

На правах рукописи

КАРМАНОВА ТАТЬЯНА НИКОЛАЕВНА

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

1.5.12 – зоология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 2026

Работа выполнена в лаборатории сравнительной этиологии и биокommunikации ФГБУН «Института проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Российской академии наук»

Научный руководитель: **Суров Алексей Васильевич**
член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, заведующий лабораторией сравнительной этиологии и биокommunikации ФГБУН «Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук»

Официальные оппоненты: **Новиков Евгений Анатольевич**
доктор биологических наук, доцент, заведующий лабораторией структуры и динамики популяций животных ФГБУН «Института систематики и экологии животных Сибирского отделения Российской академии наук»

Брандлер Олег Владимирович
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории эволюции генома и механизмов видообразования ФГБУН «Института биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук»

Ведущая организация: ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова» (г. Москва)

Защита состоится «__» _____ 2026 года в «__» часов «__» минут на заседании диссертационного совета 24.1.109.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук» по адресу: 119071, Москва, Ленинский проспект, д. 33, тел./факс +7(495)952-35-84, e-mail: admin@sev-in.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН по адресу: 119071, г. Москва, Ленинский проспект, д. 33; на сайте ФГБУН ИПЭЭ РАН по адресу: <https://sev-in.ru> и на сайте Высшей аттестационной комиссии по адресу <https://vak.gisnauka.ru>.

Автореферат разослан «_____» _____ 2026 года.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Е.А. Кацман

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

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 и снижение 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 нам выявить глобальные процессы в городских экосистемах, которые происходят вследствие дрейфа генов, сильного давления на популяции животных и показать, как развивается 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 угрожаяемым 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 их 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 митохондриальным 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 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 им А.Н. Северцова 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 секвенированием ампликонов в «ООО Евроген 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 объемом собранного материала и подтверждается обработкой данных с использованием современных методов статистического 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. Вальядолид, 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 Пушкинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (г. Пущино, 2025 г.); 8-я Международная конференция по биологии грызунов и пестменеджменту (8 International Conference on Rodent Biology and Management) (Австралия, г. Канберра, 2025 г.); Международная конференция, посвященная 55-летию юбилею 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 147 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 170 иностранных источников.

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 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).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Во введении приведены актуальность темы исследования, обоснована теоретическая и практическая значимость работы, определены цели и задачи исследования, приведены научная новизна, и основные положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы обсуждаются следующие проблемы, связанные с городской экологией: «городские экосистемы как среда обитания позвоночных», «факторы, благоприятные для обитания животных в городах», «негативные факторы для жизни животных в городах», «фрагментация местообитаний – ключевой фактор, влияющий на генетическую структуру мелких млекопитающих в урбоценозах», «паразитарная нагрузка в урбоценозах», «гемисинантропные виды, как модельные объекты изучения процессов синурбанизации», «использование молекулярно-генетических методов для исследования городских популяций грызунов».

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе приводится описание биологии полевой мыши и обыкновенного хомяка, обозначается актуальность изучения этих видов и критерии, послужившие основанием для выбора именно этих объектов в качестве модельных.

ГЛАВА 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, Звенигородской биостанции МГУ и в Красногорске. Отлов обыкновенного хомяка проводился на территории г. Москвы, г. Симферополя и его пригородных территориях. Образцы из остальной части ареала обыкновенного хомяка были

взяты из генетической коллекции, хранящейся в кабинете методов молекулярной диагностики, входящей в ЦКП «Инструментальные методы в экологии» ИПЭЭ им А.Н. Северцова 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.

В качестве образцов были использованы фрагменты ткани уха или пальца (для обыкновенного хомяка), фрагменты мышечной ткани (для полевой мыши), фиксированные в 96% этаноле. Размер выборки для каждого вида и выбранные методы для достижения поставленных задач представлены в Таблице 1. Выделение тотальной ДНК проводили с помощью коммерческих наборов.

Таблица 1. 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, Кироводск, 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)	$n=84$

3.2. Методика анализа мтДНК

В качестве маркера филогенетических линий для обыкновенного хомяка использовали два локуса мтДНК: контрольный регион (D-петля) и ген цитохрома b (cytb), для полевой мыши - только последовательность гена cytb.

ПЦР продукты, полученные с использованием специфичных праймеров использовали как матрицу для проведения терминирующих реакций с набором реагентов BigDye Terminator v.3.1 (Applied Biosystems, США). Секвенирование нуклеотидных последовательностей выполнялось на автоматическом анализаторе AB3500 (США). Полученные последовательности совмещали и выравнивали в программе BioEdit v.7.0.1 (Hall

et al., 2011) с последующей ручной корректировкой. Для построения медианной сети вариантов нуклеотидных последовательностей использовали программу NetWork v.4.6.1.6.

Уникальные последовательности (гаплотипы) зарегистрированы в базе данных GenBank.

3.3. Методика анализа микросателлитных локусов

Был исследован аллельный состав 12 аутосомных микросателлитных локусов полевой мыши и 10 локусов обыкновенного хомяка. При постановке ПЦР один из праймеров каждой пары был мечен флуоресцентным маркером (FAM, R6G, ROX либо TAMRA).

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

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. 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. Географические расстояния определяли через программу Google Earth как прямое расстояние между точками с координатами мест отлова.

Оценку генетической структуры проводили на основе анализа частот аллелей с помощью кластеризации, реализованной в программе Structure v. 2.3.4. для каждой гипотезы ($K=1-8$). Результаты интерпретировали с помощью онлайн-сервиса StructureSelector, учитывая изменения вероятностей при переходе между гипотезами с помощью показателя Delta K, основанного на методе Evanno, а также исходя из наибольшего среднего значения логарифма вероятности ($\ln P(K)$) среди протестированных гипотез.

3.4. Методика анализа экзона 2 гена DRB главного комплекса гистосовместимости

Для амплификации второго экзона гена DRB обоих видов использовали праймеры, предложенные в работе (Smulders et al., 2003), предназначенные для обыкновенного хомяка. Специфичность праймеров для полевой мыши была предварительно проверена путём секвенирования ПЦР-продуктов методом Сэнгера. Определение нуклеотидных последовательностей отдельных аллелей осуществляли в «ООО Евроген Лаб.». Пул библиотек секвенировали на платформе Illumina NovaSeq 6000 с использованием реактивов S4 NovaSeq 6000.

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. Объединённые чтения затем выравнивались на референсную последовательность второго экзона гена DRB, известную для обыкновенного

хомьяка (аллель Crcl-DRB1*14, GenBank AJ490324, Smulders et al., 2003). В каждом наборе последовательностей для отдельного образца идентифицировали уникальные варианты (аллели) и подсчитывали их частоту встречаемости. 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. 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. 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, %). Также рассчитывали соотношение несинонимичных к синонимичным заменам (dN/dS) по методу Nei-Gojobori с индексом Jukes-Cantor (Nei, Gojobori, 1986).

Был использован индекс концентрации Симпсона (SCI) в онлайн-сервисе SPADE R 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 ЖКТ

Отловленных полевых мышей 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. Для сбора оставшихся паразитов использовали метод смыва. Определение гельминтов полевых мышей 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

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

4.1. Распределение материнских линий полевой мыши в Москве и Подмоскowie

Анализ распределения гаплотипов гена цитохрома b у полевых мышей из различных парков Москвы и Подмоскowie показал, что из 12 выявленных гаплотипов, ранее для города были известны только три (Koh et al., 2014; Yalkovskaya et al., 2022). В Москве

было выявлено десять гаплотипов гена *cytb*, а в районе НЭБ «Черноголовка» - ещё два. В московских 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 наиболее удаленном от центра Битцевском лесопарке значения были самыми высокими.

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. 1). Самым широко распространенным оказался гаплотип Mos 11, найденный в четырех парках (Битцевском лесопарке, Нескучном саду, Филевском парке и ГБС).

Генетические дистанции, определяемые по индексу *Fst*, основанному на частоте встречаемости различных гаплотипов, между выборками колебались от 4% до 43%, при этом явная связь с расстояниями между точками отловов не обнаружена.

Таким образом можно отметить, что в городе выявлено высокое генетическое разнообразие (10 гаплотипов, 7 из которых обнаружены впервые), что сопоставимо с общим числом гаплотипов, выявленных у полевой мыши на всем ареале. При этом наибольший уровень разнообразия зафиксирован в лесопарке, расположенном дальше от центра города, а генетические дистанции между популяциями не зависят от географического расстояния.

4.2. Разнообразие полевой мыши по микросателлитным маркерам

Наиболее низкие уровни ожидаемой гетерозиготности, среднее число аллелей на локус и индекс аллельного богатства отмечены в Нескучном саду и Терлецком парке. Доля уникальных аллелей была минимальной в Нескучном саду, а максимальной — в выборке из НЭБ «Черноголовка». Среди городских популяций эти показатели в Битцевском лесопарке и Терлецком парке были максимальными. Кроме того, именно в Битцевском лесопарке зафиксированы самые высокие значения аллельного богатства и ожидаемой гетерозиготности (табл. 2).

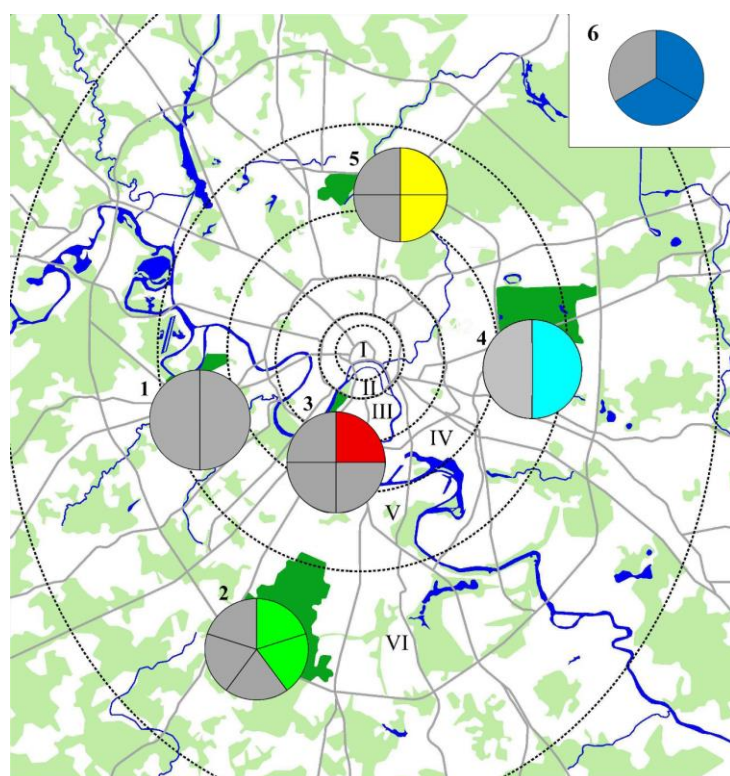


Рисунок 1. Гаплотипы полевых мышей в пяти исследованных парках г. Москвы и одной загородной территории: 1 – Филевский парк, 2 – Битцевский лесопарк, 3 – Нескучный сад, 4 – Терлецкий парк, 5 – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, 6 – НЭБ «Черноголовка».

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)

Таблица 2. Показатели генетического разнообразия городских популяций полевых мышей в разных парках Москвы и в Подмоскowie при оценке по 12 микросателлитным локусам

Показатель	Филевский парк	Битцевский лесопарк	Нескучный сад	Терлецкий парк	ГБС	НЭБ "Черноголовка"	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 установлено, 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 $rY1 = -0.501$, $P = 0.906$). Различия 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.

Анализ популяционной структуры методом кластеризации показал, что наибольшее значение показателя Delta K достигается при гипотезе $K=2$ (рис. 2). Это соответствует разделению всей выборки на две группы: популяцию Нескучного сада и всё остальное население полевых мышей, обитающих в московских парках и Подмоскowie.

Таким образом, анализ ядерных маркеров полевых мышей выявил обособление популяции Нескучного сада в отдельный генетический кластер с минимальным уровнем разнообразия, тогда как остальные городские и подмосковные выборки демонстрируют умеренную дифференциацию (F_{ST} в среднем 5.9%), не связанную с географическим расстоянием, при максимальных показателях аллельного богатства и гетерозиготности в Битцевском лесопарке.

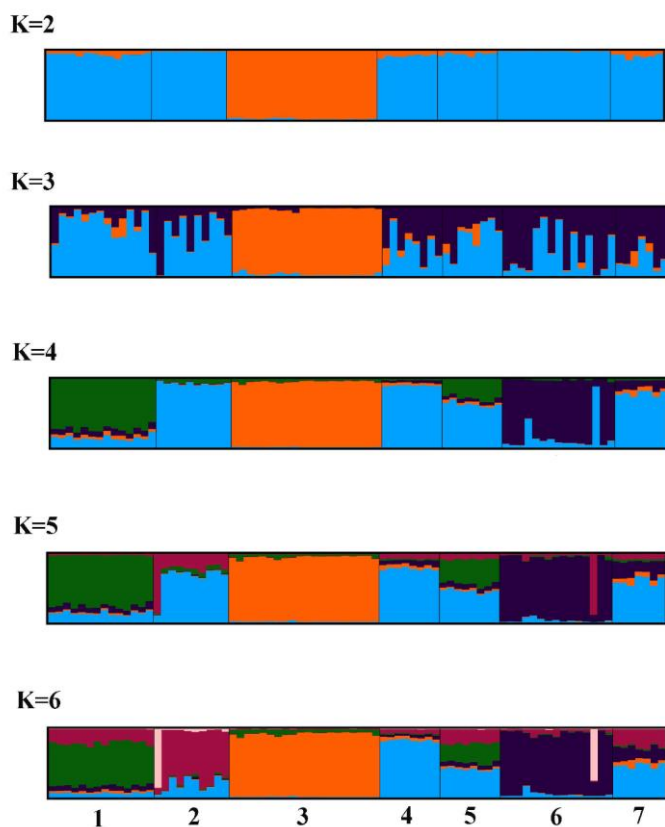


Рисунок 2. Структура поселений полевых мышей, построенная на основании анализа 12 микросателлитных маркеров в программе STRUCTURE.

Цифры снизу соответствуют следующим поселениям: 1 – Филевский парк, 2 – Битцевский лесопарк, 3 – Нескучный сад, 4 – Терлецкий парк, 5 – Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина, 6 – НЭБ «Черноголовка», 7 – Звенигородская биостанция МГУ

4.3. Особенности разнообразия полевой мыши по адаптивным генам

При оценке разнообразия популяции полевых мышей по экзону 2 гена DRB (MHC), которые в данном случае отражают потенциальную устойчивость к паразитарной нагрузке, было выявлено значительное сходство нуклеотидных последовательностей обнаруженных аллелей с рядом известных последовательностей рыжей полевки (*Clethrionomys (Myodes) glareolus*) (Migalska et al., 2022).

Всего в четырех выборках полевых мышей из различных парков Москвы было выявлено 27 аллелей, соответствующих 24 вариантам белка. Количество аллелей в генотипе одного животного в исследуемых популяциях варьировало от одного до пяти, что свиде-

тельствует о многокопийности гена DRB у исследованного вида. Из 27 аллелей, пять (Arag-DRB01 – Arag-DRB05) присутствовали во всех четырех исследуемых популяциях, один (Arag-DRB*12) — в трех, за исключением ГБС. Девять аллелей были обнаружены в двух популяциях, а 12 оказались уникальными для одной конкретной популяции.

Наиболее богатая разнообразием популяция — из Битцевского лесопарка, где выявлено 17 аллелей, в том числе пять уникальных, а также соответствующие аминокислотные последовательности (табл. 3). При этом эта популяция характеризовалась минимальным средним числом аллелей у отдельного животного и, соответственно, максимально высоким разнообразием генотипов (минимальный показатель индекса концентрации).

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.

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 МНС, где наибольшее число аллелей, в том числе уникальных, было отмечено на наименее урбанизированной из исследованных территорий с многовидовым сообществом мелких млекопитающих (Битцевский лесопарк). Предполагается, что скорость накопления изменений по нейтральным генам значительно ниже, чем для генов, отвечающих за формирование адаптаций, например, к паразитарной нагрузке.

Таблица 3. Разнообразие экзона 2 гена DRB у полевой мыши в четырех парках города Москвы

Показатель	Нескучный сад	Терлецкий лесопарк	ГБС	Битцевский лесопарк
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 последова-	12.04	12.44	11.38	12.43

тельностью (p-distance, %)				
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

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

5.1. Особенности распределения гаплотипов мтДНК обыкновенного хомяка в Москве

У всех пойманных в Москве животных выявлены два мтДНК 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 также у двух из трёх животных, пойманных во Владимирской области, около поселка Павловское, а также у одной из четырех особей, пойманных в Туле).

5.2. Разнообразие ядерных маркеров обыкновенного хомяка в Москве

Генетическая дистанция между выборками взрослых особей, взятых из группировок 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 группировке было немного ниже, чем в целом по городу: в группировке «Борисовские пруды» — 2.37, а в «Орехово» — 2.28. Показатели генетического разнообразия в Москве, в сравнении с аналогичными данными для городских группировок других регионов, представлены в таблице 2. Эти показатели в Москве значительно ниже, чем в других исследованных городах (табл. 4).

Таблица 4. 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	2.22	4.27	4.95	4.01

богатства (AR)				
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) хомяков в Москве оказался примерно в 2 раза ниже, чем в трёх других городах, а диапазон длин аллелей меньше в 1.7–2.5 раза (табл. 11). Один из исследованных локусов (Ccrp19) хомяков Москвы оказался мономорфным, чего не наблюдалось в других городах. В поселении «Орехово» помимо Ccrp19 оказались мономорфными ещё два аллеля — Ccrp4 и Ccrp17, а в «Борисовские пруды» — Ccrp10. Также у хомяков из Москвы 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 группировками, варьируясь от 71.9% — с Кисловодском, до 79.4% — при сравнении с Астаной. 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. Материалы по г. Астане и г. Кисловодску были опубликованы ранее (Феоктистова и др., 2019).

Максимальное изменение вероятности (Delta K) 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.

Таким образом, за последние 50 лет численность обыкновенных хомяков в Москве сократилась, и они сохранились, по-видимому, только в районе р. Язвенка и берегам Борисовских прудов. Обнаруженные генетические различия между хомяками этих группировок составляют 14.6%. Разнообразие хомяков в московских группировках снижено как по митохондриальной ДНК (в городе присутствует всего два гаплотипа мтДНК (cytb+D-петля), 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.

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

Всего в двух исследованных группах обыкновенных хомяков (город и загород) было зарегистрировано 25 вариантов (аллелей). При проверке с помощью функции BLAST для всех этих вариантов было подтверждено соответствие гену DRB1 MHC 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%).

Между двумя исследованными группами 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 ($F_{ST} = 0.09027$, $p = 0.0001$).

Количество аллелей, обнаруженных у одного животного, колебалось от 1 до 4. В целом, показатели разнообразия были значительно выше у городской группы по сравнению с сельской. Большинство аллелей — 73.7% в городской и 54.5% в сельской группах — были уникальны для каждой из них (рис. 3, табл. 5).

В загородной группировке 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. В городской группе подобного доминирования какого-либо одного аллеля не наблюдалось.

Число несинонимичных замен в последовательностях аллелей значительно превышало количество синонимичных как в каждой из исследованных выборок, так и в целом. При этом значение соотношения dN/dS было существенно выше в городской группе 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.

Достоверное подтверждение гипотезы о воздействии балансирующего отбора было отмечено только для антигенсвязывающих регионов как в объединенной выборке, так и в выборке из городской группы, но не в сельской.

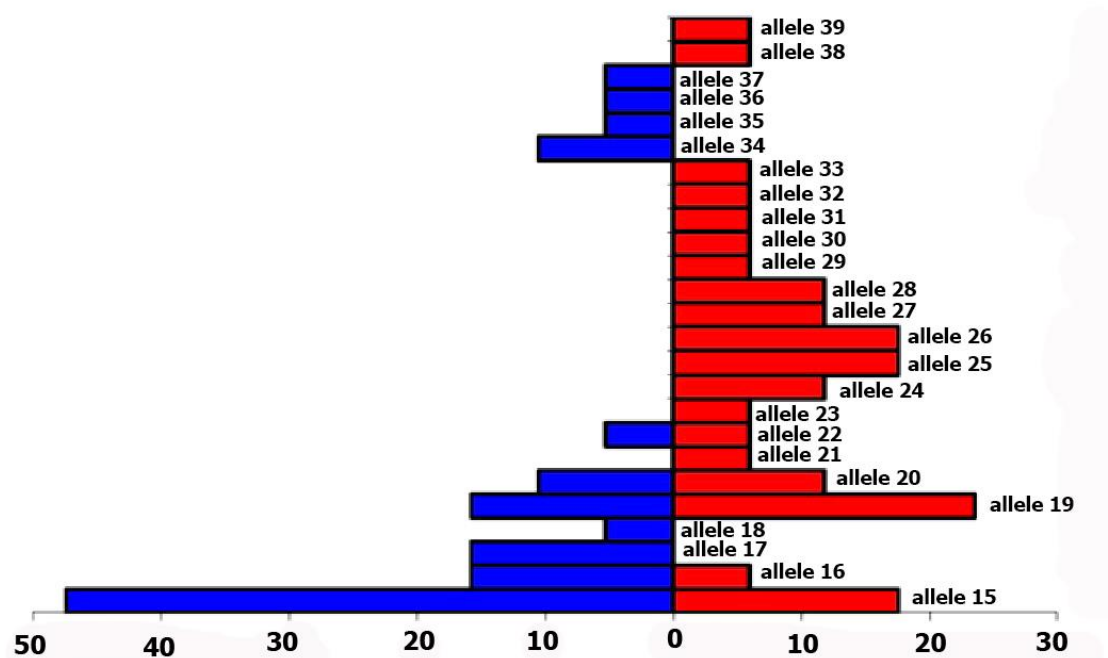


Рисунок 3. Доля особей (в %) в городской (справа, черный цвет) и в сельской (белый цвет) группах, у которых был отмечен тот или иной аллель.

Таблица 5. Характеристика разнообразия исследованных выборок

Показатель	Городская группа	Сельская группа	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

Кроме того, было проведено сравнение полученных данных по аллельному разнообразию в г. Симферополе и его окрестностях с рядом загородных группировок на всём ареале вида (Feoktistova et al., 2025). Популяция из г. Симферополя превосходит популяции из других частей ареала вида по ключевым показателям: общему количеству аллелей, числу уникальных аллелей, 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 обыкновенного хомяка из Центральной России, относящуюся к филогруппе «Е». По ряду показателей её превосходит только популяция из г. Симферополя. Кроме того, только в городской популяции обнаружено достоверное влияние положительного отбора на разнообразие вариантов антигенсвязывающего участка в аллелях гена DRB.

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

ГЛАВА. 6. ПАРАЗИТАРНАЯ НАГРУЗКА НА ГЕМИСИНАНТРОПОВ В ГОРОДЕ МОСКВЕ

6.1. Видовой состав сообществ гельминтов 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 четырьмя видами гельминтов трех классов: нематодами *Heligmosomoides polygyrus*, *Heterakis spumosa* Schneider, 1866; цестодами *Skrjabinotaenia lobata* Baer, 1925; и трематодами *Plagiorchis* sp. Lühe, 1899.

Экстенсивность инвазии *H. polygyrus* достигает возможного максимума в сообществе Битцевского лесопарка, снижается в зоне ГБС и минимальна в Нескучном саду. Экстенсивность инвазии *H. spumosa* демонстрирует тенденцию к повышению от Битцы к Нескучному саду, но в Измайловском парке она значительно снижена. Тенденции экстенсивности инвазии трематодами (Trematoda) схожи с предыдущим, но в зоне Измайловского парка 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 (рис. 4).

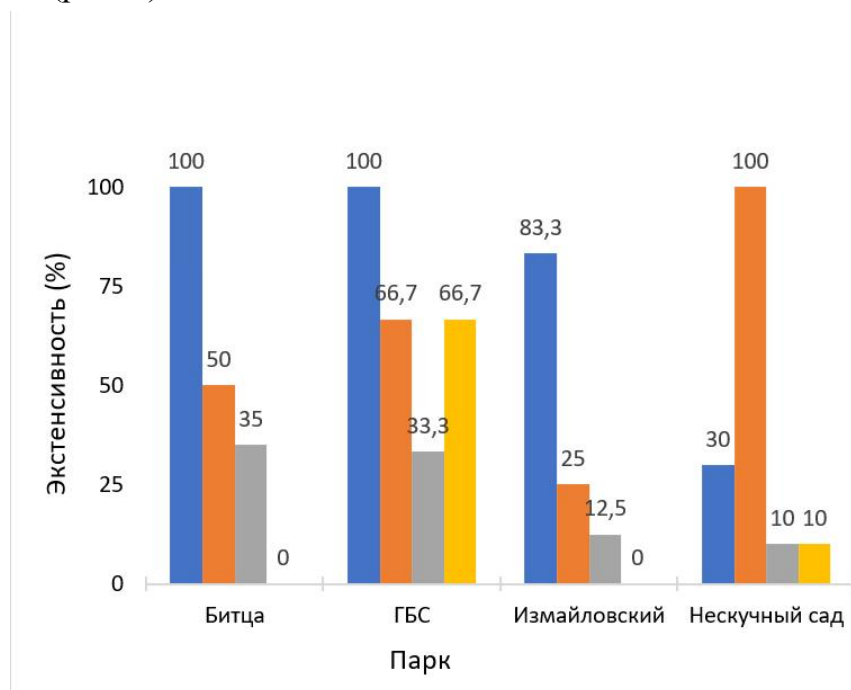


Рисунок 4. Экстенсивность (распространённость) инвазии гельминтов *A. agrarius*. Синим цветом показана экстенсивность инвазии для *H. polygyrus*, оранжевым – *H. spumosa*, серым – Cestoda (*S. lobata*), жёлтым – Trematoda (*Plagiorchis* sp.).

Индекс обилия (интенсивность инвазии) наиболее высок для всех таксономических групп гельминтов в сообществе Битцы и снижается в сообществах Измайловского парка и Нескучного сада. Значения индекса обилия для *H. polygyrus* наиболее высокие.

Индекс видового разнообразия Шеннона приблизительно одинаков для сообществ гельминтов полевых мышей из Битцы и Нескучного сада, в Нескучном саду он незначительно ниже. В зоне Измайловского парка наблюдается выпадение трематод из сообщества. Общая динамика графиков с учетом *H. polygyrus* и без него - схожа, но вклад *H. polygyrus* в сообществе Нескучного сада больше.

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

Самцы полевой мыши были чаще заражены *H. polygyrus* (но с меньшей численностью), *H. spumosa* и трематодами (с большей численностью/интенсивностью), но реже — цестодами. Молодые особи сильнее заражены *H. polygyrus* и цестодами, а также чаще, но менее интенсивно заражаются трематодами; при этом их реже поражают *H. spumosa*. С увеличением массы тела мышей снижается вероятность заражения всеми гельминтами, однако растет численность *H. polygyrus* и *H. spumosa*, снижая интенсивность инвазии трематод и цестод.

Показано, что по градиенту урбанизации на окраине города (Битцевский лесопарк) отмечено наибольшее видовое разнообразие гельминтов. Ближе к центру города разно-

образии снижается, но растет общая зараженность и сменяется доминантный вид паразитов, что коррелирует с разнообразием МНС-генов хозяина.

ГЛАВА. 7. ОБСУЖДЕНИЕ

В главе Обсуждение в контексте полученных результатов и имеющихся литературных данных рассматриваются следующие вопросы:

1. Материнские линии и происхождение популяций.
2. Оценка особенностей иммуногенного ответа и паразитарной нагрузки в условиях урбоценоза.
3. Оценка разнообразия адаптивных генов у обыкновенного хомяка в Симферополе и на загородных территориях.
4. Влияние видовых особенностей на гельминтологический состав
5. Генетическая обособленность популяций – обсуждение моделей фрагментации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование показало, что в урбанизированной среде процветающими могут быть не только синантропные, но и гемисинантропные виды. Так, например, полевая мышь в г. Москве и обыкновенный хомяк в г. Симферополе достаточно благополучны, сохраняя в городе высокое генетическое разнообразие.

Вопреки выраженному островному эффекту и многочисленным негативным факторам, проявляющимся в городских условиях, в популяциях гемисинантропов может поддерживаться относительно высокое генетическое разнообразие как по ядерным, митохондриальным, так и по адаптивным генам, например, генам МНС, что обеспечивает устойчивость популяций. Механизм этого явления до конца не ясен. Мы предполагаем, что значимую роль может играть мощное комплексное воздействие факторов среды: измененная кормовая база, более высокие температуры, которые могут влиять на репродуктивные циклы, контакты с другими, в том числе инвазионными 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. В этом случае к виду скорее применима модель «городской фрагментации». Однако тот же вид вполне благополучен в Симферополе и генетическое разнообразие у него поддерживается 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 московских популяций полевой мыши.

Установлено, что городские популяции животных подвержены более высокой паразитарной нагрузке, вследствие чего возникает иммуногенный ответ, отражающийся, в частности, 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 Симферополе выше не только в сравнении с загородными популяциями, но и со всем остальными негородскими 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 и бактериям.

Хотя общепринятого эталона здоровья экосистемы 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.

В проведенной работе мы применяли доступные нам методы секвенирования, главным образом стандартных митохондриальных и ядерных генов, а также МНС. Это позволило ответить на поставленные вопросы, но также открыло перспективы дальнейших исследований, которые затрагивали бы другие адаптивные гены и позволили бы выявить неисследованные механизмы формирования адаптаций к городской среде. Кроме того, полученные результаты показывают важность мониторинга состояния среды, в том числе эпизоотического контроля.

ВЫВОДЫ

1. Исследование 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 (экзона 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, относящихся к трем классам эндопаразитов. При этом 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.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Карманова Т.Н.** Экология города: ретроспективы и перспективы изучения / Т.Н. Карманова, Н.Ю. Феоктистова, Е.-Е.А. Фетисова, А.А. Мосалов, А.В. Суров // Журнал общей биологии – 2021. – Т. 82 (3) – С. 163–174.
2. **Карманова Т.Н.** Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы / Т. Н. Карманова, Д.И. Горелышева // Поволжский экологический журнал – 2022. – №2 – С. 135-149.
3. **Карманова Т.Н.** Разнообразие аллелей главного комплекса гистосовместимости у обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в городской и сельской популяциях / Т. Н. Карманова, Н.Ю. Феоктистова, И. Г. Мещерский, Т.Н. Карманова, А.В. Гуреева, А.В. Суров А.В. // Известия РАН сер. биологическая – 2022. – №5 – С. 470-481.
4. **Карманова Т.Н.** От агрофила к синурбисту: как обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) осваивает городскую среду / А.В. Суров, Т.Н. Карманова, Е.А. Зайцева, Е.А. Кацман, Н.Ю. Феоктистова // Зоологический журнал – 2023. – Т. 102 – №4 – С. 453-465.
5. **Карманова Т.Н.** Разнообразие аллелей главного комплекса гистосовместимости у полевой мыши (*Apodemus agrarius*, Pallas 1771) в парках г. Москвы / Н.Ю. Феоктистова, Т.Н. Карманова, И.Г. Мещерский, С.И. Мещерский, А.В. Суров // Известия РАН сер. биологическая - 2025. – № 2 – С. 36–50.
6. **Карманова Т.Н.** Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus* L., 1758) (CRICETIDAE, RODENTIA) в Москве: генетическая структура, природоохранный статус / Н.Ю. Феоктистова, И.Г. Мещерский, С.И. Мещерский, Т.Н. Карманова, П.Л. Богомолов, А.В. Суров // Зоологический журнал – 2025 – Т. 104 – № 2 – С. 87-95.
7. **Карманова Т.Н.** Генетическая структура гемисинантропного вида – полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) в парках Москвы / Т.Н. Карманова, Н.Ю. Феоктистова, С.И. Мещерский, И.Г. Мещерский, А.В. Суров // Российский Журнал Биологических Инвазий – 2025 – № 3 – С. 87-100.
8. **Karmanova T.N.** MHC genetic diversity in common hamster (*Cricetus cricetus*) phylogroups in rural and urban environments / N.Y. Feoktistova, I.G. Meschersky, T.N. Karmanova, A.S. Sayan, A.V. Surov // Mammalian Biology – 2025 – V. 105 – P. 467–477. <https://doi.org/10.1007/s42991-025-00492-0>

Публикации в сборниках конференций

1. «Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы» «Современные проблемы биологической эволюции» в Государственном Дарвиновском музее (г. Москва, 2022 г.);
2. «Helminth Fauna of Mouse-Like Rodents in the City of Moscow» 17th RODENS ET SPATIUM - International Conference on Rodent Biology (Испания, г. Валльядолид, 2023);
3. «Гельминтофауна мышевидных грызунов на территории г. Москвы» «Международная научно-практическая конференция «Териофауна Беларуси и сопредельных регионов» (Беларусь, г. Минск 2024 г.);
4. «Особенности паразитарной нагрузки мышевидных грызунов на территории г. Москвы» «Фундаментальные и прикладные аспекты адаптации живых организмов к изменяющимся условиям окружающей среды севера: исследования, инновации, перспективы» (г. Петрозаводск, 2024 г.);

5. «Особенности генетической структуры полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1971) в парках Москвы и пригороде». 28-ая Пущинская школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века» (г. Пущино, 2025 г.).
6. «Genetic structure and parasitic load of striped field mouse (*Apodemus agrarius*) in a megacity» 8-ой Международная конференция по биологии грызунов и пестменеджементу (8 International Conference on Rodent Biology and Management) (Австралия, г. Канберра, 2025г.);
7. Международная конференция, посвященной 55-летию юбилею совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ (Монголия, г. Улан-Батор, 2025 г.);
8. Особенности генетической структуры полевой мыши (*Apodemus agrarius* Pallas, 1971) в парках Москвы и пригороде» 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.).