ГЕНЕТИКА, 2011, том 47, № 3, с. 379–386

ГЕНЕТИКА ЖИВОТНЫХ

УДК 575.22:599.323.4(470.5)

АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ У МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ *Apodemus uralensis* (Rodentia, Muridae) В УРАЛЬСКОМ РЕГИОНЕ

© 2011 г. М. В. Модоров, В. Н. Позолотина

Учреждение Российской академии наук
Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН,
Екатеринбург 620144
e-mail: modorov@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 17.02.2010 г.

Проанализирована изменчивость 17 аллозимных локусов у 530 особей *Apodemus uralensis*, отловленных на территории Урала в 2005–2007 гг. Генетическая дифференциация изученных популяций (F_{ST}) в среднем составила 0.169. Установлено, что значение F_{ST} для выборок, добытых в пределах участка площадью 1 км^2 в разные годы, а также для выборок, отловленных на расстоянии 0.3–5 км в течение одного года, может значительно превышать среднее значение, свидетельствуя об их высокой, статистически достоверной дифференциации. Ее причинами, по-видимому, являются подразделенность популяций в пространстве, обусловленная миграцией особей, изменчивость структуры во времени, а также дрейф генов. Особенностей набора и частот аллозимов в популяциях *A. uralensis*, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа, не обнаружено.

Популяции малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall., 1811) часто используют в качестве моделей при изучении биоты антропогенно-нарушенных территорий. Примером таких исследований в Уральском регионе являются работы, проведенные на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) [1, 2]. Данный полигон образовался в 1957 г. в результате аварии на ПО "Маяк" и получил дополнительное загрязнение радионуклидами в 1967 г. за счет разноса радиоактивного грунта с берегов оз. Карачай [3]. Предполагалось, что у популяций малых лесных мышей из зоны ВУРСа произошло изменение генофонда, обусловленное увеличением скорости мутационного процесса [4, 5] и естественным отбором наиболее устойчивых к радиации особей [1]. Всесторонний генетический анализ этих популяций будет способствовать лучшему пониманию отдаленных последствий хронического облучения. Однако при проведении популяционно-генетических исследований в зонах радиоактивного загрязнения необходимо учитывать, что частоты аллелей и генотипов в популяциях многих видов грызунов могут значительно варьировать в пространстве и во времени (в череде поколений) [6–8].

Целью данной работы является анализ аллозимной изменчивости у *Apodemus uralensis*, обусловленной пространственным и временным факторами, а также радиоактивным загрязнением среды обитания.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Районы исследования. Зверьков отлавливали в 2005–2007 гг. с помощью живоловушек на территории Среднего и Южного Урала (рис. 1). Участок "*Бор*" (57°20′ с.ш., 64°33′ в.д.) находится на территории национального парка "Припышминские боры". Линия ловушек была установлена на границе соснового леса и небольшого агроценоза, организованного для зимней подкормки копытных. Участок "*Ботсад*" (55°47′ с.ш., 60°36′ в.д.) расположен в юго-западной части г. Екатеринбурга на территории Ботанического сада УрО РАН. Площадь сада составляет около 0.5 км^2. Участки "*Серга 1–4*" находятся на территории природного парка "Оленьи ручьи": "*Серга 1*, *2*" (56°30′ с.ш., 59°15′ в.д.) – в пойме одноименной реки рядом со скалой "Дыроватый камень"; "*Серга 3*" (56°29′ с.ш., 59°18′ в.д.) – в пойме ручья у памятника природы "Большой провал"; "*Серга 4*" (56°31′ с.ш., 59°13′ в.д.) – в зарослях кустарников у железнодорожной насыпи (рис. 1,*а*). Участок "*р. Уй*" (54°01′ с.ш., 60°59′ в.д.) находится в пойме одноименной реки. Участок "*Сысерть*" (56°36′ с.ш., 61°01′ в.д.) расположен около деревни Фомино, он включает луг, залежь, сосновый лес (рис. 2).

Участки "*Бердениш*" (55°46′ с.ш., 60°52′ в.д.) и "*Урускуль*" (55°49′ с.ш., 60°55′ в.д.) находятся на территории ВУРСа, а участок "*Метлино*" (55°48′ с.ш., 60°00′ в.д.) – в непосредственной близости от его восточной границы (рис. 1,*б*). Их современная радиоэкологическая характеристика представлена в табл. 1. На участке "*Бердениш*" зверьков отлавливали на разнотравно-злаковом лугу, на

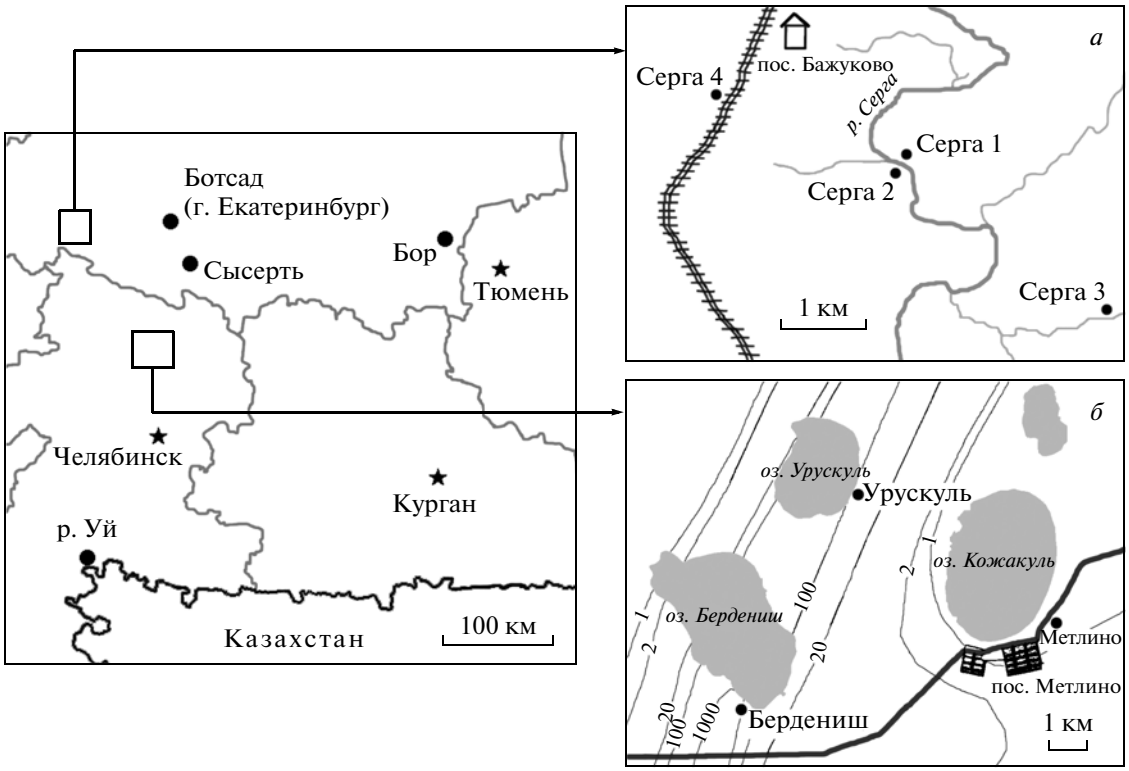

Рис. 1. Карта-схема участков отловов *A. uralensis*: *а* – в национальном парке "Оленьи ручьи"; *б* – в районе ВУРСа (изолиниями показаны уровни загрязнения почвы ^{90}Sr, Ки/км^2). Звездочками обозначены областные центры Российской Федерации.

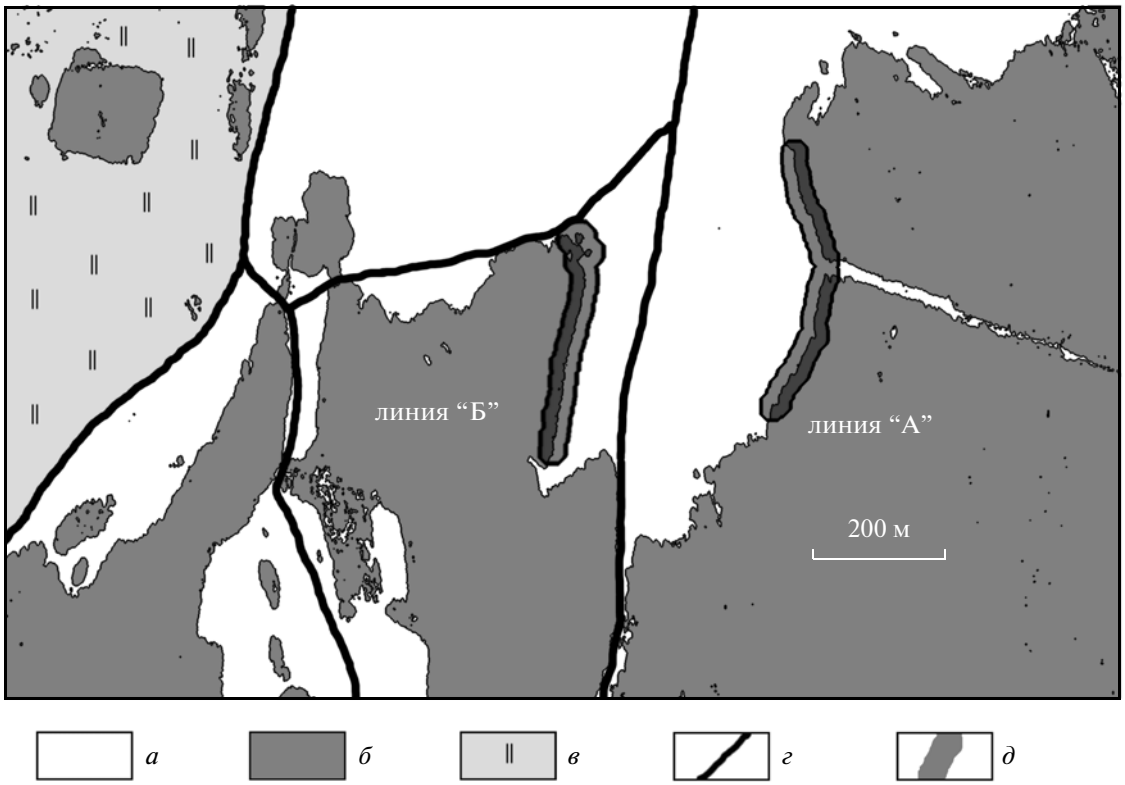

Рис. 2. Карта-схема участка "*Сысерть*". *а* – луг, *б* – сосновый лес, *в* – залежь, *г* – грунтовые дороги, *д* – места отлова зверьков в 2006 г.

участке "*Урускуль*" – на опушке березняка и в осиннике, на участке "*Метлино*" – в лесополосе, отделяющей дорогу от поля. Более подробное описание участков дано в предыдущих публикациях [2, 9, 10].

Всего было поймано и проанализировано 530 особей *A. uralensis*. Зверьков забивали перед вскрытием, в течение 15 мин после смерти животного его почки замораживали в жидком азоте; по возвращении в лабораторию и до проведения аллозимного анализа их хранили в кельвинаторе при –80°C.

Аллозимный анализ. Электрофорез 11 ферментных систем: EST-color (E.C. 3.1.1.1), 6-PGDH (E.C. 1.1.1.44), GPDH (E.C. 1.1.1.8), AAT (E.C. 2.6.1.1), G-6PDH (E.C. 1.1.1.49), LDH (E.C. 1.1.1.27), SOD (E.C. 1.15.1.1), DIA (E.C. 1.6.99.1), ME (E.C. 1.1.1.40), MDH (E.C. 1.1.1.37), PGM (E.C. 2.5.7.1) проводили в 6.4%-ном ПААГ и трис-ЭДТА-боратной системе [11, 12]. Гистохимическое окрашивание белков осуществляли по стандартным методикам [11, 13]. Аллели и изоферменты обозначали цифрами, в порядке уменьшения подвижности в геле в сторону анода. Большинство ферментных систем: AAT (2 локуса), G-6PDH (1 локус), LDH (2 локуса), SOD (2 локуса), DIA (2 локуса), ME (2 локуса), MDH (1 локус), PGM (2 локуса) не проявили изменчивости при анализе особей, отловленных в 2005 г. В дальнейшем электрофорез этих систем не проводили, но при расчетах параметров генетического разнообразия их учитывали как неизменчивые. В системе EST интерпретировали только один изофермент, скорость движения которого в геле была наименьшей.

Вычисляли следующие стандартные показатели изменчивости: долю полиморфных локусов при 95%-ном критерии значимости ($P_{95\%}$), частоты встречаемости аллелей, эффективное (N_e) и среднее (N_a) число аллелей на локус, ожидаемую и наблюдаемую гетерозиготность (H_O и H_E), индекс фиксации (F). При оценке генетической подразделенности выборок (F_{ST}) рассчитанное значение параметра сравнивали с нулем, генетическую дифференциацию между выборками считали значимой при $p < 0.05$.

Для сравнения частот аллелей в разных выборках использовали таблицы сопряженности. При анализе таблицы 2 × 2 использовали точный двусторонний критерий Фишера, при анализе больших массивов данных – критерий χ^2. Статистическая обработка выполнена с помощью программ GenAlex 6.1 [14] и Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В популяциях *A. uralensis* Среднего и Южного Урала изменчивость была обнаружена у трех из 17 проанализированных локусов (*6-Pgdh, Gpdh, Est*).

Таблица 1. Современная плотность загрязнения почвы радионуклидами и уровень γ-фона на участках, расположенных в районе ВУРСа

Участок	Плотность загрязнения почвы, кБк/м^2*			γ-фон на уровне почвы, мкР/ч**
	^{90}Sr	^{137}Cs	$^{239, 240}$Pu	
Бердениш	6700–16700	200–700	25–62	50 ± 3.4 (27–76)
Урускуль	7000–8100	213–230	21	20 ± 0.8 (15–25)
Метлино	190	128	1.3	12 ± 0.5 (9–16)

* Данные взяты из ранее опубликованных работ [9, 10].
** Указаны средние значения и стандартные ошибки среднего, в скобках приведены минимальное и максимальное из полученных значений.

Параметры аллозимной изменчивости выборок приведены без разделения животных по половому и возрастному признаку, поскольку в предварительных исследованиях нами было показано отсутствие генетической дифференциации между особями разного пола и возраста [15].

Межгодовая аллозимная изменчивость в популяциях A. uralensis

Статистически значимые различия частот аллелей в выборках, отловленных на одной территории в различные годы, обнаружены на участках "*Бердениш*" в 2005–2006 гг. по локусу *6-Pgdh* ($p = 0.02$), "*Сысерть*" в 2006–2007 гг. по локусу *Est* ($p < 0.01$), "*Ботсад*" в 2005 и 2007 гг. по локусам *Gpdh* ($p < 0.01$) и *Est* ($p < 0.03$), а также в 2006–2007 гг. по локусам *Gpdh* ($p < 0.02$) и *Est* ($p < 0.01$) (табл. 2).

Доля полиморфных локусов и среднее число аллелей на локус в выборках, отловленных на одном участке в различные годы, были сходными, что дало нам право объединить выборки разных лет и рассчитать средние значения этих показателей (табл. 3). Стандартные ошибки параметров гетерозиготности, индекса фиксации и эффективного числа аллелей на локус были велики и не позволили провести корректное сравнение этих величин в выборках разных лет.

Генетическая дифференциация выборок, отловленных на участках "*Урускуль*", "*Метлино*" и "*Серга 1*" в различные годы, не выражена; значение параметра F_{ST} значимо не отличается от нуля. На участках "*Ботсад*", "*Бердениш*" и "*Сысерть*" межгодовая дифференциация выборок составляет $F_{ST} = 0.040–0.273$ ($p < 0.05$) (табл. 2). Таким образом, объединение в одну выборку зверьков, отловленных на каждом из этих участков в различные годы, было бы некорректным. В дальнейшем при сравнении выборок, отловленных на разных участках, использовали зверьков, добытых в один календарный год. Отметим, что это в равной мере

Таблица 2. Частоты аллелей в выборках *A. uralensis* разных лет и уровни генетической дифференциации выборок, отловленных на одном участке в различные годы

Участок отлова	Год	*N*	Частоты аллелей							F_{ST}	*p*
			6-Pgdh		*Gpdh*		*Est*				
			2	3	1	2	1	2	3		
Бердениш	2005	34	0.40	0.60	1	0	0.38	0.62	0	0.040	0.04*
	2006	29	0.62	0.38	1	0	0.31	0.69	0		
Урускуль	2005	14	0.46	0.57	1	0	0.68	0.32	0	<0.01	0.56
	2006	15	0.47	0.53	1	0	0.83	0.17	0		
Метлино	2005	11	0.41	0.59	1	0	0.59	0.41	0	<0.01^{+}	0.20
	2006	24	0.50	0.50	1	0	0.73	0.27	0		
	2007	51	0.60	0.40	1	0	0.73	0.27	0		
Ботсад	2005	16	0.56	0.44	0.66	0.34	0.75	0.25	0	0.048^{+}	0.01*
	2006	19	0.37	0.63	0.74	0.26	0.47	0.53	0		
	2007	28	0.50	0.50	0.93	0.07	0.50	0.50	0		
Бор	2005	28	0.71	0.29	1	0	0.30	0.70	0		
Серга 1	2005	13	0.69	0.31	0.73	0.27	0.04	0.96	0	<0.01^{+}	0.41
	2006	49	0.58	0.42	0.69	0.31	0.05	0.95	0		
	2007	38	0.62	0.38	0.80	0.20	0.08	0.92	0		
Серга 2	2006	24	0.77	0.23	0.85	0.15	0.15	0.83	0.02		
Серга 3	2007	15	0.70	0.30	0.87	0.13	0.13	0.87	0		
Серга 4	2007	15	0.43	0.57	0.73	0.27	0.27	0.70	0.03		
река Уй	2006	48	0.39	0.61	0.72	0.28	0.24	0.76	0		
Сысерть	2006	37	0.19	0.81	1	0	0.80	0.20	0	0.273	0.01*
	2007	22	0.14	0.86	1	0	0.30	0.70	0		
Вся выборка		530	0.50	0.50	0.88	0.12	0.40	0.60	0.002		

Примечание. *N* – размер выборки, * – различия значимы, $^{+}$ – генетические дистанции рассчитаны для выборок за три года.

касалось популяций как из зоны ВУРСа, так и с территорий с фоновым уровнем загрязнения.

Причинами межгодовой генетической дифференциации выборок *A. uralensis* могут быть дрейф генов, миграция особей и естественный отбор [16, 17]. Традиционно процессы генетического дрейфа в популяциях мышевидных грызунов связывают с динамикой численности зверьков. Тем не менее, согласно нашим наблюдениям, численность популяции "*Серга 1*" в 2005–2007 гг. испытывала 16-кратные колебания, составляя в июле каждого из годов соответственно 9, 16 и 1 особь на 100 ловушко-суток; при этом частоты аллелей в выборках оставались стабильными. В популяции "*Бердениш*", напротив, частоты аллелей локуса *6-Pgdh* значимо изменились, несмотря на то что среднегодовая численность в период исследований с 2005 по 2007 г. была сходной [2, 15]. Генетический дрейф, вероятно, является причиной значимых изменений частот аллелей в выборках мышей из популяции "*Ботсад*", которая изолирована от других популяций автомобильными дорогами и имеет небольшую эффективную численность.

Оценка влияния фактора "естественный отбор" требует специальной организации эксперимента, в котором необходимо учесть большое число действующих на популяцию условий внешней среды, характеристик самой популяции и свойств аллелей. В нашей работе такая задача не ставилась, поэтому вычленить вклад естественного отбора в межгодовую генетическую дифференциацию выборок *A. uralensis*, исходя из полученных нами данных, невозможно.

Фактор дрейфа генов может определять межгодовую генетическую дифференциацию выборок *A. uralensis* при условии пространственной

Таблица 3. Параметры генетического разнообразия в выборках *A. uralensis*

Участок отловов	*N*	Параметры изменчивости					
		$H_O \pm SE$	$H_E \pm SE$*	*F*	$P_{95\%}$	N_a	N_e
Бердениш	63	0.051 ± 0.036	0.057 ± 0.039	0.09	11.8	1.12	1.11
Урускуль	29	0.043 ± 0.030	0.052 ± 0.036	0.17	11.8	1.12	1.09
Метлино	86	0.059 ± 0.041	0.054 ± 0.037	–0.10	11.8	1.12	1.10
Ботсад	63	0.066 ± 0.037	0.078 ± 0.043	0.15	17.6	1.18	1.14
Боры	28	0.053 ± 0.037	0.050 ± 0.034	–0.07	11.8	1.12	1.08
Серга 1	100	0.067 ± 0.041	0.058 ± 0.035	–0.15	17.6	1.18	1.10
Серга 2	24	0.044 ± 0.026	0.053 ± 0.029	0.17	17.6	1.24	1.07
Серга 3	15	0.067 ± 0.040	0.054 ± 0.031	–0.25	17.6	1.18	1.08
Серга 4	15	0.086 ± 0.047	0.080 ± 0.044	–0.10	17.6	1.24	1.14
река Уй	48	0.080 ± 0.044	0.074 ± 0.040	–0.09	17.6	1.18	1.13
Сысерть	59	0.040 ± 0.028	0.045 ± 0.032	0.09	11.8	1.12	1.08
Вся выборка	530	0.060 ± 0.011	0.059 ± 0.011	–0.02	17.6	1.16	1.10

* Приведена несмещенная оценка (UH_E).

подразделенности популяции [16]. В некоторых работах [18, 19] показано, что такая подразделенность в популяциях малых лесных мышей Урала существует. Для зверьков характерны “стации переживания” и “стации расселения”. В первых стациях грызуны присутствуют в течение всего года, во вторых – только в теплые сезоны. Весной мыши мигрируют в “стации расселения”, закрепляются на определенных участках [20] и приступают к размножению. В том случае, если размер стации мал и субпопуляция образована небольшим числом особей, частоты аллелей в такой группировке будут во многом определяться процессом генетического дрейфа (а именно – эффектом основателя). При этом каждый год такими основателями будут разные особи, и их существенные отличия по аллозимам могут стать причиной межгодовой дифференциации выборок. Осенью, в процессе обратных миграций мышей в “стации переживания” [19] генофонды различных субпопуляций будут перемешиваться, утрачивая свою уникальность. Анализ вклада фактора миграции особей в межгодовую динамику частот аллелей будет проведен ниже.

Пространственная аллозимная изменчивость

На основании данных о максимальном суточном пробеге малых лесных мышей, составляющем около 1.5 км [21], можно предположить, что генофонды субпопуляций, обитающих на небольшом расстоянии друг от друга (в нашем исследовании расстояния варьировали от 0.3 до 10 км), могут испытывать взаимное либо однонаправленное изменение в результате потока генов. Ниже протестирована гипотеза о правомерности объединения выборок, добытых на удалении до 10 км друг от друга.

Данные об “узколокальной” аллозимной изменчивости получены на участке “*Сысерть*”. В 2006 г. отловы проводили на двух ловчих линиях “А” и “Б”, установленных на расстоянии около 300 м друг от друга (рис. 2). Между выборками, добытыми на этих линиях, были обнаружены значимые ($p < 0.01$) различия по частотам аллелей (табл. 4), $F_{ST} = 0.498$ ($p < 0.01$). Представления о подразделенности популяции [16–19] позволяют объяснить столь высокую генетическую дифференциацию выборок. Так, абсолютное большинство поимок зверьков было приурочено к зарослям шиповника, спорадически растущим на границе луга и соснового леса (линии “А” и “Б”). В лесу численность зверьков была мала, а на лугу они отсутствовали. Можно предполагать, что различия по частотам аллелей в таких небольших “островных” поселениях мышей были изначально обусловлены дрейфом генов [16], а впоследствии были “унаследованы” находящимися в близком родстве друг с другом потомками особей – основателей субпопуляций.

Таблица 4. Частоты аллелей локусов *6-Pgdh* и *Est* в выборках, отловленных в 2006 г. на участке “Сысерть”

Линия	*N*	*6-Pgdh*		*Est*	
		2	*3*	*1*	*2*
А	17	0.029	0.971	1.000	0
Б	20	0.325	0.675	0.625	0.375

В 2007 г. мы продолжили отловы на участке "*Сысерть*". Было отмечено, что наибольшее количество зверьков обитает на залежи (рис. 2), тогда как на линиях "А" и "Б" в этот год были встречены лишь единичные особи. Причиной высокой межгодовой дифференциации выборок с этого участка (см. выше) может быть то, что в 2006 и 2007 гг. мы отлавливали зверьков из различных субпопуляций, частоты аллелей в которых были различны. Следовательно, процессы, определяющие динамику частот аллелей в выборках в пространстве и во времени, тесно связаны между собой. Отслеживая генетическую подразделенность популяций в пределах определенной территории, необходимо учитывать и хроногенную изменчивость.

При анализе субпопуляций из природного парка "Оленьи ручьи" были показаны значимые различия частот аллелей в выборках "*Серга 1*" и "*Серга 2*", отловленных в 2006 г. в сходных биотопах на разных берегах р. Серги шириной около 20 м, $F_{ST} = 0.057$ ($p = 0.01$). В 2007 г. было проведено сравнение субпопуляций "*Серга 1, 3, 4*". Генетическая дифференциация выборок "*Серга 1*" и "*Серга 3*" значимо не отличалась от нуля ($F_{ST} < 0.001$, $p = 0.49$), но дифференциация между каждой из них и выборкой "*Серга 4*" оказалась значимой ($F_{ST} = 0.053–0.066$, $p = 0.03$).

Анализ субпопуляций из района ВУРСа показал, что генетическая дифференциация выборок "*Урускуль*" и "*Метлино*" в 2005 и 2006 гг., а также выборок "*Бердениш*" и "*Метлино*" в 2005 г. значимо не отличается от нуля ($p = 0.22–0.36$). Величина коэффициента генетической подразделенности F_{ST} выборок "*Бердениш*" и "*Урускуль*" в 2005 г. составила 0.061 ($p = 0.03$), в 2006 г. – 0.239 ($p = 0.001$), а выборок "*Бердениш*" и "*Метлино*" в 2006 г. – 0.161 ($p < 0.01$). Таким образом, генетическая подразделенность двух субпопуляций малых лесных мышей, обитающих вдоль продольной трансекты ВУРСа, оказалась высокой. В то же время выборки "*Урускуль*" и "*Метлино*", отловленные на территориях, которые на порядки величин отличаются по уровню загрязнения ^{90}Sr, напротив, оказались сходными по частотам аллелей на протяжении двух лет.

Из вышесказанного следует, что радиоактивное загрязнение не является ведущим экологическим фактором, определяющим различия по частотам аллелей в популяциях *A. uralensis* из зоны ВУРСа. Мы склонны считать, что причиной дифференциации и в этом случае является дрейф генов, а причиной сходства субпопуляций – интенсивные миграционные потоки между ними. Непреодолимых изоляционных барьеров между участками мы не наблюдаем, однако биоценозы, отделяющие их друг от друга, различаются. Так, участок "*Бердениш*" отделен от двух других березовым лесом, численность мышей в котором невелика [2, 15], тогда как между участками "*Урускуль*" и "*Метлино*" расположены залежи и поляны, испещренные грунтовыми дорогами, встречаемость мышей на которых относительно высока.

Сравнение аллозимной изменчивости популяций Урала

Высокая вариабельность частот аллелей между проанализированными выше группировками показывает, что одна выборка *A. uralensis* не может всецело характеризовать популяцию зверьков. Для такой оценки требуется объединение нескольких субпопуляций. Поэтому при сравнении набора и частот аллозимов в популяциях Урала мы объединяли зверьков, добытых на близкорасположенных участках в разные годы. Таким образом, для сравнения использовали выборки "*Серга 1–4*", "*р. Уй*", "*Сысерть*", "*Ботсад*", "*Бор*", а также "*ВУРС*", включающую животных с участков "*Метлино*", "*Бердениш*" и "*Урускуль*".

Величина показателя генетической подразделенности выборок (F_{ST}) составила 0.169, т.е. около 83% аллозимной изменчивости *A. uralensis* Урала относится к внутрипопуляционной компоненте, а 17% – к межпопуляционной. Отметим, что при включении в анализ лишь одной (наиболее многочисленной) субпопуляции из каждой популяции значение параметра оказалось сходным ($F_{ST} = 0.197$).

Значения параметров наблюдаемой (H_O) и ожидаемой (H_E) гетерозиготности для уральских популяций изменялись в диапазоне от 0.040 до 0.086, однако ошибки этих значений велики, поэтому интерпретация данных затруднена. Отметим, что тенденция к преобладанию гомо- или гетерозиготных генотипов в выборках из зоны ВУРСа отсутствует, на что указывает индекс фиксации F (табл. 3).

Анализ литературных данных по набору и частотам аллелей у *A. uralensis* в разных регионах Евразии [22–25] показывает, что уральские популяции малой лесной мыши демонстрируют наибольшее сходство с популяциями Восточной Европы.

Таким образом, установлено, что дифференциация выборок *A. uralensis*, отловленных на одном участке в различные годы, либо выборок, добытых в одно и то же время на незначительном расстоянии друг от друга, может варьировать в широких пределах ($F_{ST} = 0–0.498$).

В наших исследованиях у популяций *A. uralensis* из радиоактивно загрязненной зоны (ВУРС) не обнаружено особенностей по набору и частотам аллозимов, которые принципиально выделяли бы выборки этих особей из ряда других популяций Урала. Так, не были выявлены редкие аллели,

являющиеся признаком генетического груза, хотя частота хромосомных аберраций в клетках костного мозга у малых лесных мышей с территории ВУРСа (в том числе у зверьков, использованных в нашем анализе) повышена [4, 5]. Как уже упоминалось, литературные данные свидетельствуют об отборе в популяции ВУРСа особей, наиболее приспособленных к условиям хронического облучения [1]. Действие отбора могло выразиться в сдвигах частот аллелей либо генотипов в популяциях облучаемых животных. Однако проведенный нами анализ свидетельствует о том, что эти частоты определяются, скорее, дрейфом генов и миграцией особей, нежели радиационным фактором.

Можно было бы предположить, что изменения белков у малых лесных мышей из зоны ВУРСа все-таки происходят, и только недостаточное количество проанализированных локусов, а также летальность носителей мутантных аллелей не позволяют их обнаружить. Однако использование другими исследователями [8] более чувствительных методов (секвенирование D-петли мтДНК) при проведении генетического мониторинга природных популяций рыжих полевок, обитающих в окрестностях Чернобыльской АЭС, привело к заключению, что различия параметров генетического разнообразия этих популяций проще объяснить историческими причинами и географической изменчивостью, нежели фактором радиоактивного загрязнения. При этом уровень хромосомных нарушений у этих зверьков также был повышен [26].

Наличие принципиальных расхождений между данными, полученными при использовании различных маркеров, очевидно. На данном этапе мы можем только предполагать, что генетические нарушения при облучении возникают в отдельных клетках, но многоуровневые процессы защиты организма ограничивают передачу мутаций потомству, что обеспечивает стабильное существование популяции.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП “Исследования и разработки по приоритетным направлениям развития научно-технического комплекса России на 2007–2012 годы” (проект 02.515.11.0001), гранта № 09-М-24-2001 в проекте поддержки междисциплинарных фундаментальных исследований УрО РАН, а также гранта для молодых ученых УрО РАН на 2010-й год.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ильенко А.И., Крапивко Т.П.* Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 224 с.
2. *Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Модоров М.В.* Анализ населения грызунов в районах техногенного неблагополучия (на примере *Apodemus* (*S.*) *uralensis*) из зоны ВУРСа // Экология. 2008. № 4. С. 299–306.
3. Заключение комиссии по оценке экологической ситуации в районе деятельности производственного объединения “Маяк” Минатомэнергопрома СССР, организованной распоряжением Президиума АН СССР № 1140-501 от 12.06.90 г. // Радиобиология. 1991. Т. 31. № 3. С. 436–452.
4. *Дубинин Н.П., Шевченко В.А., Алексеенок А.Я. и др.* О генетических процессах в популяциях, подвергающихся хроническому воздействию ионизирующей радиации // Успехи современной генетики. М.: Наука, 1972. Вып. 4. С. 170–205.
5. *Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б.* Хромосомная нестабильность у *Apodemus* (*S.*) *uralensis* в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды. Сыктывкар: Изд-во Коми научного центра УрО РАН, 2009. С. 295–297.
6. *Gaines M.S., McClenaghan Jr. L.R., Rose R.K.* Temporal patterns of allozymic variation in fluctuating populations of *Microtus ochrogaster* // Evolution. 1978. V. 34. № 4. P. 723–739.
7. *Booth W., Montgomery W.I., Prodohl P.A.* Spatial genetic structuring in a vagile species, the European wood mouse // J. Zoology. 2009. V. 279. P. 219–228.
8. *Meeks H.N., Chesser R.K., Rodgers B.E. et al.* Understanding the genetic consequences of environmental toxicant exposure: Chernobyl as a model system // Environmental Toxicology and Chemistry. 2009. V. 28. № 9. P. 1982–1994.
9. *Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др.* Современное состояние наземных экосистем Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург: “Гощицкий”, 2008. 204 с.
10. *Molchanova I., Pozolotina V., Karavaeva E. et al.* Radioactive inventories within the East-Ural radioactive state reserve on the Southern Urals // Radioprotection. 2009. V. 44. № 5. P. 747–757.
11. *Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др.* Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 275 с.
12. *Маурер Г.* Диск-электрофорез. М.: Мир, 1977. 248 с.
13. *Hillis D.M., Moritz C.* Molecular systematics. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associater, Ins., 1990. 588 p.
14. *Peakall R., Smouse P.E.* GenAlex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Molec. Ecology Notes. 2006. V. 6. P. 288–295.
15. *Модоров М.В.* Эколого-генетические особенности *Apodemus uralensis* из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: Институт экологии растений и животных, 2009. 171 с.
16. *Хедрик Ф.* Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 529 с.
17. *Алтухов Ю.П., Салменкова Е.А., Курбатова О.Л. и др.* Динамика популяционных генофондов при

антропогенных воздействиях. М.: Наука, 2004. 619 с.

18. *Нуртдинова Д.В., Пястолова О.А.* Распространение и численность малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) в коллективных садах крупной городской агломерации // Поволжский экологич. журн. 2006. № 1. С. 23–31.
19. *Шварц С.С.* Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967. Т. 46. № 10. С. 1456–1469.
20. *Громов В.С.* Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Тов. научных изданий КМК, 2008. 581 с.
21. *Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Хляп Л.А. и др.* Суточная активность и использование территории лесной мышью (*Apodemus sylvaticus*) по наблюдениям за зверьками, меченными Co^{60} // Зоол. журн. 1976. Т. 55. № 1. С. 112–121.
22. *Межжерин С.В.* Аллозимная изменчивость и генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Ognev et Vorobiev) // Генетика. 1990. Т. 26. № 6. С. 1046–1054.
23. *Богданов А.С.* Аллозимная изменчивость малой лесной мыши *Sylvaemus uralensis* (Rodentia, Muridae) и оценка уровня дивергенции хромосомных форм этого вида // Генетика. 2004. Т. 40. № 8. С. 1099–1112.
24. *Filippucci M.G., Macholán M., Michaux J.R.* Genetic variation and evolution in the genus *Apodemus* (Muridae: Rodentia) // Biological J. Linnean Soc. 2002. V. 75. P. 395–419.
25. *Macholán M., Filippucci M.G., Benda P. et al.* Allozyme variation and systematics of the genus *Apodemus* (Rodentia: Muridae) in Asia Minor and Iran // J. Mammalogy. 2001. V. 82. № 3. P. 799–813.
26. *Гончарова Р.И., Рябоконь Н.И.* Биологические эффекты в природных популяциях мелких грызунов на радиационно-загрязненных территориях. Динамика частоты аберраций хромосом в ряду поколений европейской рыжей лесной полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber) // Радиационная биология. Радиоэкология. 1998. Т. 38. № 5. С. 746–753.

Allozyme Variation in Pygmy Wood Mouse *Apodemus uralensis* (Rodenita, Muridae) in the Ural Region

M. V. Modorov and V. N. Pozolotina

Institute of Plant and Animal Ecology, Uralian Branch Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia
e-mail: modorov@ipae.uran.ru

Variation of 17 allozyme loci was examined in 530 *Apodemus uralensis* individuals caught in the Ural region in 2005 through 2007. In the populations examined, the mean value of the population genetic differentiation index F_{ST} constituted 0.169. It was demonstrated that F_{ST} values for the samples obtained from the 1-km^2 plot in different years, as well as for the samples trapped at a distance from 0.3 to 5 km during one year, could be remarkably higher than the mean value, pointing to their high, statistically significant differentiation. It seems likely that this differentiation was caused by spatial population subdivision, associated with the mice migrations, temporal change of the population structure, and the gene drift. In *A. uralensis*, inhabiting the zone of East Ural radioactive trace, no differences in the allozyme sets and their frequencies were observed.