

**Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской
академии наук**

На правах рукописи

Карманова Татьяна Николаевна

**ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГРЫЗУНОВ В УРБОЦЕНОЗЕ НА
ПРИМЕРЕ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS*, PALLAS 1774) И
ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*, LINNAEUS 1758)**

1.5.12 - зоология

**Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

Научный руководитель: чл.-корр. РАН, доктор биологических наук

Суров А. В.

Москва — 2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования	4
Цель и задачи исследования	7
Научная новизна	8
Теоретическая и практическая значимость	9
Материалы и методы исследования	10
Положения, выносимые на защиту	11
Степень достоверности и апробация результатов	11
Публикации	12
Личный вклад соискателя	12
Структура и объем работы	12
Благодарности	13

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Городские экосистемы как среда обитания позвоночных	14
1.1.1. Факторы, благоприятные для обитания животных в городах	16
1.1.2. Негативные факторы для жизни животных в городах	19
1.1.3. Фрагментация местообитаний – ключевой фактор, влияющий на генетическую структуру мелких млекопитающих в урбоценозах	22
1.1.4. Паразитарная нагрузка в урбоценозах	26
1.2. Гемисинантропные виды, как модельные объекты изучения процессов синурбанизации	28
1.3. Использование молекулярно-генетических методов для исследования городских популяций грызунов	29

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Биология полевой мыши (<i>Apodemus agrarius</i>)	33
2.2. Биология обыкновенного хомяка (<i>Cricetus cricetus</i>)	37

ГЛАВА 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Отлов грызунов и обследованные территории	45
3.2. Методика анализа мтДНК	52
3.3. Методика анализа микросателлитных локусов	53
3.4. Методика анализа экзона 2 гена DRB главного комплекса гистосовместимости	55
3.5. Методы гельминтологического анализа желудочно-кишечного тракта	57

ГЛАВА 4. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS*) В ГОРОДЕ МОСКВЕ И ПРИГОРОДЕ

4.1. Распределение материнских линий полевой мыши в Москве и Подмосковье	59
4.2. Разнообразие полевой мыши по микросателлитным маркерам	62
4.3. Особенности разнообразия полевой мыши по адаптивным генам..	67

ГЛАВА 5. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*) НА ТЕРРИТОРИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ УРБАНИЗАЦИИ

5.1. Особенности распределения гаплотипов мтДНК обыкновенного хомяка в Москве	75
5.2. Разнообразие ядерных маркеров обыкновенного хомяка в Москве	76
5.3. Особенности распределения адаптивных маркеров (главного комплекса гистосовместимости) обыкновенного хомяка в Симферополе и в пригороде	80

ГЛАВА 6. ПАРАЗИТАРНАЯ НАГРУЗКА НА ГЕМИСИНАНТРОПОВ В ГОРОДЕ МОСКВЕ

6.1. Видовой состав гельминтов в желудочно-кишечном тракте полевой мыши в городе Москве	90
6.2. Связь гельминтофауны полевой мыши в г. Москве с возрастом, полом и массой тела хозяина	93

ГЛАВА 7. ОБСУЖДЕНИЕ

7.1 Материнские линии и происхождение популяций в городах	95
7.2. Генетические дистанции в условиях городской фрагментации	97
7.3. Оценка особенностей иммунного ответа и паразитарной нагрузки в урбоценозах на примере полевой мыши	101
7.4. Оценка разнообразия адаптивных генов у обыкновенного хомяка в Симферополе и на загородных территориях	105
7.5. Демографические особенности популяций полевых мышей, влияющие на гельминтологический состав	107
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	111
ВЫВОДЫ	114
БЛАГОДАРНОСТИ	115
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	116
ПРИЛОЖЕНИЕ	145

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования

Городская экология – активно развивающаяся область науки, изучающая влияние урбанизации на природные процессы и экосистемы, а также взаимодействие природной и антропогенной среды (Magle et al., 2012; McDonald, 2016). Площади, занимаемые городами, стремительно расширяются по всему миру. Ожидается, что к 2050 г. 70% населения планеты будет жить в городах (United Nations World Urbanization Prospects, 2025). Городские экосистемы – уникальный объект для изучения микроэволюционных процессов, поскольку доказано, что эволюционные изменения в урбоценозах идут быстрее за счет активно изменяющихся условий и антропогенного пресса (Hendry et al., 2008; Donihue, Lambert, 2015; Alberti et al., 2017; Schilthuizen, 2018; Rivkin et al., 2019, Szulkin et al., 2020).

Городская среда характеризуется существенными изменениями абиотических условий: повышением температуры, накоплением поллютантов, шумовым, световым и тепловым загрязнением и пр., что может оказывать комплексное воздействие на живые организмы (Grimm et al., 2008; Johnson, Munshi-South, 2017). Ведущим фактором, оказывающим негативное влияние на популяционную структуру видов, обитающих в городе, является фрагментированность местообитаний. Она приводит к снижению потока генов, усилению генетического дрейфа и увеличению генетической дифференциации и, как следствие, – к потере генетического разнообразия (Miles et al., 2018, 2019; Karachaliou et al., 2025; Savary et al., 2026).

Особенно интересны в этом плане виды, обитающие на зеленых территориях города. При отсутствии связанности городских биотопов, поселения животных, которым трудно преодолеть застроенные и асфальтированные территории, становятся изолированными. Современный уровень генетических исследований позволяет оценить влияние городской фрагментации на популяции таких видов, а значит – судить об их жизнеспособности в городских условиях.

Существующие модели влияния городской фрагментации на эффективную численность и дифференцированность группировок животных предполагали реализацию моделей двух типов: «городской фрагментации» (потеря генетического разнообразия при снижении эффективной численности в результате фрагментации среды) и «связанности» (поддержание генетического разнообразия и повышение эффективной численности за счёт возможности к расселению) (Miles et al., 2018, 2019).

Анализ собственных и литературных данных позволяет предполагать, что в городах популяции ряда гемисинантропных видов, несмотря на фрагментацию биотопов, сохраняют относительно высокое генетическое разнообразие. Для доказательства существования такой стратегии мы проводим данное исследование. Это поможет выявить глобальные процессы в городских экосистемах, которые происходят вследствие дрейфа генов, сильного давления на популяции животных антропогенных факторов и показать, как осуществляется противодействие островному эффекту. Для больших городов понимание этой ситуации крайне важно поскольку затрагивает проблемы сохранения биоразнообразия городов, а значит поддержания качества жизни людей.

Именно поэтому мы выбрали одним из мест проведения исследований крупнейший мегаполис Европы – город Москву, а из обитателей зеленых территорий – два гемисинантропных вида грызунов, различающихся по многим экологическим характеристикам.

Первый модельный вид – полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pallas, 1774) – классический объект исследований влияния городских условий на животных (Babińska-Werka, 1981; Лапшов, Кучерук, 1994; Полякова и др., 2001; Суров и др., 2012). Полевая мышь активно заселяет городские парки и другие зеленые территории городов по всей Европе, во многих городах становится в таких биотопах доминирующим видом (Andrzejewski et al. 1978; Liro 1985; Кучерук, 1988; Карасева и др., 1999, Тихонова и др., 2012).

Второй модельный вид – обыкновенный хомяк *Cricetus cricetus* (Linnaeus 1758) – имеет обширный ареал в Евразии, простирающийся от Западной Европы

(Нидерланды, Бельгия, Швейцария, Германия, Франция (Nechay, 2000) до юга Восточной Сибири (Минусинская котловина, Республика Хакасия и Красноярский край) и северо-западного Китая (Суров, Феоктистова, 2023). В последние десятилетия обыкновенный хомяк резко сократил свою численность на всем ареале (Surov et al., 2016), и в настоящее время его относят к уязвимым видам с присвоением на глобальном уровне статуса CR (находящийся под угрозой исчезновения) в Красном списке МСОП (Banaszek et al., 2020). В 16 европейских государствах национальные категории статуса исчезновения оценены от EW (исчезнувшего в природе) до LC (вызывающие наименьшее опасение) (Суров, Феоктистова, 2023). В России обыкновенный хомяк включен в ряд региональных Красных книг, в том числе в Красную книгу города Москвы со статусом III (уязвимый) (2022). В то же время вид относительно благополучен в ряде городов юга Европы, России и Казахстана. В городах он населяет, в основном, городские парки, сады, кладбища, селится вдоль берегов рек или по обочинам дорог, а также на периферии города, в заброшенных садах и огородах (Surov et al., 2016).

Оба вида являются широко распространёнными в Евразии, преимущественно в её Палеарктической части. В своем первичном распространении они связаны с лесостепями. Их ареалы существенно расширились в результате сельскохозяйственного освоения территории человеком (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2021).

Исследование генетической структуры полевой мыши и обыкновенного хомяка в городах и пригородных территориях позволяет оценить степень влияния на эти виды антропогенной нагрузки и фрагментации городских экосистем, а также вносит существенный вклад в познание биологии широко распространённых видов Палеарктики.

Городская экология — это не только изучение адаптаций к существованию живых организмов в урбанизированной среде, но и мониторинг эпидемиологического состояния городских экосистем, что чрезвычайно важно в контексте современной парадигмы «Единого здоровья» (One Health) (Seto et al.,

2013). Известно, что многие грызуны участвуют в циркуляции широкого круга патогенов. Это в полной мере касается наших модельных видов.

Сопротивляемость организма позвоночных животных различным патогенам в значительной степени обеспечивается функционированием генов главного комплекса гистосовместимости – МНС (например, экзон 2 гена DRB). Эти гены играют ключевую роль в обеспечении ответа на патогенную нагрузку, в том числе, на паразитарную (Janeway, 2001; Acevedo Whitehouse, Cunningham, 2006; Radwan et al., 2010; Biedrzycka et al., 2011; Shiina et al., 2015; Matzaraki et al., 2017; Gigliotti et al., 2022; Migalska et al., 2022). Исследования в этой области важны для оценки потенциальной устойчивости грызунов к паразитарной нагрузке и уровня таковой в конкретных частях города, что может быть включено в программу городского мониторинга эпидемиологической ситуации.

Цель и задачи исследования

Цель исследования – оценить генетические особенности популяций гемисинантропных грызунов: полевой мыши (*Apodemus agrarius*) и обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в связи с условиями обитания в городах и установить степень потенциальной устойчивости их популяций к паразитарной нагрузке.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Выявить особенности генетической структуры полевой мыши на основе митохондриальных и ядерных маркеров и её связь с условиями фрагментации городской среды в г. Москве и в Подмосковье.
2. Охарактеризовать генетическую структуру обыкновенного хомяка на основе митохондриальных и ядерных маркеров в разных городах и пригородах.
3. Провести анализ адаптивных генов МНС (экзон 2 гена DRB) полевой мыши и обыкновенного хомяка, как показателей уровня потенциальной устойчивости к паразитарной нагрузке и сравнить популяции, обитающие на урбанизированных и не урбанизированных территориях по этому показателю.

4. Оценить степень зараженности полевой мыши гельминтами в г. Москве и пригороде.

Научная новизна

Впервые охарактеризовано генетическое разнообразие полевой мыши и обыкновенного хомяка по нейтральным и ядерным маркерам (мтДНК и микросателлиты) в разных городах. У полевой мыши в Москве было выявлено 12 гаплотипов, из которых ранее для города известны были только три. Показано, что полевая мышь в московских парках несмотря на высокую степень изолированности группировок, сохраняет значительное генетическое разнообразие, как по мтДНК и ядерным маркерам, так и по адаптивным генам МНС. Обыкновенный хомяк в Москве, напротив, демонстрирует значительное снижение генетического разнообразия по сравнению с ранее исследованными популяциями других городов, что подтверждает правомерность его внесения в Красную книгу города.

Показано, что по адаптивным генам (МНС) генетическое разнообразие популяции обыкновенного хомяка в Симферополе выше не только по сравнению с загородными популяциями этого вида, но и с популяциями на всем остальном ареале. Это позволяет предполагать более напряженный уровень контакта этого грызуна с патогенами в условиях города.

Впервые показано, что максимальное аллельное разнообразие экзона 2 гена DRB у полевой мыши наблюдается в парке, расположенном на периферии города Москвы, что коррелирует с выявленной нами здесь максимальной паразитарной нагрузкой. В парках, расположенных ближе к центру, напротив, разнообразие аллелей МНС снижено, однако находится под положительным отбором. Показано, что в Москве этот вид заражен как минимум тремя классами эндопаразитов, и самая высокая зараженность отмечается в парке на границе города и пригорода.

Теоретическая и практическая значимость

Полученные нами результаты развивают теоретические представления о механизмах адаптации животных к экстремальным и изменяющимся условиям городской среды. Анализ собственных и литературных данных позволяет считать, что в городах поселения некоторых гемисинантропных видов, в частности полевой мыши, сохраняют относительно высокое генетическое разнообразие, как по нейтральным, так и по адаптивным генам, несмотря на фрагментацию биотопов. Исследование причин подобного феномена приближает нас к пониманию механизмов, противодействующих островному эффекту существования животных в условиях городов, и позволяет прогнозировать уровень жизнеспособности локальных городских поселений грызунов.

Генетическая структура полевой мыши и обыкновенного хомяка может служить индикатором изменений в городских экосистемах. Она отражает степень изолированности поселений грызунов, особенности их миграций. Эти данные важны как для экологического мониторинга, так и для оценки влияния антропогенных факторов на исследуемые виды. Результаты этих исследований можно использовать при планировании структуры городских территорий, поддерживая необходимый уровень связанности зеленых территорий для предотвращения деградации природных популяций грызунов.

Исследование генетической структуры видов, сокращающих численность, помогает определить уязвимые группы животных и разработать меры по их охране. Так, генетический анализ московских поселений обыкновенного хомяка подтверждает адекватность внесения этого вида в Красную книгу г. Москвы (2022).

Исследование зараженности грызунов гельминтами способствует накоплению информации о видовом составе сообществ кишечных паразитов грызунов. Выявление генетической структуры мелких млекопитающих в условиях города помогает выявлять конкретные районы неблагополучные по напряженности циркуляции патогенов и рекомендовать этот метод для

мониторинга эпизоотической ситуации с последующей разработкой мер контроля и профилактики передачи патогенов от грызунов к человеку.

Материалы и методы исследования

В исследовании были использованы образцы тканей полевой мыши (г. Москва и Подмосковье) и обыкновенного хомяка (г. Москва, г. Астана, г. Кисловодск, г. Симферополь и его пригороды), а также образцы тканей обыкновенного хомяка из различных частей ареала вида (Алтай, Кавказ, Западная Сибирь, Центральная, Западная Россия). Отлов полевой мыши проводили с помощью ловушек Геро, отлов обыкновенного хомяка - с помощью живоловушек с последующим выпуском животных в местах отлова. Процедура сбора биоматериала была одобрена биоэтической комиссией ИПЭЭ РАН (протокол № 226 от 04.03.2024). В результате отловов было поймано и исследовано 473 особи полевой мыши, из которых 323 - из Москвы, 96 - на территории НЭБ «Черноголовка». Объем собранного материала, привязанный к конкретным задачам работы приведен в Таблице 1.

Генетические исследования выполнены на базе Кабинета методов молекулярной диагностики, входящего в ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН. Работа включала выделение тотальной ДНК из двух типов тканей: мышечной (полевая мышь) и фрагментов уха или пальца (обыкновенный хомяк) с помощью коммерческих наборов. Для анализа мтДНК проводилась амплификация двух фрагментов мтДНК (cytb, D-петля) и секвенирование по Сэнгеру. Для анализа ядерных генов был исследован аллельный состав 12 микросателлитных локусов для полевой мыши и 10 – для обыкновенного хомяка. Определение нуклеотидных последовательностей аллелей экзона 2 гена DRB MHC было выполнено NGS секвенирования ампликонов в «ООО Евrogen Лаб.». Анализ видового и количественного состава эндопаразитов полевой мыши проводились методом смыва согласно стандартной процедуре (Рыжиков и др., 1978; Аниканова и др., 2007). Для статистической обработки были использованы стандартные методы биоинформационной статистики. Статистические модели

были проанализированы с использованием версии R 3.4.3. (The R Foundation for Statistical Computing, 2017; доступно на сайте www.R-project.org).

Положения, выносимые на защиту

1. Вопреки выраженному островному эффекту и многочисленным негативным факторам, в городских группировках ряда грызунов может поддерживаться относительно высокое генетическое разнообразие и эффективная численность, то есть могут действовать механизмы способствующие поддержанию благополучия видов, обитающих во фрагментированных биотопах.

2. Городские популяции грызунов подвержены высокой паразитарной нагрузке, вследствие чего возникает иммуногенный ответ популяции, отражающийся на генетическом разнообразии адаптивных генов.

Степень достоверности и апробация результатов

Степень достоверности полученных результатов, приведенных в диссертации, обеспечивается применением классических методов полевых и лабораторных исследований и достаточным для решения поставленных задач объёмом собранного материала и подтверждается обработкой данных с использованием современных методов статического анализа.

Результаты исследования были представлены на восьми международных и всероссийских конференциях: «Современные проблемы биологической эволюции» в Государственном Дарвиновском музее (г. Москва, 2022 г.); 17th RODENS ET SPATIUM - International Conference on Rodent Biology (Испания, г. Валльядолид, 2023 г.); Международная научно-практическая конференция «Териофауна Беларуси и сопредельных регионов» (Беларусь, г. Минск 2024 г.); Всероссийская конференция «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды севера: исследования, инновации, перспективы» (г. Петрозаводск, 2024 г.); «28-ой Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (г. Пущино, 2025 г.);

8-я Международная конференция по биологии грызунов и пестменеджементу (8 International Conference on Rodent Biology and Management) (Австралия, г. Канберра, 2025 г.); Международная конференция, посвященная 55-летию совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ (Монголия, г. Улан-Батор, 2025 г.); Конференция с международным участием «Млекопитающие в меняющемся мире: актуальные проблемы териологии» (XII Съезд Териологического общества им. академика В.Е. Соколова при РАН) (г. Москва, 2026 г.).

Публикации

По материалам исследований было опубликовано 8 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, 8 тезисов в материалах конференций.

Личный вклад соискателя

Отлов и учёт численности мелких млекопитающих в г. Москве и Подмосковье проводился автором самостоятельно. Отлов и учёт численности обыкновенного хомяка проводился совместно с рабочей группой сотрудников лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН с 2020 по 2024 гг. в г. Москве, г. Симферополе, г. Кисловодске, г. Астане. Зоолого-паразитологическая обработка отловленных мелких млекопитающих: проведение зоологических измерений, отбор проб для проведения генетического анализа, изъятие органов ЖКТ и анализ видового и количественного состава эндопаразитов полевой мыши, а также выделение ДНК, постановка ПЦР и обработка данных проводились самостоятельно автором.

Структура и объем работы

Диссертация изложена на 139 страницах, включает 16 таблиц, 16 рисунков и Приложение, содержащее 4 таблицы; состоит из Введения, 7 глав, в том числе трёх глав, отражающих собственные исследования, выводов, списка литературы, включающего 243 наименований, в том числе 168 иностранных источников.

Благодарности

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю – доктору биологических наук, члену-корреспонденту РАН А.В. Сурову и д.б.н. Н.Ю. Феокистовой за ценные советы, профессиональную поддержку и неоценимый вклад в проведение данного исследования; И.Г. Мещерскому за ценные консультации, профессиональные советы и помощь в обработке данных, что значительно способствовало успешному выполнению данного исследования; С.Э. Спиридонову за помощь в освоении методов паразитологического анализа, необходимых для проведения данного исследования. Особую благодарность выражаю сотрудникам ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ РАН, за предоставленные ресурсы, оборудование и помощь в обработке данных.

Автор благодарит Российский научный фонд за финансовую поддержку, необходимую для проведения исследований (гранты 24-14-00025 и 24-24-20023).

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Городские экосистемы как среда обитания позвоночных

В первом десятилетии XXI века произошел кардинальный сдвиг в соотношении сельского и городского населения Земли: городское население стало преобладать над сельским, а к 2050 г уже 70% населения планеты будет жить в городах (United Nations World Urbanization Prospects, 2025). Вместе с этим, растёт и занимаемая городами территория. По данным ООН к 2030 г. 10% суши будет урбанизировано, что повлияет на местные экосистемы и аборигенные виды растений и животных. С ростом городов и увеличением влияния человека на окружающую среду, выросла потребность в изучении взаимосвязи экосистем и антропогенных факторов. В биологии с начала XX века стала выделяться «городская экология» как отдельное направление исследований. К началу 1990-х годов «городская экология» уже получила статус самостоятельной научной дисциплины (Collins et al., 2000; O'Brien, 2012). Ранее городские экосистемы редко становились предметом обсуждения, однако за последнее десятилетие наблюдается явная тенденция к восприятию городских экосистем не как нарушенных, а как самодостаточных и полноценно функционирующих, в которых активно протекают процессы экологической и эволюционной природы. Хотя изначально городская экология была направлена на изучение антропогенного ландшафта или негативного влияния человека на экосистемы, со временем исследователи пришли к выводу, что процессы, протекающие в городах, гораздо интереснее, чем они выглядят на первый взгляд. Кроме того, городская среда в настоящий момент - самая изменяющаяся и трансформирующаяся, поскольку человек продолжает адаптировать её под свои нужды. При этом виды, населяющие город, вынуждены также быстро подстраиваться под изменяющиеся условия. Менно Схилтхейзен в книге «Дарвин в городе – как эволюция продолжается в городских джунглях» (2021) называет город «современными скороварками эволюции», и действительно есть свидетельства того, что процессы адаптации в городе проходят гораздо быстрее, чем в естественных биотопах

(Hendry et al., 2008; Donihue, Lambert, 2015; Alberti et al., 2017; Schilthuizen, 2018; Rivkin et al., 2019). Всё это делает город удобной площадкой для изучения влияния городской среды на генетические, экологические, морфологические и поведенческие характеристики видов.

Одна из первых проблем, которая поднимается при обсуждении городской экологии, является вопрос существования эволюции в городах. Строго говоря, эволюция — это изменение частот аллелей в популяции от одного поколения к следующему. На частоты аллелей в городских популяциях могут влиять мутации, генетический дрейф, поток генов, естественный или половой отбор. Многие эволюционные изменения в морфологии, поведении, физиологии и экспрессии генов часто отмечаются у городских популяций (Alberti et al., 2017), однако генетическая основа этих изменений часто не определяется. Такие адаптации можно объяснить фенотипической пластичностью, однако она сама по себе не означает генетическую эволюцию, поскольку фенотипическая пластичность — это способность организма менять свои признаки в ответ на окружающую среду без изменений в его генетическом материале. В то же время, при длительном и устойчивом воздействии городских условий возможна генетическая адаптация, закрепленная через естественный отбор, что приводит к изменению частот аллелей в популяциях. Таким образом, в городах происходит не только фенотипические изменения, но и реальные эволюционные процессы, меняющие генетическую структуру популяций (Johnson, Munshi-South, 2017). Вопрос о степени и механизмах этих изменений активно исследуется, поскольку понимание городской эволюции важно для сохранения биоразнообразия и управления городскими экосистемами.

Адаптации к городским условиям могут стать решающим фактором, сохранится ли вид на данной территории или исчезнет, а изучение городского эволюционного процесса помогает пониманию того, как эволюция в популяциях способствует сохранению редких видов и развитию устойчивых городских экосистем. Кроме того, выявление механизмов микроэволюционных процессов, происходящих в городских условиях, должно способствовать сохранению

здоровья человека. Так, виды, которые несут потенциальную угрозу человека, часто адаптируются к пестицидам (Hawkins et al., 2019) и избегают контрольных мер из-за нашего ограниченного понимания размеров популяций и миграционной активности особей.

Далее мы рассмотрим, как именно городская среда влияет на живые организмы, как они к ней приспосабливаются и как это отражается на популяционной структуре видов.

1.1.1. Факторы, благоприятные для обитания животных в городе

Для многих видов животных города стали привлекательным местом обитания, так как, несмотря на определенные негативные факторы, город предоставляет и преимущества перед естественной средой обитания (Карманова и др., 2021). Это, например, более мягкие климатические условия, свободные пространства и укрытия, дополнительные (по сравнению с природными) кормовые ресурсы.

Экстремальные климатические параметры (температура, влажность) в городах буферизируются, и амплитуды сезонных колебаний сглаживаются. В городе отмечаются более высокие среднегодовые и особенно ночные температуры по сравнению с загородными территориями, и такое явление известно как «эффект городского теплового острова» (Urban Heat Island) (Kim, 1992). Городские поверхности (асфальт, бетон и кирпич) поглощают и дольше удерживают тепло солнечного излучения, чем естественные поверхности – почва и растительный покров. Поэтому температура воздуха в городе часто выше, особенно ночью, когда городские поверхности еще не успели остыть. Отсутствие и слишком маленькая площадь зелёных насаждений также снижает естественное охлаждение воздуха, которое должно происходить через испарение и тень. Температура повышается и за счет выбросов тепла от автомобилей, кондиционеров, промышленного оборудования и отопления. Последнее хорошо и наглядно заметно в местах, где коммуникации горячего водоснабжения близко подходят к поверхности. На таких

территориях снежный покров отсутствует практически всегда, раньше прорастает трава, зацветают некоторые виды растений. Снижение интенсивности ветра и повышение температуры, особенно в зимнее время, ведет и к повышению биологической продуктивности (Faeth et al., 2011).

Большая доступность ограничивающих ресурсов (таких как источники воды в городах аридной зоны) увеличивает и стабилизирует первичную продуктивность, создавая дополнительные ресурсы.

Кроме того, в городах появляются дополнительные источники кормовых ресурсов – пищевые отходы, запасы продовольствия, кормушки, плоды и семена разнообразных видов растений, в том числе декоративных. Кроме того, кормовые ресурсы в городе увеличиваются за счет насекомых, которых привлекает городское освещение. Считается, что численность насекомых в городах в разы выше, чем в пригороде и в сельской местности (Hall et al., 2017). Хотя город и представляет большой выбор кормовых ресурсов, не все источники питания подходят для животных, и они вынуждены приспосабливаться к нетипичным кормам. Группа исследователей из Норвегии, Ирана и Казахстана провела изучение генов, отвечающих за расщепление крахмала у домового воробья (*Passer domesticus* L.). В результате было установлено, что за примерно шесть тысяч лет этот вид сформировал адаптации к жизни в антропогенной среде. Среди них — активизация гена AMY2A, который отвечает за переваривание кормов с высоким содержанием крахмала, то есть за питание обработанными человеком продуктами, например, хлебом (Ravinet et al., 2018).

У белоногих хомячков (*Peromyscus leucopus*), обитающих в трёх парках Нью-Йорка выявлены гены, связанные с иммунными функциями и переработкой жировых продуктов, которые подвергались сильному положительному отбору (Harris et al., 2013; Harris, Munshi-South, 2017).

В городах меняется динамика численности гемисинантропов – становятся менее выраженными годовые и сезонные пики численности (Тихонова и др., 2012). За счет «эффекта городского теплового острова» и наличие дополнительных кормовых ресурсов животные в городе раньше начинают и позже

заканчивают размножение, что может приводить к быстрому росту численности. Например, в работе, посвященной сравнению характеристик популяций полевых мышей в городе и пригороде Варшавы, показано, что городские особи не только имеют больший вес по сравнению с загородными, но и раньше начинают размножаться. Так, весной в городе было поймано 52% репродуктивно активных самцов, тогда как в различных точках пригорода их было вполонину меньше (Andrzejewski et al., 1987).

Сходные данные были получены в Оренбурге для домово́й мыши (*Mus musculus*), обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*), полевой мыши и других видов. Более того, на урбанизированных территориях в размножении начинают участвовать особи более раннего возраста (Шевлюк и др., 2014).

Разнообразие структур городских ландшафтов увеличивает число потенциальных убежищ. Здесь стоит упомянуть группу соколов-сапсанов, гнездящихся под шпилем МГУ и домовых воробьев, использующих ниши в зданиях старого жилого фонда. Чердаки и подъезды домов нередко используются рукокрылыми для днёвок и переживания зимы. Подвалы также являются убежищами для многих видов синантропов, таких как серые крысы (*Rattus norvegicus*) и домовые мыши, но также нередко влажные затапливаемые помещения становятся местом размножения насекомых. Городские коммуникации, такие как трубы, перекрытия, переходы, станции и тоннели метро становятся средством расселения животных-синурбистов, например, крыс (Карманова и др., 2021).

Интересно отметить, что животные, проявляющие синантропные черты, активно используют «городской материал», адаптируя его под свои потребности. Так, в Мехико (Мексика) домовые воробьи и мексиканские чечевицы (*Haemorrhous mexicanus*) используют для строительства гнёзд окурки. Можно предположить, что таким образом птицы борются с гнездовыми паразитами (Suárez-Rodríguez et al., 2013). Серые вороны (*Corvus cornix* L.) часто применяют в качестве строительного материала предметы хозяйственной деятельности человека. Например, в Архангельске в гнёздах воронов находили полиэтиленовую плёнку, нитки,

стекловату, куски проводов, алюминиевую проволоку и бумагу (Асоскова, Амосов, 2002). Многолетнее гнездо серой вороны высотой около 1 м, снятое с опоры ЛЭП в Москве в 1984 году, в основном было сделано из алюминиевой проволоки. В Перми в гнёздах сорок, расположенных рядом с радиозаводом, за исключением глиняной чаши, использовались небольшие алюминиевые уголки (Константинов, 2010). Аналогичная картина наблюдалась и во Львове: сороки использовали для строительства гнёзд куски алюминиевой и медной проволоки длиной 20–50 см (Бокотей, Потапенко, 1990). Исследуя материалы гнёзд в норах обыкновенного хомяка в Симферополе, также регулярно обнаруживали полиэтиленовые пакеты, елочную мишуру и нетканые салфетки, аккуратно нарезанные животными на ленты и подготовленные для использования в качестве подстилки в норе (Суров, Феоктистова, 2023).

1.1.2. Негативные факторы для жизни животных в городах

Городские условия нередко негативно влияют на виды, обитающие в городах, например за счет различных загрязнений — светового, теплового, шумового, тяжелыми металлами и химическими экотоксикантами. Последние характерны для почв и водоёмов городских экосистем, что отражается на благополучии видов, связанных с ними. Так, например, была проведена работа на рыбке фундулосе (*Fundulus heteroclitus*), обитающей у Атлантического побережья США. Оказалось, что этот вид исключительно устойчив к загрязнению полихлорированными бифенилами (ПХБ): рыбы способны выживать в воде с концентрацией ПХБ в 8 000 раз выше уровня, при котором погибают другие рыбы, даже того же вида, обитающего во внегородских водоемах. У фундулоса, обитающего в городе, возникла мутация в генах сигнального пути арил-гидрокарбонового рецептора, благодаря которым рыбы перестали реагировать на токсичные вещества. Это является примером эволюции в городских условиях, которая произошла всего за несколько десятков поколений (Frederick et al., 2007; Whitehead et al., 2011). Интересно, что эти мутации варьировали в разных популяциях фундулосов в зависимости от степени загрязнения среды обитания,

что может свидетельствовать о многократных случаях развития устойчивости к ПХБ через эволюционные процессы (Markert et al., 2024).

Город также подвержен загрязнению тяжелыми металлами, многие, из которых образуют стойкие органические соединения, которые могут аккумулироваться в организме (Ogundiran et al., 2012; Serbaji et al., 2012), а животные нашли способы их детоксикации. Показано, что эумеланин (обуславливающий темную окраску пера) у сизых голубей способен связывать тяжелые металлы за счет образования комплексов с белковыми молекулами. После того как перо полностью сформировано, оно становится физиологически. Таким образом темные формы голубей могут иметь преимущества в загрязненных местообитаниях по сравнению со светлыми формами. (Chatelain et al., 2016). Но, даже в одном пере, содержащем темные и светлые участки, по-разному аккумулируются тяжелые металлы (Суров и др., 2025). Похожий механизм существует и у млекопитающих. Показано, что тяжелые металлы накапливаются больше в шерсти полевых мышей, чем в мышцах, печени или костях (Беленкова и др., 2025).

Ежегодно световое загрязнение увеличивается примерно на 6%, что негативно влияет на поведение животных и их суточные ритмы. Уличные фонари часто становятся смертельными ловушками для ночных насекомых: смертность последних в городах может быть в 40–100 раз выше, чем в сельской местности. По подсчетам, только в Германии каждое лето погибает около 100 миллиардов насекомых под воздействием искусственного освещения — так называемый эффект «городского пылесоса» (Longcore, Rich, 2004; Gaston et al., 2014).

Известно, что в ночное время в крови животных вырабатывается мелатонин, который регулирует цикл сна-бодрствования и запускает процессы восстановления, в том числе иммунные функции и снижает уровень кортизола и т.д. Соответственно, искусственное освещение может понижать концентрацию или блокировать выработку этого гормона. Американские ученые показали, что у акул-нянек (*Ginglymostoma cirratum*), отловленных у берегов Майами, штат

Флорида (США) в зонах с ярким искусственным освещением уровень мелатонина был ниже, чем у акул из районов, где искусственного освещения не было (Tinari et al., 2026). Последствия этого для здоровья неизвестны, но предыдущие эксперименты с костистыми рыбами показали, что вызванные искусственным освещением изменения уровня мелатонина могут влиять на поведение при плавании (Tosches et al., 2014) и репродуктивные функции (Bassi et al., 2022). Кроме того, было обнаружено, что длительное воздействие искусственного освещения ухудшает иммунную функцию (например, у радужной форели; Leonardi, Klempau, 2003).

Город также является источником шумового загрязнения. Согласно российским санитарным нормам, допустимый для человека уровень шума — не более 55 децибел днем и 40 децибел ночью; однако зачастую уровень превышает эти показатели и достигает до 70 децибел, причем сосредоточен в низкочастотном диапазоне (до 3 кГц). Например, большая синица в городе поднимает частоту своих песен выше 3 кГц, чтобы «перебить» городской шум. В то время как у птиц за пределами города тональность обычно ниже 2,5 кГц (Slabbekoorn & Peer, 2003). Аналогичные явления наблюдаются у других животных: у австралийской квакши — бурой литории (*Litoria ewingii*) (Parris et al., 2009) и у кузнечика *Chorthippus biguttulus* (Lampe et al., 2014). Кроме того, отмечается, что птицы в городах начинают петь утром примерно на 50 минут раньше по сравнению с сельской местностью — вероятно, из-за светового загрязнения (Nemeth et al., 2013).

В городах отмечается повышенная паразитарная нагрузка на некоторые живущих в нём виды животных (Mott, 1990; Lazić, 2017; Thatcher, 2018). Это может быть прямо или косвенно связано с обменом паразитарной фауной между аборигенными и инвазивными видами, повышенной плотностью населения видов и со сниженным иммунитетом. Отмечались случаи и обмена паразитами между разными видами хозяев. Это относится не только к гельминтофауне, эктопаразитам, но также и к вирусам. Всё это имеет непосредственное влияние в городе на здоровье человека и его питомцев.

Помимо перечисленных выше факторов, оказывающих негативное воздействие на популяции животных, важной особенностью городских экосистем является фрагментация биотопов, которая в первую очередь влияет на изменение генетических характеристик городских популяций.

1.1.3. Фрагментация местообитаний – ключевой фактор, влияющий на генетическую структуру мелких млекопитающих в урбоценозах

Городские популяции гемисинантропных животных обитают как правило на незастроенных зеленых территориях — таких как городские парки, общественные сады, кладбища и т.д., где популяции оказываются частично или полностью изолированными друг от друга асфальтированными дорогами, зданиями и другими структурами, практически лишенными биоты. Такие барьеры ограничивают для мелких нелетающих животных доступ к пище, воде, местам укрытий или размножению (Lindenmayer & Fischer, 2006; Gomes et al., 2011; Haddad et al., 2015; Crooks et al., 2017).

Фрагментация городских территорий часто приводит к утрате генетического разнообразия внутри сообщества и может также способствовать снижению численности популяций, уменьшению генетического потока и увеличению доли инбредных особей (Ujvari, Belov, 2011, Knapp et al., 2021). И даже если виды способны осваивать городскую среду, то ограниченный поток генов может создавать эффект «бутылочного горлышка», вызывая инбридинг и, таким образом, снижая как генетическое разнообразие в целом, так и разнообразие по адаптивным генам, в частности, разнообразию генов главного комплекса гистосовместимости (МНС), играющих ключевую роль в способности противостоять паразитарной и вирусной нагрузке, а также отрицательно сказываться на общей изменчивости популяций (Ellstrand, Elam, 1993; Noël et al., 2007; Belasen et al., 2019).

Анализ митохондриальных маркеров показывает, как городская изоляция может отдалить даже недавние родственные группировки друг от друга за относительно короткий промежуток времени. В западном Токио, Япония,

изолированные городские популяции японских мышей (*Apodemus speciosus*) содержали всего 1–2 гаплотипа, тогда как в прилегающем ландшафте вдоль реки Тама было обнаружено 4–8 гаплотипов (Hirota et al., 2004). Также обнаружено низкое разнообразие гаплотипов обыкновенного ежа (*Erinaceus europaeus*) в некоторых центральных районах Лондона, Великобритания, что предполагает потенциальную генетическую изоляцию в городской среде (Turner et al., 2025). В Испании отсутствие разнообразия митохондриальных гаплотипов обыкновенных ежей к северу от р. Эбро было интерпретировано как свидетельство роли реки как полупроницаемого барьера для ежей, ограничивающего поток генов (Sanz et al., 2021).

Оценка генетического разнообразия субпопуляций по микросателлитным маркерам показывает, что у ряда гемисинантропных видов грызунов может формироваться специфическая, “городская” генетическая структура, где генетические различия между субпопуляциями на незначительном географическом расстоянии выражены существенно больше, чем между популяциями этого вида в естественных биотопах, обитающих территориально гораздо дальше друг от друга. Причем внутри субпопуляций генетическое разнообразие может быть снижено, что в перспективе ведет к дрейфу генов, который особенно ярко проявляется в небольших изолированных популяциях. Урбанизация, как правило, способствует уменьшению численности и усилению изоляции, что вызывает случайные изменения в частотах аллелей на протяжении нескольких поколений. В городских условиях это может быть обусловлено (а) утратой естественной среды обитания вследствие фрагментации, (б) эффектом основателя — появлением новых городских популяций, и (в) прямым воздействием человеческого отбора (например, использованием пестицидов) (Johnson, Munshi-South, 2017). Ранее это было показано для *Calomys musculus* в г. Рио-Куарто, Аргентина (Chiappero et al., 2011), полевой мыши в Варшаве (Gortat et al., 2013) и Южной Кореи (Jo et al., 2018), белоногих хомячков в 14 парках Нью-Йорка, США (Munshi-South, 2012; Munshi-South, Nagy, 2014), обыкновенной белке (*Sciurus vulgaris*) в Обихиро, Япония (Takahata et al., 2024), а также на

обыкновенном хомяке (*Cricetus cricetus*) в Симферополе и Кисловодске (Феоктистова и др., 2016; 2019).

Гипотеза об усилении генетического дрейфа и дивергенции городских популяций получила название «модель городской фрагментации» и считается одним из наиболее распространённых последствий урбанизации (Miles et al., 2019).

Стоит отметить, что несмотря на то, что урбанизация зачастую создает барьеры для расселения животных, некоторые структуры городской среды — например, придорожная растительность, полосы отчуждения вдоль железных дорог или прибрежные участки вдоль рек, создают так называемые зеленые коридоры и могут способствовать сохранению генофонда, обеспечивая поток генов примерно на уровне загородных территорий (Munshi-South et al., 2014; 2016). Это способствует гомогенизации частот аллелей, что, в противовес фрагментации, увеличивает генетическое разнообразие внутри популяций и уменьшает дифференциацию между ними. Создание зеленых коридоров входит в стратегию устойчивого развития городов и имеет важное практическое значение (Aziz, Rasidi, 2014).

В некоторых случаях урбанизация может способствовать и экологическому успеху некоторых видов. Эта модель характерна, например, для синантропных грызунов, которые способны поддерживать высокий уровень генетического разнообразия, преодолевая островной эффект («island effect» (Jensen et al., 2013)), например, за счет высокой подвижности (птицы) или использования городских коммуникаций (крысы, домовые мыши). Так, например, у серой крысы в городе Сальвадор (Бразилия) существуют три изолированные группы с высоким генетическим разнообразием и низким уровнем родства между особями (Kajdacsí et al., 2013). Это свидетельствует о постоянном перемешивании генофонда у крыс, благодаря их высокой миграционной активности и использованию городских коммуникаций для перемещений. Эта модель носит название «связанности» («urban facilitation model») (Miles et al., 2018, 2019). Она типична для многих

синантропных видов, в том числе для упомянутой выше, серой крысы, домовый мыши и др.

Таким образом мы видим две модели выживания популяций в условиях городской фрагментации: а) генетически обособленные группы с невысоким разнообразием внутри каждой и большим генетическим расстоянием между группами и б) обособленные группы с высоким генетическим разнообразием внутри каждой и низким уровнем родства между особями. Однако, возможно, существует переходная модель выживания популяции в условиях дрейфа генов, когда группы уже стали генетически сильно обособлены, но разнообразие внутри каждой группы остается относительно высоким. Это может быть стратегией гемисинантропных видов, которые хорошо адаптируются к городской среде, сохраняют устойчивые группы на протяжении многих лет и даже расширяют свое присутствие в урбоценозах. Чтобы понять, каким образом этим видам удастся «быть благополучными» в городе, необходимо проводить комплексное сравнение разных адаптивных характеристик, включая особенности генетической структуры.

Пока неизвестно, может ли это быть отдельной, третьей моделью выживания, механизмом, который включается при опасном снижении частот аллелей или просто последствием высокой численности животных. Для доказательства существования такой стратегии мы проводим данное исследование. Это поможет нам выявить глобальные процессы в городских экосистемах, которые происходят вследствие дрейфа генов, сильного давления на популяции животных и как развивается противодействие островному эффекту.

В практическом смысле понимание работы механизмов сохранения генетического разнообразия внутри популяций поможет прогнозировать будущее видовое и количественное разнообразие животных в городах, как в целом, так и отдельных видов, представляющих, в том числе, значимость для человека. Также это даёт представление о текущем состоянии популяций редких видов животных и находящихся под угрозой исчезновения и позволяет дать оценку будущему таких популяций.

1.1.4. Паразитарная нагрузка в урбоценозах

Известно, что в целом городские популяции млекопитающих и птиц чаще сталкиваются с большим количеством патогенов по сравнению с сельскими (Gliwicz et al., 1980; Luniak, 2004). При этом животные в городских условиях сталкиваются с патогенами, которые не характерны для их естественных биотопов. Урбанизация оказывает заметное воздействие на виды, населяющие территории с интенсивным человеческим влиянием, вызывая у них изменения в поведении, экологических взаимоотношениях и морфологии (Luniak, 1964; 2004). К городской среде лучше всего приспособлены виды с широкой экологической толерантностью, что позволяет им колонизировать места с выраженной антропогенной нагрузкой и сильно изменённым ландшафтом, включая техногенные участки с плотной застройкой. В городах формируется специфическая структура популяций грызунов: часть из них - гемисинантропные - предпочитает зеленые насаждения, такие как парки, а другие, синантропные, в основном обитают в постройках человека (Шендрик, 2018). Между этими группами возможны как прямые, так и косвенные контакты, что способствует передаче патогенных микроорганизмов, а также обмену экто- и эндопаразитами. Показано, что уровень урбанизации, изоляция биотопа, степень загрязнённости среды и плотность популяции хозяев могут влиять на состав, распространённость и численность таких эндопаразитов, как гельминты (Жигилёва, 2013; Anders, 2019). Поэтому уровень заражённости гельминтами может различаться как между дикими и городскими популяциями грызунов, так и среди различных участков одного города, в зависимости от степени антропогенного воздействия. С другой стороны, на распространение и количество гельминтов также влияют биологические особенности хозяев, их пищевые предпочтения (Hrgović et al., 1991) и демографические характеристики, включая пол (Haukisalmi, 1987; Novak, 1974; Korine, 2017) и возраст (Кириллова, 2005; 2012). Кроме этого, между гельминтами возможно конкурентное взаимодействие за среду обитания, что может сказываться на доминировании определённых видов в организме хозяина (Villafañe, 2008). Паразиты с прямым жизненным циклом обладают

преимуществом благодаря способности распространяться вместе с хозяином и не зависят от определённого биотопа или промежуточных хозяев (Bellocq et al., 2003).

Таким образом, на структуру и численность гельминтофауны влияет комплекс различных факторов, которые необходимо учитывать при оценке и прогнозировании эпидемиологической ситуации в конкретном месте.

1.2. Гемисинантропные виды, как модельные объекты изучения процессов синурбанизации

Термин «синурбанизация», предложен Анджеевским с соавт.. Синурбанизация (synurbization) означает “освобождение популяции от регулирующего эффекта экосистемы и процесс адаптирования к специфическим условиям городской среды, формированию новых регуляторных связей, по аналогии с синантропизацией” (Andrzejewski et al., 1978). Он означает процесс приспособления видов к существованию в городской среде по мере усиления урбанизации. Условно, виды животных, населяющих город, можно разделить на три категории, отличающиеся разным отношением к антропогенному фактору, это: синантропные, гемисинантропные и экзоантропные виды (Кучерук, 1988). Существует множество альтернативных классификаций по уровню синантропизация, однако мы будем пользоваться вышеупомянутой (Кучерук, 1988), так как она является более удобной, оптимальной и упрощенной системой.

1) Синантропные виды

Виды-комменсалы, приспособленные к обитанию рядом с человеком на поведенческом, экологическом, морфологическом, генетическом и физиологическом уровне. Такие виды обладают уникальным набором приспособлений для столь близкого обитания рядом с человеком и позволяет им активно заселять и размножаться на территории мегаполисов. Синантропизация возникла от 6 до 10 тыс. лет назад, однако существуют предположения, что этот процесс мог начаться гораздо раньше (Баруш, 1980; Клауснитцер, 1990). Биологический энциклопедический словарь (1989) предлагает такое определение

синантропным видам – «это животные, образ жизни которых связан с человеком, его жильем, созданным и видоизменённым им ландшафтом».

К типичным синантропным видам можно отнести: серую крысу, домовую мышь (*Mus musculus* Linnaeus, 1758), рыжего муравья (*Monomorium pharaonis* L.), рыжего (*Blattella germanica* L.) и черного таракана (*Blatta orientalis* L.), постельного клопа (*Cimex lectularius* L.), сизого голубя (*Columba livia* L.), домового воробья, деревенскую ласточку (*Hirundo rustica* L.) и др. Из этих примеров видно, что характер и степень связи животных с человеком могут быть совершенно разными.

2) Гемисинантропные виды

В городах животные заселяют все экологически доступные территории, однако, в то время как домовые мыши и серые крысы могут жить в постройках человека при малом количестве корма и воды, другие виды – не способны адаптироваться к таким условиям и для них возможно обитание только во фрагменты среды, условия в которых, близки к природным. Они способны заходить в жилища человека, но постоянно там не живут.

Гемисинантропы обитают в городах в экосистемах, являющихся городскими аналогами природных экосистем. Такие экосистемы фрагментированы и неоднородны, и чем крупнее город, чем больше в структуре города представлены городские застройки и развитая многополосная транспортная сеть, тем в большей степени фрагментированы территории, возможные для существования гемисинантропов.

Гемисинантропные животные различаются по формам синантропии (Кучерук, 1988). При этом некоторые виды, например, полевая мышь и обыкновенный хомяк, в городах могут достигать более высокой численности, чем в современных природных биотопах (Andrzejewski, 1978; Суров и др., 2023).

3) Экзоантропные виды

Виды, которые избегают человека и тяготеют к естественным биотопам. Для адаптации к городским условиям они недостаточно пластичны. Городские условия являются для них ограничивающим фактором, затрагивая важные аспекты их

существования. Поэтому из городских экосистем при «наступлении» городов на природные биотопы они либо полностью исчезают, либо остаются в крайне уязвимых условиях на грани исчезновения. Тем не менее, их численность может поддерживаться на определенном уровне при строгом соблюдении регламента природопользования, например, в больших по площади городских парках и водоемах. Примеры экзоантропных видов: степной хорек (*Mustela eversmanii*), средиземноморский геккон (*Mediodactylus kotschy*).

1.3. Использование молекулярно-генетических методов для исследования городских популяций грызунов

Влияние урбанизации на дрейф и генный поток является наиболее распространенной темой, затрагиваемой сегодня в литературе по городской экологии (Johnson, Munshi-South 2017, Munshi-South & Richardson, 2020). Оценка скорости генного потока и влияния дрейфа имеет относительно долгую историю в популяционной генетике. Наиболее ранние исследования ограничивались несколькими классами молекулярных маркеров и не могли напрямую проверить влияние городских барьеров или ландшафта на закономерности генетической изменчивости. До открытия и широкого распространения полимеразной цепной реакции (ПЦР) использовали аллозимы. Позже в работах использовали митохондриальные гаплотипы (из-за большего количества мтДНК по сравнению с ядерной ДНК) в эукариотических клетках. По сравнению с ядерной ДНК, митохондриальная ДНК более стабильна во времени и лучше сохраняется при неблагоприятных условиях хранения. Это связано с тем, что она представляет собой кольцевую молекулу, изначально существует не в двойном наборе, а в десятках или даже сотнях копий, а также защищена двойной мембраной митохондрий (Rizzi, 2012). По этим причинам для исследования могут использоваться даже очень маленькие образцы, ткани с низким содержанием ДНК (например, волосы, кости, зубы) или значительно деградированный материал (Moraes, 2003). Кроме того, мтДНК является линейным маркером, который передается по материнской линии из поколения в поколение без изменений (включая отсутствие рекомбинации), за исключением мутаций (Lenaz, 2000,

Воропаева, 2016). Цитохром *b* (*cyt-b*) широко используется в систематических исследованиях для исследования расхождений на различных таксономических уровнях (Irwin, 1991; Moritz et al., 1992; da Silva, Paton, 1993; Graybeal, 1993; Lamb, Lydeard, 1994; Moore, DeFilippis, 1997; Nunn, Stanley, 1998) и считается одним из самых полезных генов для филогенетических исследований и, вероятно, является наиболее известным митохондриальным геном с точки зрения структуры и функции его белкового продукта (Esposti и др., 1993). МтДНК маркеры и в настоящее время активно используются для оценки разнообразия исследуемых популяций, но часто в дополнение к микросателлитным ядерным маркерам (например, Turner et al., 2025).

Однако в подавляющем большинстве опубликованных работ, оценивающих поток генов в урбоценозах, использовали микросателлиты из-за их высокой скорости мутации и простоты генотипирования (Johnson, Munshi-South 2017, Munshi-South & Richardson, 2020). Микросателлиты также широко используются для работ по выявлению родственных отношений, генетическом картировании и в популяционной генетике для изучения эволюционных связей. Микросателлиты, в отличие от белковых маркеров, дают возможность более точно установить время расхождения популяций или пород, имеющих общего предка. Это обусловлено двумя причинами: высокой скоростью мутаций микросателлитов и географической изоляцией изучаемых животных (Корецкая, 2024). Анализы на основе микросателлитных маркеров в основном рассматривают ситуации, когда популяции изолированы, например, в городских парках или других фрагментированных зеленых зонах. Эти сценарии фрагментации обычно снижают поток генов из-за барьеров для передвижения. Когда поток генов между популяциями уменьшается, популяции, как правило, теряют генетическое разнообразие и генетически дивергируют, поскольку генетический дрейф изменяет частоту аллелей в подразделенных группах. Генотипирование образцов из разных областей и расчет таких показателей, как F_{ST} (Weir, Cockerham, 1984), являются наиболее распространенным подходом к характеристике потока генов и последующей генетической дифференциации. Эволюционные кластерные

подходы, такие как те, которые используются в широко распространенном методе STRUCTURE (Pritchard et al., 2000) или ADMIXTURE (Alexander et al., 2015), также активно используются при анализе потока генов в городских популяциях.

Кроме того, особую значимость в изучении животных, населяющих урбоценозы, приобретает исследование адаптивных генов, в частности, отвечающих за устойчивость к различным патогенам.

Исследование аллельного разнообразия генов главного комплекса гистосовместимости (МНС) (например, экзон 2 гена DRB) используется для исследования ответа иммунной системы на такие условия и служит индикатором степени адаптации вида к противодействию негативным факторам городской среды (Феоктистова и др., 2025). Эти гены выполняют ключевую роль в иммунной защите организма, включая ответ на патогенную нагрузку (Klein, 1986; Hill et al., 1991; Potts, Wakeland, 1993; Brown, Eklund, 1994; Hedrick, 1994; Edwards, Potts, 1996; Janeway, 2001; Acevedo-Whitehouse, Cunningham, 2006; Ujvari, Belov, 2011 и др.).

Так, исследование популяций белоногих хомячков, живущих в парках Нью-Йорка, показало, что гены, отвечающие за иммунные характеристики особей в городских условиях подвержены интенсивному положительному отбору (Harris et al., 2013, 2016; Harris, Munshi-South, 2017). Исследования в городе Таузенд-Оукс (США) красных рысей (*Lynx rufus*) во время эпизоотии чесотки, выявили, что до и после эпидемии в популяции обнаружены разные наборы аллелей генов МНС и TLR (рецепторов Toll-Like, позволяющих распознавать консервативные структуры микроорганизмов и активировать клеточный иммунный ответ). Вероятно, только животные с подходящей комбинацией иммунных генов МНС и TLR пережили эпидемию (Serieys et al., 2015).

Исследование разнообразия генов МНС в городских популяциях позволяет обнаруживать, в каком иммунном состоянии сейчас находится исследуемая группа животных, участвовала ли она в эпизоотии и оценить её благополучие в долгосрочной перспективе.

Таким образом, комплексное исследование городских популяций с помощью вышеперечисленных методов молекулярно-генетического анализа позволяет выявить глобальные процессы в городских экосистемах, и механизмы противодействия островному эффекту. Практическое значение данной работы состоит в выявлении механизмов сохранения генетического разнообразия популяций, что может позволить в дальнейшем прогнозировать видовое разнообразие животных и их численность в городах, в том числе, имеющих эпидемиологическое значение.

2. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1 Биологии полевой мыши (*Apodemus agrarius*)

Полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall., 1771) – это мелкого размера грызун из рода *Apodemus*, западный ареал которого протекает от Центральной Европы до верховья р. Ангара (Дгебуадзе, 2018), охватывает палеарктическую часть Евразии, на востоке немного заходя в индо-малайскую область (Kaneko, 2016), но имеет разрыв в Забайкалье (Тихонова и др., 1992;; Дгебуадзе, 2018; Фрисман, 2019). Древняя популяция отмечена на островах Сенкаку, к северо-востоку от Тайваня (Iwasa, 2015). Изучение экологии этого вида в городах на территории России началось ещё в тридцатых годах прошлого века (Плятер-Плохоцкий, 1936).

На основе молекулярных часов было оценено время проникновения полевой мыши из Восточной Палеарктики в Западную примерно в 200 000 лет назад (Suzuki et al., 2008). Однако согласно предположениям Д.М. Атопкина (2007), это событие могло произойти в температурный оптимум голоцена, то есть около 4,5–7 тыс. лет назад. Палеонтологические данные позволяют предположить как появление полевой мыши в Европе в раннем голоцене (Kowalski, 2001), так и несколько случаев экспансии из Азии в Европу в течение плейстоцена (Роров, 2017). Даже при минимальной оценке времени распространения полевой мыши по Палеарктике и последующем разделении ареала можно предположить, что период изоляции мог способствовать возникновению различий в генетической структуре на западе и востоке ареала.

В 2019 г. Л.В. Фрисман и соавторы продемонстрировали, что аллельное разнообразие и число уникальных аллелей выше в восточной части ареала, что может свидетельствовать о происхождении вида именно в этой области. Ограниченное количество специфических аллелей в западной части ареала по сравнению с восточным, вероятно, обусловлено эффектом основателя и отражает направление исторической миграции вида с востока на запад. Исследования указывают на относительно недавнее проникновение полевой мыши в западную Евразию (Межжерин, Зыков, 1991; Фрисман и др., 2019). Тем не менее, мог

происходить неоднократный контакт западной и восточной части ареала, после чего они снова разделялись. Известно, что в настоящее время происходит расширение восточной части ареала на запад (Баженов и др., 2014). Формируется и расширяется ареал этого вида в основном под влиянием деятельности человека (Волков и др., 1979; Карасева и др., 1992; Тихонова и др., 1992; Костенко, 2000; Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001; Бобров и др., 2008; Баженов и др., 2014).

Полевая мышь является экологически пластичным видом, который, благодаря своей эвритопности и эврифагии, а также высокой двигательной активности, быстро адаптируется к изменяющимся условиям среды (Петров и др., 1980, Карасёва и др., 1999, Андреевских, 2012). В основном встречается в кустарниковых зарослях, на опушках лесов, в агроценозах и в антропогенных ландшафтах. Кормовая база меняется в зависимости от сезона года. Полевые мыши питаются семенами, ягодами, вегетативными частями растений, включая кору, овощами, но также включает в свой рацион животные корма, в частности насекомых (Громов, 1995).

Полевая мышь является традиционным объектом для исследования закономерностей и путей адаптации грызунов к городской среде. По мере сведения лесов ее ареал продвигается на север и с ростом урбанизации. Многие исследователи относят её к категории гемисинантропов (Кучерук, 1988; Лапшов, Кучерук, 1994; Полякова и др., 2001; Суров и др., 2011). В городах полевая мышь обитает преимущественно в зеленых зонах, парках, лесопарковых территориях и на окраинах города. Она предпочитает участки с высокой травянистой растительностью, зарослями кустарников и полями, где есть укрытия и доступ к источникам питания. В городских условиях она может встречаться в лесных массивах, на берегах рек, прудов и в парковых зонах с обильной растительностью.

В Европе она отмечается с конца XIX века (Wałęcki, 1881), в 20-е годы XX века полевая мышь считается часто встречающимся видом (Sumiński, 1922), а с 70-х годов прошлого столетия она уже становится доминирующим видом среди мелких видов грызунов (Andrzejewski et al. 1978; Liro 1985). В Западной Европе

она обитает в Варшаве (Gliwicz, 1980; Adamczewska-Andrzejewska et al., 1988; Gortat et al., 2013, 2015, 2017), Брно (Pelikan et al., 1983; Баруш, 1980), Берлине (Knijnenburg, 1971; Klawitter, 1976), Лейпциге (Klenke, 1986) и в ряде других городов.

Вид отмечали в окрестностях Москвы на обработанных полях с конца XIX века (Сатунин, 1895). В 1913 году С.И. Огнев указывал на её присутствие на Воробьёвых горах и в парке Покровское-Стрешнево (Огнев, 1913). В то же время её не регистрировали в Измайловском парке и в Лосином острове (Капланов, 1928; Кузнецов, 1928; Паровщиков, 1941). В середине прошлого века она занимала лишь четвертое место по распространённости среди грызунов в городе (Тихонова и др., 1997). Однако к началу 2000-х годов этот вид стал абсолютным доминантом на озеленённых территориях мегаполиса (Карасёва и др., 1999). Помимо Москвы, полевая мышь обитает в Санкт-Петербурге (Ключник, Старостина, 1963), Нижнем Новгороде (Петров и др., 1980), Томске (Андреевских, 2012), Екатеринбурге (Черноусова, 1992). Скорее всего, область распространения вида расширяется вслед за возделыванием земель человеком (Тупикова и др., 2000; Неронов и др., 2001).

В рационе полевой мыши в условиях города по сравнению с сельскими биотопами присутствует больше животной пищи, включающей разнообразные продукты питания человека — от хлеба и конфет до колбасы и картофеля (Карасёва и др., 1999; Петров и др., 1980; Babinska-Werka, 1981). В городе корм для мыши более калорийный, что вместе с более тёплым климатом, большим количеством укрытий способствует более успешному размножению и поддержанию высокой численности по сравнению с сельской местностью. Кроме того, зимы в городе мыши переживают успешнее благодаря доступности разнообразных богатых калориями кормов (Карасёва и др., 1999; Андреевских, 2012; Тихонова и др., 2012). В результате этот вид считается хорошей моделью для изучения процесса синурбанизации и инвазии млекопитающих в городские экосистемы (Хляп, Варшавский, 2010).

В естественной среде полевые мыши легко преодолевают неблагоприятные участки среды и могут в течение одного дня использовать несколько изолированных благоприятных мест (Никитина и др., 1960; Хляп и др., 1986). В городах, вероятно, они перемещаются по «зелёным коридорам» на расстояния до одного километра и более, что позволяет им проникать на новые озеленённые территории. Благодаря такой высокой мобильности, по сравнению с менее подвижными видами, полевые мыши подвергаются меньшему давлению со стороны человека (Liro, 1985).

Полевая мышь является носителем более 15 патогенов, опасных для человека, в том числе возбудителей геморрагической лихорадки с почечным синдромом, лептоспирозов и туляремии. Она также является хозяином различных эктопаразитов (Никитина и др., 1960; Карасёва и др., 1999; Транквилевский и др., 2016), что подчеркивает необходимость внимательного наблюдения за её городскими популяциями. Также является хозяином таких гельминтов, как *Brachylaima* sp.; *Hymenolepis diminuta* Rudolphi, 1819, *Mesocestoides* sp., *Rodentolepis fraterna* Stiles, 1906, *Rodentolepis straminea* Goeze, 1782, *Skrjabinotaenia lobata* Baer, 1925, *Taenia taeniaeformis* Batsch, 1786; *Aonchotheca annulosa* Dujardin, 1845, *Heligmosomoides polygyrus* Dujardin, 1845, *Heterakis spumosa* Schneider, 1866, *Mastophorus muris* Gmelin, 1790 и *Syphacia stroma* Linstow, 1884) (Ondříková, et al., 2010). Среди эктопаразитов полевых мышей встречаются: клещи-краснотелки: *Hirsutiella zachvatkini*, гамазовые клещи: *Haemogamasus nidi*, *H. hirsutosimilis*, *Laelaps hilaris*, *L. agilis*, *Eulaelaps stabularis*, *Myonyssus gigas*, *Hirstionyssus isabelinus*, иксодовые клещи *Ixodes ricinus*, *Ixodes trianguliceps*. Также встречаются вши *Hoplopleura acantopus* и блохи из родов *Ctenophthalmus* и *Ceratophyllus* (Фадеева, Борякова, 2022).

A. agrarius может быть носителем возбудителей энцефалита, туляремии и других болезней (Федосова, 2003), в том числе возбудителя альвеококкоза – *A. multilocularis*, который может приводить к летальным исходам у людей (Кириллова, 2012).

2.1 Биология обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*)

Первое описание обыкновенного хомяка было дано К. Линнеем в 1758 г. по экземпляру из Германии. Это – один из широко распространенных видов Евразии. Его современный ареал простирается от 6°30' в.д. (Германия) до 93°30' (Красноярский край) и от 59°39' (Пермский край) до 42°58' с.ш. (Республика Алаania, с. Тарское) и занимает площадь 6.5 млн км² (Суров, Феоктистова, 2023). Филогеографические реконструкции с участием различных генов мтДНК выявили 5 филогрупп, три из которых обитают на территории России («Европейская», «Кавказская» и «Алтайская») и три на территории Западной Европы («Европейская», «Северная» и «Паннонийская») (Feoktistova et al., 2023).

Обыкновенный хомяк – один из самых экологически пластичных видов Cricetinae. Большая часть его ареала привязана к степной и лесостепной природным зонам. Он заходит в зону полупустыни, подзону хвойных и широколиственных лесов Восточной Европы, смешанных хвойно-лиственных лесов Западной Сибири и южную тайгу. В горы поднимается до высоты 2000 м н.у.м. (Стахеев и др., 2025).

В настоящее время численность этого вида по всему ареалу значительно сократилась (Surov et al., 2016). В 2020 г. обыкновенный хомяк был внесен в Международную Красную книгу МСОП со статусом CR (на грани полного исчезновения) (Banaszek et al., 2020). Наиболее тревожная ситуация с обыкновенным хомяком сложилась в странах Европы. Там данный вид, хотя формально и присутствует в 18 странах, в девяти считается «уязвимым» (VU), «вымирающим» (EN), CR или «исчезнувшим» (EX) на национальном уровне (Суров, Феоктистова, 2023). В России и Беларуси обыкновенного хомяка в большинстве регионов относят к категории NT («близкий к уязвимому»), VU и CR. В некоторых других областях РФ вид имеет статус DD («для оценки угрозы данных недостаточно») или NE («угроза не оценена»). Обыкновенный хомяк включен в ряд региональных Красных книг РФ, в том числе в Красную книгу города Москвы (2022) со статусом III (уязвимый).

При этом за последние десятилетия с обыкновенным хомяком сложилась необычная ситуация. На фоне снижения его численности в городах она, напротив, начала расти (Feoktistova et al., 2013, Суров, Феоктистова, 2015; 2023). Самая многочисленная в Центральной Европе популяция обитает в Вене (Flamand et al., 2019). К настоящему времени его присутствие отмечают в пригородах и по периферии нескольких крупных городов Германии (Майнц, Мангейм, Ганновер, Франкфурт, Геттинген, Брауншвейг) (Niethammer, 1982; Endres, 1999; Kupfernagel, 2003; Feoktistova et al., 2013), в ряде городов Чехии (в Брно, Праге, Оломоуце) (Pelicán et al., 1983, Vohralík, 2011, Losík et al., 2007; Petrova et al., 2018). В Словакии в 2009 г. в южной части города Кошице обыкновенного хомяка регистрировали на городском кладбище (Čanády, 2013). В Польше вид был обнаружен в Кракове и Люблине (Matysek et al., 2013; Łopucki, Szelaġ, 2011).

В России одна из самых старых в России городских популяций *Cricetus cricetus* обитает, вероятно, в Москве. Его ископаемые остатки, наряду с промысловыми животными, были обнаружены при раскопках культурного слоя 14 городищ дьяковской культуры (1 тысячелетия до нашей эры и в первой половине 1 тыс. нашей эры) в Московской области, в том числе, и на территории современной Москвы (10 городищ) (Цалкин, Борисоглебская, 1967). Можно предполагать, что уже в те далекие времена на территории будущей Москвы обыкновенный хомяк жил рядом с человеком и даже мог являться промысловым видом (Цалкин, Борисоглебская, 1967).

Одно из первых задокументированных упоминаний об обыкновенном хомяке, найденном непосредственно в г. Москве, датируются концом XIX - началом XX века (Карасева и др., 1999). К.А. Сатунин, наблюдал хомяка на Воробьевых горах вблизи Москвы (рис.1). Он пишет, что хомяк, вероятно, должен обитать по всей Московской губернии, но лично ему не приходилось его встречать, несмотря на многочисленные зоологические экскурсии (Сатунин, 1895). По свидетельству С.И. Огнева «в пределах Московской губернии в распространении хомяка сказывается резко выраженная спорадичность: в некоторых местностях он обыкновенен, в других или очень редок или совершенно

отсутствует. В 1924 г обыкновенный хомяк был найден в парнике на Лесной опытной даче Тимирязевской сельскохозяйственной академии (Паровщиков, 1941). С начала 60-х гг. вплоть до 1989 г. XX в. Е.В. Карасева с соавторами регулярно отлавливала обыкновенных хомяков в районе Борисовских прудов, а также в Царицыне вдоль р. Язвенка (рис.1). Борисовские пруды, соединены речкой Городней с системой мелких относительно небольших прудов, в которых раньше разводили зеркальных карпов. Склон оврага (видимо, это бывший карьер) покрыт зарослями кустарников, бурьянов, к которым были приурочены норы хомяков. Численность хомяков здесь была немалой, но они концентрировались на сравнительно небольшой площади (Карасева и др., 1999). Наши обследования этой территории в 2018–2019 гг. подтвердили наличие здесь жизнеспособной популяции обыкновенного хомяка. В конце 90-х гг. XX в. Е.В. Карасевой было также обнаружено поселение обыкновенного хомяка в Голосовском овраге в м/р Коломенское (рис.1).

С 1963 по 1993 гг. сотрудники Центра госсанэпиднадзора ежегодно в мае и сентябре, иногда и в летние месяцы отлавливали обыкновенных хомяков на Люблинских полях фильтрации (рис.1) для эпидемиологических исследований. За чертой Москвы (1960–1970 гг.) было известно также поселение обыкновенного хомяка на Люберецких полях фильтрации (Телицына и др., 1994). С середины 1990-х гг. на территории бывших Люблинских полей орошения начал строиться микрорайон Марьинский и метро, и хомяк с этой территории видимо полностью исчез.

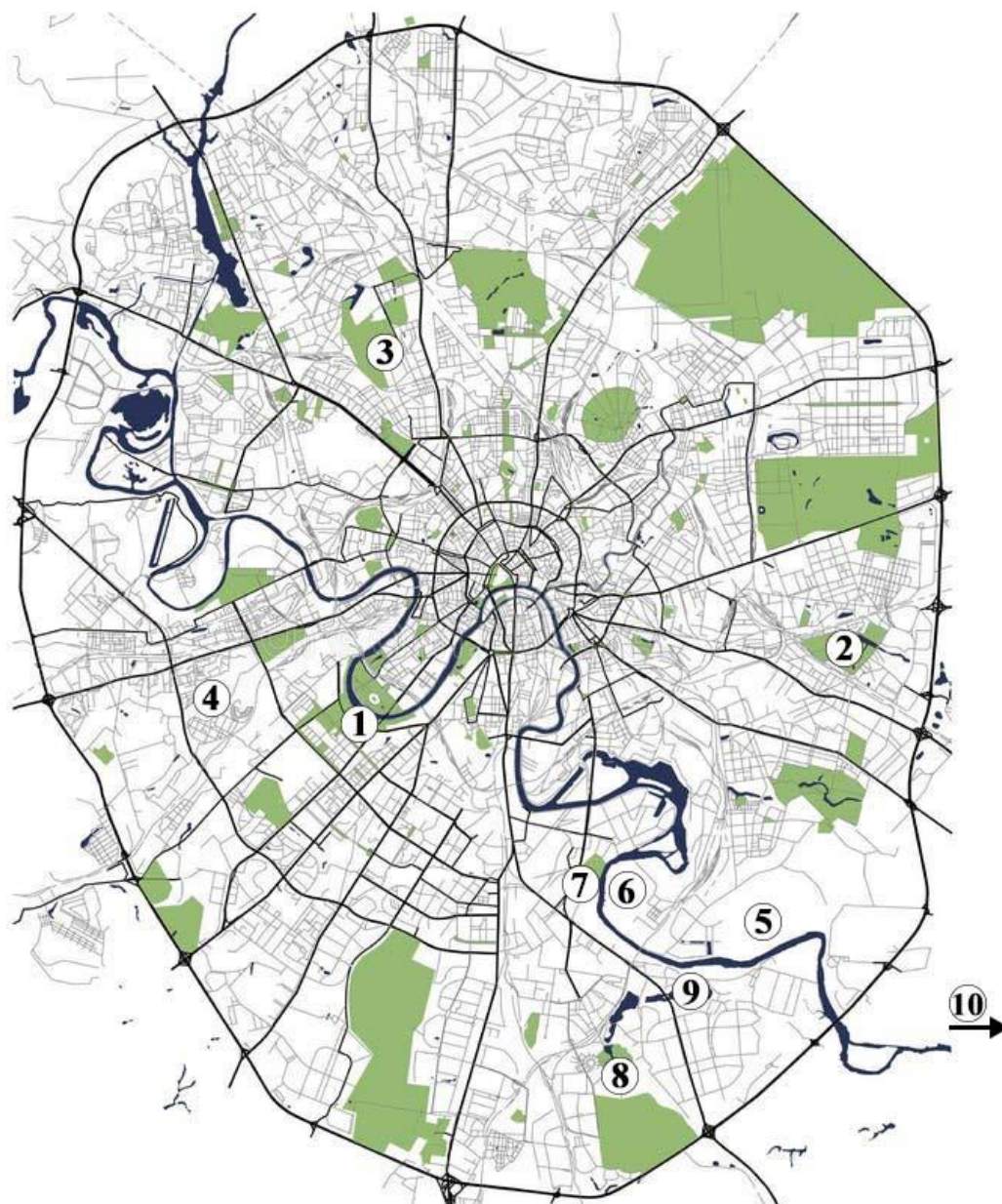


Рисунок 1. Исторические популяции обыкновенного хомяка в г. Москве. 1 - Воробьевы горы; 2 - Кусковский лесопарк (ст. Перово); 3 - Лесная дача Тимирязевской сельскохозяйственной академии; 4 - Пойма р. Сетунь между м/р Давыдково и Матвеевское; 5 - Люблинские поля фильтрации; 6 - Курьяновская станция аэрации; 7- Голосов овраг (Коломенское); 8- р. Язвенка (Царицино); 9 - Борисовские пруды; 10 - рабочий поселок Быково

Проводимые лабораторией сравнительной этологии и биокommunikации ИПЭЭ РАН интернет-исследования и маршрутные экспедиции по Европейской части России открывают все новые города, где обыкновенный хомяк становится типичным представителем городской фауны. Так, в 2017–2019 гг. хомяк был зарегистрирован недалеко от центра г. Владимира, обитает он в Академическом городке г. Новосибирска, недалеко от центра г. Барнаула, в г. Казани, в г. Туле. Есть достоверные свидетельства, что хомяк обитает в границах Нижнего Новгорода, в Тюмени, в Перми и ряде др. городов (Суров, Феоктистова, 2023). Еще одним регионом, где обыкновенный хомяк часто встречается в городах, является Предкавказье. О том, что этот вид обитает в г. Владикавказе писал в первой половине XX в. С.И. Огнев в статье, посвященной грызунам Северного Кавказа (Огнев, 1924). В г. Кисловодске и в столице Кабардино-Балкарии г. Нальчике этот вид обитает примерно с 60-х годов XX столетия (Темботов, 1972). Согласно регистрации жилых нор, он широко распространён и в настоящее время заселяет в основном частный жилой сектор, фруктовые сады и огороды в обоих городах (Феоктистова и др., 2019).

В г. Симферополь обыкновенный хомяк встречался с начала XX в. Так уже в 1907 г. С.И. Огнёв отмечал обыкновенных хомяков на территории этого города. Сейчас в Симферополе обитает, вероятно, самая крупная городская популяция обыкновенного хомяка в мире. Известно, что ряд кварталов, которые ныне составляют центр города, после войны были застроены заново, преимущественно 2–3-этажными зданиями. На придомовых территориях, а также вдоль улиц были высажены деревья и кустарники плодовых и декоративных пород, разбиты новые парки. Через два десятилетия после начала строительства эти городские кварталы были уже полностью сформированы как в плане строений, так и зелёных территорий. Следующий этап строительства пришёлся на конец 1950 – начало 1960-х гг., когда происходила застройка окраин города пятиэтажными жилыми домами. В 1970–1980-е гг. на окраинах выросли кварталы многоэтажной жилой застройки, а также увеличилась доля кварталов индивидуального жилого сектора. Рост последних усилился в 1990-е гг., что было связано, в частности, с

репатриацией в Крым крымских татар, а также тем, что в силу изменения экономических условий основная часть нового жилья сооружалась самим населением. Характерно, что все перечисленные городские ландшафты к настоящему времени заселены обыкновенным хомяком. При этом заселение новых кварталов происходило, по-видимому, волнами, по мере того как завершался очередной этап строительства и происходило формирование определённого типа городского ландшафта, пригодного для обитания хомяка (Феоктистова и др., 2016).

Следует отметить, что вышеуказанные старые города России начали заселяться хомяком в начале или в середине прошлого века. Но совершенно уникальная ситуация создалась в столице Казахстана Астане, где обыкновенный хомяк был обнаружен в 2017 г. в самом центре этого города, около пирамиды Дворца мира и согласия, расположенной в центре Президентского парка. Этот факт был интересен еще и потому, что нынешняя столица Казахстана хотя и построена на месте г. Астаны, но фактически перестроена заново. Строительство началось к югу от уже существующего города на значительной территории, ранее занятой садовыми товариществами. Здесь был создан новый центр столицы. При этом прежний ландшафт был полностью уничтожен: грунт снят и заменен новым, выстроены многоэтажные современные кварталы, разбиты парки. Таким образом, был создан совершенно новый городской ландшафт. В самом центре новой столицы разбит Президентский парк. Вот в этом-то совершенно новом парке мы и поселился обыкновенный хомяк. Особый интерес представлял тот факт, что в случае с Астаной процесс заселения должен был начаться «с чистого листа» приблизительно в 2006 г., когда был сформирован современный ландшафт парка (Феоктистова и др., 2020).

Таким образом, можно сказать, что исходный обитатель степной и лесостепной зоны с плодородными почвами, с развитием же сельского хозяйства вид проник в лесные зоны как агрофил вслед за освоением природных территорий. Позже, когда эти биотопы стали застраиваться городами, стала изменяться планировка ландшафтов, высаживаться плодовые породы растений,

строится городские парки, обыкновенный хомяк либо различными путями проникал на территорию города, либо поневоле оказывался внутри застраиваемых массивов и сохранялся там, благодаря своим биологическим особенностям. Обыкновенного хомяка можно охарактеризовать на эврибионта, эврифага и зверька с достаточно высокой плодовитостью. А это качества, которые, как правило, характеризуют успешные гемисинантропные виды (Карасева и др., 1999). По характеру питания обыкновенный хомяк безусловно эврифаг, в рацион которого могут входить очень широкий спектр кормов, но предпочтение он отдает все-таки растительным кормам, хотя в зависимости от сезона года включает в свой рацион большой спектр белковых кормов (Kryštufek et al., 2019, Суров, Феоктистова, 2023).

Населяя опушки лесов, лесополосы и заросли кустарников, то есть основные клещевые резервации, обыкновенный хомяк становится целью паразитирования на нём нимф и личинок клещей *Ixodes ricinus*, *I. persulcatus*, *I. laguri*, *I. apronophus*, *Dermacentor marginatus*, *D. daghestanicus*, *D. reticulatus*, *Rhipicephalus turanicus*, *R. rossicus* и *Haemaphysalis erinaceid* (Кулик, 1979). В годы спада численности массовых видов мелких грызунов, таких как полёвки, обыкновенный хомяк становится основным прокормителем иксодовых клещей (Карасева, 1979).

Кроме того, он может быть носителем таких природно-очаговых заболеваний как энцефалит, омской геморрагической лихорадки, лептоспироза, листериоза, чумы, бешенства, риккетсиоза и туляремии (Карпов, Попов, 1956; Nechay et al., 1977; Карасева, 1979; Слудский, 2014).

Зафиксированы случаи нападения (г. Барнаул, 1961 г.) на человека хомяком, у которого позднее в лаборатории установили бешенство (Кириянов, 1966). Похожие случаи были отмечены в 2004 г. в Воронежской и в 2005 г. в Астраханской областях.

Среди гельминтов *C. cricetus* отмечено как минимум 25 видов (Андрейко, 1973; Nechay et al., 1977; Шималов, Шималов, 2001; Kornas et al., 2016; Давыдова и др., 2017).

Таким образом, как полевая мышь, так и обыкновенный хомяк могут представлять определенную опасность для здоровья человека и важно соблюдать меры предосторожности при контакте с ними, а также проводить мониторинг состояния здоровья и численности этих видов на городских территориях.

3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Отлов грызунов и обследованные территории

В период с 2021 по 2024 гг. проводили неизбирательный отлов мелких грызунов в пяти локациях города Москвы, а также на территории Научно-экспериментальной базы «Черноголовка» ИПЭЭ РАН (НЭБ) и Звенигородской биостанции МГУ (табл. 1, рис. 2). Отлов обыкновенного хомяка проводился на территории г. Москвы, г. Симферополя и его пригородных территориях (табл. 2).

Анализ размещения мест отлова в городе Москве проводили с учетом зон урбанизации, выделенных Тихоновой с соавторами (1997). При зонировании учитывалось расстояние, на котором зона располагается от центра города.

Места отловов в парках Москвы представлены следующими локациями.

Нескучный сад (III зона урбанизации) — самая урбанизированная и расположенная ближе всех к центру города территория, выбранная для исследования. Парк граничит с Ленинским проспектом с одной стороны и набережной реки Москва — с другой. Это крупнейший парк Москвы, находящийся в пределах Третьего транспортного кольца (ТТК). Территория парка характеризуется высокой рекреационной нагрузкой и включает площадки для отдыха и спорта. Является частью Парка культуры и отдыха им. Горького. Основан в 1728 г., памятник садово-паркового искусства, охраняется государством. В составе древесного яруса около 60 видов деревьев. Преобладают старовозрастные липы, вяз, ясень, дуб, клен, береза, ива. Из кустарников — черемуха, лещина. Согласно результатам наших отловов, проводимых на протяжении четырёх лет, полевая мышь здесь среди мышевидных грызунов является доминирующим видом.

Терлецкий парк (V зона урбанизации) — расположен неподалёку от жилых районов с разнообразной застройкой: старой малоэтажной и новой многоэтажной. Формировался с начала XX века. Лесной массив представлен в основном лиственными породами: дубом, липой, кленом, березой, ольхой. Средний возраст деревьев около 60 лет. На юго-востоке парка располагается старая дубрава, возраст отдельных деревьев в ней превышает 100 лет. На протекающей по парку

Черной речке расположен каскад из пяти Терлецких прудов. Значительная часть парка благоустроена, имеются спортивные и детские площадки, пляжная зона и лодочная станция. С северной стороны Терлецкий парк вплотную примыкает к гораздо более крупному (1608 га) массиву Измайловского лесопарка, с которым долгое время составлял единое целое. Однако в настоящее время Терлецкий парк отделен от Измайловского автомагистралью шоссе Энтузиастов. Отлов осуществлялся на территории парка рядом с зонами отдыха, площадками для детей и конноспортивным клубом.

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН (ГБС) (V зона урбанизации). Расположен в северной части Москвы, на территории Северо-Восточного административного округа. Площадь 361 га. Основан в 1945 г. на исторически незастроенной облесенной территории, парковое обустройство которой проводилось со второй половины XVIII в. Примыкает к ВДНХ и Останкинскому парку с протекающей через него р. Яуза. Основными древесными породами являются дуб, липа и клен. Из кустарников – лещина, жимолость, калина. Располагает богатой коллекцией растений, собранных с разных континентов. Животных ловили на двух линиях ловушек: первая — в исторической Останкинской дубраве; вторая — в экспозиции Дендрария на пологом склоне реки Лихоборки, характеризующимся разнообразием культивируемых пород деревьев и кустарников. Обе линии располагались на территориях, недоступных для свободного посещения людьми

Битцевский лесопарк (VI зона урбанизации) — территория, наиболее удалённая от центра города и обладающая минимальной степенью урбанизации. Это самый крупный лесной массив внутри городской черты среди исследуемых парков. Формируется со второй половины XX в. на основе лесопосадок на территориях, ранее преимущественно использовавшихся для сельскохозяйственных целей. В 1992 г. вся облесенная территория объединена со статусом природного парка. С юга Битцевский лесопарк непосредственно примыкает к Бутовскому лесопарку, с которым изначально составлял единое целое. Однако с начала 1960-х гг. территории парков были разделены

автомагистралью МКАД, реконструкция (расширение и установка разделительного бетонного ограждения) была завершена во второй половине 1990-х гг. С юга он граничит с Московской кольцевой автодорогой, за которой находится обширный Бутовский лесопарк. Отловы грызунов проводились в южной части лесопарка, ниже реки Городня.

Контрольные точки отловов в Подмоскowie представлены следующими локациями.

Научно-экспериментальная база «Черноголовка» ИПЭЭ РАН (НЭБ Черноголовка) располагается недалеко от коттеджных и дачных строений, но в основном окружена хорошо сохранившимся лесом и часть территорий включает природоохранные зоны. Лес в основном представлен елью, сосной и березой, к которым примешиваются осина, дуб, липа и клен. Встречаются природные ручьи и луговины.

Звенигородская биостанция. Линия отловов располагалась на залежном поле 1, 2 года, засеянном ранее овсом, вдоль лесополосы. Преимущественно лес вокруг биостанции представлен хвойными породами с участками лиственных. Есть природные ручьи и небольшие болотистые участки, что способствует разнообразию растительности и населению животных. В целом, район остается относительно мало урбанизированным.

В результате отловов было поймано и исследовано 473 особи мелких грызунов, из которых 323 - из Москвы, 96 - на территории НЭБ (табл. 1). В числе пойманных видов - полевая мышь, лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811), обыкновенная полёвка (*Microtus arvalis* Pallas, 1778) и рыжая полёвка (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780). Полевая мышь, выбранный в качестве одного из объекта исследований для диссертационной работы была самым массовым грызуном. Она доминировала в парках Фили и Нескучный сад, где за всё время отловов было поймано 82 особи.

Таблица 1. Видовой состав отловленных мелких млекопитающих в Москве и на загородных территориях.

Место	Ловушко- суток	<i>Sylvaeus uralensis</i>	<i>Apodemus agrarius</i>	<i>Microtus arvalis</i>	<i>Clethrionomys glareolus</i>	<i>Sorex araneus</i>	<i>Sorex minutus</i>	<i>Microtus</i>	<i>Mus musculus</i>
Москва, Нескучный сад	369	0	58	0	0	0	0	0	0
Москва, Фили	290	2	30	0	0	0	0	0	0
Москва, ГБС	276	24	8	1	25	7	0	0	0
Москва, Терлецкий лесопарк	213	18	17	2	27	3	0	0	0
Москва, Битцевский лесопарк	100	7	13	0	22	1	0	0	0
Москва, Знаменское-Садки	100	3	0	0	14	0	0	0	0
Москва, Филатов Луг	44	10	0	0	1	6	0	0	0
Москва, Останкино	110	0	11	0	0	0	0	0	0
Москва, парк Орехово-Борисово, пойма реки Язвенки	50	1	0	0	0	0	0	0	0
Москва, Лосиный остров	189	0	12	0	0	0	0	0	0
Московская обл., Журавлиная Родина	225	1	1	3	7	5	0	3	0
Московская обл., Черноголовка	350	13	19	3	46	7	8	0	0
Московская обл., Звенигородская биостанция	100	10	7	0	0	0	0	0	0
Московская обл., Красногорск	50	0	5	0	1	0	0	0	0
Московская обл., р- н Пушкинский, пос. Клязьма	50	0	2	0	0	0	0	0	0

Самыми массовыми видами грызунов в городских парках Москвы являются полевая и лесная мыши, рыжая полевка. В некоторых парках (Нескучный сад, Останкино, Лосиный остров), за время отловов, была встречена только полевая мышь. Также в парках Москвы – на территории ГБС, Терлецкого лесопарка, Битцы и Филатовом Луге встречается обыкновенная бурозубка.

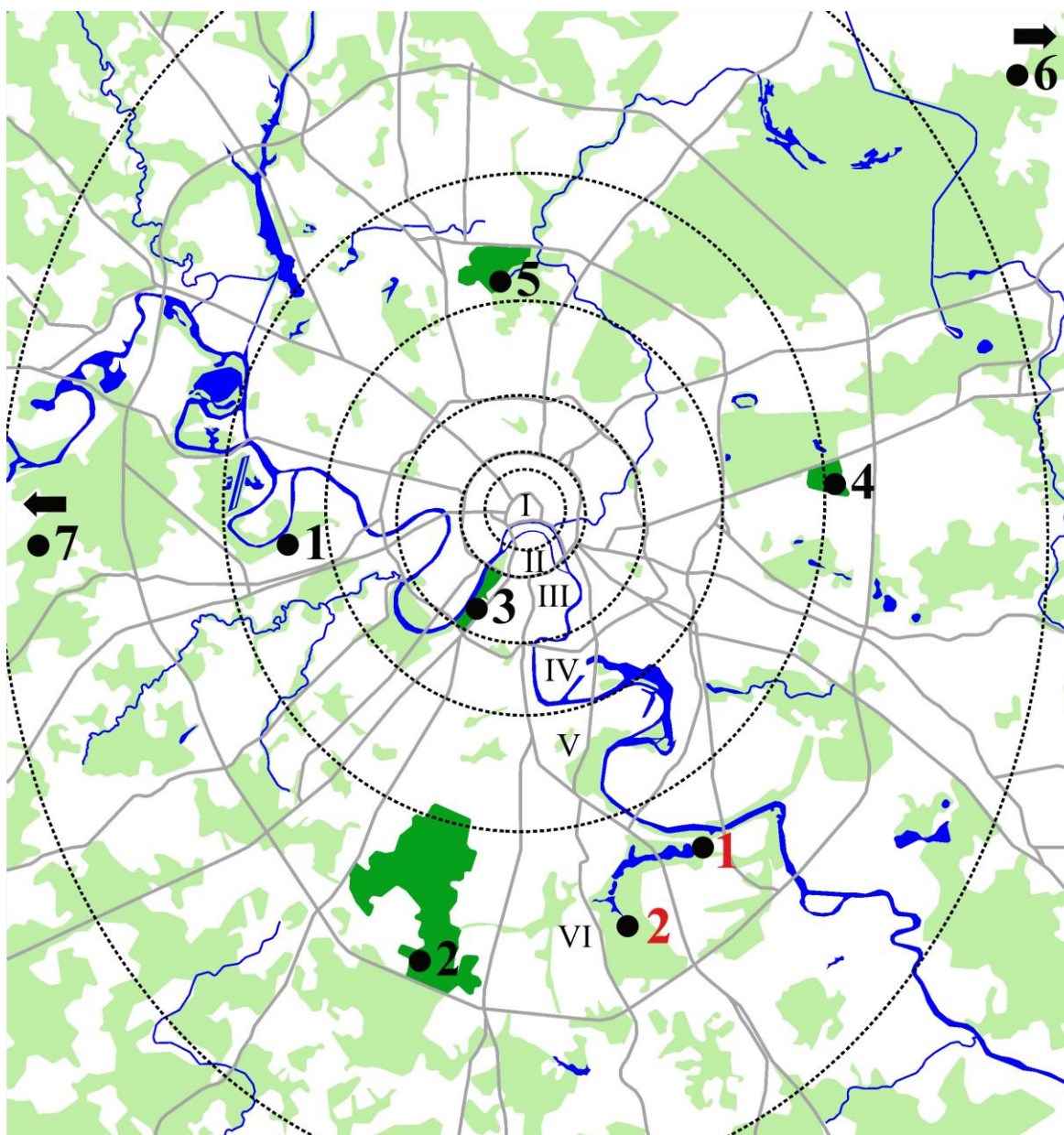


Рисунок 2. Места отловов полевых мышей в пяти исследованных парках г. Москвы: 1 – Филевский парк, 2 – Битцевский лесопарк, 3 – Нескучный сад, 4 – Терлецкий парк, 5 – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, 6 – Научно-экспериментальная база «Черноголовка», 7 – Звенигородская биостанция МГУ.

Места отловов обыкновенного хомяка отмечены красными цифрами: 1 – Борисовские пруды; 2 – р. Язвенка (Царицино)

Таблица 2. Сведения об образцах тканей грызунов, задачах и методах исследований

Задача	Метод	Место	Выборка
Полевая мышь (<i>Apodemus agrarius</i>)			
Генетическое разнообразие по материнским линиям	мтДНК – cytb, D-петля	Москва, Черноголовка	$n=75$
Генетические дистанции между группировками	Микросателлиты (12 локусов)	Москва, Черноголовка, Звенигород,	$n=82$
Потенциальная устойчивость к паразитарной нагрузке	МНС (экзон 2 гена DRB)	Москва	$n=60$
Зараженность паразитами	Определение количества и видового состава гельминтов в ЖКТ	Москва, Черноголовка	$n=75$
Обыкновенный хомяк (<i>Cricetus cricetus</i>)			
Генетическое разнообразие по материнским линиям	мтДНК – cytb, D-петля	Москва, Симферополь, Рязань, Тула, с. Павловское (Владимирская обл.)	$n=27$
Генетические дистанции между группировками	Микросателлиты (10 локусов)	Москва, Симферополь, Кисловодск, Астана	$n=115$
Потенциальная устойчивость к паразитарной нагрузке	МНС (экзон 2 гена DRB)	Симферополь, весь ареал вида в России (Алтай, Кавказ, Западная Сибирь, Центральная, Западная Россия)	$n=84$

В Москве сбор материала проходил в период с 2009 по 2024 год включительно. В мае 2024 года были проведены пешие визуальные обследования участков береговой зоны реки Язвенка (площадка «Орехово»). Два или три исследователя перемещались челноком, отмечая выходы жилых нор хомяка и координаты каждого выхода с помощью GPS. Выходы, находящиеся менее чем в 1

метре друг от друга, учитывали как одну нору. Помимо обследования, в местах с наибольшей концентрацией нор проводили отловы животных.

Для отлова использовали сетчатые живоловушки размером 40×12×12 см, которые устанавливали вечером возле нор и проверяли утром после рассвета, закрывая или снимая их. В качестве приманки применялись свежие корнеплоды и фрукты (морковь, свекла, яблоки), смоченные нерафинированным подсолнечным маслом. Для маскировки ловушки накрывали травой, чтобы избежать их обнаружения людьми и гуляющими в этих местах собаками. Всего было отработано 30 ловушко-ночей, в результате чего поймали 5 особей обыкновенного хомяка. Дополнительно были найдены 2 мёртвых животных, предположительно погибших из-за собак.

Пойманных животных взвешивали с помощью электронных весов с точностью до 1 г. Затем проводили стандартные зоологические измерения, определяли пол и репродуктивный статус. Небольшие образцы ушной раковины брали для последующего генетического анализа. Животных выпускали вечером в тот же день на место поимки. Образцы ткани всех особей, включая найденных мёртвыми, фиксировали в 96%-ном этаноле для дальнейшего генетического исследования.

Кроме того, для анализа использовали материал от 11 особей, отловленных и найденных в районе Борисовских прудов (площадка «Борисовские пруды») (табл. 2). Расстояние между исследуемыми площадками составляло примерно 6 км.

Процедура сбора биоматериала была одобрена биоэтической комиссией ИПЭЭ РАН (протокол № 226 от 04.03.2024).

В г. Симферополь места отловов представлены территорией городского парка им. Ю.А. Гагарина и Ботанического сада им. Н.В. Багрова. В парке представлены как декоративные деревья и кустарники, так и характерные для региона виды: крымские сосны, ели, платаны, акации, буки. Плоды этих растений обыкновенный хомяк нередко употребляет в пищу, нами были обнаружены многочисленные фрагменты плодов рядом с норами хомяков.

В пригороде места отловов представлены загородными дачными и сельскохозяйственными территориями, преимущественно открытыми пространствами или огородами частных хозяйств.

В качестве образцов были использованы фрагменты ткани уха или пальца, фиксированные в 96% этаноле. Образцы хранятся в генетической коллекции кабинета молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН.

Образцы из остальной части ареала были взяты из генетической коллекции, хранящейся в кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ РАН, и были ранее собраны в трёх популяциях, относящихся к трём филогруппам восточной части ареала вида: Северный Кавказ, Алтай и южной части центральной Восточно-Европейской равнины. Детальная информация о локалитетах приведена в Приложении 4.

3.2. Методика анализа мтДНК

В качестве маркера филогенетических линий полевой мыши использовали последовательность гена цитохрома b (cytb). Для амплификации данного гена применяли праймеры L14115 (5'-GACATGAAAAATCATCGTTG-3') и H15300 (5'-GTTTACAAGACCAGAGTAAT-3'), рекомендованные в работе Yasuda et al., 2005. Условия ПЦР были следующими: 94°C – 3 минуты; 2: 30 циклов по три стадии: 94°C – 45 секунд, 54°C – 1.5 минуты, 70°C – 2 минуты; последний этап: 70°C – 3 минуты.

В исследовании филогенетических линий обыкновенного хомяка использовали два локуса митохондриальной ДНК (мтДНК): контрольный регион (dLoop) и ген цитохрома b (cytb).

Полученные продукты ПЦР очищали методом переосаждения в этанол-ацетатном буфере с последующей промывкой 70% этанолом. Для визуализации применяли электрофорез в 1.5% агарозном геле с добавлением бромистого этидия. Очищенный ПЦР-продукт использовали как матрицу для проведения терминирующих реакций с набором реагентов BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, США) согласно инструкции производителя. Секвенирование

нуклеотидных последовательностей выполнялось на автоматическом анализаторе AB3500 (США). Для каждого образца секвенирование проводили в двух направлениях — с использованием прямого и обратного праймеров. Полученные последовательности совмещали и выравнивали в программе BioEdit v.7.0.1 (Hall et al., 2011) с последующей ручной корректировкой.

Для каждой городской выборки полевых мышей проанализировали по 8 образцов, а из выборки НЭБ «Черноголовка» — 6 образцов. Всего для 46 образцов были получены полные последовательности гена длиной 1140 п.н., выровненные по последовательности полного митохондриального генома полевой мыши из GenBank (KY851893.1). Уникальные последовательности (гаплотипы) зарегистрированы в базе данных GenBank (см. Приложения 1, 2).

3.3. Методика анализа микросателлитных локусов

Был исследован аллельный состав 12 микросателлитных локусов полевой мыши: SFM2, SFM5, SFM6, SFM7, SFM9 (согласно Wu et al., 2008; Gortat et al., 2015), MSAF22 (Ohnishi et al., 1998; Gortat et al., 2015), а также CAA2A, GTTF9A, CAGAD1A, GTTC4A, GTTD8S и TNF (Makova et al., 1998; Gortat et al., 2015).

Кроме того, был определён аллельный состав 10 микросателлитных локусов обыкновенного хомяка: Cсrm3, Cсrm4, Cсrm10, Cсrm11, Cсrm12, Cсrm13, Cсrm15, Cсrm17, Cсrm19, Cсrm20 (по Neumann et al., 2004).

При постановке ПЦР один из праймеров каждой пары был мечен флуоресцентным маркером (FAM, R6G, ROX либо TAMRA).

Аmplification проводили при одинаковых условиях для всех локусов: начальный этап – 94°C в течение 15 минут; затем 30 циклов по три стадии: 94°C – 30 секунд, 57°C – 3 минуты, 72°C – 1 минута; завершающий этап – 68°C в течение 15 минут.

Размерный состав полученных ПЦР-продуктов определяли методом капиллярного электрофореза на автоматическом анализаторе AB 3500 Thermo Fisher Scientific (Applied Biosystems), используя для стандартизации размерный стандарт GeneScan 500 LIZ Size Standard (Thermo Fisher Scientific). Для обработки

сигнала применяли программу GeneMapper v.4 от Thermo Fisher Scientific. Определение аллельного состава осуществлялось путём сопоставления полученных длин фрагментов с размерными классами, соответствующими ожидаемому мотиву локуса (во всех случаях — два нуклеотида).

Статистическую обработку данных, включающую оценку гаплотипического и нуклеотидного разнообразия, анализ различий между популяциями по индексу F_{ST} (на основе частот гаплотипов для мтДНК), оценку ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, а также корреляционный анализ между генетическими дистанциями и географическим расстоянием (тест Мантеля) для микросателлитных локусов, проводили с помощью программы Arlequin v.3.5 (Excoffier, Licher, 2010). Географические расстояния определяли через программу Google Earth как прямое расстояние между точками с координатами мест отлова. Показатели среднего числа аллелей, аллельное богатство (allelic richness, AR), коэффициент инбридинга (FIS) и распределение частот аллелей, отвечающее закону Харди-Вайнберга, рассчитывали с использованием программы Fstat v. 2.9.3 (Goudet, 2001).

Для построения медианной сети вариантов нуклеотидных последовательностей использовали программу NetWork v.4.6.1.6 (Bandelt et al., 1999) с методом Median Joining.

Оценку генетической структуры популяции полевой мыши проводили на основе анализа частот аллелей с помощью кластеризации, реализованной в программе Structure v. 2.3.4 (Pritchard et al., 2000). В анализе было выполнено 500 000 итераций основного этапа и 100 000 итераций отжига в 5 повторностях для каждой гипотезы ($K=1-8$). Результаты интерпретировали с помощью онлайн-сервиса StructureSelector (Li, Liu, 2018), учитывая изменения вероятностей при переходе между гипотезами с помощью показателя Delta K (Earl, von Holdt, 2011), основанного на методе Evanno (Evanno et al., 2005), а также исходя из наибольшего среднего значения логарифма вероятности ($\ln P(K)$) среди протестированных гипотез.

3.4. Методика анализа 2 экзона II гена DRB главного комплекса гистосовместимости

Для амплификации второго экзона гена DRB использовали праймеры, предложенные в работе (Smulders et al., 2003), предназначенные для обыкновенного хомяка: 5'-GAGTGTTCATTTCTACAACGGGA-3; 5'-CTCTCCGCGGCACAAAGGAA-3

Специфичность праймеров для полевой мыши была предварительно проверена путём секвенирования ПЦР-продуктов методом Сэнгера.

Определение нуклеотидных последовательностей отдельных аллелей осуществляли в «ООО Евроген Лаб.». Оборудование и подготовку библиотек выполняли согласно руководству «16S Metagenomic Sequencing Library Preparation» (Part # 15044223 Rev. B; Illumina). После получения ампликонов библиотеки были очищены и эквимольно смешаны с помощью набора SequelPrep™ Normalization Plate Kit (ThermoFisher, Cat # A10510-01). Качество полученных пул библиотек контролировали с помощью системы Fragment Analyzer.

Пул библиотек секвенировали на платформе Illumina NovaSeq 6000 с использованием реактивов S4 NovaSeq 6000. Parameters: длина чтений — 250 парных п.н., всего — 500 циклов. В качестве контроля качества секвенирования использовали библиотеку фага PhiX. Файлы формата FASTQ получали при помощи программного обеспечения bcl2fastq v2.17.1.14 (Illumina).

При обработке данных в формате FASTQ с парными чтениями для каждого образца на первом этапе прямые и обратные чтения объединялись с помощью инструмента Bbmerge из пакета BBTools v38.87 (Bushnell et al., 2017) с использованием стандартных настроек. При этом из анализа исключались чтения, при слиянии которых обнаруживалось три или более несовпадений. Объединённые чтения затем выравнивались на референсную последовательность второго экзона гена DRB, известную для обыкновенного хомяка (аллель Crcr-DRB1*14, GenBank AJ490324, Smulders et al., 2003), с помощью программы Bowtie2 (Langmead, Salzberg, 2012) в режимах «local» и «no-mixed». Из

выравниваний отбирали только те чтения, длина которых была не менее 244 нуклеотидов (при длине референса 246 нуклеотидов, включая участки праймеров). Для дальнейшего анализа учитывались только образцы, из которых получено не менее 100 таких последовательностей.

В каждом наборе последовательностей для отдельного образца идентифицировали уникальные варианты (аллели) и подсчитывали их частоту встречаемости. Для последующего анализа отбирались варианты, соответствующие следующим критериям: 1. наличие не менее 25 повторностей (что составляет 5% для образца с минимальным числом копий); 2) доля не менее 4.5% от общего количества последовательностей данной особи; 3) доля не менее 10% от количества копий наиболее частого аллеля в этом образце.

На втором этапе для каждого образца наборы последовательностей, соответствующих ранее установленным критериям, очищали от участков праймеров и проверяли на наличие ошибок секвенирования и химер с помощью программы *usearch v11.0.667* (Edgar, 2010), используя команду *unoise3* с альфа-параметром = 2 (Edgar, 2016). Из последовательностей, успешно прошедших эту проверку (ZOTU), дополнительно исключали варианты, частота которых была ниже, чем у любого из признанных артефактов. Только последовательности, прошедшие все эти фильтры, считались достоверными аллелями.

Отобранные для дальнейшего анализа варианты последовательностей и их соответствующие аминокислотные последовательности проверяли на соответствие ожидаемому участку генома с помощью BLAST на сайте NCBI (<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov>).

Идентичность аллельных последовательностей, обнаруженных у разных особей, определяли с помощью онлайн-сервиса FaBox 1.61 (Villesen, 2007).

Для каждого парка оценивали число уникальных аллельных вариантов и соответствующих им аминокислотных последовательностей, а также количество аллелей в индивидуальных генотипах. Также отдельно проведена оценка для сайтов, отвечающих за связывание антигена (антигенсвязывающих участков), которые были определены на основе данных Брауна с соавторами (Brown et al.,

1993), аналогично методу, описанному в работе Ричмана и др. (Richman et al., 2003).

Для отмеченных вариантов аллелей и их аминокислотных последовательностей (без учета частоты встречаемости) оценивали внутригрупповые (по каждому парку) и межгрупповые (между парками) генетические расстояния с помощью программного обеспечения MEGA X (Kumar et al., 2018). Использовались модели p-distance (%) и Jones-Taylor-Thornton (JTT, %) (Jones et al., 1992; Kumar et al., 2018). Также рассчитывали соотношение несинонимичных к синонимичным заменам (dN/dS) по методу Nei-Gojobori с индексом Jukes-Cantor (Nei, Gojobori, 1986).

Из-за многокопийности гена не представлялось возможным определить индивидуальные генотипы и оценить число копий каждого аллеля в выборке. Вместо этого оценивали аллельное разнообразие и степень сходства популяций на основе частоты появления каждого аллеля у особей (incidence frequency data). Для этого использовали индекс концентрации Симпсона (SCI) в онлайн-сервисе SPADE R (Chao et al., 2016; Lighten et al., 2017) для оценки аллельного разнообразия, а также индекс сходства Морисита-Хорна (Morisita-Horn) для оценки степени схожести популяций, также в SPADE R.

Медианная сеть нуклеотидных последовательностей была построена с помощью программы Network v.10.2 (Bandelt et al., 1999).

3.5. Методы гельминтологического анализа желудочно-кишечного тракта

Отловленных животных подвергали стандартному зоологическому описанию, затем изымали желудочно-кишечный тракт. Первичный сбор гельминтов проводили сразу из кишечника в чашках Петри с физиологическим раствором, тщательно осматривая стенки кишечника. После этого для сбора оставшихся паразитов использовали метод смыва. Определение гельминтов мелких млекопитающих выполняли по морфологическим признакам с помощью специализированных определителей (Рыжиков и др., 1978; Аниканова и др., 2007).

Использован пакет программ Microsoft Excel и R 3.4.3. Все статистические модели гельминтологического исследования были проанализированы с использованием версии R 3.4.3 (The R Foundation for Statistical Computing, 2017; доступно на сайте www.R-project.org). Из-за большого количества нулей, обычно наблюдаемых в данных о численности кишечных гельминтов, для анализа численности каждого вида использовалась модель Пуассона со смешанными параметрами, учитывающая избыток нулей (Zero Inflated Poisson, ZIP), и R-пакет “pscl”. Разница в экстенсивности инвазии между типами биотопов была протестирована с использованием обобщенной линейной модели (GLM) с биномиальным распределением с использованием R-пакета «lme4». Статус инвазии был задан как независимая переменная, а тип биотопа, пол и вес хозяина как зависимая переменная.

ГЛАВА 4. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОЛЕВОЙ МЫШИ (*APODEMUS AGRARIUS*) В ГОРОДЕ МОСКВЕ

Для того, чтобы выявить особенности генетической структуры модельных видов грызунов была проведена оценка нейтрального генетического разнообразия с помощью митохондриальных и микросателлитных маркеров и адаптивного генетического разнообразия с помощью анализа разнообразия генов главного комплекса гистосовместимости (2 экзон гена DRB).

4.1. Распределение материнских линий полевой мыши в Москве и Подмоскowie

При оценке гаплотипического разнообразия у всех отловленных полевых мышей в Москве было выявлено десять гаплотипов гена *cytb*. Еще два обнаружены в районе НЭБ «Черноголовка». Минимальное расстояние между гаплотипами составляло одну нуклеотидную замену, а максимальное — семь. В местных выборках количество гаплотипов варьировало от двух (в Филевском и Терлецком парках) до пяти (в Битцевском лесопарке). Наименьшее число гаплотипов и самые низкие показатели индекса гаплотипического разнообразия наблюдались в Филевском и Терлецком парках, в то время как в Битцевском лесопарке значения были самыми высокими (табл. 3).

Таблица 3. Разнообразие гаплотипов гена *cytb* в исследованных выборках полевых мышей из разных парков города Москвы и НЭБ «Черноголовка»

Выборка	Число особей (n)	Число гаплотипов (h)	Гаплотипическое разнообразие (H)	Нуклеотидное разнообразие (π, %)
Филевский парк	8	2	0.571	0.19
Битцевский лесопарк	8	5	0.893	0.22
Нескучный сад	8	4	0.750	0.11
Терлецкий парк	8	2	0.571	0.25
ГБС	8	4	0.750	0.29
НЭБ «Черноголовка»	6	3	0.733	0.17

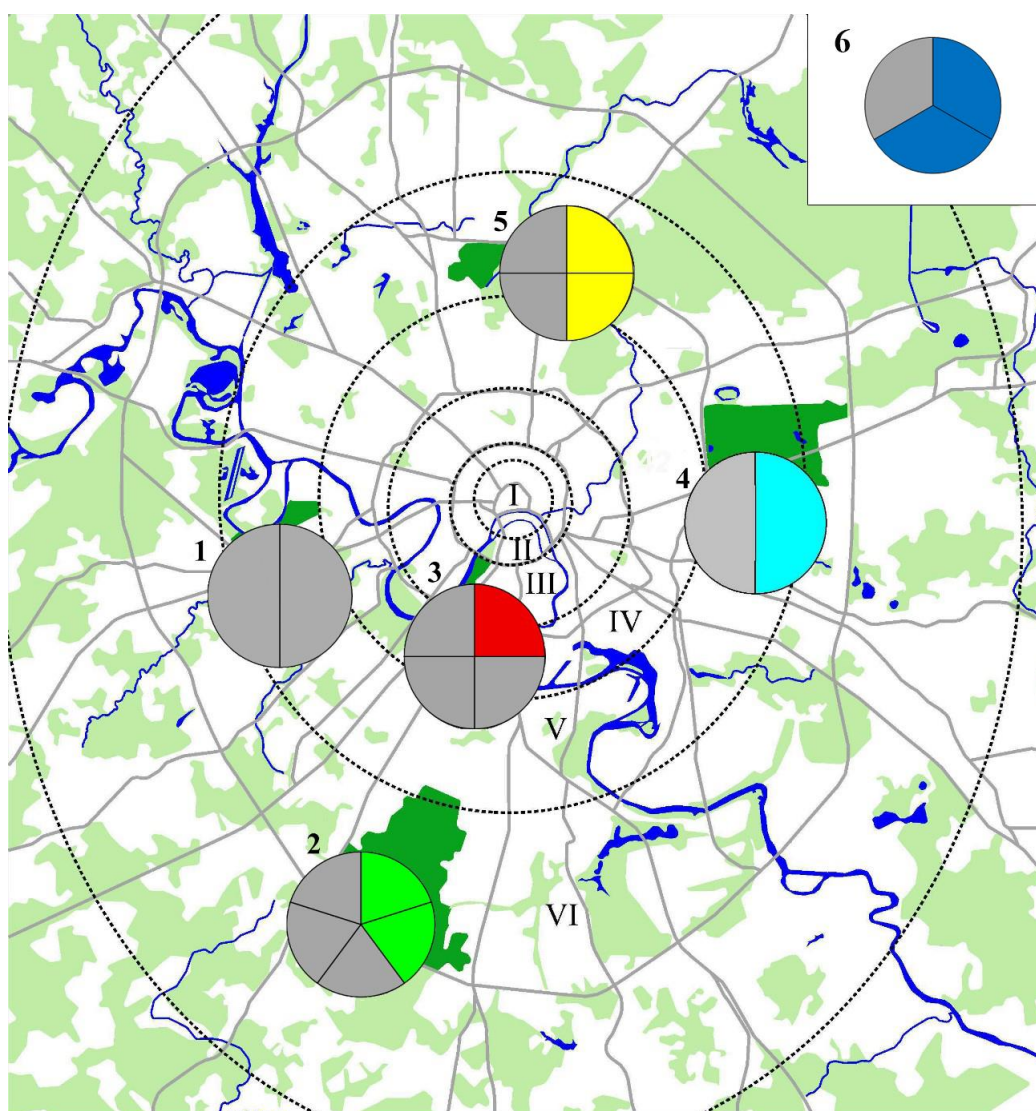


Рисунок 3. Гаплотипы полевых мышей в пяти исследованных парках г. Москвы и одной загородной территории: 1 – Филевский парк, 2 – Битцевский лесопарк, 3 – Нескучный сад, 4 – Терлецкий парк, 5 - Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, 6 – НЭБ «Черноголовка». В круговых диаграммах показано количество секторов соответствующих числу обнаруженных гаплотипов. Цветные сектора обозначают уникальные для данного парка гаплотипы, серым цветом обозначены общие гаплотипы для нескольких парков. Римскими цифрами обозначены зоны урбанизации (по Тихоновой и др., 2012).

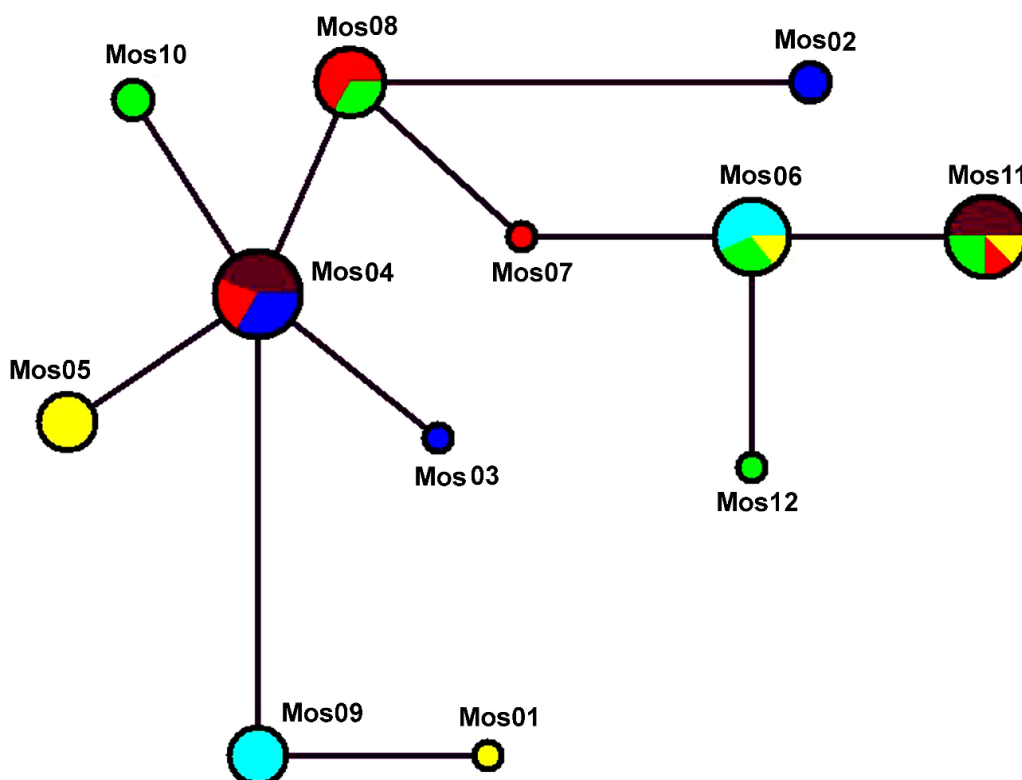


Рисунок 4. Медианная сеть гаплотипов гена *cytb*, отмеченных в исследованных популяциях полевой мыши в г. Москва: размеры кружков соответствует числу гаплотипов, встреченных в выборке; минимальное расстояние между кругами соответствует одной нуклеотидной замене; красный цвет обозначает гаплотипы из Нескучного сада, зеленый – Битцевского лесопарка, голубой – Терлецкого парка, желтый – Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина, фиолетовый – Филевского парка, синим – гаплотипы НЭБ Черноголовка.

В Терлецком парке и Нескучном саду зафиксировано по одному уникальному гаплотипу, тогда как в Битцевском лесопарке и ГБС — по два. В Филевском парке уникальных гаплотипов не обнаружено (рис. 3, 4). Помимо уникальных, встречались четыре распространенных гаплотипа, которые были выявлены в нескольких парках и на территории НЭБ «Черноголовка». Самым широко распространенным оказался гаплотип Mos 11, найденный в четырех парках (Битцевском лесопарке, Нескучном саду, Филевском парке и ГБС). Гаплотип Mos 06 также встречался в трех парках (Битцевский, ГБС и Терлецкий). Гаплотип Mos 04, расположенный в центре сети гаплотипов, был найден в Нескучном саду, Филевском парке и на НЭБ «Черноголовка». Гаплотип Mos 08

обнаружен только в двух парках — в Нескучном саду и Битцевском лесопарке (рис. 3, 4).

Генетические дистанции, определяемые по индексу F_{ST} , основанному на частоте встречаемости различных гаплотипов, между выборками колебались от 4% до 43%, при этом не обнаружена явная связь с расстояниями между точками ловли (табл. 4).

Таблица 4. Попарные генетические дистанции (F_{ST} , %, на основе частот встречаемости гаплотипов гена *cytb*) между выборками полевых мышей из разных парков г. Москвы и НЭБ «Черноголовка»

	Филевский парк	Битцевский лесопарк	Нескучный сад	Терлецкий парк	ГБС
Филевский парк	***				
Битцевский лесопарк	21.91 P=0.009	***			
Нескучный сад	18.68 P=0.126	4.41 P=0.252	***		
Терлецкий парк	42.85 P=0.000	16.32 P=0.045	33.92 P=0.000	***	
ГБС	24.49 P=0.036	12.38 P=0.072	22.58 P=0.000	29.52 P=0.000	***
НЭБ «Черноголовка»	13.68 P=0.108	18.15 P=0.000	15.18 P=0.072	35.47 P=0.000	25.77 P=0.000

4.2. Разнообразие полевой мыши по микросателлитным маркерам

Показатели генетического разнообразия, определённые по анализу микросателлитных локусов, приведены в таблицах 5,6. Ни для одной из исследуемых выборок не обнаружено статистически значимых отличий значения F_{is} от нуля. Наиболее низкие уровни ожидаемой гетерозиготности, среднее число аллелей на локус и индекс аллельного богатства были зафиксированы в Нескучном саду и Терлецком парке. Доля уникальных аллелей (private) была

минимальной в Нескучном саду, а максимальной — в выборке из НЭБ «Черноголовка». Среди городских популяций наибольшие показатели по этим характеристикам наблюдались в Битцевском лесопарке и Терлецком парке. Кроме того, именно в Битцевском лесопарке были зафиксированы самые высокие значения аллельного богатства и ожидаемой гетерозиготности (табл. 5). В остальных городских популяциях гетерозиготность имела схожие показатели.

Таблица 5. Показатели генетического разнообразия городских популяций полевых мышей в разных парках Москвы и в Подмоскowie при оценке по 12 микросателлитным локусам

	Филе- вский парк	Битцевский лесопарк	Неску- чный сад	Терле- цкий парк	ГБС	НЭБ «Черного- ловка»	ЗБС
n	14	10	20	8	8	15	7
A	6.000	6.000	4.833	4.667	5.250	6.500	4.833
AR	4.488	4.906	3.768	4.250	4.676	4.792	4.580
pr., %	4.170	8.330	3.450	8.93	6.350	16.67	3.450
He	0.650	0.721	0.607	0.598	0.683	0.706	0.678
Fis	-0.042 (p=0.849)	0.101 (p=0.020)	0.055 (p=0.073)	0.016 (p=0.420)	0.011 (p=0.433)	0.019 (p=0.294)	- 0.037 (p=0.798)

Примечание. n — объем выборки, A — среднее число аллелей на локус, AR — показатель аллельного богатства (allelic richness), pr. — доля частных (отмеченных только в данной популяции) аллелей, He — ожидаемая гетерозиготность, Fis — коэффициент инбридинга с указанием вероятности соответствия полученного значения уравнению Харди-Вайнберга (критическому 5% уровню с учетом поправки Бонферрони соответствует величина 0.0006).

При оценке с помощью критерия F_{ST} было выявлено, что генетическая дистанция между Нескучным садом и другими городскими парками составляет от

8.05% до 10.7% (в среднем 9.3%), при этом географическое расстояние между ними не превышает 30 км. Уровень различий между всеми другими городскими популяциями варьирует в диапазоне от 4.3% до 9.1%, в среднем составляет 5.9%. При этом отсутствует связь между генетическими дистанциями и расположением парка в определённой части города (Тест Мантеля $rY1 = -0.501$, $P=0.906$). Отличия между двумя природными популяциями и городскими также находятся в этом диапазоне: для популяции НЭБ «Черноголовка» они составляют от 4.7% до 7.3%, в среднем 5.4% (без учета отличий от популяции из Нескучного сада), а для ЗБС МГУ — от 3.3% до 7.7%, в среднем 5.4% и 4.7% соответственно (табл. 6).

Таблица 6. F_{ST} -дистанции между исследованными городскими и сельскими популяциями полевых мышей

	Филе- вский парк	Битцевс- кий лесопар- к	Неску- чный сад	Терле- цкий парк	Бота- ничес- кий сад	НЭБ «Черно- головка»	ЗБС МГУ
Филе- вский парк	***						
Битце- вский лесопарк	0.0650 $P=0.000$	***					
Неску- чный сад	0.0915 $P=0.000$	0.1037 $P=0.000$	***				
Терлецкий парк	0.0906 $P=0.000$	0.0509 $P=0.000$	0.0931 $P=0.000$	***			
Ботани- ческий сад	0.0425 $P=0.000$	0.0461 $P=0.000$	0.0805 $P=0.000$	0.0575 $P=0.000$	***		
НЭБ «Черно-	0.0629	0.0695	0.1068	0.0730	0.0465	***	

головка»	P=0.00 0	P=0.000	P=0.00 0	P=0.000	P=0.00 0		
ЗБС МГУ	0.0774 P=0.00 0	0.0373 P=0.009 01	0.08336 P=0.00 0	0.03332 P=0.009 01	0.04080 P=0.00 901	0.04533 P=0.000	***

Анализ популяционной структуры методом кластеризации показал, что наибольшее значение показателя Delta K достигается при гипотезе K=2 (табл. 7). Это соответствует разделению всей выборки на две группы: популяцию Нескучного сада и всё остальное население полевых мышей, обитающих в московских парках и Подмосковье (рис. 5). Максимальное значение логарифма вероятности (Mean LnP(K)) зафиксировано при гипотезе K=4, что соответствует выделению среди других групп полевых мышей из Нескучного сада, Филевского парка и НЭБ «Черноголовка». При гипотезе K=6 заметна также некоторая степень обособленности мышей из Битцевского лесопарка. Однако дальнейшую дифференциацию в выборках Терлецкого парка, ГБС и ЗБС метод кластеризации не обнаружил.

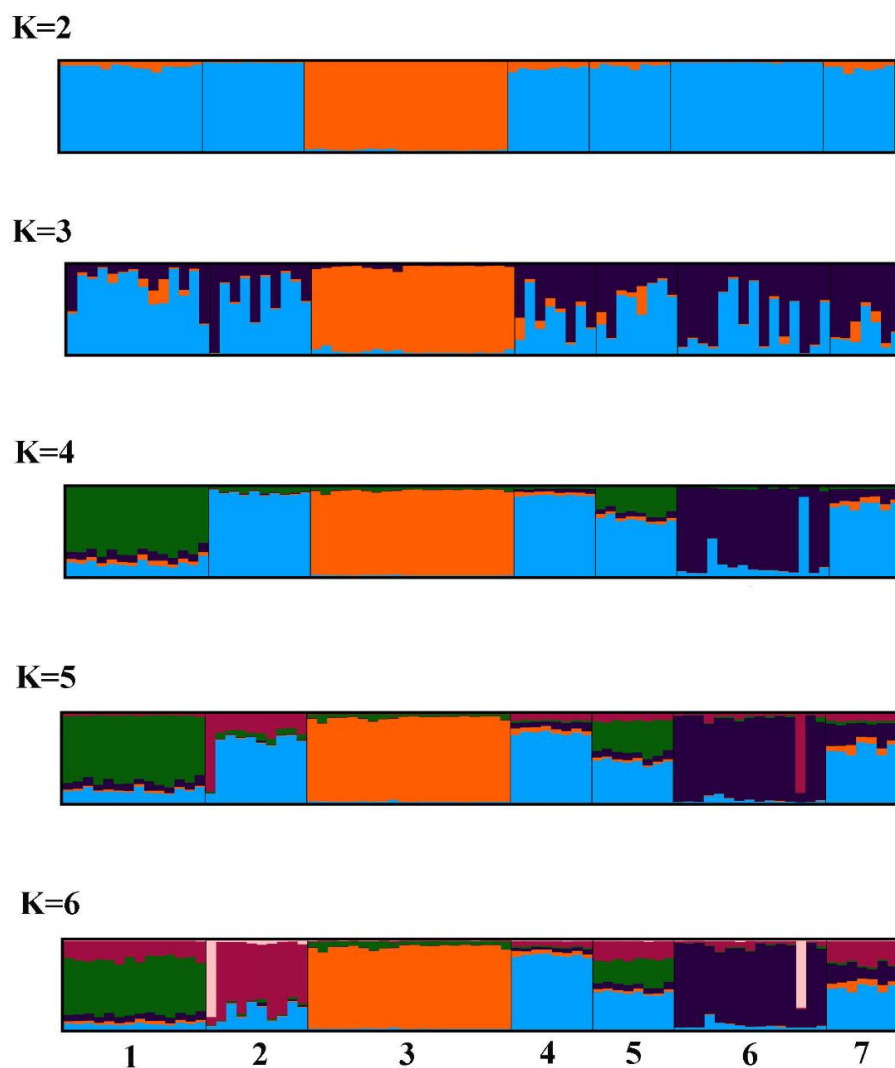


Рисунок 5. Структура популяций полевых мышей, построенная на основании анализа 12 микросателлитных маркеров в программе STRUCTURE. Цифры снизу соответствуют следующим популяциям полевых мышей: 1 – Филевский парк, 2 – Битцевский лесопарк, 3 – Нескучный сад, 4 – Терлецкий парк, 5 – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, 6 – НЭБ «Черноголовка», 7 – ЗБС МГУ.

Таблица 7. Результат оценки популяционной структуры при анализе обобщенной выборки методом кластеризации

K	1	2	3	4	5	6	7	8
Mean LnP(K)	-3348	-3197	-3185	-3169	-3299	-3495	-3565	-3478
Delta K	n/a	218	0.889	28.37	1.743	1.237	1.335	n/a

Наибольшее среднее значения показателей $\text{LnP}(K)$ и ΔK выделены жирным шрифтом (табл. 7).

4.3. Особенности разнообразия полевой мыши по адаптивным генам

Для оценки разнообразия популяции полевых мышей по адаптивным генам мы использовали гены главного комплекса гистосовместимости (экзон 2 гена DRB), которые в данном случае отражают потенциальную устойчивость к паразитарной нагрузке. Для всех 45 исследованных образцов были сформированы итоговые файлы, содержащие от 494 до 108 222 последовательностей, полученных путём объединения парных чтений, выравненных относительно референса и длиной не менее 244 нуклеотидов. После удаления участков с посадкой праймеров, аллели, соответствующие этим условиям, включали от одного до шести вариантов последовательностей в каждом образце. Все признанные валидными последовательности имели длину 201 нуклеотида, не содержали делеций или вставок, способных сдвигать рамку считывания, а также стоп-кодона. Все уникальные последовательности были занесены в базу данных GenBank NCBI (Приложение 1).

При проверке с помощью функции BLAST все полученные варианты были отнесены к гену DRB гистосовместимости класса II у грызунов. Было также выявлено значительное сходство нуклеотидных последовательностей обнаруженных аллелей с рядом известных последовательностей у рыжей полевки (*Clethrionomys (Myodes) glareolus*) (Migalska et al., 2022). Сравнивая участок нуклеотидной последовательности длиной 161 нуклеотида, общего для обоих исследований, десять отмеченных нами аллелей оказались идентичными последовательностям рыжих полевков: Apag-DRB01 = Apag-DRB03 = Mygl-DRB182 (GenBank OL440313), Apag-DRB02 = Apag-DRB23 = Mygl-DRB200 (OL440337); Apag-DRB04 = Mygl-DRB183:01 (OL440316); Apag-DRB09 = Mygl-DRB183:02 (OL440316); Apag-DRB11 = Mygl-DRB222 (OL440372); Apag-DRB14 = Mygl-DRB208 (OL440347); Apag-DRB17 = Mygl-DRB219 (OL440363), Apag-DRB19 = Mygl-DRB184 (OL440317).

Всего в четырех выборках полевых мышей из различных парков Москвы было выявлено 27 аллелей, соответствующих 24 вариантам белка. Некоторые аллели образовывали одинаковые аминокислотные последовательности: пары Aраg-DRB2 / Aраg-DRB23, Aраg-DRB4 / Aраg-DRB9 и Aраg-DRB10 / Aраg-DRB15 кодировали одинаковые последовательности. Число особей, несущих тот или иной аллель, приведено в таблице 8.

Количество аллелей в генотипе одного животного в исследуемых популяциях варьировало от одного до пяти, что свидетельствует о многокопийности гена DRB у полевых мышей.

Разнообразие аллелей в каждом парке, а также количество общих и уникальных аллелей, представлена в таблице 8. Из 27 аллелей, обнаруженных у полевых мышей из парков Москвы, пять (Aраg-DRB01 – Aраg-DRB05) присутствовали во всех четырех исследуемых популяциях, один (Aраg-DRB*12) — в трех, за исключением ГБС. Девять аллелей были обнаружены в двух популяциях, а 12 оказались уникальными для одной конкретной популяции (табл. 8).

Наиболее богатая разнообразием популяция — из Битцевского лесопарка, где выявлено 17 аллелей, в том числе пять уникальных, а также соответствующие аминокислотные последовательности (табл. 8, 9). При этом эта популяция характеризовалась минимальным средним числом аллелей у отдельного животного и, соответственно, максимально высоким разнообразием генотипов (минимальный показатель индекса концентрации). Показатель среднего числа вариантов антигенсвязывающего участка на особь в этой группе также был минимальным, а средняя количественная оценка аминокислотных последовательностей, соответствующих аллелям у одного животного, оказалась невысокой (самое низкое значение для этого показателя зафиксировано в выборке из ГБС).

Таблица 8. Разнообразие экзона 2 гена DRB у полевой мыши в четырех парках города Москвы

	Нескучный сад (III зона)	Терлецкий лесопарк (V зона)	ГБС (V зона)	Битцевский лесопарк (VI зона)
Размер выборки	19	8	8	10
Число отмеченных аллелей	13	13	10	17
Число отмеченных аминокислотных последовательностей	13	12	8	16
Количество аллелей в генотипе особи, диапазон	1–4	2–5	2–4	1–4
Количество аллелей в генотипе особи, среднее	2.78 ± 0.19	3.75 ± 0.34	2.75 ± 0.23	2.70 ± 0.28
Количество аминокислотных последовательностей на особь, диапазон	1–4	2–5	2–3	1–4
Количество аминокислотных последовательностей на особь, среднее	2.78 ± 0.19	3.50 ± 0.39	2.62 ± 0.17	2.70 ± 0.28
Индекс концентрации Симпсона (для аллелей)	0.106 ± 0.011	0.096 ± 0.014	0.119 ± 0.021	0.092 ± 0.027
Среднее расстояние между нуклеотидными последовательностями (p-distance, %)	12.04	12.44	11.38	12.43
Среднее расстояние между аминокислотными последовательностями (JTT, %)	28.79	28.64	29.37	29.17

dN/dS – полная последовательность анализируемого участка	5.357	3.93	2.318	3.89
Число отмеченных последовательностей антигенсвязывающего участка	13	11	8	17
Вариантов последовательности антигенсвязывающего участка на особь, диапазон	1–4	2–5	2–3	1–4
Вариантов последовательности антигенсвязывающего участка на особь, среднее	2.78 ± 0.19	3.75 ± 0.34	2.75 ± 0.23	2.70 ± 0.28

Что касается уровня разнообразия (степени генетической дистанции) для нуклеотидных последовательностей аллелей внутри популяций (внутригрупповые дистанции) значения варьировали от 11.38% до 12.44%, а для аминокислотных последовательностей соответствующих белков — от 28.64% до 29.37% (табл. 9). У популяций из парков с разной степенью урбанизации не было отмечено заметных тенденций в уровне этого разнообразия. При сравнении межгрупповых различий — уровня отличий нуклеотидных последовательностей между популяциями — можно заметить, что популяция Битцевского лесопарка демонстрирует немного более высокие отличия (12.1 – 12.2%) по сравнению с Терлецким парком и ГБС (11.4 – 11.7%) (табл. 9). Однако эта тенденция не проявляется при анализе различий между группами по аминокислотным последовательностям тех же аллелей.

Таблица 9. Средние генетические дистанции, отличающие полевых мышей из разных парков г. Москвы, на основании представленных в популяциях нуклеотидных (p-distance, %, под диагональю) и аминокислотных последовательностей (JTT, %, над диагональю) экзона 2 гена DRB

	Нескучный сад	Битцевский лесопарк	Терлецкий парк	ГБС
Нескучный сад	***	27.48	27.16	27.78
Битцевский лесопарк	11.67	***	27.75	28.36
Терлецкий парк	11.66	12.06	***	27.04
ГБС	11.72	12.24	11.45	***

Таблица 10. Индекс сходства Morisita-Horn, основанный на данных о числе особей, несущих одинаковые нуклеотидные (под диагональю) и аминокислотные (над диагональю) последовательностей экзона 2 гена DRB1 в популяциях полевой мыши парков г. Москвы

	Нескучный сад	Битцевский лесопарк	Терлецкий парк	ГБС
Нескучный сад	***	0.822	0.697	0.708
Битцевский лесопарк	0.814	***	0.492	0.492
Терлецкий парк	0.679	0.479	***	0.809
ГБС	0.834	0.425	0.774	***

Во всех исследованных популяциях количество несинонимичных замен в нуклеотидных последовательностях значительно превышало число синонимичных, что свидетельствует о возможном влиянии диверсифицирующего отбора (Bernatchez, Landry, 2003; Winternitz, Wares, 2013). Стоит отметить, что в

популяции Нескучного сада — единственной из четырех — отсутствовала нейтральная изменчивость: все обнаруженные там аллели кодировали уникальные аминокислотные последовательности, отличавшиеся своей особенностью антигенсвязывающего участка.

Анализ сходства между популяциями на основе числа особей, несущих одинаковые аминокислотные последовательности (по индексу Morisita-Horn), показал значительные отличия популяции Битцевского лесопарка от популяций Терлецкого парка и ГБС. Популяция Нескучного сада имела высокое сходство как с Битцевским лесопарком, так и с ГБС, а популяции Терлецкого парка и ГБС характеризовались достаточно высоким уровнем сходства между собой. Аналогичная оценка, основанная на распространенности вариантов белка, связанной с аллелями, также выявила существенные различия между популяцией Битцевского лесопарка и популяциями Терлецкого парка и ГБС, а также высокое сходство между популяциями Нескучного сада и Битцевского лесопарка с одной стороны и Терлецкого парка и ГБС с другой (табл. 10).

Медианные сети нуклеотидных и аминокислотных последовательностей, выявленных во всех исследуемых популяциях, представлены на рис. 6 и 7. В обоих случаях структура сети выражена слабо или отсутствует, однако наиболее распространённые (встреченные во всех парках) аллели и белковые варианты расположены по краям сети, то есть максимально удалены друг от друга. В то же время уникальные аллели, обнаруженные в Нескучном саду и Терлецком парке, находились ближе к центру сети.

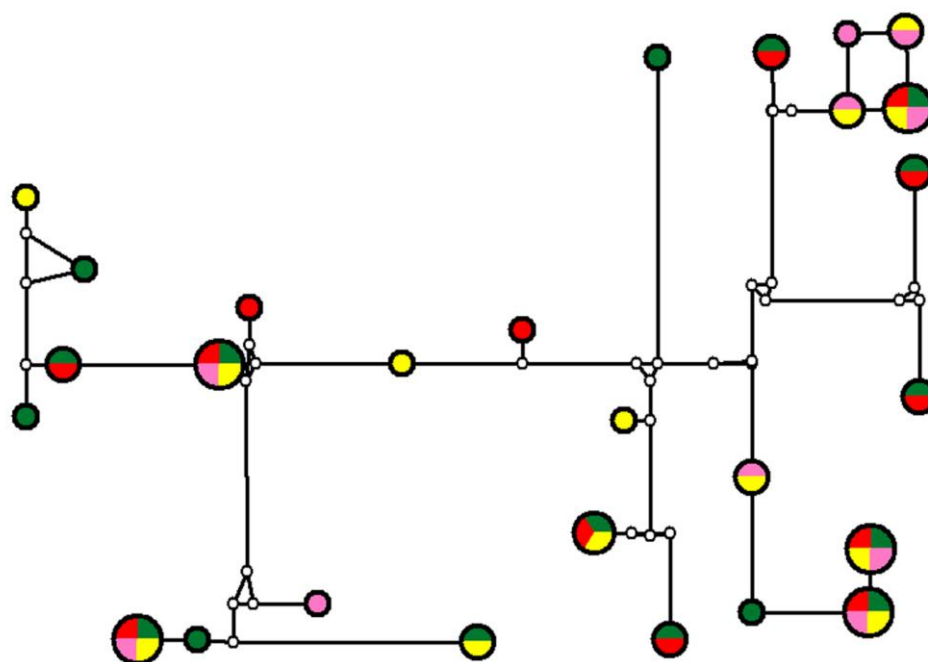


Рисунок 6. Медианная сеть аллелей 2 экзона гена DRB полевых мышей в четырех парках города Москвы. Красным цветом представлены аллели, обнаруженные в Нескучном саду, желтым – в Терлецком парке, розовым в Главном ботаническом саду им. Н.В. Цицина, зеленым в Битцевском лесопарке. Аллели, общие для двух парков представлены двумя цветами, общие для трех – тремя и для четырех – четырьмя.

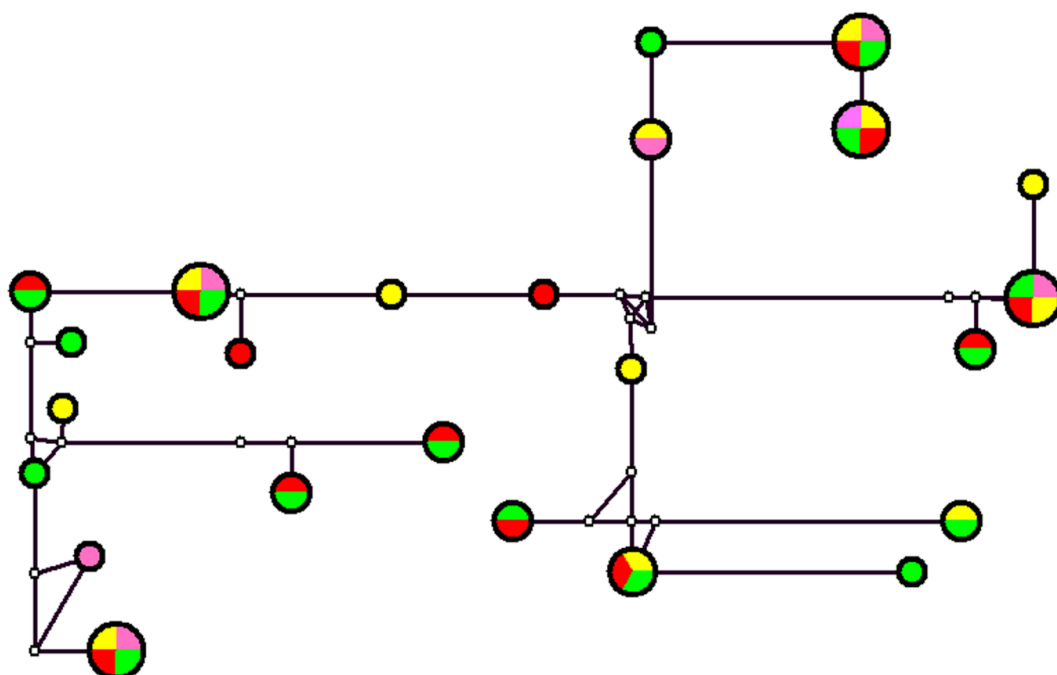


Рисунок 7. Медианная сеть аминокислотных последовательностей полевых мышей в четырех парках города Москвы. Цветовые обозначения – см. рис 6.

Таким образом, показано, что генетически наиболее обособленной является популяция полевой мыши из парка, расположенного ближе к центру города (Нескучный сад), представляющая собой отдельный кластер с пониженным уровнем генетического разнообразия. Уровень генетической дифференциации популяций, населяющих парки в других районах города выражен в значительно меньшей степени. Такая картина отличается от полученных нами результатов по анализу аллельного разнообразия экзона 2 гена DRB MHC, где наибольшее число аллелей, в том числе уникальных, было отмечено на наименее урбанизированной из исследованных территорий с многовидовым сообществом мелких млекопитающих (Битцевский лесопарк). Здесь также наблюдалось наибольшее разнообразие индивидуальных генотипов (индекс Симпсона) при относительно меньшем числе аллелей в генотипе особи. В трех других парках, расположенных в зонах с более высокой степенью урбанизации, число представленных в популяции аллелей и разнообразие индивидуальных генотипов было меньшим, но число аллелей, представленных в генотипе одной особи, большим.

Предполагается, что скорость накопления изменений по нейтральным генам значительно ниже, чем для генов, отвечающих за формирование адаптаций, например, к паразитарной нагрузке.

ГЛАВА 5. ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОБЫКНОВЕННОГО ХОМЯКА (*CRICETUS CRICETUS*) НА ТЕРРИТОРИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ УРБАНИЗАЦИИ

В задачу данного исследования входила оценка современного состояния генетической структуры вида в городе (по мтДНК и ядерным маркерам), его численности и связи городских популяций со смежными регионами, а также сравнение генетических характеристик московской популяции обыкновенного хомяка с аналогичными из других ранее обследованных нами городов – Астана, Кисловодск, Симферополь.

5.1. Особенности распределения гаплотипов мтДНК обыкновенного хомяка в Москве

У всех пойманных в Москве животных выявлены два митохондриальных гаплотипа участка *cytb* + *dLoop*: № KF271752 + KF271766 (48Mosc) и № KF271752 + KF271767 (32Mosc). Эти гаплотипы были ранее выделены в статье (Feoktistova et al., 2023). Первый гаплотип встречался у 17 из 18 проанализированных животных. Этот же гаплотип был обнаружен у двух из трёх животных, пойманных во Владимирской области, около поселка Павловское, а также у одной особи из Тулы (из четырех, пойманных в районе города). В Туле также были зафиксированы два уникальных гаплотипа этого участка мтДНК - № MK202457 + MK202473 (4333Tul) и № ON081942 + ON156589 (4544Tul) (рис. 8).

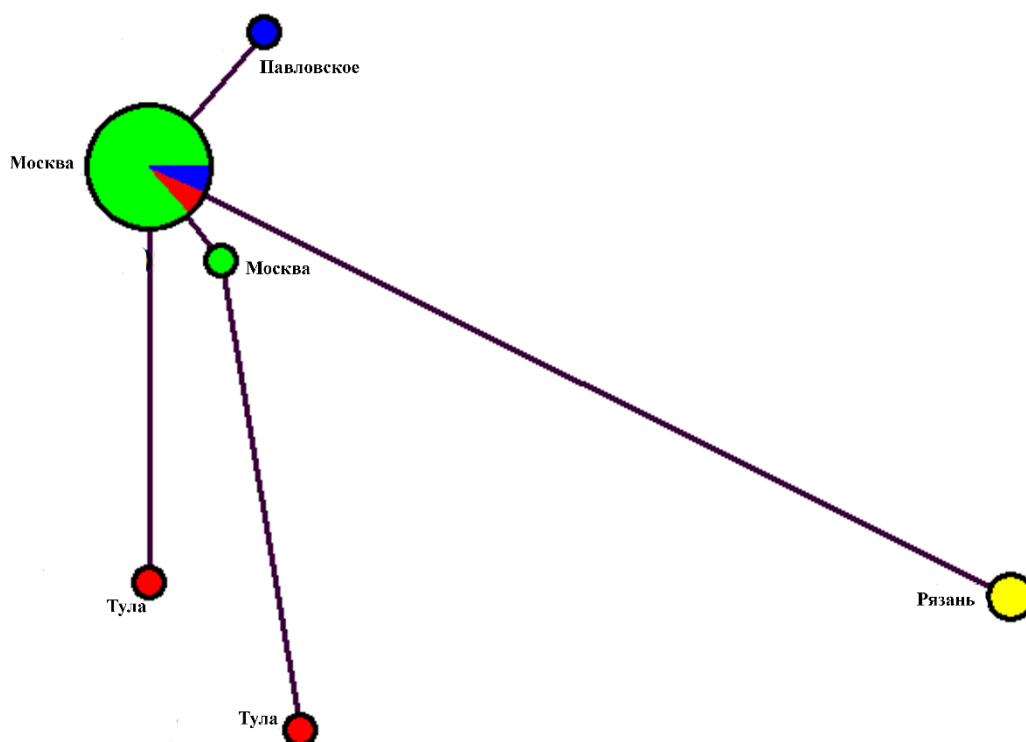


Рисунок 8. Медианная сеть гаплотипов обыкновенных хомяков, обитающих в Москве, Туле, Владимирской области (Павловское) и Рязани.

5.2. Разнообразие ядерных маркеров обыкновенного хомяка в Москве

Генетическая дистанция между выборками взрослых особей, взятых из поселения на реке Язвенка (Орехово) и с Борисовских прудов, разделённых 6 км, оказалась статистически значимой ($P = 0.0001$) и составляла ($F_{ST} = 14,6\%$). При этом среднее число аллелей на локус в каждой московской субпопуляции было немного ниже, чем в целом по городу (табл. 2): в субпопуляции «Борисовские пруды» — 2.37, а в «Орехово» — 2.28. Показатели генетического разнообразия в Москве, в сравнении с аналогичными данными для городских популяций других регионов, представлены в таблице 2. Эти показатели в Москве значительно ниже, чем в других исследованных городских популяциях (табл. 11).

Таблица 11. Показатели генетического разнообразия городских популяций разных регионов при оценке по 10 микросателлитным локусам

Показатель	Москва	Симферополь	Кисловодск	Астана
Объем выборки	18	28	57	12
Число аллелей в популяции	23	50	64	42
Индекс аллельного богатства (AR)	2.22	4.27	4.95	4.01
Наблюдаемая гетерозиготность (H_e)	0.42	0.50	0.63	0.58
Ожидаемая гетерозиготность (H_o)	0.43	0.68	0.72	0.64
Диапазон длин аллелей (среднее)	6.7	12.8	16.8	11.1
Коэффициент инбридинга (FIS)	0.023 ($p=0.4181$)	0.264 ($p=0.0000$)	0.120 ($p=0.0000$)	0.092 ($p=0.0645$)

Индекс аллельного богатства (AR) в московской популяции оказался примерно в 2 раза ниже, чем в городских популяциях трёх других регионов, а диапазон длин аллелей меньше в 1.7–2.5 раза (табл. 11). Один из исследованных локусов (Cсrm19) в московской популяции оказался мономорфным, чего не наблюдалось в популяциях других городов. В субпопуляции «Орехово» помимо Cсrm19 оказались мономорфными ещё два аллеля — Cсrm4 и Cсrm17, а в «Борисовские пруды» — Cсrm10. Также в московской популяции отмечается почти полное совпадение наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности (по закону Харди-Вайнберга), что проявляется в самом низком значении FIS. В противоположность этому, при анализе аллельных частот в объединённых

выборках хомяков из Кисловодска и Симферополя значения FIS были высокими (высоко достоверное отклонение от равновесия Харди-Вайнберга).

Наибольшая генетическая дистанция (RST) обнаружена между московской выборкой и всеми остальными городскими популяциями, варьируясь от 71.9% — с Кисловодском, до 79.4% — при сравнении с Астаной (табл. 12). При этом уровень различий между регионами не зависит от расстояния между ними. Различия в аллельном составе хомяков, живущих в Симферополе (Крым) и в Кисловодске (Северный Кавказ), а также в Кисловодске и Астане (Северный Казахстан), и Астане и Симферополе составляют от 10.5% до 17.2% — являются сходными (табл. 12). Материалы по г. Астане и г. Кисловодску были опубликованы ранее (Феоктистова и др, 2019).

Таблица 12. RST-дистанции между исследованными городскими популяциями

	Москва	Симферополь	Кисловодск
Москва	***		
Симферополь	0.7229	***	
Кисловодск	0.7199	0.1577	***
Астана	0.7935	0.1716	0.1045

Результаты анализа 114 образцов, взятых из всех четырёх городов, с использованием метода кластеризации представлены в таблице 13.

Таблица 13. Результат оценки кластеризации обобщенной выборки по модели NoAdmixture LOCPRIOR с использованием метода Evanno. Заголовки строк – см. текст. Наибольшие средние значения показателей LnP(K) и Delta K выделены шрифтом

К	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Mean LnP(K)	-3145	-2929	-2845	-2907	-2742	-2920	-2812	-2714	-2778
Delta	NA	1.729	2.725	0.575	6.859	1.196	0.044	1.812	NA

К		0	7	9	2	2	7	8	
----------	--	---	---	---	---	---	---	---	--

Максимальное изменение вероятности (ΔK) было зафиксировано при гипотезе $K=8$, что соответствует разделению выборки на следующие группы: одну объединённую популяцию Москвы, отдельную популяцию Астаны, три выделенные генетические группы в Симферополе и три в Кисловодске — рис. 9А. Наибольшее среднее значение логарифма вероятности ($\ln P(K)$) наблюдалось при гипотезе $K=11$, указывая на наличие четырёх обособленных групп в Симферополе и пяти в Кисловодске, тогда как группы из Москвы и Астаны при этом делении не выделялись — рис. 9В. При гипотезе $K=12$ дальнейшие отдельные кластеры не обнаруживались.

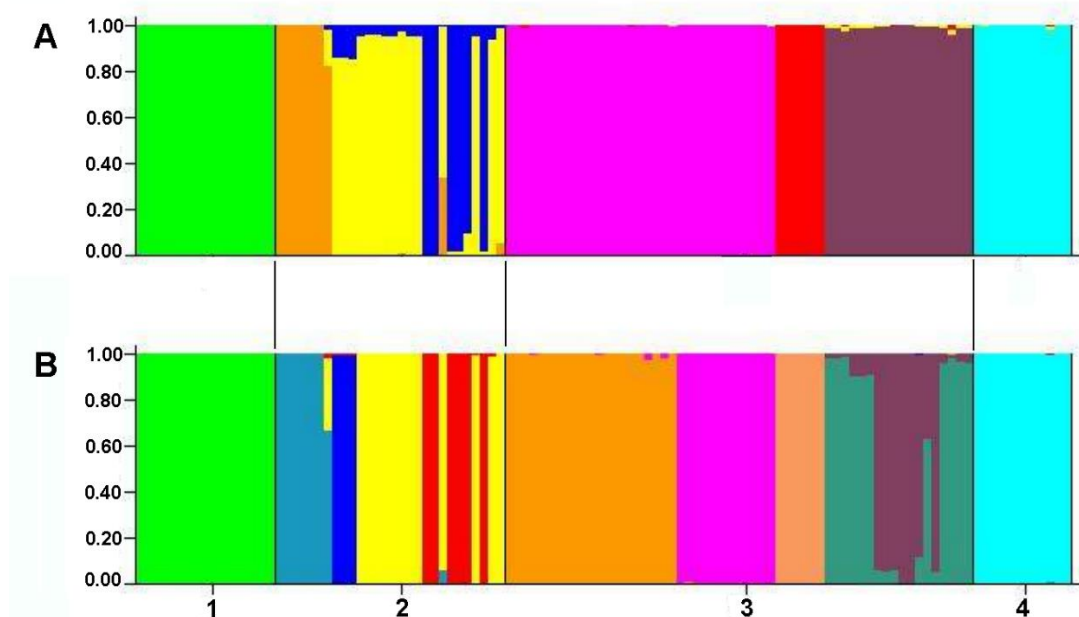


Рисунок 9. Варианты оценки вероятности отнесения особей четырех городских популяций к разным генетическим кластерам по результатам анализа в программе Structure с использованием модели No Admixture. А – для предположения о существовании 8 ($K=8$), В – для предположения о существовании 11 ($K=11$) генетических кластеров в объединенной выборке. Каждый столбец соответствует одному животному. Городские популяции: 1 – Москва, 2 – Симферополь, 3 – Кисловодск, 4 – Астана. По оси ординат – вероятность отнесения к кластеру.

Как уже было отмечено, за последние 50 лет московская популяция сократила свою численность и сохранилась только по руслу р. Язвенка и по берегам Борисовских прудов. Эти территории разделены расстоянием около 6 км. Обнаруженные генетические отличия между этими субпопуляциями составляют 14.6%. Разнообразие московских субпопуляций снижено как по митохондриальной ДНК (в городе присутствует всего два гаплотипа мтДНК (по участку ген цитохрома b + контрольный регион)), так и по микросателлитным маркерам. При анализе 10 локусов в Москве обнаружено 23 микросателлитных аллеля, что в два-три раза ниже, чем в городах Астана, Симферополь и Кисловодск. Генетический анализ московских субпопуляций обыкновенного хомяка подтверждает адекватность внесения этого вида в Красную книгу города Москвы.

5.3. Особенности распределения адаптивных маркеров (главного комплекса гистосовместимости) обыкновенного хомяка в Симферополе и в пригороде

Последствием снижения численности обыкновенного хомяка на всём ареале является уменьшение генетического разнообразия, что в свою очередь может привести к снижению устойчивости к патогенам, ухудшению репродуктивных показателей и так далее. Однако, например, г. Симферополе, вид сохраняет высокую численность. Городская среда может влиять на действующую на него патогенную нагрузку, и следовательно, отражаться на иммунном уровне. Мы проанализировали аллельное разнообразие экзона 2 гена DRB обыкновенного хомяка для оценки потенциальной устойчивости этого вида к повышенной паразитарной нагрузке в городской среде по сравнению с его естественным ареалом.

Результирующие файлы, содержащие от 53 до 2996 последовательностей нужной длины, были получены для 17 особей, пойманных в городе, и 19 из сельских популяций. Для каждого образца было выделено от 15 до 606 вариантов нуклеотидных последовательностей, из которых 1–4 соответствовали указанным требованиям. После удаления участков посадки праймеров все признанные

валидными последовательности имели длину 201 нуклеотида, не содержали делеций или вставок, которые могли бы сдвигать рамку считывания, а также не содержали стоп-кодонов. Всего в двух исследованных группах было зарегистрировано 25 вариантов (аллелей), последовательности которых внесены в базу данных GenBank NCBI (Приложение 2). При проверке с помощью функции BLAST для всех этих вариантов было подтверждено соответствие гену DRB1 МНС класса II у грызунов. Для 21 варианта максимальное сходство (от 91.1% до 99.4%) наблюдалось с 6 последовательностями, известными у *Cricetus cricetus* (AJ490311, AJ490314, AJ490316-317, AJ490319, AJ490320, AJ490322-323). Для 3 вариантов (Crcr-DRB25, Crcr-DRB26 и Crcr-DRB29 из городской популяции) было установлено сходство с последовательностью у *Apodemus flavicollis* (JQ858341 - от 93.3% до 93.8%), а для аллеля Crcr-DRB27 (городская популяция) — с последовательностью у *Rattus norvegicus* (AY626204 - 93.8%). Аналогичные результаты при использовании BLAST для аминокислотных последовательностей подтвердили их соответствие бета-цепи антигенов МНС класса II у грызунов (class II histocompatibility antigen, beta domain).

Между двумя исследованными популяциями были выявлены достоверные различия как по частоте встречаемости различных аллелей ($F_{st} = 0.0316$, $p = 0.022$), так и по степени различий в нуклеотидных последовательностях ($\Phi_{st} = 0.09027$, $p = 0.0001$).

Количество аллелей, обнаруженных у одного животного, колебалось от 1 (что соответствует гомозиготности, что наблюдалось у большинства особей) до 4. Характеристика генетического разнообразия обеих выборок представлена в табл. 14. В целом, показатели разнообразия были значительно выше у городской популяции по сравнению с сельской.

Распределение аллелей по популяциям показано на рис. 10. В загородной популяции частота одного из аллелей (Crcr-DRB15), встречавшегося у 47.4% особей, значительно превосходила остальные, каждый из которых встречался не более чем у 15.8% особей. Другие аллели (Crcr-DRB16, Crcr-DRB17 и Crcr-DRB19) были обнаружены у меньшей части особей, и остальные имели ещё

меньшую частоту (рис. 10). В городской популяции подобного доминирования какого-либо одного аллеля не наблюдалось. Максимальная частота (23.5% особей) была за аллелем Crcr-DRB19. Также три аллеля — Crcr-DRB15, Crcr-DRB25 и Crcr-DRB26 — встречались у 17.6% особей каждый. В среднем, каждый аллель был обнаружен у примерно 7.5% особей в городской и у 5.7% — в сельской популяции.

Большинство аллелей — 73.7% в городской и 54.5% в сельской популяциях — были уникальны для каждой из них. Только пять из обнаруженных в нашем исследовании аллелей (20% от общего числа) встречались в обеих популяциях (рис. 11). Из них два (Crcr-DRB15 и Crcr-DRB19) относились к числу относительно часто встречающихся в обеих популяциях, а остальные три были обнаружены либо в обеих популяциях, либо у 1–2 особей в одной из них.

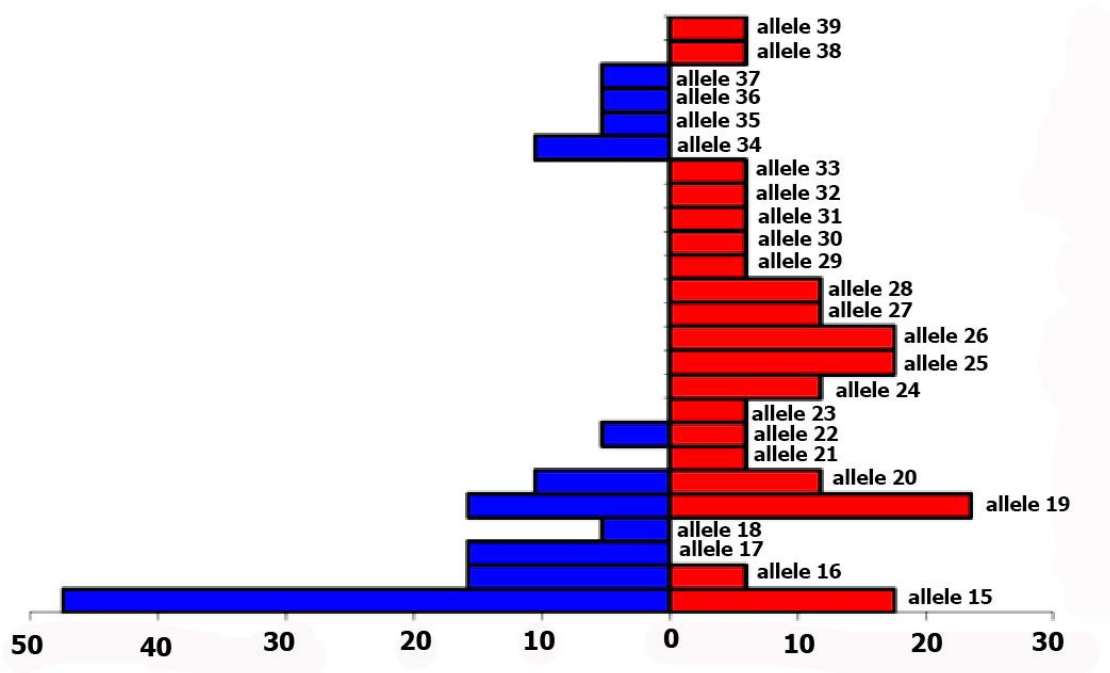


Рисунок 10. Доля особей (в %%) в городской (справа, черный цвет) и в сельской (белый цвет) популяциях, у которых был отмечен тот или иной аллель

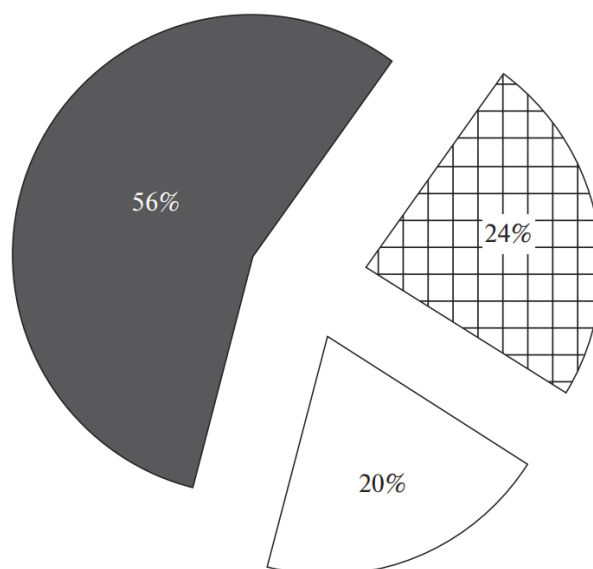


Рисунок 11. Соотношение числа общих и уникальных аллелей МНС в обобщенной выборке города и пригорода. Доля суммарного числа аллелей, встреченных только в городской обозначена серым цветом, только в сельской – штриховкой, встреченных в обеих популяциях – белым цветом.

Медианная сеть последовательностей аллелей, обнаруженных в городской и сельской популяциях, изображена на рис. 12.

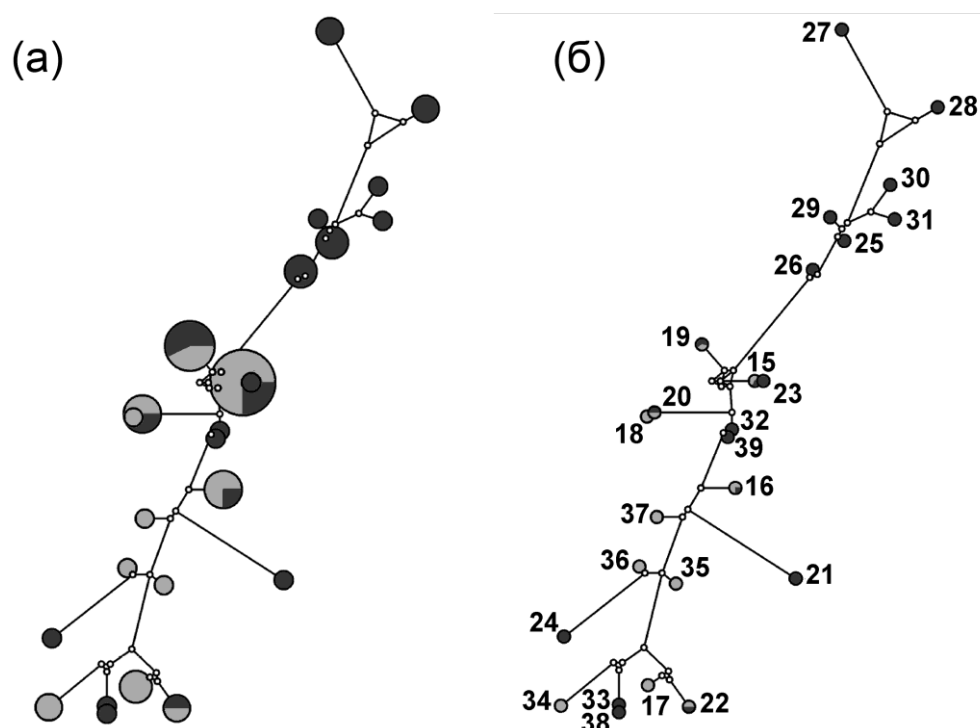


Рисунок 12. Медианная сеть отмеченных вариантов последовательностей экзона 2 гена DRB. Темная заливка – городская, светлая заливка – сельская популяция, белые кружки – медианные векторы. (а) – диаметр кружков пропорционален

встречаемости аллелей в обобщенной выборке, (б) – диаметр кружков одинаков. Числа соответствуют обозначениям аллелей, см. Приложение 2.

В центре сети расположены два из наиболее часто встречающихся аллелей, общих для обеих популяций. Еще два аллеля также находятся ближе к центру сети. Одна из двух ветвей включает аллели, встречающиеся либо только в городской, либо только в сельской популяции, а другая — уникальные варианты, зафиксированные лишь в городской популяции. Однако установить конкретные филогенетические связи между отдельными вариантами зачастую невозможно из-за большого количества неразрешимых узлов.

Большая часть нуклеотидных последовательностей (23 из 25) совпадали с исходными вариантами белка (рис. 13). Исключения составили два аллеля: Crcr-DRB*25, встречающийся только в городской популяции, кодирует ту же аминокислоту, что и аллель Crcr-DRB*15, присутствующий в обеих популяциях. Аллель Crcr-DRB*18, уникальный для сельской популяции, также кодирует ту же аминокислоту, что и Crcr-DRB*22, который фиксирован и в обеих популяциях. Следует отметить, что аллели Crcr-DRB*25 и Crcr-DRB*18 были обнаружены у всего одной особи каждый.

Число несинонимичных замен в последовательностях аллелей значительно превышало количество синонимичных как в каждой из исследованных выборок, так и в целом (табл. 15). При этом значение соотношения dN/dS было существенно выше в городской популяции по сравнению с сельской, как при анализе полных последовательностей секвенированных участков, так и только в антигенсвязывающих регионах.

В пределах кодируемых секвенированными участками экзона 2 гена DRB оказалось, что 19 из 67 аминокислотных остатков, предположительно, участвуют в связывании антигена (рис. 13).

Достоверное подтверждение гипотезы о воздействии балансирующего отбора было отмечено только для антигенсвязывающих регионов как в

объединенной выборке, так и в выборке из городской популяции, но не в сельской (табл. 15).

Таблица 14. Характеристика разнообразия исследованных выборок

	Городская популяция	Сельская популяция	Обобщенная выборка
Объем выборки (n)	17	19	36
Число отмеченных аллелей	19	11	25
Среднее число аллелей в генотипе особи	1.71	1.42	1.56
Доля особей с гомозиготным генотипом, %	47.15	79.0	61.1
Индекс гаплотипического разнообразия	0.961	0.866	0.932
Индекс нуклеотидного разнообразия, %	10.15	8.14	9.69

Таблица 15. Результаты оценки числа несинонимичных (dN) и синонимичных (dS) замен и результаты Z-теста на соответствие наблюдающихся разнообразия вариантов нуклеотидных последовательностей результату балансирующего отбора. Статистически достоверные значения выделены жирным шрифтом

	Полные последовательности секвенированных участков			Антигенсвязывающие регионы		
	Городская популяция	Сельская популяция	Обобщенная выборка	Городская популяция	Сельская популяция	Обобщенная выборка
dN	15.71	11.35	14.32	4.91	4.86	5.10
(S.E.)	(2.71)	(2.60)	(2.68)	(1.52)	(1.58)	(1.57)
dS	4.71	4.69	5.01	1.04	1.34	1.18
(S.E.)	(1.14)	(1.41)	(1.26)	(0.48)	(0.75)	(0.59)

dN / dS	3.335	2.422	2.861	4.736	3.62	4.311
Z	1.123	-0.094	0.5	2.109	0.961	1.791
p(Z)	0.132	1	0.309	0.019	0.169	0.038

	10	20	30	40	50	60
AY219812 Peerla	Q R V R Y L D R Y I	Y N R E E Y V R F D	S D V G E Y I A V T	E L G R P D A E Y W	N S Q K E I L E D R	R A S V D T F C R H
	-----**	-----**	-----**	-----**	-----**	-----**
Crcr-DRB*15	Q.N....	FR....	DF..QK	..E..V...F..		
Crcr-DRB*16	...LVV..F....	A....R...	DFM.Q.	..E..V...F..		
Crcr-DRB*17	...F.H..F....	G....R...	S...F....	...L..Q..E..Y...		
Crcr-DRB*18	E.H..H.Q..F...	FR....	L..Q..E..V...	LD..		
Crcr-DRB*19	...F.E..F....	...Q..I....R...	D.M.QT	..E..V...F..		
Crcr-DRB*20	E.H..H.Q..F...	FR....	L..Q..E..V...	LD..		
Crcr-DRB*21	...LVV..IV....	A....R...	L....L..QK	..E..V...F..		
Crcr-DRB*22	...F.H..F....	...GK....FR....	S...F....	...L..Q..E..Y...	LD..	
Crcr-DRB*23	Q.N....	FR....	DF..QK	..E..V...F..		
Crcr-DRB*24	E.H..H....	FR....	L....L..QK	..A..Y...F..		
Crcr-DRB*25	..M.L.V.L....	H....FR....	L....QM	..A.E.V...EGFD.		
Crcr-DRB*26	..M.F.....	FR....	QT	..A.E.V...EGFD.		
Crcr-DRB*27	...F.E...F....	...R....R....	...R...Y....	...D..RK	..A..Y...E.SDK	
Crcr-DRB*28	...LVV.W..S.G.N....	FR....	S....DF..QT	..A..Y...E.LDK		
Crcr-DRB*29	..M.L.V.L....	F....FR....	L....QM	..A.E.V...E.SD.		
Crcr-DRB*30	..M.L.N.L....	F....FR....	A..L....	FM.QK	..A.E.V...FD..	
Crcr-DRB*31	...L.....	FR....	L....FM.QM	..A.E.V...FD..		
Crcr-DRB*32	...F.E...A....	FR....	L..Q..E..V...	F..		
Crcr-DRB*33	...LVA.W....	F....FR....	S...F....	...L..QK	..E..Y...F..	
Crcr-DRB*38	...LVA.W....	F....FR....	S...F....	...L..QK	..E..Y...K..	
Crcr-DRB*39	...F.E..V....	...A....FR....	L..Q..E..V...	F..		
Crcr-DRB*34	...LVV..F....	R....S...F....	...D.M.QK	..E..V...F..		
Crcr-DRB*35	...F.H..F....	...Q..F....FR....	L..QK	..E..Y...F..		
Crcr-DRB*36	...F.H..F....	FR....	L..QK	..E..Y...F..		
Crcr-DRB*37	...FVV..F....	...GK.N....R....	L..QK	..E..V...F..		

Рисунок 13. Аминокислотные последовательности секвенированного участка экзона 2 гена DRB. В качестве референтной использована последовательность *Peromyscus ereimicus* (Richmond *et al.*, 2003). Одинаковые аминокислотные остатки обозначены точками. Предположительно антигенсвязывающие позиции указаны звездочками

Кроме того, было проведено сравнение полученных данных по аллельному разнообразию в г. Симферополе и его окрестностях с рядом загородных популяций на всём ареале вида (табл. 16) (Feoktistova *et al.*, 2025). Популяция из г. Симферополь превосходит популяции из других частей ареала вида по ключевым показателям: общему количеству аллелей, числу уникальных аллелей в

Таблица 16. Разнообразие последовательностей экзона 2 гена DRB в разных филогруппах и популяциях обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*)

	“C”	“A”	“E”	“Cr-E”	“U-E”	“N-hist”	“P”
Размер выборки	16	16	16	19	17	20	15
Число гомозиготных особей в популяции	0	1	7	15	8	8	3
Число уникальных аллелей в популяции	0	7	11	6	14	1	12
Общее количество аллелей	8	16	19	11	19	8	13
Число аминокислотных последовательностей	8	15	18	10	18	7	12
Число аллелей на особь, диапазон	2-4	1-6	1-6	1-4	1-4	1-2	1-2
Число аллелей на особь*	2.68 ± 0.14	3.00 ± 0.28	2.38 ± 0.39	1.42 ± 0.20	1.76 ± 0.28	1.60 ± 0.11	1.80 ± 0.10
Число аминокислотных последовательностей на особь, диапазон	2-4	1-5	1-6	1-4	1-4	1-2	1-2
Среднее число аминокислотных последовательностей на особь	2.68 ± 0.15	2.93 ± 0.24	2.38 ± 0.39	1.42 ± 0.20	1.71 ± 0.23	1.50 ± 0.11	1.73 ± 0.11
Индекс Симпсона**	0.20 ± 0.02	0.14 ± 0.02	0.07 ± 0.02	0.16 ± 0.04	0.07 ± 0.02	n/a	n/a
Среднее расстояние между нуклеотидными последовательностями (p-distance, %)	9.168	8.246	9.063	9.354	10.852	9.684	8.541
Среднее расстояние между аминокислотными последовательностями	16.547	15.232	16.566	16.916	22.854	19.063	16.171

(JTT, %)							
dN/dS	2.557	2.800	2.507	2.394	2.997	3.233	3.082
Общее число последовательностей антигенсвязывающего участка	8	12	17	8	17	7	12
Число последовательностей антигенсвязывающего участка на особь, диапазон	2-4	1-5	1-6	1-4	1-4	1-2	1-2
Среднее число последовательностей антигенсвязывающего участка на особь, диапазон	2.68 ± 0.15	2.93 ± 0.24	2.31 ± 0.54	1.42 ± 0.20	1.71 ± 0.23	1.50 ± 0.11	1.73 ± 0.11
Среднее расстояние между последовательностями антигенсвязывающего участка (p-distance, %)	13.659	13.557	13.287	13.534	12.642	13.701	12.520
dN/dS — антигенсвязывающий участок	3.419	3.072	3.680	3.523	4.597	4.206	4.214
Z, антигенсвязывающий участок	0.355	-0.003	0.605	0.377	1.664	0.885	1.015
p(Z), антигенсвязывающий участок	0.362	1.000	0.273	0.353	0.049	0.189	0.156

«N-hist» — «North» (музейные образцы); «P» — «Pannonia» (на основе данных, представленных в Smulders et al., 2003). Филогруппы и популяции: «A» — «Altai» (Алтай) «C» — «Caucasus» (Кавказ) «E» — «Europe» (Европа, без Крыма) «U-E» — г. Симферополь (филогруппа «E») «Cr-E» — сельские районы, окрестности г. Симферополя (филогруппа «E»)

* Здесь и далее указаны среднее значение и стандартная ошибка ($M \pm SE$).

** Основано на числе особей, несущих данный аллель.

Жирным шрифтом выделены максимальные значения для популяции в г. Симферополе.

популяции, а также в ней отмечена самая большая средняя дистанция между нуклеотидными (10.852) и аминокислотными последовательностями (22.854).

Исходя из того, что благополучие популяций оценивается по разнообразию аллелей и уровню различий между ними, как успешную можно оценить популяцию из Центральной России, относящуюся к филогруппе «Е». По ряду показателей её превосходит только популяция из урбоценоза в г. Симферополе, в которой отмечается не только максимальное разнообразие уникальных аллелей (14 уникальных аллелей) и соответствующих им вариантов белка, но и самая большая средняя дистанция между нуклеотидными (10.852) и аминокислотными последовательностями (22.854). Кроме того, только в городской популяции обнаружено достоверное влияние положительного отбора на разнообразие вариантов антигенсвязывающего участка в аллелях гена DRB (табл. 16).

Городская популяция на территории Крыма демонстрирует самые большие дистанции, как между аллелями, так и между соответствующими им аминокислотными последовательностями из всех исследованных популяций. Только для этой популяции показано влияние положительного отбора на разнообразие вариантов антигенсвязывающего участка. Полученные результаты позволяют предполагать, что устойчивость обыкновенных хомяков, обитающих в специфичных и разнообразных условиях городской среды, к различного рода патогенной нагрузке выше, чем в сельских популяциях.

ГЛАВА. 6. ПАРАЗИТАРНАЯ НАГРУЗКА НА ГЕМИСИНАНТРОПОВ В ГОРОДЕ МОСКВЕ

В рамках решения задачи 3, для оценки фактического уровня паразитарной нагрузки, мы исследовали видовой состав гельминтов и зараженность полевых мышей в г. Москве в сравнении с загородными территориями.

6.1. Видовой состав сообществ гельминтов в желудочно-кишечном тракте полевой мыши в городе Москве

В результате анализа желудочно-кишечного тракта мелких грызунов было выявлено 9 видов гельминтов: 4 вида нематод, 1 вид цестод и 1 вид трематод. Полевая мышь — доминирующий вид в отловах — оказалась заражена нематодами: *H. polygyrus*, *Heterakis spumosa* Schneider, 1866; цестодами *Skrjabinotaenia lobata* Baer, 1925; и трематодами *Plagiorchis* sp. Lühe, 1899. Лесная мышь была заражена нематодами: *H. polygyrus*, *H. spumosa* и *Mastophorus muris* Gmelin, 1790. Рыжая полевка — нематодами *Heligmosomoides mixtum* и *M. muris*. Серые полевки также заражены нематодами *H. mixtum* и *M. muris*. Общая экстенсивность и индекс обилия приведены в Приложении 4.

Экстенсивность или распространённость инвазии отражает число зараженных особей грызунов определенным видом гельминтов. В контрольной точке, на территории НЭБ Черноголовка, не было обнаружено особей с инвазиями.

Экстенсивность инвазии *H. polygyrus* достигает возможного максимума в сообществе лесопарка Битцы, снижается в зоне ГБС и минимальна в Нескучном саду (Рис.14).

Экстенсивность инвазии *H. spumosa* демонстрирует тенденцию к повышению от Битцы к Нескучному саду, но в зоне Измайловского парка есть значительный провал.

Тенденции экстенсивности инвазии трематодами (Trematoda) схожи с предыдущим, но в зоне Измайловского и Битцы отмечено не снижение численности трематод, а их полное выпадение из сообщества.

Для цестод наблюдается небольшой подъем зараженности в зоне ГБС и Битцы и небольшое снижение при переходе к сообществам Измайловского парка и Нескучного сада. При этом экстенсивность инвазии в этих парках приблизительно одинакова.

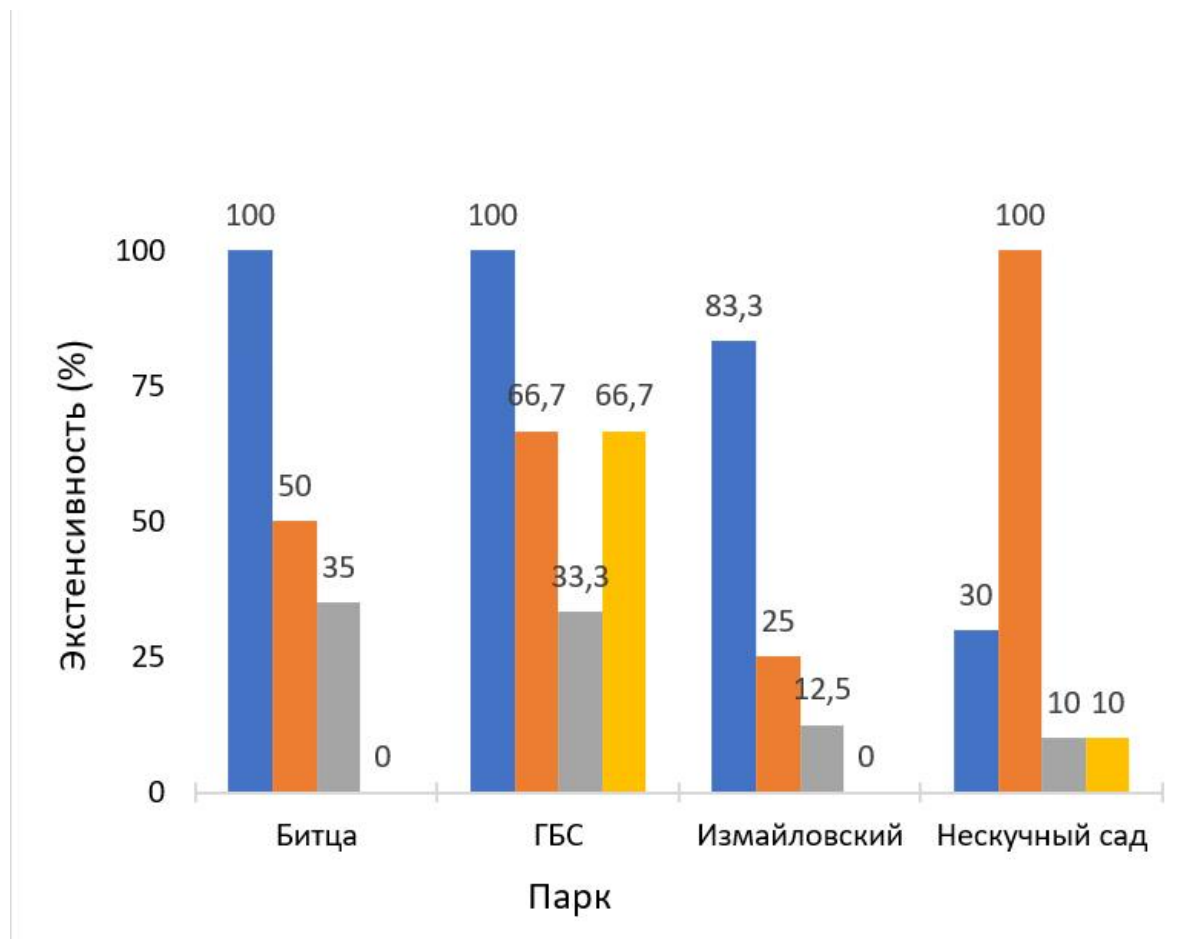


Рисунок 14. Экстенсивность (распространённость) инвазии гельминтами *A. agrarius*. Синим цветом показана экстенсивность инвазии для *H. polygyrus*, оранжевым – *H. spumosa*, серым – *Cestoda (S. lobata)*, жёлтым – *Trematoda (Plagiorchis sp.)*.

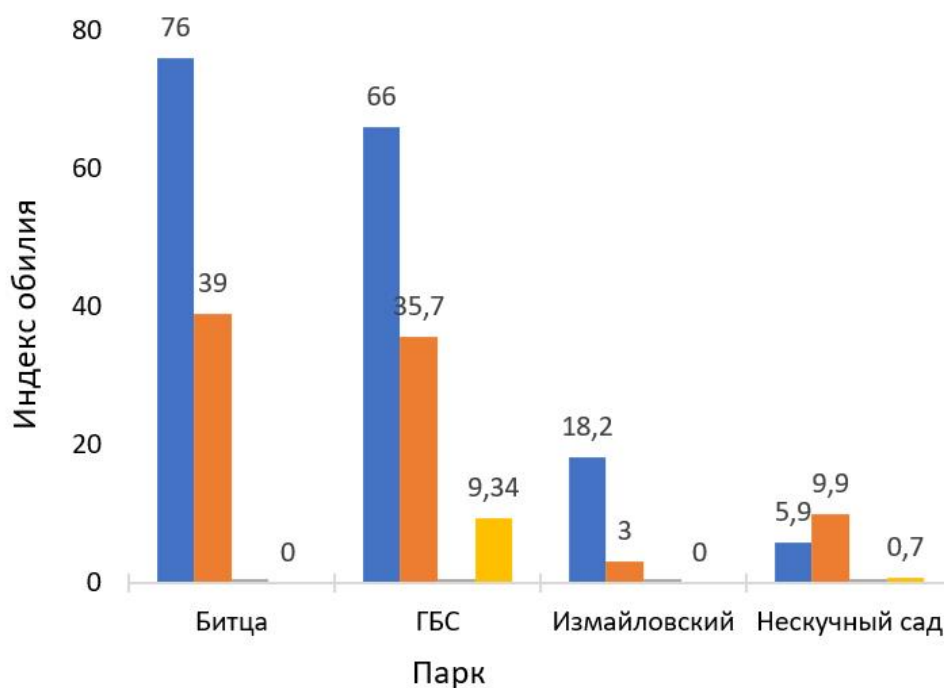


Рисунок 15. Индекс обилия (интенсивность инвазии) гельминтов *A. agrarius*. Синим цветом показана экстенсивность инвазии для *H. polygyrus*, оранжевым – *H. spumosa*, серым – Cestoda (*S. lobata*), жёлтым – Trematoda (*Plagiorchis* sp).

Индекс обилия (интенсивность инвазии) наиболее высок для всех таксономических групп гельминтов в сообществе Битцы и снижается в сообществах типа Измайловского парка и Нескучного сада. Значения индекса обилия для *H. polygyrus* наиболее высокие. Для *H. spumosa* значения ниже, но все еще значимы. Индекс обилия трематод практически одинаково незначителен во всех типах сообществ, несколько зараженных особей отмечены для ГБС (Рис. 15).

Индекс видового разнообразия Шеннона приблизительно одинаков для сообществ Битцы и Нескучного сада, в Нескучном саду незначительно ниже. В зоне Измайловского парка наблюдается выпадение трематод из сообщества. Общая динамика с учетом *H. polygyrus* и без него - схожа, но вклад *H. polygyrus* в сообществе Нескучного сада наиболее велик (Рис. 16).

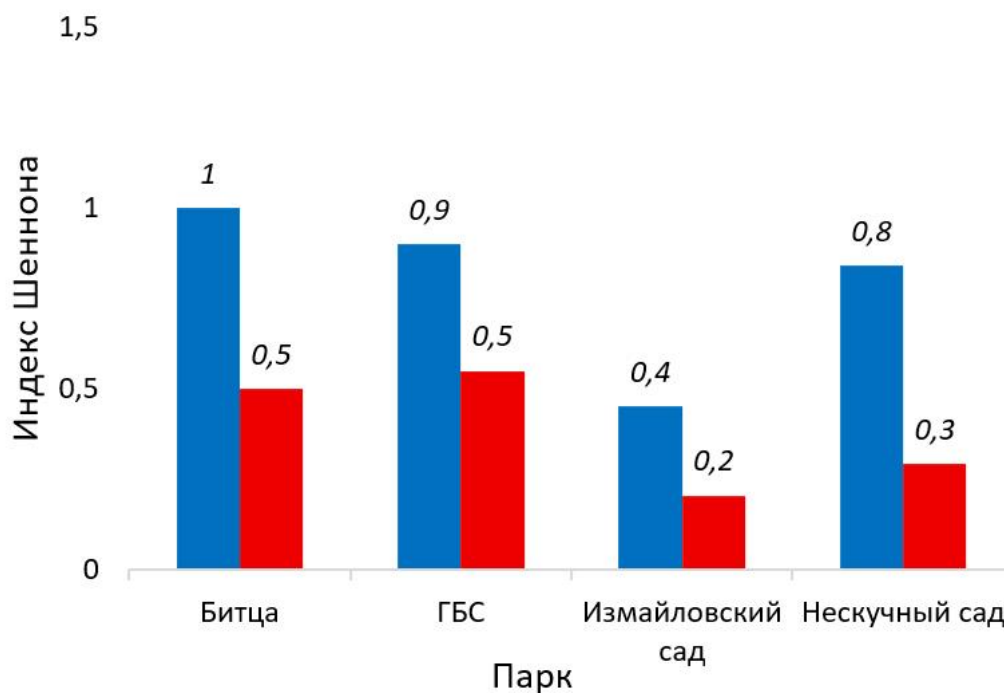


Рисунок 16. Индекс видового разнообразия Шеннона для сообществ гельминтов *A. agrarius*. Синим цветом обозначен индекс Шеннона для всех гельминтов, красным – исключая *H. polygyrus*.

6.2. Связь гельминтофауны полевой мыши в г. Москве с возрастом, полом и массой тела хозяина

Самцы полевой мыши нематодой *H. polygyrus* статистически значимо больше были заражены, чем самки. Но, при этом, в самцах численность *H. polygyrus* меньше. Молодые особи полевой мыши были заражены больше и имеют более высокую численность *H. polygyrus*. Вес тела хозяина отрицательно связан с шансом заражения, но, при этом, чем выше вес, тем больше число *H. polygyrus*.

Нематодой *H. spumosa* самцы были заражены больше и большим числом *H. spumosa*, чем самки. Молодые особи заражены меньше и меньшим числом *H. spumosa*. Вес тела хозяина отрицательно связан с шансом заражения, но положительно связан с численностью *H. spumosa*.

Самцы были больше заражены трематодами, чем самки, и они же имеют большую интенсивность инвазии трематод. Молодые особи были заражены

больше, но имели меньше паразитов. Вес тела отрицательно связан как с зараженностью, так и с интенсивностью инвазии трематодами.

Самцы полевой мыши меньше заражены цестодами, чем самки. Молодые особи заражены цестодами больше и имеют большую их численность. Вес тела полевой мыши отрицательно связан как с зараженностью, так и с интенсивностью инвазии цестодами.

Таким образом, было показано, что в лесопарке, который расположен на окраине города, отмечено наиболее высокое видовое разнообразие гельминтов, при этом в парках, расположенных к центру города, видовое разнообразие ниже, однако зараженность полевых мышей высокая. Более того, в центре отмечается смена доминирующего вида гельминтов.

ГЛАВА 7. ОБСУЖДЕНИЕ

7.1. Материнские линии и происхождение популяций в городах

Анализ распределения гаплотипов гена цитохрома *b* у полевых мышей из различных парков Москвы и Подмосковья показал, что из 12 выявленных гаплотипов ранее были известны только три (Koh et al., 2014; Yalkovskaya et al., 2022). Два из них широко распространены от Урала до Москвы, а один также встречается у мышей из Чехии. Все три, а также остальные девять обнаруженных гаплотипов, относятся к кладе 1, обитающей на территории от восточной Европы до Урала (Yalkovskaya et al., 2022). Максимальное генетическое расстояние между двумя гаплотипами, найденными в Москве, составляет семь нуклеотидных замен, что сопоставимо с дистанциями между гаплотипами данной клады, зарегистрированными на расстоянии свыше 3000 км друг от друга.

Гаплотипическое разнообразие, выявленное в городе, сопоставимо с таковым на обширной территории от Предуралья до Алтая (Yalkovskaya et al., 2022). Там, у 122 полевых мышей был обнаружен 41 гаплотип (то есть 0,34 гаплотипа на особь), тогда как в г. Москве у 40 грызунов выявлено 10 гаплотипов (около 0,25 гаплотипа на особь). Таким образом, в целом гаплотипическое разнообразие в городе остаётся высоким и соответствует таковому на значительной части ареала вида.

В городе, наибольшее гаплотипическое разнообразие отмечено в Битцевском лесопарке (рис. 3), который занимает краевое положение в городе и относится к VI зоне урбанизации. В других московских парках разнообразие оказалось ниже (рис. 3). В парках, расположенных на правом берегу Москвы-реки, обнаружено семь гаплотипов, на левом – пять, при этом лишь один гаплотип был общим для популяций с обеих сторон реки (рис. 4).

Отсутствие значительного снижения генетического разнообразия у местных популяций в Москве говорит о том, что они, вероятно, сформировались от особей, исторически обитавших в этом регионе до начала урбанизации. Такая ситуация отличается от наблюдаемой в Варшаве, где полевые мыши появились примерно

100 лет назад, и генетическая структура их городских популяций, вероятно, сформировалась под воздействием генетического дрейфа и ограниченной иммиграции (Gortat et al., 2013, 2015). Можно предполагать, что ожидаемое сокращения разнообразия за счет фрагментации в Москве либо не произошло, либо включились механизмы, противодействующие этому процессу.

Популяция обыкновенного хомяка в Москве, напротив, характеризуется снижением генетического разнообразия и уменьшением количества митохондриальных линий. Количество митохондриальных линий, обнаруженных в других городах, отражает разнообразие исходных особей, которые проникали в городскую территорию с момента её заселения этим видом. Так, в поселениях обыкновенного хомяка в Симферополе выявлены три митохондриальные линии, а в Кисловодске — пять (Феоктистова и др., 2016; Феоктистова и др., 2019). В популяции города Астана, сформировавшейся после «экологической катастрофы» — полного преобразования территории в ходе строительных работ (2004–2012 гг.), найден единственный митохондриальный гаплотип, что можно интерпретировать как эффект основателя (Феоктистова и др., 2020). В Москве обнаружены всего два митохондриальных гаплотипа один из которых встречен у одной особи.

Филогенетический анализ показал, что отмеченные в Москве гаплотипы входят в подгруппу E02, дивергенция которой ранее оценивалась в 11,7 тысяч лет назад (диапазон 22,6–4,0 тыс. лет; Feoktistova et al., 2023). Следовательно, хомяки этой гаплогруппы уже обитали на территории, где сейчас расположены такие города как Владимир, Москва и Тула задолго до начала голоцена. Низкое генетическое разнообразие московской популяции обыкновенного хомяка можно рассматривать как результат резкого сокращения численности вида вследствие серьезного увеличения антропогенной нагрузки и застройки подходящих для его обитания территорий.

7.2. Генетические дистанции в условиях городской фрагментации

Урбанизация, вероятно, значительно влияет на генетический дрейф, который вызывает случайные изменения в частотах аллелей между поколениями (Manel, Holderegger, 2013). Особенно выражен в небольших, изолированных популяциях, поэтому его эволюционное влияние внутри городов будет увеличиваться по мере сокращения размеров популяций или роста их изоляции в результате урбанизации. К таким сокращениям урбанизация приводит через потерю естественной среды обитания из-за фрагментации, эффект основателя и локальное исчезновение популяций вследствие деятельности человека (Evans et al., 2009). Всё это приводит как к потере генетического разнообразия внутри этих популяций, так и к увеличению их различия друг от друга и от родственных им загородных (LaPoint et al., 2015; Munshi-South et al., 2016). Виды с низкой способностью к расселению могут быть значительно больше подвержены потере генетического разнообразия из-за урбанизации. И напротив, животные, которые могут свободно распространяться и захватывать новые биотопы, такие как птицы (Unfried et al., 2013) и крупные млекопитающие (Blanchong et al., 2013), не испытывают таких потерь в той же степени.

Также различия между близкородственными видами может вызывать эффекты основателя, это зависит от времени, прошедшего с момента их заселения городских территорий. Так, например, желтогорлая мышь (*Apodemus flavicollis*) заселила Варшаву только в последние десятилетия и, следовательно, имеет более низкое генетическое разнообразие по сравнению с популяциями полевой мыши (*A. agrarius*), которая обитала в Варшаве уже более века (Gortat et al., 2017).

Обычно считается, что урбанизация оказывает изолирующий эффект для видов, что приводит к усилению генетического дрейфа внутри популяций и снижению потока генов между ними, это получило название «модель городской фрагментации» (Miles et al., 2018, 2019). Однако, урбанизация также может способствовать расселению, в городе есть элементы ландшафта, увеличивающие генный поток (например, зеленые коридоры), которые могут уравнивать частоты аллелей, повышать генетическое разнообразие внутри популяций или стирать

различия между ними, что называется «модель между городскими изолятами» (Miles et al., 2018, 2019). Так, например, популяция большой синицы (*Parus major*) в городских парках Барселоны демонстрирует больше генетического разнообразия, чем в близлежащих лесах (Björklund et al., 2010). Поток генов может сохранять генетическое разнообразие и снижать степень генетических дистанций между городскими популяциями, но также может замедлять или препятствовать специфическим городским адаптациям (Johnson, Munshi-South, 2017).

Таким образом, выделяется две модели выживания популяций в условиях урбоценозов: модель городской фрагментации — генетически изолированные группы с низким внутригрупповым разнообразием и значительным генетическим расхождением между ними; модель городской связанности — изолированные группы с высоким уровнем генетического разнообразия внутри каждой и минимальной родственной связью между особями.

Однако можно предположить существование промежуточной модели выживания популяций при дрейфе генов, при которой группы уже значительно выделены генетически, но внутри каждой из них сохраняется относительно высокое разнообразие. Этот сценарий можно наблюдать у популяций гемисинантропов в городских парках с относительно большой численностью, что было показано нами на популяциях полевых мышей в г. Москве и обыкновенном хомяке в г. Симферополь, ранее такая модель была показана на белоногих хомячках в парках г. Нью-Йорка (Harris et al., 2013; Harris, Munshi-South, 2017).

Так, анализ микросателлитных локусов полевой мыши в нашем исследовании показал, что наиболее изолированная популяция этого вида находится в Нескучном саду (III зона урбанизации). Исследование свидетельствует о более низких показателях генетического разнообразия в этой популяции по сравнению с популяциями других парков города. Территория обитания этой популяции расположена ближе всего к центру Москвы, в сильно застроенной части города. Парк ограничен многополосной автодорогой и Москвой-рекой. Следует также отметить, что обособление этой территории как

парковой зоны началось примерно 200 лет назад. Обнаруженная ситуация, сходна с таковой в центральной парковой зоне Варшавы, где также прослеживается выраженная генетическая обособленность полевой мыши (Gortat et al., 2013, 2015). Однако замечено, что уровень ожидаемой (H_E) гетерозиготности в популяции Нескучного сада выше, чем у популяции полевой мыши в Варшаве (0,607 против 0,475) (Gortat et al., 2013), что может свидетельствовать о достаточно благополучном состоянии этой изолированной городской популяции в Москве. Вероятно, численность и генетическое разнообразие этой популяции достаточны для формирования специфичных городских адаптаций, как было продемонстрировано на примере белоногих хомячков, обитающих в трех парках г. Нью-Йорка.

Популяция Битцевского лесопарка демонстрирует наибольшие показатели аллельного богатства и ожидаемой гетерозиготности. Кроме того, ранее проведенные исследования показали, что именно в этой популяции наблюдается самое высокое разнообразие генов главного комплекса гистосовместимости (Феоктистова и др., 2025).

Тенденция к генетической обособленности, характерная для городских популяций, наблюдается также у обыкновенного хомяка, хотя при этом отмечается сокращение аллельного разнообразия.

Ранее нами было показано (Феоктистова и др., 2016), что поселения обыкновенного хомяка в г. Симферополе представляют собой обособленные субпопуляции (или демы), уровень генетических различий между которыми колеблется от 13,8% до 18,6% (F_{ST}). Эти значения, полученные для групп хомячков, живущих на расстоянии 2–4 км друг от друга, сопоставимы с уровнем генетических различий между удалёнными регионами. Аналогичные данные получены и для г. Кисловодска (Феоктистова и др., 2019): уровень генетической дистанции между выборками, расположенными на расстоянии 1,3–6,3 км, составляет от 11,8% до 32,4%, что соответствует или превышает уровень различий между географически удалёнными регионами. В каждой субпопуляции

наблюдается менее разнообразный гаплотипический и аллельный состав по сравнению с городским средним.

В Москве, как мы уже отмечали, обитает древняя популяция обыкновенного хомяка, и генетические различия между двумя ее поселениями, разделёнными расстоянием около 6 км, составляют 14,6%. Хотя кластерный анализ не выявил чёткого деления московской выборки на отдельные кластеры, уровень отличий (значение F_{ST}) оказался сопоставимым с тем, что наблюдается в симферопольских субпопуляциях, и чуть ниже, чем в кисловодских. При этом гаплотипическое и аллельное разнообразие в московских субпопуляциях также немного ниже, чем по всей популяции города

Иную картину мы получили для г. Астана: на расстоянии около 2 км между поселениями обыкновенного хомяка, что сопоставимо с расстояниями в Симферополе и Кисловодске, пока не наблюдается значительных генетических отличий ($F_{ST} = 1.26\%$, Феоктистова и др., 2020). Население хомяка в двух парках Астаны пока рассматривается как единая популяция, несмотря на то что эти места разделены широкой автомагистралью. Можно предположить, что прошедшее с момента основания парков время оказалось недостаточным для формирования обособленных субпопуляций.

В целом, данные по Кисловодску, Симферополю и Москве подтверждают общий вывод: в городских условиях популяции обыкновенного хомяка представлены изолированными группами с пониженным генетическим разнообразием. Вероятно, это связано с особенностями городской структуры, при которой подходящие для обитания области разделены зонами, непригодными для проживания, или преградами, характерными для урбанистической среды, например, автомагистралями.

Таким образом, наши результаты подтверждают, что у некоторых гемисинантропных видов грызунов может формироваться специфическая «городская» генетическая структура. В ней генетические различия между городскими субпопуляциями на малых расстояниях могут быть значительно

сильнее, чем различия между популяциями этого же вида в естественных биотопах, расположенных гораздо дальше друг от друга.

7.3. Оценка особенностей иммуногенного ответа и паразитарной нагрузки в урбоценозах на примере полевой мыши

В условиях городской среды из-за высокой плотности синантропных видов, большого количества инвазивных организмов и разнообразных факторов стресса животные подвергаются угрозе заражения различными патогенами (Gliwicz, 1980; Luniak, 2004). Поэтому более богатый генофонд, отвечающий за иммунные характеристики, должен быть более выгодным для представителей городской фауны.

Исследование популяций белоногих хомячков, обитающих в трех парках Нью-Йорка показало, что гены, ответственные за иммунные характеристики особей (так же как и ряд других, например, ответственных за переработку продуктов, богатых жирами), в городских условиях находятся под выраженным влиянием положительного отбора (Harris et al., 2013; Harris, Munshi-South, 2017). В нашем исследовании было обнаружено отсутствие нейтральной изменчивости по адаптивным генам МНС в популяции Нескучного сада: каждый аллель кодировал уникальную аминокислотную последовательность с характерным вариантом участка, связывающего антиген (Феоктистова и др., 2025). Однако аналогичная ситуация была зафиксирована и в других парках города, за исключением сильно удаленного от центра Битцевского лесопарка (VI зона урбанизации), что указывает на уже сформировавшиеся эволюционные изменения в адаптивных генах городских популяций.

Для гемисинантропных обыкновенных хомяков (*Cricetus cricetus*) из популяции г. Симферополя отмечено большее число уникальных аллелей и более высокие значения индексов разнообразия по сравнению с сельской популяцией (Феоктистова и др., 2022). Таким образом, анализ разнообразия генов главного комплекса гистосовместимости позволяет оценивать устойчивость конкретных популяций к паразитарной нагрузке, сложившейся в разных зонах мегаполиса.

Как мы уже отмечали во введении, полевая мышь является наиболее многочисленным гемисинантропным видом на озелененных территориях города Москвы (Карасева и др., 1999, Тихонова и др., 2012).

В настоящем исследовании мы впервые проанализировали аллельное разнообразие экзона 2 гена DRB у полевой мыши в четырех парках города, расположенных в зонах с разной степенью урбанизации. Наиболее значимые различия выявлены в популяции, населяющей Битцевский лесопарк, где наблюдались тенденции к увеличению общего числа аллелей и наличию уникальных, не встреченных в других территориях, аллелей, а также к росту разнообразия индивидуальных генотипов при одновременном снижении числа аллелей в генотипе одной особи.

Эти результаты сопоставимы с нашими данными о сравнительно высокой паразитарной нагрузке мелких грызунов в этом парке. Согласно предыдущим исследованиям (Тихонова и др., 1997), в VI зоне урбанизации, где расположен Битцевский лесопарк, насчитывалось до 18 видов грызунов и насекомоядных, среди которых широко распространены мыши вида *Sylvaeus uralensis* и рыжая полевка. В таких многовидовых сообществах, можно предполагать наличие широкого спектра патогенов, однако для конкретной особи вероятность встречи с каждым из них снижается.

Действительно, при проведенном нами исследовании гельминтофауны грызунов парков г. Москвы было показано, что полевая мышь была заражена, по крайней мере, четырьмя видами эндопаразитов – нематодами (*Heligmosomoides polygyrus*, *Heterakis spumosa* Schneider, 1866); цестодами (*Skrjabinotaenia lobata* Baer, 1925) и трематодами (*Plagiorchis* sp. Lühe, 1899). При этом в зоне III отмечены более низкие показатели экстенсивности зараженности нематодами *H. polygyrus* по сравнению с зонами V и VI. Однако экстенсивность заражения *H. spumosa*, напротив, увеличивается от зоны VI к зоне III. Вероятно, отрицательная связь между *H. polygyrus* и *H. spumosa* может быть результатом конкуренции между ними (Gomez Villafañe et al., 2008). При этом индекс обилия паразитов наиболее высок для всех таксономических групп гельминтов в сообществе зоны

VI и снижается в сообществах зон типа V – III (Карманова, Горелышева, 2022), что в целом соответствует обнаруженной нами картине разнообразия экзона 2 генов DRB.

Однако несколько другая картина наблюдается в популяциях грызунов с меньшим видовым разнообразием. Популяции полевой мыши, обитающие в местах умеренной (Терлецкий парк, ГБС — зона V) и высокой (Нескучный сад — зона III) степени урбанизации, характеризуются меньшим числом аллелей в целом и меньшим разнообразием уникальных вариантов. При этом в этих сообществах наблюдается меньшая генетическая вариативность среди особей, несмотря на большее среднее число аллелей в каждом индивидуальном генотипе. Такая картина, по нашему мнению, отражает вторую стратегию адаптации иммунитета к урбоценозам — снижение видового разнообразия при повышенной плотности популяции. Это вызывает сужение спектра патогенов и увеличивает вероятность столкновения особи с конкретными угрозами. Подтверждением этого является факт отсутствия нейтральных изменений у полевых мышей в Нескучном саду — наиболее урбанизированной территории исследованных.

Важно отметить, что четыре из пяти аллелей, встреченных во всех популяциях и наиболее часто встречающиеся именно в популяциях с пониженным аллельным разнообразием (зоны V и III урбанизации), совпадают с аллелями, обнаруженными у другого вида грызуна — рыжей полевки. Сам факт межвидового полиморфизма, выражающийся в наличии одинаковых или близких нуклеотидных последовательностей аллелей генов MHC у различных, порой довольно систематически далёких видов, широко известен (Klein, 1987; Figueroa et al., 1988; Klein et al., 2007) и интерпретируется либо как сохранение в ходе эволюции наиболее эффективных вариантов гена, либо как их повторное появление с последующим закреплением. В обоих случаях речь идёт о высокой функциональной значимости таких вариантов. Действительно, в популяциях полевых мышей, обитающих в более урбанизированных районах Москвы (зоны III и V), доминируют именно такие аллели. Они встречаются здесь чаще, чем в Битцевском лесу: в каждой из трёх популяций в генотипах особей в среднем

присутствовало от 1,5 до 2,3 аллеля из числа четырёх аллелей, распространённых во всех популяциях и совпадающих с аллелями рыжей полевки. При учёте более редких, но также совпадающих с аллелями рыжей полевки вариантов это число составляло 1,6–2,5 аллеля на особь. В то же время в Битцевском лесу соответствующие показатели были ниже, всего 0,8 и 1,2 аллеля на особь. Этот факт, по нашему мнению, подтверждает гипотезу о путях адаптации к сужению спектра патогенов при увеличении вероятности встречи с каждым из них. Несмотря на общие тенденции, наблюдаемые в популяциях полевых мышей, обитающих в московских парках с высокой степенью урбанизации (зоны V и III), каждая из этих популяций сохраняет уникальный аллельный состав, преимущественно благодаря наличию уникальных вариантов или аллелей, присутствующих лишь в ограниченном числе популяций (см. Приложение 1). Варианты аллелей, встречающиеся в конкретной популяции, могут обуславливаться не только особенностями патогенов и внешних условий, но и историей формирования этих популяций. Анализ сходства между популяциями, основанный на числе особей, несущих одинаковые аллели, показал большее сходство между популяциями полевых мышей в Нескучном саду и Битцевском лесу, тогда как популяции из ГБС — ближе к популяциям Терлецкого парка (табл. 8). Поскольку Нескучный сад и Битцевский лес расположены на правом берегу реки Москва, а ГБС и Терлецкий парк — на левом, это может свидетельствовать о исторической связи между популяциями одного берега. Несколько десятилетий назад существовали "зелёные коридоры", проходившие через Воробьёвы горы, долины рек Сетунь и Раменки, район Тропарево, а также через Измайловский парк и Лосиный остров, что способствовало межпопуляционной миграции. Однако крупная река, очевидно, функционирует как препятствие для перемешивания генов вне зависимости от уровня урбанизации окрестных территорий.

7.4. Оценка разнообразия адаптивных генов у обыкновенного хомяка в Симферополе и на загородных территориях

Как уже отмечалось выше, этот вид внесён в Красную книгу Москвы под статусом III из-за резкого сокращения численности естественных популяций. Исследования генетического разнообразия на нейтральных маркерах (в том числе по митохондриальной ДНК и микросателлитным локусам) показали резкое снижение генетического разнообразия в популяциях его западной части ареала, в то время как популяции из Восточной Европы сохраняют относительно высокую вариабельность по этим маркерам (Smulders et al., 2003; Neumann et al., 2004, 2005; Banaszek et al., 2011; Reiners et al., 2014).

Единственное исследование, оценивавшее аллельное разнообразие генов МНС у обыкновенного хомяка, также касалось популяций западной части ареала (Smulders et al., 2003). В нем выявлено значительное снижение разнообразия (вплоть до сохранения только одного аллеля экзона 2 гена DRB) в популяциях Франции и Голландии. Музейные образцы же свидетельствуют, что еще в начале прошлого века в этих популяциях было по крайней мере семь различных аллелей. Связь между снижением аллельного разнообразия гена DRB в западной части ареала и ухудшением характеристик, таких как средняя масса тела, репродуктивные показатели и устойчивость к паразитарным нагрузкам, уже отмечалась. В то же время, в современной популяции из Чехии (Восточная Европа) у 15 животных выявлено 13 различных аллелей гена DRB, при этом большинство особей были гетерозиготными (Smulders et al., 2003). Учитывая, что в последние 50 лет обыкновенные хомяки активно заселяют города, встает вопрос о состоянии их синурбических популяций. Ранее нами изучалась распространенность митохондриальных линий в популяциях обыкновенного хомяка в нескольких городах Кавказа и Крыма (Феоктистова и др., 2016; 2019), и было установлено, что в городских условиях их разнообразие существенно снижено. Тем не менее, в этих популяциях встречаются и уникальные варианты, не обнаруженные за пределами города. Например, в Симферополе выявлено всего три из семи гаплотипов объединенного участка гена цитохрома b и контрольного

региона, распространенных на Крымском полуострове. При этом два из них являются уникальными для Симферополя.

Наш анализ аллельного состава гена DRB показал, что именно городская популяция выделяется повышенным разнообразием этого гена по всем оцененным показателям — числу аллелей, среднему числу в генотипе особи, а также по индексам гаплотипического и нуклеотидного разнообразия в популяционной совокупности. В сельских популяциях обыкновенного хомяка на Крымском полуострове число аллелей составляло 11, что незначительно ниже по сравнению с благополучной, загородной популяцией в Чехии (13 аллелей). В то же время в Симферополе этот показатель достиг 19, что существенно выше показателя, обнаруженного в Чехии. Несмотря на преобладание несинонимичных замен над синонимичными как в сельской популяции, так и в городской популяции на Крымском полуострове, соотношение dN/dS выше в городской популяции, что говорит о положительном отборе в урбоценозе.

Эти результаты позволяют предположить, что популяция симферопольских хомяков обладает большей устойчивостью к инфекциям и инвазиям.

Виды, населяющие город, служат хорошими индикаторами состояния городских экосистем, что позволяет использовать их для оценки уровня её благополучия. Однако общего стандарта или эталона для оценки здоровья экосистем (в частности, мегаполиса) не существует. Варьируя в зависимости от выбранных критериев, нормативов и социальных целей, критерии оценки состояния городской среды могут меняться (Терехова, 2023). Согласно Федеральному закону от 21.07.2014 № 219-ФЗ, нормативы качества окружающей среды отражают положения, напрямую или косвенно связанные с сохранением благоприятных условий для человека и организмов всех уровней организации. Поэтому для оценки здоровья человека и других живых объектов в мегаполисе необходимо разрабатывать удобные модели биотестирования, к примеру, с использованием гемисинантропных и синантропных видов грызунов и птиц.

Мы продемонстрировали, что в Москве одним из таких видов может быть полевая мышь, которая обитает на различных зелёных городских территориях с разной степенью антропогенного воздействия.

Одним из важных факторов стресса для млекопитающих в урбанизированной среде является высокая паразитарная нагрузка. Устойчивость популяции к этому фактору можно оценить по аллельному разнообразию определённых генов, например, экзона 2 гена DRB (МНС), которые играют ключевую роль в иммунной защите организма от паразитов.

В другом контексте анализ МНС можно использовать для оценки благополучия вида, находящегося под угрозой исчезновения. Например, у обыкновенного хомяка в Симферополе показано, что его популяция хорошо адаптирована к городским условиям.

7.5. Демографические особенности популяций полевых мышей, влияющие на гельминтологический состав

Видовой состав гельминтов, а также присутствие трех классов паразитов в составе гельминтофауны доминирующего вида мышевидных грызунов *A. agrarius* - нематод, цестод и трематод, соответствуют характеристикам сильно нарушенного сообщества (Жигилёва, 2013; Anders, 2019). Степень зараженности превышает известные показатели для природно-антропогенных территорий.

Доминирование нематод *H. polygyrus* и *H. spumosa* в сообществе гельминтов, обнаруженных у грызунов, связано с их моноксенным характером жизненного цикла (Bellocq et al., 2003). Известно, что разнообразие особенностей жизненного цикла гельминтов может оказывать влияние на их численность и распространение (Krasnov, 2005). Паразиты с простым жизненным циклом имеют больше шансов на распространение и, не будучи привязанными к определённым условиям среды или промежуточным хозяевам, могут перемещаться вместе с хозяином в разные биотопы.

Лесная и полевая мыши сильно заражены нематодой *H. spumosa*. Обычно этот гельминт чаще встречается у более крупных грызунов – крыс *Rattus*

norvegicus (Zaleśny, 2010). Скорее всего, заражение полевых мышей нематодой *H. spumosa* происходит в связи с симпатрическим обитанием именно с серой крысой. Это согласуется с нашими статистическими данными по зараженности *A. agrarius* этим паразитом. Нами была обнаружена положительная корреляция экстенсивности (рис. 14) и интенсивности (рис. 15) инвазий практически всех видов гельминтов грызунов, кроме нематоды *H. polygyrus* в Измайловском парке и Нескучном саду. В последнем отмечены более низкие показатели экстенсивности инвазии нематодами *H. polygyrus*, по сравнению с Измайловским парком и Битцевским лесом. Но экстенсивность инвазии *H. spumosa* напротив увеличивается (рис. 14). Вероятно, отрицательная связь между *H. polygyrus* и *H. spumosa* может быть результатом конкуренции между ними (Villafañe, 2008). Вероятность заражения этими видами нематод для самцов полевой мыши выше, чем для самок, по всей видимости, связана с более активным образом жизни самцов, чаще контактирующим с другими особями популяции. У взрослых особей параметры зараженности *H. spumosa* выше, чем у молодых особей, что может быть связано с большими размерами тела этого гельминта и более продолжительным контактом с другими особями в популяции.

Отмечалось, что при симпатрическом обитании *A. agrarius* и *S. uralensis* обладают очень похожей гельминтофауной (Жигилёва, 2013). В нашем случае полевая мышь была заражена гельминтами, относящимися ко всем трем классам: цестодам, трематодам и нематодам *H. polygyrus* и *H. spumosa*. Лесная мышь не была заражена ни цестодами, ни трематодами, но заражена теми же нематодами, к которым присоединяется еще один вид *M. muris*. В отличие от остальных обнаруженных видов нематод - геогельминтов, *M. muris* – биогельминты (Smith *et al.*, 2011), которые попадают в организм основного хозяина после поедания насекомых. Соответственно, обнаружение этого гельминта в желудках грызунов может свидетельствовать о том, что в их рационе присутствуют насекомые.

Серые полевки оказались единственными грызунами, зараженным сифациями, а именно специфическим для них видом *S. nigeriana*, который встречается повсеместно на территории России (Gorelysheva *et al.*, 2021). *Syphacia*

– классические представители гельминтофауны грызунов (Бугмырин, 2003; Власов, 2015; Gorelysheva *et al*, 2021; Ромашов, Ромашова, 2019). Другие виды исследованных грызунов не были поражены специфическими для них видами сифаций.

На территории биостанции (Черноголовка) паразитарная нагрузка была крайне низкой. Гельминты практически не встречались или встречались в небольшом количестве у единичных особей. Вероятно, низкие показатели зараженности грызунов на биостанции и Измайловском парке (Рис. 14, Рис. 15, Рис. 16) объясняются тем, что все отловленные особи в данных местах были ещё ювенильными (juv.) или неполовозрелыми (subadultus). По литературным данным, ювенильные особи имеют значительно меньшую зараженность, чем половозрелые в результате меньшего числа контактов с другими особями (Кириллова, 2015).

Высокая экстенсивность инвазии и высокий индекс Шеннона в центре города (Нескучный сад) объясняется высокой плотностью популяции полевой мыши и небольшим радиусом их возможной активности (Нескучный сад ограничен двумя автомобильными дорогами, магистралью и рекой) и, возможно, всеядностью этого вида (Hrgović *et al.*, 1991). Чем выше плотность популяции, тем выше вероятность аутоинвазий, заражения других особей и накоплению паразитов от предыдущих инвазий.

Снижение показателей зараженности в Измайловском парке может быть связано со снижением плотности популяции грызунов и присутствием в период отлова преимущественно ювенильных особей. Низкий индекс видового разнообразия Шеннона в этой зоне объясняется выпадением из сообщества трематод. Трематоды отличаются тем, что обладают сложным жизненным циклом, который может быть реализован только в определённое время года, а все особи в этом парке были отловлены осенью и были молодыми.

По литературным данным, самцы мелких грызунов имеют более высокие шансы инвазии гельминтами, чем самки (Haukisalmi, 1987; Novak, 1974), что может быть связано с половыми гормонами и большей подвижностью. Это соотносится с полученными нами данными, но за исключением цестод, которые

чаще встречались у самок. Однако, по другим литературным данным самки и молодые особи, напротив, более восприимчивы к паразитам (Korine, 2017).

Таким образом, на величину паразитарной нагрузки влияет множество факторов, как половозрастная структура популяции, так и экологические особенности мест отлова, которые стоит учитывать при сравнении популяций. Однако, в городских парках на популяции мышей повсеместно действуют глобальные антропогенные факторы – фрагментация среды, скученный образ жизни, климатические особенности, однородная высаженная растительность, что интегрально может оказывать более существенное влияние на видовое и количественное разнообразие паразитов. И, соответственно, городские популяции вырабатывают адаптации, вплоть до генетического уровня (повышенное разнообразие аллелей МНС), для выживания в подобных условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы показали, что в урбанизированной среде процветающими могут быть не только синантропные, но и гемисинантропные виды. Так, например, полевые мыши в г. Москве и обыкновенный хомяк в г. Симферополе достаточно благополучны, сохраняя в городе высокое генетическое разнообразие, не только по условно неадаптивным генам – митохондриальным и ядерным, но и адаптивным, например, генам МНС.

В обзоре литературы мы приводили многочисленные примеры влияния островного эффекта на генетическое разнообразие популяций. Этот эффект ожидаем и для городских сильно фрагментированных ландшафтов. Однако вопреки выраженному островному эффекту и многочисленным негативным факторам, проявляющимся в городских условиях, в популяциях не только синантропных, но и гемисинантропных видов может поддерживаться относительно высокое генетическое разнообразие, по ядерным, митохондриальным маркерам и по адаптивным генам, что способствует поддержанию благополучия популяций. Механизм этого явления до конца не ясен, также как и причины высокой скорости любых эволюционных процессов. Мы предполагаем, что значимую роль тут может играть мощное комплексное воздействия факторов среды: новая измененная кормовая база, более высокие температуры, которые могут влиять на репродуктивные циклы, пресс хищников, обитающих в городах, контакты с другими, в том числе инвазивными видами, с которыми ранее не было взаимодействий и многое другое. Все это в комплексе должно приводить к быстрой смене поколений и действию положительного отбора на адаптивные гены и т.д.

Мы показали, что городские популяции одного и того же вида могут по-разному реагировать на неблагоприятные факторы города. Так генетическое разнообразие по митохондриальным и ядерным маркерам у обыкновенного хомяка в г. Москве сильно обеднено, вероятно вследствие исчезновения благоприятных местообитаний и сложностей формирования новых экологических

ниш. В этом случае к виду скорее применима модель «городской фрагментации». Однако тот же вид вполне благополучен в Симферополе и генетическое разнообразие у него поддерживается, как показано выше на относительно высоком уровне, что можно трактовать как реализацию третьего варианта модели, когда высокое разнообразие поддерживается даже при наличии изолирующих барьеров. Такая же ситуация типична и для московской популяции полевой мыши.

Среди факторов стресса, воздействующих на млекопитающих в городской среде, важную роль играет высокая паразитарная нагрузка. Устойчивость популяции к этому фактору можно оценить по аллельному разнообразию генов МНС, например, экзона 2 гена DRB, которые играют ключевую роль в иммунной защите организма от паразитов. Установлено, что городские популяции подвержены более высокой паразитарной нагрузке, вследствие чего возникает иммуногенный ответ популяции, отражающийся на генетическом разнообразии генов МНС. На примере южных популяций обыкновенного хомяка мы впервые показали, что разнообразие генов МНС, ответственных за устойчивость к потенциальной паразитарной нагрузке в городе выше не только в сравнении с загородными популяциями, но и со всем остальными загородными популяциями вида. Это может свидетельствовать о том, что отбор по этому признаку в городской среде идет намного быстрее, чем вне ее. Эту работу можно было бы развивать в направлении оценки разнообразия и по другим адаптивным генам, например, ответственных за устойчивость к вирусам.

Любые живые организмы, обитающие в городе, являются хорошими индикаторами состояния городской среды, и это можно использовать для оценки степени ее благополучия. Хотя общепринятого эталона здоровья экосистемы (в том числе, мегаполиса) пока не существует. В зависимости от выбранных показателей и нормативов измеряемые показатели качества среды для человека могут меняться (Терехова, 2023). В Федеральном законе от 21.07.2014 № 219-ФЗ нормативы качества окружающей среды характеризуются положениями, прямо или косвенно относящимися к сохранению благоприятных условий для человека и живых организмов всех уровней организации. В связи с этим для оценки

состояния здоровья человека (и других живых объектов) в мегаполисе необходимо выработать удобные модели для биотестирования, каковыми могут являться, в том числе, гемисинантропные и синантропные виды животных. Мы показали, что в Москве одним из таких видов может быть полевая мышь, которая обитает на многих городских территориях, испытывающих разную степень антропогенной нагрузки.

Проведенная работа захватывает лишь "вершину айсберга» проблем, связанных со структурой городских экосистем и отдельных популяций. Мы применяли доступные нам методы секвенирования, главным образом стандартных митохондриальных и ядерных геномов, а также МНС. Это позволило ответить на поставленные вопросы, но также открыло перспективы дальнейших исследований, которые затрагивали бы уже адаптивные гены и позволили выявить механизмы формирования адаптаций к городской среде. Кроме того, полученные результаты показывают важность мониторинга состояния среды, в том числе эпизоотологического мониторинга, быстрого реагирования и разработки показателей качества городской среды для человека.

ВЫВОДЫ

1. Исследования генетического разнообразия полевой мыши по митохондриальной ДНК и ядерным маркерам показали, что этот вид сохраняет значительное разнообразие, несмотря на сильную фрагментацию города. Разнообразие вида в г. Москве сопоставимо с таковым отмеченным на всей западной части его ареала.
2. Генетическое разнообразие популяции обыкновенного хомяка в Москве резко снижено по сравнению с полученными ранее данными в ряде других городов (Симферополь, Кисловодск, Астана), что подтверждает обоснованность внесения вида в Красную книгу города Москвы.
3. Обнаружено, что по адаптивным генам популяции полевой мыши в разных парках г. Москвы, демонстрируют максимальное генетическое разнообразие в парке, расположенном ближе к границе города. В то же время в парках, расположенных ближе к центру, разнообразие аллелей МНС ниже, однако находится под положительным отбором. У обыкновенного хомяка в г. Симферополе генетическое разнообразие по адаптивным генам (экзон 2 гена DRB), ответственным за паразитарную нагрузку, более высокое, как по сравнению с пригородом, так и в сравнении с разнообразием аллелей исследованного гена в других популяциях этого вида на всём его ареале. Это может свидетельствовать о потенциальной высокой устойчивости городской популяции обыкновенного хомяка в г. Симферополе к паразитарной нагрузке.
4. Полевая мышь в исследованных парках г. Москвы была заражена гельминтами, относящимся к трем классам эндопаразитов. В Нескучном саду г. Москвы нематода *Heligmosomoides polygyrus* замещается на близкий вид – *Heterakis. sputosa*. Показано, что более высокие показатели зараженности гельминтами полевых мышей в парке на границе города и пригорода коррелируют с повышенным разнообразием генов главного комплекса гистосовместимости. Уровень зараженности эндопаразитами полевой мыши в Москве превышает известные показатели для загородных территорий.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю – доктору биологических наук, члену-корреспонденту РАН А.В. Сурову и д.б.н. Н.Ю. Феоктистовой за ценные советы, профессиональную поддержку и неоценимый вклад в проведение данного исследования; И. Г. Мещерскому за ценные консультации, профессиональные советы и помощь в обработке данных, что значительно способствовало успешному выполнению данного исследования; С.Э. Спиридонову за помощь в освоении методов паразитологического анализа, необходимых для проведения данного исследования. Особую благодарность выражаю Межинститутскому Центру коллективного пользования использованием молекулярных методов в зоологических исследованиях ИПЭЭ РАН, за предоставленные ресурсы, оборудование и помощь в обработке данных.

Выражаю также благодарность Российскому научному фонду, за предоставление грантов 24-14-00025 и 24-24-20023, которые стали существенной финансовой поддержкой для проведения данного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андрейко, О. Ф. Паразиты млекопитающих Молдавии / О.Ф. Андрейко
// Кишинев: Штиинца. – 1973.
2. Асоскова, Н.И. Изменение поведения серой вороны в урбанизированных ландшафтах севера таёжной зоны Архангельской области / Асоскова Н.И., Амосов П.Н. // Экология врановых птиц в антропогенных ландшафтах. Саранск: Материалы VI научно-практической конференции по врановым. – 2002. – С. 44-2.
3. Атопкин, Д. М. Молекулярная эволюция и систематика мышей *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811 и *Apodemus agrarius* Pallas, 1771 (Rodentia, Muridae): дис. ... д-ра биолог. наук. / Атопкин Дмитрий Матвеевич. – Биолого-почвенный институт Дальневосточного отделения Российской Академии наук, – 2007.
4. Аниканова, В.С. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих / В. С. Аниканова, С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко // Карельский научный центр РАН, Петрозаводск. – 2007. – с. 145.
5. Андреевских, А. В. Эколого-физиологические и этологические адаптации полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pall.) в городской среде: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04 / Анна Владимировна Андреевских. – Томск, 2012.
6. Баруш, В. Синантропизация и синурбанизация позвоночных животных как процесс формирования связей между популяциями животных и человеком / В. Баруш // *Studia Geographica (Brno)*. – 1980. –Т.1. – № 71. – С. 1-25.
7. Баженов, Ю. А. Современное распространение полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) в Восточном Забайкалье: новые находки в зоне дизъюнкции ареала / Ю. А. Баженов, М. В. Павленко, В. П. Кораблёв, А. И. Кардаш // *Российский журнал биологических инвазий*. – Т. 7. – №7. – 2014. – С. 2-9.
8. Беленкова, В. В. Биоаккумуляция тяжёлых металлов и мышьяка в тканях полевых мышей (*Apodemus agrarius*) (Muridae, Rodentia), обитающих в

- парках г. Москвы / В. В. Беленкова, Т. Н. Карманова, С. И. Мещерский, А. В. Суров, Е. А. Кацман, Н. Ю. Феоктистова // Поволжский экологический журнал. – 2025. – №2. – С.127-140.
9. Бугмырин, С. В. Эколого-фаунистический анализ паразитов мышевидных грызунов южной Карелии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2003. – С. 18.
 10. Бобров, В.В. Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России / В.В. Бобров, А.А. Варшавский, Л.А. Хляп // М.: Т-во науч. изд. КМК. – 2008. – С. 232.
 11. Бокотей, А. О гнездовании сорок в металлических гнездах в черте г. Львова. / А. Бокотей, В. Потапенко // Орнитология. М.: МГУ. – 1990. – Т. 24. – С. 123.
 12. Власов, Е.А. Гельминтофауна мышеобразных грызунов (Rodentia, Muomorpha) Центрально-Черноземного заповедника / Е.А. Власов, Н.С. Малышева, А.В. Кривопалов // Российский паразитологический журнал. – 2015. – № 4. – С. 24 – 33
 13. Волков, В. И. Распространение и основные черты экологии полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в Приамурье / В. И. Волков, П. А. Черных, А. М. Долгих, Т. В. Яковлева // Зоологический журнал. – 1979. – Т.8. – № 58. – С. 1202-1212.
 14. Воропаева, Е. Н. Обзор свойств и методов исследования митохондриальной ДНК / Е. Н. Воропаева, В. Н. Максимов, С. К. Малютина, М. И. Воевода // Journal of Siberian Medical Sciences. – 2016. – №. 3. – С. 8.
 15. Громов, И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб.: Зоологический институт РАН, 1995. – 522 с.
 16. Давыдова О. Е. К видовому составу паразитофауны грызунов семейства хомяковых (Cricetidae: Cricetus), изъятых из природных биотопов / О. Е. Давыдова, Е. В. Кузнецова, А. В. Саян, Д. Н. Шемяков // Современные проблемы общей и частной паразитологии. – 2017. – С. 73-77.

17. Дгебуадзе, Ю. Ю. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ю. Ю. Дгебуадзе, В. Г. Петросян, Л. А. Хляп [и др.] // Т-во научных изданий КМК. – 2018.
18. Жигилёва, О.Н. Гельминтофауна мышей (*Apodemus agrarius*, *Mus musculus*) селитебных и межселенных территорий западной Сибири / О. Н. Жигилёва // Поволжский экологический журнал. – 2013. – № 2. – С. 156 – 163
19. Капланов, Л.Г. Очерки современной фауны зверей Измайловского заповедника / Л.Г. Капланов // Московский Краевед. – 1928. – №. 5. – С. 46-51.
20. Карасева, Е. В. Влияние хозяйственной деятельности человека на природные очаги лептоспироза / Е. В. Карасева // Вопросы природной очаговости болезней. – 1979. – № 10. – С.109.
21. Карасева, Е. В. Ареал полевой мыши (*Apodemus agrarius*) в СССР и особенности обитания вида в его разных частях / Е. В. Карасева, Г. Н. Тихонова, П. Л. Богомоллов // Зоологический журнал. – 1992. –Т. 6. –№ 71 – С. 106-115.
22. Карасева, Е.В. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицына // М.: Наука, – 1996. – 228 с.
23. Карасева, Е.В. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицына, Б.Л. Самойлов // М.: Наука. – 1999. – 246 с.
24. Карпов, С. П. Членистоногие Западной Сибири как резервуары и переносчики заболеваний человека / С. П. Карпов, В. М. Попов // Труды Томского государственного университета. Томск. – 1956. – Т. 142. – С. 341-344.
25. Карманова, Т. Н. Экология города: ретроспектива и перспективы изучения / Т. Н. Карманова, Н. Ю. Феоктистова, Е. Е. Фетисова, А. А. Мосалов, А. В. Суров, // Журнал общей биологии. – 2021. –Т.3. – № 82. – 163-174.

26. Карманова, Т. Н. Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы / Т. Н. Карманова, Д. И. Горелышева // Поволжский экологический журнал. – 2022. – №2. – С. 135-149.
27. Ключник Н.С. О несинантропных видах грызунов Ленинграда / Н.С. Ключник, А.В. Старостина // Зоологический журнал. – 1963. – Т. 42. – № 10. – С. 1554-1560.
28. Кириллова, Н. Ю. Гельминты мелких млекопитающих Среднего Поволжья (фауна, экология): дис. ... канд. биол. наук: 03.00.19 / Кириллова Надежда Юрьевна. – М., 2005.
29. Кириллова, Н. Ю. Гельминтофауна млекопитающих Самарской Луки. Сообщение 2. Полевая мышь *Apodemus agrarius* (Pall.) (Rodentia, Muridae) / Н. Ю. Кириллова // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2012. – Т.3. – № 21. – С. 143-147.
30. Кирьянов, Г. И. Эпидемиологическое и хозяйственное значение грызунов и зайцеобразных в Алтайском крае: дис. ... канд. биол. наук. / Иркутск, 1966.
31. Константинов, В.М. Особенности синантропизации и урбанизации врановых птиц / В.М. Константинов // Врановые птицы Северной Евразии, Омск. – 2010. – С. 4-11.
32. Костенко, В. А. Грызуны (Rodentia) Дальнего Востока России / В. А. Костенко // Владивосток: Дальнаука. – 2000. –С. 210.
33. Корецкая, Е. А. Значение использования микросателлитного метода у животных / Е. А. Корецкая, Н. С. Марзанов, М. Ю. Озеров // 2024. – Т. 64. – №. 25. – С. 116.
34. Красная книга города Москвы (3-е издание). Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы Комиссия по редким и находящимся под угрозой исчезновения в условиях города Москвы видам животных и растений; редкол.: Н.А. Соболев и др. – Москва, 2022. – 848 с.
35. Клауснитцер, Б. Экология городской фауны / Б. Клауснитцер // Мир. – 1990.

36. Кучерук, В. В. Грызуны–обитатели построек человека и населенных пунктов различных регионов СССР / В. В. Кучерук // Общая и региональная териогеография. М.: Наука. – 1988. – С. 165-237.
37. Кучерук, В. В. Синантропия грызунов / В. В. Кучерук, Е. В. Карасева // Синантропия грызунов и ограничение их численности. – 1992. – С. 4-36.
38. Кулик, И.Л. Особенности лесных ландшафтов как среды обитания млекопитающих и среды функционирования связанных с ними паразитарных систем / И.Л. Кулик // В кн.: Кучерук В.В. (ред.). Медицинская териология. М., Наука. – 1979. – С. 19–42
39. Кузнецов, Б.А. Предварительный обзор стационарного распространения позвоночных в Погонно-Лосиноостровском лесничестве / Б.А. Кузнецов // Тр. по лесн. опытн. делу. – 1928. – Т. 4. – № 68. – С. 15 - 36.
40. Лапшов, В. А. Синантропия грызунов / В. А. Лапшов, В. В. Кучерук // – 1994.
41. Межжерин, С.В. Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей рода *Apodemus s. lato* / С.В. Межжерин, А.Е. Зыков // Цитология и генетика. – 1991. – №4 – С. 51-59
42. Неронов, В. М. Изучение формирования сообществ грызунов на пахотных землях Северной Евразии / В. М. Неронов, Л. А. Хляп, Н. В. Тупикова, А. А. Варшавский // Экология. – 2001. – № 5. – С. 355–362.
43. Никитина, Н.А. Подвижность полевых мышей в связи с их значением в прокормлении клещей в предгорьях Алтая / Н.А. Никитина, И.С. Шлугер, М.А Рубина // Мед. паразитология и паразитарные болезни. – 1960. – Т. 29. – № 1. – С. 31–39.
44. Огнев, С.И. Fauna Mosquensis. Опыт описания фауны Московской губернии. Млекопитающие. Chiroptera, Insectivora, Rodentia / С.И. Огнев // М: Изд. Комиссии по исслед. фауны Моск. губернии. – 1913. – Т. 1. – Ч. 1. – С. 310

45. Паровщиков, В.Я. Очерк фауны Тимирязевской с/х академии / В.Я. Паровщиков // Всерос. сб-во охраны природы. – 1941. – Т. 8. – Ч. 2. – С. 304-310.
46. Петров, В.С. К изучению фауны и экологии грызунов большого города / В.С. Петров, М.Н. Леонтьева, Ю.К. Соловьева [и др.] // Грызуны: Материалы V Всероссийского совещания. М.: Наука. – 1980. – С. 434-435.
47. Полякова, Л.В. Особенности экологии мелких млекопитающих (Rodentia, Mammalia) в связи с антропогенной трансформацией ландшафта / Л.В. Полякова, Г.Н. Тихонова, И.А. Тихонов [и др.] // Зоол. журн. – 2001. – Т. 80. – № 2. – С. 236-242.
48. Плятер-Плохоцкий, К. А. К биологии и экологии *Apodemus agrarius mantschuricus* и динамика ее размножения / К. А. Плятер-Плохоцкий // Вестн. Дальневост. фил. АН СССР. – 1936. – №. 19. – С. 93-111.
49. Ромашова, Н. Б. Современное распространение нематод р. Syphacia (Nematoda, Oxyuridae) в популяциях мышевидных грызунов Воронежского заповедника / Н. Б. Ромашова, Б. В. Ромашов // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. – 2019. – №. 20. – С. 505-510.
50. Рыжиков, К. М. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР: цестоды и трематоды / К. М. Рыжиков, Е. В. Гвоздев, М. М. Токобаев, Л. С. Шалдыбин, Г. В. Мацаберидзе, И. В. Меркушева, Л. Д. Шарпило, [и др.] // Наука. – 1978.
51. Сатунин, К.А. Позвоночные Московской губернии / К.А. Сатунин // Известия Общества любителей естествознания, антропологии и этнографии. Млекопитающие. – 1895. – Т. 36. – Вып. 1. – С. 3–16
52. Стахеев, В. В. Атлас распространения млекопитающих европейской части России / В. В. Стахеев, А. П. Савельев, О. А. Ермаков, Д. Г. Смирнов, Д. М. Глазов, Е. В. Оболенская, Б. И. Шефтель // Товарищество научных изданий КМК. – М., 2025.

53. Слудский, А. А. Список позвоночных животных мировой фауны-носителей возбудителя чумы / А. А. Слудский // Проблемы особо опасных инфекций. – 2014. – №. 3. – С. 42-51.
54. Суров, А. В. Адаптации мелких млекопитающих к городской среде / А.В. Суров, Г.Н. Тихонова, И.А. Тихонов, П.Л. Богомолов // Чтения памяти академика ВН Сукачева. XXII. Животные в городе: экология и эволюция. М.: Т-во науч. изданий КМК. – 2011. – С. 3-48.
55. Суров, А.В. Синурбанизация обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus* L., 1758) / А.В. Суров, Н.С. Поплавская, П.Л. Богомолов, М.В. Кропоткина, Н.Н. Товпинец, Е.А. Кацман, Н.Ю. Феоктистова // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2015. – № 4. – С. 105-117.
56. Суров, А. В. Обыкновенный хомяк / А. В. Суров, Н. Ю. Феоктистова // М.: РАН. – 2023. – 313 с.
57. Схилтхёйзен, М. Дарвин в городе: как эволюция продолжается в городских джунглях / М. Схилтхёйзен // М.: «Эксмо». – 2021. – 352 с.
58. Цалкин, В. И. Млекопитающие Москвы и Подмосковья на рубеже нашей эры / В. И. Цалкин, М. Б. Борисоглебская // Животное население Москвы и Подмосковья, его изучение, охрана и направленное преобразование. – 1967. – Т. 27. – С. 28.
59. Терехова, В. А. Методология биодиагностики почв и особенности некоторых методов биоиндикации и биотестирования (обзор) / В. А. Терехова, С. А. Кулачкова, Е. В. Морачевская, А. П. Кирюшина // Вестник Московского университета. Серия 17. Почвоведение. – 2023. Т. 2. – С. 35-45.
60. Тихонова, Г. Н. Основные изменения ареала полевой мыши в Советском Союзе за последние 30-40 лет / Г. Н. Тихонова, Е. В. Карасева, П. Л. Богомолов // Синантропия грызунов и ограничение их численности. М.: Наука. – 1992. – С. 301-322.
61. Тихонова, Г.Н. Экологические аспекты формирования фауны мелких млекопитающих урбанистических территорий Средней полосы России / Г.Н.

- Тихонова, И.А. Тихонов, А.В. Суров, П.Л. Богомолов, Е.В. Котенкова // М.: КМК. – 2012. – С. 373
62. Транквилевский, Д.В. Современное состояние эпизоотологического мониторинга за природными очагами инфекций в Российской Федерации / Д.В. Транквилевский, В.А. Царенко, В.И. Жуков // Медицинская паразитология и паразитарные болезни. – 2016. – № 2. – С. 19-24.
63. Тупикова, Н.В. Грызуны полей Северо-Восточной Палеарктики / Н.В. Тупикова, Л.А. Хляп, А.А. Варшавский // Зоологический журнал. – 2000. – № 79. Т. 4. – С. 480–494.
64. Фадеева, Г. А. Особенности формирования сообществ эктопаразитов мелких млекопитающих в смешанных лесах Нижегородской области / Г. А. Фадеева, Е. Е. Борякова // Самарский научный вестник. – 2022. – Т. 11. – №. 2. – С. 130-135.
65. Феоктистова, Н.Ю. Генетическая структура городской популяции обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) / Н.Ю. Феоктистова, И.Г. Мещерский, А.В. Суров, П.Л. Богомолов, Н.Н. Товпинец, Н.С. Поплавская // Генетика. – 2016. – Т. 52. – № 2. – С. 221-230.
66. Феоктистова, Н.Ю. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций / Н.Ю. Феоктистова, И.Г. Мещерский, П.Л. Богомолов, С.И. Мещерский, Н.С. Поплавская, М.М. Чунков, В.В. Юферева, В.А. Тельпов, А.В. Суров // Генетика. – 2019. – Т. 55. – № 3. – С. 337-348.
67. Феоктистова, Н.Ю. Непреднамеренно поставленный эксперимент– заселение вновь созданного городского парка видом-синурбистом обыкновенным хомяком *Cricetus cricetus* L., 1758 / Н.Ю. Феоктистова, И.Г. Мещерский, П.Л. Богомолов, С.И. Мещерский, Е.А. Кацман, Л.А. Пельгунова, Е.В. Поташникова, А.В. Суров // Известия Академии наук. Серия биологическая. – 2020. – № 2. – С. 224-232.
68. Федосова, О. К. Звери: попул. энцикл. справ / О. К. Федосова // Минск: Беларуская энцыклапедыя. – 2003. – 440 с.

69. Фрисман, Л. В. Дифференциация континентальных изолятов полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) по микросателлитным локусам / Л. В. Фрисман, А. С. Богданов, И. В. Картавцева, И. Н. Шереметьева, М. В. Павленко, К. В. Шлюфман, Ю. М. Ковальская // Журнал общей биологии. – 2019. – Т. 80. – №. 4. – С. 274-285.
70. Хляп, Л.А. Суточные участки обитания полевых мышей / Л.А. Хляп, Б.Е. Карулин, С.А. Альбов, А.В. Фильчагов // IV съезд Всес. териол. об-ва. М., 1986. – Т. 1. – С. 366–367.
71. Хляп Л.А. Синантропные и агрофильные грызуны как чужеродные млекопитающие / Л.А. Хляп, А.А. Варшавский // Российский журнал биологических инвазий. – 2010. – № 3. – С. 73-91.
72. Черноусова, Н. Ф. Влияние урбанизации на сообщества мелких млекопитающих / Н. Ф. Черноусова // Экологические основы оптимизации урбанизированной и рекреационной среды. Тольятти, 1992. – Ч. 2. – С. 51-55.
73. Шендрик, Т. В. Сообщество мышевидных грызунов и их гельминтов в условиях урбанизации / Т.В. Шендрик // Экология и животный мир. –2018. – Т.2. – С. 34-39.
74. Шевлюк, Н.Н. Морфофункциональные особенности размножения мелких млекопитающих в условиях урбанизированной среды обитания на примере г. Оренбурга / Н.Н. Шевлюк, Е.В. Блинова, Д.А. Боков, Н.В. Обухова, Н.А. Сивожелезова [и др.] // Изв. ОГАУ. – 2014. –Т. 46. – № 2. – С. 201–203.
75. Шималов, В. В. Альвеококкоз в белорусском Полесье / В. В. Шималов, В. Т. Шималов // Паразитология. – 2001. – Т. 35. – №. 2. – С. 145-148.
76. Acevedo-Whitehouse, K. Is MHC enough for understanding wildlife immunogenetics? / K. Acevedo-Whitehouse, A.A. Cunningham // Trends in Ecology and Evolution, 2006. – V. 21. – № 8. – P. 433–438. – doi:10.1016/j.tree.2006.05.010
77. Alberti, M. Global urban signatures of phenotypic change in animal and plant populations / M. Alberti, C. Correa, J.M. Marzluff, A.P. Hendry, E.P. Palkovacs,

- K.M. Gotanda, V.M. Hunt, T.M. Apgar, Y. Zhou // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2017. V. 114. № 34. P. 8951-8956.
78. Alexander, D. H. Admixture 1.3 software manual / D. H. Alexander, S. S. Shringarpure, J. Novembre, K. Lange // Los Angeles: UCLA Human Genetics Software Distribution. – 2015.
79. Adamczewska-Andrzejewska, K. The effect of urbanization on density and population structure of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) / K. Adamczewska-Andrzejewska, R. Mackin-Rogalska, L. Nabaglo // Polish ecological studies. – 1988. – V. 14. – №. 1-2. – P. 197-211.
80. Anders, J. L. Comparison of the intestinal helminth community of the large Japanese field mouse (*Apodemus speciosus*) between urban, rural, and natural sites in Hokkaido, Japan / J. L. Anders, M. Nakao, K. Uchida, C. G. Ayer, M. Asakawa, I. Koizumi // Parasitology international. – 2019. – V. 70. – P. 51-57.
81. Andrzejewski, R. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient / R. Andrzejewski, J. Babińska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczyński, // Acta theriologica. – 1978. – V. 23. – №. 20. – P. 341-358.
82. Aziz, H. A. The role of green corridors for wildlife conservation in urban landscape: A literature review / H. A. Aziz, M. H. Rasidi // In IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2014. – V. 18. – №. 1. – P. 012093.
83. Babińska-Werka, J. Animal components of the diet of the striped field mouse under urban conditions / J. Babińska-Werka, H. Garbarczyk // Acta theriologica. – 1981. – V. 26. – №. 18. – P. 301-318.
84. Babińska-Werka, J. Demographic processes in an urban population of the striped field mouse / J. Babińska-Werka, J. Gliwicz, J. Goszczyński // Acta theriologica. – 1981. – V. 26. – №. 16. – P. 275-283.
85. Bandelt, H. J. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies / H. J. Bandelt, P. Forster, A. Röhl // Molecular biology and evolution. – 1999. – V. 16. – №. 1. – P. 37-48.

86. Banaszek A. Genetic variability and differentiation in the Polish common hamster (*Cricetus cricetus* L.): genetic consequences of agricultural habitat fragmentation / A. Banaszek, K. A. Jadwiszczak, J. Ziomek // *Mammalian Biology*. – 2011. – V. 76. – №. 6. – P. 665-671.
87. Banaszek, A. *Cricetus cricetus* / A. Banaszek, P. Bogomolov, N. Feoktistova, M.J.J. La Haye, S. Monecke, T.E. Reiners, M. Rusin, A. Surov, U. Weinhold, J. Ziomek // *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2020. – P. 1-15. – doi.org/10.2305/IUCN.UK.2020-2.RLTS.T5529A111875852.en.
88. Bassi, A. Effects of artificial light at night on fishes: A synthesis with future research priorities / A. Bassi, O.P. Love, S.J. Cooke, T.R. Warriner, C.M. Harris, C.L. Madliger // *Fish and Fisheries*. – 2022. – V. 23. – №. 3. – P. 631-647.
89. Brown, J. H. Three-dimensional structure of the human class II histocompatibility antigen HLA-DR1 / J. H. Brown, T. S. Jardetzky, J. C. Gorga, L. J. Stern, R. G. Urban, J. L. Strominger, D. C. Wiley // *Nature*. – 1993. – V. 364. – №. 6432. – P. 33-39.
90. Brown, J. L. Kin recognition and the major histocompatibility complex: an integrative review / J. L. Brown, A. Eklund // *The American Naturalist*. – 1994. – V. 143. – №. 3. – P. 435-461.
91. Bernatchez, L. MHC studies in nonmodel vertebrates: what have we learned about natural selection in 15 years? / L. Bernatchez, C. Landry // *Journal of evolutionary biology*. – 2003. – V. 16. – №. 3. – P. 363-377.
92. Belasen, A. M. Long-term habitat fragmentation is associated with reduced MHC IIB diversity and increased infections in amphibian hosts / A. M. Belasen, M. C. Bletz, D. D. S. Leite, L. F. Toledo, T. Y. James // *Frontiers in Ecology and Evolution*. – 2019. – V. 6. – P. 236.
93. Biedrzycka, A. Major histocompatibility complex DRB genes and blood parasite loads in fragmented populations of the spotted suslik *Spermophilus suslicus* / A. Biedrzycka, A. Kloch, M. Buczek, J. Radwan // *Mammalian Biology*. – 2011. – V. 76. – №. 6. – P. 672-677. – doi.org/10.1016/j.mambio.2011.05.002

94. Björklund, M. Genetic differentiation in the urban habitat: the great tits (*Parus major*) of the parks of Barcelona city / M. Björklund, I. Ruiz, J. C. Senar // Biological Journal of the Linnean Society. – 2010. – V. 99. – №. 1. – P. 9-19. – doi: 10.1111/j.1095-8312.2009.01335.x
95. Blanchong, J. A. Genetic diversity and population structure in urban white-tailed deer / J. A. Blanchong, A. B. Sorin, K. T. Scribner // The Journal of Wildlife Management. – 2013. – V. 77. – №. 4. – P. 855-862. – doi: 10.1002/jwmg.521
96. Bushnell, B. BBMerge—accurate paired shotgun read merging via overlap / B. Bushnell, J. Rood, E. Singer // PloS one. – 2017. – V. 12. – №. 10. – P. e0185056.
97. Chao, A. User's guide for online program SpadeR (Species-richness prediction and diversity estimation in R) / A. Chao, K. Ma, T. Hsieh, C.-H. Chiu // National Tsing Hua University, Hsinchu, Taiwan, – 2016. – P. 88.
98. Chatelain, M. Do trace metals select for darker birds in urban areas? An experimental exposure to lead and zinc / M. Chatelain, J. Gasparini, A. Frantz // Global Change Biology. – 2016. – V. 22. – №. 7. – P. 2380-2391.
99. Chiappero, M. B. Contrasting genetic structure of urban and rural populations of the wild rodent *Calomys musculus* (Cricetidae, Sigmodontinae) / M. Chiappero, G.M. Panzetta-Dutari, M. Gomez, E. Castillo, J. Polop, C. Gardenal // Mammalian Biology. – 2011. – V. 76. – №. 1. – P. 41-50.
100. Crooks, K. R. Quantification of habitat fragmentation reveals extinction risk in terrestrial mammals / K. R. Crooks, C. L. Burdett, D. M. Theobald, S. R. King, M. Di Marco, C. Rondinini, L. Boitani // Proceedings of the national Academy of Sciences. – 2017. – V. 114. – №. 29. – P. 7635-7640. – doi.org/10.1073/pnas.1705769114
101. Collins, J. P. A new urban ecology: modeling human communities as integral parts of ecosystems poses special problems for the development and testing of ecological theory / J. Collins, A. Kinzig, N. Grimm, W. Fagan, D. Hope, J. Wu, E. Borer // American scientist. – 2000. – V. 88. – №. 5. – P. 416-425.
102. Da Silva M. N. F. Patterns of evolutionary divergence in arboreal Amazonian echimyid rodents: the perspective of mtDNA sequence variation / M. N. F. Da

- Silva, J. L. Patton //Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1993. – V. 2. – №. 3. – P. 243-255.
103. Bellocq, J. A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, on islands of the western Mediterranean and continental Europe / J.G. De Bellocq, M. Sarà, J.C. Casanova, C. Feliu, S. Morand //Parasitology Research. – 2003. – V. 90. – №. 1. – P. 64-70.
104. Donihue, C. M. Adaptive evolution in urban ecosystems / C. M. Donihue, M. R. Lambert //Ambio. – 2015. – V. 44. – №. 3. – P. 194-203.
105. Earl, D. A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / D. A. Earl, B. M. VonHoldt //Conservation genetics resources. – 2012. – V. 4. – №. 2. – P. 359-361.
106. Evans, K. L. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species / K. L. Evans, K. J. Gaston, A. C. Frantz, M. Simeoni, S. P. Sharp, A. McGowan, D. A. Dawson, K. Walasz, J. Partecke, T. Burke, B. J. Hatchwell //Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2009. – V. 276. – №. 1666. – P. 2403.
107. Evanno, G. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study / G. Evanno, S. Regnaut, J. Goudet //Molecular ecology. – 2005. – V. 14. – №. 8. – P. 2611-2620.
108. Excoffier, L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows / L. Excoffier, H. E. L. Lischer //Molecular ecology resources. – 2010. – V. 10. – №. 3. – P. 564-567.
109. Edgar, R. C. Search and clustering orders of magnitude faster than BLAST / R. C. Edgar //Bioinformatics. – 2010. – V. 26. – №. 19. – P. 2460-2461. – doi.org/10.1093/bioinformatics/btq461
110. Edgar, R. C. UNOISE2: improved error-correction for Illumina 16S and ITS amplicon sequencing / R. C. Edgar //BioRxiv. – 2016. – P. 081257. – doi.org/10.1101/081257

111. Ellstrand, N. C. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation / N. C. Ellstrand, D. R. Elam // *Annual review of Ecology and Systematics*. – 1993. – V. 24. – №. 1. – P. 217-242.
112. Faeth, S. H. Urban biodiversity: patterns and mechanisms / S. H. Faeth, C. Bang, S. Saari // *Annals of the New York Academy of Sciences*. – 2011. – V. 1223. – №. 1. – P. 69-81.
113. Feoktistova, N. Y. The common hamster as a synurbist: a history of settlement in European cities / N. Y. Feoktistova, A. V. Surov, N. N. Tovpinetz, M. V. Kropotkina, P. L. Bogomolov, C. Siutz, W. Haberl, I. E. Hoffmann // *Zoologica Poloniae*. – 2013. – V. 58. – №. 3-4. – P. 116.
114. Feoktistova, N. Y. The Common Hamster (*Cricetus cricetus* L., 1758, Cricetidae, Rodentia) in Moscow City: Genetic Structure and Conservation Status / N. Y. Feoktistova, I. G. Meschersky, S. I. Meschersky, T. N. Karmanova, P. L. Bogomolov, A. V. Surov // *Biology Bulletin*. – 2025. – V. 52. – №. 11. – P. 324.
115. Feoktistova, N. Y. Phylogeography of the common hamster (*Cricetus cricetus*): paleoclimatic reconstructions of Late Pleistocene colonization / N. Y. Feoktistova, I. G. Meschersky, G. I. Shenbrot, A. Y. Puzachenko, S. I. Meschersky, P. L. Bogomolov, A. V. Surov // *Integrative zoology*. – 2023. – V. 18. – №. 3. – P. 581-599.
116. Figueroa, F. MHC polymorphism pre-dating speciation / F. Figueroa, E. G nther, J. Klein // *Nature*. – 1988. – V. 335. – №. 6187. – P. 265-267.
117. Frederick, L. A. Bioindicators of immune function in creosote-adapted estuarine killifish, *Fundulus heteroclitus* / L. A. Frederick, P. A. Van Veld, C. D. Rice // *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A*. – 2007. – V. 70. – №. 17. – P. 1433-1442.
118. Gaston K. J. Human alteration of natural light cycles: causes and ecological consequences / K. J. Gaston, J. P. Duffy, S. Gaston, J. Bennie, T. W. Davies // *Oecologia*. – 2014. – V. 176. – №. 4. – P. 917-931.
119. Gigliotti, A. K. Sequence diversity and differences at the highly duplicated MHC-I gene reflect viral susceptibility in sympatric pinniped species / A.K.

- Gigliotti, W.D. Bowen, M.O. Hammill, W.B. Puryear, J. Runstadler, F.W. Wenzel, K.M. Cammen // *Journal of Heredity*. – 2022. – V. 113. – №. 5. – P. 525-537. – doi.org/10.1093/jhered/esac030
120. Goudet J. FSTAT, a program to estimate and test gene diversities and fixation indices (version 2.9. 3.2) / J. Goudet // <http://www.unil.ch/izea/software/fstat.html>. – 2002.
121. Gomes, V. Effects of urban habitat fragmentation on common small mammals: species versus communities / V. Gomes, R. Ribeiro, M. A. Carretero // *Biodiversity and Conservation*. – 2011. – V. 20. – №. 14. – P. 3577-3590.
122. Gortat, T. Genetic structure in urban and rural populations of *Apodemus agrarius* in Poland / T. Gortat, R. Rutkowski, A. Gryczynska-Siemiatkowska, A. Kozakiewicz, M. Kozakiewicz // *Mammalian Biology*. – 2013. – V. 78. – №. 3. – P. 171-177.
123. Gortat, T. Anthropopressure gradients and the population genetic structure of *Apodemus agrarius* / T. Gortat, R. Rutkowski, A. Gryczyńska-Sięmiatkowska, A. Kozakiewicz, A. Pieniążek, M. Kozakiewicz // *Conservation Genetics*. – 2015. – V. 16. – №. 3. – P. 649-659.
124. Gortat, T. The spatial genetic structure of the yellow-necked mouse in an urban environment—a recent invader vs. a closely related permanent inhabitant / T. Gortat, R. Rutkowski, A. Gryczynska, A. Kozakiewicz, M. Kozakiewicz // *Urban Ecosystems*. – 2017. – V. 20. – №. 3. – P. 581-594.
125. Gorelysheva, D. I. Genetic diversity of *Syphacia Seurat*, 1916 (Nematoda: Oxyuridae) across the hybrid zone of their rodent hosts in Russia / D. I. Gorelysheva, A. R. Gromov, L. A. Lavrenchenko, S. E. Spiridonov // *Parasitology Research*. – 2021. – V. 120. – №. 6. – P. 2017-2030.
126. Graybeal, A. The phylogenetic utility of cytochrome b: lessons from bufonid frogs / A. Graybeal // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. – 1993. – V. 2. – №. 3. – P. 256-269.
127. Grimm, N. B. Integrated approaches to long-term studies of urban ecological systems / Grimm, N. B., Grove, J. M., Pickett, S. T., & Redman, C. L. // *Urban*

- ecology: An international perspective on the interaction between humans and nature. – Boston, MA: Springer US, 2008. – P. 123-141.
128. Gliwicz J. Ecological aspect of synurbanization of the striped field mouse, *Apodemus agrarius* / J. Gliwicz //Wiadomosci Ekologiczne. – 1980. – V. 26. – C. 117-124.
 129. Haddad, N. M. Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems / N. M. Haddad, L. A. Brudvig, J. Clobert, K. F. Davies, A. Gonzalez, R. D. Holt, W. M. Cook //Science advances. – 2015. – T. 1. – №. 2. – C. e1500052. –doi.org/10.1126/sciadv.1500052
 130. Hall, T. BioEdit: an important software for molecular biology / T. Hall, I. Biosciences, C. Carlsbad //GERF bull biosci. – 2011. – T. 2. – №. 1. – C. 60-61.
 131. Hall, D. M. The city as a refuge for insect pollinators / D.M. Hall, G.R. Camilo, R.K. Tonietto, J. Ollerton, K. Ahrne, M. Arduser, J.S. Ascher, K.C.R. Baldock, R. Fowler, G. Frankie, D. Goulson, B. Gunnarsson, M.E. Hanley, J.I. Jackson, G. Langellotto, D. Lowenstein, E.S. Minor, S.M. Philpott, S.G. Potts, M.H. Sirohi, E.M. Spevak, G.N. Stone, C.G. Threlfall // Conservation biology. – 2017. – T. 31. – №. 1. – C. 24-29.
 132. Harris, S. E. Signatures of rapid evolution in urban and rural transcriptomes of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) in the New York metropolitan area / S.E. Harris, J. Munshi-South, C. Obergfell, R. O'Neill //PLoS One. – 2013. – T. 8. – №. 8. – P. e74938.
 133. Harris, S. E. Signatures of positive selection and local adaptation to urbanization in white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) / S. E. Harris, J. Munshi-South //Molecular Ecology. – 2017. – V. 26. – №. 22. – P. 6336-6350.
 134. Hendry, A. P. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations / A. P. Hendry, T. J. Farrugia, M. T. Kinnison //Molecular ecology. – 2008. – V. 17. – №. 1. – P. 20-29.
 135. Haukisalmi, V. Parasitism by helminths in the grey-sided vole (*Clethrionomys rufocanus*) in northern Finland: influence of density, habitat and sex of the host /

- V. Haukialmi, H. Henttonen, F. Tenora //The Journal of Wildlife Diseases. – 1987. – V. 23. – №. 2. – P. 233-241.
136. Hawkins, N. J. The evolutionary origins of pesticide resistance / N. J. Hawkins, C. Bass, A. Dixon, P. Neve // Biological Reviews. – 2019. – V. 94. – №. 1. – P. 135-155.
137. Hirota, T. Population structure of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae), in suburban landscape, based on mitochondrial D-loop sequences / T. Hirota, T. Hirohata, H. Mashima, T. Satoh, Y. Obara, //Molecular Ecology. – 2004. – V. 13. – №. 11. – P. 3275-3282.
138. Hrgović, N. Basic bioecological characteristics of pest rodents / N. Hrgović, Z. Vukićević, D. Kataranovski //Deratization: Pest rodent control (in Serbian). Jovanovic S.(ed), Decje Novine, Gornji Milanovac, Serbia. – 1991. – P. 11-28.
139. Irwin, D. M. Evolution of the cytochrome b gene of mammals / D. M. Irwin, T. D. Kocher, A. C. Wilson //Journal of molecular evolution. – 1991. – V. 32. – №. 2. – P. 128-144.
140. Iwasa, M. A. The wild mammals of Japan / S. D. Ohdachi, Y. Ishibashi, M. A. Iwasa, T. Saitoh, S. B. Sellers // Kyoto: Shoukadoh Book Sellers, 2009. – T. 544.
141. Janeway, C. A. How the immune system works to protect the host from infection: a personal view / C. A. Janeway //Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2001. – V. 98. – №. 13. – P. 7461-7468. – doi.org/10.1073/pnas.13120299
142. Jensen, H. Genetic variation and structure of house sparrow populations: is there an island effect? / H. Jensen, R. Moe, I. J. Hagen, A. M. Holand, J. Kekkonen, J. Tufto, B. E. Sæther // Molecular Ecology. – 2013. – V. 22. – №. 7. – P. 1792-1805.
143. Jo, Y. S. Environmental factors affecting population level genetic divergence of the striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in South Korea / Y.-S. Jo, S.-R. Lee, J.T. Baccus, J. Jung, M.R. Forstner //Ecological Research. – 2018. – V. 33. – №. 5. – P. 989-999.

144. Jones, D. T. The rapid generation of mutation data matrices from protein sequences / D. T. Jones, W. R. Taylor, J. M. Thornton // *Bioinformatics*. – 1992. – V. 8. – №. 3. – P. 275-282. – doi.org/10.1093/bioinformatics/8.3.275
145. Johnson, M. T. J. Evolution of life in urban environments / M. T. J. Johnson, J. Munshi-South // *Science*. – 2017. – V. 358. – №. 6363. – P. eaam8327.
146. Kajdacs, B. Urban population genetics of slum-dwelling rats (*Rattus norvegicus*) in Salvador, Brazil / B. Kajdacs, F. Costa, C. Hyseni, F. Porter, J. Brown, G. Rodrigues, H. Farias, M. Reis, J. Childs, A. A. C. Ko, [et al.] // *Molecular ecology*. – 2013. – V. 22. – №. 20. – P. 5056-5070.
147. Kaneko, Y. *Apodemus agrarius* / Y. Kaneko, B. Kryštufek, I. Zagorodnyuk, V. Vohralík, N. Batsaikhan, D. Avirmed, G. Sukhchuluun // World Conservation Monitoring Centre, Natural Resources. Species Survival Commission, International Council for Bird Preservation. IUCN Red List of Threatened Animals. – Iucn, 1990. – doi.org/10.2305/iucn.uk.2016-3.rlts.t1888a22422191.en
148. Korine, C. The effect of water contamination and host-related factors on ectoparasite load in an insectivorous bat / C. Korine, S. Pilosof, A. Gross, J. B. Morales-Malacara, B. R. Krasnov // *Parasitology Research*. – 2017. – V. 116. – №. 9. – P. 2517-2526.
149. Krasnov, B. R. Abundance and distribution of fleas on desert rodents: linking Taylor's power law to ecological specialization and epidemiology / B. R. Krasnov, S. Morand, I. S. Khokhlova, G. I. Shenbrot, H. Hawlena, // *Parasitology*. – 2005. – V. 131. – №. 6. – P. 825-837.
150. Kim, H. H. Urban heat island / H. H. Kim // *International Journal of Remote Sensing*. – 1992. – V. 13. – №. 12. – P. 2319-2336.
151. Knapp, S. A research agenda for urban biodiversity in the global extinction crisis / S. Knapp, M. F. Aronson, E. Carpenter, A. Herrera-Montes, K. Jung, D. J. Kotze, A. K. Hahs, [et al.] // *BioScience*. – 2021. – V. 71. – №. 3. – P. 268-279.
152. Knijnenburg, C. Ergänzungen zur Kenntnis der witlebenden Kleinsaugerfauna im Tierpark Berlin / C. Knijnenburg, A. Knijnenburg // *Milu*. – 1971. – V. 3. – №. 2. – P. 203.

153. Klawitter, J. Zur Verbreitung der Fledermause in Berlin (West) von 1945–1976 / J. Klawitter //Myotis. – 1976. – №. 14. – P 3-14.
154. Klenke R. Ecofaunistic investigations of the small mammal populations in different habitat isles in Leipzig / R. Klenke //Wissenschaftliche Zeitschrift Karl-Marx-Universitaet Leipzi. – 1986. – V. 35. – №. 6. – P. 607-618.
155. Klein, J. Evolution of the major histocompatibility complex / J. Klein, F. Figueroa //Critical reviews in immunology. – 1986. – V. 6. – №. 4. – P. 295-386.
156. Klein, J. MHC, TSP, and the origin of species: from immunogenetics to evolutionary genetics / J. Klein, A. Sato, N. Nikolaidis //Annu. Rev. Genet. – 2007. – V. 41. – №. 1. – P. 281-304.
157. Koh, H. S. Comparative genetics of *Apodemus agrarius* (Rodentia: Mammalia) from insular and continental Eurasian populations: cytochrome b sequence analyses / H.S. Koh, P.J. Shaner, G. Csorba, Y. Wang, K.H. Jang, J.H. Lee //ACTA ZOOLOGICA HUNGARICA. – 2014. – V. 60. – №. 1. – P. 73-84.
158. Kornas, S. The European common hamster (*Cricetus cricetus*) - a parasitic tabula rasa / S. Kornas, M. Hedrzak, M. Wajdzik, J. Kowal, M. Basiaga, P. Nosal //Annals of Parasitology. – 2016. – V. 62. – №. Suppl.
159. Kowalski, K. Pleistocene rodents of Europe / K. Kowalski //Folia quaternaria. – 2001. – P. 3-389.
160. Kumar, S. MEGA X: molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms / S. Kumar, G. Stecher, M. Li, C. Knyaz, K. Tamura, //Molecular biology and evolution. – 2018. – V. 35. – №. 6. – P. 1547-1549.
161. Lampe, U. How grasshoppers respond to road noise: developmental plasticity and population differentiation in acoustic signalling / U. Lampe, K. Reinhold, T. Schmoll //Functional Ecology. – 2014. – V. 28. – №. 3. – P. 660-668.
162. Lamb, T. A molecular phylogeny of the gopher tortoises, with comments on familial relationships within the Testudinoidea / T. Lamb, C. Lydeard //Molecular Phylogenetics and Evolution. – 1994. – V. 3. – №. 4. – P. 283-291.

163. LaPoint S. et al. Ecological connectivity research in urban areas LaPoint / S., Balkenhol N., J. Hale, J. Sadler, R. van der Ree //Functional ecology. – 2015. – V. 29. – №. 7. – P. 868-878.
164. Lazić, M. M. City life has fitness costs: reduced body condition and increased parasite load in urban common wall lizards, *Podarcis muralis* / M. M. Lazić, M. A. Carretero, U. Živković, J. Crnobrnja-Isailović, //Salamandra. – 2017. – V. 53. – №. 1. – P. 10.
165. Longcore, T. Ecological light pollution / T. Longcore, C. Rich //Frontiers in Ecology and the Environment. – 2004. – V. 2. – №. 4. – P. 191-198.
166. Langmead, B. Fast gapped-read alignment with Bowtie 2 / B. Langmead, S. L. Salzberg //Nature methods. – 2012. – V. 9. – №. 4. – P. 357-359.
167. Lenaz, G. Mitochondrial bioenergetics in aging / G. Lenaz, M. D'aurelio, M. M. Pich, M. L. Genova, B. Ventura, C. Bovina, G. P. Castelli [et al.] //Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics. – 2000. – V. 1459. – №. 2-3. – P. 397-404.
168. Leonardi, M. O. Artificial photoperiod influence on the immune system of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Southern Hemisphere / M. O. Leonardi, A. E. Klempau //Aquaculture. – 2003. – V. 221. – №. 1-4. – P. 581-591.
169. Li, Y. L. StructureSelector: A web-based software to select and visualize the optimal number of clusters using multiple methods / Y. L. Li, J. X. Liu //Molecular ecology resources. – 2018. – V. 18. – №. 1. – P. 176-177.
170. Lighten, J. Evolutionary genetics of immunological supertypes reveals two faces of the Red Queen / J. Lighten, A.S. Papadopoulos, R.S. Mohammed, B.J. Ward, I.G. Paterson, L. Baillie, I.R. Bradbury, A.P. Hendry, P. Bentzen, C. Van Oosterhout //Nature communications. – 2017. – V. 8. – №. 1. – P. 1294.
171. Liro A. Variation in weights of body and internal organs of the field mouse in a gradient of urban habitats / A. Liro //Acta Theriologica. – 1985. – V. 30. – №. 24. – P. 359-377.

172. Lindenmayer, D. B. Habitat fragmentation and landscape change: an ecological and conservation synthesis / D. B. Lindenmayer, J. Fischer // Island Press. – 2013.
173. Luniak M. On the some problems dealing with the formation of urban avifauna / M. Luniak //Przegl. Zool. – 1964. – V. 12. – №. 2.
174. Luniak, M. Synurbization–adaptation of animal wildlife to urban development / M. Luniak //Proceedings 4th international urban wildlife symposium. – Tucson: University of Arizona, 2004. – P. 50-55.
175. Magle, S. B. Urban wildlife research: past, present, and future / S. B. Magle, V. M. Hunt, M. Vernon, K. R. Crooks //Biological conservation. – 2012. – V. 155. – P. 23-32.
176. Makova, K. D. Microsatellite markers in wood mouse and striped field mouse (genus *Apodemus*) / K.D. Makova, J.C. Patton, E. Yu. Krysanov, R.K. Chesser, R.J. Baker //Molecular Ecology. – 1998. – V. 7. – №. 2. – P. 247-248.
177. Manel, S. Ten years of landscape genetics / S. Manel, R. Holderegger //Trends in ecology & evolution. – 2013. – V. 28. – №. 10. – P. 614-621.
178. Markert, J. A. Urbanization and distance shape population structure in *Fundulus heteroclitus* / J. A. Markert, M. T. Rock, B. W. Clark, D. E. Nacci, //Journal of urban ecology. – 2024. – V. 10. – №. 1. – P. juae016.
179. Matzaraki, V. The MHC locus and genetic susceptibility to autoimmune and infectious diseases / V. Matzaraki, V. Kumar, C. Wijmenga, A. Zhernakova, //Genome biology. – 2017. – V. 18. – №. 1. – P. 76. – doi.org/10.1126/science.aaf3630
180. McDonald, R. I. Urban ecology for the urban century / R. I. McDonald //Ecosystem Health and Sustainability. – 2016. – V. 2. – №. 7. – P. e01221.
181. Migalska, M. Long term patterns of association between MHC and helminth burdens in the bank vole support Red Queen dynamics / M. Migalska, K. Przesmycka, M. Alsarraf, A. Bajer, J. Behn ke-Borowczyk, M. Grzybek, J.M. Behnke, Rad wan J. //Molecular ecology. – 2022. – V. 31. – №. 12. – P. 3400-3415. doi.org/10.1111/mec.16486

182. Miles, L. S. Urban hubs of connectivity: Contrasting patterns of gene flow within and among cities in the western black widow spider / L. S. Miles, R. J. Dyer, B. C. Verrelli //Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2018. – V. 285. – №. 1884. – P. 20181224.
183. Miles, L. S. Gene flow and genetic drift in urban environments / L.S. Miles, L.R. Rivkin, M.T. Johnson, J. Munshi-South, B.C. Verrelli //Molecular ecology. – 2019. – V. 28. – №. 18. – P. 4138-4151.
184. Mott, K. E. Parasitic diseases and urban development / K. E. Mott, P. Desjeux, A. Moncayo, P. Ranque, P. De Raadt //Bulletin of the World Health Organization. – 1990. – V. 68. – №. 6. – P. 691.
185. Moritz, C. Evolutionary relationships within the *Ensatina eschscholtzii* complex confirm the ring species interpretation / C. Moritz, C. J. Schneider, D. B. Wake //Systematic biology. – 1992. – V. 41. – №. 3. – P. 273-291.
186. Moore, W.S. The window of taxonomic resolution for phylogenies based on mitochondrial cytochrome-b / W.S. Moore, V.R. DeFilippis //Avian molecular evolution and systematics. Academic Press, New York. – 1997. P. 83–120.
187. Munshi-South, J. Population genomics of the Anthropocene: Urbanization is negatively associated with genome-wide variation in white-footed mouse populations / J. Munshi-South, C. P. Zolnik, S. E. Harris //Evolutionary applications. – 2016. – V. 9. – №. 4. – P. 546-564.
188. Munshi-South, J. Urban Park characteristics, genetic variation, and historical demography of white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City / J. Munshi-South, C.Nagy //PeerJ. – 2014. – V. 2. – P. e310.
189. Munshi-South, J. Landscape genetic approaches to understanding movement and gene flow in cities / J. Munshi-South, J. L. Richardson // Urban evolutionary biology. – 2020. – P. 54-73.
190. Nechay, G. The Common Hamster (*Cricetus cricetus* [L.]); a Review 1 / G. Nechay, M. Hamar, I. Grulich //EPPO Bulletin. – 1977. – V. 7. – №. 2. – P. 255-276.

191. Nechay, G. Status of hamsters *Cricetus cricetus*, *Cricetus migratorius*, *Mesocricetus newtoni*, and other hamster species in Europe / G. Nechay // Council of Europe, 2000. – V. 106.
192. Nemeth, E. Bird song and anthropogenic noise: vocal constraints may explain why birds sing higher-frequency songs in cities / E. Nemeth, N. Pieretti, S.A. Zollinger, N. Geberzahn, J. Partecke, A.C. Miranda, H. Brumm // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2013. – V. 280. – №. 1754. – P. 20122798. – doi.org/10.1098/rspb.2012.2798.
193. Nei, M. Simple methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous nucleotide substitutions / M. Nei, T. Gojobori // Molecular biology and evolution. – 1986. – V. 3. – №. 5. – P. 418-426. – doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040410
194. Neumann, K. Genetic spatial structure of European common hamsters (*Cricetus cricetus*)—a result of repeated range expansion and demographic bottlenecks / K. Neumann, J. Michaux, S. Maak, A.H. Jansman, A. Kayser, G. Mundt, R. Gattermann // Molecular Ecology. – 2005. – V. 14. – №. 5. – P. 1473-1483.
195. Neumann, K. Multiple bottlenecks in threatened western European populations of the common hamster *Cricetus cricetus* (L.) / K. Neumann, H. Jansman, A. Kayser, S. Maak, R. Gattermann // Conservation Genetics. – 2004. – V. 5. – №. 2. – P. 181-193.
196. Nunn, G. B. Body size effects and rates of cytochrome b evolution in tube-nosed seabirds / G. B. Nunn, S. E. Stanley // Molecular Biology and Evolution. – 1998. – V. 15. – №. 10. – P. 1360-1371.
197. Novak, M. Effect of sex hormones on the growth and multiplication of tetrathyridia of *Mesocostoides corti* (Cestoda: Cyclophyllidae) in mice / M. Novak // International Journal for Parasitology. – 1974. – V. 4. – №. 4. – P. 371-374.
198. Noël, S. Impact of urban fragmentation on the genetic structure of the eastern red-backed salamander / S. Noël, M. Ouellet, P. Galois, F. J. Lapointe // Conservation Genetics. – 2007. – V. 8. – №. 3. – P. 599-606.

199. O'Brien, K. Global environmental change II: From adaptation to deliberate transformation / K. O'Brien //Progress in human geography. – 2012. – V. 36. – №. 5. – P. 667-676.
200. Ohnishi, N. Polymorphic microsatellite DNA markers in the Japanese wood mouse *Apodemus argenteus* / Ohnishi N., Ishibashi Y., Saitoh T., Abe S., Yoshida M.C. //Molecular Ecology. – 1998. – V. 7. – №. 10. – P. 1431-1439.
201. Ogundiran, M. B. Heavy metals levels in forage grasses, leachate and lactating cows reared around lead slag dumpsites in Nigeria / M. B. Ogundiran, D. T. Ogundele, P. G. Afolayan, O. Osibanjo //International Journal of Environmental Research. – 2012. – V. 6. – №. 3. – P. 695-702.
202. Ondříková, J. The helminth parasites of two sympatric species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) from south-eastern Slovakia / J. Ondříková, D. Miklisová, A. Ribas, M. Stanko //Acta Parasitologica. – 2010. – V. 55. – №. 4. – P. 369-378.
203. Parris, K. M. Frogs call at a higher pitch in traffic noise / K. M. Parris, M. Velik-Lord, J. M. A. North //Ecology and Society. – 2009. – V. 14. – №. 1.
204. Pelikan, J. Mammals in the urban agglomeration of Brno / J. Pelikan, J. Zeida, M. Homolka // Acta Scientarium Naturalium Brno. – 1983. – № 9. – P. 3–49.
205. Popov, V. Pleistocene record of *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) (Mammalia: Rodentia) in the Magura Cave, Bulgaria / V. Popov //Acta Zool. Bulg. – 2017. – V. 69. – №. 1. – P. 121.
206. Pritchard, J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly //Genetics. – 2000. – V. 155. – №. 2. – P. 945-959.
207. Radwan, J. Does reduced MHC diversity decrease viability of vertebrate populations? / J. Radwan, A. Biedrzycka, W. Babik //Biological conservation. – 2010. – V. 143. – №. 3. – P. 537-544. – doi.org/10.1016/j.biocon.2009.07.026
208. Ravinet, M. Signatures of human-commensalism in the house sparrow genome / M. Ravinet, T.O. Elgvin, C. Trier, M. Aliabadian, A. Gavrilov, G.-P. Sætre

- //Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2018. – V. 285. – №. 1884. – P. 20181246. – doi.org/10.1098/rspb.2018.1246.
209. Rivkin, L. R. A roadmap for urban evolutionary ecology / L. Rivkin, J. Santangelo, M. Alberti, M. Aronson, C. de Keyzer, S. Diamond, M. Fortin, L. Frazee, A. Gorton, A. Hendry, Y. Liu, J. Losos, J. MacIvor, R. Martin, M. McDonnell, L. Miles, J. Munshi-South, R. Ness, A. Newman, M. Stothart, P. Theodorou, K. Thompson, B. Verrelli, A. Whitehead, K. Winchell, M. Johnson //Evolutionary applications. – 2019. – V. 12. – №. 3. – P. 384-398.
210. Richman, A. D. Relative roles of mutation and recombination in generating allelic polymorphism at an MHC class II locus in *Peromyscus maniculatus* / A.D. Richman, L.G. Herrera, D. Nash, M.H. Schierup //Genetics Research. – 2003. – V. 82. – №. 2. – P. 89-99. –doi.org/10.1017/S0016672303006347
211. Rizzi, E. Ancient DNA studies: new perspectives on old samples / E. Rizzi, M. Lari, E. Gigli, G. De Bellis, D. Caramelli//Genetics Selection Evolution. – 2012. – V. 44. – №. 1. – P. 21.
212. Reiners, T. E. Preservation of genetic diversity in a wild and captive population of a rapidly declining mammal, the Common hamster of the French Alsace region / T. E. Reiners, J. Eidenschenk, K. Neumann, C. Nowak, //Mammalian Biology. – 2014. – V. 79. – №. 4. – P. 240-246.
213. Sanz, N. Molecular characterization of spiny hedgehogs of the Iberian Peninsula: the missing link in the postglacial colonization of the western European hedgehog / N. Sanz, O. Vidal, S. García, R. Molina, R. M. Araguas //Mammal Research. – 2021. – V. 66. – №. 1. – P. 187-200.
214. Serbaji, M. M. Anthropogenic contributions to heavy metal distributions in the surface and sub-surface sediments of the northern coast of Sfax, Tunisia / M. M. Serbaji, C. Azri, K. Medhioub //International Journal of Environmental Research. – 2012. – V. 6. – №. 3. – P. 613-626.
215. Seto, K. C. A global outlook on urbanization. Urbanization, biodiversity and ecosystem services: Challenges and opportunities / K. C. Seto, S. Parnell, T. Elmqvist //Urbanization, Biodiversity and Ecosystem Services: Challenges and

- Opportunities: A Global Assessment, T. Elmqvist et al.(eds.), DOI. – 2013. – V. 10. – P. 978-94.
216. Serieys L. E. K. Anticoagulant rodenticides in urban bobcats: exposure, risk factors and potential effects based on a 16-year study / L. E. Serieys, T. C. Armenta, J. G. Moriarty, E. E. Boydston, L. M. Lyren, R. H. Poppenga, S. P. Riley // *Ecotoxicology*. – 2015. – V. 24. – №. 4. – P. 844-862.
217. Schilthuizen, M. Darwin comes to towns. How the Urban Jungle Drives Evolution / M. Schilthuizen // London. Quercus Edition Ltd. – 2018. – P.344.
218. Shiina, T. Discovery of novel MHC-class I alleles and haplotypes in Filipino cynomolgus macaques (*Macaca fascicularis*) by pyrosequencing and Sanger sequencing: Mafa-class I polymorphism / T. Shiina, Y. Yamada, A. Aarnink, S. Suzuki, A. Masuya, S. Ito, D. Ido, H. Yamanaka, C. Iwatani, H. Tsuchiya, H. Ishigaki, Y. Itoh, K. Ogasawara, J.K. Kulski, Blanch er A.// *Immunogenetics*. – 2015. – V. 67. – №. 10. – P. 563-578. –doi.org/10.1007/s00251-015-0867-9
219. Smith, J. A. Gastric spiruridiasis caused by *Mastophorus muris* in a captive population of striped possums (*Dactylopsila trivirgata*) / J. A. Smith, J. M. Kinsella // *Journal of Zoo and Wildlife Medicine*. – 2011. – P. 357-359.
220. Smulders, M. J. M. Complete loss of MHC genetic diversity in the Common Hamster (*Cricetus cricetus*) population in The Netherlands. Consequences for conservation strategies / M. J. M. Smulders, L. B. Snoek, G. Booy, B. Vosman // *Conservation Genetics*. – 2003. – V. 4. – №. 4. – P. 441-451.
221. Slabbekoorn, H. Birds sing at a higher pitch in urban noise / H. Slabbekoorn, M. Peet // *Nature*. – 2003. – V. 424. – №. 6946. – P. 267-267.
222. Suárez-Rodríguez, M. Incorporation of cigarette butts into nests reduces nest ectoparasite load in urban birds: new ingredients for an old recipe? / M. Suárez-Rodríguez, I. López-Rull, C. M. Garcia // *Biology letters*. – 2013. – V. 9. – №. 1. – P. 20120931.
223. Sumiński, S. M. Fauna Warszawy. – 1922.
224. Surov, A. Dramatic global decrease in the range and reproduction rate of the European hamster *Cricetus cricetus* / A. Surov, A. Banaszek, P. Bogomolov, N.

- Feoktistova, S. Monecke //Endangered species research. – 2016. – V. 31. – P. 119-145.
225. Suzuki, H. A biogeographic view of *Apodemus* in Asia and Europe inferred from nuclear and mitochondrial gene sequences / H. Suzuki, M. G. Filippucci, G. N. Chelomina, J. J. Sato, K. Serizawa, E. Nevo //Biochemical Genetics. – 2008. – V. 46. – №. 5. – P. 329-346.
226. Takahata, Y. Urbanisation has impacted the population genetic structure of the Eurasian red squirrel in Japan within a short period of 30 years / Y. Takahata, K. Uchida, N. Kutsukake, T. Shimamoto, Y. Asari, Y. Terai, //Conservation Genetics. – 2024. – V. 25. – №. 5. – P. 1111-1122.
227. Thatcher, H. R. Using Parasitic Load to Measure the Effect of Anthropogenic Disturbance on Vervet Monkeys: HR Thatcher et al / H. R. Thatcher, C. T. Downs, N. F. Koyama //EcoHealth. – 2018. – V. 15. – №. 3. – P. 676-681.
228. Tinari, A. M. Sharks at night, exposed to city light: Melatonin concentrations in two shark species differ in response to artificial light at night / A.M. Tinari, M.D. McDonald, S.J. Cooke, A.J. Gallagher, N. Hammerschlag //Science of The Total Environment. – 2026. – V. 1015. – P. 181446.
229. Tosches, M. A. Melatonin signaling controls circadian swimming behavior in marine zooplankton / M.A. Tosches, D. Bucher, P. Vopalensky, D. Arendt // Cell. – 2014. – V. 159. – №. 1. – P. 46-57.
230. Turner, J. Fine Scale Phylogeography of Urban Western European Hedgehog *Erinaceus europaeus* in South-East England / J. Turner, C. Carbone, B. Lawson, K. Seilern-Macpherson, C. Faulkes //Ecology and Evolution. – 2025. – V. 15. – №. 7. – P. e71729.
231. Ujvari, B. Major histocompatibility complex (MHC) markers in conservation biology / B. Ujvari, K. Belov //International Journal of Molecular Sciences. – 2011. – V. 12. – №. 8. – P. 5168-5186.
232. United Nations. World urbanization prospects 2025: Summary of results. – 2025. – UN DESA/POP/2025/TR – №.12.

233. Unfried, T. M. Effects of urbanization on Song Sparrow (*Melospiza melodia*) population connectivity / T. M. Unfried, L. Hauser, J. M. Marzluff // Conservation Genetics. – 2013. – V. 14. – №. 1. – P. 41-53. doi: 10.1007/s10592-012-0422-2
234. Villesen P. FaBox: an online toolbox for fasta sequences / P. Villesen // Molecular ecology notes. – 2007. – V. 7. – №. 6. – P. 965-968.
235. Villafañe Gomez, I. E. Helminth communities and host-parasite relationships in argentine brown rat (*Rattus norvegicus*) / I. E. Gomez Villafañe, M. R. Robles, M. Busch // Helminthologia. – 2008. – V. 45. – №. 3. – P. 126-129.
236. Wałęcki A. Fauna zwierząt ssących Warszawy i jej stosunek do fauny całego kraju / A. Wałęcki // Pamiętnik Fizyograficzny. – 1881. – V. 1. – №. 3. – P. 268-291.
237. Winternitz, J. C. Duplication and population dynamics shape historic patterns of selection and genetic variation at the major histocompatibility complex in rodents / J. C. Winternitz, J. P. Wares // Ecology and Evolution. – 2013. – V. 3. – №. 6. – P. 1552-1568.
238. Whitehead, A. Functional genomics of physiological plasticity and local adaptation in killifish / A. Whitehead, F. Galvez, S.J. Zhang, L.M. Williams, M.F. Oleksiak // Journal of Heredity. – 2011. – V. 102. – №. 5. – P. 499-511.
239. Weir, B. S. Estimating F-statistics for the analysis of population structure / B. S. Weir, C. C. Cockerham // Evolution. – 1984. – P. 1358-1370.
240. Wu, H. Isolation and characterization of fourteen microsatellite loci for striped field mouse (*Apodemus agrarius*) / H. Wu, X.J. Zhan, L. Yan, S.Y. Liu, M. Li, J.C. Hu, F.W. Wei. // Conservation genetics. – 2008. – V. 9. – №. 6. – P. 1691-1693.
241. Yalkovskaya, L. Phylogeography of the striped field mouse (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) in light of new data from central part of Northern Eurasia / L. Yalkovskaya, P. Sibiryakov, A. Borodin // PLoS One. – 2022. – V. 17. – №. 10. – P. e0276466. – doi.org/10.1371/ journal.pone.0276466
242. Yasuda, S. P. Phylogeographic patterning of mtDNA in the widely distributed harvest mouse (*Micromys minutus*) suggests dramatic cycles of range contraction

and expansion during the mid-to late Pleistocene / S. P. Yasuda, P. Vogel, K. Tsuchiya, S. Han, L. Lin, H. Suzuki //Canadian Journal of Zoology. – 2005. – V. 83. – №. 11. – P. 1411-1420.

243. Zaleśny, G. Molecular identification of *Heterakis spumosa* Schneider, 1866 (Nematoda: Ascaridida: Heterakidae) with comparative analysis of its occurrence in two mice species / G. Zaleśny, J. Hildebrand, M. Popiołek //Annales Zoologici. – Museum and Institute of Zoology, Polish Academy of Sciences, 2010. – V. 60. – №. 4. – P. 647-655.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1S. Аллели экзона 2 гена DRB1, обнаруженные у полевых мышей в парках г. Москвы

Аллель	№ записи в GenBank	Количество особей, несущих данный аллель и их распределение в парках города
Arag-DRB*01	PP942309	15: Нескучный сад – 7; Терлецкий парк – 4; ГБС – 2; Битцевский лесопарк – 2
Arag-DRB*02	PP942310	16: Нескучный сад – 7; Терлецкий парк – 4; ГБС – 3; Битцевский лесопарк – 2
Arag-DRB*03	PP942311	17: Нескучный сад – 7; Терлецкий парк – 4; ГБС – 4; Битцевский лесопарк – 2
Arag-DRB*04	PP942312	13: Нескучный сад – 6; Терлецкий парк – 3; ГБС – 2; Битцевский лесопарк – 2
Arag-DRB*05	PP942313	12: Нескучный сад – 7; Терлецкий парк – 1; ГБС – 3; Битцевский лесопарк – 1
Arag-DRB*06	PP942314	13: Нескучный сад – 7; Битцевский лесопарк – 6
Arag-DRB*07	PP942315	3: Нескучный сад – 1; Битцевский лесопарк – 2
Arag-DRB*08	PP942316	3: ГБС
Arag-DRB*09	PP942317	3: Терлецкий парк – 2; ГБС – 1
Arag-DRB*10	PP942318	5: Терлецкий парк – 3; ГБС – 2
Arag-DRB*11	PP942319	3: Терлецкий парк – 2; Битцевский лесопарк – 1
Arag-DRB*12	PP942320	4: Нескучный сад – 2; Терлецкий парк – 1; Битцевский лесопарк – 1;
Arag-DRB*13	PP942321	4: Нескучный сад – 3; Битцевский лесопарк – 1
Arag-DRB*14	PP942322	4: Нескучный сад – 3; Битцевский лесопарк – 1
Arag-DRB*15	PP942323	1: ГБС
Arag-DRB*16	PP942324	3: Терлецкий парк – 2; ГБС – 1;
Arag-DRB*17	PP942325	2: Нескучный сад – 1; Битцевский лесопарк – 1;
Arag-DRB*18	PP942326	2: Терлецкий парк
Arag-DRB*19	PP942327	1: Битцевский лесопарк

Arag-DRB*20	PP942328	1: Битцевский лесопарк
Arag-DRB*21	PP942329	1: Битцевский лесопарк
Arag-DRB*22	PP942330	1: Битцевский лесопарк
Arag-DRB*23	PP942331	1: Битцевский лесопарк
Arag-DRB*24	PP942332	1: Терлецкий парк
Arag-DRB*25	PP942333	1: Терлецкий парк
Arag-DRB*26	PP942334	1: Нескучный сад
Arag-DRB*27	PP942335	1: Нескучный сад

Таблица 2S. Аллели локуса DRB, экзон 2, отмеченные в ходе исследования у обыкновенного хомяка

Номер аллели	Номер Генбанка	Количество особей в обобщенной выборке ($n=36$)
Crcr-DRB*15	ON081883 -	12
Crcr-DRB*16	ON081884	4
Crcr-DRB*17	ON081885	3
Crcr-DRB*18	ON081886	1
Crcr-DRB*19	ON081887	7
Crcr-DRB*20	ON081888	4
Crcr-DRB*21	ON081889	1
Crcr-DRB*22	ON081890	2
Crcr-DRB*23	ON081891	1
Crcr-DRB*24	ON081892	2
Crcr-DRB*25	ON081893	3

Crcr-DRB*26	ON081894	3
Crcr-DRB*27	ON081895	2
Crcr-DRB*28	ON081896	2
Crcr-DRB*29	ON081897	1
Crcr-DRB*30	ON081898	1
Crcr-DRB*31	ON081899	1
Crcr-DRB*32	ON081900	1
Crcr-DRB*33	ON081901	1
Crcr-DRB*34	ON081902	2
Crcr-DRB*35	ON081903	1
Crcr-DRB*36	ON081904	1
Crcr-DRB*37	ON081905	1
Crcr-DRB*38	ON081906	1
Crcr-DRB*39	ON081907	1

Таблица 3S. Показатели заражённости (экстенсивность инвазии/индекс обилия) мышей на территории города Москвы.

	<i>H. polygyrus</i>	<i>H. spumosa</i>	<i>S. lobata</i>	<i>Plagi orchis sp.</i>	<i>H. mixtura</i>	<i>M. muris</i>	<i>H. polygyrus</i>	<i>H. spumosa</i>	<i>M. muris</i>
	<i>Apodemus agrarius</i> N=19				<i>Myodes glareolus</i> N=11		<i>Sylvaemus uralensis</i> N=10		
N infected	11	14	2	3	10	6	6	3	1
P %	58	74	11	16	91	55	60	30	10

ИО	19,26	11,79	0,11	1,84	9,8	1,18	34,8	4,6	0,2
----	-------	-------	------	------	-----	------	------	-----	-----

Table 4S. Места сбора образцов ДНК для анализа генов МНС в восточной части ареала обыкновенного хомяка.

Филогруппы: “А” – “Алтай”; “С” – “Кавказ”; “Е” – “Европа”; “U-E” – “г. Симферополь” (“Е” phylogroup); “Cr-E” – загородные популяции г. Симферополя (“Е” филогруппа)

География	Количество особей	Координаты	Филогруппа/Популяция	Ссылка
Западная Сибирь, Томск и его окрестности	8	56°21' N, 85°12' E	"А"	Feoktistova et al., 2024
Западная Сибирь, Новосибирск и окрестности, Академгородок и пригород	6	54°49' N, 83°09' E	"А"	Feoktistova et al., 2024
Западная Сибирь, Алтайский край, Барнаул и его окрестности	2	53°16' N, 83°44' E	"А"	Feoktistova et al., 2024
Кавказ, Чегемский район, Кабардино-Балкария, поселок Нартан и окрестности	4	43°30' N, 43°42' E	"С"	Feoktistova et al., 2024
Кавказ, Ставропольский Край, Кисловодск и окрестности	4	43°55' N, 42°43' E	"С"	Feoktistova et al., 2024
Кавказ, поселок Нартан и его окрестности	2	43°25' N, 43°55' E	"С"	Feoktistova et al., 2024

Кабардино-Балкария, окрестности поселка Аргудан				
Кавказ, Кабардино- Балкария, Нальчик и окрестности	5	43°30' N, 43°39' E	"C"	Feoktisto va et al., 2024
Центральная Россия, окрестности Тамбова, Лихтенбергская степь	8	52°13' N, 41°35' E	"E"	Feoktisto va et al., 2024
Западная Россия, Липецкая область, поселок Никольское	5	52°58' N, 38°33' E	"E"	Feoktisto va et al., 2024
Центральная Россия, Воронежская область район Верхнехавский район, деревня Беловка	1	51°54' N, 39°48' E	"E"	Feoktisto va et al., 2024
Центральная Россия, Воронежская область Аннинский район, деревня Хлебородное	1	51°27' N, 40°41' E	"E"	Feoktisto va et al., 2024
Центральная Россия Воронежский заповедник, окрестности Липецка и Воронежа	1	52°06' N, 39°26' E	"E"	Feoktisto va et al., 2024
Крым, окрестности Симферополя	19	45°03' N, 34°19' E	"Cr-E"	Feoktisto va et al 2022
Крым, Симферополь	18	44°58' N, 34°6' E	"U-E"	Feoktisto va et al 2022