

ISSN 1029-8940 (Print)

ISSN 2524-230X (Online)

УДК 598.288.5:591.552(476-25)

<https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-134-142>

Поступила в редакцию 12.12.2023

Received 12.12.2023

**В. В. Сахвон<sup>1</sup>, К. В. Гомель<sup>2</sup>, А. А. Семёнова<sup>2</sup>, М. Е. Никифоров<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Белорусский государственный университет, Минск, Республика Беларусь

<sup>2</sup>Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам, Минск, Республика Беларусь

## **УРБАНИЗИРОВАННАЯ ГРУППИРОВКА ЧЕРНОГО ДРОЗДА (*TURDUS MERULA*) В г. МИНСКЕ: ИДЕНТИЧНЫЙ СЦЕНАРИЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЧЕРЕЗ ДВА СТОЛЕТИЯ**

**Аннотация.** Недавно сформировавшаяся на территории г. Минска городскую группировку черного дрозда отличает от лесных популяций этого вида ряд экологических особенностей. В западной части Европы черный дрозд начал вселяться в города еще два столетия назад, начиная с городов Германии. Предполагалось, что затем птицы из городских группировок стали расселяться в восточном, северном и южном направлениях путем перемещения из одного города в другой. Приведенные в статье данные молекулярно-генетического анализа проясняют, является ли вся популяция черного дрозда на территории Беларуси единой, либо есть дифференциация между группировками вида из г. Минска и естественных лесных местообитаний. Для микросателлитного анализа были взяты пробы от городских ( $n = 15$ ) и лесных ( $n = 21$ ) черных дроздов из различных регионов Беларуси.

Установлено, что как внутри популяций, так и между популяциями из естественного и урбанизированного ландшафта существует постоянный обмен генами. Полученные данные указывают на местное происхождение городских птиц в г. Минске, т. е. формирование городской группировки вида происходит таким же путем, как это было в Германии почти два столетия назад.

**Ключевые слова:** черный дрозд *Turdus merula*, генетический полиморфизм, микросателлиты, урбоэкосистема, Минск, Беларусь

**Для цитирования:** Урбанизированная группировка черного дрозда (*Turdus merula*) в г. Минске: идентичный сценарий происхождения через два столетия / В. В. Сахвон [и др.] // Вест. Нац. акад. наук Беларуси. Сер. биол. наук. — 2024. — Т. 69, № 2. — С. 134–142. <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-134-142>

**Vital V. Sakhvon<sup>1</sup>, Kanstantsin V. Homel<sup>2</sup>, Anastasiya A. Semionova<sup>2</sup>, Michail E. Nikiforov<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Belarusian State University, Minsk, Republic of Belarus

<sup>2</sup>Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources, Minsk, Republic of Belarus

## **URBAN POPULATION OF BLACKBIRD (*TURDUS MERULA*) IN MINSK: IDENTICAL SCENARIO OF THE ORIGIN TWO CENTURIES LATER**

**Abstract.** A recently formed urban group of blackbirds in Minsk differs from forest populations of the species in several ecological characteristics. In the western part of Europe, blackbirds began moving into cities around two hundred years ago, starting from Germany. It was assumed that later birds from the urban population began moving from one city to another in the eastern, northern, and southern directions. Based on the results of the molecular genetic analysis, it is clarified whether the blackbird population in Belarus is a single population or whether there exists a differentiation between groups from urban and forest habitats. To perform a microsatellite analysis, samples were collected from urban ( $n = 15$ ) and forest ( $n = 21$ ) blackbirds from different regions of Belarus.

It was discovered that there is a constant exchange of genes within and between the populations from natural and urban habitats. The obtained data suggest the local origin of blackbirds in Minsk, which means that the formation of the urban birds is happening in the same way as in Germany almost two centuries ago.

**Keywords:** blackbird *Turdus merula*, genetic polymorphism, microsatellites, urban ecosystem, Minsk, Belarus

**For citation:** Sakhvon V. V., Homel K. V., Semionova A. A., Nikiforov M. E. Urban population of blackbird (*Turdus merula*) in Minsk: identical scenario of the origin two centuries later. *Vesti Natsyonal'nai akademii navuk Belarusi. Seryya biyalagichnykh navuk* = *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Biological series*, 2024, vol. 69, no. 2, pp. 134–142 (in Russian). <https://doi.org/10.29235/1029-8940-2024-69-2-134-142>

**Введение.** Современные города, в особенности большие по площади, включают в себя разнообразные биотопы с присущими им особенностями, отличными от окружающих их естественных ландшафтов, вплоть до формирования на урботерриториях специфических климати-

ческих условий. Широкий спектр местообитаний обуславливает и высокое разнообразие птиц в урбозкосистемах [1]. Несмотря на то что городская среда во многом остается экстремальной для птиц, отдельные виды (синурбисты) направленно колонизируют городские территории, компенсируя различного рода потери теми благоприятными возможностями, которые имеются в урбосреде (например, разнообразие мест для размещения гнезд и укрытий, обильные и доступные в течение всего года кормовые ресурсы и т. д.) [2–4]. Реализуя свой адаптационный потенциал, такие виды птиц в новых для себя условиях формируют специализированные городские популяции, которые по многим биологическим и экологическим особенностям заметно отличаются от популяций своего же вида из естественных ландшафтов (например, кряква (*Anas platyrhynchos*) или вяхирь (*Columba palumbus*) на большей части Европы) [5, 6].

Черный дрозд (*Turdus merula*), изначально являясь лесным видом, за два последних столетия также успешно освоил урбанизированные территории на большей части европейского континента, сформировав здесь устойчивые синурбизированные популяции с присущими им специфическими экологическими и биологическими особенностями [7–13]. На основании наблюдаемой схожести и стабильности проявляемой приспособленности к обитанию в урбосреде у городских черных дроздов из разных мест было выдвинуто предположение, что многие из такого рода впервые появившихся адаптаций имеют конкретную генетическую основу [12, 13]. Тем более что изучение и других видов животных показало аналогичные результаты. Например, в Польше еще в 1970-е годы на основе выявленных морфологических, анатомических и физиологических отличий между синурбизированными и дикими популяциями желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) был сделан вывод о существовании генетических различий между такими популяциями [14, 15]. Изучение генетической структуры городской популяции обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*) в Симферополе (Крым) показало, что даже внутри этой популяции существует частичная изоляция между группировками, обусловленная в первую очередь особенностями городского ландшафта, что может косвенно указывать на генетические различия между городскими хомяками и особями из естественных мест обитания [16]. Установленные между городскими и дикими мексиканскими чечевицами (*Carpodacus mexicanus*) отличия в размерах клюва в связи с потреблением разнотипных кормов также оказались закреплены на генетическом уровне [17].

По мнению некоторых исследователей, происхождение синурбизированных популяций черного дрозда на европейском континенте предполагает постепенное расселение их по городам из первичного центра возникновения. Считается, что эти популяции первоначально сформировались в Германии еще в начале–середине XIX в., после чего они стали распространяться на другие урбанизированные территории Западной и Центральной Европы путем перемещения из одного города в другой (leap-frog) [13, 18]. В результате уже более 100 лет большинство западноевропейских городов оказались заселенными черным дроздом.

Совсем другими сроками такой экспансии черного дрозда характеризуется восточная часть Европы. Здесь гнездование черных дроздов в городах стало отмечаться лишь в последние десятилетия и имело явный вектор продвижения с запада на восток. В Беларуси одна из крупнейших синурбизированных группировок черного дрозда находится в г. Минске. Несмотря на совсем недавнее освоение городских местообитаний данным видом, его локации здесь стабильны, а плотность гнездования в соответствующих биотопах достигает сравнительно высоких значений [19, 20]. Более того, у городских птиц выявлены отличительные особенности в гнездовой биологии, в частности, они позже приступают к размножению и отличаются специфическими чертами в выборе мест для расположения гнезд в сравнении с лесными дроздами [21]. В условиях городской среды г. Минска черный дрозд продолжает придерживаться больших по площади древесных насаждений, по своей биотопической структуре близких к естественным лесным формациям, избегая солитерных древесно-кустарниковых посадок, которые в условиях европейских городов охотно занимают синурбизированные популяции птиц. С другой стороны, отдельные особи черного дрозда в условиях г. Минска демонстрируют поведение, свойственное западным городским черным дроздам, что может свидетельствовать в пользу аллохтонного происхождения группировок таких птиц, поддерживающих свою численность за счет активного размножения.

Тем не менее проведенные в Германии исследования по установлению генетических различий между городскими и лесными популяциями черного дрозда на основе анализа полиморфизма длин амплифицированных фрагментов ДНК результатов не дали [13]. Несмотря на это, авторы считают, что указанные различия в сроках созревания половых гонад, годовой линьке и миграционной активности несомненно определяются генетически [12]. Учитывая, что западноевропейские, в том числе и германские, урбанизированные популяции черного дрозда сформировались и поддерживаются очень давно, можно предположить, что постоянно существующий поток генов между популяционными группировками птиц, населяющих города и их окрестности, как раз и является причиной их генетической однородности. Другими словами, все западноевропейские дрозды толерантны к городским условиям, но не всем хватает места в городах из-за ограниченной экологической емкости имеющихся там местообитаний и обострения конкуренции между отдельными территориальными парами. Вследствие этого не преуспевшие в конкурентной борьбе и менее опытные особи вынуждены поселяться вне населенных пунктов.

В отличие от Западной Европы, на территории Беларуси имеется много достаточно удаленных от городской среды обширных лесных массивов, где черный дрозд обитает в естественных диких условиях. При этом продолжительность существования урбанизированных популяций в наших городах пока еще слишком мала, чтобы оказать заметное генетическое влияние на лесных аборигенов в случае аллохтонного происхождения синурбистов. Генетическое сравнение этих двух группировок позволило бы протестировать гипотезу о «западном» пути формирования гнездящихся популяционных группировок черного дрозда на урбанизированных территориях в восточной части Европы, в том числе и в Беларуси, где он появился значительно позже.

Цель настоящей работы – исходя из генетического анализа черных дроздов из различных регионов и разнотипных местообитаний установить степень генетического разнообразия популяции данного вида в Беларуси и на основании этого определить возможное происхождение его городской группировки в г. Минске.

**Объекты и методы исследования.** В качестве методики выделения ДНК из биопроб черного дрозда использовали реактивы коммерческого набора Animal and Fungi DNA Preparation Kit (Jena Bioscience). Для исследования наличия генетического разделения между естественными и городскими популяциями черного дрозда в Беларуси были задействованы микросателлитные маркеры (Til04, Til09, Ase19, Ase40, LTMR6, Tgu06, Tgu07, Tgu11), ранее применявшиеся для тех же целей [11, 12]. Для амплификации микросателлитных локусов использовали реакционную смесь в финальном объеме 25 мкл: 1X ПЦР-буфер на основе сульфата аммония (Thermo Scientific) – 2,5 мкл, 1X смесь дНТФ (0,8 ммоль, Thermo Scientific) – 2,5, Taq-полимераза (5 ед/мкл, Праймтех) – 0,1,  $MgCl_2$  (25 ммоль, «Праймтех») – 2,5, прямой праймер (5 пмоль/мкл) – 2,0, обратный праймер (5 пмоль/мкл) – 2,0, ДНК-матрица (50–100 нг/25 мкл) – 1 мкл.

Для проведения амплификации использовали следующий протокол: первичная денатурация при 94 °C – 3 мин; циклическая амплификация с touchdown – 35 циклов: денатурация при 94 °C – 30 с, отжиг праймеров при 62–48 °C – 45, элонгация при 72 °C – 45 с; финальная элонгация: 15 мин при 72 °C.

Выборка черных дроздов из естественных местообитаний включала 21 особь, выборка птиц из урбанизированного ландшафта – 15 особей. География исследованных проб черного дрозда представлена на рис. 1.

Для стандартизации размеров микросателлитных фрагментов использовали программу Tandem (version 1.07) [22], для оценки полученных данных по фрагментному анализу на наличие ошибок генотипирования (нулевые аллели, наличие статтеров («запинаний»), «выпадение» больших аллелей) – программу Micro-Checker (version 2.2.3) [23–26], для дополнительной оценки частоты нулевых аллелей – программу Genepop (version 4.3) [25, 26], для определения наличия неравновесного сцепления между локусами – программу Genepop, для анализа совпадения генотипов – программу GenAlEx (version 6.501) [27, 28]. Образцы с абсолютным сходством генотипов исключали из дальнейшего анализа.

Тест на подверженность синурбизированной группировки черного дрозда резкому снижению численности в прошлом (эффект «бутылочного горлышка») проводился в программе

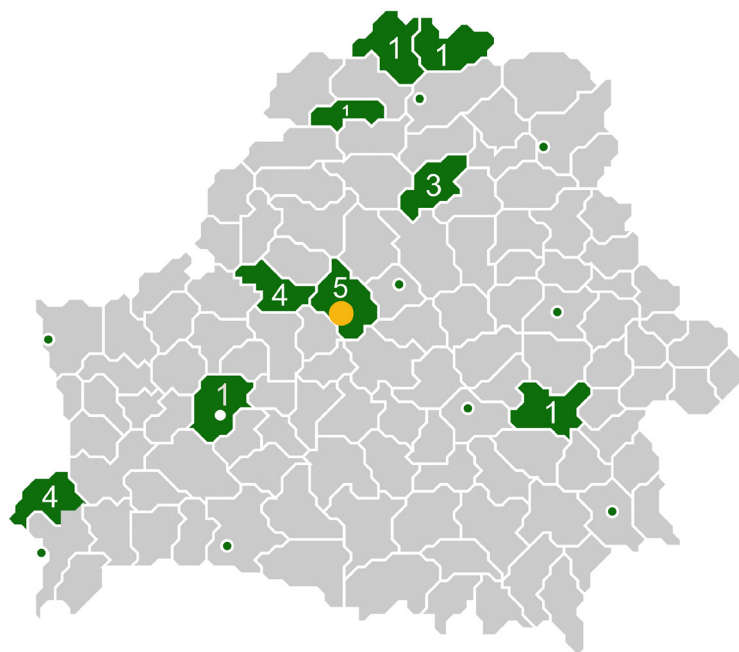


Рис. 1. География проб черного дрозда (*Turdus merula*) для генетических исследований. Зеленая заливка – пробы из естественных местообитаний ( $n = 21$ ), желтый круг – пробы из Минска ( $n = 15$ )

Fig. 1. Geography of blackbird (*Turdus merula*) samples for genetic research. Green fill – samples from natural habitats ( $n = 21$ ), yellow circle – samples from Minsk ( $n = 15$ )

Bottleneck (version 1.2.02) [29]. В данной работе использовали модель TPM (two phase model) с параметрами по умолчанию (доля SMM в TPM – 70 %, дисперсия – 30 %), а также модели IAM. (infinite allele model) и SMM (stepwise mutational model). Достоверность отклонения наблюдаемой гетерозиготности от ожидаемой оценивали с помощью трех предлагаемых в Bottleneck тестов: sign test, standardized differences test и Wilcoxon's sign-rank test, а также графика частоты распределения аллелей (L-shaped distribution).

Число аллелей на локус, аллельное богатство (AR), коэффициент инбридинга (Fis) [30], наблюдаемую гетерозиготность (Ho) и ожидаемую гетерозиготность (He), наличие генетической дифференциации между субпопуляциями дрозда ( $G_{st}$ ,  $G'_{st}$ ,  $D_{Jost}$ ,  $F_{st}$ ), отклонение исследуемых локусов от равновесия по Харди–Вайнбергу рассчитывали в среде R с помощью пакета *diveRsity* (version 1.9.90) [31]. Индекс  $D_{Jost}$  был рассчитан в связи с тем, что  $F_{st}$  и  $G_{st}$  могут быть ненадежными при очень высоком генетическом разнообразии исследуемых популяций. Дополнительную проверку на наличие генетической дифференциации выполняли в Arlequin (version 3.5.2.2) [32] при помощи точного теста дифференциации между выборками на основании частоты генотипов (число шагов в цепях Маркова – 100 000, число шагов демеморизации – 10 000).

Байесовский анализ для оценки генетической структурированности популяции осуществляли в программе Structure [33], используя следующие настройки: admixture model, correlated allele frequencies among populations, length of burning period – 50 000, number of MCMC (Markov chain Monte Carlo) – 100 000, предполагаемое количество кластеров (K) – 5, для каждого кластера – 10 прогонов (итераций) с указанными настройками. Для визуализации результатов анализа использовали веб-приложение Structure Harvester [34], для визуализации графиков установленных генетических кластеров – веб-приложение Clumpak [35]. Анализ генетической структурированности был проведен в программе Genetix (version 4.05.2) с использованием факторного анализа соответствия (factorial correspondence analysis (FCA)) [36], визуализация результатов FCA – в программе PAST [37].

**Результаты и их обсуждение.** Анализ генетической дифференциации с применением байесовского алгоритма поиска генетических кластеров в рамках программы Structure (version 2.3.4)

[34, 35] не выявил разделения между городскими группировками черного дрозда и популяциями данного вида из естественных лесных ландшафтов. Не установлена также дифференциация внутри проанализированных популяций черного дрозда (рис. 2).

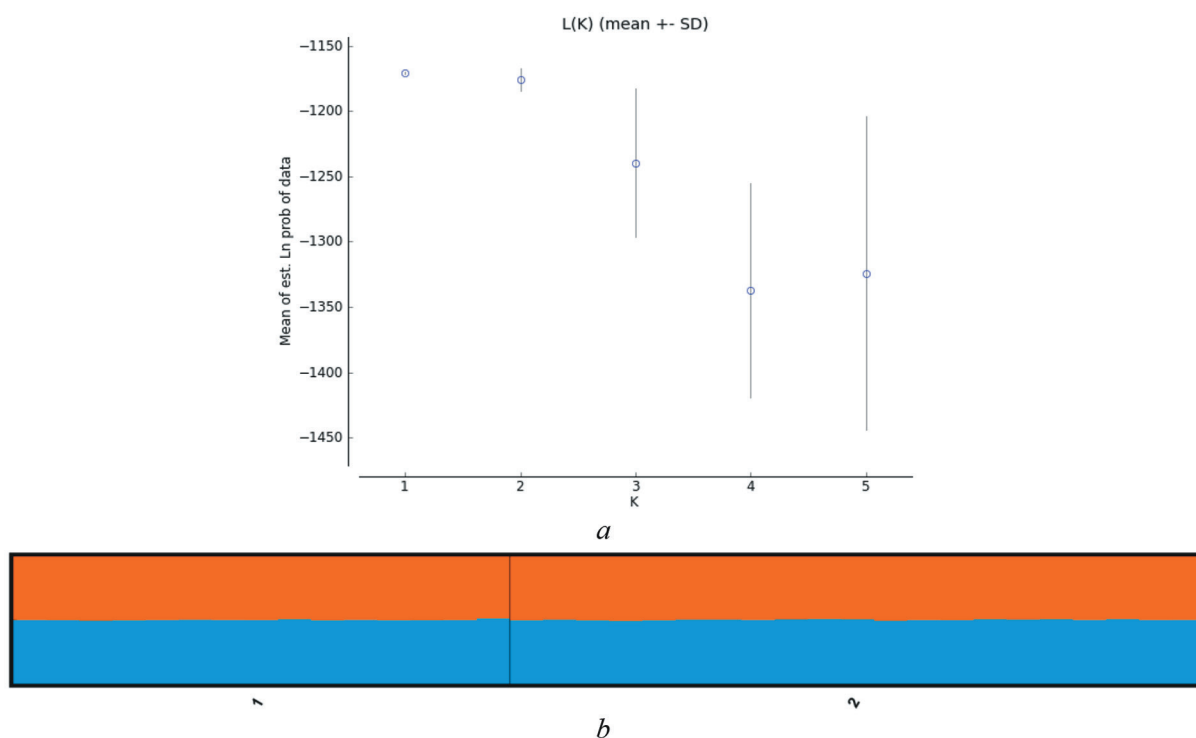


Рис. 2. Результаты анализа генетической структурированности популяций черного дрозда (*Turdus merula*) в программе Structure (a – данные по средним логарифмическим значениям вероятностей для разного количества тестируемых генетических кластеров (K); b – график участия исследуемых особей черного дрозда из урбанизированной (1) и лесной (2) популяций в генетических кластерах при K = 2)

Fig. 2. Results of the analysis of the genetic structure of blackbird (*Turdus merula*) populations in the structure program (a – data on average logarithmic probability values for different numbers of tested genetic clusters (K); b – graph of the participation of the studied blackbird specimen from urban (1) and forest (2) populations in genetic clusters at K = 2)

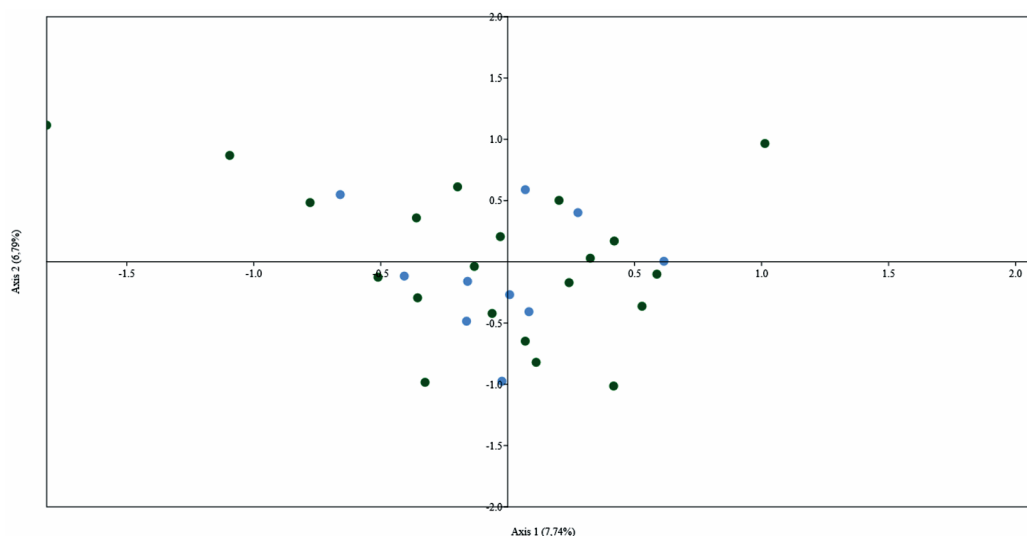


Рис. 3. Факториальный анализ соответствия для популяций черного дрозда (*Turdus merula*) из урбанизированных (синие точки) и естественных (зеленые точки) местообитаний на основании микросателлитных данных

Fig. 3. Factorial correspondence analysis for blackbird (*Turdus merula*) populations from urban (blue points) and natural (green points) habitats based on microsatellite data



Результаты факториального анализа соответствия (FCA) согласуются также с полученными данными байесовского анализа и показателями генетической структурированности (рис. 3).

Полученные данные по генетической дифференциации подтверждаются результатами анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) в Arlequin – наибольшая доля дисперсии (92,9 %) объясняется внутрииндивидуальными различиями безотносительно популяций ( $F_{IT} = 0,071$ ,  $p = 0,00489$ ). Это подтверждает и точный тест дифференциации на основании частоты генотипов ( $p > 0,05$ ). Такие же результаты были получены при сравнении популяций черного дрозда из урбанизированных и естественных местообитаний путем расчета индексов фиксации на межпопуляционном уровне в R ( $G_{st}$ ,  $G'_{st}$ ,  $D_{Jost}$  и  $F_{st}$ ) – все полученные значения были низкими и незначительными ( $p > 0,05$ ).

О генетическом разнообразии исследуемых популяций черного дрозда свидетельствуют высокие показатели наблюдаемой гетерозиготности ( $H_e = 0,79$  для обеих популяций), аллельного богатства ( $A_r = 7,14$  и  $A_r = 7,81$  для городской и лесной популяций черного дрозда соответственно) и отсутствие признаков дрейфа генов и инбридинга ( $F_{is} = -0,028$  и  $F_{is} = 0,087$  для городской и лесной популяций черного дрозда соответственно). Более детальный анализ сочетания показателя инбридинга для городской популяции черного дрозда (имеющий отрицательное значение) с данными по гетерозиготности ( $H_o = 0,82$ , что превышает ожидаемое значение) подтверждает предположение о наличии потока генов из естественных местообитаний в урбанизированные биотопы. Результаты проведенных исследований указывают на то, что существующие группировки черного дрозда в г. Минске имеют нативное происхождение и регулярно пополняются не только за счет размножения, но и за счет проникновения птиц из пригородных естественных местообитаний.

**Заключение.** Таким образом, полученные в настоящей работе данные по генетике черного дрозда свидетельствуют в пользу гипотезы о независимом формировании городских популяций черного дрозда в противовес гипотезе «из одного города в другой» (leap-frog), предполагающей формирование синурбизированных популяций этого вида в новых регионах Европы из ранее сформировавшихся в Западной и Центральной Европе [38]. На основании проведенной работы по оценке генетической гетерогенности популяций черного дрозда из естественных лесных и урбанизированных местообитаний установлено, что исследуемые популяции характеризуются высокими значениями показателей генетического разнообразия, отсутствием признаков инбридинга и дрейфа генов. Анализ генетической структурированности популяций черного дрозда из лесных и урбанизированных местообитаний не выявил их разделения, что говорит о наличии постоянного потока генов между популяциями. Последний факт позволяет утверждать, что рассматриваемая синурбизированная популяция черного дрозда является результатом проникновения в городской ландшафт птиц из естественных местообитаний. Полученные нами данные согласуются с результатами более ранней работы, где оценивалось наличие разделения между городскими и естественными популяциями черного дрозда в Германии на основании AFLP в качестве генетических маркеров [13], при этом сроки появления урбанизированных группировок в Германии и в нашем регионе различаются почти на два столетия.

**Благодарности.** Исследования выполнены при поддержке гранта БРФФИ (B21MC-041).

**Acknowledgements.** The research was carried out with the support of the BRFFR grant (B21MS-041).

### Список использованных источников

1. Ferenc, M. Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban bird communities and regional species assemblages in Europe / M. Ferenc [et al.] // *Global Ecol. Biogeogr.* – 2014. – Vol. 23, N 4. – P. 479–489. <https://doi.org/10.1111/geb.12130>
2. Shochat, E. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds / E. Shochat // *OIKOS*. – 2004. – Vol. 106, N 3. – P. 622–626. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13159.x>
3. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology / E. Shochat [et al.] // *Trends Ecol. Evol.* – 2006. – Vol. 21, N 4. – P. 186–191. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019>
4. Trophic dynamics in urban communities / S. H. Faeth [et al.] // *BioScience*. – 2005. – Vol. 55, N 5. – P. 399–407. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0399:TDIUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0399:TDIUC]2.0.CO;2)
5. Tomiałojć, L. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds / L. Tomiałojć // *Ecology and conservation of birds in urban environments* / eds. E. Murgui, M. Hedblom. – Cham, 2017. – P. 271–286. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1_14)

6. Sakhvon, V. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus / V. Sakhvon, L. Kövér // Landscape Urban Planning. – 2020. – Vol. 201. – Art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
7. Wysocki, D. Biometrical analysis of an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland) / D. Wysocki // Ring. – 2002. – Vol. 24, N 2. – P. 69–76.
8. A conceptual framework for the colonization of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study / K. L. Evans [et al.] // Biol. Rev. – 2010. – Vol. 85, N 3. – P. 643–667. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x>
9. Mendes, S. Bird song variations along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*) / S. Mendes, V. Colino-Rabanal, S. Peris // Landscape and Urban Planning. – 2011. – Vol. 99, N 1. – P. 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.08.013>
10. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*) / A. P. Möller [et al.] // Oecologia. – 2014. – Vol. 175. – P. 1019–1027. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2953-3>
11. Russ, A. Altered breeding biology of the European blackbird under artificial light at night / A. Russ, T. Lučeničová, R. Klenke // J. Avian Biol. – 2017. – Vol. 48, N 8. – P. 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/jav.01210>
12. Partecke, J. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? / J. Partecke, T. Van't Hof, E. Gwinner // Proc. Royal Soc. B. – 2004. – Vol. 271, N 1552. – P. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
13. Partecke, J. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? / J. Partecke, E. Gwinner, S. Bensch // J. Ornithol. – 2006. – Vol. 147, N 4. – P. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
14. Synurbanization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in urbanization gradient / R. Andrzejewski [et al.] // Acta Theriologica. – 1978. – Vol. 23, N 20. – P. 341–358. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.78-24>
15. Gliwicz, J. Characteristic features of animal populations under synurbanization – the case of the Blackbird and the striped field mouse / J. Gliwicz, J. Goszczyński, M. Luniak // Memorabilia Zoologica. – 1994. – Vol. 49. – P. 237–244.
16. Обыкновенный хомяк (*Cricetus cricetus*) в Предкавказье: генетическая структура городских и пригородных популяций / Н. Ю. Феоктистова [и др.] // Генетика. – 2019. – Т. 55, N 3. – С. 312–324.
17. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats / A. V. Badyaev [et al.] // Evolution. – 2008. – Vol. 62, N 8. – P. 1951–1964. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00428.x>
18. Tomiałojć, L. The urban population of the wood pigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758 in Europe – its origin, increase and distribution / L. Tomiałojć // Acta Zoologica Cracoviensia. – 1976. – Vol. 21. – P. 586–631.
19. Сахвон, В. В. Многолетняя динамика населения гнездящихся птиц на территории памятника природы республиканского значения «Дубрава» (Минск) / В. В. Сахвон, В. Ч. Домбровский // Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология. – 2018. – № 3. – С. 48–54.
20. Сахвон, В. В. Межгодовая динамика видового разнообразия птиц Центрального ботанического сада НАН Беларуси (Минск) / В. В. Сахвон, К. А. Федоринчик // Журн. Белорус. гос. ун-та. Биология. – 2020. – № 2. – С. 66–74.
21. Сахвон, В. В. Особенности гнездования черного дрозда (*Turdus merula*) в условиях городских древесных насаждений г. Минска / В. В. Сахвон // Журн. Белорус. гос. ун-та. Экология. – 2021. – № 4. – С. 46–53.
22. Matschiner, M. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows / M. Matschiner, W. Salzburger // Bioinformatics. – 2009. – Vol. 25, N 15. – P. 1982–1983. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp303>
23. Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications / R. Chakraborty [et al.] // Ann. Hum. Genet. – 1992. – Vol. 56, N 1. – P. 45–57. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1992.tb01128.x>
24. Brookfield, J. F. Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency / J. F. Y. Brookfield // Mol. Ecol. – 1996. – Vol. 5, N 3. – P. 453–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1996.tb00336.x>
25. Raymond, M. GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism / M. Raymond, F. Rousset // J. Hered. – 1995. – Vol. 86, N 3. – P. 248–249. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
26. Rousset, F. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux / F. Rousset // Mol. Ecol. Resources. – 2008. – Vol. 8, N 1. – P. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
27. Peakall, R. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research / R. Peakall, P. E. Smouse // Mol. Ecol. Notes. – 2006. – Vol. 6, N 1. – P. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
28. Peakall, R. GenAEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research-an update / R. Peakall, P. E. Smouse // Bioinformatics. – 2012. – Vol. 28, N 19. – P. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
29. Cornuet, J. M. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data / J. M. Cornuet, G. Luikart // Genetics. – 1997. – Vol. 144, N 4. – P. 2001–2014. <https://doi.org/10.1093/genetics/144.4.2001>
30. Weir, B. Estimating F-statistics for the analysis of population-structure / B. Weir, C. C. Cockerham // Evolution. – 1984. – Vol. 38, N 6. – P. 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
31. DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors / K. Keenan [et al.] // Meth. Ecol. Evol. – 2013. – Vol. 4, N 8. – P. 782–788. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
32. 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 // Mol. Ecol. Resources. – 2010. – Vol. 10, N 3. – P. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
33. Pritchard, J. K. Inference of population structure using multilocus genotype data / J. K. Pritchard, M. Stephens, P. Donnelly // Genetics. – 2000. – Vol. 155, N 2. – P. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>

34. Earl, D. A. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method / D. A. Earl, B. M. von Holdt // *Conserv. Genet. Resources.* – 2012. – Vol. 4, N 2. – P. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
35. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K / N. M. Kopelman [et al.] // *Mol. Ecol. Resources.* – 2015. – Vol. 15, N 5. – P. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
36. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France) [Electronic resource] / K. Belkhir [et al.]. – Montpellier, 2004. – Mode of access: <https://kimura.univ-montp2.fr/genetix/>. – Date of access: 04.03.2024.
37. Hammer, Ø. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis / Ø. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // *Palaeontologia Electronica.* – 2001. – Vol. 4, N 1. – 9 p.
38. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species / K. L. Evans [et al.] // *Proc. Royal Soc. B: Biol. Sci.* – 2009. – Vol. 276, N 1666. – P. 2403–2410. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1712>

## References

1. Ferenc M., Sedláček O., Fuchs R., Dinetti M., Fraissinet M., Storch D. Are cities different? Patterns of species richness and beta diversity of urban bird communities and regional species assemblages in Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, vol. 23, no. 4, pp. 479–489. <https://doi.org/10.1111/geb.12130>
2. Shochat E. Credit or debit? Resource input changes population dynamics of city-slicker birds. *OIKOS*, 2004, vol. 106, no. 3, pp. 622–626. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2004.13159.x>
3. Shochat E., Warren P. S., Faeth S. H., McIntyre N. E., Hope D. From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 2006, vol. 21, no. 4, pp. 186–191. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.019>
4. Faeth S. H., Shochat E., Marussich W. A. Trophic dynamics in urban communities. *BioScience*, 2005, vol. 55, no. 5, pp. 399–407. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0399:TDIUC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0399:TDIUC]2.0.CO;2)
5. Tomiałojć L. Human initiation of synurbic populations of waterfowl, raptors, pigeons and cage birds. *Ecology and conservation of birds in urban environments*. Cham, 2017, pp. 271–286. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1\\_14](https://doi.org/10.1007/978-3-319-43314-1_14)
6. Sakhvon V., Kövér L. Distribution and habitat preferences of the urban Woodpigeon (*Columba palumbus*) in the north-eastern breeding range in Belarus. *Landscape and Urban Planning*, 2020, vol. 201, art. 103846. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2020.103846>
7. Wysocki D. Biometrical analysis of an urban population of the Blackbird (*Turdus merula*) in Szczecin (NW Poland). *Ring*, 2002, vol. 24, no. 2, pp. 69–76.
8. Evans K. L., Hatchwell B. J., Parnell M., Gaston K. J. A conceptual framework for the colonization of urban areas: the blackbird *Turdus merula* as a case study. *Biological Reviews*, 2010, vol. 85, no. 3, pp. 643–667. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00121.x>
9. Mendes S., Colino-Rabanal V., Peris S. Bird song variations along an urban gradient: The case of the European blackbird (*Turdus merula*). *Landscape and Urban Planning*, 2011, vol. 99, no. 1, pp. 51–57. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2010.08.013>
10. Møller A. P., Jokimäki J., Skorka P., Tryjanowski P. Loss of migration and urbanization in birds: a case study of the blackbird (*Turdus merula*). *Oecologia*, 2014, vol. 175, pp. 1019–1027. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2953-3>
11. Russ A., Lučeničová T., Klenke R. Altered breeding biology of the European blackbird under artificial light at night. *Journal of Avian Biology*, 2017, vol. 48, no. 8, pp. 1114–1125. <https://doi.org/10.1111/jav.01210>
12. Partecke J., Van't Hof T., Gwinner E. Differences in the timing of reproduction between urban and forest European blackbirds (*Turdus merula*): result of phenotypic flexibility or genetic differences? *Proceedings of the Royal Society B*, 2004, vol. 271, no. 1552, pp. 1995–2001. <https://doi.org/10.1098/rspb.2004.2821>
13. Partecke J., Gwinner E., Bensch S. Is urbanisation of European blackbirds (*Turdus merula*) associated with genetic differentiation? *Journal fur Ornithology*, 2006, vol. 147, no. 4, pp. 549–552. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0078-0>
14. Andrzejewski R., Babińska-Werka J., Gliwicz J., Goszczyński J. Synurbization processes in an urban population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of population in urbanization gradient. *Acta Theriologicae*, 1978, vol. 23, no. 20, pp. 341–358. <https://doi.org/10.4098/AT.arch.78-24>
15. Gliwicz J., Goszczyński J., Luniak M. Characteristic features of animal populations under synurbanization – the case of the Blackbird and the striped field mouse. *Memorabilia Zoologica*, 1994, vol. 49, pp. 237–244.
16. Feoktistova N. Y., Meschersky I. G., Bogomolov P. L., Meschersky S. I., Poplavskaya N. S., Chunkov M. M., Yufereva V. V., Tel'pov V. A., Surov A. V. Genetic Structure of Urban and Suburban Populations of Common Hamster (*Cricetus cricetus*) in Ciscaucasia. *Russian Journal of Genetics*, 2019, vol. 55, no. 3, pp. 337–348. <https://doi.org/10.1134/S1022795419020054>
17. Badyaev A. V., Young R. L., Oh K. P., Addison C. Evolution on a local scale: developmental, functional, and genetic bases of divergence in bill form and associated changes in song structure between adjacent habitats. *Evolution*, 2008, vol. 62, no. 8, pp. 1951–1964. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00428.x>
18. Tomiałojć L. The urban population of the wood pigeon *Columba palumbus* Linnaeus, 1758 in Europe – its origin, increase and distribution. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 1976, vol. 21, pp. 586–631.
19. Sakhvon V. V., Dombrovskii V. Ch. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the republican natural monument “Dubrava” (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2018, no. 3, pp. 48–54 (in Russian).
20. Sakhvon V. V., Fedorinchik K. A. Interannual dynamics of breeding bird assemblage within the Central Botanical Garden of the National Academy of Sciences of Belarus (Minsk). *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Journal of the Belarusian State University. Biology*, 2020, no. 2, pp. 66–74 (in Russian).



21. Sakhvon V. V. Nesting features of Blackbird (*Turdus merula*) in urban green spaces in Minsk. *Zhurnal Belorusskogo gosudarstvennogo universiteta. Ekologiya = Journal of the Belarusian State University. Ecology*, 2021, vol. 4, pp. 46–53 (in Russian).
22. Matschiner M., Salzburger W. TANDEM: integrating automated allele binning into genetics and genomics workflows. *Bioinformatics*, 2009, vol. 25, no. 15, pp. 1982–1983. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp303>
23. Chakraborty R., de Andrade M., Daiger S. P., Budowle B. Apparent heterozygote deficiencies observed in DNA typing data and their implications in forensic applications. *Annals of Human Genetics*, 1992, vol. 56, no. 1, pp. 45–57. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1992.tb01128.x>
24. Brookfield J. F. Y. A simple new method for estimating null allele frequency from heterozygote deficiency. *Molecular Ecology*, 1996, vol. 5, no. 3, pp. 453–455. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.1996.tb00336.x>
25. Raymond M., Rousset F. GENEPOP (Version 1.2): Population Genetics Software for Exact Tests and Ecumenicism. *Journal of Heredity*, 1995, vol. 86, no. 3, pp. 248–249. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.jhered.a111573>
26. Rousset F. GENEPOP'007: a complete re-implementation of the genepop software for Windows and Linux. *Molecular Ecology Resources*, 2008, vol. 8, no. 1, pp. 103–106. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01931.x>
27. Peakall R., Smouse P. E. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 2006, vol. 6, no. 1, pp. 288–295. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2005.01155.x>
28. Peakall R., Smouse P. E. GenAlEx 6.5: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research—an update. *Bioinformatics*, 2012, vol. 28, no. 19, pp. 2537–2539. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bts460>
29. Cornuet J. M., Luikart G. Description and power analysis of two tests for detecting recent population bottlenecks from allele frequency data. *Genetics*, 1997, vol. 144, no. 4, pp. 2001–2014. <https://doi.org/10.1093/genetics/144.4.2001>
30. Weir B., Cockerham C. C. Estimating F-statistics for the analysis of population-structure. *Evolution*, 1984, vol. 38, no. 6, pp. 1358–1370. <https://doi.org/10.2307/2408641>
31. Keenan K., McGinnity P., Cross T. F., Crozier W. W., Prodöhl, P. A. DiveRsity: An R package for the estimation and exploration of population genetics parameters and their associated errors. *Methods in Ecology and Evolution*, 2013, vol. 4, no. 8, pp. 782–788. <http://dx.doi.org/10.1111/2041-210X.12067>
32. Excoffier L., Lischer H. E. L. Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 2010, vol. 10, no. 3, pp. 564–567. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x>
33. Pritchard J. K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*, 2000, vol. 155, no. 2, pp. 945–959. <https://doi.org/10.1093/genetics/155.2.945>
34. Earl D. A., von Holdt B. M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genet Resources*, 2012, vol. 4, no. 2, pp. 359–361. <https://doi.org/10.1007/s12686-011-9548-7>
35. Kopelman N. M., Mayzel J., Jakobsson M., Rosenberg N. A., Mayrose I. Clumpak: a program for identifying clustering modes and packaging population structure inferences across K. *Molecular Ecology Resources*, 2015, vol. 15, no. 5, pp. 1179–1191. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12387>
36. Belkir K., Borsa P., Chikhi L., Raufaste N., Bonhomme F., Belkhirr K. GENETIX 4.05, logiciel sous Windows TM pour la génétique des populations. Laboratoire Génome, Populations, Interactions, CNRS UMR 5000, Université de Montpellier II, Montpellier (France). Available at: <https://kimura.univ-montp2.fr/genetix/> (accessed 04.03.2024).
37. Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 2001, vol. 4, no. 1, 9 p.
38. Evans K. L., Gaston K. J., Frantz A. C., Simeoni M., Sharp S. P., McGowan A., Dawson D. A., Walasz K., Partecke J., Burke T., Hatchwell B. J. Independent colonization of multiple urban centres by a formerly forest specialist bird species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, vol. 276, no. 1666, pp. 2403–2410. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1712>

### Информация об авторах

Сахвон Виталий Валерьевич – канд. биол. наук, доцент, заместитель декана. Белорусский государственный университет (пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Республика Беларусь). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: [sakhvon@gmail.com](mailto:sakhvon@gmail.com)

Гомель Константин Вячеславович – канд. биол. наук, вед. науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [homelkv@gmail.com](mailto:homelkv@gmail.com)

Семёнова Анастасия Александровна – науч. сотрудник. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь).

Никифоров Михаил Ефимович – академик, д-р биол. наук, заведующий лабораторией. Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам (ул. Академическая, 27, 220072, г. Минск, Республика Беларусь). E-mail: [nikif@tut.by](mailto:nikif@tut.by)

### Information about the authors

Vital V. Sakhvon – Ph. D. (Biol.), Associate Professor, Deputy Dean. Belarusian State University (4, Nezavisimosti Ave., 220030, Minsk, Republic of Belarus). <https://orcid.org/0000-0002-6673-8118>. E-mail: [sakhvon@gmail.com](mailto:sakhvon@gmail.com)

Kanstantsin V. Homel – Ph. D. (Biol.), Leading Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: [homelkv@gmail.com](mailto:homelkv@gmail.com)

Anastasiya A. Semionova – Researcher. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus).

Michail E. Nikiforov – Academician, D. Sc. (Biol.), Head of the Laboratory. Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: [nikif@tut.by](mailto:nikif@tut.by)