

УДК 591.525:599.32

ОТ АГРОФИЛА К СИНУРБИСТУ: КАК ОБЫКНОВЕННЫЙ ХОМЯК (*CRICETUS CRICETUS*) ОСВАИВАЕТ ГОРОДСКУЮ СРЕДУ

© 2023 г. А. В. Суров^а, *, Т. Н. Карманова^а, **, Е. А. Зайцева^б, ***,
Е. А. Кацман^а, ****, Н. Ю. Феоктистова^а, *****

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН,
Ленинский пр., 33, Москва, 119071 Россия

^бФБУЗ «ЦГиЭ в Республике Крым и городе федерального значения Севастополе»,
ул. Набережная, 67, Симферополь, 295034 Республика Крым, Россия

*e-mail: surov@sevin.ru

**e-mail: karmanovatat94@gmail.com

***e-mail: zaycevaolena@gmail.com

****e-mail: elenkz05@gmail.com

*****e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2022 г.

После доработки 15.02.2023 г.

Принята к публикации 20.02.2023 г.

В обзоре, обобщающем собственные и литературные данные, на примере обыкновенного хомяка обсуждаются процессы, которые происходят в популяциях мелких млекопитающих при освоении ими городской среды. Исконно, обыкновенный хомяк был, по-видимому, связан с лесостепной зоной, но с развитием земледелия стал гемиагрофилом, заселяя окраины полей, что обеспечивало ему в течение года хорошую кормовую базу. Изменение культуры земледелия (замена фрагментарных полей на обширные площади пашен, занятых монокультурами, использование ядов и удобрений) способствовало тому, что оптимум вида сместился к территориям, занятым садами, огородами, а также урбоценозами. Это привело к изменениям генетической структуры популяций, большему (по сравнению с пригородом) разнообразию аллелей главного комплекса гистосовместимости, отвечающих за устойчивость к патогенам, сокращению периода спячки вплоть до полного отказа от нее, снижению агрессивности к конспецификам, что позволяло на ограниченной территории устраивать большее количество нор и потреблять общие запасы. В качестве дополнительных кормовых ресурсов появилась возможность использования пищевых отходов, что, возможно, привело к изменениям в пищеварительной системе и др. Все это позволяет обыкновенному хомяку успешно существовать в урбанизированной среде, несмотря на сокращение продолжительности жизни из-за большого количества стрессирующих факторов (паразитарная нагрузка, загрязнение и пр.). Предполагается, что не все перечисленные выше черты сформировались в процессе синурбанизации. Многие адаптации, приобретенные ранее, при освоении городской среды оказались эффективными. Очевидно, что путь, проделанный обыкновенным хомяком от экзоантропа к агрофилу и синурбисту, не уникален, многие другие виды млекопитающих и птиц прошли или проходят этот путь в настоящее время.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, синурбанизация, урбоценоз, главный комплекс гистосовместимости, спячка

DOI: 10.31857/S0044513423040153, **EDN:** UXRBPJ

С экологической точки зрения, мир никогда прежде не сталкивался с ситуацией, когда один вид животных — человек (*Homo sapiens*) — практически полностью заселил планету и изменяет ее под свои нужды. Влиянию подвергаются не только территории, на которых непосредственно живут люди, но и биосфера в целом. Человек добывает полезные ископаемые, загрязняет отходами производства почву, воду, атмосферу, уничтожает растения и другие виды животных. Он создает

никогда не существовавшие ранее урболандшафты (Hobbs, Sramer, 2008; Kowarik, 2011; Тихонова и др., 2012), которые к 2030 г. (по данным ООН) будут занимать до 10% суши (United Nations ..., 2018).

На территориях, которые становятся городскими, обитающие здесь виды животных могут (а) мигрировать, (б) сохраниться, если обладают необходимыми преадаптациями для существования в городской среде, (в) выработать специфич-

ческие адаптации к существованию в урболандшафте или (г) вымереть (McDonnell, Hahs, 2015). Конечно, есть виды, которые тысячелетиями делят с человеком его жилища и хозяйственные сооружения и эволюция которых неразрывно связана с *Homo sapiens* (синантропные мыши, крысы и тараканы, домашние животные — собаки, кошки). Хотя большинство видов растений и животных не могут существовать в создаваемых человеком урбоценозах, со второй трети XX века городские популяции стали возникать у неуклонно возрастающего числа видов, которые прежде либо вообще не проявляли склонности к синантропии, либо населяли сельские ландшафты (Морозов, 2021). К концу XX века в населенных пунктах СССР отмечали 71 вид грызунов, что составляет 39.9% списка родентофауны этой территории (Хляп и др., 2000). Таким образом, для данных видов городская среда оказалась приемлемой или, как это ни парадоксально, даже более благоприятной, чем природная. Обитатели городских ландшафтов получают большее число потенциальных убежищ, они могут использовать дополнительные кормовые ресурсы (пищевые отходы, запасы продовольствия, плоды и семена растений, растущих в зеленых зонах городов) и, как правило, в городах у них нет типичных конкурентов и хищников (Khlyar et al., 2012; Тихонова и др., 2012). Однако на территориях, активно освоенных человеком, выше уровень загрязнений (воды, почвы, воздуха) и шума, выше средняя температура воздуха, изменена интенсивность и продолжительность освещения. Эти факторы, очевидно, должны ухудшать условия жизни, как самого человека, так и животных, которые оказываются в городской среде рядом с ним.

Ряд особенностей городских популяций позвоночных животных сформулирован в работе Луняка (Luniak, 2004). Он относит к ним: 1) рост плотности населения, связанный с сокращением размеров участков обитания; 2) изменение экологических стратегий переживания зимнего периода; 3) увеличение продолжительности жизни (за счет лучшего переживания неблагоприятных периодов года); 4) более высокую выживаемость травмированных особей при значительной доле инфицированных и зараженных паразитами; 5) удлинение сезона размножения; 6) изменение (иногда на противоположный) циркадного ритма; 7) изменение рациона; 8) выработку толерантности по отношению к человеку; 9) повышение внутривидовой агрессии.

Однако перечисленные положения были сформулированы этим исследователем, главным образом, на основе изучения птиц, обитающих в городских ландшафтах. Что же касается млекопитающих, в частности грызунов, то таких ис-

следований было проведено немного и насколько справедливо приведенное выше для них — не очевидно. Актуален также вопрос о том, каким образом и почему некоторые виды животных заселяют города?

Биологические особенности синантропных видов грызунов, которые позволяют им соседствовать с человеком, были впервые сформулированы Тупиковой (1947) применительно к домовый мышью (*Mus musculus*). В дальнейшем эту тему развивали и другие отечественные зоологи на примере отдельно взятых видов или групп видов (Соколов, Карасева, 1985; Мешкова, Федорович, 1996; Котенкова, Мунтяну, 2007).

Агрофилам, которые в первую очередь должны были бы становиться синантропами, ранее уделяли меньше внимания (Тупикова и др., 2000). Российские исследователи Хляп и Варшавский (2010) сравнили две группы грызунов — синантропов и агрофилов, анализируя особенности биологии, благодаря которым эти грызуны заселяют населенные пункты или поля и процветают в таких малоблагоприятных для других млекопитающих условиях.

Обе категории видов (синантропы и агрофилы):

1. легко проникают на новые для них территории и быстро их осваивают;
2. способны скапливаться и жить скученно в ограниченном пространстве;
3. способны быстро наращивать свою численность, достигая сверхвысоких показателей: синантропы — в населенных пунктах, а агрофилы — на полях;
4. способны обитать в сильно фрагментированном пространстве: синантропы — в разделенных улицами домах или в пригодных для обитания фрагментах незастроенной территории, а агрофилы — в стациях переживания после практически одномоментного исчезновения корма, убежищ, укрытий в результате пахоты, жатвы или других сельскохозяйственных работ;
5. всеядны, но могут переходить на монокорм, в т.ч. могут питаться только зерном, что особенно важно для агрофильных грызунов, заселяющих посевы зерновых;
6. предпочитают высококалорийные корма, что позволяет зверькам быстро насыщаться, при этом продолжительность активности сокращается, а продолжительность сна — увеличивается.

Безусловно, между истинными синантропами и агрофилами должны быть переходные формы, приспособленные и к тем, и к другим условиям. Одним из таких видов является обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*), который буквально на

протяжении одного поколения людей прошел путь от агрофила до вида-синурбиста¹.

С обыкновенным хомяком в последние несколько десятилетий сложилась весьма нетривиальная ситуация. Еще недавно широко распространенный и промысловый, он в 2020 г. был включен в Красную книгу МСОП с категорией CR (виды, находящиеся на грани исчезновения) (Banaszek et al., 2020). Численность обыкновенного хомяка в естественных биотопах за последние полвека резко сократилась практически на всем ареале (Neumann, Jansman, 2004; Neumann et al., 2004, 2005; La Haye et al., 2012; Surov et al., 2016). При этом вид начал исчезать как из естественных биотопов, так и из агроценозов, где он являлся одним из основных грызунов-вредителей. Мы это связываем с тем, что с середины XX века началась массовая распахка, появилась мощная сельскохозяйственная техника, посевные площади существенно расширились, а лесополосы и межи сократились, усилилась химизация сельского хозяйства, включая обработку полей против вредителей.

Но интересно другое. Одновременно с сокращением численности в агроценозах, обыкновенного хомяка стали чаще фиксировать в населенных пунктах различного уровня (большие и малые города, садовые товарищества, поселки городского типа и т.д.). К настоящему времени популяции этого вида в Западной Европе известны в пригородах и по периферии ряда крупных городов Германии, таких как Майнц, Мангейм, Ганновер, Франкфурт, Гёттинген, Брауншвейг (Niethammer, 1982; Endres, U., 1999; Kupfernagel, 2003). Крупнейшая популяция обыкновенного хомяка в Центральной Европе обитает в столице Австрии – Вене (Hoffmann, 2011; Schmelzer, Herzig-Straschil, 2013; Flamand et al., 2019). В Чехии вид зарегистрирован в Брно 1976–1982 гг. (Pelicán et al., 1983), Праре (Vohralík, 2011) и Оломоуце (Losík et al., 2007; Petrova et al., 2018), в Словакии – в южной части города Кошице (Losík et al., 2007; Petrova et al., 2018), в Польше – в г. Люблине (Łorucki, Szelağ, 2011; Buczek, 2019) и многих других городах. Все эти города находятся в пределах прежнего ареала вида, и речь может идти пока о вселении сюда хомяка с ближайших окраин или “наползании” городов на места обитания вида. Хотя в будущем не исключены и инвазии с расширением естественного ареала.

В России одна из самых старых городских популяций обыкновенного хомяка, по-видимому,

обитает в Москве (Карасева и др., 1999; Feoktistova et al., 2013). Причем ископаемые останки обыкновенного хомяка, наряду с останками промысловых животных, были обнаружены при раскопках культурного слоя 14 городищ дьяковской культуры (V–VII вв. н.э.) в Московской обл., в т.ч. и на территории современной Москвы (10 городищ) (Цалкин, Борисоглебская, 1967). Можно предполагать, что уже в те далекие времена на территории будущего города обыкновенный хомяк обитал рядом с человеком. На территории мегаполиса хомяка регистрировали с конца XIX в. Современная популяция этого вида в Москве и ближнем Подмосковье невелика, в 2018 г. она зафиксирована нами только в районе Борисовских прудов в Царицыно вдоль р. Язвенка и в районе поселка Быково (Раменский р-н Московской обл.) около рыборазводных прудов и на огородах местных жителей.

Результаты проводимых с нашим участием интернет-обследований (Богомолов и др., 2021) и маршрутных экспедиций по России и Казахстану позволяют постоянно выявлять новые города, где обыкновенный хомяк ранее не фиксировался. Так, в 2017–2020 гг. мы регистрировали его норы в частном секторе недалеко от центра г. Владимира, в г. Туле, в г. Казани, отлавливали в Академгородке г. Новосибирска, недалеко от центра г. Барнаула. Есть достоверные свидетельства того, что хомяк обитает в границах городов Нижний Новгород, Пермь, Тюмень, Омск, Красноярск и др.

Одним из регионов, где обыкновенный хомяк в наши дни часто встречается в городах, является Предкавказье. В частности, он обитает в городах: Нальчик, Кисловодск, Грозный, Владикавказ (Феоктистова и др., 2019). Кроме того, в настоящее время отмечен в 18 городах и 42 сельских населенных пунктах Крыма (Товпинец, Алексеев, 1992; Товпинец и др., 2006; Feoktistova et al., 2013a), включая столицу – г. Симферополь, где его присутствие датируется с начала XX в. (Феоктистова и др., 2016). Вероятно, именно в Симферополе сейчас существует самая крупная городская популяция этого вида в мире (Feoktistova et al., 2013; Суров и др., 2015). В Казахстане обыкновенный хомяк обнаружен нами в г. Астане в Президентском парке в самом центре столицы (Феоктистова и др., 2020).

Такое феноменально быстрое изменение предпочтительных местообитаний, вероятно, обусловлено некоторыми биологическими особенностями вида, которые и будут рассмотрены нами ниже.

Как известно, к обитанию в крупных городах легче приспосабливаются эврибионты и эврифаги, обладающие высокой плодовитостью (Карасева и др., 1999). Обыкновенный хомяк, безусловно, обладает всеми этими характеристиками. Его

¹ Синурбанизация (synurbization) означает “освобождение популяции от регулирующего эффекта экосистемы и процесс адаптации к специфическим условиям городской среды, формированию новых регуляторных связей, по аналогии с синантропизацией” (Andrzejewski et al., 1978).

естественный ареал огромен (около 6 млн км²) — от Пермского края до Северной Осетии и от Бельгии до Красноярского края (Surov et al., 2018). На этой территории, естественно, имеется широкий диапазон условий как биотопических, так и кормовых, которые являются оптимальными для обыкновенного хомяка, тем не менее, по каким-то причинам он предпочитает селиться вблизи человека. Ниже мы рассмотрим некоторые биологические особенности обыкновенного хомяка, позволяющие ему, а по-видимому, и другим видам мелких млекопитающих, осваивать урбандиапазоны.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ГОРОДСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Некоторые ученые рассматривают города как “каменные пустыни” с зелеными островами садов, парков и скверов. Соответственно, в городах можно ожидать эффектов, аналогичных островным. Действительно, в крупных населенных пунктах популяции грызунов-синурбистов обычно приурочены к зеленым зонам, которые разделены жилыми массивами, автодорогами и т.д.

В ряде наших работ описана генетическая структура обыкновенного хомяка в городах: Симферополь, Кисловодск, Астана (Феоктистова и др., 2016, 2019, 2020). Показано, что там, где вид обитает длительное время (Симферополь, Кисловодск), можно выделить обособленные группировки со значительной генетической дистанцией между ними. Так, на территории г. Симферополя обнаружено три группировки, генетическая дистанция между которыми составляет 22–32%. Географически они расположены друг от друга на расстоянии всего 2–4 км (Феоктистова и др., 2016). В Кисловодске выявлено четыре обособленные группировки, находящиеся на расстоянии 1.3–6.3 км друг от друга. При этом генетическая дистанция между ними составляет 11.8–25% (Феоктистова и др., 2019). На окраинах городов, представляющих собой зеленые зоны и примыкающие к пригородной (не урбанизированной) территории, различия между локальными группировками снижаются до 5–9%, что может свидетельствовать о более активной миграции животных в загородных популяциях. Таким образом, городские группировки обыкновенного хомяка отличаются высокой степенью генетической обособленности и сниженным, по сравнению с установленным для города в целом, генетическим разнообразием.

Сходная ситуация описана для белонного хомячка (*Peromyscus leucopus*) в парках Нью-Йорка (Munshi-South, Nagy, 2014) и вечернего хомячка

(*Calomys musculus*) в Рио Куарто (Аргентина) (Chiappero et al., 2011). В то же время у серой крысы (*Rattus norvegicus*) в городе Сальвадор (Бразилия) хотя и существуют три обособленные группы, генетическое разнообразие внутри них высокое, а степень родства между особями, напротив, низкая (Kajdacs et al., 2013). Иными словами, в городской популяции крыс происходит постоянное перемешивание генофонда, что поддерживает их высокое генетическое разнообразие. Эти различия могут быть обусловлены обитанием крыс в жилищах человека, их более высокой миграционной активностью по сравнению с белонными и вечерними хомячками, а также обыкновенным хомяком, причем крысы могут использоваться для перемещения городских коммуникаций, в отличие от обитателей зеленых территорий.

Важным представляется вопрос и об изменении генетической структуры видов в процессе освоения ими городской среды. О скорости эволюционных преобразований генома говорить сложно, т.к. для этого необходимо сравнивать историческую и современную ДНК конкретного вида. Мы исследовали ДНК экземпляров обыкновенного хомяка, добытых С.И. Огнёвым в 1907 г. на территории г. Симферополя (коллекция Зоологического музея МГУ). Показано, что 115 лет назад в этом городе обитали животные с гаплотипами мтДНК (объединенного участка гена цитохрома b и D-петли), отличными от гаплотипов ныне живущих здесь животных. Это может свидетельствовать как в пользу того, что город заселялся хомяками неоднократно, так и о том, что происходил “отбор”, в том числе, и по митохондриальным линиям. Ранее митохондриальные гены считались нейтральными, что позволяло использовать их в качестве молекулярных часов, но сейчас показано — митохондриальный геном также может подвергаться действию отбора (Balloux, 2010; Oliveira et al., 2019). У обыкновенной белозубки (*Crocodyrus russula*) (Fontanillas et al., 2005) и белонного хомячка (Pergams, Lacy, 2008) были обнаружены конкретные митохондриальные гаплотипы, которые связаны с более эффективным термогенезом и лучшей выживаемостью особей в зимний период (Fontanillas et al., 2005; Pergams, Lacy, 2008).

Считается, что закрепление в популяциях грызунов вновь возникающих в результате мутаций вариантов последовательностей ДНК происходит крайне редко (один раз в течение нескольких тысячелетий). Поэтому возникновением новых гаплотипов непосредственно в городских популяциях можно пренебречь. Отмечаемое в городах значительное число мтДНК линий свидетельствует о разнообразии особей-основателей или особей, обитавших на этой территории еще до того, как город сформировался, или проникавших на го-

родскую территорию из окрестностей. Как уже отмечалось, в поселениях обыкновенного хомяка в Симферополе присутствуют три, а в Кисловодске — пять мтДНК линий. Из них две в Симферополе и три в Кисловодске являются уникальными для этих городов и в настоящее время не встречаются в окрестностях (Феоктистова и др., 2016, 2019).

Этот факт может свидетельствовать о том, что обнаруженные линии, вероятно, являются “аборигенными” для города. Другие же мтДНК линии, встреченные в этих городах (одна в Симферополе и две в Кисловодске), были встречены и в окрестностях соответствующих городов, что подтверждает возможность обмена генофондом между городом и окрестностями (Феоктистова и др., 2016, 2019). В данном случае прослеживается явная аналогия с заселением Фарерских о-вов серыми крысами, которое сопровождалось эффектом “бутылочного горлышка”, уменьшением количества филогрупп и снижением эффективной численности популяций (Puckett et al., 2020).

Но в ряде случаев, анализируя разнообразие гаплотипов, мы можем “воочию” наблюдать процесс заселения городских территорий видами-синурбистами. Так, в 2017 г. мы обнаружили группировку обыкновенного хомяка в г. Астане. Ее возраст можно абсолютно точно определить, т.к. ее формирование началось только после “экологической катастрофы” — полной трансформации ландшафта при строительстве Президентского парка, которое завершилось в 2008 г. Все особи, пойманные как на территории этого парка, так и в более “старой” восточной его части, оказались носителями одного гаплотипа мтДНК. Присутствие здесь единственной митохондриальной линии можно рассматривать как “эффект основателя” — “митохондриальную Еву” локального масштаба. Сведений о разнообразии гаплотипов в популяциях обыкновенного хомяка в окрестностях Астаны у нас пока нет, однако в выборках из соседних районов и областей (Темиртау, Щучинск, Тургай) обнаружено не менее трех разных гаплотипов исследованного участка мтДНК, а всего на территории Северного Казахстана в настоящее время описано девять гаплотипов мтДНК (Феоктистова и др., 2020).

Подводя итог этому разделу, можно сказать, что для видов-синурбистов характерно формирование генетически обособленных групп (демов), существующих независимо друг от друга при отсутствии обмена или ничтожно малом обмене особями. Генетическая дистанция между отдельными городскими поселениями обычно выше, чем между поселениями вне города. Кроме того, в городах могут сохраняться как аборигенные мтДНК линии, так и линии, проникающие в города с пригородных территорий.

РОСТ ПЛОТНОСТИ НАСЕЛЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЕ РАЗМЕРОВ УЧАСТКОВ ОБИТАНИЯ

Несмотря на то, что в городской среде пригодные для жизни обыкновенного хомяка территории обычно изолированы друг от друга, плотность особей в отдельных группировках может быть очень высокой и, как правило, может превышать плотность во внегородских поселениях. Возможно, это связано с обилием и концентрацией кормовых ресурсов, большим разнообразием доступных убежищ и укрытий, а также со снижением пресса хищников. Так, стабильно высокая, а местами даже экстремально высокая плотность обыкновенного хомяка отмечалась нами на протяжении пяти лет наблюдений с 2014 по 2019 год в г. Симферополе (Парк им. Ю.А. Гагарина) (Surov et al., 2019) (табл. 1). Однако не ясно, является ли высокая плотность особенностью именно городских популяций этого вида или это реализация нормы реакции в условиях избытка ресурсов. При этом средняя плотность в других населенных пунктах и в биотопах на неурбанизированных территориях была существенно ниже (табл. 1). Агроландшафты степной части Крыма (лесополоса, разделяющая поле пшеницы) также характеризовались высокой плотностью хомяка (до 25.2 особей/га) (Телицына и др., 1999), а в луговых ассоциациях предгорий Алтая (даже вблизи посадок зерновых) в течение трех летних сезонов плотность поселений хомяка была в среднем 2.5 особей/га (Карасева, 1962).

Сведения о размерах индивидуальных участков обыкновенного хомяка в условиях города крайне немногочисленны. В результате исследования той же локальной популяции обыкновенного хомяка в Парке им. Ю.А. Гагарина в Симферополе на пике сезона размножения (в мае 2016, 2017 гг.) (Surov et al., 2019) с применением методов мечения и радиотелеметрии определены следующие характеристики использования пространства: 1) высокая локальная плотность особей на фоне общей разреженности поселений в городе; 2) уменьшение размеров участков обитания, по сравнению с дикими популяциями; 3) высокая степень обобществления пространства, особенно между половозрелыми самками и самцами; 4) относительно низкая степень обобществления пространства между самками и молодыми особями (недавно перешедшими к самостоятельной жизни).

Таблица 1. Плотность поселений обыкновенного хомяка на урбанизированных территориях

Страна	Город	Плотность поселений	Местообитания	Автор
Австрия	Вена	2.2 нор/га (всего около 3000 особей в городе) 0.7 нор/га 3.8 нор/га 20 особей/га	Кладбища, парки, сады, набережные и посадки вдоль обочин улиц Зеленая зона Городское кладбище Ленточное поселение вдоль шоссе	Hoffmann, 2011
Чехия	Оломоуц	1.8 особей/га	Окраина города (6 лет наблюдений)	Losík et al., 2007
Словакия	Кошица	1.4 нор/га, 0.6 особей/га	Городское кладбище	Čanády, 2013
Польша	Люблин	2.8 особей/га	Поля зерновых культур опытной станции	Banaszek, Ziomek, 2010
Россия	Симферополь	7.8 нор/га 40 нор/га, до 80 особей/га 36 нор/га (локально до 136 нор/га) 20.0–31.8 нор/га, 20.9–27.7 особей/га (локально до 50 особей/га)	Городские районы Ленточное поселение вдоль крупных городских магистралей Аллея вдоль улицы, включая палисадники, газоны и огороды в частном секторе Парк им. Ю.А. Гагарина (5 лет наблюдений)	Buczek, 2019 Товпинец и др., 2006 Surov et al., 2019

АГРЕССИВНОСТЬ ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА К КОНСПЕЦИФИКАМ И ПОТЕНЦИАЛЬНЫМ ИСТОЧНИКАМ ОПАСНОСТИ В ГОРОДЕ (СОБАКИ, КОШКИ, ЛЮДИ)

Как отмечает Луняк (Luniak, 2004), у птиц в связи с сокращением участков обитания в городе растет и внутривидовая агрессия. Что касается обыкновенного хомяка, то эта закономерность вряд ли к нему применима за исключением кратковременных периодов конкурентных отношений между самцами за рецептивную самку. Действительно, весной во время активного размножения мы наблюдали как непосредственные агрессивные контакты между самцами, так и многочисленные трупы животных со следами ран. При этом причиной гибели могли быть как соперники, так и собаки. Самцы, занятые поиском самки, теряют бдительность и расходуют много энергии на преследование рецептивной самки и собственно спаривание. Такие животные быстрее становятся добычей собак, как домашних, так и бродячих. Но в целом агрессия в условиях города не характерна для обыкновенного хомяка, и наблюдаемые нами как визуально, так и зафиксированные фотоловушками контакты обычно не имели агрессивного характера. Проявлений толерантности обыкновенного хомяка к человеку в условиях города немного, но это связано, скорее,

с тем, что хомяки и люди существуют как бы в разных временных режимах и обычно не попадают друг другу на глаза. Тем не менее в городах Люблин и Вена отмечены случаи выпрашивания хомяками корма у людей (Buczek, 2019) (И. Хоффман – личное сообщение), что можно рассматривать как выработку у обыкновенного хомяка не только терпимости, но и дружелюбия по отношению к человеку, пойманные же в природе хомяки значительно более агрессивны к человеку, чем городские.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ ПЕРЕЖИВАНИЯ ХОЛОДНОГО ВРЕМЕНИ ГОДА

Для обыкновенного хомяка, в отличие от видов с истинной спячкой (сурков, сусликов, тушканчиков), характерна факультативная, а не облигатная спячка (Kayser, 1962; Gubbels et al., 1989; Wollnik, Schmidt, 1995; Wassmer, 2004). Мы исследовали зимнюю вненоровую активность и спячку обыкновенного хомяка в городской среде (Surov et al., 2019). С этой целью четырем взрослым самцам и одной самке для регистрации температуры тела внутрибрюшинно имплантировали термонакопители (Петровский и др., 2008) и для регистрации местоположения животного – радиопередатчики (Минаев и др., 2016). Это позволяло на

протяжении всего холодного периода года регистрировать местонахождение каждой особи, а после отлова весной прочитать график изменений температуры тела (Surov et al., 2019). По нашим наблюдениям, в г. Симферополе максимальная общая продолжительность спячки (от первого эпизода гипотермии до последнего) составляла от 40 до 105 дней (Surov et al., 2019). У одного из самцов за всю зиму температура тела ни разу не опускалась ниже 35°C, а его ежесуточную наземную активность подтвердили регистрации на фотоловушках. Свежие следы жизнедеятельности хомяков — погрызенные стручки гледичии трехколючковой (*Gleditsia triacanthos*), следы самих животных, а также открытые входы в норы — мы обнаруживали в течение круглого года, включая даже самый холодный месяц (январь). Однако массовые появления взрослых животных регистрировали только в феврале—марте.

Согласно этим данным, в Симферополе есть условия, позволяющие хомякам проводить в спячке меньше времени или вообще отказаться от нее. Возможно, это связано с тем, что в городах (в данном случае в городском парке г. Симферополя) имеется достаточное количество калорийного корма. Влияние количества потребленного корма на продолжительность спячки была показана в работе Сютц с соавторами (Siutz et al., 2018): экспериментальная группа обыкновенных хомяков, получавшая дополнительный калорийный корм перед спячкой, отличалась от контрольной сокращенным периодом зимней спячки.

Получить данные о продолжительности жизни в природе довольно сложно, для этого требуется отслеживание судьбы конкретных индивидуально меченных особей в течение продолжительного времени. Из более чем 500 хомяков, помеченных нами в парке им. Ю.А. Гагарина в Симферополе за 5 лет, две зимы пережили только 2 самца и 2 самки (т.е. менее 1%). Максимальная зафиксированная продолжительность жизни хомяков на площадке по данным мечения составила 590 дней для одного самца и 740 дней для одной самки. При этом из числа сеголеток первую зиму пережило не более 50% особей (Surov et al., 2019). Данные о жизненном цикле обыкновенного хомяка в естественных условиях ограничиваются работой Карасёвой (1962), проведенной 60 лет назад в предгорьях Алтая. Наблюдения на площадке мечения в течение трех летних сезонов показали, что продолжительность жизни обыкновенного хомяка может достигать четырех лет. Хотя эти данные лишь косвенно позволяют сравнить продолжительность жизни хомяков в городских и природных популяциях, они свидетельствуют скорее о сокращении продолжительности жизни животных в городских условиях. Очевидно, что при высокой смертности и короткой продолжительности

жизни поддержание высокой плотности должно обеспечиваться высокой рождаемостью и увеличением количества выводков в течение сезона. Сокращение времени спячки или отказ от нее позволяют продлить сезон размножения и, соответственно, повысить репродуктивный потенциал. Мы неоднократно отмечали в городе зверьков в возрасте 2—3 месяцев даже в марте, что свидетельствует о возможности позднеосеннего размножения, чего никогда не фиксировалось в природных популяциях.

СУТОЧНАЯ АКТИВНОСТЬ И ИЗМЕНЕНИЕ РАЦИОНА

Обыкновенные хомяки в городе часто проявляют дневную активность, что подтверждается как нашими наблюдениями, так и наблюдениями в Вене и Кракове (Schmelzer, Millesi, 2008; Ziomek et al., 2012; Surov et al., 2019). Тем не менее даже в городе активность хомяка, как правило, приурочена к темному времени суток. Она начинается, в зависимости от времени года, в 18—20 часов, а заканчивается в 6—7 часов утра. Это было подтверждено наблюдениями, полученными нами с помощью фотоловушек, установленных в Симферополе на территории ФБУЗ “ЦГиЭ в Республике Крым и городе федерального значения Севастополе”.

Основу рациона обыкновенного хомяка в г. Симферополе составляют цветы и плоды конского каштана (*Aësculus hippocástanum*), клёна платанолистного (*Acer platanoides*), гледичии трехколючковой, дуба черешчатого (*Quercus robur*), грецкого ореха (*Juglans regia*), фундука (*Corylus maxima*), рябины обыкновенной (*Sorbus aucuparia*), калины обыкновенной (*Viburnum opulum*), бирючины обыкновенной (*Ligustrum vulgaris*), чёрной бузины (*Sambucus nigra*), груши обыкновенной (*Pyrus communis*), яблони домашней (*Malus domestica*), сливы домашней (*Prunus domestica*) и вишни (*Prunus subg. cerasus*) (Surov et al., 2019). Такое богатое разнообразие декоративных и плодовых деревьев, а также многочисленные травянистые растения (одуванчик, клевер, осоки и пр.), безусловно, обеспечивают хомяков кормом в течение круглого года. Кроме того, обыкновенный хомяк питается улитками, жуками, бабочками и другими беспозвоночными. Важным кормовым ресурсом в г. Симферополе (а также, видимо, в других южных городах) служат овощи и фрукты, хранящиеся в подвалах жилых домов. Но, как показали наши наблюдения и опросы населения, еще более значимыми кормовыми ресурсами для поддержания городской популяции *Cricetus cricetus* являются пищевые остатки из мусоросборников и еда для кошек и собак, оставляемая местными жителями возле домов (Feoktistova et al.,

2013а). Хомяки охотно поедают этот весьма разнообразный корм, иногда даже в присутствии потенциального хищника. Было показано, что состав рациона варьирует в зависимости от сезона и наличия корма. Но в Вене, например, основу питания в течение круглого года составляли различные виды орехов (Roswag et al., 2018).

УСТОЙЧИВОСТЬ К ПАРАЗИТАРНОЙ НАГРУЗКЕ И ИНФЕКЦИЯМ

Обитание на одной территории как аборигенных, так и чужеродных видов, формирующих новые, ранее не существовавшие сообщества с повышенной плотностью населения, нехарактерной кормовой базой и т.д., типично для урболандшафтов (Luniak, 2004). Как следствие, в городе следует ожидать появление новых отношений “паразит–хозяин” и более высокой паразитарной нагрузки. Известно, что в целом городские популяции млекопитающих и птиц чаще подвергаются заражению паразитами и встречаются с большим количеством патогенов, чем сельские (Gliwicz, 1980). При этом в городе вид сталкивается с патогенами и паразитами, не характерными для его естественных мест обитания. Возникает следующий вопрос, как иммунная система животных-синурбистов отвечает на эти городские “вызовы”, в т.ч. на встречу с новыми паразитами, патогенами, загрязнением тяжелыми металлами и т.д.? Оценка аллельного разнообразия генов главного комплекса гистосовместимости (major histocompatibility complex – МНС) может пролить свет на решение этой проблемы и может служить показателем степени приспособленности вида к противодействию негативным факторам городской среды. Эти гены играют ключевую роль в иммунной защите организма, в т.ч. в обеспечении ответа на патогенную нагрузку (Klein, Figueroa, 1986; Hill et al., 1991; Potts, Wakeland, 1993; Brown, Eklund, 1994; Edwards, 1996; Janeway, 2001; Hedrick, 2002; Ujvari et al., 2005; Acevedo-Whitehouse, Cunningham, 2006).

Исследование популяций упомянутого выше белоногого хомячка, обитающего в парках Нью-Йорка, показало, что гены, ответственные за иммунные характеристики особей (так же как и ряд других, ответственных, например, за переработку продуктов, богатых жирами), в городских условиях находятся под выраженным действием положительного отбора (Harris et al., 2013; Harris, Munshi-South, 2017).

Чтобы оценить влияние условий обитания в урбоценозе на особенности иммунной системы обыкновенного хомячка, мы исследовали аллельное разнообразие экзона II гена DRB, входящего в состав МНС класса II, с использованием технологии секвенирования нового поколения (NGS)

(Shiina et al., 2015) у животных из городской (Симферополь) и сельской (окрестные территории) популяций (Феоктистова и др., 2022).

Результаты проведенного анализа показали, что именно городская популяция отличается повышенным разнообразием гена DRB по всем показателям (число аллелей, отмеченных в популяции, среднее число аллелей в генотипе особи, рассчитанные для популяции индексы гаплотипического и нуклеотидного разнообразия). Число аллелей в сельских популяциях обыкновенного хомяка на Крымском п-ове ($n = 11$) было несколько ниже, чем в благополучной экзoантропной популяции Чехии ($n = 13$), но для Симферополя это значение было существенно большим ($n = 19$). Хотя число несинонимичных замен превышало число синонимичных в обеих выборках с Крымского п-ова, действие положительного отбора в городской популяции было заметно выше, чем в сельской (Феоктистова и др., 2022). Полученные результаты позволяют предполагать, что представители городской популяции хомячков Симферополя более устойчивы к противостоянию “городским вызовам” – к инфекциям и паразитарной нагрузке по сравнению с представителями популяций, обитающих вне города.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрев ряд положений, характеризующих адаптации видов-синурбистов к обитанию в урболандшафтах на примере обыкновенного хомяка, мы пришли к следующим выводам.

1. В городах поселения наземных животных фрагментированы и поэтому формируют хорошо обособленные деми, обмен генами между которыми ограничен. В результате генетическая дистанция между “городскими” группировками одного и того же вида значительно больше, чем между сельскими или природными. При этом в городе могут сохраняться “уникальные” мтДНК линии.

2. На фоне “теплового” загрязнения городов и при избытке кормовых ресурсов зимоспящие виды грызунов могут сокращать период спячки либо гипотермия у них вообще не наступает. Это приводит к удлинению сезона активности и способствует, в конечном счете, повышению репродуктивного потенциала городской популяции, что важно при высоком уровне смертности.

3. Выработка толерантности к конспецификам позволяет более эффективно использовать норы на обобществленной территории. Повышение агрессивности в условиях урбоценозов не является оптимальной стратегией.

4. Изменение диеты, переход на питание “быстрыми углеводами” и кормами, содержащими

большое количество жиров, выгодны в условиях города. Подобная стратегия позволяет животным быстрее восполнить энергетические затраты. С другой стороны, без формирования адаптаций, направленных на переработку легких углеводов, такой тип питания может вызывать метаболический синдром, также ведущий к сокращению продолжительности жизни.

5. Высокий уровень загрязнения городов и другие стрессорирующие факторы, включая болезни и паразитарную нагрузку, приводят к сокращению продолжительности жизни отдельных особей, но большее разнообразие иммунных показателей может обеспечивать и большую популяционную жизнестойкость.

6. Применительно к обыкновенному хомяку мы не наблюдаем значительных изменений характера циркадной активности — в целом сохраняется ночная активность, но в отдельных случаях возможно проявление и дневной активности.

Насколько выдвинутые положения применимы к другим видам-синурбистам — сказать сложно. Но проводить комплексные исследования разных видов животных и растений в городах крайне важно. Это: 1) даст нам новые примеры для теории эволюции и 2) расширит понимание возможностей видов адаптироваться к быстро меняющейся городской среде (Donihue, Lambert, 2015). Первое связано с тем, что скорость и масштабы изменений городской среды, вызванных человеком, столь высоки, что эволюционные изменения можно наблюдать в течение достаточно короткого времени. Второе — с тем, что организмы способны к неэволюционным изменениям, они подстраивают свои поведение, физиологию и морфологию к измененной окружающей среде (в нашем случае, городской) (McDonnell, Nahs, 2015). Риклефс (Ricklefs, 1990) выделил три основных адаптивных ответа, которые могут сформироваться в разных временных масштабах: регуляторный (regulatory), адаптационный (acclimatory) и эволюционный (developmental). Регуляторные реакции происходят в течение коротких периодов времени — секунд, минут и часов; эти реакции обычно затрагивают изменения физиологии и поведения. Примерами регуляторных реакций на городскую среду являются, например, изменения в частотах песен у птиц (Hu, Cardoso, 2010) и возникновение поведения избегания у городских млекопитающих (Lowry et al., 2013). В случае с обыкновенным хомяком это могут быть толерантность (привыкание) к присутствию человека или кошки (последние редко нападают на взрослых хомяков), изменение суточного ритма активности. Адаптационный эффект может действовать на протяжении нескольких дней и недель и обычно включает физиологические и морфологические

изменения. Применительно к обыкновенному хомяку мы наблюдаем сокращение или полный отказ от зимней спячки в зависимости от условий года и урожайности кормовых растений. Как регуляторные, так и адаптационные реакции могут быть обратимыми на протяжении жизни индивида. Реакции, связанные с генетически закрепленными свойствами, происходят в течение более длительных периодов времени. Для обыкновенного хомяка мы наблюдаем формирование определенной генетической внутригородской структуры, включая разнообразие аллелей генов МНС, повышение плодовитости, как ответа на высокую смертность и др. свойства, которые отличают городские популяции от сельских или природных.

Данные, полученные при изучении городской экологии, позволят решать не только фундаментальные эволюционные задачи, но и задачи, имеющие чисто практическую значимость. Например, оценить риски, которые несут городские виды для человека, и по возможности их минимизировать. Эти риски не ограничиваются только эпидемиологической опасностью непосредственно для человека. Грызуны могут разрушать коммуникации, могут быть распространителями заболеваний домашних животных, могут повреждать зеленые насаждения. Крайне важно в этом отношении исследовать новые экологические связи, возникающие в условиях города и не имеющие природных аналогов. Следовательно, понимание особенностей и характера экологических процессов, происходящих в урбоценозах, является крайне важным для сохранения “здоровой” и безопасной городской среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках Государственного задания ИПЭЭ РАН № FFER-2021-0004.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богомолов П.Л., Феоктистова Н.Ю., Кротова М.В., Суров А.В., 2021. Использование интернет-ресурсов для оценки численности видов, контактирующих с человеком (на примере обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia) // Поволжский экологический журнал. № 4. С. 458–467.
- Карасева Е.В., 1962. Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае // Зоологический журнал. Т. 41. № 2. С. 275–285.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Самойлов Б.Л., 1999. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука. 246 с.
- Котенкова Е., Мунтяну А., 2007. Феномен синантропии: адаптации и становление синантропного образа жизни в процессе эволюции домовых мышей

- надвидового комплекса *Mus musculus* s. l. // Успехи современной биологии. Т. 127. № 5. С. 525–539.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю., 1996. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус. 226 с.
- Минаев А.Н., Пуриков А.В., Рutowская М.В., Махоткина К.А., Суров А.В., Ивлев Ю.Ф., 2016. Радиопередатчик для телеметрической регистрации температуры тела животных мелкого и среднего размера // Зоологический журнал. Т. 95. № 1. С. 108–119.
- Морозов Н.С., 2021. Роль хищников в формировании городских популяций птиц. 1. Кто преуспевает в освоении урболандшафтов? // Зоологический журнал. Т. 100. № 11. С. 1236–1261.
- Петровский Д.В., Новиков Е.А., Мошкин М.П., 2008. Динамика температуры тела обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*, Rodentia, Cricetidae) в зимний период // Зоологический журнал. Т. 87. № 12. С. 1504–1508.
- Соколов В.Е., Карасева Е.В., 1985. Серая крыса — жизненная форма грызуна-синантропа. Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности. М.: ИПЭЭ РАН. С. 6–17.
- Суров А.В., Поплавская Н.С., Богомолов П.Л., Кропоткина М.В., Товпинец Н.Н., Кацман Е.А., Феоктистова Н.Ю., 2015. Синурбанизация обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) // Российский журнал биологических инвазий. Т. 4. С. 105–117.
- Телицына А.Ю., Усанов Ю.А., Карасева Е.В., Дмитриева В.В., 1999. Особенности экологии и поведения обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.), изучение с применением радиотелеметрии // VI съезд Всероссийского териологического общества. С. 254.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Суров А.В., Богомолов П.Л., Котенкова Е.В., 2012. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России. М.: Товарищество научных изданий КМК. 373 с.
- Товпинец Н.Н., Алексеев А.Ф., 1992. Распространение и особенности экологии обыкновенного хомяка в Крыму. Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Изд-во РАН. С. 393–428.
- Товпинец Н.Н., Евстафьев И.Л., Карасева Е.В., 2006. Склонность к синантропии у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) на основе исследований в Крыму. В сб.: Фауна в антропогенном ландшафте. Материалы териологической школы. № 8. С. 136–145.
- Тупикова Н.В., 1947. Экология домового мыши средней полосы СССР. Фауна и экология грызунов. С. 5–67.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2000. Грызуны полей северо-восточной Палеарктики // Зоологический журнал. Т. 79. № 4. С. 480–494.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л., Мещерский С.И., Кацман Е.А., Пельгунова Л.А., Потаниникова Е.В., Суров А.В., 2020. Непреднамеренно поставленный эксперимент—заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758 // Известия Академии наук. Серия биологическая. № 2. С. 224–232.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Богомолов П.Л., Мещерский С.И., Поплавская Н.С., Чунков М.М., Юферева В.В., Тельнов В.А., Суров А.В., 2019. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций // Генетика. Т. 55. № 3. С. 337–348.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Карманова Т.Н., Гуреева А.В., Суров А.В., 2022. Разнообразие аллелей главного комплекса гистосовместимости у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в городской и сельской популяциях // Известия РАН, сер. биологическая. № 5. С. 470–481.
- Феоктистова Н.Ю., Мещерский И.Г., Суров А.В., Богомолов П.Л., Товпинец Н.Н., Поплавская Н.С., 2016. Генетическая структура городской популяции обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) // Генетика. Т. 52. № 2. С. 221–230.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., 2010. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие // Российский журнал биологических инвазий. Т. 3. № 3. С. 73–91.
- Хляп Л.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Варшавский А.А., 2000. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов. Животные в городе. Материалы науч.-практ. конф. М. С. 26–29.
- Цалкин В.И., Борисоглебская М.Б., 1967. Млекопитающие Москвы и Подмоскovie на рубеже нашей эры. Животное население Москвы и Подмоскovie, его изучение, охрана и направленное преобразование. 27–28 апреля 1967 г. М. С. 7–9.
- Acevedo-Whitehouse K., Cunningham A.A., 2006. Is MHC enough for understanding wildlife immunogenetics? // Trends in Ecology & Evolution. V. 21. № 8. P. 433–438.
- Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J., 1978. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta Theriol (Warsz). V. 23. P. 341–358.
- Balloux F., 2010. The worm in the fruit of the mitochondrial DNA tree // Heredity. V. 104. № 5. P. 419–420.
- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M.J.J., Monecke S., Reinert T.E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J., 2020. *Cricetus cricetus* // The IUCN Red List of Threatened Species. P. 1–15. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en>
- Banaszek A., Ziomek J., 2010. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.) population in the city of Lublin // Annales Universitatis Mariae Curie Skłodowska. V. 65. № 1. P. 59–66.
- Brown J.L., Eklund A., 1994. Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review // The American Naturalist. V. 143. № 3. P. 435–461.
- Buczek T., 2019. Occurrence of the common hamster *Cricetus cricetus* within the city limits of Lublin // Chrońmy Przyrodę Ojczyzną. V. 75. № 3. P. 186–198.
- Čanády A., 2013. New site of the European hamster (*Cricetus cricetus*) in the urban environment of Košice city (Slovakia) // Zool. Ecol. V. 23. № 1. P. 61–65.

- Chiappero M., Panzetta-Dutari G.M., Gomez M., Castillo E., Polop J., Gardenal C., 2011. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculinus* (Cricetidae, Sigmodontinae) // Mammalian Biology – Zeitschrift für Säugetierkunde. V. 76. P. 41–50.
- Donihue C.M., Lambert M.R., 2015. Adaptive evolution in urban ecosystems // *Ambio*. V. 44. № 3. P. 194–203.
- Edwards S.V., 1996. Polymorphism of genes in the major histocompatibility complex (MHC): implications for conservation genetics of vertebrates. Molecular genetic approaches in conservation New York Oxford University Press. P. 214–237.
- Endres J., U. W., 1999. Möglichkeiten und Maßnahmen zur langfristigen Erhaltung des Feldhamsters (*Cricetus cricetus* L.) im Nordbereich der Universität Göttingen. Göttingen. 263 s.
- Feoktistova N.Y., Meschersky I.G., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Surov A.V., 2013. A history of Common hamster (*Cricetus cricetus*) settling in Moscow (Russia) and Simferopol (Ukraine). Beitrage zur Jagd und Wildforschung. Ed. Stubbe M. Gesellschaft für Wildtier- und Jagdforschung e. P. 225–233.
- Feoktistova N.Y., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L., Siutz C., Haberl W., Hoffmann I.E., 2013a. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities // *Zoologica Poloniae*. V. 58. № 3–4. P. 116–129.
- Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guinnefollau L., Bergès M., Ajak F., Siutz C., Millesi E., Weber C., Odile P., 2019. Hamsters in the city: A study on the behaviour of a population of common hamsters (*Cricetus cricetus*) in urban environment // *PLoS One*. V. 14. № 1. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225347>
- Fontanillas P., Depraz A., Giorgi M.S., Perrin N., 2005. Non-shivering thermogenesis capacity associated to mitochondrial DNA haplotypes and gender in the greater white-toothed shrew, *Crocidura russula* // *Molecular Ecology*. V. 14. № 2. P. 661–670.
- Gliwicz J., 1980. Ecological aspect of synurbanization of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* // *Wiadomosci Ekologiczne*. V. 26. P. 117–124.
- Gubbels R.E.M.B., Vangelder J.J., Lenders A., 1989. Thermotelemetric Study on the Hibernation of a Common Hamster, *Cricetus-Cricetus* (Linnaeus, 1758), under Natural Circumstances // *Bijdr Dierkd*. V. 59. P. 27–31.
- Harris S.E., Munshi-South J., Obergfell C., O'Neill R., 2013. Signatures of Rapid Evolution in Urban and Rural Transcriptomes of White-Footed Mice (*Peromyscus leucopus*) in the New York Metropolitan Area // *Plos One*. V. 8. № 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0074938>
- Harris S.E., Munshi-South J., 2017. Signatures of positive selection and local adaptation to urbanization in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) // *Molecular Ecology*. V. 26. № 22. P. 6336–6350.
- Hedrick P.W., 2002. Pathogen resistance and genetic variation at MHC loci // *Evolution*. V. 56. № 10. P. 1902–1908.
- Hill A.V., Allsopp C.E., Kwiatkowski D., Anstey N.M., Twumasi P., Rowe P.A., Bennett S., Brewster D., McMichael A.J., Greenwood B.M., 1991. Common west African HLA antigens are associated with protection from severe malaria // *Nature*. V. 352. № 6336. P. 595–600.
- Hobbs R.J., Cramer V.A., 2008. Restoration ecology: interventionist approaches for restoring and maintaining ecosystem function in the face of rapid environmental change // *Annual Review of Environment and Resources*. V. 33. P. 39–61.
- Hoffmann I.E., 2011. Distribution of Common hamsters in Vienna www.wien.gv.at/umweltschutz/naturschutz/pdf/feldhamster-karte.pdf
- Hu Y., Cardoso G.C., 2010. Which birds adjust the frequency of vocalizations in urban noise? // *Animal Behaviour*. V. 79. № 4. P. 863–867.
- Janeway C.A., 2001. How the immune system works to protect the host from infection: a personal view // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. V. 98. № 13. P. 7461–7468.
- Kajdacs B., Costa F., Hyseni C., Porter F., Brown J., Rodrigues G., Farias H., Reis M., Childs J., Ko A., Caccone A., 2013. Urban population genetics of slum dwelling rats (*Rattus norvegicus*) in Salvador, Brazil // *Molecular Ecology*. V. 22. P. 5056–5070.
- Kayser C., 1962. Effect of a stay at a low temperature associated with darkness on the early appearance of hibernation in the hamster (*Cricetus cricetus*) // *Comptes rendus des seances de la Societe de biologie et de ses filiales*. V. 156. P. 498–500.
- Khlyap L., Glass G., Kosoy M., 2012. Rodents in urban ecosystems of Russia and the USA Rodents: Habitat, Pathology and Environmental Impact S.D. Ed. Triunver A., ed. Nova Science Pub Inc. P. 1–22.
- Klein J., Figueroa F., 1986. Evolution of the major histocompatibility complex // *Critical reviews in immunology*. V. 6. № 4. P. 295–386.
- Kowarik I., 2011. Novel urban ecosystems, biodiversity, and conservation // *Environmental pollution*. V. 159. № 8–9. P. 1974–1983.
- Kupfernagel C., 2003. Raumnutzung umgesetzter Feldhamster *Cricetus cricetus* (LINNAEUS, 1758) auf einer Ausgleichsfläche bei Braunschweig // *Braunschweiger Naturkundliche Schriften*. V. 6. P. 875–887.
- La Haye M.J.J., Neumann K., Koelewijn H.P., 2012. Strong decline of gene diversity in local populations of the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*) in the western part of its European range // *Conserv. Genet*. V. 13. № 2. P. 311–322.
- Lopucki R., Szeląg A., 2011. Urban and suburban populations of the common hamster: differences in density and habitat preferences. Studies of animal biology, ecology and conservation in European cities L.J. Eds P. Indykiiewicz, J. Bohner, B. Kavanagh, ed. UTP. Bydgoszcz. P. 525–532.
- Losik J., Lisická L., Hříbková J., Tkadlec E., 2007. Demografická struktura a procesy v přírodní populaci křečků (*Cricetus cricetus*) na Olomoucku // *Lynx* (n. s.), Praha. V. 38. P. 21–29.
- Lowry H., Lill A., Wong B.B., 2013. Behavioural responses of wildlife to urban environments // *Biological reviews*. V. 88. № 3. P. 537–549.

- Luniak M., 2004. Synurbization – adaptation of animal wildlife to urban development. 4th International Urban Wildlife Symposium Tucson, Univ. of Arizona. P. 50–55.
- McDonnell M.J., Hahs A.K., 2015. Adaptation and adaptedness of organisms to urban environments // Annual review of ecology, evolution, and systematics. V. 46. P. 261–280.
- Munshi-South J., Nagy C., 2014. Urban park characteristics, genetic variation, and historical demography of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City // Peer J. V. 2. P. 310–315.
- Neumann K., Jansman H., 2004. Polymorphic microsatellites for the analysis of endangered common hamster populations (*Cricetus cricetus* L.) // Conserv. Genet. 5. 1. P. 127–130.
- Neumann K., Jansman H., Kayser A., Maak S., Gattermann R., 2004. Multiple bottlenecks in threatened western European populations of the common hamster *Cricetus cricetus* (L.) // Conserv. Genet. V. 5. № 2. P. 181–193.
- Neumann K., Michaux J.R., Maak S., Jansman H.A., Kayser A., Mundt G., Gattermann R., 2005. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks // Mol. Ecol. V. 14. № 5. P. 1473–1483.
- Niethammer J., 1982. *Cricetus cricetus* (Linnaeus, 1758) – Feldhamster. Handbuch der Säugetiere Europas F.K. Eds J. Niethammer, ed. Wiesbaden. P. 7–28.
- Oliveira W., Silva J., de Oliveira M., Cruz-Neto O., da Silva L., Borges L., Sobrinho M., Lopes A., 2019. Reduced reproductive success of the endangered tree brazilwood (*Pau-brasil echinata*, Leguminosae) in urban ecosystem compared to Atlantic forest remnant: lessons for tropical urban ecology // Urban Forestry & Urban Greening. V. 41. P. 303–312.
- Pelican J., Zeida J., Homolka M., 1983. Mammals in the urban agglomeration of Brno // Acta Sc. Nat. Brno. V. 17. № 9. P. 1–49.
- Pergams O.R., Lacy R.C., 2008. Rapid morphological and genetic change in Chicago-area *Peromyscus* // Molecular Ecology. V. 17. № 1. P. 450–463.
- Petrova I., Petrilkova M., Losik J., Gouveia A., Damugi I.E.D., Tkadlec E., 2018. Density-related pattern of variation in body growth, body size and annual productivity in the common hamster // Mammalian Biology. V. 91. P. 34–40.
- Potts W.K., Wakeland E.K., 1993. Evolution of MHC genetic diversity: a tale of incest, pestilence and sexual preference // Trends in Genetics. V. 9. № 12. P. 408–412.
- Puckett E.E., Magnussen E., Khlyap L.A., Strand T.M., Lundkvist Å., Munshi-South J., 2020. Genomic analyses reveal three independent introductions of the invasive brown rat (*Rattus norvegicus*) to the Faroe Islands // Heredity. V. 124. № 1. C. 15–27.
- Ricklefs R.E., 1990. Ecology. New York: Freeman. 896 p.
- Roswag A., Becker N.I., Millesi E., Otto M.S., Ruoss S., Sander M., Siutz C., Weinhold U., Encarnacao J.A., 2018. Stable isotope analysis as a minimal-invasive method for dietary studies on the highly endangered Common hamster (*Cricetus cricetus*) // Mammalia. V. 82. № 6. P. 600–606.
- Schmelzer E., Herzig-Straschil B., 2013. Ziesel, Feldhamster und Ährenmaus im Burgenland. Eisenstadt. 48 s.
- Schmelzer E., Millesi E., 2008. Surface activity patterns in a population of European hamsters (*Cricetus cricetus*) in an urban environment // Proceedings Meeting of the International Hamster Workgroup. The Common Hamster in Europe. Ecology, management, genetics, conservation, reintroduction. P. 19–22.
- Shiina T., Yamada Y., Aarnink A., Suzuki S., Masuya A., Ito S., Ido D., Yamanaka H., Iwatani C., Tsuchiya H., 2015. Discovery of novel MHC-class I alleles and haplotypes in Filipino cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*) by pyrosequencing and Sanger sequencing // Immunogenetics. V. 67. № 10. P. 563–578.
- Siutz C., Ammann V., Millesi E., 2018. Shallow Torpor Expression in Free-Ranging Common Hamsters With and Without Food Supplements // Frontiers in Ecology and Evolution. V. 6. <https://doi.org/10.3389/fevo.2018.00190>
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S., 2016. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // Endangered Species Research. V. 31. P. 119–145.
- Surov A.V., Bogomolov P.L., Feoktistova N.Y., 2018. Revisions of our traditional viewpoints on the common hamster biology // 25th International Hamster Workgroup (Strasbourg, 04-06 October 2018). P. 30–32.
- Surov A.V., Zaytseva E.A., Kuptsov A.V., Katzman E.A., Bogomolov P.L., Sayan A.S., Potashnikova E.V., Tovpinetz N.N., Kuznetsova E.V., Tsellarius A.Y., Feoktistova N.Y., 2019. Circle of life: the common hamster (*Cricetus cricetus*) adaptations to the urban environment // Integrative Zoology. V. 14. № 4. P. 383–395.
- Ujvari B., Olsson M., Madsen T., 2005. Discrepancy in mitochondrial and nuclear polymorphism in meadow vipers (*Vipera ursinii*) questions the unambiguous use of mtDNA in conservation studies // Amphibia-Reptilia. V. 26. № 3. P. 287–292.
- United Nations World Urbanization Prospects: The 2018 Revision, 2018.
- Vohralík V., 2011. New records of *Cricetus cricetus* in the Czech Republic (Rodentia: Cricetidae) // Lynx, n.s. Praha. V. 42. P. 189–196.
- Wassmer T., 2004. Body temperature and above-ground patterns during hibernation in European hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Journal of Zoology. V. 262. № 3. P. 281–288.
- Wollnik F., Schmidt B., 1995. Seasonal and daily rhythms of body-temperature in the European hamster (*Cricetus cricetus*) under seminatural conditions // Journal of Comparative Physiology B. V. 165. № 3. P. 171–182.
- Ziomek J., Banaszek A., Nowak U., Walkiewicz A., 2012. Behaviour of the common hamster juveniles under natural conditions. Proceedings of the 19th Meeting of the International Hamsterworkgroup November 20–22 Herkenrode Abbey, Belgium. P. 27.

FROM AN AGROPHILE TO A SYNURBIST: HOW THE COMMON HAMSTER (*CRICETUS CRICETUS*) IS SETTLING INTO THE URBAN ENVIRONMENT

A. V. Surov^{1, *}, T. N. Karmanova^{1, **}, E. A. Zaitseva^{2, ***},
E. A. Katsman^{1, ****}, N. Yu. Feoktistova^{1, *****}

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

²*The Federal State Sanitary and Epidemiological Center in the Republic of Crimea and Sevastopol, 67 Naberezhnaya str., Simferopol, 295034 Republic of Crimea, Russia*

*e-mail: surov@sevin.ru

**e-mail: karmanovata194@gmail.com

***e-mail: zaycevaolena@gmail.com

****e-mail: elenkz05@gmail.com

*****e-mail: feoktistovanyu@gmail.com

In this review, using our own and published data, we discuss the processes that occur in populations of small mammals when they adapt to and master the urban environment, using the common hamster as an example. Originally, the common hamster was apparently associated with the forest-steppe zone, but with the development of agriculture, it became an agrophile, populating the outskirts of fields, which provided it with a good food base throughout the year. Changes in farming culture (fragmentary fields replaced with vast areas of arable land occupied by monocultures, the use of poisons and fertilizers) led to a shift in the ecological optimum of the species to areas occupied by gardens, kitchen gardens and urban ecosystems. This led to changes in the genetic structure of populations, a greater (compared to suburbs) diversity of alleles of the major histocompatibility complex responsible for resistance to pathogens, a reduced hibernation period up to its complete abandonment, and a reduced aggressiveness to conspecifics which allows for more burrows to be arranged in a limited space and for general food storages to be shared and consumed. The use of food wastes as an additional food resource by this species may have led to changes in its digestive and other systems. All of this has allowed the common hamster to successfully exist in an urbanized environment, despite the reduction in life expectancy due to many stressors (parasitic load, pollution etc.). It is assumed that not all of the above traits have been formed in the process of synurbization. Many adaptations acquired earlier, before urbanization, proved to be effective in its development of the urban environment. Obviously, the path taken by the common hamster from a non-commensal species to an agrophile, and finally a synurbist is not unique; many other species of mammals and birds have passed or are on this evolutionary path at the present time.

Keywords: small mammals, synurbization, urban areas, major histocompatibility complex, hibernation