Storch G. 1995. Affinities among living dormouse genera // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 51–62.
- Stubbe M., Dawaa N., Dorz S. 1985. Der Baumschlafer — *Dryomys nitedula* Pallas, 1778 — in der Mongolei // *Wiss. Beitr. M.-Luther- Univ. Halle-Wittenberg.*, P (22): 17–25.
- Sulimski A. 1962. Two new rodents from Weze 1 (Poland) // *Acta paleont. Polon.*, 7 (3–4): 103–109.
- Suzuki H., Minato S. et al. 1997. Phylogenetic position and geographic differentiation of the Japanese dormouse, *Glirulus japonicus*, revealed by variation among rDNA, mtDNA and the Sry gene // *Zool. Sci.*, 14 (1): 167–173.
- Terzea E. 1996. Biochronology of the Pleistocene deposits at Betfia (Bihor, Romania) // *Acta zool. cracov.*, 39 (1): 531–540.
- Thaler L. 1966. Les rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe // *Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. (Paris), C (Sci Terre)*, 17: 1–295.
- Thaler L. 1973. Nanisme et gigantisme insulaires // *La Recherche*, 37: 741–750.
- Theodor O., Costa M. 1967. A survey of the parasites of wild mammals and birds in Israel. Pt 1: Ectoparasites. Jerusalem. 120 p.
- Thomas O. 1896. On the genera of Rodentia: an attempt to bring up to date the current arrangement of the order // *Proc. Zool. Soc. London*, 4: 1012–1028.
- Thomas O., Wroughton R.C. 1910. Ruwenzori expedition reports. 17: *Mammalia* // *Trans. Zool. Soc. London*, 19: 481–554.
- Tranier M., Dosso H. 1979. Recherches caryotypiques sur les rongeurs de Cote d'Ivoire: results preliminaires pour les milieux fermes // *Mammalia*, 43 (2): 252–254.
- Tranier M., Gautun J.C. 1979. Recherches caryotypiques sur les rongeurs de Cote d'Ivoire: resultats preliminaires pour les milieux fermes // *Mammalia*, 43 (2): 252–254.
- Tranier M., Pette F. 1978. Les relations d'*Elomys tunetae* et de quelques autres formes de lerotes de la region mediterraneenne (Rongeurs, Muscardinides) // *Mammalia*, 42 (3): 349–353.
- Traub R., Rothschild M., Haddow J.F. 1983. The Rothschild collection of fleas. The Ceratophyllidae: key to the genera and host relationships. Cambridge: University Press, 288 p.
- Trilar T. 1999. Dormice ectoparasites from Western and Central Balkans // *Abstr. IVth Internat. Conf. on Dormice (Rodentia, Gliridae)*, 13–16 September 1999, Edirne — Turkey. Edirne.
- Tsuchiya K. 1979. A contribution to the chromosome study in Japanese mammals // *Proc. Jap. Acad. Sci., ser. B*, 55 (4): 191–195.
- Tullberg T. 1899. Ueber das system der nagetiere, eine phylogenetische studie // *Nova Acta R. Soc. Sci. Uppsaliensis*, 18 (3): 3–514 s.
- Turcek F.J. 1951. Some data on the occurrence of some small mammals in Slovakia // *Prirod. Sb. Ostravsk. Kraje*, 12: 495–503.
- Turcek F.J. 1953. Ekologicka analiza populacie ptakov a savcov prirodneho lesa na Pol'ane (Slovensko). *Rospravy II* // *Tr. Cs. Akad.*, 62: 1–51.
- Tvrkovic N., Dulic B., Gruibesc M. 1995. Distribution and habitats of dormice in Croatia // *Hystrix* (n.s.), 6 (1–2): 199–208.
- Uchikawa K. 1977. *Radfordia (Graphiurobia) gliruli* sp.nov. (Acarina, Myobiidae) Parasitic on *Glirulus japonicus* (Rodentia, Muscardinidae) // *Ann. Zool. Japan*, 50 (2): 105–109.
- Unay E. 1994. Early Miocene rodent faunas from the eastern Mediterranean area. Part. IV. The Gliridae // *Proc. Kon. Akad. Wetens.*, 97 (4): 445–490.
- Valentin S., Baudoin C. 1981. Evolution de la temperature corporelle de la naissance a 30 jours chez *Elomys quercinus* L.: premieres donnees // *Mammalia*, 45 (1): 117–123.

- Valentin S., Baudoin C. 1980. Ontogenese du comportement du lerot, *Eliomys quercinus* L. (Rodentia, Gliridae). I. Developpement corporel et moteur // Mammalia, 44 (3): 283–297.
- Valentin S., Baudoin C. 1984. Ontogenese des reponses comportementales du lerot a des sons de frequence pure de 0 a 30 jours // Biol. Behav., 9 (3): 251–256.
- Vaterlaus-Schlegel C. 1996. The garden dormouse (*Eliomys quercinus* L.) in the Petite Camargue Alsacienne (nature reserve, Alsace, France). An ecological study by trapping and radio tracking // Natura croat. Vol.6. No.2. P.233–241.
- Vesmanis I.E. 1980. Schadelambessungen von drei Nordafrikanischen schlafern (Gliridae): *Eliomys*... // African Small Mammal Newsl., 5: 13–16.
- Vesmanis I.E. 1985. Kleinsaugetiere aus Algerien (Mammalia: Macroscelidea, Chiroptera, Carnivora, Rodentia) // Zool. Abhandl. Mus. Tierk. Dresden, 40 (10): 125–152.
- Vianey-Liaud M. 1974. Les rongeurs de l'oligocene inferieur d'Escamps // Palaeovertebr., 6: 197–241.
- Vianey-Liaud M. 1989. Parallelism among Gliridae (Rodentia): the genus *Gliravus* Stehlin and Schaub // Histor. Biol., 2: 213–226.
- Vianey-Liaud M. 1994. La radiation des Gliridae (Rodentia) a l'Eocene superieur en Europe Occidentale, et sa descendance Oligocene // Munch. Geowiss. Abhandl., ser. A, 26: 117–160.
- Vianey-Liaud M., Jaeger J.-J. 1996. A new hypothesis for the origin of African Anomaluridae and Graphiuridae (Rodentia) // Palaeovertebr., 25: 349–358.
- Vietinghoff-Riesch A., von. 1960. Der Siebenschlafer (*Glis glis* L.). Monogr. der Wild-Saugetiere, Bd.XIV. Jena. 196 s.
- Vigne J.-D. 1987. L'extinction holocene du fond de peuplement mammalien indigene des iles de Mediterranee occidentale // Mem. Soc. Geol. France, n.s., 150: 167–177.
- Violani C., Zava B. 1995. Carolus Linnaeus and the edible dormouse // Hystrix (n.s.), 6 (1–2): 109–115.
- Wachtendorf W. 1951. Beitrage zur Okologie und Biologie der Haselmaus (*Muscardinus avellanarius* L.) in Alpenvonland // Zool. Jahrbucher, 80 (3/4): 189–204.
- Wahlert J.H. 1985. Cranial foramina in rodents // In: Luckett W.P., Hartenberger J.-L. Evolutionary relationships among rodents. NY: Plenum Press. P. 311–332.
- Wahlert J.H. 1978. Cranial foramina and relationships of the Eomyidae (Rodentia, Geomorpha). Skull and upper teeth of *Kansasimys* // Amer. Mus. Novit., 2645: 1–16.
- Wahlert J.H., Sawitzke S.L., Holden M.E. 1993. Cranial anatomy and relationships of dormice (Rodentia, Myoxidae) // Amer. Mus. Novit., 3061: 1–32.
- Walhovd H. 1971. The activity of pair of common dormice *Muscardinus avellanarius* in conditions of captivity // Oikos, 22 (3): 358–365.
- Walhovd H. 1974. Hibernation of a pair of confined dormice, *Muscardinus avellanarius*, in three successive winters // Nat. Jutland., 17: 7–24.
- Walhovd H. 1976. Partial arousals from hibernation in a pair of common dormice, *Muscardinus avellanarius* (Rodentia, Gliridae) in their natural hibernaculum // Oecologia, 25 (4): 321–330.
- Walhovd H., Jensen J.V. 1973. Some aspects of the metabolism of hibernating and recently aroused common dormouse *Muscardinus avellanarius* L. (Rodentia, Gliridae) // Oecologia, 22 (4): 425–429.
- Wang Youzhi. 1985. A new genus and species of Gliridae // Acta theriol. Sinica, 2: 67–75.
- Wassif K., Hoogstraal H. 1954. The mammals of South Sinai, Egypt // Proc. Egypt. Acad. Sci., 9: 63–79.
- Watanabe R. 1978. Bryophytes as the lair materials of the Japanese dormouse (*Glirulus japonicus*) // Proc. Bryol. Soc. Japan, 2: 59–61.
- Webb P.I., Skinner J.D. 1995. The dormice (Myoxidae) of Southern Africa // Hystrix, (n.s.), 6 (1–2): 287–293.
- Webster D.B., Webster M. 1975. Auditory system in Heteromyidae: functional morphology and evolution of the middle ear // J. Morphol., 146 (2): 343–376.
- Weryha A. 1973. Sur le mecanisme des modifications de la leucocytemie au moment du reveil chez un hibernant: le lerot (*Eliomys quercinus* L.) // C. r. Soc. biol., 167 (6–7): 1034–1035.
- Wettstein O. 1956a. Ungewohnliche waldschaden durch den gartenschlafer in Tirol // Jb. Osterr. Arbeitskr. Wildtierf.: 20–22.
- Wettstein O. 1956b. Ein katastrophales schadauftreten des gartenschlafer auf dem Mieminger plateau im Oberen Inntal // Anz. Schadlingskde., 29: 156–158.
- Wettstein O. 1956c. Ungewohnliche waldschaden durch den gartenschlafer in Tirol // Allg. Forstzeitschr., 11: 240–241.
- Wettstein O. 1963. Die Wirbeltiere der Ostalpen. Wien: Verl. Notring wiss. Verb. Osterr.
- Wilhelm M. 1976. Zum Vorkommen der Haselmaus im Osterzgebirge // Naturschutzarb. und naturkun. Heimatforsch. Sachsen., 18 (2): 91–93.
- Wirminghaus J.O., Perrin M.R. 1993. Seasonal changes in density, demography and body composition of small mammals in a sothern temperate forest // J. Zool. (Lond.), 229: 303–318.
- Wood A.E. 1955. A revised classification of rodents // J. Mammal., 36 (2): 165–187.
- Wood A.E. 1980. The oligocene rodents of North America // Trans. Amer. Phil. Soc. 70: 1–68.
- Zammit Maempel G., Bruijn H. de. 1982. The Plio/Pleistocene Gliridae from the Mediterranean islands reconsidered // Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., Ser. B., 85 (1): 113–128.
- Zangeri P. 1957. Fauna di Romagna. Mammiferi // Boll. Zool., 24 (1): 17–37.
- Zapf J. 1956. Baumschlafer und alpenispitzmause in Karnten // Carinthia II, 66: 89.
- Zima J., Kral B. 1984. Karyotypes of European mammals // Acta Sci. Nat. Brno, 18 (8): 1–62.
- Zima J., Macholan M., et al. 1997. Karyotypic relationships of the garden dormouse (*Eliomys quercinus*) from Central Europe // Fol. Zool., 46 (2): 105–108.
- Zimmermann R. 1921. Unsere Kenntnis uber die Verbreitung und Lebensweise der Schlafmause in Sachsen // Arch. Naturg., 87A (10): 199–223.
- Zippelius H.-M., Goethe F. 1951. Ethologische Beobachtungen an Haselmausen (*Muscardinus a. avellanarius* L.) // Zeitschr. Tierpsychol., 8 (3): 348–376.

УКАЗАТЕЛЬ ТАКСОНОВ MYOXIDAE¹

- Глиравины — 8, 55
 Графиурины — 31, 35, 57
 Миоксиды — 8, 28, 192
 Мушловка — 115
 Селевинии — **199**–202
 Селевиния — 200*, 201*, 202*,
203–206
 Соневые — 7–27, 28, 29, 39, 50,
 54, 57, 66, 162, 192
 Сонеобразные — 8, 11
 Сони африканские — 57, 59, **67**–
 72
 — лесные — 141, **157**–161, 158*,
 186*
 — мышевидные — **192**–194,
 195*
 — орешниковые — **112**–115
 — полчки — **86**–90
 — садовые — **138**–142, 139*,
 142*, 158
 — сычуаньские — **190**–192
 — японские — **206**–209
 Соня анатолийская — **187**–189
 — болгарская — **198**–199
 — боялычная — 203
 — Доллмана — **78**–80
 — закаспийская — 193*, 194*,
195–197, 198
 — западноафриканская — **81**
 — иранская — **197**–198
 — Келлена — **78**
 — короткоухая — **80**
 — лесная — 63, **161**–186, 162*,
 179*
 — малая — **76**–78, 76*
 — Монарда — **81**
 — мышевидная — 65
 — орешниковая — 62*, 63, 65,
 112*, 113*, **115**–138
 — очковая — **73**–74
 — пакистанская — **186**
 — плоскоголовая — **82**
 — полчок — 63, 87*, 88*, 89*,
90–111, 117, 155
 — пышнохвостая — **85**–86
 — саванная — **74**–76
 — садовая — 63, 65, 141, **142**–
 157, 143*
 — скальная — **82**
 — сычуаньская — 190*, 191*,
192
 — тропическая — **80**–81
 — Хьюта — **83**–84
 — чёрнохвостая — 143*, **155**–
 157
 — японская — 65, 191*, 207*,
 208*, **209**–219
abanticus, *Muscardinus* — 115
abrutti, *Myoxus* — 90
aegercii, *Miodryomys* — 24
Aethoglis — 31, 33, 34, 35, 41, 42,
 44, 46, 48, 49, 51, 52, 60, 67,
 68, 69, 70, 71, **82**, 85
Afrodryomys — 20, 30, 157
agelakisi, *Paraglrulus* — 25
aljaphi, *Pseudodryomys* — 26
alticola, *Graphiurus* — 74
Altomiramys — 12, **17**, 26, 61
alvarezae, *Gliravus* — 21
ambiguus, *Dryomys* — 20
amori, *Eliomys* — 142
Amphidryomys — 11, 23, 206
angelus, *Dryomys* — 161
anglicus, *Muscardinus* — 115
angolensis, *Graphiurus* — 82
angos, *Chaibulakomys* — 19
ansorgei, *Graphiurus* — 78
antecedens, *Myoglis* — 19*, 25
Anthracoglis — 12, 15, **17**, 20, 55,
 157
apertus, *Myoxus* — 25, 90
aquatilis, *Peridryomys* — 25
aragonensis, *Armantomys* — 18, 20*
argenteus, *Graphiurus* — 83
argenteus, *Myoxus* — 90
Armantomys — 11, 12, **17**, 24, 25,
 26, 28, 54, 55, 61
aspromontis, *Dryomys* — 161
assimilis, *Eliomys* — 21
astaracensis, *Bransatoglis* — 19
attenuatus, *Bransatoglis* — 19
australis, *Graphiurus* — 82
austriacus, *Graphiurops* — 23
autolensis, *Vasseuromys* — 27
avellanarius, *Muscardinus* — 32*,
 35*, 37*, 44*, 47*, 56*, 58*,
 59, 63, 112*, 113*
avellanus, *Myoxus* — 90
bacchius, *Vasseuromys* — 27
bahloi, *Bransatoglis* — 19
bergasensis, *Vasseuromys* — 27
betpakdalaensis, *Selevinia* — 203
betpakdalensis, *Selevinia* — 37*,
 44*, 47*, 51*, 52*, 56*, 58*,
 59, 200*, 201*, 202*, **203**–206
Bifa — 138
bijmani, *Armantomys* — 18
bilkjewiczi, *Dryomys* — 161
biradiculus, *Miodryomys* — 24
bouziguensis, *Glirudinus* — 22
brailloni, *Prodryomys* — 26
Bransatoglririnae — 7, 12, **13**, 18, 28
Bransatoglis — 11, 12, **18**, 23, 25,
 28, 55, 61, 86, 209
bravoii, *Gliravus* — 21
brockmani, *Graphiurus* — 76
bruijni, *Gliravus* — 21
bulgaricus, *Myomimus* — 198
butleri, *Graphiurus* — 74
cadeoti, *Bransatoglis* — 19
canarreiensis, *Eivissia* — 20
capensis, *Graphiurus* — 73
caracensis, *Gliravus* — 22
Carbomys — 12, **19**, 26
carpathicus, *Dryomys* — 161
cartei, *Leithia* — 23
caspicus, *Myoxus* — 90
caspicus, *Myoxus* — 90
caucasicus, *Dryomys* — 161
chaabi, *Dryomys* — 20
Chaetocauda — 12, 14, 15, 17, 21,
 28, 29, 30, 31, 38, 55, 57, 59,
 138, 157, 160, **190**–192, 199
Chaibulakomys — **19**
christyi, *Graphiurus* — 33, 48, 59,
 70, **80**–81
cincticauda, *Eliomys* — 142
cineraceus, *Graphiurus* — 74
cinerascens, *Graphiurus* — 74
Claviglis — 32, 33, 35, 46, 48, 49,
 51, 52, 53, 54, 57, 67, 68, 69,
 70, 71, 83, **84**–85, 86
collaris, *Graphiurus* — 78
columbarii, *Peridryomys* — 20*, 25
complicatus, *Bransatoglis* — 19
complicatus, *Microdryomys* — 24
compositus, *Myomimus* — 25
concavidens, *Bransatoglis* — 19
conjunctus, *Glirulus* — 23
corilinum, *Muscardinus* — 115
coupeii, *Graphiurus* — 78, 79
crassicaudatus, *Graphiurus* —
 33*, 35*, 36*, 47*, 59, 68*,
 71*, 81, 85*, **85**–86
crusafonti, *Muscardinus* — 24
crusafonti, *Praearmantomys* — 26
cuanzensis, *Graphiurus* — 78
cyclopeus, *Muscardinus* — 24
cyrenaicus, *Eliomys* — 155
daamsi, *Altomiramys* — 17, 20*
daamsi, *Armantomys* — 18
daamsi, *Gliravus* — 22
dacicus, *Muscardinus* — 24
dagestanicus, *Dryomys* — 161
dalmaticus, *Eliomys* — 143

¹ — Звездочкой помечены страницы, на которых помещены рисунки.

dasilvai, *Graphiurus* — 74
davidi, *Muscardinus* — 24
dehmi, *Myomimus* — 25
denticulatus, *Eliomys* — 143
devoogdi, *Gliravus* — 22
diamesus, *Dryomys* — 161
dichrurus, *Eliomys* — 142
diremptus, *Glirulus* — 23
dollmani, *Graphiurus* — 76
dorotheae, *Graphiurus* — 85
dryas, *Dryomys* — 161
Dryomimus — 11, 12, **19**, 25, 61, 192
Dryomyinae — 7, 11, 12, 13, 190, 206
Dryomyini — 15
Dryomys — 7, 11, 12, 14, 15, 16, 17, **20**, 24, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 38, 39, 41, 42, 44, 48, 49, 53, 54, 55, 57, 59, 70, 71, 83, 112, 113, 138, 141, **157–161**, 158*, 186*, 187, 190, 191, 192, 194, 206, 208
duplex, *Vasseuromys* — 27
Dyromys — 157
eastwoodae, *Graphiurus* — 82
Ebromys — 27, 61
Eivissia — 12, **20**, 21, 30, 138
ekreni, *Glirulus* — 23
elegans, *Glirulus* — 209
elegans, *Graphiurus* — 73
elegans, *Vasseuromys* — 27
eliomyoides, *Dryomimus* — 20
eliomyoides, *Hypnomys* — 23
Eliomys — 7, 11, 12, 14, 15, 16, 17, **20**, 21, 23, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 34, 39, 41, 42, 44, 46, 48, 49, 53, 54, 57, 70, 71, 83, 112, 113, **138–142**, 139*, 142*, 156, 157, 159, 160, 192, 193, 194, 202, 206
Elius — 57
engesseri, *Glirudinus* — 22
Eoglravus — **21**, 55
Eomuscardinus — 11, 24, 25
erythrobronchus, *Graphiurus* — 74
esculentus, *Myoxus* — 90
etoschae, *Graphiurus* — 74
euryodon, *Glirudinus* — 22
figariensis, *Tyrrhenoglis* — 27
fordi, *Gliravus* — 22
foxi, *Graphiurus* — 76
fugax, *Bransatoglis* — 19
galitopouli, *Myoxus* — 25
gemma, *Glirulus* — 23
germanicus, *Myoxus* — 90
giganteus, *Armantomys* — 18
giglis, *Myoxus* — 90
ginsbirgi, *Praearmantomys* — 26
Glamys — 18, **21**, 55
Gliravinae — 11, **12**, 21
Gliravus — 11, **21**, 24, 25, 27, 55, 61
Gliridae — 7, 16, 199
Glirimorpha — 8
Glirinae — 11, 13, 15, 67
Glirini — 15
Gliriscus — 67, 82
Gliroidea — 7, 199
Glirudinus — 11, 12, **22**, 24, 25, 28, 57, 61, 86, 112, 115
Glirulinae — 7, 11, 12, 17, 23, 24
Glirulus — 11, 12, 14, 15, 16, 17, **23**, 24, 25, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 48, 49, 53, 54, 57, 62, 67, 86, **206–209**
glirulus, *Glirudinus* — 22
Glis — 7, 11, 12, 15, 86
glis, *Myoxus* — 33*, 35*, 36*, 37*, 38*, 39*, 47*, 56*, 58*, 59, 87*, 89*, **90–111**
gollcheri, *Maltamys* — 24
gottardus, *Eliomys* — 143
gracilis, *Glirudinus* — 18*, 22
granatensis, *Pseudodryomys* — 26
Graphiurinae — 7, 11, 16, 67, 112
Graphiurops — 12, **23**
Graphiurus — 7, 11, 12, 14, 15, 16, 20, 21, 29, 30–31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 41, 42, 44, 51, 53, 54, 55, 57, 59, 62, **67–72**, 85, 112, 138, 158, 206
gregarius, *Prodryomys* — 26
gricivensis, *Miodryomys* — 24
griselda, *Graphiurus* — 68*, 74
griseus, *Graphiurus* — 74
gromovi, *Plioselevinia* — 26
guerbuezi, *Myoxus* — 25, 90
gymnesicus, *Eliomys* — 142
haedulus, *Graphiurus* — 78
hamadryas, *Miodryomys* — 24
hamiltoni, *Eliomys* — 142
hammeri, *Eoglravus* — 18*, 21
haramiensis, *Glirudinus* — 22
hartenbergeri, *Tempestia* — 27
heintzi, *Muscardinus* — 24
helleri, *Muscardinus* — 24
Heteromyoxus — 11, 12, 19*, **23**, 25, 61
hispanicus, *Muscardinus* — 24
hortualis, *Eliomys* — 142
hueti, *Graphiurus* — 34*, 35*, 36*, 38*, 47*, 49, 59, 64, 68*, 70, 81*, 83*, **83–84**, 86
hugueneyae, *Miodryomys* — 24
Hypnomys — 11, 12, 21, **23**, 30, 61, 138
ibericus, *Pseudodryomys* — 20*, 26
infralactorensis, *Bransatoglis* — 19
intermedius, *Dryomys* — 161
intermedius, *Eliomys* — 21
intermedius, *Myoxus* — 90
internus, *Graphiurus* — 76
isolatus, *Graphiurus* — 74
italicus, *Myoxus* — 90
itardiensis, *Gliravus* — 18*, 22
jaegeri, *Peridyromys* — 26
japonicus, *Glirulus* — 33*, 35*, 44*, 47*, 56*, 59, 191*, 207*, 208*, **209–212**
jasperi, *Armantomys* — 18
javanicus, *Glirulus* — 209
johnstoni, *Graphiurus* — 78
jordani, *Graphiurus* — 82
julii, *Pseudodryomys* — 26
jurassicus, *Eliomys* — 143
kaokoensis, *Graphiurus* — 82
kelleni, *Graphiurus* — 76, **78**
koenigswaldi, *Microdryomys* — 24
kroecki, *Muscardinus* — 115
kurdistanicus, *Dryomys* — 161
lalandianus, *Graphiurus* — 74
laniger, *Dryomys* — 31, 46, 48, 59, 72, 158*, 161, 186*, **187–189**
larteti, *Myoglis* — 25
lasiotis, *Glirulus* — 209
laticrestatus, *Stertomys* — 18*, 27
legidensis, *Microdryomys* — 24
Leithia — 11, 12, 14, 23*, **23**, 25, 30, 31, 61, 86, 138
Leithiidae — 7
Leithiinae — **13**, 14, 16, 17, 18, 20, 23, 24, 25, 27, 28, 55, 67, 86, 112, 190, 199, 206
Leithiini — 14
lerotina, *Eliomys* — 142
liparensis, *Eliomys* — 143
lissiensis, *Glirulus* — 23, 209
littoralis, *Graphiurus* — 74
llulli, *Margaritamys* — 24
lorraineus, *Graphiurus* — 68*, 74, **78–80**, 79*
lusitanicus, *Eliomys* — 142
mahonensis, *Hypnomys* — 23
major, *Myoxus* — 25, 86
majori, *Gliravus* — 22, 22*
majori, *Tyrrhenoglis* — 27
Maltamys — 12, 21, **23**, 30, 61, 138
Margaritamys — 12, **24**
maritsensis, *Myomimus* — 25
marrensis, *Graphiurus* — 74

- martinoi*, *Anthracoqlis* — 17, 19*
- martinoi*, *Myoxus* — 90
- mayri*, *Nievella* — 25
- meini*, *Myoglis* — 25
- meini*, *Pseudodryomys* — 26
- melanurus*, *Eliomys* — 59, 139*, 140, 143, 144, **155–157**
- melitensis*, *Leithia* — 23
- meloni*, *Myoxus* — 90
- meridionalis*, *Gliravus* — 22
- micio*, *Bransatoglis* — 19, 21*
- Microdyromys* — 11, 12, 17, 21, 22, 23, **24**, 27, 28, 61, 141, 160, 209
- microtis*, *Graphiurus* — 71*, **80**
- milleri*, *Dryomys* — 161
- minor*, *Glamys* — 21
- minor*, *Glirulus* — 23
- minor*, *Myoxus* — 25
- minutus*, *Glirudinus* — 22
- minutus*, *Myoxus* — 90
- miocaenicus*, *Microdyromys* — 24
- Miodyromys* — 12, 15, **24**, 28, 61
- modestus*, *Glirudinus* — 22
- moltzeri*, *Eoglravus* — 21
- monardi*, *Graphiurus* — 81*, **81**
- monspeliensis*, *Microdyromys* — 18*, 24
- montosus*, *Graphiurus* — 82
- morpheus*, *Hypnomys* — 23
- moyai*, *Bransatoglis* — 19
- multicrestatus*, *Ramys* — 27
- munbianus*, *Eliomys* — 142
- murinus*, *Graphiurus* — 33*, 35*, 36*, 47*, 51*, 52*, 56*, 59, 68*, 69*, 70, **74–76**, 78, 79, 80, 81
- murinus*, *Peridyromys* — 26
- “*murinus*”, группа (*Graphiurus*) — 67, **74**, 84
- Muscardinidae — 7
- Muscardininae — 11, 15, 22, 112
- Muscardinulus* — 22
- Muscardinus* — 11, 12, 14, 15, 16, 17, **24**, 25, 28, 29, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 39, 41, 42, 43, 44, 46, 48, 53, 54, 55, 57, 60, 61, 62, 86, **112–115**, 161, 206, 208
- muscardinus*, *Muscardinus* — 115
- Myoglis* — 11, 23, **25**, 58, 61
- Myolidus* — 24
- Myomiminae — 7, 11, 12, **13**, 16, 190
- Myomimini — 17
- Myomimus* — 7, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 19, **25**, 28, 29, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 46, 48, 49, 53, 54, 57, 59, 60, 61, 67, 112, 139, 160, **192–194**, 195*, 198, 199, 202
- Myoxidae — 7, 10, 11, 16, 17, 27, 28, 30*, 32, 36, 38, 39, 43, 45, 46, 51, 53, 55, 64, 199, 206
- Myoxinae — 11, **13**, 14, 15, 16, 22, 27, 28, 67, 86, 112
- Myoxoidea — 199
- Myoxus* — 7, 14, 15, 16, 18, 23, **25**, 27, 28, 29, 31, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 46, 48, 53, 54, 55, 57, 59, 60, 61, 62, 70, **86–90**, 112, 141, 206
- nagtglasii*, *Graphiurus* — 83
- nanus*, *Graphiurus* — 78
- niethermeri*, *Dryomys* — 59, 60, 159, 161, **186**, 186*
- Nievella* — 11, 12, **25**, 61
- nitedula*, *Dryomys* — 35*, 36*, 38*, 44*, 45*, 46, 47*, 48, 49, 51*, 52*, 56*, 58*, 60, 61, 158*, 159*, 160, **161–186**, 162*, 179*, 187, 190
- nitela*, *Eliomys* — 142
- niveus*, *Muscardinus* — 115
- obolenskii*, *Dryomys* — 161
- occidentalis*, *Eliomys* — 142
- occitanus*, *Peridyromys* — 26
- ocularis*, *Graphiurus* — 54, 59, 67, 68*, 71*, 72, **73–74**
- “*ocularis*”, группа (*Graphiurus*) — 67, **73**
- ognevi*, *Dryomys* — 161
- olallensis*, *Glamys* — 18*, 21
- olga*, *Graphiurus* — 76
- Oligodyromys* — 11, 18
- onicensis*, *Hypnomys* — 23
- ophiusae*, *Eliomys* — 143
- ordinasi*, *Peridyromys* — 26
- orientalis*, *Microdyromys* — 24
- orientalis*, *Myoxus* — 90
- orobinus*, *Graphiurus* — 74
- ovilis*, *Tempestia* — 20*, 27
- pallidus*, *Dryomys* — 161
- pallidus*, *Eliomys* — 142
- pannonicus*, *Vasseuromys* — 27
- paradoxa*, *Selevinia* — 203
- Paraglrirulus* — 11, 23, **25**, 28, 209
- Paraglis* — 18, 86
- parvus*, *Bransatoglis* — 18*, 19
- parsani*, *Armantomys* — 18
- parvulus*, *Graphiurus* — 82
- parvus*, *Graphiurus* — 33, 40*, 44*, 64, 68, 69, **76–78**, 76*
- Pentaglis* — 11, 24
- perezi*, *Ramys* — 27
- Peridyromys* — 11, 17, 23, 24, **25**, 26, 27, 61, 194
- persicus*, *Myoxus* — 90
- personatus*, *Graphiurus* — 76
- personatus*, *Myomimus* — 32*, 33*, 35*, 36, 37*, 38*, 42, 44*, 46, 48, 58*, 193*, 194*, 195*, **195–197**, 198
- petruccii*, *Myoxus* — 90
- Philistomys* — 25, 192
- phrygius*, *Dryomys* — 161
- pictus*, *Dryomys* — 161
- pindicus*, *Myoxus* — 90
- planus*, *Bransatoglis* — 19
- platyops*, *Graphiurus* — 32, 59, 67, 69, 73, 79*, **82**
- “*platyops*”, группа (*Graphiurus*) — 67, **82**
- pliocaenicus*, *Muscardinus* — 24
- Plioselevinia* — 15, **26**, 26*, 30, 200, 202
- postus*, *Myoxus* — 90
- Praearmantomys* — 11, 12, **26**, 61
- praecox*, *Miodyromys* — 24
- praemurinus*, *Microdyromys* — 24
- pretoriae*, *Graphiurus* — 74
- priscus*, *Glamys* — 21, 22*
- priscus*, *Vasseuromys* — 27
- Prodryomys* — 12, 15, **26**, 61
- prosper*, *Miodyromys* — 24
- Pseudodryomys* — 11, 17, 19, 24, 25, **26**, 28, 55, 61
- pulcher*, *Muscardinus* — 115
- pusillus*, *Glirulus* — 23, 209
- pyrenaicus*, *Myoxus* — 90
- qafzensis*, *Myomimus* — 25
- quercinus*, *Eliomys* — 33*, 33, 44*, 47, 56*, 58*, 59, 60, 61, 139*, 140*, 141, 142*, **142–155**, 156
- Quercomys* — 17
- raeticus*, *Eliomys* — 142
- Ramys* — 12, **27**
- raptor*, *Graphiurus* — 74
- ravijojla*, *Dryomys* — 161
- reductus*, *Eliomys* — 21
- rex*, *Pseudodryomys* — 26
- rimosus*, *Bransatoglis* — 19
- roachi*, *Myomimus* — 25, 42, 44*, 44, 46, 47*, 48, 193, 194, 195*, **198–199**
- robiacensis*, *Gliravus* — 22
- robustus*, *Dryomys* — 161
- robustus*, *Pseudodryomys* — 26
- rugosus*, *Vasseuromys* — 27
- rupicola*, *Graphiurus* — 59, 79*, **82**
- sacaresi*, *Carbomys* — **19**
- sackdillingensis*, *Myoxus* — 25

- sansaniensis*, *Muscardinus* — 24
saturatus, *Graphiurus* — 74
satus, *Prodryomys* — 20*, 26
saxatilis, *Dryomys* — 161
scalabicensis, *Microdryomys* — 24
schlosseri, *Heteromyoxus* — 23
schneideri, *Graphiurus* — 74
schwabi, *Graphiurus* — 81
Selevinia — 7, 14, 15, 16, 17, 26, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 42, 43, 44, 46, 48, 49, 53, 54, 55, 57, 60, 61, 70, 71, 112, 190, 191, 192, 193, **199–202**
Seleviniidae — 7, 11, 16, 199
Seleviniinae — 14, 15, 16, 17, 19, 24, 25, 26, 27, 55, 112, 190, 199
Seleviniini — 14, 17
selindensis, *Graphiurus* — 74
setzeri, *Myomimus* — 42, 44*, 44, 46, 47*, 48, 56*, 193, 194, 195*, 195, **197–198**
sichuanensis, *Chaetocauda* — 56*, 58*, 59, 60, 190*, 191*, **192**
simplicidens, *Pseudodryomys* — 26
sinensis, *Myomimus* — 25
sinuosus, *Microdryomys* — 24
sjeni, *Bransatoglis* — 19
smithii, *Graphiurus* — 74
soleatus, *Graphiurus* — 74
speciosus, *Muscardinus* — 115
spectabilis, *Bransatoglis* — 19
spoliatus, *Myoxus* — 90
spurrelli, *Graphiurus* — 68, 78, 79
Stertomyx — 25, **27**, 55
streeteri, *Graphiurus* — 74
subalpius, *Myoxus* — 90
sudanensis, *Graphiurus* — 74
sumbalenwalicus, *Myomimus* — 25
superans, *Eliomys* — 143
surdus, *Eliomys* — 142
surdus, *Graphiurus* — **81**
sussenbornensis, *Myoxus* — 25
Szechenyia — 27
tanaiticus, *Dryomys* — 161
tasmani, *Graphiurus* — 78
Tempestia — 11, 12, 19, 26, **27**
tenius, *Glamys* — 21
thaleri, *Muscardinus* — 24
thenii, *Vasseuromys* — 20*, 27
tichomirovi, *Dryomys* — 161
topachevskii, *Muscardinus* — 24
transversus, *Myoxus* — 25
trapezius, *Muscardinus* — 115
tricristatus, *Armantomys* — 18
truci, *Eliomys* — 21
truyolsi, *Myoxus* — 25
tschetschenicus, *Myoxus* — 90
tunetae, *Eliomys* — 142, 157, 158
turbatus, *Peridyromys* — 26
typicus, *Graphiurus* — 73
Tyrrhenoglis — 12, 21, **27**, 30, 57, 61, 138
tzaneensis, *Graphiurus* — 74
ucrainicus, *Myoglis* — 25
undosus, *Glirudinus* — 22
vagneri, *Myoxus* — 90
vagus, *Miodryomys* — 24
vallesiensis, *Muscardinus* — 24
vallesiensis, *Myoxus* — 25
valverdei, *Eliomys* — 143
vandami, *Graphiurus* — 74
Vasseuromys — 14, 25, **27**, 55, 61
vireti, *Muscardinus* — 25
vulcanicus, *Graphiurus* — 74
vulgaris, *Myoxus* — 90
waldreni, *Hypnomys* — 23
werenfelsi, *Paragilirulus* — 19*, 25
wetzeli, *Heteromyoxus* — 23
wiedincitensis, *Maltamys* — 24
wignei, *Dryomys* — 161
wildi, *Eogiliravus* — 21
woosnami, *Graphiurus* — 74
zeus, *Muscardinus* — 115
zuluensis, *Graphiurus* — 74

Зоологические исследования:

(Формат 200×280 мм. В мягкой обложке. ISSN 1025-532X)

- ВЫПУСК 1: Филогенетика жуков семейства Curculionidae: графический анализ. *Г.Ю. Любарский*. 1998. М.: Зоомузей МГУ. 91 с. Ил.34. Табл.10. Библ.77.
- ВЫПУСК 2: Морские лилии отряда Huocrinida (Echinodermata, Crinoidea). *А.Н. Миронов, О.А. Сорокина*. 1998. М.: Зоомузей МГУ. 117 с. Ил.35 + 13 табл. Табл.1. Библ.83.
- ВЫПУСК 3: Планы строения конечностей и эволюция техники бега у тетрапод. *А.Н. Кузнецов*. 1999. М.: Зоомузей МГУ. 91 с. Ил.26. Табл.2. Библ.75.
- ВЫПУСК 4: Биологическое разнообразие иксодовых клещей и методы его изучения. *О.В. Волцит*. 1999. М.: Зоомузей МГУ. 98 с. Ил.38. Табл.4. Библ.98.
- ВЫПУСК 5: Определитель палеарктических мух семейства Lauxaniidae (Diptera). *А.И. Шаталкин*. 2000. М.: Зоомузей МГУ. 101 с. Ил.211. Библ.180.
- ВЫПУСК 6: Сравнительная морфология и эволюция женской репродуктивной системы и биология размножения гладконосых рукокрылых (Vespertilionidae, Chiroptera). *А.В. Борисенко*. 2000. М.: Зоомузей МГУ. 147 с. Ил. 35 + 28 фото. Табл. 12. Библ. 283.

Сборники трудов Зоомузея МГУ:

(ISSN 0134-8647)

- Том 32: Млекопитающие Евразии. I. Rodentia (систематико-географический справочник). 1995. О.Л. Россолимо (ред.). М.: изд-во МГУ. 240 с. Библ. 230. В твердой обложке.
- Том 33: Млекопитающие Евразии. II. Non-Rodentia (систематико-географический справочник). 1995. О.Л. Россолимо (ред.). М.: изд-во МГУ. 336 с. Библ. 450. В твердой обложке.
- Том 32 (дополнение): Млекопитающие Евразии. III. Cetacea, Sirenia (систематико-географический справочник). 1995. О.Л. Россолимо (ред.). М.: изд-во МГУ. 32 с. Библ. 41. В мягкой обложке.
- Том 34: Современная систематика: методологические аспекты (сборник). *И.Я. Павлинов* (ред.). М.: изд-во МГУ. 1996. 240 с. В твердой и в мягкой обложке.
- Том 35: Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. *Г.Ю. Любарский*. 1996. М.: изд-во КМК. 436 с. Ил. 113. Библ. 549. В мягкой обложке.
- Том 36: Жесткокрылые-ксилобионты, мицетобионты и пластинчатоусые Приокско-Террасного биосферного заповедника (с обзором фауны этих групп Московской области). *Н.Б. Никитский, И.Н. Осипов, М.В. Чемерис, В.Б. Семенов, А.А. Гусаков*. М.: Зоологический музей МГУ. 1997. 197 с. В твердой и мягкой обложке.
- Том 37: Каталог пауков территорий бывшего СССР. *К.Г. Михайлов*. 1997–2000. М.: Зоомузей МГУ. 416 с. В твердой обложке. Отдельными выпусками алфавитный указатель, приложения 1–3 (в мягкой обложке).
- Том 38: Систематика млекопитающих СССР: дополнение. *И.Я. Павлинов, О.Л. Россолимо*. 1998. М.: изд-во МГУ. 190 с. В твердой обложке.
- Том 39: Клещи-краснотелки Восточной Палеарктики. *Н.И. Кудряшова*. 1998. М.: изд-во КМК. 342 с. Ил.278. Табл.149. Библ.520. В мягкой обложке.
- Том 40: Типы моллюсков Зоологического музея Московского университета. *Д.Л. Иванов, А.В. Сысоев*. 2000. М.: изд-во МГУ. 187 с. Библ.353. Ил. 59 табл. рис. и фото. В мягкой обложке.
- Том 41: Типы позвоночных в Зоологическом музее Московского университета. *И.Я. Павлинов, А.В. Борисенко* (ред.). 2001. М.: изд-во МГУ. 250 с. Библ. 562. В мягкой обложке.

Научное издание

СБОРНИК ТРУДОВ ЗООЛОГИЧЕСКОГО МУЗЕЯ МГУ
[SBORNIK TRUDOV ZOOLOGICHESKOGO MUZEYA MGU]
том XLII

Главный редактор: О. Л. Россолимо

Редактор тома: И. Я. Павлинов

Сони (Myoxidae) мировой фауны.
— Москва: Изд. Московского ун-та. 2001. 229 с.

Издательство Московского университета
103009 Москва, ул. Большая Никитская, 5
Издательская лицензия № 040414 от 18.04.97

Подписано в печать 18.06.2001. Формат 60×90/8. Усл. печ. л. 29.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Таймс.
Отпечатано в 4-м филиале ВИ МО РФ.
Тираж 300 экз. Заказ №