

*Нашим учителям –
В.В. Кучеруку и Н.В. Тупиковой – посвящается.*

СИНАНТРОПНЫЕ И АГРОФИЛЬНЫЕ ГРЫЗУНЫ КАК ЧУЖЕРОДНЫЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

© 2010 Хляп Л.А., Варшавский А.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия;
khlyap@mail.ru

Поступила в редакцию 25.06.2010

Проанализировано таксономическое разнообразие синантропных и агрофильных грызунов России. Показано, что биологические особенности млекопитающих этих групп во многом сходны. Чужеродность синантропных и агрофильных грызунов охарактеризована по истории и путям инвазий, обширности зоны внедрения и воздействию на экосистемы. Показано, что синантропные и агрофильные грызуны входят в число опасных инвазийных чужеродных видов, но занимают разное место в системе чужеродных млекопитающих. Они отличаются от многих чужеродных видов, так как не оказывают существенного воздействия на природные экосистемы, однако наносят существенный вред человеку в населенных пунктах и агроценозах.

Агрофилия и синантропия грызунов на первых этапах развивалась в неразрывном процессе формирования агро-синантропных популяций. Рост городов и экстенсивная распашка привели к формированию независимых агрофильных и синантропных популяции грызунов. На территории России в наибольшей степени агрофильность и синантропность сочетает в себе домовая мышь. Экспансии синантропов и агрофилов связаны с максимальным преобразованием природы человеком: градостроительством и распашкой. Глобальность этих процессов приводит к стиранию зональных границ изменения биоразнообразия.

Ключевые слова: инвазии, чужеродные виды, синантропные и агрофильные грызуны.

Введение

В обширной группе чужеродных видов значимое место занимают организмы, сопровождающие человека. Среди них особый интерес представляют виды, заселяющие экосистемы, в наибольшей степени преобразованные человеком: населенные пункты и пахотные земли. Оказалось, что существовать в таких условиях могут лишь немногие виды, в частности синантропные и агрофильные грызуны, внедрившиеся в свободные биотопы.

Основные задачи настоящего сообщения – показать место синантропных и агрофильных грызунов в общей системе чужеродных видов и сравнить их по признакам чужеродности.

1. Материал и вопросы терминологии

Исследование базируется на литературных источниках и собственных материалах, включая оригинальную ГИС «Население грызунов и пищух России и сопредельных территорий». Последняя создана А.А. Варшавским, Н.В. Тупиковой, Л.А. Хляп на основании авторского макета карты Н.В. Тупиковой [Тупикова, 1996; Тупикова и др., 1998; Turicova et al., 1998; Хляп и др., 2003a].

Многие термины, используемые в настоящей статье, широкоупотребимы, и возможно с этим связано многообразие их трактовок. Мы придерживаемся следующих позиций. Понятия синантропные и агрофильные животные

указывают, в первую очередь, на биотопические предпочтения. Синантропы – это обитатели населенных пунктов, агрофилы – обитатели полей [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988; Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001]. Грызуны не достигают наивысшей степени синантропии (облигатной), но среди них встречаются представители следующей достаточно высокой ступени синантропизации – настоящие синантропы [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988; Кучерук, Карасева, 1992]. В иностранной литературе для описания животных, сопутствующих человеку, нередко употребляют термин «комменсал» (commensal).

Понятия чужеродные и инвазийные виды исконно зародились за рубежом в природоохранной области и тесно связаны с развитием программы «Биоразнообразие» и проблемой биологических инвазий. Мы трактовали эти понятия так, как предложено в глобальной стратегии по инвазийным чужеродным видам [A Global Strategy..., 2001]. Наш опыт работы подсказывает, что русское звучание этих терминов далеко не однозначно воспринимается отечественными учеными. Однако мы считаем, что в настоящее время важнее соблюдение однообразия терминологии в мировом сообществе (однозначность перевода с одного языка на другой и обратно). Принимая «чужеродный вид» как широкое понятие и пользуясь этим термином, мы глубоко уверены, что чужеродность всегда проявляется на популяционном уровне (у любого вида есть часть ареала, где он – местный). Чужеродность всегда региональна (вид чужероден лишь в некоторых регионах). Одним из ярких признаков чужеродности мы считаем расширение ареала: как за счет смещения границ, так и при появлении животных в тех частях ареала, где ранее представители этого вида не встречались (уплотнение кружева ареала). К кругу явлений, описываемых в понятиях чужеродности, мы вслед за

Ю.Ю. Дгебуадзе [2000] также относим проникновение организмов на территории их длительного (столетия) отсутствия. Некоторые из инвазийных видов, вселившись в какой-нибудь регион, становятся там настолько обычными, что кажется странным называть их «чужеродными». Именно к таким относятся синантропные и агрофильные грызуны.

Определения терминов приведены нами во введении к Базе данных по чужеродным млекопитающим [Бобров и др., 2010]. Систематика дана по И.Я. Павлинову [2006]; русские названия по И.Я. Павлинову и др. [2002].

2. Результаты и их обсуждение

2.1. Видовое разнообразие синантропных и агрофильных грызунов России

Перечни видов, которые могут обитать в населенных пунктах и на пахотных землях России, относительно велики. В населенных пунктах СССР обитали грызуны, относящиеся к 71 виду, что составляет 40% списка родентофауны этой территории [Хляп и др., 2000]. При этом урбаноценозы резко отличаются от природных экосистем по доминирующим в них видам. Здесь среди грызунов явно преобладают настоящие синантропы, которые в застроенных частях могут оставаться единственной группой млекопитающих, способной выдержать столь мощную антропогенную нагрузку. На большей части территории России и прилегающих государств это всего лишь 2 вида: домовая мышь (*Mus musculus*) и серая крыса (*Rattus norvegicus*), реже – к ним добавляется черная крыса (*Rattus rattus*) (рис. 1).

Вне построек в населенных пунктах, расположенных в мало и умеренно освоенных регионах тундр и тайги, обычно преобладают те же виды, что и в зональных биотопах. В тундре и некоторых регионах Сибири к ним могут присоединяться полевки экономка (*Microtus oeconomus*) и/или узкочерепная (*M. gregalis*).

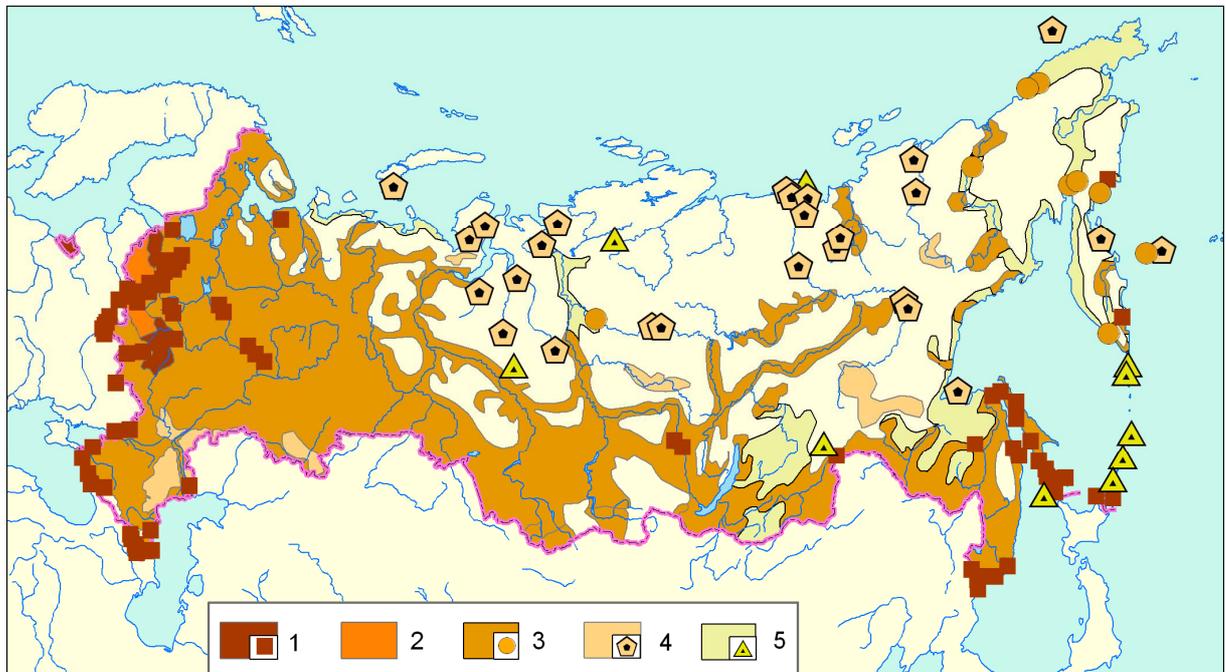


Рис. 1. Размещение домовых мыши, серой и черной крыс в различных регионах России на 90-е гг. XX в. [по: Кучерук, 1990; 1991; 1994; 1994а, с изменениями].

1 – обитают все 3 вида, 2 – обитают черная крыса и домовая мышь, 3 – обитают серая крыса и домовая мышь, 4 – только домовая мышь, 5 – только серая крыса.

В городах и поселках средней полосы России вне построек господствует полевая мышь (*Apodemus agrarius*) вместе с восточноевропейской – *M. levis* (реже обыкновенной – *M. arvalis*) полевкой, а в людных районах Дальнего Востока – с большой (дальневосточной) полевкой (*M. fortis*). В окружающих их плакорных природных биотопах эти виды не доминируют [Хляп и др., 2003].

Таким образом, к широко распространенным в России синантропным грызунам относятся серая крыса, домовая и полевая мыши, восточноевропейская и обыкновенная полевки.

Население грызунов полей России не менее разнообразно. Насчитывается 20 видов грызунов, доминирующих в полях того или иного региона России. Однако на большей их части преобладают 4 вида: домовая и полевая мыши, восточноевропейская и обыкновенная полевки [Тупикова и др., 2000].

Мы видим, что широко распространенные в России синантропные и агрофильные грызуны представлены практически одними и теми же видами. Это связано с тем, что синантропия и

агрофилия на первых этапах своего становления были неразрывно связаны, о чем подробнее будет сказано ниже. Кроме того, в рамках одного и того же вида существуют как синантропные, так и агрофильные популяции, то есть синантропия и агрофилия проявляются на популяционном уровне.

Например, современное существование серых крыс на территории России обеспечивается, прежде всего, их синантропными популяциями. Агрофильные популяции этого вида типичны для рисовых полей, но их площадь в России невелика.

Обыкновенная и, особенно, восточноевропейская полевки обычны в населенных пунктах средней полосы России, но в среднем их численность там невысока [Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999; Тихонова и др., 2006, 2006а]. В полях эти полевки весьма обычны и нередко многочисленны [Обыкновенная полевка ..., 1994; Тупикова, 2000], то есть агрофильные популяции для этих видов более характерны. Это применимо и к полевой мыши.

В наибольшей степени синантропность и агрофильность сочетает в себе домовая мышь. В размещении ее синантропных и агрофильных популяций прослеживается географическая закономерность (рис. 2), которая впервые была описана Н.В. Тупиковой [1947]. При этом в 3 из 4 выделенных Н.В. Тупиковой эколого-географических подразделений ареала домовая мышь весьма значительно обитание зверьков в полях. Поля, на которых домовая мышь доминирует среди грызунов (рис. 2, обозначение 4), лежат преимущественно в поясе, который был определен в 1947 г. Н.В. Тупиковой как «зона доминирования при массовых размножениях грызунов». Здесь (на

примере Ростовской обл.) в середине XX в. с июля по февраль попадаемость грызунов в скирдах (то есть на полях) превышала таковую в постройках и открытых местообитаниях, при этом в годы массового размножения в западных районах области осеннюю численность мышей оценивали сотнями и тысячами особей на 1 га [Мионов и др., 1965]. Несмотря на возможное снижение уровня численности домовых мышей на полях, связанное с изменениями системы хозяйствования и особенностей уборки урожая, произошедшими в конце XX в., агрофильные популяции, на наш взгляд, продолжают играть важную роль в существовании домовых мышей.

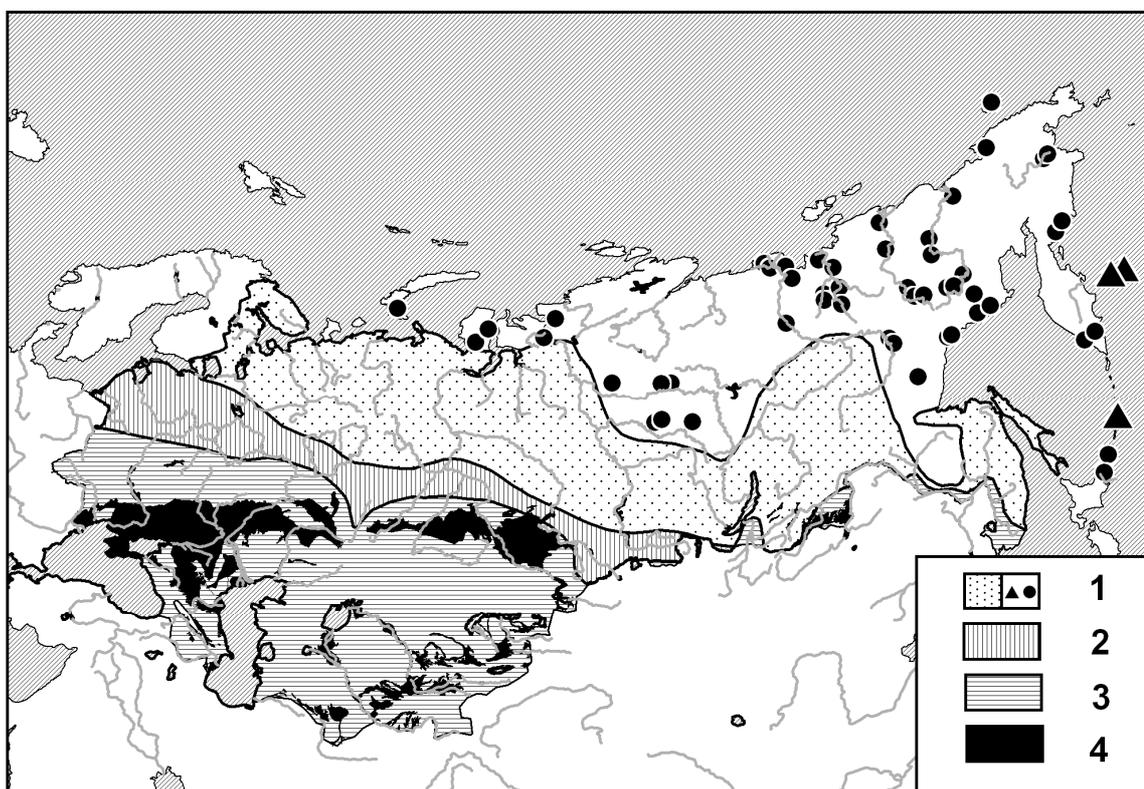


Рис. 2. Районирование ареала домовая мыши по синантропности и агрофильности ее популяций, а также по давности внедрения [по: Тупикова, 1947; Кулик, 1979; Кучерук, 1994; Неронов и др., 2001 с изменениями]:

1 – только синантропные популяции; 2 – синантропные популяции круглогодично, агрофильные и экзоантропные – только летом; 3 – синантропные, агрофильные и экзоантропные популяции круглогодично; 4 – как и 3, но преобладают агрофильные популяции.

Давность внедрения: все штриховки и треугольные значки – ареал на 1-ю половину XX в.; черные кружки – домовые мыши обнаружены во 2-й половине XX в.

2.2. Биологические особенности синантропных и агрофильных грызунов

Биологические особенности синантропных грызунов, позволяющие им соседствовать с человеком, были впервые сформулированы Н.В. Тупиковой [1947] применительно к домовая мышь. В дальнейшем эту тему развивали и другие зоологи на примере отдельных или нескольких видов [Соколов, Карасева, 1985; Мешкова, Федорович, 1996; Карасева и др., 1999; Котенкова, 2000; Бобров и др., 2008; и др.]. Агрофилам уделяли меньше внимания [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

Мы сравнили 2 группы грызунов – синантропов и агрофилов – по особенностям биологии, благодаря которым эти грызуны заселяют населенные пункты или поля, благоденствуя в таких малоблагоприятных для других млекопитающих условиях.

И синантропы, и агрофилы

– легко проникают на новые для них территории и быстро их осваивают;

– способны скапливаться и жить скученно в ограниченном пространстве;

– способны быстро наращивать свою численность, достигая сверхвысоких показателей: синантропы в населенных пунктах, а агрофилы – на полях;

– способны обитать в сильно фрагментированном пространстве: синантропы – в разделенных улицами домах или в пригодных для обитания фрагментах незастроенной территории, а агрофилы – в стациях переживания после практически одномоментного исчезновения корма, убежищ, укрытий в результате пахоты, жатвы или других сельскохозяйственных работ;

– всеядны, но могут переходить на монокорма, в том числе питание только зерном, что особенно важно для агрофильных грызунов, заселяющих посевы зерновых;

– предпочитают высококалорийные корма, что позволяет зверькам быстро насыщаться, при этом продолжи-

тельность активности сокращается, а сна – увеличивается.

Синантропные грызуны обладают уникальным набором эколого-эволюционных адаптаций, благодаря которым эти животные способны существовать в непосредственной близости с человеком. Они свободно перемещаются с транспортом, что позволило настоящим синантропам широко расселиться, в том числе преодолеть океанические пространства. Крысы могут долго голодать.

Как мы видим, многие черты биологии синантропных и агрофильных грызунов схожи.

Заселение антропогенных биотопов и обитание в них сопряжено со способностями животных к экспансиям. Не случайно яркие представители синантропов – черная крыса и домовая мышь – включены в перечень 100 наиболее опасных инвазивных чужеродных видов [100 of the world's..., 2000]. Если бы при составлении перечня не было бы принципа: не упоминать несколько видов, принадлежащих к одному и тому же роду, – то, несомненно, в список вошла бы и серая крыса.

Многие другие опасные чужеродные виды по особенностям биологии близки к синантропным и агрофильным грызунам. Для сравнения приведем атрибуты успешных инвайдеров из обобщающей публикации на эту тему [Ehrlich, 1989]:

– большая площадь ареала, обилие в первичном ареале;

– бродяжничество;

– широкая диета;

– короткий генеративный цикл;

– способность чередования (shift) r- и k- стратегий;

– большая генетическая вариабильность;

– способность к образованию групп;

– самки способны занимать новые территории в одиночку;

– инвайдеры крупнее большинства близких видов;

– сопутствуют (associated) человеку;

– способны функционировать в широком диапазоне условий среды.

2.3. Чужеродность синантропных и агрофильных грызунов

Характер экспансии отдельных видов синантропных и агрофильных грызунов описан нами ранее [Бобров и др., 2008, Хляп и др., 2008]. Кратко синантропных грызунов можно охарактеризовать как случайных интродуцентов, космополитов по области распространения, археоинвайдеров, наносящих вред человеку, преимущественно в населенных пунктах (табл. 1). Инвазии агрофильных грызунов происходят

преимущественно в результате саморасселения по пахотным землям, в результате чего они начинают заселять соседние ландшафтные зоны. По давности заселения агрофилы – археоинвайдеры, вредят преимущественно на посевах. Анализируя далее параметры чужеродности, мы касаемся, прежде всего, тех синантропных и агрофильных видов, которые чужеродны во многих регионах России (см. раздел 2.1.).

Таблица 1. Сходство и различия синантропных и агрофильных грызунов по некоторым параметрам чужеродности

<i>Параметры чужеродности</i>	<i>Синантропные грызуны</i>	<i>Агрофильные грызуны</i>
Путь внедрения	Случайная интродукция, реже – саморасселение	Саморасселение, дополнительно случайная интродукция
Обширность зоны внедрения	Космополиты. Расширение ареала ограничивается закономерностями расселения людей	Уплотнение кружева ареала и выход в соседние ландшафтные зоны. Расширение ареала по пахотным землям ограничено природными факторами
Давность внедрения	Археоинвайдеры. Домовая мышь и черная крыса – до н.э., серая крыса в Европейскую часть – с XVII в.	Археоинвайдеры. Достигли современных границ ареала к концу XIX в.
Воздействие на экосистемы	Наибольшее в населенных пунктах	Наибольшее в агроценозах

По путям внедрения в наземные экосистемы мы различаем 4 группы животных: преднамеренно интродуцированные, реинтродуцированные, самостоятельно расширившие свой ареал (саморасселившиеся) и случайно интродуцированные. Из млекопитающих России к ним соответственно относятся 20, 14, 42 и 11 видов [Хляп и др., 2008].

Синантропные грызуны распространились по миру, главным образом, путем случайной интродукции, попадая в населенные пункты вместе и вслед за человеком. Целостность их ареала, прежде всего, определяется транспортными связями и грузопотоками. В прошлом для расселения большое

значение имели гужевой и водный транспорт. Мореплавание было ведущим для преодоления океанических преград. В современном мире возрастает роль автомобильного и воздушного транспорта. Закрепившись в одних населенных пунктах, крысы и мыши могут вторично выселяться в рекреационные зоны [Жигарев, 2004] и по благоприятным биотопам самостоятельно проникать в другие поселения человека. Однако это случается реже, чем случайный завоз. В некоторых регионах, особенно зимой, саморасселение синантропных грызунов вообще невозможно.

Для агрофильных грызунов, наоборот, наиболее значимо самостоятельное заселение полей. Завоз с сельскохозяйственной продукцией известен [Карасева и др., 1999], но его роль не существенна. Необходимо также отметить, что за счет самостоятельных перемещений может поддерживаться взаимосвязь между агрофильными и синантропными популяциями. Наиболее ярко это проявляется у домовых мышей, которым свойственны неоднократно описанные сезонные миграции: весной – из помещений в поля, и осенью – обратно. В одном из выделенных Н.В. Тупиковой [1947] эколого-географических поясов ареала домовой мыши, располагающемся в умеренных широтах (рис. 2, обозначение 2), домовые мыши выселяются в поля только на лето, то есть существование агрофильных популяций без наличия синантропных практически невозможно.

Рассмотрим еще одну характеристику чужеродных видов, отражающую способность вида к экспансии – обширность зоны внедрения. И синантропные, и агрофильные грызуны входят на территории России в число 25% чужеродных видов млекопитающих с обширной зоной внедрения [Хляп и др., 2008]. У настоящих синантропов эта зона в несколько раз превосходит их первичный ареал. Они – космополиты. Их распространение ограничивается, в первую очередь, особенностями размещения людей [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988]. Во многих регионах кружево ареала настоящих синантропов определяется густотой размещения населенных пунктов. Границы ареалов грызунов-агрофилов изменились не столь разительно. Они вышли в соседние зоны, проникнув по полям на месте сведенных лесов на север и орошаемым пахотным землям – на юг. Более ярко экспансия агрофилов проявляется в их перераспределении внутри ареала. Обитая в доагрикультурное время во второстепенных по площади биотопах, они стали во второй половине XX в. обитателями почти сплошь распаханых

земель, где могут достигать высокого уровня плотности. В результате экстенсивной распашки, достигшей максимума на территории России во второй половине XX в., агрофилы стали доминирующими видами на значительных площадях, и их численность возросла в сотни и тысячи раз [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001]. В своем распространении агрофилы существенно зависят от природных факторов. Например, полевки надвида *Microtus arvalis* (далее – «обыкновенные полевки») доминируют в населении грызунов северной части полей, а теплолюбивые домовые мыши – в южной [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

По давности внедрения как синантропных, так и агрофильных грызунов можно отнести к археоинвайдерам. Хотя их расселение наблюдается в отдельных регионах в наши дни, началось оно веками раньше и во многих регионах имело характер нашествий. Инвазии других чужеродных видов млекопитающих происходили позднее: в XIX–XX вв.

В таблице 2 мы отразили крупные этапы расселения на территории России серой крысы, домовой мыши и «обыкновенных полевок». Наиболее полно расселение домовой мыши, серой и черной крыс (последняя в таблицу не включена) было описано В.В. Кучеруком [1990; 1991; 1994; 1994a]. Здесь отметим лишь основные моменты.

Древняя история экспансий этих видов грызунов требует глубоких специальных исследований. С имеющимися на сегодня фактами согласуется следующий сценарий. Каждый вид имел свою историю расселения. Древнейшая находка мышей рода *Mus* на территории России (Нижнее Поволжье) датируется второй половиной среднего плейстоцена (хазарский ф.к.) [Тесаков, Кириллова, 2007], но синантропные мыши *Mus musculus* заселяли Европу вместе с человеком в позднем плейстоцене [Klein et al., 1987; Лавренченко, 1994; Bonhomme et al.,

1994]. Не исключено, что в эти доисторические времена они могли проникать до северных широт, где обнаруживают стоянки древних охотников и собирателей [Верпоорте, 2008], однако масштабы этих вселений не могли быть значительны. Устойчивые популяции домовых мышей и черных крыс, очевидно, связаны с древними государствами, которые до нашей эры на территории современной России

размещались на северном Кавказе, а также в устье Дона с прилегающим побережьем Азовского моря. На остальной территории обитали кочевники: со скотоводческими племенами в лесных регионах и скотоводческо-земледельческими – в степных. Занимались земледелием и древние племена, населявшие юг Дальнего Востока [Российский Дальний Восток ..., 2005].

Таблица 2. История расселения некоторых синантропных и агрофильных грызунов на территории России

Период	Историческая характеристика	Серая крыса	Домовая мышь	Полевки надвиды <i>Microtus arvalis</i>
до н.э.	Древние государства	Приморье, Приамурье, Забайкалье, в Европе и на большей части Сибири отсутствует	Агро-синантропные популяции в древних государствах и поселениях земледельческих племен	Обитают во второстепенных местообитаниях в зоне широколиственных лесов (включая лесостепь)
VIII – XII вв.	Становление Киевской Руси, путь из «варяг в греки», позже – до верхней Оки		Развезена по рекам бассейнов Черного, Балтийского, Белого и Каспийского морей.	Становление агро-синантропных популяций
XIII – XV вв.	Золотая Орда		Поток в Нижнее Поволжье	Вспышки численности
XV в.– начало XVII в.	Освоение Сибири (военно-земледельческая Русь)	Проникновение в Западную Европу (в Европейской части России появилась только в конце периода)	Расселение вверх по Волге и Уралу, в бассейн Печоры, на север Западной Сибири, по Оби и Иртышу	Рост роли агро-синантропных популяций
конец XVII в. – начало XIX в.	Земледельчески освоен Центр Нечерноземья	Под Астраханью – 1727 г., со второй половины XVIII в. вытесняет черную крысу	Юг Вост. Сибири. 1843 г. – не севернее Туруханска, с запада доходит до юга Приморья	Доминируют на полях Центра Нечерноземья
конец XIX в.	В лесостепи агроценозы почти полностью сменили естественные ландшафты	1896–1897 гг. смыкание западной и восточной ветвей ареала	Командоры (1850), в Якутске – 1855 г.	Достигла современных границ ареала, вспышки численности
начало XX в.	Довоенный период Советской власти. Коллективизация	Расширение ареала на С и Ю, уплотнение кружева ареала	1927–1928 гг. – в Туруханске обычна, проникла до устья Енисея	Уплотнение кружева ареала в таежной и степной зонах
конец XX в.	Развитие промышленности, экстенсивная распашка земель	Расширение ареала на С-В и юг России, уплотнение кружева ареала	С и С-В Сибири	Доминирует в полях, заменивших во многих регионах естественные угодья

Домовая мышь, не требовательная к обилию корма и воды, вполне могла обосновываться в поселениях племен, занимающихся земледелием. Их относительная разобщенность, по-видимому, привела к формированию нескольких генетических форм домовых мышей, для которых предполагается независимое становление синантропного образа жизни [Лавренченко, 1994]. Исследования систематики домовых мышей с применением различных методов генетического анализа [Якименко и др., 2003], показали, что на территории России обитает не менее 3-х групп подвидов домовых мышей, которые в древности могли быть географически относительно изолированы. Среди них *M. m. musculus* на западе Причерноморья, *M. m. wagneri* в северном Прикаспии и *M. m. castaneus* на юге Приморья.

Черную крысу в древние времена завозили на речных судах вверх по Дону и Днепру. Серая крыса, точнее ее экзoантропная форма – корачо (*R. norvegicus coraco*), обитала в то время на востоке страны (Приморье, Приамурье и Забайкалье).

Долгое время синантропия и агрофилия, на наш взгляд, развивались в неразрывном единстве. В ранние исторические периоды во многих регионах России преобладали агро-синантропные популяции. Домовые мыши, например, успешно существовали в домах, выходя в окружающие их поля. Некоторые оставались зимовать в полях, скапливаясь в оставленной соломе с остатками зерна (позднее в снопах и скирдах), а некоторые – с собранным зерном переживали неблагоприятный холодный период в постройках человека. Размеры полей и их удаленность от жилищ были небольшими и сопоставимыми с дальностью перемещений мышей. По данным мечения, максимальные из зарегистрированных переходов домовых мышей составляют 2.2 км, длина суточного пробега: 0.5–2 км [Никитина, 1980]. Возможно, некоторые особи

регулярно перемещались из жилищ в поля и обратно. Многие последующие годы развития земледелия в России мелкоукладность сельского хозяйства не противоречила существованию агро-синантропных популяций домовых мышей. Однако с экономическим развитием происходили следующие процессы: росли площади посевов зерновых; распахивали земли, удаленные от поселений человека; увеличивались размеры сельских населенных пунктов; возникали и развивались города; уменьшались и сходили на нет сельскохозяйственные угодья в черте города. Все это ко второй половине XX в. привело к самостоятельному существованию агрофильных и синантропных популяций. Размерность многих населенных пунктов и полей в настоящее время такова, что мыши порой не способны сами переселиться даже из одного конца города (поля) в другой. Взаимосвязь между синантропными и агрофильными популяциями сейчас может в небольших масштабах поддерживаться в сельской местности, а чаще обеспечивается за счет транспортных связей человека.

Сказанное касается и других широко распространенных синантропных и агрофильных грызунов: «обыкновенных полевков» и полевых мышей. Однако особенности их экологии не позволяют им длительно существовать в постройках, и на территории населенных пунктов эти грызуны существуют как экологически ограниченные (внепостроечные) синантропы [Kucheruk, 1965, Кучерук, 1988]. Кроме того, полевые мыши и «обыкновенные полевки» мезофильнее, чем домовые мыши. Возникновение агро-синантропных популяций этих широколиственно-лесных грызунов [Кулик, 1974], очевидно, происходило позднее, чем у домовых мышей, так как стало возможным после распространения земледельческой культуры к северу от степной зоны.

Со становлением Киевской Руси (VIII–IX вв.) черные крысы расселяются

из Крымско-Кавказской исходной части ареала до Балтийского моря по торговому пути «из варяг в греки», а в X–XII вв. по существовавшему в те времена транспортному пути из Дона в бассейн верхней Оки [Кучерук, 1991]. Большую роль для расселения черных крыс и домовых мышей в этот период играл сбор дани (полюдь). С собираемым зерном домовая мышь была развезена по рекам бассейнов Черного, Балтийского, Белого и Каспийского морей.

Существенные изменения [Кучерук, 1994] происходят в период зависимости Руси от Золотой орды (XIII–XV вв.): земледелие в степной части приходит в упадок, и основной поток зерна, а вместе с ним и завоз домовых мышей, пошел из русских княжеств на юго-восток в Нижнее Поволжье. По-видимому, этот период важен для развития агрофилии «обыкновенных полевков», и не случайно первые упоминания в летописях об огромном вреде, причиненном «мышами» на полях России, касаются 1309 и 1479 гг. [Формозов, 1937, цит. по: Башенина, 1962]. Высокая численность черных крыс в этот период была одной из причин пандемии чумы середины XIV в., протекавшей в основном на территории Западной Европы. В начале 1350-х гг. чума проникает на Русь со стороны Балтики, а в 1364 г. с низовьев Волги на север, охватив Москву и Тверь [Николаев, 1968]. В 1346–1350 гг. от чумы, эпизоотии которых развивались среди черных крыс, погибла 1/3 населения людей [McNeill, 1976].

Следующий период связан с эпохой географических открытий. В начале XV в. восстанавливается связь между популяциями домовых мышей Черного и Балтийского морей. Строительство Чердынского тракта (XV в.) обеспечило широкое расселение домовой мыши в бассейн Печоры и ее проникновение на север Западной Сибири. С завоеваниями земель при Иване Грозном (середина XVI в.) стал возможен широкомасштабный завоз южных форм домовых мышей вверх по Волге и Уралу. В бассейнах Оби и Иртыша домовая

мышь могла поселиться вслед за освоением этой территории русскими (1582–1593 гг.) и завозиться с продуктами из пермских земель. В XVII в. домовая мышь интенсивно распространяется в русские поселения Восточной Сибири (Кузнецк, Якутск, Вилюйск, Охотск, Нерчинск, Иркутск и др.). На полях, вплоть до Великого Устюга, успешно возделывается хлеб, выращивается лен, конопля, что сказывалось и на росте роли агро-синантропных популяций домовых мышей и «обыкновенных полевков». Черная крыса еще многочисленна. Эпидемии чумы на западе России (Псков и в некоторые годы Смоленск, Новгород, Тверь, Торжок, Дмитров, Владимир) регистрировали в начале и в середине XV в. В течение XVII столетия на неблагоприятные по чуме годы приходится 11 лет [Козлов, Султанов, 1993]. Эпидемия чумы 1601–1603 гг. охватила Новгород, Псков, Ржев и Москву и только в столице унесла более 127000 человек [Николаев, 1968]. Описываемый период знаменуется завозом на кораблях серой крысы, которая появляется на рубеже XV–XVI вв. в портовых городах Западной Европы и с потоками грузов проникает вглубь материка. С XVII в. наблюдается рост относительного обилия ее костей среди «кухонных остатков» человеческих поселений на территории б. СССР [Каталог..., 1981]. В Астрахани, по свидетельству П. Палласа (1811), нашествие крыс наблюдали в 1727 г.

С середины XVII в. начинается победное шествие серой крысы, которая вытесняет черную, становясь вместе с домовой мышью доминирующим видом в большинстве населенных пунктов России. Домовая мышь проникает на юг Восточной Сибири и доходит с запада до юга Приморья, куда издавна со стороны Китая могли проникать другие формы домовых мышей. Агрофильные грызуны, прежде всего «обыкновенные полевки», в период земледельческого освоения центрального ядра Нечерноземья (XVII–XVIII вв.) заселяют поля и становятся

широкораспространенными и массовыми видами этого региона.

Со второй половины XIX в. естественные ландшафты в лесостепях почти полностью были заменены агроценозами [Бережной и др., 2000]. В 1883 г. (документирован статистическими данными, проанализированными В.М. Обуховым [по: Ракитников, 1970]) посевы зерновых размещались в пределах почти всего современного ареала «обыкновенной полевки». В последующие 20 лет (к 1912 г.) площадь пахотных земель мало менялась в «центральном ядре» России, но росла в окружающих его регионах, в наибольшей степени (>140%) на севере: в Вологодской губернии, – и на юге: в степной зоне [Ракитников, 1970]. В начале 1890-х гг. во многих регионах России наблюдали массовые размножения «обыкновенных полевков» [Башенина, 1962]. Домовая мышь по мере освоения Сибири заселяет все большее число населенных пунктов и в 1855 г. дошла до Якутска; в 1870 г. завезена из Америки на о. Беринга. Важен этот период и для серой крысы: в Западной Сибири после завершения строительства Сибирской железной дороги (1896–1897 гг.) произошло смыкание западной (из Европы) и восточной ветвей расселения этого грызуна [Кашенко, 1912, цит. по Кузякин, 1951].

В XX в. инвазии агрофильных и синантропных грызунов продолжались. Даже черная крыса, ареал которой в Европейской части России неуклонно сокращался, в первой половине этого века появляется в Азиатской части России: на побережье Олиторского залива, в Николаевске-на-Амуре, на Южном Сахалине, а во второй половине – в Липецкой, Воронежской и Иркутской областях, пос. Ерофей Павлович (Амурская обл.), г. Уссурийск (Приморский край). Серая крыса расселяется в южных и северо-восточных частях России. Наблюдается также уплотнение кружева ее ареала. Например, в Поволжье и Предкавказье серая крыса в начале XX в. была известна из лежащих в

пределах степной зоны западной и юго-западной частей Ростовской и Волгоградской областей, северо-восточной части Краснодарского и северо-западных районов Ставропольского краев. Интенсивное расселение пасюка произошло в 1940–1980 гг. С запада Ростовской области граница ареала серой крысы сместилась на восток с 1936 по 1958 г. на 60 км, а к 1970 г. продвинулась еще восточнее (до 60–100 км) вплоть до окраины сухих степей, а отдельными пятнами и в полупустынные районы Прикаспия [Шилов и др., 1983; Варшавский и др., 1986; 1987]. По данным Коми республиканской СЭС в 1981 г. пасюк отсутствовал в 49% населенных пунктов Прилузского района, а в 1986 г. им уже был заселен практически весь район [Петров, 1994]. Продолжается расширение ареала серой крысы и на прилегающих к России территориях: в Казахстане [Бурделов и др., 1999; Ержанов и др., 2001] и Туркменистане [Улитин, Новиков, 2000]. Начиная с 2001 г. серая крыса проникла в Душанбе и расселилась по всей равнинной зоне Центрального и Юго-Западного Таджикистана, вытеснив местную туркестанскую крысу из городов [Саидов, 2010].

Домовая мышь в XX в. продолжает продвигаться на север и восток страны: в 1927–1928 гг. она стала обычна в Туруханске и обнаружена в устье Енисея. Интенсивное расселение домовой мыши по территории Дальнего Востока пришлось на XX в. В Петропавловске-Камчатском домовых мышей ловили в 1956 и 1957 гг. На рисунке 2 можно увидеть населенные пункты, где домовая мышь появилась во второй половине XX в. Подвижки ареалов агрофилов, судя по всему, в этот период были незначительны, но наблюдалось дальнейшее уплотнение кружева ареала (преимущественно в периферических частях). Во второй половине XX в., характеризующейся максимальными размерами посевных площадей и ростом городов, на наш взгляд, произошел переход

к независимому существованию агрофильных и синантропных популяций грызунов.

Многие стороны истории экспансий агрофильных и синантропных грызунов еще не исследованы. Среди вопросов, связанных с расселением домовых мышей, остается не до конца понятной история формирования и пути расселения различных исходных форм, в частности: что мешало проникновению на большую часть России западной формы домовой мыши (*M. m. domesticus*)? В наши дни она все чаще завозится на территорию России: до Москвы на западе страны и от Приморья до Иркутска – на востоке; до 2000 г. мышей этой формы на Дальнем Востоке России не отмечали [Yonekawa et al., 2003]. Л.В. Якименко с соавторами [2003] указывают на колоссальную роль гибридизации в формировании современного облика домовых мышей Северной Евразии, при этом продолжается освоение новых территорий не только родительскими формами, но и гибридами. Можно констатировать, что текущий период расселения крыс и домовых мышей (от распада СССР до наших дней), сопровождающийся сменой хозяйствования и ростом транспортных связей, изучен крайне слабо.

Наконец, еще одна важная характеристика чужеродных видов – их влияние на экосистемы, в которые они внедрились. Мы уже касались этого вопроса в предыдущей публикации [Хляп и др., 2008] и здесь приводим лишь основные выводы. Вред, причиняемый синантропными и агрофильными грызунами, очень велик. Он практически повсеместен, что связано с огромными пространствами, занятыми пахотными землями и густой сетью населенных пунктов, особенно в Европейской части России. По уровню причиняемого вреда и синантропные, и агрофильные грызуны, вне всякого сомнения, входят в число опасных чужеродных видов, то есть, следуя общепринятой терминологии, в число инвазивных видов. Не случайно, во многих странах, в том числе в России,

существуют специальные службы, занимающиеся ограничением численности грызунов в населенных пунктах и сельскохозяйственных угодьях.

В то же время наносится этот вред, прежде всего, человеку и домашним животным. Из естественных экосистем воздействию агрофильных и синантропных популяций грызунов могут подвергаться лишь участки, вкрапленные в агро- или урбаноценозы или граничащие с ними. В ряде случаев ущерб могут причинять экзоантропные популяции видов грызунов, которым свойственна агрофилия или синантропия, но на большей части России численность экзоантропных популяций этих видов невысока. Роль экзоантропных популяций может возрастать в местах, благоприятных для обитания крыс и мышей. Например, для серых крыс к таким местам относятся бамбучники Сахалина [Сурков, 1986]. Таким образом, и агрофилы, и синантропы – особые группы чужеродных видов, как правило, не оказывающие существенного воздействия на природные экосистемы.

Необходимо отметить еще одну сторону проблемы изменения биоразнообразия в результате инвазий агрофильных и синантропных грызунов. Экспансии синантропов и агрофилов связаны с максимальным преобразованием природы человеком: градостроительство и распашка. Глобальность и обширность этих процессов, сопровождающихся заселением полей агрофильными, а населенных пунктов синантропными грызунами, приводит к стиранию зональных границ изменения биоразнообразия и сокращению общего биоразнообразия [Неронов и др., 2001]. В этом случае агрофильные и синантропные грызуны лишь отражают, проявляют и усиливают те стороны антропогенной трансформации, в результате которых естественные экосистемы сменяются антропогенными, а коренные зональные сообщества грызунов сменяются сообществами с

доминированием небольшого количества видов, сопутствующих человеку.

Биогеографические последствия инвазий синантропных и агрофильных грызунов проявляются на разных уровнях (локальном, региональном и глобальном) и в целом сходны с тем спектром, который А.А. Тишков с соавторами [1995] ярко продемонстрировал на примере непреднамеренно интродуцированных видов растений и насекомых. Среди них:

- освоение синантропными и агрофильными видами новых антропогенных биотопов, ставших для них более благоприятными, чем первичные;

- унификация фауны из-за малого количества видов, внедряющихся на огромные пространства полей или в растущие и сгущающиеся населенные пункты;

- расширение границ ареалов синантропных и агрофильных грызунов по мере освоения новых пространств;

- перемешивание биот в результате замены коренных зональных сообществ грызунов производными сообществами с обедненным видовым составом.

В заключении этого раздела мы приводим схему формирования синантропных и агрофильных популяций и путей их интродукции – как результат двойной деятельности человека (рис. 3). Одна сторона этой деятельности – преобразование среды, в рассматриваемом случае коренная трансформация природных экосистем в результате градостроительства и распашки. Другая сторона – перенос организмов, в ситуации с синантропными грызунами это случайный завоз грызунов. Всесветное распространение человека привело к широкому распространению синантропных и агро-синантропных популяций грызунов. В современный период города и пахотные земли достигли размеров, превышающих возможности их преодоления при повседневных перемещениях грызунов, а порой и при миграционных. Синантропные и агрофильные популяции стали относительно независимыми, а

наблюдающаяся во многих регионах густая сеть населенных пунктов и преобладание агроландшафтов над естественными привели к качественным изменениям значения синантропов и агрофилов. Например, в районах сплошной распашки на смену коренным сообществам грызунов пришли производные сообщества с преобладанием грызунов-агрофилов [Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001].

Деятельности человека показана двойной обводкой рамок и направляющих линий. Основные пути интродукции показаны сплошными направляющими линиями, дополнительные – пунктирной. Существовавшая ранее и уменьшившаяся в наши дни связь агрофильных и синантропных популяций – точками.

Основные выводы

1. Синантропные и агрофильные грызуны входят в число опасных инвазийных чужеродных видов.

2. Синантропы и агрофилы занимают разное место в системе чужеродных млекопитающих. Синантропы – случайные интродуценты, имеющие всесветное распространение, ограниченное преимущественно закономерностями расселения людей; наибольший ущерб приносят в населенных пунктах. Инвазии агрофилов обусловлены их саморасселением по пахотным землям и ограничены природными факторами; наибольший ущерб приносят агроценозам.

3. Синантропы и агрофилы – особые группы чужеродных видов, не оказывающих существенного воздействия на природные экосистемы, но значимых на максимально преобразованных человеком территориях: в населенных пунктах и агроценозах.

4. Агрофилия и синантропия грызунов на первых этапах развивалась в неразрывном процессе формирования агро-синантропных популяций. С ростом городов и экстенсивной распашкой возникали независимые агрофильные и

синантропные популяции. На территории России в наибольшей степени агрофильность и синантропность сочетается в себе домовая мышь.

5. Экспансии синантропов и агрофилов связаны с максимальным

преобразованием природы человеком: градостроительство и распашка. Глобальность этих процессов приводит к стиранию зональных границ изменения биоразнообразия и сокращению общего биоразнообразия.

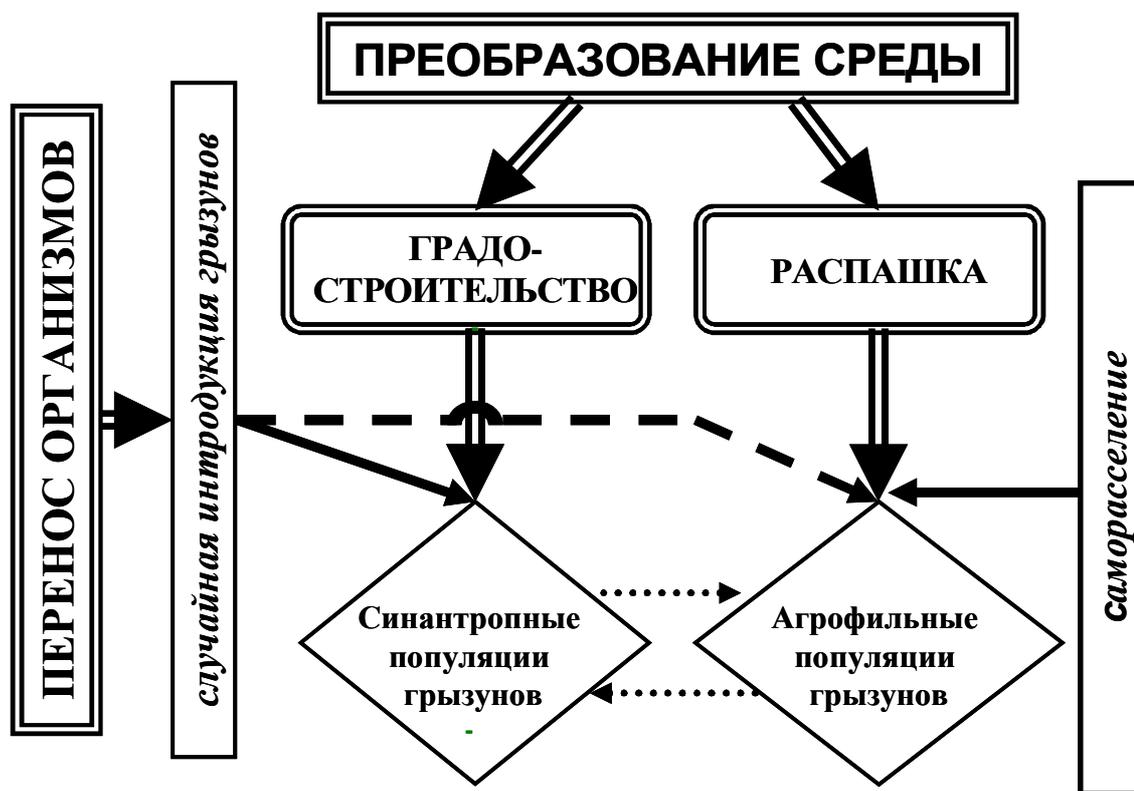


Рис. 3. Схема формирования синантропных и агрофильных популяций и пути интродукции

Благодарности

Исследование поддержано РФФИ (проект № 08-04-01224-а).

Литература

Башенина Н.В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962. 309 с.

Бережной А.В., Бережная Т.В., Григорьевская А.Я., Двуречинский В.Н. Степи Центральной Черноземной России: прошлое, настоящее, будущее // Вопросы степеведения. Ин-т степи УрО РАН. 2000. С. 70–81.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Чужеродные виды млекопитающих в

экосистемах России. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 232 с.

Бобров В.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. AIMS «Alien mammal Species» Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России // (<http://www.sevin.ru/invasive/dbases/mammals.html>). Проверено 25.06.2010.

Бурделов Л.А., Чекалин В.Б., Мека-Меченко В.Г., Кардашинов К.К. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berkenhout) в Казахстане: распространение и территориальная экспансия на современном этапе // Известия Мин-ва образ. и науки РК, НАН РК. Сер. биол. и медиц. Алматы: РИО ВАК РК. 1999. № 4. С. 84–93.

- Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Сурвилло А.В., Попов Н.В., Денисов П.С., Викулина А.Е., Павлов Г.Б. Расширение ареала и современное состояние серой крысы в северо-западном Прикаспийском очаге чумы // В сб. Серая крыса: Экология и распространение / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: 1986. Т. 2. С. 32–44
- Варшавский С.Н., Шилов М.Н., Попов Н.В., Сурвилло А.В., Козакевич В.П., Варшавский Б.С., Вологин Н.И., Денисов П.С., Самарин Е.Г., Сорокина З.С., Шевченко В.Л., Ефимов В.И., Гувва Л.А., Зуйченко Н.А., Коржов П.Н. Обзор современного распространения серой крысы в энзоотичных по чуме районах на Европейском Юго-Востоке, Кавказе, Казахстане и Средней Азии и некоторые задачи дальнейших исследований // В сб. Материалы по экологии и методам ограничения численности серой крысы / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева М.: Наука, 1987. С. 32–68.
- Верпоорте А. Географический ареал человека современного типа: динамика северной границы ареала человека при переходе от плейстоцена к голоцену // В кн. Эволюция экосистем Европы при переходе от плейстоцена к голоцену (24–8 тыс. л.н.) / Ред. А.К. Маркова, Т. ван Кольфсхотен. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 489–518.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России / Ред. Г.Г. Матишов и др. Апатиты, 2000. С. 35–50.
- Ержанов Н.Т., Беспалько Г.А., Дорт-Гольц В.А. Серая крыса в Центральном Казахстане // Сибирь-Восток. 2001. № 10(46). С. 18–22.
- Жигарев И.А. Мелкие млекопитающие рекреационных и естественных лесов Подмосковья. М.: Прометей, 2004. 232 с.
- Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 245 с.
- Каталог млекопитающих СССР (плиоцен – современность) / Ред. И.М. Громов, Г.И. Баранова. Л.: Наука (Ленинградское отделение), 1981. 456 с.
- Кашенко Н.Ф. Крысы и их заместители в Западной Сибири и Туркестане // Ежегодник зоол. музея АН. 1912 (1913). Т. 17. С. 370–390. (цит. по: Кузякин, 1951).
- Козлов М.П., Султанов Г.В. Эпидемические проявления чумы в прошлом и настоящем. Махачкала: Дагкнигоиздат, 1993. 336 с.
- Котенкова Е. В. Синантропные и дикоживущие мыши надвидового комплекса *Mus musculus* s.l.: систематика, распространение, образ жизни, механизмы изоляции и эволюция. Автореф. дис. ... докт. биол. н. М., 2000. 56 с.
- Кулик И.Л. Сравнительный анализ фаунистических комплексов млекопитающих лесной части Северной Евразии // В сб.: Териология / Ред. Н.Н. Воронцов. Новосибирск: Наука (Сибирское отделение), 1974. Т. 2. С. 151–162.
- Кулик И.Л. *Mus musculus* Linnaeus, 1758 – домовая мышь // В сб. Медицинская териология / Ред. В.В. Кучерук. М.: Наука, 1979. С. 204–218.
- Кузякин А.П. История расселения, современное распространение и места обитания пасюка в СССР // В сб.: Фауна и экология грызунов / Ред. А.Н. Формозов. М.: Изд-во Моск. о-ва испыт. природы, 1951. Вып. 4. С. 22–81.
- Кучерук В.В. Грызуны – обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР // В сб.: Общая и региональная териогеография / Ред. А.Г. Воронов. М.: Наука, 1988. С. 165–237.
- Кучерук В. В. Ареал // В кн.: Серая крыса: Систематика, экология, регуляция численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1990. С. 34–84.
- Кучерук В. В. Ареал черной крысы в СССР. Европейская часть и Кавказ // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1991. Т. 96, вып. 6. С. 19–30.
- Кучерук В. В. Ареал домашних мышей надвидового комплекса *Mus musculus*

- s.lato // В кн.: Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 56–81.
- Кучерук В. В. Распространение черной крысы в России: Сибирь и Дальний Восток // Бюл. Моск. о-ва исп. природы. Отд. биол. 1994а. Т. 99, вып. 5. С. 33–36.
- Кучерук В.В., Карасева Е.В. Синантропия грызунов // В сб.: Синантропия грызунов и ограничение их численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: РАН, 1992. С. 4–36.
- Лавренченко Л.А. Формирование современного ареала домовых мышей. 2.1. Возможные пути эволюции и расселения // В кн.: Домовая мышь: Происхождение, распространение, систематика, поведение / Ред. Е.В. Котенкова, Н.Ш. Булатова. М.: Наука, 1994. С. 51–55.
- Мешкова Н.Н., Федорович Е.Ю. Ориентировочно-исследовательская деятельность, подражание и игра как психологические механизмы адаптации высших позвоночных к урбанизированной среде. М.: Аргус, 1996. 226 с.
- Миронов Н.П., Карпузиди К.С., Клименко И.З. и др. Источники и переносчики чумы и туляремии. М.: Медицина, 1965. 196 с.
- Никитина Н.А. Мыши // В сб. Итоги мечения млекопитающих / Ред. В.В. Кучерук. М.: Наука, 1980. С. 157–175.
- Николаев Н.И. Чума (клиника, диагностика, лечение и профилактика). М.: Медицина, 1968. 240 с.
- Неронов В.М., Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии // Экология. 2001. № 5. С. 355–362. (то же на англ. яз. Neronov V.M., Khlyar L.A., Tupikova N.V., Warshavsky A.A. Formation of Rodent Communities in Arable Lands of Northern Eurasia // Russian Journal of Ecology. 32 (5). 2001. P. 326–333.)
- Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1778, *M. rossiameridionalis* Ognev, 1924 / Ред. В.Е. Соколов, Н.В. Башенина. М.: Наука, 1994. 432 с.
- Павлинов И.Я. Систематика современных млекопитающих (2 изд.). М.: Изд. Моск. ун-та, 2006. 297 с.
- Павлинов И.Я., Крусков С.В., Варшавский А.А., Борисенко А.В. Наземные звери России: Справочник-определитель. М.: Изд-во КМК, 2002. 298 с.
- Паллас П.С. (Pallas P.S. Zoographia rossasiatica, I, Petropoli, 1811) (цит. по: Кузьякин, 1951).
- Петров А.Н. Род *Rattus* Fisher von Waldheim, 1803 – крысы // В сб. Фауна европейского Северо-Востока России. Млекопитающие. Т. II. Ч. 1. Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны / Ред. А.А. Естафьев. СПб.: Наука, 1994. С. 144–154.
- Ракитников А.Н. География сельского хозяйства: Проблемы и методы исследования. М.: Мысль, 1970. 342 с.
- Российский Дальний Восток в древности и Средневековье: Открытия, проблемы, гипотезы / Ред. Ж.В. Андреева. Владивосток: Дальнаука, 2005. 695 с.
- Саидов А.С. Грызуны Юго-Западного Таджикистана. Душанбе: Дониш, 2010. 222 с.
- Соколов В.Е., Карасева Е.В. Серая крыса – жизненная форма грызуна-синантропа // В сб.: Распространение и экология серой крысы и методы ограничения ее численности / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. М.: Наука, 1985. С. 6–17.
- Сурков В.С. Некоторые экологические особенности серой крысы Сахалина и Южных Курил // В сб.: Серая крыса: Экология и распространение / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. 1986. Т. 1. С. 114–128.
- Тесаков А.С., Кириллова И.В. Мыши рода *Mus* в среднем плейстоцене Нижней Волги: синантропный или естественный элемент? // В сб.: Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы

- международного совещания (31 января – 2 февраля 2007 г., г. Москва) / Ред. В.В. Рожнов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 491.
- Тихонова Г.Н., Давыдова Л.В., Тихонов И.А., Богомоллов П.Л. Мелкие млекопитающие г. Ярославля // Зоологический журнал. 2006. Т. 85, вып. 10. С. 277–283.
- Тихонова Г.Н., Тихонов И.А., Богомоллов П.Л. Влияние малого города на структуру населения мелких млекопитающих лесов северо-восточного Подмосковья // Экология. 2006а. Т. 37, вып. 4. С. 277–283.
- Тишков А.А., Масляков В.Ю., Царевская Н.Г. Антропогенная трансформация биоразнообразия в процессе непреднамеренной интродукции организмов (биогеографические последствия) // Известия РАН, серия географическая. 1955. № 4. С. 74–85.
- Тупикова Н.В. Экология домового мыши средней полосы СССР // В сб.: Фауна и экология грызунов / Ред. А.Н. Формозов. М.: Моск. об-во испыт. природы, 1947. Вып. 2. С. 5–67.
- Тупикова Н.В. Опыт создания карты населения грызунов (Rodentia) и пищух (Ochotona) территории бывшего СССР: содержание и принципы построения легенды // Успехи современной биологии. 1996. Т. 116, вып. 2. С. 243–254.
- Тупикова Н.В., Варшавский А.А., Хляп Л.А. Карта и геоинформационная система «Население грызунов и пищух юга бывшего СССР» // Аридные экосистемы. 1998. Т. 4, вып. 8. С. 74–84.
- Тупикова Н.В., Хляп Л.А., Варшавский А.А. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики // Зоологический журнал. 2000. Т. 79, вып. 4. С. 480–494.
- Улитин Н.А., Новиков В.Н. Серая крыса (*Rattus norvegicus* Berk.) в Ашхабаде // Дезинфекционное дело. 2000. № 2. С. 66–67.
- Формозов А.Н. Программа и методика работ наблюдательных пунктов по учету мышевидных грызунов в целях прогноза их массового появления // В сб.: Уч. зап. МГУ. Биол. 1937. Вып. 11. (цит., по: Башенина, 1962).
- Хляп Л.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В., Варшавский А.А. Оценка разнообразия грызунов населенных пунктов // В сб.: Животные в городе. Мат-лы науч.-практ. конф. / Ред.: В.В. Рожнов и др. М., 2000. С. 26–29.
- Хляп Л.А., Варшавский А.А., Кучерук В.В., Тупикова Н.В. Грызуны населенных пунктов России и прилегающих территорий (карты и ГИС) // В сб.: Животные в городе. Мат-лы 2-ой науч.-практ. конф. / Ред.: В.В. Рожнов и др. М.: ИПЭЭ РАН, 2003. С. 138–140.
- Хляп Л.А., Тупикова Н.В., Варшавский А.А., Рождественская И.А. Карта населения грызунов России как источник сведения по биоразнообразию // В сб.: ГИС для устойчивого развития территории. Мат-лы международной конференц. Новороссийск; Севастополь, 2003а. С. 104–109.
- Хляп Л.А., Бобров В.В., Варшавский А.А. Биологические инвазии на территории России: Млекопитающие // Росс. журнал биол. инвазий. 2008. № 2. С. 67–83. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2008_2/Khlyap_08_2.pdf). Проверено 25.06.2010. Перевод: Russian Journal of Biological Invasions. 2010, Vol. 1, No. 2. P. 127–140.
- Шилов М.Н., Попов Н.В., Варшавский С.Н., Самарин Е.Г., Речкина Ф.Ф., Тлегинов Т.Т., Бравилов М.А., Павлов Г.Б., Киселев Р.Н. Расширение ареала серой крысы в Северном Прикаспии и его эпидемиологическое значение в природных очагах чумы // В сб.: Экология и медицинское значение серой крысы (*Rattus norvegicus* Berk.) / Ред. В.Е. Соколов, Е.В. Карасева. Мат-лы I-го рабочего совещания по серой крысе. М., 1983. С. 32–34.
- Якименко Л.В., Коробицина К.В., Фрисман Л.В., Мориваки К., Йонекава Х. Цитогенетика и систематика домовых мышей России и прилегающих стран // Проблемы эволюции. Сборник научных трудов / Ред. А.П. Крюков, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 62–89.

100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the global invasive species database / Ed. S. Lowe, M. Browne, S. Boudjealas, M. De Poorter. Booklet published by Invasive Species Specialist group. New Zealand. Auckland. IUCN-ISSG. 2001. 11 pp.

Bonhomme F., Annand R., Darviche D., Din W., Boursot P. The house mouse as a ring species? // In: Genetics in Wild Mouse / Eds K. Morivaki et al. Tokio: Japan Sci. Soc. Press, 1994. P. 13–24.

Ehrlich P.R. Attributes of Invaders and Invading Processes: Vertebrates // In: Biological Invasions: a Global Perspective / Edited by J.A. Drake et al. SCOPE 37. Chichester-New York-Brisbane-Toronto-Singapore: Published by Wiley J. & Sons, 1989. P. 315–328.

A Global Strategy on Invasive Alien Species /Eds. J.A. McNeely, H.A. Mooney, L.E. Neville et al. Switzerland-Cambridge, Gland. UK: IUCN, 2001. 50 p.

Klein J., Tichy H., Figueroa F. On the origin of mice // An. Univ. Chile. 1987. V. 5. P. 91–120.

Kucheruk V. V. Synanthropic Rodents and their Significance in the Transmission of

Infections // In: Theoretical questions of natural foci of diseases. Proceedings of a Symposium held in Prague, November 26–29, 1963 / Ed. B. Rosicky, K. Heyberger. Prague, 1965. P. 353–366.

McNeill W.H. Plagues and Peoples. Garden City, New York: Anchor Press, Doubleday, 1976. 369 p.

Tupicova N.V., Warshavsky A.A., Khliap L.A. Population of rodents and pikas of south of the former USSR: mapping and GIS // In: Abstracts Euro-American mammal congress (July 19–24 1998), Santiago de Compostella, Spain, 1998. P. 124.

Yonekawa H., Tsuda K., Tsuchiya K. Yakimenko L.V., Korobitsyna R.V., Chelomina G.N., Spiridonova L.N., Frisman L.V., Krykov A.P., Morivaki K. Genetic diversity, geographic distribution and evolutionary relationships of *Mus musculus* subspecies based on polymorphisms of mitochondrial DNA // In: Проблемы эволюции. Сборник научных трудов / Ред. А.П. Крюков, Л.В. Якименко. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. 5. С. 90–108.

SYNANTHROPIC AND AGROPHILIC RODENTS AS INVASIVE ALIEN MAMMALS

© 2010 Khlyap L.A., Warshavskiy A.A.

Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia;
khlyap@mail.ru

Taxonomic diversity of synanthropic and agrophilic rodents of Russia is analysed. It is demonstrated that biological features of these mammals are similar. The history and pathways of their invasion, size of invaded area and role in ecosystems are characterised. It has been shown that synanthropic and agrophilic rodents are a part of a number of dangerous invasive alien mammals, but they take different places in the system of alien mammals. Synanthropic and agrophilic rodents are distinct from other alien species of mammals because their harm to natural ecosystems is not very noticeable, however they cause a serious damage to people in built-up areas and agrocoenoses.

Agrophyly and synanthropy of rodents developed as an entire process of agro-synanthropic population formation at early stages. Urban expansion and extensive ploughing up led to formation of independent agrophylic and synanthropic populations of rodents. On Russian territory the house mice combines agrophyly and synanthropy at the greater extent. Expansion of synanthropic and agrophilic animals is connected with maximal transformation of nature by the man: town-planning and ploughing up. Global nature of these processes leads to erasure of zonal borders of biodiversity changing.

Key words: invasions, alien species, synanthropic and agrophilic rodents.