

Оригинальная статья

УДК 599.323.5:591

<https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-481-497>

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВНУТРИ ДВУХ КРУПНЫХ ФИЛОГРУПП ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*) (*CRICETIDAE*, *RODENTIA*), ГРАНИЦА МЕЖДУ НИМИ И ЧИСЛЕННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ

Н. Ю. Феоктистова ^{1✉}, И. Г. Мещерский ¹, Е. А. Кацман ¹,
С. И. Мещерский ¹, А. В. Гуреева ¹, В. П. Куприянов ¹, П. Л. Богомоллов ¹,
М. В. Кропоткина ¹, И. Д. Давыдов ¹, А. Г. Леонов ², А. В. Суров ¹

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
Россия, 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33

² Национальный парк «Бузулукский бор»
Россия, 461000, Оренбургская обл., Бузулукский р-н,
пос. Колтубановский, ул. Почтовая, д. 3

Поступила в редакцию 18.09.2023 г., после доработки 16.10.2023 г., принята 16.10.2023 г., опубликована 12.12.2023 г.

Аннотация. В 2022 г. нами была описана митохондриальная линия «Алтай» («А») – последняя из известных филогрупп обыкновенного хомяка с территории России и Казахстана. Однако границы её современного распространения и численность популяций требовали уточнения. В ходе специально организованной экспедиции осуществлён сбор образцов тканей обыкновенного хомяка в 12 субъектах РФ, в том числе в зоне потенциальной границы ареалов филогрупп «А» и «Е» («Европа»). Анализ нуклеотидных последовательностей гена цитохром *b* отловленных животных показал, что граница между этими филогруппами проходит между Туринском и Екатеринбург, далее между Челябинском и Курганом, между Омском и Татарском и поворачивает к югу, оставляя на западе с. Тургай и г. Темиртау, а на востоке – с. Баянаул. Проанализирована структура территориальных генетических клад, входящих в филогруппы «А» и «Е», и история их формирования. Большая часть обнаруженных клад сформировалась в период позднего плейстоцена и голоцена. Показано снижение численности обыкновенных хомяков в восьми из двенадцати обследованных регионов.

Ключевые слова: обыкновенный хомяк, филогеография, границы филогрупп, мтДНК, цитохром *b*

✉ Для корреспонденции. Лаборатория сравнительной этологии и биокommunikации Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН.

ORCID и e-mail адреса: Феоктистова Наталья Юрьевна: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>; feoktistovanyu@gmail.com; Мещерский Илья Григорьевич: <https://orcid.org/0000-0003-4739-3342>; meschersky@rambler.ru; Кацман Елена Александровна: <https://orcid.org/0000-0003-2899-2454>; elenkz05@gmail.com; Мещерский Сергей Ильич: <https://orcid.org/0000-0001-5301-9846>; sergeymeshcherskiy@gmail.com; Гуреева Анна Владимировна: <https://orcid.org/0000-0002-4723-1127>; annagureeva@gmail.com; Куприянов Владимир Павлович: <https://orcid.org/0000-0002-0436-4034>; meahn@mail.ru; Богомоллов Павел Леонидович: <https://orcid.org/0000-0002-3781-3369>; bogomolov.pl@gmail.com; Кропоткина Мария Владиславовна: <https://orcid.org/0000-0002-3781-3369>; kropotkinamv@gmail.com; Давыдов Иван Дмитриевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>; ivandavydov9201@gmail.com; Леонов Алексей Геннадьевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>; lehaleon@mail.ru; Суров Алексей Васильевич: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>; Allocricetulus@gmail.com.

© Феоктистова Н. Ю., Мещерский И. Г., Кацман Е. А., Мещерский С. И., Гуреева А. В., Куприянов В. П., Богомоллов П. Л., Кропоткина М. В., Давыдов И. Д., Леонов А. Г., Суров А. В., 2023

Финансирование. Работа выполнена в рамках Государственных заданий Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН (№ FFER-2021-0004) и Национального парка «Бузулукский бор» (№ 051-00069-23-02).

Соблюдение этических норм. 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 г.).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования. Феоктистова Н. Ю., Мещерский И. Г., Кацман Е. А., Мещерский С. И., Гуреева А. В., Куприянов В. П., Богомолов П. Л., Кропоткина М. В., Давыдов И. Д., Леонов А. Г., Суров А. В. Генетическая дифференциация внутри двух крупных филогрупп обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia), граница между ними и численность популяций // Поволжский экологический журнал. 2023. № 4. С. 481 – 497. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-481-497>

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758) – широкораспространённый в Евразии вид. По нашим уточнённым данным в настоящее время его ареал простирается с запада на восток от 6°30' в.д. (Германия) до 93°30' в.д. (Красноярский край) и от 59°39' с.ш. (к югу от Соликамска, Пермский край) до 42°58' с.ш. (Республика Северная Осетия, с. Тарское) – с севера на юг (Суров, Феоктистова, 2023). Однако в настоящее время происходит резкое сокращение численности и фрагментация ареала вида, кроме территории Румынии, Венгрии и нескольких регионов России (Богомолов и др., 2021; Surov et al., 2016). Так, в западной части площадь ареала сократилась на 75%, в связи с чем сохранение вида стало особенно актуальным в странах Западной и Центральной Европы. В 2020 г. природоохранный статус *Cricetus cricetus* в Красном списке МСОП (Международный союз охраны природы) был изменен – он был поднят сразу на 4 ступени – от вызывающего наименьшее опасение (LC) до находящегося на грани полного исчезновения (CR). Хотя причины резкого сокращения численности вида до конца не ясны, предполагается, что они могут быть связаны с утратой и загрязнением среды обитания, а также с изменением климата (Banaszek et al., 2020).

Для сохранения и/или восстановления вида необходимо учитывать генетическую структуру и принадлежность особей к конкретной филогруппе, с присущими ей биологическими характеристиками. В нашем недавно опубликованном исследовании (Feoktistova et al., 2023) с учетом собственных сборов на территории России и Казахстана и имеющихся литературных данных (Neumann et al., 2005; Melosik et al., 2017) была проанализирована филогеографическая структура обыкновенного хомяка на всём ареале. Было показано, что она включает пять основных филогрупп: «Паннония» (P), «Север» (N), «Европа» («Е»), «Кавказ» («С») и впервые описанную авторами филогруппу «Алтай» (А). Четыре филогруппы «N», «Е», «С» и «А» объединяются в единую хорошо поддерживаемую суперкладу Европа-Сибирь («ES»). Указанные выше филогруппы более близки между собой, чем с филогруппой «Паннония», которая отделилась от общего предкового ствола одно-

временно с суперкладой «ES». Было также показано большее генетическое сходство филогрупп «С» и «N» (Feoktistova et al., 2017, 2023).

Распространение всех обнаруженных филогрупп является строго региональным – каждая занимает обособленный ареал, границы которого четко определены. Согласно оценке времени дивергенции, основанной на молекулярно-генетических данных, разделение филогруппы «Р» и «ES» произошло около 100 тыс. лет назад, а дальнейшее обособление четырех ветвей, соответствующих современным филогруппам «N», «С», «А» и «Е», произошло 70 – 45 тыс. лет назад. Таким образом, формирование основы современной филогенетической структуры вида завершилось к окончанию первой половины позднего плейстоцена.

Моделирование распространения вида по палеосреде показало, что максимальное расширение ареала *Cricetus cricetus* приходилось на межледниковья: миккулинское (эмское) и Атлантический оптимум голоцена. На протяжении всего холодного времени позднего плейстоцена происходило сокращение и разделение ареала на изолированные рефугиумы вследствие уменьшения и фрагментации подходящих для обитания вида территорий (Feoktistova et al., 2023).

Показано, что филогруппа «А» занимает самую восточную часть ареала от Зауралья на западе – до Красноярского края на востоке, охватывая площадь около 1.7 млн км². Однако, где протекает граница между филогруппой «А» и самой крупной филогруппой – «Е», неизвестно. Аналогичная проблема до сих пор существует для филогрупп «Р» и «Е», ареалы которых, в частности, на территории Польши расположены очень близко друг от друга (около 20 км) (Banaszek et al., 2010).

Ранее мы уже осуществили 8 экспедиций в разные уголки России и Казахстана в целях оценки состояния и численности обыкновенных хомяков. Однако территории, где может протекать граница между филогруппами – «А» и «Е», была не полностью обследована.

Задачи настоящего исследования состояли в оценке численности и выявлении характера распространения обыкновенного хомяка по опросам местного населения и собственным учётam с уточнением границы между филогруппами «А» и «Е» на территории России и Казахстана. Кроме того, одной из задач был анализ времени формирования мелких территориальных клад, обнаруженных в составе указанных филогрупп.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для выполнения поставленных задач с 10 июля по 10 августа 2022 г. проведена экспедиция, которая включала маршрутные съёмки в Оренбургской, Челябинской, Курганской, Омской, Новосибирской, Тюменской областях, в республиках Башкортостан и Татарстан, в Алтайском крае Российской Федерации, а также на севере Казахстана в Костанайской, Акмолинской и Павлодарской областях (рис. 1).

На протяжении всего маршрута проводили отлов обыкновенных хомяков специально сконструированными сетчатыми живоловушками размером 40×12×12 см, которые экспонировали около жилых нор в вечернее время и проверяли утром. В качестве приманки использовали свежие корнеплоды (морковь, свеклу), смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. Ловушку накрывали листовым

опадом и травой. Кроме этого, проводили опрос населения с целью оценки численности обыкновенного хомяка и предпочитаемых им мест обитания.

Всего за время экспедиции отработано 380 ловушко-ночей и отловлено 25 особей обыкновенного хомяка. Кроме того, в анализ вошли еще 2 особи, предоставленные нам А. А. Приходько, сотрудницей ЦГиЭ Красноярского края (табл. 1).

Таблица 1. Локалитеты поймок обыкновенного хомяка и сведения об образцах тканей, использованные в настоящей статье

Table 1. Common hamster capture localities and information on the tissue samples used in this paper

№ / No.	Локалитет / Locality	Координаты / Coordinates	Филогруппа / Phylogroup	Количество пойманных особей, количество гаплотипов и № в Генбанке / Numbers of captured individuals, the number of haplotypes and No. in GenBank
1	2	3	4	5
1	РФ, Ульяновск, северо-западная окраина / Russia, Ulyanovsk city NW vicinities	54°22'N, 48°18'E	E	1 (Feoktistova et al., 2023)
2	Казахстан, Астана, Президентский парк / Kazakhstan, Astana city, Presidential Park	51°07'N, 71°28'E	E	8 (1 гаплотип / haplotype) (Feoktistova et al., 2023)
3	РФ, Алтайский край, г. Бийск / Russia, Altai Krai, Biysk city	52°33'N, 85°09'E	A	1 OR805351
4	РФ, Новосибирская область, г. Тараск, у южной окраины города / Russia, Novosibirsk province, Tatarsk city southern vicinities	55°11'N, 75°59'E	A	2 (1 гаплотип / haplotype) OR714252
5	РФ, Омск / Russia, Omsk city	55°00'N, 73°22'E	E	1 OR714247
6	РФ, Курган / Russia, Kurgan city	55°25'N, 65°15'E	A	3 (1 гаплотип / haplotype) OR714251
7	РФ, Татарстан, г. Набережные Челны, к северу от города / Russia, Republic of Tatarstan, Naberezhnye Chelny city northern vicinities	55°49'N, 52°36'E	E	1 OR714248
8	РФ, Челябинск / Russia, Chelyabinsk city	55°17'N, 61°24'E	E	4 (1 гаплотип / haplotype) OR714249
9	РФ, Башкортостан, г. Уфа, к югу от города / Russia, Republic of Bashkortostan, Ufa city southern vicinities	54°34'N, 56°04'E	E	3 (1 гаплотип / haplotype) (Feoktistova et al., 2023)
10	РФ, Башкортостан, Стерлитамакский район, дер. Новониколаевский / Russia, Republic of Bashkortostan, Sterlitamak district Novonikolaevski village	53°29'N, 55°51'E	E	1 OR714250
11	РФ, Красноярский край, г. Шарыпово, окрестности к северу / Russia, Krasnoyarsk Krai, Sharypovo city northern vicinities	55°38'N, 89°12'E	A	1 OR714253

Окончание табл. 1
Table 1. Continuation

1	2	3	4	5
12	РФ, Красноярский край, г. Шарыпово / Russia, Krasnoyarsk Krai, Sharypovo city	55°32'N, 89°11'E	A	1 OR714253
13	РФ, Кировская область, пос. Нема / Russia, Kirov province, Nema town	57°30'N, 50°30'E	E	(Feoktistova et al., 2023)
14	РФ, г. Рязань / Russia, Ryazan city	54°35'N, 39°42'E	E	OR805351
15	РФ, Тамбовская область, Тамбовский район, памятник природы «Осиновый овраг» / Russia, Tambov province, Tambov district, natural monument "Osinovy Ovrage"	52°33'N, 41°12'E	E	OR805352

На рис. 1 отмечены места стоянок и успешных отловов *Cricetus cricetus*, координаты приведены в табл. 1.

Отловленных животных анестезировали ветеринарным препаратом (Zoletil) и отбирали небольшой фрагмент ушной раковины, который помещали в 96% этиловый спирт для проведения в дальнейшем молекулярно-генетического анализа.

Выделение ДНК было проведено с использованием реактивов ООО «Лаборатория Изоген» (Россия) на процессоре магнитных частиц King Fisher Flex (Thermo Fisher Scientific, США) либо набора Diatom DNA Prep того же производителя по методикам производителя. Выделенную ДНК хранили при -18°C до момента постановки ПЦР.

В качестве генетического маркера выбран ген цитохрома *b*, использованный в наших предыдущих работах. Последовательности праймеров, условия ПЦР и терминирующей реакции, параметры секвенирования по Сенгеру были аналогичны описанным ранее (Feoktistova et al., 2023).

Для филогенетического анализа был использован набор гаплотипов, приведенный в работе (Feoktistova et al., 2023) с включением вновь обнаруженных вариантов. В качестве внешней группы взяты нуклеотидные последовательности хомячка Эверсмана (*Allocricetulus evermanni*) и серого хомячка (*Cricetus migratorius*) (AJ 973387). Анализ проводили в программе BEAST v2.4.5 (Bouckaert et al., 2014). По использованной ранее схеме: для 1-2 позиций триплета взята модель HKY+I+G, для третьей позиции – GTR+G. В качестве единой для обеих партий модели молеку-

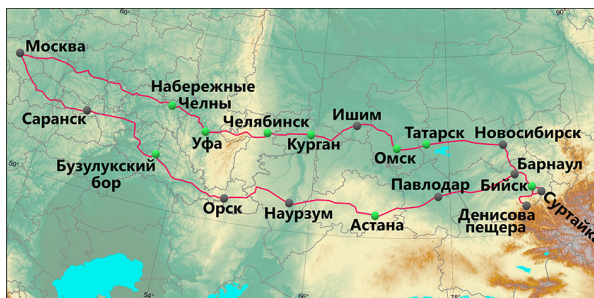


Рис. 1. Маршрут экспедиции 2022 г. с указанием мест стоянок: ● – места успешных поимок обыкновенного хомяка

Fig. 1. Route of our 2022 expedition, with trapping sites indicated: ● – successful captures

лярных часов использована Strict Clock с установленным значением 0.107 (Poplavskaya et al., 2019). Деревья для обеих партиций были объединены. Остальные параметры были аналогичны описанным ранее (Feoktistova et al., 2023). Для визуализации использовали программу FigTree, version 1.4.3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В табл. 2 приведена оценка состояния численности обыкновенного хомяка в обследованных нами 12 регионах РФ в сравнении с данными до 1970 г.

Таблица 2. Оценка численности обыкновенного хомяка в обследованных нами 12 регионах (до 1970 г. и в настоящее время)

Table 2. Estimation of the common hamster abundance in the 12 surveyed provinces (before 1970 and at present)

Регион / Region	Численность по отловам до 1970 г. / Abundance before 1970	Численность по данным опросов и отловам в 2022 г. / Abundance according to surveys and captures in 2022	Тренд численности / Abundance trend
1	2	3	4
Казахстан, Акмолинская область (сейчас включает территории Целиноградской и Кокчетавской областей Казахстана) / Kazakhstan, Akmola province (includes former Tselinograd and Kokshetau provinces)	Многочислен (Целиноградская и Кокчетавская) (Слудский и др., 1977) / Abundant (Tselinograd and Kokshetau provinces) (Sludskiy et al., 1977)	Редок (за исключением центра г. Астаны) (наши данные, 2018, 2022) / Rare (except of Astana city) (our data, 2018, 2022)	Резко снизилась / Sharp declined
Россия, Алтайский край / Russia, Altai Krai	Многочислен (Карасёва, 1962; Кулик, 1962; Неронов, 1965) / Abundant (Karaseva, 1962; Kulik, 1962; Neronov, 1965)	Обычен (Прокопов, 2008) / Common (Proscopov, 2008)	Снизилась / Declined
Россия, Республика Башкортостан / Russia, Republic of Bashkortostan	Обычен (Кириков, 1952; Карасёва, 1962; Неронов, 1965) / Common (Kirikov, 1952; Karaseva, 1962; Neronov, 1965)	Обычен (Животный мир Башкортостана, 1995; наши данные, 2018, 2022) / Common (Zhivotny mir Bashkortostana, 1995; our data, 2018, 2022)	Не изменилась или выросла / No changes or increased
Казахстан, Костанайская область / Kazakhstan, Kostanay province	Многочислен (Слудский и др., 1977) / Abundant (Sludskiy et al., 1977)	Редок (наши данные, 2016–2022) / Rare (our data 2016–2022)	Резко снизилась / Sharp decline
Россия, Курганская область / Russia, Kurgan province	Многочислен (Неронов, 1965; Стариков, 1989) / Abundant (Neronov, 1965; Starikov, 1989)	Обычен (Berdyugin, Bolshakov, 1998; наши данные, 2022) / Common (Berdyugin, Bolshakov, 1998; our data, 2022)	Снизилась / Declined
Россия, Новосибирская область / Russia, Novosibirsk province	Многочислен (Лаптев, 1958; Глотов, 1969) / Abundant (Laptev, 1958; Glotov, 1969)	Обычен (Сидоров и др., 2011; наши данные, 2022) / Common (Sidorov et al., 2011; our data, 2022)	Снизилась / Declined
Россия, Омская область / Russia, Omsk province	Многочислен (Неронов, 1965) / Abundant (Neronov, 1965)	Обычен (Сидоров и др., 2011; наши данные, 2022) / Common (Sidorov et al., 2011; our data, 2022)	Снизилась / Declined
Россия, Оренбургская область / Russia, Orenburg province	Многочислен (Неронов, 1965) / Abundant (Neronov, 1965)	Обычен (Симаков, 1990; Berdyugin, Bolshakov, 1998; наши данные, 2022) / Common (Simakov, 1990; Berdyugin, Bolshakov, 1998; our data, 2022)	Снизилась / Declined

Окончание табл. 2
Table 2. Continuation

1	2	3	4
Казахстан, Павлодарская область / Kazakhstan, Pavlodar province	Обычен (Слудский и др., 1977) / Common (Sludskiy et al., 1977)	Редок (наши данные, 2022) / Rare (our data, 2022)	Снизилась / Declined
Россия, Республика Татарстан / Russia, Republic of Tatarstan	Обычен (Попов, 1960; Неронов, 1965) / Common (Popov, 1960; Neronov, 1965)	Обычен (Berdyugin, Bolshakov, 1998; наши данные, 2018, 2022) / Common (Berdyugin, Bolshakov, 1998; our data, 2018, 2022)	Не изменилась / No changed
Россия, Тюменская область / Russia, Tyumen province	Многочислен (Неронов, 1965) / Abundant (Neronov, 1965)	Обычен (Сазонова, 2004), многочислен (Gashev, личное сообщение) / Common (Sazonova, 2004), abundant (Gashev, personal communication)	Не изменилась / No changed
Россия, Челябинская область / Russia, Chelyabinsk province	Обычен (Неронов, 1965) / Common (Neronov, 1965)	Обычен (наши данные, 2020, 2022) / Common (our data, 2020, 2022)	Не изменилась / No changed

Опросы населения и отловы животных были начаты с территории Оренбургской области, где в 1950 – 1960-е гг. обыкновенный хомяк был весьма многочисленным и заселял практически все пригодные биотопы (Неронов, 1965). Имеются достоверные свидетельства о встречах этого вида в последние годы, в ряде мест он ещё обычен (Симак, 1990; Berdyugin, Bolshakov, 1998), но на большей части территории области стал редок. Об этом свидетельствуют проведённые нами опросы населения. Так, в музейной экспозиции Национального парка «Бузулукский бор» хранится шкурка обыкновенного хомяка, датированная 1960 г., но в последнее время ни нами, ни сотрудниками Национального парка этот вид зафиксирован не был.

Следующей точкой маршрута был Наурзумский государственный природный заповедник (Костанайская область, Казахстан). До 1970 г в Костанайской области обыкновенный хомяк был многочислен (Слудский и др., 1977). По данным Е. А. и Т. А. Брагиных в настоящее время этот вид в заповеднике редок и распространён спорадически. Он обитает в Наурзумском и Терсекском борах, в Сыпсыне, на облесённых и луговых склонах Восточно-Тургайского плато, в поймах р. Карасу и у озёр (в Тургайской ложбине). Наиболее благоприятные условия хомяк находит на опушках колков, в зарослях степного бобовника и дикой вишни (Брагин, Брагина, 2017). Однако наши попытки поймать его на территории заповедника не увенчались успехом. По информации, полученной от сотрудника заповедника Р. Р. Батрякова, этот вид был однажды встречен несколько лет назад в пойме реки Карасу.

Далее маршрут пролегал по Северному Казахстану к г. Астане (Акмолинская область, вошедшая в себя Целиноградскую и Кокчетавскую области). В целом по области до 1970-х гг. обыкновенный хомяк был многочислен (Слудский и др., 1977), но к настоящему времени стал встречаться реже. Исключение составляет столица Казахстана – Астана, где обыкновенный хомяк заселил центр города (Феоктистова и др., 2020). На территории Президентского парка в районе пирамиды «Дворца мира и согласия» в июле 2022 г. на площади около 4 га мы закартографировали более 150 жилых нор обыкновенного хомяка. Однако на той же территории в 2018 г. нами было обнаружено только 73 норы (Феоктистова и др., 2020).

Следующей точкой маршрута стал г. Павлодар (Павлодарская область), где обыкновенный хомяк до 1970-х гг. был обычен, а в настоящее время по свидетельству местных жителей и данным зоологов Павлодарского государственного педагогического университета – стал редок.

Далее экспедиция двинулась в Алтайский край РФ и конкретно в дер. Суртайка, где в 1957 – 1959 гг. работала зоологическая экспедиция. В те годы *Cricetus cricetus* в Алтайском крае был многочислен, и многие исследователи занимались его изучением (Карасёва, 1962; Кулик, 1962). В 1957 – 1959 гг. Е. В. Карасёва и её сотрудники в течение трёх лет проводили наблюдения на постоянном участке площадью 62 га, большая часть которого представляла собой облесенный и луговой склоны надпойменной террасы р. Иши. Рядом располагалось поле, которое засеивалось овсом (1957 г.), пшеницей (1958 г.) или оставалось под паром (1959 г.). В процессе работы картографировали все норы обыкновенного хомяка и регулярно вели наблюдения за их использованием путем обловов. На протяжении трёх летних сезонов было отловлено 486 хомяков (Карасёва, 1962). Мы обследовали эту местность спустя 63 года после Е. В. Карасёвой и убедились, что сколько-нибудь значимых ландшафтных изменений на данной территории, также как культуры земледелия не произошло. За неделю отловов на том же участке, представлявшем собой окраины овсяного и пшеничного поля и склон надпойменной террасы с луговой растительностью, ни одного обыкновенного хомяка поймать не удалось. Опросы местного населения показали, что хомяки на данной территории хотя и сохранились, но в основном встречаются на приусадебных территориях частного сектора, в огородах и садах.

В окрестностях широко известной Денисовой пещеры нам также не удалось добыть ни одной особи. Тем не менее, в самой пещере были обнаружены палеонтологические остатки обыкновенного хомяка, относящиеся к позднему плейстоцену (Jacobs et al., 2019). В Алтайском крае в черте города Бийска на территории СНТ в заброшенном вишнёвом саду мы всё же добыли один экземпляр этого вида.

Далее маршрут пролегал через Новосибирскую область, где ранее обыкновенный хомяк был также многочислен (Лаптев, 1958; Глотов, 1969), а сейчас характеризуется как обычный (Сидоров и др., 2011), что подтверждается как опросами населения, так и нашими данными, собранными в предыдущие годы. Далее, в западной части области, у южной окраины г. Татарска, на краю поля пшеницы был добыт один экземпляр.

В Омской области до 1960-х гг. вид был многочислен (Неронов, 1965), опросы и отловы показали, что сейчас он обычен, а, кроме того, встречается непосредственно в черте г. Омска и в его окрестностях на территориях СНТ.

В Ишиме (Тюменская область) добыть обыкновенного хомяка не удалось. В Кургане (Курганская область), где ранее хомяк был многочислен (Неронов, 1965; Стариков и др., 1989), в Челябинской области, в Башкирии (район г. Уфы) и в Набережных Челнах (Татарстан), где вид был в прошлом обычен (Неронов, 1965), сохранилась достаточно высокая численность. В перечисленных регионах, главным образом на территориях СНТ, нам удалось собрать хорошую выборку образцов для ДНК-анализа (см. табл. 1).

Таким образом, в результате экспедиции нами обследовано 9 регионов РФ и 3 – Казахстана. В восьми субъектах Федерации обыкновенный хомяк снизил свою численность, а в четырёх численность сохранилась на прежнем уровне или даже несколько выросла. В ряде регионов изменения были весьма значительными, вид стал редким (см. табл. 2).

Генетический анализ образцов из мест близ потенциальной географической границы между филогруппами «Е» и «А» показал, что гаплотипы животных, отловленных в Бийске, Татарске, Кургане – относятся к филогруппе «А» (как и животные, отловленные на юге Красноярского края), а собранные в Оренбургской области, Уфе, Омске, Челябинске, Набережных Челнах – к филогруппе «Е».

Таким образом, по полученным данным границу между двумя самыми крупными филогруппами «А» и «Е» следует провести от северного края ареала вида в Свердловской области на юг между Туринском и Екатеринбургом, далее между Челябинском и Курганом, после чего граница поворачивает на восток, проходя между Омском и Татарском, затем идёт на юг, оставляя с запада с. Тургай (Акмолинская область) и г. Темиртау (Карагандинская область), а с востока с. Баянаул (Павлодарская область). Дальнейший ход границы требует новых исследований, и мы предварительно ведём её на юг до границы ареала вида (рис. 2).

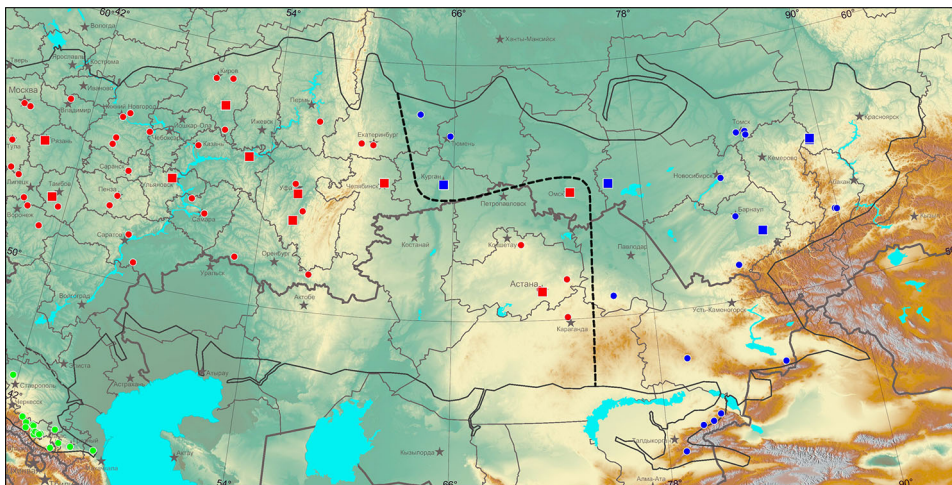
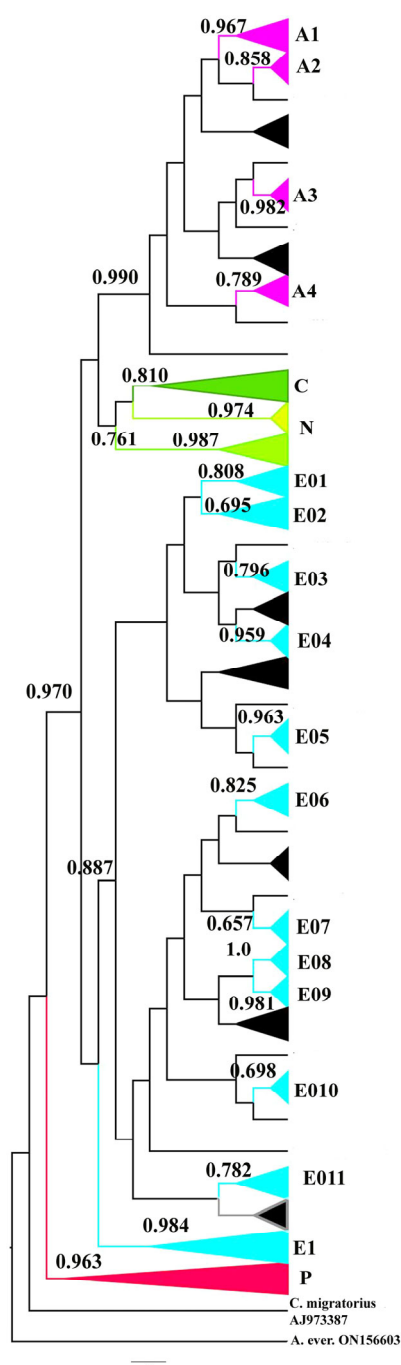


Рис. 2. Локалитеты поимок генотипированных нами особей обыкновенного хомяка: ● – по Feoktistova et al., 2023 и ■ – публикуемые впервые. Красным выделена филогруппа «Е»; синим – филогруппа «А»; зелёным – филогруппа «С». Сплошной чёрной линией показана граница исторического ареала вида на середину XX в., пунктиром – предполагаемая нами граница между филогруппами

Fig. 2. Genotyped common hamster capture localities: ● – according to Feoktistova et al., 2023 and ■ – published for the first time. Phylogroup “E” is highlighted in red; phylogroup “A” – in blue; phylogroup “C” – in green, respectively. The solid black line shows the boundary of the historical range of the species in the middle of the 20th century, the dotted line does the phylogroup boundary assumed by us



Характерно, что в восточной части своего ареала филогруппа «А» занимает все природные зоны, которые может населять вид – от пустынь до средней тайги. Но в западной части происходит биотопическое разделение: ареал филогруппы «Е» приурочен скорее к более сухим природным зонам (степи, сухие степи, полупустыни и пустыни), а филогруппы «А» – к более гумидным (лесостепи, подтаёжные и южно-таёжные леса).

Филогенетический анализ обыкновенного хомяка на основе вновь описанных и ранее известных гаплотипов подтвердил существование трёх разных хорошо поддерживаемых клад на территории России, соответствующих филогруппам «С», «Е» и «А». А также двух клад на территории Европы – «Р» и «N» (рис. 3). Топология филогрупп и времена дивергенции крупных клад совпадают с таковыми, рассчитанными нами ранее (Feoktistova et al., 2023). Новые последовательности, которые были получены, для образцов, собранных в экспедиции, показали их принадлежность к филогруппам «А» (4 гаплотипа) и «Е» (6 гаплотипов) (см. табл. 1).

Рис. 3. Филограмма последовательностей фрагмента *cytb* (904 п.н.); поддержка узлов показана для значений < 0.60. Красным цветом обозначена филогруппа «Р», светло-зелёным – филогруппа «N», тёмно-зелёным – филогруппа «С», голубым – филогруппа «Е», фиолетовым – филогруппа «А»

Fig. 3. Condensed tree from Bayesian phylogenetic analysis of 904 bp *cytb* gene fragment haplotypes. Supports are shown for values < 0.60. Red color – phylogroup “P”, light green – phylogroup “N”, dark green – phylogroup “C”, blue – phylogroup “E”, and violet – phylogroup “A”, respectively

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВНУТРИ ДВУХ КРУПНЫХ ФИЛОГРУПП

Интересна информация о хорошо поддерживаемых часто небольших кладах, обнаруживаемых в составе крупных филогрупп. Так, в филогруппе «А» выделяется 4, а в филогруппе «Е» – 12 таких территориальных клад с достоверной поддержкой (табл. 3, см. рис. 3). Расчеты МRCA показали, что эти клады сформировались в основном 18.0 – 6.0 тыс. лет назад, и распространение их носит локальный характер (см. табл. 3, см. рис. 3). Предковые гаплотипы этих небольших клад обособились ранее – медианное время (originate) соответствует периоду наибольшего похолодания 31.5 – 16.4 тыс. лет назад. Такая картина соответствует предположению о продолжавшемся сокращении ареала и его дальнейшей фрагментации в период до окончания LGM и предполагаемому очень быстрому расширению ареала в последующее время. После LGM было сформировано 14 из 16 статистически поддерживаемых клад. И 7 из них сформировалось в период Атлантического оптимума голоцена (см. табл. 3, рис. 3). Исключением является история двух гаплогрупп с локальным распространением – E02, объединяющей 10 гаплотипов с территории Украины, Молдавии и Румынии, и E1, объединяющей 27 гаплотипов с территорий на западе России, в Украине, Молдавии и Румынии. TMRCA этих групп оценивается: для первой 27 тыс. лет, а для второй – 39 тыс. лет. Соответственно, время их формирования приходится на период до LGM.

Таблица 3. Локальные группировки, выделенные в филогруппах «Е» и «А», и TMRCA по гену цитохрома *b*

Table 3. Subclades identified in phylogroups «Е» and «А», and TMRCA by cytochrome *b* gene

Подклады и количество гаплотипов / Subclades and number of haplotypes	Локалитеты / Localities	Поддержка / Support	TMRCA (median) 95% HPD (тыс. лет) / TMRCA (median) 95% HPD (kyr)
1	2	3	4
A1 (4)	РФ: Барнаул, Алтай; Казахстан: Баянаул / Russia: Barnaul, Altai; Kazakhstan: Bayanaul	0.967	9.0 (2.0–17.0)
A2 (2)	РФ: Новосибирск, Томск, Хакасия / Russia: Novosibirsk, Tomsk, Khakassia	0.858	6.0 (0–16.0)
A3 (2)	РФ: Томск / Russia: Tomsk	0.982	6.0 (0–16.0)
A4 (3)	РФ: Курган, Туринск, Курган / Russia: Kurgan, Turinsk, Kurgan	0.789	18.0 (8.0–31.0)
E01 (4)	Крым / Crimea	0.808	15.0 (5.0–30.0)
E02 (10)	Украина, Молдавия, Румыния / Ukraine, Moldova, Romania	0.695	27.0 (15.0–41.0)
E03 (3)	РФ: Курск, Липецк / Russia: Kursk, Lipetsk	0.796	15.0 (8.0–34.0)
E04 (2)	РФ: Курск / Russia: Kursk, Украина: Яготин / Ukraine: Yahotyn	0.959	7.0 (0–19.0)
E05 (2)	РФ: Тамбов / Russia: Tambov	0.963	10.0 (1.0–21.0)
E06 (3)	Центральная Россия / The center of the European part of Russia	0.825	12.0 (3.0–24.0)
E07 (2)	РФ: Оренбург / Russia: Orenburg Казахстан: Тургай / Kazakhstan: Turgai	0.657	6.0 (0–16.0)
E08 (2)	РФ: Пенза / Russia: Penza	1.0	6.0 (0–16.0)
E09 (2)	Казахстан: Темиртау, Щучинск / Kazakhstan: Temirtau, Shchuchinsk	0.981	6.0 (0–16.0)

Окончание табл. 3
Table 3. Continuation

1	2	3	4
E010 (2)	РФ: Оренбург / Russia: Orenburg, Казахстан: Астана / Kazakhstan: Astana	0.698	6.0 (0–16.0)
E011 (5)	РФ: Екатеринбург, Пермь / Russia: Yekaterinburg, Perm	0.782	17.0 (11.0–31.0)
E1 (27)	Россия, Польша, Украина, Румыния / Russia, Poland, Ukraine, Romania	0.984	39.0 (17.0–54.0)

Интересно, что в обеих рассматриваемых филогруппах наиболее старые территориальные клады (за исключением уже рассмотренных выше E02 и E1) сформировались в северной приуральской части ареала вида это – A4 и E011 (см. табл. 3). В южной части ареала все территориальные клады являются молодыми и приходятся на Атлантический оптимум голоцена.

ВЫВОДЫ

Таким образом, в результате проведённой комплексной работы можно сделать следующие выводы:

1) на обследованной территории численность вида за последние 50 лет не изменилась в четырёх и снизилась в восьми регионах;

2) граница между наиболее крупными филогруппами обыкновенного хомяка «Е» и «А» проходит между Туринском и Екатеринбургом, далее между Челябинском и Курганом, между Омском и Татарском и поворачивает к югу, оставляя на западе с. Тургай и г. Темиртау, а на востоке – с. Баянаул;

3) в составе двух исследованных филогрупп, на основе анализа гена цитохрома *b* выделяется 16 клад, распространение которых носит локальный характер. После LGM было сформировано 14 из 16 статистически поддержанных клад, и 7 из них сформировалось в период Атлантического оптимума голоцена. При этом наиболее старые территориальные клады в обеих филогруппах отмечаются на севере приуральской части ареала вида.

Благодарности. Авторы выражают благодарность дирекции «Национального парка «Бузулукский бор», дирекции Наурзумского государственного заповедника и лично научному сотруднику Р. Р. Батрякову за помощь в организации работ на территориях ООПТ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Богомолов П. Л., Феоктистова Н. Ю., Кропоткина М. В., Суров А. В. Использование интернет-ресурсов для оценки численности видов, контактирующих с человеком (на примере обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia)) // Поволжский экологический журнал. 2021. № 4. С. 458 – 467. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-4-458-467>

Брагин Е. А., Брагина Т. М. Позвоночные животные Наурзумского заповедника. Костанай: Костанайполиграфия, 2017. 160 с.

Глотов И. Н. Распространение и численность мышевидных грызунов // Биологическое районирование Новосибирской области (в связи с проблемой природноочаговых инфекций). Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1969. С. 33 – 58.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ВНУТРИ ДВУХ КРУПНЫХ ФИЛОГРУПП

Животный мир Башкортостана / под ред. М. Г. Баянова, Е. В. Кучерова. Уфа: Китап, 1995. 312 с.

Карасёва Е. В. Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае // Зоологический журнал. 1962. Т. 41, № 2. С. 275 – 285.

Кириков С. В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Издательство АН СССР, 1952. 412 с.

Кулик И. Л. Материалы к экологии обыкновенного хомяка на Алтае // Бюллетень МОИП. Отдел Биологический. 1962. Т. 67, № 4. С. 16 – 25.

Лаптев И. П. Млекопитающие таежной зоны Западной Сибири. Томск: Издательство Томского университета, 1958. 285 с.

Неронов В. М. Исследование обыкновенного хомяка и водяной крысы на территории СССР: автореф. дис. ... канд. геогр. наук. М., 1965. 32 с.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края. Казань: Казанский филиал АН СССР, 1960. 468 с.

Прокопов К. П. Биотопическое распределение и численность фауны млекопитающих Южного Алтая // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее. По материалам Международной конференции. Горно-Алтайск: ГАГУ, 2008. 327 с.

Сазонова Н. А. Фауна и экология мелких млекопитающих залежных сельскохозяйственных земель юга Тюменской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тюмень, 2004. 23 с.

Сидоров Г. Н., Кассал Б. Ю., Гончарова О. В., Вахрушев А. В., Фролов К. В. Териофауна Омской области (промысловые грызуны). Омск: Амфора, 2011. 542 с.

Симак С. В. Фауна позвоночных урочища «Грызлы» (Таловская степь) // Животный мир Южного Урала. Оренбург, 1990. С. 92 – 93.

Слудский А. А., Бекенов А., Борисенко В. А., Грачев Ю. А., Исмагилов М. И., Капитонов В. И., Страутман Е. И., Федосеенко А. К., Шубин И. Г. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1977. Т. 1, ч. 2. 536 с.

Стариков В. П., Блинова Т. К., Кочуров В. Н., Сатин В. А., Хахалев В. И. Животный мир Курганской области (В помощь учителям и учащимся). Курган: КГПИ, 1989. 32 с.

Суров А. В., Феоктистова Н. Ю. Обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758). М.: РАН, 2023. 312 с.

Феоктистова Н. Ю., Мецкерский И. Г., Богомолов П. Л., Мецкерский С. И., Кацман Е. А., Пельгунова Л. А., Потапникова Е. В., Суров А. В. Непреднамеренно поставленный эксперимент – заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758 // Известия Академии наук. Серия биологическая. 2020. № 2. С. 224 – 232.

Banaszek A., Jadwiszczak K. A., Ratkiewicz M., Ziomek J., Neumann K. Population structure, colonization processes and barriers for dispersal in Polish Common hamsters (*Cricetus cricetus*) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2010. Vol. 48, iss. 2. P. 151 – 158.

Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M., Monecke S., Reiner T. E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J. *Cricetus cricetus* // The IUCN Red List of Threatened Species 2020. 2020. Article number e.T5529A111875852. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en>

Berdyugin K. I., Bolshakov V. N. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.) in the eastern part of the area // Ökologie und Schtz des Feldhamsters / M. Stubbe, A. Stubbe, eds. Halle-Wittenberg: Martin-Luther-University, 1998. P. 43 – 79.

Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.-H., Xie D., Suchard M. A., Rambaut A., Drummond A. J. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis // PLoS Com-

putational Biology. 2014. Vol. 10, no. 4. Article number e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>

Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Poplavskaya N. S., Surov A. V. Phylogeographic structure of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L.): Late Pleistocene connections between Caucasus and Western European populations // PLoS ONE. 2017. Vol. 12, no. 11. Article number e0187527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187527>

Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Shenbrot G. I., Puzachenko A. Y., Meschersky S. I., Bogomolov P. L., Surov A. V. Phylogeography of the common hamster (*Cricetus cricetus*): Paleoclimatic reconstructions of Late Pleistocene colonization // Integrative Zoology. 2023. Vol. 18, iss. 3. P. 581 – 599. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12687>

Jacobs Z., Li B., Shunkov M. V., Kozlikin M. B., Bolikhovskaya N. S., Agadjanian A. K., Uliyanov V. A., Vasiliev S. K., O’Gorman K., Derevianko A. P. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia // Nature. 2019. Vol. 565, № 7741. P. 594 – 599. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0843-2>

Melosik I., Ziomek J., Winnicka K., Reiners T. E., Banaszek A., Mammen K., Mammen U., Marciszak A. The genetic characterization of an isolated remnant population of an endangered rodent (*Cricetus cricetus* L.) using comparative data: Implications for conservation // Conservation Genetics. 2017. Vol. 18, iss. 4. P. 759 – 775. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0925-y>

Neumann K., Michaux J. R., Maak S., Jansman H. A., Kayser A., Mundt G., Gattermann R. Genetic spatial structure of European Common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14, iss. 5. P. 1473 – 1483.

Poplavskaya N., Bannikova A., Neumann K., Pavlenko M., Kartavtseva I., Bazhenov Y., Bogomolov P., Abramov A., Surov A., Lebedev V. Phylogeographic structure in the chromosomally polymorphic rodent *Cricetulus barabensis* sensu lato (Mammalia, Cricetidae) // Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 2019. Vol. 57, iss. 3. P. 679 – 694. <https://doi.org/10.1111/jzs.12251>

Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* // Endangered Species Research. 2016. Vol. 31. P. 119 – 145. <https://doi.org/10.3354/esr00749>

**Genetic differentiation within two large phylogroups
of the common hamster (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia),
the boundary between them, and the population abundance**

**N. Yu. Feoktistova ^{1✉}, I. G. Meschersky ¹, E. A. Katsman ¹,
S. I. Meschersky ¹, A. V. Gureeva ¹, V. P. Kupriyanov ¹, P. L. Bogomolov ¹,
M. V. Kropotkina ¹, I. D. Davydov ¹, A. G. Leonov ², A. V. Surov ¹**

¹ A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences
33 Leninsky Pros., Moscow 119071, Russia

² Buzulukskiy Bor National Park
3 Pochtovaya St., Koltubanovsky, Orenburg region 461000, Russia

Received: September 18, 2023 / revised: October 16, 2023 / accepted: October 16, 2023 / published: December 12, 2023

Abstract. In 2022, we described the lineage “Altai” (“A”), the last of the three phylogroups of the common hamster inhabiting Russia and Kazakhstan. However, the boundaries of its current distribution and abundance required clarification. In the course of our specially organized expedition, tissue samples of the common hamster were collected in 12 regions of Russia and Kazakhstan, including areas at the potential border of the ranges of phylogroups “A” and “E” (“Europe”). Analysis of the nucleotide sequences of the *cytb* gene of the captured animals has shown that the boundary between these phylogroups runs between Turinsk and Yekaterinburg, further between Chelyabinsk and Kurgan, between Omsk and Tatarsk, and turns to the south, leaving the village of Turgai and the town of Temirtau in the west and the village of Bayanaul in the east. The structure of territorial genetic clades belonging to phylogroups “A” and “E” and the history of their formation were also analyzed. Most of the detected territorial clades were formed during the Late Pleistocene and Holocene. The population dynamics of phylogroups “A” and “E” was analyzed and its decline was shown in 8 of the 12 surveyed regions.

Keywords: common hamster, phylogeography, mtDNA, phylogroup boundaries, *cytb*

Funding. The study was carried out with partial financial support in the framework of the state task of the Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (No. FFER-2021-0004) and Buzulukskiy Bor National Park (No. 051-00069-23-02).

Ethics approval and consent to participate. Animal protocols were approved by the Bioethics Commission of the A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences (protocol No. 45 dated April 4, 2021).

Conflict of interest: The authors have declared that no competing interests exist.

✉ *Corresponding author.* Laboratory of Comparative Ethology and Biocommunication, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Russia.

ORCID and e-mail addresses: Natalia Yu. Feoktistova: <https://orcid.org/0000-0003-4010-2880>; feoktistovanyu@gmail.com; Ilya G. Meschersky: <https://orcid.org/0000-0003-4739-3342>; meschersky@rambler.ru; Elena A. Katsman: <https://orcid.org/0000-0003-2899-2454>, elenkz05@gmail.com; Sergey I. Meschersky: <https://orcid.org/0000-0001-5301-9846>, sergeymeshcherskiy@gmail.com; Anna V. Gureeva: <https://orcid.org/0000-0002-4723-1127>, annngureeva@gmail.com; Vladimir P. Kupriyanov: <https://orcid.org/0000-0002-0436-4034>, meahn@mail.ru; Pavel L. Bogomolov: bogomolov.pl@gmail.com; Mariya V. Kropotkina: <https://orcid.org/0000-0002-3781-3369>, kropotkinamv@gmail.com; Ivan D. Davydov, ivandavydov9201@gmail.com; Alexey G. Leonov: lehaleon@mail.ru; Alexey V. Surov: <https://orcid.org/0000-0003-2030-8910>, Allocricetulus@gmail.com.

For citation: Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Katsman E. A., Meschersky S. I., Gureeva A. V., Kupriyanov V. P., Bogomolov P. L., Kropotkina M. V., Davydov I. D., Leonov A. G., Surov A. V. Genetic differentiation within two large phylogroups of the common hamster (*Cricetus cricetus*) (Cricetidae, Rodentia), the boundary between them, and the population abundance. *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2023, no. 4, pp. 481–497 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2023-4-481-497>

REFERENCES

- Bogomolov P. L., Feoktistova N. Yu., Kropotkina M. V., Surov A. V. Use of Internet resources to estimate the abundance of species contacting with humans (with an example of the common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758) (Cricetidae, Rodentia)). *Povolzhskiy Journal of Ecology*, 2021, no. 4, pp. 458–467 (in Russian). <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2021-4-458-467>
- Bragin E. A., Bragina T. M. *Pozvonochnye zhivotnye Naurzumskogo zapovednika* [Vertebrate Animals of the Naurzum Reserve]. Kostanai, Kostanaipolygraphy, 2017. 160 p. (in Russian).
- Glotov I. N. Distribution and abundance of rodents. In: *Biologicheskoe raionirovaniye Novosibirskoi oblasti (v svyazi s problemoi prirodnoochagovykh infektsii)* [Biological Zoning of the Novosibirsk Region (In Connection With the Problem of Natural Focal Infections)]. Novosibirsk, Nauka, 1969, pp. 33–58 (in Russian).
- Zhivotnyi mir Bashkortostana. Pod red. M. G. Baianova, E. V. Kucherova* [Bayanov M. G., Kucherov E. V., eds. Animal World of Bashkortostan]. Ufa, Kitap, 1995. 312 p. (in Russian).
- Karaseva E. V. The study of the peculiarities of territory use by the hamster in Altay province carried out by capture-recapture method. *Zoologicheskii zhurnal*, 1962, vol. 41, no. 2, pp. 275–285 (in Russian)
- Kirikov S. V. *Ptitsy i mlekopitaiushchie v usloviakh landshaftov iuzhnoi okonechnosti Urala* [Birds and Mammals in the Environment of the Southern Extremity of the Urals]. Moscow, Academy of Sciences of the USSR, 1952. 412 p. (in Russian).
- Kulik I. L. Materials for the ecology of the Common hamster in Altai. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists, Biological Series*, 1962, vol. 67, no. 4, pp. 16–25 (in Russian).
- Laptev I. P. *Mlekopitaiushchie tsezhnoi zony Zapadnoi Sibiri* [Mammals of the Taiga Zone of Western Siberia]. Tomsk, Tomsk University Publ., 1958. 285 p. (in Russian).
- Neronov V. M. *Study of the Range Structure of Common hamster and European water vole in the USSR*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Geogr.). Moscow, 1965. 32 p. (in Russian).
- Popov V. A. *Mlekopitaiushchie Volzhsko-Kamskogo kraya* [Mammals of the Volga-Kama Region]. Kazan, Kazan Branch of the USSR Academy of Sciences Publ., 1960. 468 p. (in Russian).
- Prokopov K. P. Biotopic distribution and abundance of mammal fauna of the Southern Altai Mountains. In: *Biodiversity, Ecological Issues of Gornyy Altai and Its Neighbouring Regions: Present, Past, and Future. Materials of International Conference*. Gorno-Altaysk, Gorno-Altaysk State University Publ., 2008, 327 p. (in Russian).
- Sazonova N. A. *Fauna and Ecology of Small Mammals of Fallow Agricultural Lands in the South of the Tyumen Region*. Thesis Diss. Cand. Sci. (Biol.). Tyumen, 2004. 23 p. (in Russian).
- Sidorov G. N., Kassal B. Yu., Goncharova O. V., Vakhrushev A. V., Frolov K. V. *Teriofauna Omskoi oblasti (promyslovye gryzuny)* [Theriofauna of the Omsk Region (Commercial Rodents)]. Omsk, Amfora, 2011. 542 p. (in Russian).
- Simak S. V. Vertebrate fauna of the tract “Gryzly” (Talovskaya steppe). In: *Animals of the Southern Ural*. Orenburg, 1990, pp. 92–93 (in Russian).
- Sludskiy A. A., Bekenov A., Borisenko V. A., Grachev Yu. A., Ismagilov M. I., Kapitonov V. I., Strautman E. I., Fedosenko A. K., Schublin I. G. *Mammals of Kazakhstan*. Alma-Ata, “Nauka” KazSSR, 1977, vol. 1, part 2. 536 p. (in Russian).
- Starikov V. P., Blinova T. K., Kochurov V. N., Satin V. A., Khakhalev V. I. *Zhivotnyi mir Kurganskoi oblasti (V pomoshch' uchiteliam i uchashchimsia)* [Animal World of the Kurgan Re-

gion (In Assistance to Teachers and Students)]. Kurgan, Kurgan State Pedagogical Institute Publ., 1989. 32 p. (in Russian).

Surov A. V., Feoktistova N. Yu. *Obyknovennyi khomiak Cricetus cricetus (Linnaeus 1758)* [Common Hamster *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758)]. Moscow, Russian Academy of Sciences Publ., 2023. 312 p. (in Russian).

Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Bogomolov P. L., Meschersky S. I., Katzman E. A., Pelgunova L. A., Potashnikova E. V., Surov A. V. An unintentional experiment: Settlement of a sinurbic species, the Common hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758), in a newly established city park. *Biology Bulletin*, 2020, vol. 47, no. 2, pp. 216–223.

Banaszek A., Jadwiszczak K. A., Ratkiewicz M., Ziomek J., Neumann K. Population structure, colonization processes and barriers for dispersal in Polish Common hamsters (*Cricetus cricetus*). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2010, vol. 48, iss. 2, pp. 151–158.

Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., La Haye M., Monecke S., Reiner T. E., Rusin M., Surov A., Weinhold U., Ziomek J. *Cricetus cricetus*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2020, 2020, article number e.T5529A111875852. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en>

Berdyugin K. I., Bolshakov V. N. The common hamster (*Cricetus cricetus* L.) in the eastern part of the area. In: Stubbe M., Stubbe A., eds. *Ökologie und Schtz des Feldhamsters*. Halle-Wittenberg, Martin-Luther-University, 1998, pp. 43–79.

Bouckaert R., Heled J., Kühnert D., Vaughan T., Wu C.-H., Xie D., Suchard M. A., Rambaut A., Drummond A. J. BEAST 2: A software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 2014, vol. 10, no. 4, article number e1003537. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1003537>

Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Bogomolov P. L., Sayan A. S., Poplavskaya N. S., Surov A. V. Phylogeographic structure of the Common hamster (*Cricetus cricetus* L.): Late Pleistocene connections between Caucasus and Western European populations. *PLoS ONE*, 2017, vol. 12, no. 11, article number e0187527. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187527>

Feoktistova N. Yu., Meschersky I. G., Shenbrot G. I., Puzachenko A. Y., Meschersky S. I., Bogomolov P. L., Surov A. V. Phylogeography of the common hamster (*Cricetus cricetus*): Paleoclimatic reconstructions of Late Pleistocene colonization. *Integrative Zoology*, 2023, vol. 18, iss. 3, pp. 581–599. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12687>

Jacobs Z., Li B., Shunkov M. V., Kozlikin M. B., Bolikhovskaya N. S., Agadjanian A. K., Uliyanov V. A., Vasiliev S. K., O’Gorman K., Derevianko A. P. Timing of archaic hominin occupation of Denisova Cave in southern Siberia. *Nature*, 2019, vol. 565, no. 7741, pp. 594–599. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0843-2>

Melosik I., Ziomek J., Winnicka K., Reinert T. E., Banaszek A., Mammen K., Mammen U., Marciszak A. The genetic characterization of an isolated remnant population of an endangered rodent (*Cricetus cricetus* L.) using comparative data: Implications for conservation. *Conservation Genetics*, 2017, vol. 18, iss. 4, pp. 759–775. <https://doi.org/10.1007/s10592-017-0925-y>

Neumann K., Michaux J. R., Maak S., Jansman H. A., Kayser A., Mundt G., Gattermann R. Genetic spatial structure of European Common hamsters (*Cricetus cricetus*) – a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks. *Molecular Ecology*, 2005, vol. 14, iss. 5, pp. 1473–1483.

Poplavskaya N., Bannikova A., Neumann K., Pavlenko M., Kartavtseva I., Bazhenov Y., Bogomolov P., Abramov A., Surov A., Lebedev V. Phylogeographic structure in the chromosomally polymorphic rodent *Cricetulus barabensis* sensu lato (Mammalia, Cricetidae). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 2019, vol. 57, iss. 3, pp. 679–694. <https://doi.org/10.1111/jzs.12251>

Surov A., Banaszek A., Bogomolov P., Feoktistova N., Monecke S. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus*. *Endangered Species Research*, 2016, vol. 31, pp. 119–145. <https://doi.org/10.3354/esr00749>