

УДК 599.323.4:577.346.017.4

АНАЛИЗ НАСЕЛЕНИЯ ГРЫЗУНОВ В РАЙОНАХ ТЕХНОГЕННОГО НЕБЛАГОПОЛУЧИЯ (НА ПРИМЕРЕ *APODEMUS* (S.) *URALENSIS* ИЗ ЗОНЫ ВУРСА)

© 2008 г. Е. Б. Григоркина, Г. В. Оленев, М. В. Модоров

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 22.11.2007 г.

Показано, что ответ популяции грызунов на острое и хроническое радиационное воздействие преломляется через ее функциональную структурированность, т.е. через специфику двух альтернативных типов онтогенетического развития. При остром облучении наиболее радиорезистентными являются несозревающие сеголетки (зверьки второго типа онтогенеза). Хроническое радиационное воздействие (обитание в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРСа) приводит к увеличению доли созревших сеголеток (особей первого типа онтогенеза) – наиболее радиочувствительной части популяции. При этом зарегистрированы устойчиво более высокая численность и плодовитость мышей импактных выборок, что увеличивает адаптивный потенциал популяции. Подчеркнута роль экологической специализации вида и конфигурации зоны загрязнения в формировании проточного населения грызунов. Сделано заключение, что высокая миграционная активность позволяет малой лесной мыши (радиочувствительный вид) избегать длительного воздействия радиационного (повреждающего) фактора.

Ключевые слова: грызуны, видовое разнообразие, динамика численности, структура популяции, функциональный подход, ВУРС, конфигурация зоны загрязнения, специализация вида.

Радиационная авария на Южном Урале (Кыштымская авария 1957 г.) привела к образованию Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). В 90-х годах прошлого столетия проблема радиационной безопасности распространилась на защиту биотической компоненты окружающей среды – на сообщества растений и животных, а также на экосистемы в целом (Алексахин, 2006). Было предложено антропоцентрический принцип заменить экоцентрическим (Pentreath, 1999). В радиоэкологии актуальной остается проблема радиационной устойчивости организмов и тесно связанная с ней малоизученная проблема адаптивного биоразнообразия. Известно, что разные виды мелких млекопитающих значительно отличаются по радиорезистентности, что может привести к нарушению межпопуляционных взаимоотношений и упрощению структуры сообществ. В настоящее время экологические системы разных структурных уровней – от уровня “организм – среда” до биосферы (система “биота – неживая природа”) – в целом рассматривают (Bolshakov, Kгуazhinskii, 2001) как гомеостатические. Не вызывает сомнений, что адаптация к неблагоприятным условиям среды осуществляется через надорганизменные комплексы – популяции и биоценозы. Однако популяционные механизмы реализации подобных процессов остаются не выясненными из-

за отсутствия адекватных подходов для анализа реакций природных экосистем на радиоактивное загрязнение. В то же время слабая изученность собственно популяционных ответов делает актуальными исследования, основанные на регулярном слежении за состоянием популяций, длительное время обитающих в условиях радиоактивного загрязнения.

Цель настоящей работы, в которой систематизированы и обобщены литературные данные и результаты собственных исследований, – сравнительный анализ видового состава грызунов, численности и структурно-функциональной организации поселений малой лесной мыши (*Apodemus* (S.) *uralensis* Pallas, 1811), а также устойчивости животных к острому и хроническому (обитание в зоне ВУРСа) радиационному воздействию.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основой работы послужили результаты собственных полевых исследований в 2002–2006 гг. на участках, различающихся уровнем радиоактивного загрязнения. Импактный участок (зона ВУРСа) находится на оси следа в 13 км от эпицентра взрыва. Гамма-фон на уровне почвы колеблется от 22 до 76 мкР/ч (в среднем – 50 мкР/ч),

уровень бета-загрязнения – 90–942 част/мин · см² (в среднем – 380 част/мин · см²). Плотность загрязнения почвы ⁹⁰Sr в зоне ВУРСа варьирует в пределах 6740–16690 кБк/м², на фоновом участке – 44 кБк/м² (Позолотина и др., 2005). Экспериментальная площадка представлена разными типами биотопов: разнотравно-крапивная ассоциация (отмечено 17 видов растений), березняк разнотравно-вейниковый паркового типа (32 вида), березняк разнотравно-злаковый паркового типа (45 видов), разнотравно-злаковый луг, экотонные местообитания (Григоркина и др., 2006). Фоновый участок находится за пределами Восточно-Уральского заповедника в 10 км от импактного участка и в 2 км к северо-востоку от пос. Метлино. Он представлен разнотравно-крапивной ассоциацией и березняком разнотравно-злаковым паркового типа (насчитывает 22 вида растений). Гамма-фон составляет 12 мкР/ч, уровень бета-загрязнения – 12 част/мин · см².

Мышевидных грызунов отлавливали методом ловушко-линий на стандартную приманку. Давилки (по 110 шт. одновременно на обоих участках) расставляли через 5 м друг от друга на трое суток. Относительное обилие грызунов оценивали по результатам первых суток отлова на 100 ловушко-суток (л-с). В ходе полевых исследований было отработано 7803 л-с, отловлено 1476 экз. мелких грызунов 10 видов (876 экз. – в зоне ВУРСа, 600 экз. – в контроле). Из них на долю *A. (S.) uralensis* пришлось 546 экз. (319 экз. и 227 экз. соответственно).

Для оценки видового разнообразия использованы два типа индексов: индекс видового богатства Маргалёфа – D_{Mg} (Мэгарран, 1992) и индексы μ и h , основанные на относительном обилии видов (Животовский, 1980). Расчет показателя видового разнообразия μ (наиболее информативен при анализе структуры сообществ) проводили на основе долевого вклада каждого вида. Индекс h , характеризующий долю редких видов в сообществе, вычисляли следующим образом: $h = 1 - \mu/m$, где m – число видов.

Изучение структуры популяции малой лесной мыши выполнено на основе функционально-онтогенетического подхода (Оленев, 2002), суть которого состоит в том, что при выделении внутрипопуляционных структурных единиц в качестве основного критерия принято функциональное единство особей в группах, соответствующих двум альтернативным типам онтогенетического развития животных. Функция животных первого типа онтогенеза (созревшие сеголетки) заключается в наращивании численности популяции за счет размножения в год своего рождения. Функция особей второго типа онтогенеза (сеголетки, несозревающие в год рождения) – с наименьшими потерями сохранить эту часть популяции до весны следующего года и, став группировкой зимо-

вавших, начать цикл ее обновления. Функциональный статус животных определен по комплексу экстерьерных и интерьерных признаков, возраст мышей – по степени стертости верхних моляров (Колчева, 1992). При анализе возрастной структуры использованы три функциональные группировки животных.

Созревшие сеголетки (I тип онтогенеза) – особи, продолжающие интенсивный рост и развитие. Для самцов характерны развитые семенники, хорошо выраженные, обычно наполненные эпидидимисы, для самок – открытая вагина, вагинальные пробки, утолщенная матка, зародыши, эмбрионы, плацентарные пятна, подсосные пятна, желтые тела, увеличенные надпочечники. Вторые верхние моляры (M^2) имеют бугорчатое строение, но часто вершины бугров уже тупые. К августу встречаются особи (чаще самки) с практически нивелированными бугорками и неровной жевательной поверхностью. Площадь обнажения дентина на M^2 не превышает 60% жевательной поверхности.

Несозревающие сеголетки (II тип онтогенеза, 1-я фаза) – особи, не созревшие в год рождения. После выхода из группировки ювенильных их рост затормаживается. У самцов неразвитые семенники, придатки, у самок – закрытая вагина, нитевидная матка. M^2 имеет бугорчатое строение, но M^3 может быть заметно стерт.

Зимовавшие животные (II тип онтогенеза, 2-я фаза) – до начала весеннего созревания неполовозрелы. После созревания масса тела достигает дефинитивных значений. Генеративные признаки самцов и самок соответствуют таковым у созревших сеголеток. К концу весны M^2 зимовавших особей выглядит так же, как у самок I типа онтогенеза. К августу M^3 стерты полностью, общая площадь дентина на жевательной поверхности M^2 превышает 70–80%.

Отдельного рассмотрения заслуживает группа **ювенильных** – молодые особи до их расхождения по типам онтогенеза. На фоне интенсивного метаболизма для них характерна незавершенность процессов роста. Несмотря на то, что морфофизиологические показатели свидетельствуют о начале созревания (увеличенные семенники, утолщенная матка), этих зверьков еще нельзя отнести к I типу онтогенеза, но и ошибочно причислить их и ко II типу, хотя формально они могут ему соответствовать. Большинство особей имеют незначительную степень стертости эмали моляров. Этим животным соответствует временной интервал от первых выходов из гнезда до возраста 30–45 дней. Масса тела, как правило, менее 12 г.

Соотношение функциональных группировок оценивали по ежегодным данным за июнь–июль. Сравнительный анализ морфофизиологических показателей на уровне функциональных группи-

Таблица 1. Показатели видового разнообразия и усредненные данные по структуре доминирования грызунов (%) на ключевых участках

Вид	Годы									
	ВУРС					Контроль				
	2002	2003	2004	2005	2006	2002	2003	2004	2005	2006
<i>A. uralensis</i>	40.6	39.5	53.4	37.6	41.1	57.6	34.7	38.4	61.4	22.8
<i>A. agrarius</i>	23.3	14.3	17.5	56.7	21.8	16.4	28.1	6.2	19.7	60.6
<i>M. oeconomus</i>	25.6	38.5	26.2	1.2	16.5		3.7	7.7		1.3
<i>Cl. rutilus</i>		3.3		1.2	6.5	26.0	25.2	15.4	14.8	9.4
<i>A. terrestris</i>	9.3	1.1			10.0					
<i>M. arvalis</i>		1.1		1.2	0.6		5.6	27.7	3.3	3.4
<i>M. agrestis</i>		1.1		0.5			0.9	4.6		2.1
<i>M. gregalis</i>				1.4	2.9				0.8	0.4
<i>S. betulina</i>	1.2	1.1	2.9	0.2	0.6		0.9			
<i>M. minutus</i>							0.9			
Всего, экз.	86	91	103	426	170	73	107	65	122	233
Число видов	5	8	4	8	8	3	8	6	5	7
D_{Mg}	0.90	1.55	0.65	1.16	1.36	0.47	1.50	1.20	0.83	1.10
Показатель видового разнообразия, μ	4.2 ± 0.2	5.0 ± 0.2	3.4 ± 0.2	3.7 ± 0.2	5.8 ± 0.3	2.8 ± 0.1	5.5 ± 0.4	5.2 ± 0.3	3.6 ± 0.2	4.3 ± 0.2
Доля редких видов, h	0.17	0.17	0.16	0.54	0.27	0.07	0.32	0.13	0.29	0.39

ровок выполнен традиционно. Статистическая обработка проведена с использованием ПСП EXEL 6.0 и STATISTICA 5.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фаунистическое разнообразие грызунов. Видовой состав насчитывает 10 видов (табл. 1), большинство из них широко распространены. В прибрежной луговине обитают полевки-экономки, пашенные, узкочерепные и водяные полевки, в березовом лесу – красные. Мыши обычны для всех типов биотопов, достигают высокой численности в экотонных местообитаниях и на участках, представленных разнотравно-крапивной ассоциацией. Малые лесные мыши численно доминируют на обоих участках (от 40% до 60% по данным отловов разных лет), поэтому в настоящей работе приведены данные по грызунам этого вида. Второе по численности место занимают полевые мыши, остальные виды немногочисленны и регистрируются эпизодически.

Средние индексы видового богатства Маргалефа (D_{Mg}) не различаются на ключевых участках (табл. 1): ВУРС – 1.12, контроль – 1.02 ($t = 0.44$, $df = 8$, $p = 0.67$), близки к таковым для сообществ мышевидных грызунов антропогенно нарушенных территорий Челябинской обл. (Нуртдинова,

2005). Сравнение индексов, основанных на относительном обилии видов (μ), также не выявило значимых различий: ВУРС – 4.40, контроль – 4.26 ($t = 0.20$, $df = 8$, $p = 0.85$), а доли редких видов (h) составили: ВУРС – 0.26, контроль – 0.24 ($t = 0.23$, $df = 8$, $p = 0.82$). Отсутствие существенных различий по показателям видового разнообразия показано в зоне влияния Чернобыльской катастрофы (Baker et. al., 1996), а также в зоне ВУРСа с уровнем загрязнения 1000 Ки/км² (Чибирик, Крашанинина, 2007). Отметим, что структурный показатель μ в зоне ВУРСа сопоставим с таковым для сообществ мелких млекопитающих Висимского биосферного заповедника (Средний Урал) до воздействия дестабилизирующих факторов – ветровала и пожара ($\mu = 3.86$; Лукьянова, Лукьянов, 2004). Следовательно, рецентные уровни радиоактивного загрязнения не приводят к снижению видового разнообразия мышевидных грызунов в Восточно-Уральском заповеднике.

Морфофизиологическая характеристика малой лесной мыши. Сравнение индексов между территориальными группировками мышей (ВУРС – контроль) выявило различия по некоторым признакам (табл. 2). Зимовавшие самцы с импактного участка были крупнее, однако индексы почки, надпочечника и селезенки оказались достоверно меньше у зимовавших самок. В группировке со-

Таблица 2. Морфофизиологическая характеристика *Apodemus (S.) uralensis* разных типов онтогенеза (2002–2006 гг.)

Индекс, ‰	Пол	ВУРС				Контроль				P
		N	\bar{X}	StD	Me	N	\bar{X}	StD	Me	
I тип онтогенеза (созревшие сеголетки)										
Масса тела, г	♀	7	22.63	2.93	23.00	12	20.89	2.97	21.19	0.23
	♂	12	18.15	3.79	16.80	11	18.57	3.32	19.40	0.64
Сердце	♀	7	8.29	2.55	8.00	12	7.81	1.12	7.64	0.61
	♂	12	6.99	1.57	7.37	11	8.23	1.09	8.32	0.04
Печень	♀	7	68.65	11.28	65.79	11	67.97	13.79	67.62	0.91
	♂	12	58.06	8.25	59.35	11	66.13	15.10	63.92	0.12
Почка	♀	7	9.42	1.81	9.87	12	9.08	1.40	9.02	0.66
	♂	12	9.14	2.69	8.73	11	9.68	1.69	9.66	0.31
Надпочечник	♀	7	0.36	0.11	0.35	11	0.24	0.08	0.26	0.02
	♂	12	0.27	0.08	0.27	10	0.38	0.15	0.38	0.06
Селезенка	♀	7	2.94	1.95	2.17	12	3.24	2.01	3.19	0.74
	♂	12	3.14	1.50	2.70	11	4.05	1.92	3.94	0.16
Семенник	♂	12	11.23	1.47	11.12	11	12.01	2.64	11.23	0.38
II тип онтогенеза (1-я фаза, незрелые сеголетки)										
Масса тела, г		69	17.67	1.95	17.4	32	16.05	1.36	15.9	≤0.01
Сердце		68	8.17	1.43	8.18	32	8.04	0.89	7.76	0.54
Печень		68	51.96	8.37	52.56	32	54.06	7.86	54.55	0.23
Почка		69	7.75	1.22	7.72	31	7.74	1.57	7.22	0.53
Надпочечник		69	0.34	0.12	0.32	31	0.31	0.08	0.28	0.10
Селезенка		65	2.29	1.01	2.17	31	3.40	1.60	3.13	≤0.01
III тип онтогенеза (2-я фаза, зимовавшие)										
Масса тела, г	♀	23	22.44	2.51	22.90	8	22.26	3.74	22.50	0.88
	♂	30	24.94	1.94	24.76	23	22.89	2.16	23.40	<0.01
Сердце	♀	23	7.22	1.64	6.87	8	8.13	1.73	8.03	0.11
	♂	30	7.54	1.45	7.75	23	8.10	1.21	8.29	0.14
Печень	♀	23	65.43	9.92	68.97	8	72.37	17.43	86.35	0.42
	♂	30	60.47	10.72	58.79	20	57.78	10.18	57.29	0.38
Почка	♀	23	8.31	1.48	8.19	8	9.90	2.04	9.97	0.02
	♂	30	8.50	2.02	8.28	23	8.62	1.48	8.81	0.81
Надпочечник	♀	23	0.25	0.09	0.26	7	0.37	0.12	0.35	0.01
	♂	30	0.24	0.07	0.22	23	0.26	0.10	0.25	0.30
Селезенка	♀	22	3.17	1.43	2.92	8	4.77	1.89	4.97	0.03
	♂	29	5.07	2.47	4.19	23	5.28	2.35	4.44	0.50
Семенник	♂	30	11.16	1.32	10.88	23	11.67	2.01	11.06	0.42

зрелых сеголеток у самцов с ВУРСа был ниже индекс сердца, у самок – выше индекс надпочечника. В группировке незрелых сеголеток (из-за отсутствия половых различий самцы и самки объединены) показатели не различались. Отметим, что четких тенденций в изменении большинства морфофизиологических параметров не прослеживается: одни имеют более высокие зна-

чения у контрольных животных, другие выше у зверьков из зоны загрязнения. Прямое сопоставление показывает сходную вариабельность индексов в сравниваемых выборках мышей. Вместе с тем индексы, рассчитанные для зверьков разных функциональных группировок из импактной зоны, близки к таковым для *A. (S.) uralensis*, населяющей коллективные сады Челябинской обл.

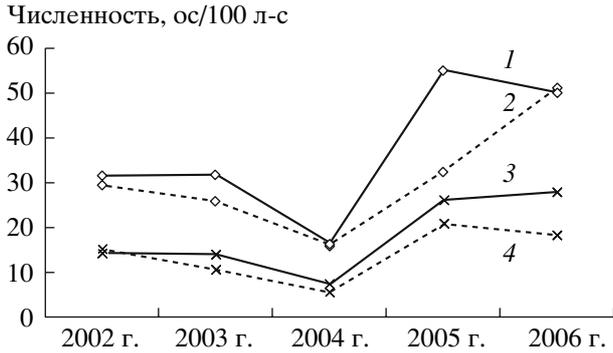


Рис. 1. Динамика численности грызунов в 2002–2006 гг. (среднегодовые значения): 1, 2 – грызуны в районе ВУРСа и контроле соответственно; 3, 4 – *Apodemus (S.) uralensis* в районе ВУРСа и контроле соответственно.

(рис. 1). Обилие зверьков варьировало по годам – амплитуда колебаний достигала 3–4-х кратных различий: ВУРС – от 16.6 до 54 ос/100 л-с, контроль – от 16.1 до 51.5 ос/100 л-с. Отметим, что численность мышей в зоне ВУРСа была также устойчиво выше, чем на сопредельном участке, – 7.6 – 28.1 ос/100 л-с и 5.6 – 18.4 ос/100 л-с, соответственно, изменялась синхронно, максимальные величины зарегистрированы в 2005–2006 гг. Самые низкие значения численности мышеобразных на обоих участках (18 и 16 ос/100 л-с) наблюдали в 2004 г. Возможно, это частично обусловлено дестабилизацией среды – в мае 2004 г. пожаром была полностью охвачена вся территория Восточно-Уральского заповедника. Обилие грызунов через месяц после пожара осталось на весеннем уровне (5 ос/100 л-с). Одновременно с пожаром на импактном участке контрольный был поврежден сельскохозяйственной техникой, что также отразилось на численности животных (3 ос/100 л-с).

(Нуртдинова, Пястолова, 2006). Характерная особенность животных всех функциональных группировок из зоны ВУРСа – пониженный индекс селезенки. Как одна из наиболее радиочувствительных систем организма селезенка чутко реагирует на радиационное воздействие.

Численность, структура и динамика демографических характеристик. Наблюдения охватывали разные фазы динамики численности грызунов

Сезонная динамика структуры и численности у малой лесной мыши (рис. 2) однотипна и близка. Обилие зимовавших (исходное количество производителей) в начале сезона размножения во все годы не превышало 5 ос/100 л-с. Мыши, для которых характерна высокая подвижность, весной концентрируются преимущественно в экотонных местообитаниях и березняке с подходящими за-

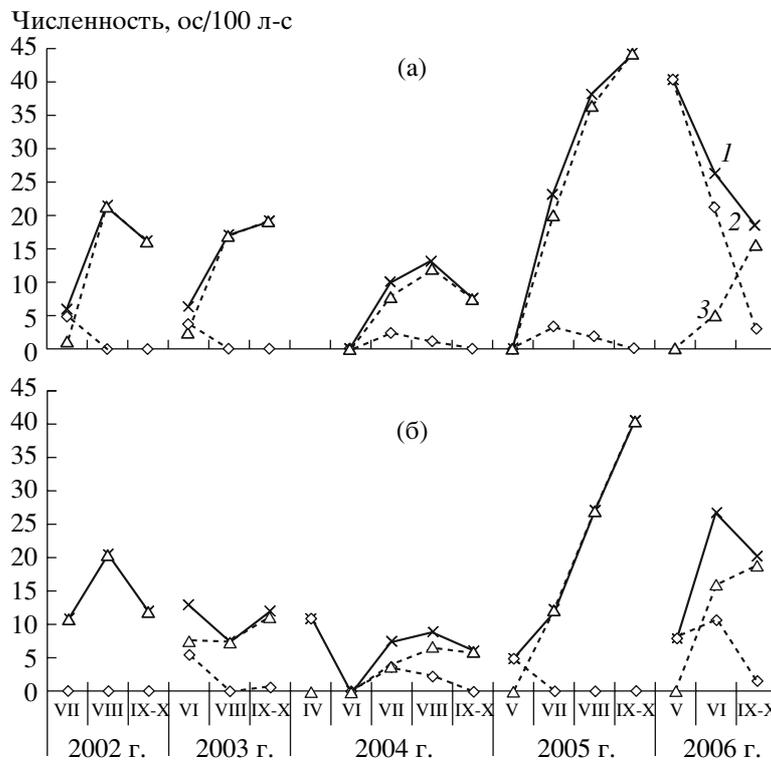


Рис. 2. Сезонная динамика численности и структура популяции *Apodemus (S.) uralensis*: в районе ВУРСа (а) и контроле (б). 1 – численность зимовавших и сеголеток; 2 – зимовавшие; 3 – сеголетки.

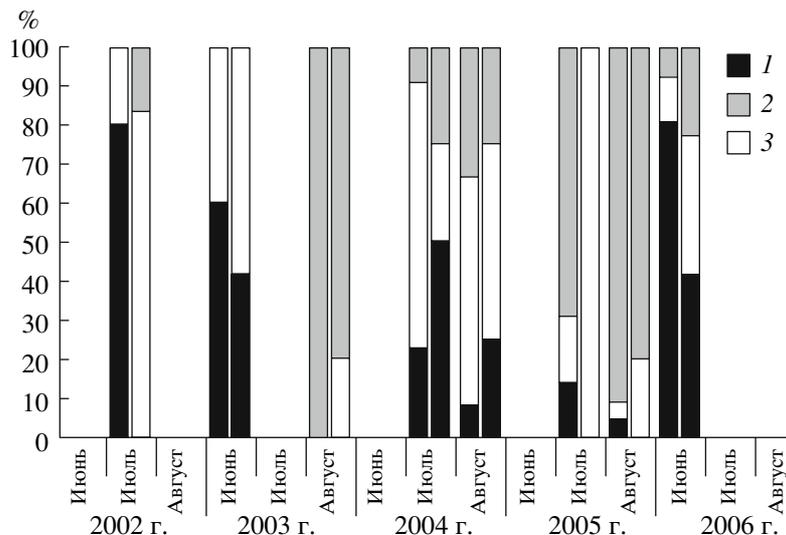


Рис. 3. Соотношение типов онтогенеза у *Apodemus (S.) uralensis* по функциональным группировкам: Слева – ВУРС, справа – контроль; 1 – зимовавшие; 2 – несозревающие сеголетки; 3 – созревшие сеголетки.

щитно-кормовыми условиями. Исходное состояние популяции в начале периода размножения во многом определяет уровень ее численности в последующем. Сравнительный анализ соотношения типов онтогенеза (рис. 3) позволяет говорить о важной роли зимовавших в репродуктивной части вурсовского поселения. Их доля в годы средней (2002 г. – 2003 г.) и высокой (2006 г.) численности составляет 60–80%, в контроле – 40%. Однако доля созревших сеголеток в размножении также существенна. Так, в 2005 г. прирост популяции на обоих участках происходил преимущественно за счет сеголеток, которые к середине июля принесли уже по два помета, а у зимовавших самок регистрировали три группы пятен. Сезонный пик в сентябре 2005 г. (см. рис. 2) и успешная перезимовка стали хорошей основой для последующего роста популяции в 2006 г. (в мае численность мышей в зоне ВУРСа составляла 40 ос/100 л-с, в контроле – 10 ос/100 л-с). Максимальный вклад при этом внесли зимовавшие животные. Ранее (Оленев, 2002) была установлена обратная зависимость между продолжительностью размножения зимовавших и сеголеток: в годы длительного размножения зимовавших слабо размножаются сеголетки, и наоборот. Изменение возрастной структуры популяции влечет за собой изменение ее генетической структуры (Шварц, 1969).

Многолетний мониторинг популяций грызунов (Оленев, 2002) показал высокую изменчивость возрастного состава группировки зимовавших – даже в экстремальные годы (засуха), когда отмечена блокировка полового созревания сеголеток, в популяции уже имеются представители всех поколений предыдущего года рождения, что

является особенно важным в неблагоприятных условиях среды. Чем выше доля зимовавших, тем больше потенциальные возможности для трансгенерационной передачи (см. ниже) генетической информации. Из рис. 3 следует, что за период наблюдений доля зимовавших в зоне ВУРСа значительно варьировала. Выявленные на импактной территории закономерности отчасти согласуются с результатами анализа многолетней динамики структуры и численности популяций малой лесной мыши в речной пойме (Оренбургская обл.), где оптимальность условий обитания нарушается в период весеннего половодья (Колчева, 2002).

Радиочувствительность малой лесной мыши к острому и хроническому радиационному воздействию. Отметим, что *A. (S.) uralensis* является одним из радиочувствительных видов – ЛД_{50/30} (интегральный показатель радиационной устойчивости) составляет 7.0 ± 0.4 Гр (Григоркина, Пашнина, 2007) и не различается у зверьков из сравниваемых выборок, выравненных по функциональному статусу. Ранее на рыжих полевках (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) из природной популяции нами (Оленев, Григоркина, 1998) было показано, что особи разного функционального статуса достоверно отличаются по ЛД_{50/30}, продолжительности жизни и реакции системы гемопоеза при одной и той же дозе острого облучения. Так, смертность созревших сеголеток составляла 53.6%, для несозревающих сеголеток – 17.6%. В основе таких выраженных различий лежит неодинаковая интенсивность процессов метаболизма. В природных популяциях острое лучевое воздействие может повлиять на соотношение размножающейся и неразмножающейся ее частей, а в итоге на численность. В связи с тем, что соотношение особей раз-

ных типов онтогенеза существенно отличается как по сезонам, так и по годам, разным будет и общее повреждающее воздействие на популяцию. Если эти структурные изменения (увеличение доли резистентных особей) считать преадаптивными, логично предположить, что в случае воздействия (наложения) в это время другого повреждающего фактора (например, радиационного) суммарный повреждающий эффект должен быть существенно ниже. Установлено (Оленев, 1981), что на действие неблагоприятных факторов естественной природы (например, засуха или высокая плотность) реакция популяции выражается в снижении количества особей первого типа онтогенеза – наиболее чувствительных и увеличении доли особей второго типа онтогенеза – более резистентных. Это единая неспецифическая адаптивная реакция популяции, выработанная эволюционно в ответ на регулярные (привычные) осенне-зимне-весенние условия.

В условиях хронического радиационного воздействия (зона ВУРСа) в популяции преобладают особи первого типа онтогенеза – созревшие дети зимовавших, которые формируют второе поколение. Группировка зимовавших, особи которой равноценны физиологически (см. табл. 2), отличается высокой гетерогенностью благодаря ежегодному присутствию в ней представителей всех поколений предыдущего года рождения, причем доли этих животных меняются. Появляется возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений, но и прямо от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года рождения (трансгенерационная передача). Знание этих аспектов представляется важным в практике эколого-генетических исследований, проводимых на грызунах, поскольку, несмотря на морфофизиологическое и иное сходство, зимовавшие особи имеют разное происхождение и в разные годы могут качественно отличаться по соотношению частот аллелей. Причем это результат не только последовательной смены поколений, но и качественная основа, напрямую связанная с адаптивными возможностями популяции.

Биологические эффекты, выявленные у животных из зоны ВУРСа, можно условно разделить на две группы. К первой относятся появление носителей наследуемой хромосомной нестабильности (Гилева и др., 1996), увеличение доли морфогенетических aberrаций и аномалий в строении черепа, повышенный уровень флуктуирующей асимметрии (Васильева и др., 2003). В эту группу также следует включить повышенную частоту встречаемости клеток с микроядрами в костном мозге мышей и полевок, а также увеличенную долю структурных аномалий лейкоцитов (Григоркина, Пашнина, 2007). Вторую группу представляют данные, свидетельствующие

об изменении физиологических характеристик у животных. Так, у мышей из зоны загрязнения обнаружены многочисленные сдвиги в системе гемопоэза, снижена функциональная активность иммунной системы (Пашнина, 2003). Кроме того, при изучении репродуктивных характеристик у мышеобразных в радиационном биоценозе обнаружены более высокие показатели фактической плодовитости при значимо более низком уровне эмбриональной гибели и меньшей доле самок с эмбриональными потерями (Григоркина и др., 2006).

Известно, что основная роль в патологии мелких млекопитающих в зонах радиоактивного загрязнения принадлежит наследуемым эффектам. Суммарная поглощенная доза в чреде поколений грызунов находится в диапазоне 6.0–27.0 Гр (Lyubashevsky et al., 1995). Столь выраженный разброс в накопленных дозах свидетельствует о непрерывном генетическом обмене, происходящем за счет постоянного потока мигрирующих особей с относительно чистых территорий в зону радиоактивного загрязнения и наоборот. Поэтому представление об изоляции радиогенных группировок мышей и полевок в Восточно-Уральском заповеднике некорректно.

Рассматривая возможности приспособления мелких млекопитающих к техногенной среде, следует иметь в виду прежде всего конфигурацию зоны загрязнения и экологическую специализацию вида (Григоркина, Оленев, 2004). По данным сотрудников Института геофизики УрО РАН (Уткин и др., 2001), максимальная ширина следа с плотностью загрязнения почвы ^{90}Sr , равной 1.0 Ки/км², составляет около 10 км. Причем из-за малого поперечного размера облака радиоактивные выпадения сконцентрировались вдоль оси его движения. Поэтому в районе проводимых исследований ширина полигона с плотностью загрязнения ^{90}Sr , равной 1000 Ки/км², составляет 800 м, 500 Ки/км² – 1400 м, 250 Ки/км² – 1580 м, 50 Ки/км² – 1800 м. Вместе с тем вагильность и особый миграционный режим малых лесных мышей (сезонные межбиотопические миграции) (Колчева, 2002) позволяют им за короткое время осваивать значительные пространства, сопоставимые с поперечными размерами загрязненной зоны. Это приводит к формированию проточного населения (Григоркина, Оленев, 2004), т.е. населения с меняющимся составом за счет вселенцев с чистых участков и выселенцев с импактной территории. Однако для части животных (самок во время беременности и кормления, ювенильных и резидентных особей) время пребывания оказывается достаточным для формирования нарушений, в том числе имеющих наследственную природу, которые могут быть четко отслежены. Важно, что именно временная оседлость существенно снижает возможность закрепления тех или иных изменений в ряду поколений. Таким образом грызуны подвижных видов

ускользают от длительного воздействия повреждающего фактора, что препятствует развитию у них радиоадаптации.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 07-04-96091) и гранта для молодых ученых УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексахин Р.М.* Радиоэкология и проблемы радиационной безопасности // Мед. радиология и радиац. безопасность. 2006. Т. 51. № 1. С. 28–33.
- Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М.* и др. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 2003. № 6. С. 445–453.
- Гилева Э.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И.* и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 114–119.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В.* Роль конфигурации загрязненной территории в формировании проточных популяций (на примере грызунов) // Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека: Мат-лы II междунар. конф. Томск: Тандем-Арт, 2004. С. 160–162.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Пашина И.А.* и др. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биогеоценозе // Изв. Челяб. науч. центра УрО РАН. 2006. Вып. 4 (34). С. 101–105.
- Григоркина Е.Б., Пашина И.А.* К проблеме радиоадаптации мелких млекопитающих (экологическая специализация вида, радиорезистентность, гемопоэз, иммунитет) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2007. Т. 47. № 3. С. 371–378.
- Животовский Л.А.* Показатель внутривидовой изменчивости // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41. № 6. С. 828–836.
- Колчева Н.Е.* Динамика экологической структуры популяции лесной мыши на Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 1992.
- Колчева Н.Е.* Грызуны пойменных сообществ в динамике биоразнообразия интразональных ландшафтов // Сибир. экол. журн. 2002. № 6. С. 811–818.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Экологически дестабилизированная среда: влияние на население мелких млекопитающих // Экология. 2004. № 3. С. 210–217.
- Мэгарран Э.* Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 161 с.
- Нуртдинова Д.В.* Экология мелких млекопитающих в коллективных садах крупной городской агломерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2005.
- Нуртдинова Д.В., Пястолова О.А.* Распространение и численность малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) в коллективных садах крупной городской агломерации // Поволжский экол. журн. 2006. № 1. С. 23–31.
- Оленев Г.В.* Популяционные механизмы приспособления к экстремальным факторам среды // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 4. С. 506–511.
- Оленев Г.В.* Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б.* Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
- Пашина И.А.* Анализ иммунологических и гематологических особенностей грызунов, обитающих в радиоактивной среде: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 2003.
- Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Михайловская Л.Н., Ульянова Е.В.* Современные уровни радионуклидного загрязнения ВУРСа и биологические эффекты в локальных популяциях *Plantago major* L. // Экология. 2005. № 5. С. 353–361.
- Уткин В.И., Юрков А.К., Николаев В.В., Рыбаков Е.Н.* О техногенной радиационной обстановке на Урале // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 173–174.
- Чибиряк М.В., Крашанинина Ю.В.* Биоразнообразие и популяционная структура грызунов в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Териофауна России и сопредельных территорий: Мат-лы междунар. совещ. М.: КМК, 2007. С. 545.
- Шварц С.С.* Эволюционная экология животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. Вып. 65. 199 с.
- Baker R.J., Hamilton M.J., Van Den Bussche R.A.* et al. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant // J. Mammology. 1996. V. 77(1). P. 155–170.
- Bolshakov V.N., Kryazhinskii F.V.* Ecology of populations and communities // Our Fragile world. Challenges and opportunities for sustainable development. V. 2. Oxford: EOLSS Publishing Co, 2001. P. 1313–1326.
- Lyubashevsky N., Bolshakov V., Gileva E.* et al. Epicenter of the Urals radiation accident 1957: dose loads and their consequences in small mammals generations series // Radiation Research 1895–1995. 10th Intern. Congress of radiat. research. Wurzburg, 1995. V. 1. P. 426.
- Pentreath P.J.* A system for radiological protection of the environment: some thoughts and ideas // J. Radiol. Protect. 1999. V. 19. № 2. P. 117–128.