

УДК 591.525:599.323.5

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЭКОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*, CRICETIDAE, RODENTIA) В ПАРКЕ ГОРОДА СИМФЕРОПОЛЯ ПРИ РАЗНОМ УРОВНЕ КОМФОРТНОСТИ СРЕДЫ

© 2024 г. Е. А. Зайцева^{а, *}, А. Ю. Целлариус^{б, **}, А. В. Купцов^{б, ***}, Ф. А. Целлариус^{с, ****},
А. В. Суков^{б, *****}

^аЦентр гигиены и эпидемиологии в Республике Крым, ул. Набережная, 67, Симферополь, 295034 Россия

^бИнститут проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН,
Ленинские горы, 1, с. 33, Москва, 119071 Россия

^сМосковский государственный университет имени М. В. Ломоносова, кафедра зоологии позвоночных,
Ленинские горы, 1, с. 12, Москва, 119234 Россия

* e-mail: zaycevaolena@gmail.com

** e-mail: ale5386@yandex.ru

*** e-mail: kouptsov@yandex.ru

**** e-mail: th.cellarius@yandex.ru

***** e-mail: surov@sevin.ru

Поступила в редакцию 05.09.2023 г.

После доработки 06.02.2024 г.

Принята к публикации 07.02.2024 г.

В парке имени Ю. А. Гагарина (г. Симферополь) на двух смежных участках, различающихся по густоте приземного яруса растительности (фактор защищенности) и частоте посещаемости людьми (фактор беспокойства), исследовали влияние этих факторов на пространственную и демографическую структуру обыкновенного хомяка. Комфортность среды (КС) определяли как сумму балльных оценок упомянутых параметров с учетом знака плюс для «фактора защищенности» и знака минус — для «фактора беспокойства». Выявлена сильная положительная связь КС со следующими характеристиками: а) числом нор хомяков на единицу площади; б) неслучайной агрегированностью нор; в) долей ювенильных особей в составе населения. Сравнение демографических характеристик в зонах с разной КС позволяет предположить избыточность воспроизводства в комфортной зоне и вытеснение молодняка в зоны с низкими показателями КС. Таким образом, малопосещаемые людьми участки с развитой травяной и кустарниковой растительностью, в целом нетипичные для городского ландшафта, могут служить источниками, поддерживающими существование поселений на городских территориях с менее благоприятной средой. В таком случае сохранение этих участков является важным условием выживания городских популяций вида.

Ключевые слова: городская среда, защитные условия, пресс хищников, фактор беспокойства, плотность населения, демография, агрегированность нор, синурбизм

DOI: 10.31857/S0044513424020079, **EDN:** VXEWXQ

Современный ареал обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L.) простирается от запада Европы до Западной Сибири и северо-запада Китая, в широтном направлении охватывая пространство от юга лесной зоны до сухих степей. До середины XX века практически на всем ареале хомяк был обычным видом и считался одним из главных сельскохозяйственных вредителей и в то же время важным ресурсом дешевой пушнины. Однако около пятидесяти лет назад начались быстрое

сокращение численности обыкновенного хомяка и фрагментация ареала, особенно интенсивные в его европейской части (Surov et al., 2016).

К настоящему времени обыкновенный хомяк в Европе получил официальный статус вида, находящегося на грани полного исчезновения (critically endangered) (Banaszek et al., 2020); жизнеспособные популяции этого вида сохранились в основном в некоторых крупных городах (Feoktistova et al., 2013;

Surov et al., 2016), которые сейчас служат для хомяка своего рода рефугиумами. Уже это обстоятельство придает актуальность исследованиям, которые могли бы послужить базой для оценки состояния городских популяций и, соответственно, оценки перспективы выживания вида в городском ландшафте. Симферопольская популяция обыкновенного хомяка представляет в этом отношении особый интерес, поскольку является, во-первых, одной из старейших городских популяций вида, во-вторых, по-видимому, она сейчас крупнейшая в Европе (Товпинец и др., 2006; Feoktistova et al., 2013).

Основа для оценки состояния популяции — это в первую очередь информация о ее численности, потенциале воспроизводства и пространственной структуре (Пианка, 1981). Однако если речь идет об оценке перспектив существования популяции в разных условиях и о разработке мероприятий по сохранению вида, этой информации недостаточно. Необходимо знать, как на указанные параметры влияют условия среды.

Общеизвестно, что основными внешними факторами, прямо или косвенно определяющими состояние популяций, являются кормовые и защитные условия, пресс хищников, фактор беспокойства. Для популяций обыкновенного хомяка, населяющих агроценозы, в литературе есть данные о связи общей смертности с прессом хищников и с защитными условиями (vegetation cover), при этом защитные условия зависят от особенностей применяемой агротехники (Müsken et al., 2005; Ulbrich, Kayser, 2004; Villemey et al., 2013; La Haye et al., 2014, 2020). Известна связь размещения нор с защитными условиями и для городской популяции в Вене (Flamand et al., 2019) и с фактором беспокойства в Кракове (Hędrzak et al., 2018). Однако данных о влиянии внешних факторов на пространственную и демографическую структуру популяций хомяка критически мало. Особенно это касается популяций, обитающих в специфических условиях городского ландшафта.

Выявление связи основных черт пространственной и демографической структуры поселений хомяка с условиями среды и стало целью данного исследования. Для ее достижения требовалось выявить, какие конкретно ресурсы и условия среды в месте исследования являются для вида востребованными и/или лимитирующими (состав кормовой базы, потенциальные убежища, объекты и явления, вызывающие негативные реакции животных, состав и численность хищников), после чего установить размещение этих ресурсов/условий в пространстве. И, наконец, сравнить основные характеристики поселений на участках с разными условиями.

РАЙОН И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основная часть работы была проведена в 2016–2018 и в 2021–2022 годах в парке им. Ю. А. Гагарина

(г. Симферополь). Часть визуальных наблюдений за поведением хомяка в 2017, 2021–2022 гг. проведена также на территории Ботанического сада Крымского федерального университета, находящегося в городской черте. Обе территории представляют собой парковые насаждения, близкие к английскому типу.

В качестве основной экспериментальной площадки был выбран участок площадью 3.27 га в парке Ю. А. Гагарина (далее — полигон). С восточной стороны полигон ограничен улицей Киевская, с южной стороны недалеко от границ полигона располагался комплекс аттракционов (рис. 1). На карту-схему полигона были нанесены все деревья 1-го и 2-го ярусов и наложена сетка со стороной квадрата 10 м. Деревья были пронумерованы, номер наносился на кору белой краской.

На территории полигона были представлены два биотопа, условно названные нами «культурная» и «дикая» зоны (рис. 1, 2). В период до реконструкции (см. далее) площадь дикой зоны составляла 1.99 га, культурной 1.28 га. После реконструкции по техническим причинам не проводились обследования на трансектах 0 и С (рис. 2). Таким образом, изученная площадь биотопов в этот период составила 1.73 и 1.28 га соответственно.

Характер грунта, который в значительной степени определяет возможность устройства нор (Weinhold, 2009; Reiners et al., 2011), на всем пространстве полигона практически одинаков — суглинки с включением гальки. Также указанные биотопы принципиально не различались по сомкнутости крон 1-го яруса (более 60 %) и его составу. Кардинально различались структуры 2-го и приземного ярусов. В дикой зоне 2-й ярус хорошо развит, в приземном ярусе по глазомерной оценке проективное покрытие кустарников составляло до 20–25 %. Густой и высокорослый травяной покров занимал приблизительно 70–80 % площади, в т.ч. и под кронами кустарников. Культурная же зона — это классический парк с высокими старыми деревьями 1-го яруса, 2-й ярус разрежен, кустарники малочисленны (несколько небольших куртин с кронами, поднятыми над землей на высоту 1 м и более), травянистая растительность угнетена (в том числе под кронами кустов) в результате выкашивания и вытаптывания (рис. 3). Граница между биотопами была практически линейна (рис. 2).

Во второй половине лета 2018 г. администрацией парка была начата реконструкция территории, которая продолжалась в течение двух лет. Она заключалась в тотальной вырубке подроста и кустарников и в кошении травы в дикой зоне, в результате чего различия приземного растительного покрова между зонами практически исчезли (рис. 3, 4). Также была расширена близлежащая зона отдыха (построены дополнительные аттракционы и торговые

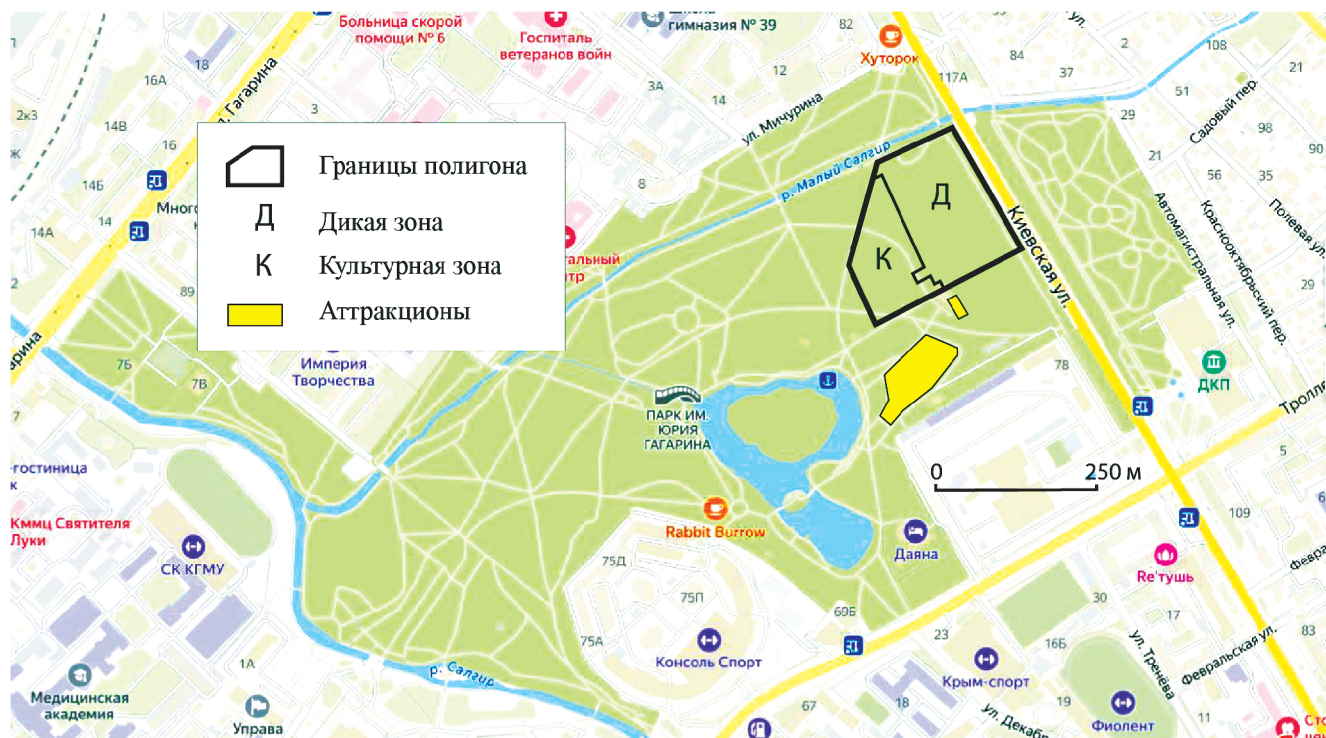


Рис. 1. Расположение исследовательского полигона на территории парка им. Ю. А. Гагарина, г. Симферополь.

павильоны), которая вплотную придвинулась к границам полигона в области культурной зоны.

На полигоне, а в 2021–2022 гг. и в Ботаническом саду, в естественных условиях, преимущественно в ночное время, мы проводили визуальные наблюдения как за случайно встреченными во время ночных работ животными (всего 78 ночей, встречи случались почти каждую ночь, иногда неоднократно), так и во время специальных наблюдений (65 часов) в районах скопления нор и на предпочитаемых зверьками путях переходов (пешеходные дорожки, канавы). Регистрировали в том числе реакции хомяка на наблюдателя, на других людей, на собак, кошек и прочих животных. Для распознавания часть особей была помечена. Метки наносились либо путем выстригания шерсти на спине, либо путем окраски белых пятен на боках краской для волос Estel XTRO. Трем особям были вживлены миниатюрные радиопередатчики (Минаев и др., 2016), что позволило по изменению характера сигнала оценивать поведение хомяка в норе при приближении к ней людей и других объектов.

На территории полигона и Ботанического сада регистрировали и обследовали трупы хомяков, найденные в ходе работ, с целью определения причин их гибели.

Состав рациона хомяков определяли путем разборки выбросов из нор на территории полигона, по

содержащимся в них остаткам корма (Kazman et al., 2018), а также по составу корма, выбрасываемого зверьками из защечных мешков при поимке. Для крупных пищевых объектов (орехи, костянки) по фрагментам скорлупы мы восстановили число целых съеденных объектов и определили их массу по справочным материалам. Для мелких семян (клен, ясень, злаки) процедура восстановления числа не проводилась, поскольку большинство этих семян в пробах были целыми.

Плотность населения грызунов на той или иной территории можно оценивать по числу жилых нор на единицу площади, эти показатели достаточно тесно связаны (Садыков, Бененсон, 1992; Карасева и др., 2008). В 2017 и 2021 гг. мы проводили учет и картирование нор, при этом норы делились на две категории: посещаемые (условно жилые) и непосещаемые (нежилые). Ходы нор зондировали рукой и/или гибким щупом на протяжении 1 м, к непосещаемым относили норы с ходами, перекрытыми осыпавшейся землей или опадом. В сомнительных случаях вход в нору закрывали пучком сухой травы. Если в течение учетного периода (3–4 дня) вход оставался закрытым, нору относили к категории непосещаемых.

Относительная доля животных разных половозрастных групп установлена по данным отловов в апреле – мае и в сентябре–октябре (это месяцы, когда регистрировалась максимальная частота

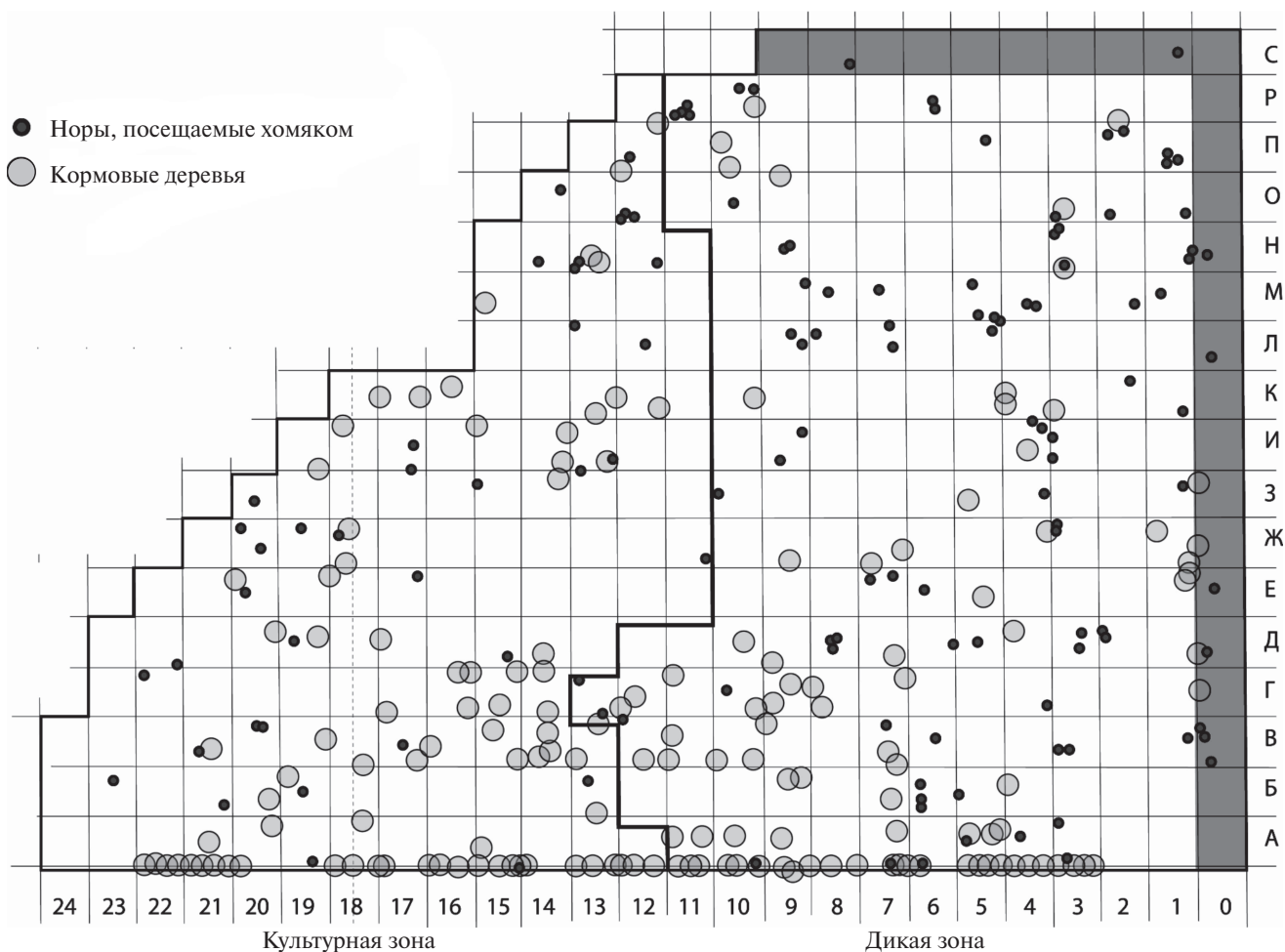


Рис. 2. Карта-схема размещения кормовых деревьев и жилых нор хомяка на полигоне по состоянию на 2017 г. (размер квадратов 10×10 м). Серым цветом обозначены трансекты, исключенные из рассмотрения в 2021–2022 гг.

встречаемости ювенильных особей). Отловы производили живоловушками, которые расставляли преимущественно около нор в 2016–2018 гг., т.е. в период до реконструкции. Общий объем материала составил 720 ловушко/ночей, 416 поимок 207 особей. У пойманных животных, в большинстве случаев прямо на месте поимки, определяли пол, зверьков взвешивали и выпускали в месте поимки. Возраст животных определяли приблизительно, по массе тела: до 200 г – *juvenis*, от 201 до 305 г – *subadultus* (у самок этой весовой категории не обнаружено признаков эструса, беременности или лактации), более 305 г – *adultus*.

Материалы отловов не отражают истинное соотношение половозрастных групп – молодые и взрослые особи, самцы и самки могут иметь разную подвижность, реакцию на ловушки и приманку. Однако мы вводим допущение, что в пределах небольшой территории эти особенности животных существенно не различаются в ее отдельных частях. Таким образом, различия относительной частоты

встречаемости на смежных участках надежно отражают существование реальных различий половозрастного состава.

При анализе связи размещения нор с кормовыми условиями подсчитывали число кормовых деревьев (см. раздел Состав рациона) в радиусе 10 м от норы, затем оценивали распределение нор по числу деревьев, попавших в указанный радиус. Показателем уровня агрегированности нор считали среднюю минимальную дистанцию между ними. Далее сравнивали реальные показатели с показателями, ожидаемыми в случае неизбирательного заселения территории. Неизбирательное (случайное) заселение имитировалось компьютерными симуляциями (10 000 итераций). На каждой итерации симулировалось случайное заселение полигона (с сохранением его формы и площади) числом нор, равным выборочному. Для компьютерной симуляции использовали язык программирования Python 3.9 (Van Rossum, Drake, 2009) и библиотеку NumPy (Harris et al., 2020).



Рис. 3. Приземный ярус растительности в дикой (А) и культурной (Б) зонах в период до реконструкции (2017 г.).



Рис. 4. Состояние приземного яруса растительности в дикой зоне до (А) и после (Б) реконструкции (май 2017 г. и апрель 2022 г. соответственно).

Оценивая различия заселенности разных участков полигона, мы сравнивали реальное число нор на этих участках с его математическим ожиданием (предположение, что число нор на участках соотносится так же, как соотносятся их площади). На основании изменений заселенности в период наблюдений (число нор на 1 гектар) мы оценили скорость снижения плотности населения. При расчетах мы пользовались формулами, приведенными в монографии «Анализ популяций позвоночных» (Коли, 1979, глава 5).

Расчет величины статистических критериев и доверительной вероятности производился по формулам из руководств по биометрии (Лакин, 1973; Сидоренко, 2001). В тексте и иллюстрациях мы пользуемся следующими обозначениями: ϕ^* — критерий углового преобразования Фишера, χ^2 — критерий соответствия Пирсона, r — коэффициент линейной корреляции Пирсона, n — объем выборки, ν — число степеней свободы, P — уровень доверительной вероятности.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Характеристики среды на полигоне

Пресс хищников. В агроценозах основным фактором смертности хомяка являются хищники, доля животных, погибших по этой причине, достигает 79.2 % (La Haye et al., 2020). Наиболее эффективными хищниками для обыкновенного хомяка являются дневные хищные птицы и обыкновенная лисица (Kayser et al., 2003; Bihari et al., 2008; La Haye et al., 2020; и др.), которые в черте Симферополя практически отсутствуют. Из числа потенциальных врагов хомяка на полигоне зарегистрированы только собака, домашняя кошка и серая ворона (*Corvus cornix*). Ворона здесь весьма многочисленна, но попытка войти в непосредственный контакт с хомяком (игра? нападение?) наблюдалась только однажды и успешно была отражена контратакой хомяка.

Из 11 трупов хомяка, обнаруженных за весь период исследования (2016–2022 гг.), в девяти случаях (81.8 %) причиной гибели являлись собаки, в двух случаях внешние или внутренние повреждения на теле хомяков отсутствовали и причины смерти не установлены. Следует иметь в виду, что убитых хомяков собаки не едят и оставляют трупы на месте. В целом же собак нельзя отнести к эффективным хищникам обыкновенных хомяков. В непосредственно наблюдавшихся нами случаях нападений собак на хомяков (около десятка) ни один не увенчался успехом. Обычно хомяк спасался бегством с последующим уходом в заросли или в нору.

Домашние кошки — обычный элемент ночной фауны парков Симферополя. Однако трупов с повреждениями, которые можно было бы приписать нападению кошек, не найдено (хотя следует

учитывать, что в отличие от собак кошкам свойственно уносить добычу). За все время пребывания на полигоне в ночное время (более 400 человеко/часов) только однажды была зарегистрирована кошка, несущая в зубах ювенильного хомяка. Вообще же, хомяк для кошки не самая доступная добыча. На крыс (*Rattus norvegicus*) — вид той же размерной категории (Рыльников, 1990), что и молодые хомяки — даже одичавшие кошки решаются нападать крайне редко, и лишь в единичных случаях такие нападения бывают успешными (Parsons et al., 2018). В сельской местности кошки на хомяков практически не охотятся (Biro et al., 2005; La Haye et al., 2020).

Относительная редкость наблюдавшейся гибели хомяка от хищников, при весьма высоком уровне численности хомяков в парках (Суров и др., 2023), позволяет предполагать, что на полигоне влияние хищничества как такового на численность и структуру населения незначительно и мы, по-видимому, можем исключить этот фактор из числа анализируемых.

Фактор беспокойства. Весьма важным фактором, влияющим на активность животных и на их поведение в целом, являются не только (и даже не столько) нападения хищников как таковые, но частота столкновений с объектами и явлениями, которые вызывают тревожную реакцию. Для городских условий, по сравнению с сельской местностью, характерна повышенная осторожность хомяков (Товпинец и др., 2006; Flamand et al., 2019). При этом следует отметить, что, по нашим наблюдениям, на шум машин и на громкую музыку хомяки практически не реагируют. Отсутствие реакции на фоновый уличный шум отмечено также в типичных условиях городской среды в Вене (Flamand et al., 2019).

На полигоне к объектам, вызывающим тревогу, относятся люди, собаки и домашние кошки. Реакция хомяка на человека во всех случаях выражается в частой ориентировочной реакции (поза «столбиком»), при попытке сближения хомяк стремится уйти в укрытие или быстро увеличить расстояние до человека (бегство). Такая реакция наблюдается даже в ответ на незначительные движения и на тихий голос наблюдателя, находящегося на расстоянии около 10 м и занявшего наблюдательный пункт до появления хомяка. Так же реагируют хомяки на приближение другого человека с расстояния до 30–40 м (регистрировались в ситуации, когда наблюдатель оставался незамеченным). Аналогично реагировали хомяки на кошку на дистанции около 10 м, а по литературным данным — до 20 м (Товпинец и др., 2006). Первичную реакцию хомяка на собаку увидеть не удалось. Но реакцию собак на хомяков мы наблюдали — собака бросается на хомяка сразу или после короткой стойки, при этом хомяк обращается в бегство и уходит в заросли или в нору.

Таблица 1. Число и масса семян разных видов растений и доля этих семян в выбросах из нор обыкновенного хомяка в парке им. Ю.А. Гагарина, Симферополь (по материалам Kazman et al., 2018)

Вид (группа видов)	Число семян в выбросах, шт.	Масса одного семени, г	Масса семян в выбросах, г	Доля от общей массы всех семян, %
Алыча (<i>Prunus</i> sp.)	11	0.7	7.7	4.4
Гледичия трехколючковая (<i>Gleditsia triacanthos</i>)	73	0.3	21.9	12.2
Грецкий орех (<i>Juglans regia</i>)	23	5.0	115.0	63.7
Каштан конский обыкновенный (<i>Aesculus hippocastanum</i>)	5	6.0	30.0	16.6
Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)	3	0.1	0.3	0.2
Ясень обыкновенный (<i>Fraxinus excelsior</i>)	33	0.05	1.7	0.9
Платан восточный (<i>Platanus orientalis</i>)	2	0.05	0.1	0.06
Травы — преимущественно злаки (<i>Gramineae</i>)	≈ 750	0.005	3.8	2.1

Тревожная реакция на потенциально опасные объекты имеет место не только в период активности хомяка на поверхности, но и днем, во время его пребывания в норе. При приближении такого объекта вплотную к норе хомяк (снабженный радиопередатчиком) всегда уходит в глубь норы, что распознается по плавному ослаблению радиосигнала.

Основным фактором беспокойства на полигоне являются люди¹. Их одномоментное число иногда достигало 30, тогда как аналогичное число собак не превышало шести, а кошек — трех особей. Общее количество этих объектов в биотопе рассматривалось нами как величина фактора беспокойства. Оценка производилась глазомерно в период с 19–20 до 22–23 часов, по десятибалльной шкале, на которой минимальная оценка составляла один балл (1–2 объекта за период оценки), максимальная — 10 баллов (свыше 25 объектов, более точный подсчет невозможен).

Защитные условия. Говоря о защитных условиях, мы имеем в виду убежища и укрытия, которые используются животным для защиты от неблагоприятных факторов среды. Для обыкновенного хомяка необходимым защитным ресурсом, несомненно, являются собственные норы, с которыми неразрывно связаны многие формы жизнедеятельности вида (Карасева, Шиляева, 1965); даже корм поедается хомяком почти исключительно в норе (Eibl-Eibesfeld, 1953).

¹ Следует отметить, что реакция хомяка на человека не имеет врожденного характера, при доброжелательном отношении хомяки легко и быстро приручаются (Станицина, Загороднюк, 2021). Однако реакция людей на хомяков преимущественно негативная. Очевидно, при адекватном поведении человека хомяк перестанет его воспринимать как фактор беспокойства.

В качестве укрытия от внезапной опасности значение собственных нор, однако, находится на втором месте. В большинстве случаев испугнутый нами хомяк уходил в заросли кустарников или в густую траву, даже если поблизости имелись норы. Животные всегда уходили в нору лишь в том случае, когда за испугиванием начиналось преследование, при этом хомяк мог игнорировать часть нор, встречающихся на пути. Когда пойманного хомяка пытались выпустить из ловушки в близлежащую нору, приблизительно в половине случаев хомяк уходил в эту нору отказываясь и скрывался в ближайших зарослях. Таким образом, основными укрытиями при столкновении с внезапной опасностью являются заросли травы и кустарников. Крайне важная защитная роль густоты приземного яруса растительности подтверждается и литературными данными (Ulbrich, Kayser, 2004; Flamand et al., 2019; La Haye et al., 2014, 2020).

Проективное покрытие кустарников и состояние травостоя оценивались нами отдельно, глазомерно, по пятибалльной шкале (шкала Braun-Blanquet, 1964). Сумма этих оценок (максимум 10 баллов) рассматривались нами как показатель уровня защитных условий.

Состав рациона и кормовые условия. По результатам анализа пищевых остатков в выбросах из нор, в рационе хомяка по массе преобладают семена деревьев 1-го и 2-го ярусов четырех видов: алыча, гледичия, грецкий орех, каштан (табл. 1). По нашим наблюдениям, в урожайные годы существенную часть рациона составляет пятый вид — лещина (*Corylus* sp.). Перечисленные породы мы в дальнейшем будем называть кормовыми деревьями. Семена трав, при весьма большом их количестве, по массе составляют лишь малую долю

Таблица 2. Величины основных факторов среды и плотности населения хомяка в разных биотопах в периоды до и после реконструкции парка

Биотоп	Период	Плотность населения, нор/га	Кормовые условия (число кормовых деревьев на 1 га)	Фактор беспокойства, баллы	Защитные условия, баллы	Комфортность условий, баллы
Дикая зона	До	51.3	45.0	2	10	18
	После	35.3	30.5	5	2	7
Культурная зона	До	29.7	62.5	8	3	5
	После	18.0	58.6	10	2	2

Таблица 3. Число условно жилых нор в дикой и культурной зонах: реальное и ожидаемое в случае неизбежного заселения

Тип данных	Число нор		χ^2	P
	Дикая зона	Культурная зона		
До реконструкции (2017 г.)				
Реальное	97	38	3.66	0.944
Ожидаемое	82	53		
После реконструкции (2021 г.)				
Реальное	62	23	4.48	0.966
Ожидаемое	49	36		

рациона (табл. 1). По составу кормовой базы разные зоны существенно не различаются. В 2017 г. общее количество кормовых деревьев на полигоне составляло 165 стволов, или 26.5 % всего древостоя. В ходе реконструкции было вырублено 21 кормовое дерево, на состав кормовой базы в разных биотопах рубка практически не повлияла.

Подземные части растений (клубни, луковицы, корневища) могут составлять существенную часть кормовой базы хомяка (Gorecki, Gryselska, 1975; Nechay et al., 1977), но на полигоне в составе рациона не зарегистрированы. Также не найдены характерные поковки, сопровождающие сбор животными подземных частей растений. Фотосинтезирующие и опорные органы («зелень» — лист, стебель) составляют сравнительно небольшую часть рациона как в естественных местообитаниях (Gorecki, Gryselska, 1975), так и в городских условиях (Суров и др., 2023). На полигоне сбор или перенос зелени мы не наблюдали вообще. В корме, выброшенном из защечных мешков, встречались дождевые черви. К сожалению, их точное число зарегистрировано не было. Принято считать, что одной из важных составляющих рациона в городских условиях являются пищевые отбросы (Суров и др., 2023). Нами за весь период работ наблюдались лишь единичные случаи сбора пищевых отбросов хомяками в парке.

Исходя их вышеизложенного, оценкой состояния кормовой базы мы считали число кормовых деревьев на 1 га.

Комфортность среды. Защитные условия (густота приземной растительности) и фактор беспокойства (количество людей, собак и кошек на полигоне) относятся к одной биологической категории — отражают уровень безопасности (комфортности) среды. Каждый из этих параметров оценивался нами по десятибалльной шкале (см. Методы и соответствующие разделы). Оценки имеют разный знак — чем выше уровень защищенности, тем более комфортны условия биотопа, а чем выше фактор беспокойства, тем биотоп менее комфортен. Чтобы привести значения к одному знаку, при расчетах вместо балльной оценки фактора беспокойства использовали разность между максимальной возможной величиной этого фактора, равной 10, и его реальным значением, получая, таким образом, оценку «уровня спокойствия» — показатель с положительным знаком. В качестве показателя комфортности мы использовали сумму баллов защитных условий и «уровня спокойствия». Таким образом, максимальная возможная оценка комфортности составляет 20 баллов. Максимальный уровень комфортности зарегистрирован в дикой зоне до реконструкции (табл. 2).

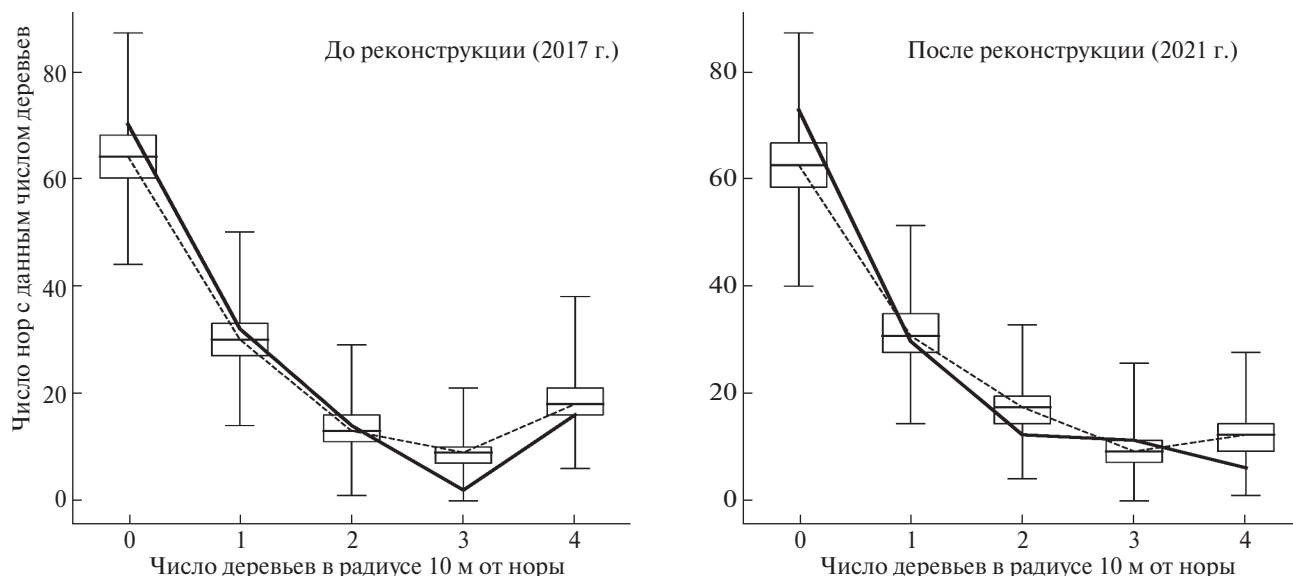


Рис. 5. Зависимость расположения нор от кормовых деревьев. Сплошной черной линией соединены выборочные значения. Пунктирная линия и диаграммы размаха характеризуют аналогичные значения, полученные в 10 000 симуляций случайного заселения. На диаграмме размаха указаны три квартили и лимиты для полученных случайных значений (минимум, первая квартиль, медиана, третья квартиль и максимум).

Характеристики поселений в различных условиях среды

Плотность населения. На полигоне плотность населения была выше в дикой зоне, причем как в период до реконструкции, так и после (табл. 2). Разница в заселенности зон отлична от той, которая ожидалась при неизбирательном заселении (табл. 3). Кормовые условия в дикой зоне формально были несколько хуже, чем в культурной (табл. 2). Однако если принять во внимание, что абсолютные величины составляли в дикой и культурной зонах соответственно 85 и 80 стволов до реконструкции и 69 и 75 после, представляется маловероятным, что эти различия отражаются на плотности населения. Во всяком случае, размещение нор относительно кормовых деревьев не отличается от случайного (рис. 5), то есть в данных условиях связь плотности населения с кормовыми условиями не просматривается. При этом обнаруживается ее тесная связь с комфортностью среды (рис. 6). Таким образом, на полигоне защитные условия в совокупности с фактором беспокойства определяют емкость биотопов и общую численность хомяков.

Агрегированность нор. За показатель агрегированности мы принимаем среднюю минимальную дистанцию между норами. Соответственно, чем меньше эта величина, тем выше уровень агрегированности. В культурной зоне агрегированность не отличалась от случайной ни до, ни после реконструкции, тогда как в дикой зоне до реконструкции уровень агрегированности был достоверно выше

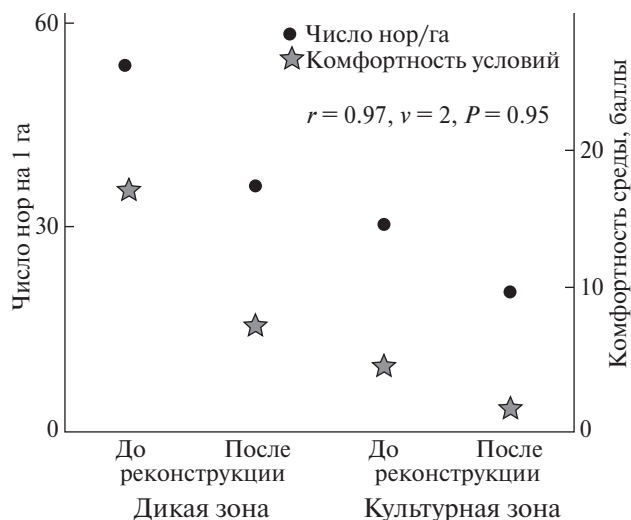


Рис. 6. Плотность нор хомяка и комфортность среды в дикой и культурной зонах парка до и после его реконструкции.

случайного. Остался он выше случайного и после реконструкции, однако существенно снизился (рис. 7). Таким образом, высокая неслучайная агрегированность нор в пределах полигона наблюдалась только в условиях максимального уровня комфортности.

Агрегированность нор может быть не менее важным показателем состояния популяции, чем плотность населения и скорость ее роста. Этот

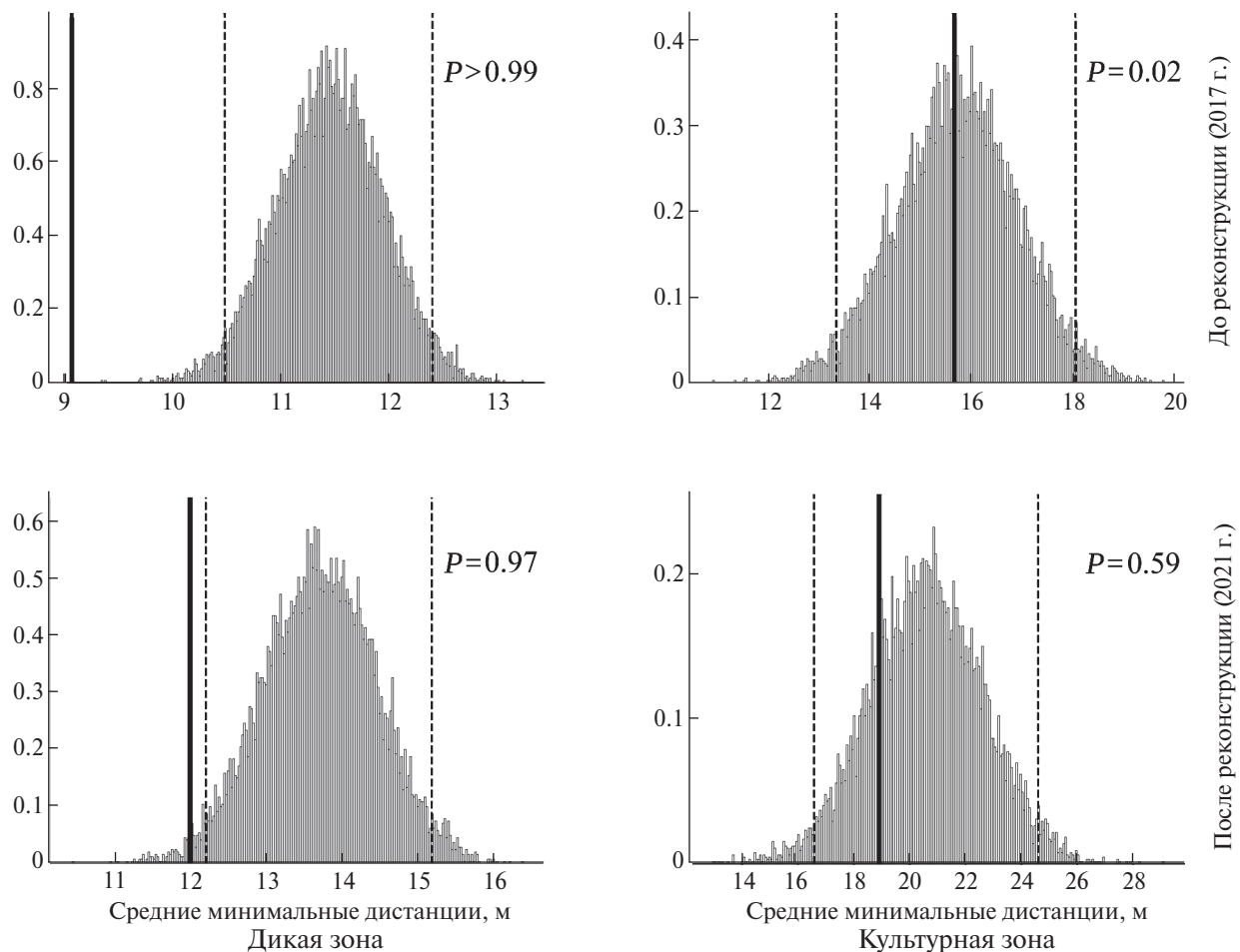


Рис. 7. Уровень агрегированности нор в дикой и культурной зонах парка до и после его реконструкции. Сплошная линия — средняя минимальная дистанция в реальной выборке. Гистограммой представлено распределение средних минимальных дистанций при компьютерных симуляциях случайного заселения территории, пунктирные линии ограничивают 95 % интервал доверительной вероятности. Гистограммы нормированы таким образом, чтобы площадь под графиком равнялась единице.

параметр обуславливает регулярность контактов между индивидуумами и служит предпосылкой к возникновению устойчивых персонализированных взаимоотношений (либо является их следствием). Персонализация может вести, в частности, к снижению взаимной агрессивности, к более «мягкой» регламентации доступа к ресурсам (в том числе к размножению), к снижению энергетической цены такой регламентации и к ряду других преимуществ (Jaeger, 1981; Richert, 1988; Temeles, 1994; Mahrt, 1998; Wachtmeister, 2001; и др.).

Скорость снижения плотности населения и устойчивость поселений. Скорость снижения заселенности в условиях снижения комфортности различалась в разных зонах (табл. 4). Период, в течение которого заселенность снижается вдвое, в дикой зоне на порядок длиннее, чем в культурной (табл. 4). Однако это не обязательно значит, что при восстановлении комфортности дикая зона будет намного

медленнее восстанавливаться. Скорость восстановления будет зависеть в значительной степени от потока мигрантов извне, и более комфортная зона будет заселяться быстрее в силу ее большей привлекательности. Фактор мигрантов будет зависеть от экологической обстановки и численности животных на окружающих территориях, и на нашем материале не может быть ни оценен, ни спрогнозирован. Величина R_a (табл. 4) отражает не столько реальные перспективы популяции, сколько ее чувствительность к изменениям внешних факторов (Коли, 1979).

Половозрастная структура. На полигоне в обоих биотопах среди взрослых особей в отловах преобладали самцы, доля самок в группе взрослых особей меньше 50 %, различия между биотопами статистически незначимы (табл. 5). В группе полувзрослых (subadults) особей в комфортной (дикой) зоне также преобладали самцы. Однако в зоне

Таблица 4. Скорость снижения заселенности биотопов в период 2017–2021 гг.

Биотоп	N_1	N_2	T	λ	R_a	T_{rd}
Дикая зона	51.3	35.3	4	0.69	–0.09	7.70
Культурная зона	29.7	18.0	4	0.61	–0.13	0.19

Примечания. N_1 – заселенность (нор/га) в 2017 г.; N_2 – то же в 2021 г.; T – время между учетами нор (лет); λ – конечная скорость роста; R_a – экспоненциальная скорость снижения заселенности за год; T_{rd} – период (лет), в течение которого заселенность снижается вдвое (Коли, 1979).

Таблица 5. Доля (%) различных половозрастных групп в отловах хомяков в дикой и культурной зонах

Половозрастная группа	Дикая зона	Культурная зона	n_1	n_2	ϕ^*	P
Самки ad (среди всех adultus)	41.4	36.7	256	49	0.62	0.47
Самки subad (среди всех subadultus)	38.5	77.8	65	9	2.31	0.98
subadultus (среди всех отловленных)	18.3	15.0	356	60	0.64	0.48
juvenis (среди всех отловленных)	9.8	3.3	356	60	1.95	0.949

Примечания. n_1 – общее число поимок животных указанной группы в дикой зоне, n_2 – в культурной.

с низкой комфортностью (культурная) в составе этой возрастной страты достоверно преобладали самки (табл. 5). Изначальные биотопические различия полового состава в выводах маловероятны. В то же время молодняк может мигрировать из комфортной дикой зоны с высокой плотностью заселения в зону низкой комфортности, но с более низкой плотностью. Вполне вероятно, что молодые самки вытесняются в первую очередь и временно оседают на близлежащей территории. Самцы же всех возрастов склонны к существенно более широким перемещениям (Карасева, 1962) и распределяются в более обширном пространстве.

О половом составе ювенильных особей мы не можем сказать ничего определенного, поскольку визуальное определение пола хомяков этого возраста ненадежно. В целом же доля ювенильных особей в составе населения в дикой зоне в разы выше, чем в культурной (табл. 5). По нашим наблюдениям, особи в возрасте до 40–45 дней (масса тела до 200 г) еще не уходят далеко от гнездовой норы, и поэтому мы не можем объяснить упомянутые различия их миграцией в дику зону из-за пределов полигона или из культурной зоны. Причинами различий могут быть разная величина выводов, разная доля яловых самок, разный уровень смертности молодняка. К сожалению, ни одну из этих гипотез на нашем материале проверить невозможно.

Известно, что само по себе половозрастное распределение ничего не говорит о реальном потенциале популяции. Однако при наличии независимых данных о скорости роста/снижения численности эта информация может быть интерпретирована

(Коли, 1979). Следовательно, мы можем предположить, что репродуктивный потенциал хомяков в дикой зоне выше и население культурной зоны может пополняться, в частности, за его счет.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как свидетельствуют наши данные, в парке им. Ю. А. Гагарина пространственная и демографическая структура населения обыкновенного хомяка тесно связаны с уровнем комфортности среды (сочетание благоприятных защитных условий и низкого уровня беспокойства). В условиях максимальной комфортности такие показатели как плотность населения, неслучайная агрегированность нор, доля ювенильных особей в составе населения имели максимальные значения, при этом скорость снижения численности была минимальной. Можно предположить, что на участках с высокой комфортностью, занимающих весьма небольшую часть городской территории, формируются (или могут формироваться) поселения с высокой плотностью населения, социально организованные, с высоким репродуктивным потенциалом (парцеллы, Наумов, 1971), а разреженное население смежных территорий пополняется за счет особей, расселяющихся из парцелл.

Таким образом, зонами воспроизводства популяции, которые поддерживают существование поселений на городских территориях с менее благоприятными условиями, служат, вероятно, малопосещаемые людьми участки с развитой травяной и кустарниковой растительностью, в целом нетипичные для городского ландшафта. Сохранение таких участков является важным условием выживания городских популяций вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко признательны Н. Н. Товпинцу, П. Л. Богомолу, А. И. Репецкой, Е. В. Кузнецовой, А. С. Саян, Е. В. Поташниковой и М. В. Кропоткиной за консультации и помощь в организации работ, а также рецензентам за ценные замечания по рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (FFER-2021-0004) и из средств гранта РФФИ 20-04-00102.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Протоколы с использованием животных были одобрены Комиссией по биоэтике Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (Протокол № 45 от 08.04.2021).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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., Шиляева Л.М., 1965. Строение нор обыкновенного хомяка в зависимости от его возраста и сезона года // Бюллетень МОИП, отд. биологии. Т. 70. № 6. С. 30–39.
- Карасева Е.В., Телицына А.Ю., Жигальский О.А., 2008. Методы изучения грызунов в полевых условиях. М.: Издательство ЛКИ. 416 с.
- Коли Г., 1979. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир. 362 с.
- Лакин Г.Ф., 1973. Биометрия. М.: Высшая школа. 343 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. 108–108.
- Наумов Н.П., 1971. Пространственная структура вида млекопитающих // Зоологический журнал. Т. 50. № 7. С. 965–980.
- Пианка Э., 1981. Эволюционная экология. М.: Мир. 400 с.
- Рыльников В.А., 1990. Размножение, возрастной состав и смертность // Серая крыса (ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева). М.: Наука. С. 181–229.
- Садыков О.Ф., Бененсон И.Е., 1992. Динамика численности мелких млекопитающих. М.: Наука. 191 с.
- Сидоренко Е.В., 2001. Методы математической обработки в психологии. СПб.: ООО «Речь». 350 с.
- Станиціна Г., Загороднюк І., 2021. Хом'як звичайний (*Cricetus cricetus*) в умовах неволі: досвід утримання та розведення // Theriologia Ukrainica. Т. 21. С. 152–164. <http://doi.org/10.15407/TU2114>
- Суров А.В., Карманова Т.Н., Зайцева Е.А., Кацман Е.А., Феоктистова Н.Ю., 2023. От агрофила к синурбисту: как обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) осваивает городскую среду // Зоологический журнал. Т. 102. № 4. С. 453–465.
- Товпинец Н., Евстафьев И., Карасева Е., 2006. Склонность к синантропии обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) по наблюдениям в Крыму // Праці Теріологічної Школи. Вип. 8. С. 136–145.
- Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M. J.J., Monecke S., Reiners T.E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J., 2020. *Cricetus cricetus* // The IUCN Red List of Threatened Species. P. 1–15. <https://www.iucnredlist.org/species/5529/111875852>
- Bihari Z., Horvath M., Lanzki J., Heltai M., 2008. Role of the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) in the diet of natural predators in Hungary // The Common Hamster: perspectives on an endangered species. Vienna: Austrian Academy of Sciences Press. P. 61–68.
- Biro Zs., Lanszki J., Szemethy L., Heltai M., Randi E., 2005. Feeding habits of feral domestic cats (*Felis catus*), wild cats (*Felis silvestris*) and their hybrids: trophic niche overlap among cat groups in Hungary // Journal of Zoology. V. 266. P. 187–196.
- Braun-Blanquet J., 1964. Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Wien–New York: Springer-Verlag. 865 S.
- Eibl-Eibesfeld I., 1953. Zur Ethologie des Hamsters (*Cricetus cricetus* L.) // Zeitschrift für Tierpsychologie. B. 10. S. 204–254.
- Feoktistova N. Yu., Surov A.V., Tovpinetz N.N., Kropotkina M.V., Bogomolov P.L., Siutz C., Haberl W., Hoffmann I.E., 2013. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities // Zoologica Poloniae. V. 58. № 3–4. P. 113–126.
- Flamand A., Rebout N., Bordes C., Guinefollau L., Bergès M., Ajak F., Siutz C., Milesi E., Weber C., Petit J., 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. № 11(e0225347). doi.org/10.1371/journal.pone.0225347
- Gorecki A., Gryseńska M., 1975. Consumption and Utilization of Natural Foods by the Common Hamster // Acta Theriologica. V. 20. № 18. P. 237–246.
- Jaeger R.G., 1981. Dear enemy recognition and the cost of aggression between salamanders // American Naturalist. V. 117. № 6. P. 962–974.

- Harris C.R., Millman K.J., van der Walt S.J., Gommers R., Virtanen P., Cournapeau D., Wieser E., Taylor J., Berg S., Smith N.J., et al., 2020. Array programming with NumPy // *Nature*. V. 585. P. 357–362.
- Hędrzak M., Cywicka D., Kaim I., 2018. Comparison of localities of European hamster (*Cricetus cricetus*) in the areas of high and low level of human activity // *Urban Ecosystems*. V. 21. P. 323–338.
<https://doi.org/10.1007/s11252-017-0715-9>
- Kayser A., Weinhold U., Stubbe M., 2003. Mortality factors of the common hamster *Cricetus cricetus* at two sites in Germany // *Acta Theriologica*. V. 48. № 1. P. 47–57.
- Kazman E.A., Zaytseva E.A., Feoktistova N. Yu., Tovpinetz N.N., Bogomolov P.L., Potashnikova E.V., Surov A.V., 2018. Seasonal changes in burrowing of the common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Rodentia: Cricetidae) in the city // *Поволжский экологический журнал*. № 3. С. 251–258.
- La Haye M., Swinnen K.R.R., Kuiters A.T., Leirs H., Siepel H., 2014. Modelling population dynamics of the Common hamster (*Cricetus cricetus*): Timing of harvest as a critical aspect in the conservation of a highly endangered rodent // *Biological Conservation*. V. 180. P. 53–61.
- La Haye M., Van Kats R., Müskens G., Hallmann C.A., Jongejans E., 2020. Predation and survival in reintroduced populations of the Common hamster *Cricetus cricetus* in the Netherlands // *Mammalian Biology*. V. 100. P. 569–579.
- Mahrt L.A., 1998. Response to intruders and the dear enemy phenomenon in female tree lizards, *Urosaurus ornatus*, in relation to age and reproductive condition // *Journal of Herpetology*. V. 32. № 2. P. 162–168.
- Müskens G., La Haye M., Van Kats R., 2005. Re-establishment of a viable network-population of the Common hamster in South-Limburg, the Netherlands: impact of crop management and survival strips on burrow distribution in the release sites // *Hamster Biology and Ecology. Proceedings of the 12th meeting of the International Hamster workgroup; Strasbourg, France (2004)*. P. 59–62.
- Nechay G., Hamar M., Grulich I., 1977. The Common Hamster (*Cricetus cricetus* L.): a Review // *EPPO Bulletin*. V. 7. № 2. P. 255–276.
- Parsons M.H., Banks P.B., Deutsch M.A., Munshi-South J., 2018. Temporal and Space-Use Changes by Rats in Response to Predation by Feral Cats in an Urban Ecosystem // *Frontiers in Ecology and Evolution*. V. 6. Article 146.
- Reiners T.E., Gottschalk T.K., Encarnação J.A., 2011. Potential versus realized distribution – Habitat suitability modeling for the Common hamster (*Cricetus cricetus*) in Hesse (Germany) // *Säugetierkundliche Informationen*. Bd. 8. H. 42. S. 51–61.
- Richert S.E., 1988. The energetic costs of fighting // *American Zoologist*. V. 28. № 3. P. 877–884.
- Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monnecke 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.
- Temeles E.J., 1994. The role of neighbors in territorial systems: when are they “dear enemies”? // *Animal Behaviour*. V. 47. № 2. P. 339–350.
- Ulbrich K., Kayser A., 2004. A risk analysis for the common hamster (*Cricetus cricetus*) // *Biological Conservation*. V. 117. P. 263–270.
- Villemeay A., Besnard A., Grandadam J., Eidenschenck J., 2013. Testing restocking methods for an endangered species: Effects of predator exclusion and vegetation cover on common hamster (*Cricetus cricetus*) survival and reproduction // *Biological Conservation*. V. 158. P. 147–154.
- Van Rossum G., Drake F.L., 2009. Python 3 Reference Manual. Scotts Valley, CA: CreateSpace.
- Wachtmeister C.-A., 2001. Display in monogamous pairs: a review of empirical data and evolutionary explanations // *Animal Behaviour*. V. 61. № 5. P. 861–868.
- Weinhold U., 2009. European Action Plan for the conservation of the Common hamster // https://www.researchgate.net/publication/275340185_European_Action_Plan_for_the_conservation_of_the_Common_hamster_Cricetus_cricetus_L_1758

**SOME TRAITS OF ECOLOGY AND DEMOGRAPHY IN SETTLEMENTS
OF THE COMMON HAMSTER (*CRICETUS CRICETUS*,
CRICETIDAE, *RODENTIA*) UNDER DIFFERENT LEVELS OF
ENVIRONMENTAL COMFORT IN A SIMFEROPOL CITY PARK**

E. A. Zaytseva^{1, *}, A. Y. Tsellarius^{2, **}, A. V. Kuptsov^{2, *},
Th. A. Cellarius^{3, ****}, A. V. Surov^{2, *****}**

¹*Centre of Hygiene and Epidemiology in Crimea, Naberezhnaya 67, Simferopol, 295000 Russia*

²*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky pr. 33, Moscow, 119071 Russia*

³*M. V. Lomonosov Moscow State University, Department of Vertebrate Zoology, Lenin Hills 1, Bld. 12,
Moscow, 119234 Russia*

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

***e-mail: ale5386@yandex.ru*

****e-mail: kuptsov@yandex.ru*

*****e-mail: th.cellarius@yandex.ru*

****** e-mail: surov@sevin.ru*

The spatial and demographic structure of two common hamster settlements was studied in two adjacent areas in a park of Simferopol City, Crimea, one differing in a lower vegetation storey (protective factor) while the other in the frequency of human visits (disturbance factor). We counted environmental comfort as the sum of scores (on a ten-point scale) of safe conditions (positive value) and disturbance factors (negative value). A strong positive relation was found between environmental comfort and the following characteristics of the settlements: (a) the number of burrows per area unit; (b) a nonrandom number of aggregative burrows; and (c) the percentage of juveniles in the population. The seldom visited places with a dense cover of grass and bushes appear to be the most favorable habitats, yet these are not typical of an urban landscape. However, it is those places that seem to serve as the sources that support the existence of hamster populations in less favorable city territories. Preservation of such places is one of the essential factors determining the survival of urban populations of the hamster.

Keywords: urban environment, protective environment, predator press, disturbance, burrows, population density, aggregation, synurbism