

УДК 574:539.16:599.323.4(470.5)

ДОЗОВЫЕ НАГРУЗКИ И АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИИ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*Clethrionomys rutilus*) ИЗ ЗОНЫ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

© 2014 г. М. В. Модоров

Институт экологии растений и животных Уральского отделения
Российской академии наук, Екатеринбург 620144
e-mail: mmodorov@gmail.com

Поступила в редакцию 20.05.2013 г.

Дана оценка внешнего (за счет радионуклидов, накопленных в почвах) и внутреннего (за счет инкорпорированных радионуклидов) облучения мышевидных грызунов, обитающих в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). Показано, что в последние десятилетия дозовые нагрузки были ниже значений, приводящих к удвоению числа мутаций в аллозимных локусах млекопитающих. Проанализирована изменчивость восьми аллозимных локусов в популяциях красных полевков из зоны ВУРСа, сопредельных с ним участков, а также с территориями Урала и Зауралья с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения. Отличий по набору и частоте аллозимов, которые выделяли бы выборки ВУРСа из ряда других популяций Урала, не обнаружено. В контрольной выборке “Сысерть” отмечены “уникальные” для уральских популяций красных полевков аллели локусов *Got* и *Sod*, конспецифичные близкородственному виду – рыжей полевке, что можно рассматривать как свидетельство недавней межвидовой гибридизации.

DOI: 10.7868/S001667581402009X

В сентябре 1957 г. на производственном объединении “Маяк” (Южный Урал) произошла крупная радиационная авария (суммарный выброс радиоактивных отходов 74 ПБк). Территорию с уровнем загрязнения ^{90}Sr более 74 кБк/м² назвали Восточно-Уральским радиоактивным следом (ВУРС), его площадь составила 997 км² при ширине 8–9 км [1]. Эколого-генетические исследования мелких млекопитающих ВУРСа были начаты в 1962 г. и продолжаются до настоящего времени. Ряд полученных данных указывает на то, что в результате радиоактивного загрязнения территории изменилась сила действия как минимум двух факторов, определяющих генетическую структуру популяций животных: мутационного процесса [2–4] и естественного отбора [5]. Интерес представляет анализ последствий таких изменений. Возможно, они привели к смещению частот аллелей и увеличению параметров генетического разнообразия, либо были скомпенсированы.

Ранее нами был проведен анализ аллозимной изменчивости малой лесной мыши, обитающей в зоне ВУРСа [6]. Показано, что набор и частоты аллозимов у животных, отловленных на импактной и контрольных территориях, сходны. Бездоказательная экстраполяция полученного результата на другие виды мышевидных грызунов, на наш взгляд, неправомерна, так как существуют межвидовые различия по радиочувствительно-

сти, биотопическим предпочтениям, миграционной активности. В настоящей работе проанализирована аллозимная изменчивость красной полевки *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779, которая, как и малая лесная мышь, является одним из наиболее часто используемых объектов исследований биоты ВУРСа [2, 5, 7, 8]. Для оценки влияния радиационного фактора на скорость мутационного процесса рассчитывали дозовые нагрузки, полученные мышевидными грызунами, обитающими на радиоактивно загрязненной территории.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Участки и методы отлова

Животных отлавливали живоловушками в бесснежные периоды 2005–2011 гг. на девяти участках. Импактные участки расположены на центральной оси ВУРСа на южных берегах озер Бердениш (55°46' с.ш., 60°52' в.д.) и Урускуль (55°49' с.ш., 60°55' в.д.). Участки “Метлино” (55°48' с.ш., 60°00' в.д.) и “Дружный” (55°48' с.ш., 61°20' в.д.) лежат на территориях, сопредельных с восточной границей следа. В качестве контрольных выборок использовали зверьков, добытых на территориях Урала с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения. Участки “Серга” (56°30' с.ш., 59°15' в.д.), “р. Уй” (54°01' с.ш., 60°59' в.д.) и “Сысерть” (56°36' с.ш., 61°01' в.д.) удалены от опытной территории более чем на 90 км. На территории Кур-

Таблица 1. Содержание и удельная активность ^{90}Sr и ^{137}Cs на участках “Бердениш”, “Урускуль” в 2007 г. (по данным [18])

Параметр	Нуклид	Участок	
		Бердениш	Урускуль
Удельная активность радионуклида в слое почвы 0–10 см, Бк/кг *	^{90}Sr	138 200	98 210
	^{137}Cs	5465	5571
Запас радионуклида в слое почвы 0–10 см, кБк/м ² **	^{90}Sr	8033	2780
	^{137}Cs	317	204
Запас радионуклида в слое почвы 0–45 см, кБк/м ²	^{90}Sr	12851	7625
	^{137}Cs	427	225
Отношение запаса радионуклида в слое почвы 0–10 см к запасу в слое почвы 0–45 см	^{90}Sr	0.63	0.36
	^{137}Cs	0.74	0.91

* Показатель получен путем усреднения значений, приведенных для слоев почвы 0–5 и 5–10 см.

** Показатель получен путем сложения значений, приведенных для слоев почвы 0–5 и 5–10 см.

ганской области зверьков отлавливали в окрестностях села Звериноголовское (54°28' с.ш., 64°51' в.д.) и деревни Успенка (54°47' с.ш., 66°22' в.д.). Кроме того, в качестве внешнего контроля использовали рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) с участков “Сысерть” и “Серга”.

Расчет дозовых нагрузок

В первые годы после аварии дозовые нагрузки на территории ВУРСа были обусловлены среднеживущими радионуклидами: ^{144}Ce , ^{95}Zr , ^{106}Ru . После их распада (через 1–4 года) поглощенные дозы резко снизились и до настоящего времени определяются ^{90}Sr [9]. В 1967 г. головная часть ВУРСа получила дополнительное радиоактивное загрязнение в результате разноса радиоактивных ила и песка с берегов оз. Карачай [10, 11]. Следствием этого стало появление в экосистемах значительного количества ^{137}Cs .

Дозовые нагрузки, полученные животными в первые месяцы после аварии, взяты из работы [9]. Было показано, что доза, поглощенная мышевидными грызунами за осень–зиму 1957–1958 гг., в расчете на 1 МБк $^{90}\text{Sr}/\text{м}^2$ составляла в среднем 1–2 Гр, тогда как максимальные значения показателя достигали 100 Гр. Вычисление дозовых нагрузок, полученных грызунами после 1958 г., мы проводили в программе ERICA Tool [12], используя Tier 3. Создание пригодной для анализа модели требовало учета ряда параметров, которые были получены на основании приведенных ниже публикаций:

1. *Размеры и вес животного.* Были приняты усредненные значения параметров по выборкам красных полевок с участков “Бердениш” и “Урускуль”: длина тела 86 мм, масса тела – 17.2 г. Ши-

рину и высоту животного задавали равными 25 мм.

2. *Время, проводимое животным в норе и на поверхности почвы.* Предположили, что животное 20% времени проводит на поверхности почвы, 80% – в норе. На основании работы [13] выяснили, что норы полевок расположены в верхнем слое почвы (0–10 см).

3. *Удельная активность ^{90}Sr и ^{137}Cs в тушке (Бк/кг).* Данные взяты из работ [14–17]. В работах [14–16] авторы рассчитывали суммарную бета-активность $^{90}\text{Sr} + ^{90}\text{Y}$, поэтому приводимые в публикациях значения удельной активности радионуклидов мы делили на два.

4. *Запас и удельная активность ^{90}Sr и ^{137}Cs в почве.* Было принято, что весь ^{90}Sr поступил на территорию ВУРСа в 1957 г., а весь ^{137}Cs – в 1967 г. Значения параметров, полученные в 2007 г., взяты из работы [18]. Использованные данные обобщены в табл. 1.

Запас ^{90}Sr в почве в 1957 г. (Бк/м²) рассчитан по закону радиоактивного распада. Для расчета удельной активности ^{137}Cs в почве (Бк/кг) в период 1967–2007 гг. использовали формулу

$$A = N_0 100 / (N_{0-10} / N_{0-45}) \%, \text{ где}$$

A – удельная активность радионуклида, N_0 – содержание ^{137}Cs в слое почвы 0–10 см в анализируемый год, N_{0-10} – содержание ^{137}Cs в слое почвы 0–10 см в 2007 г., N_{0-45} – запас ^{137}Cs в почве в 2007 г.

В данной формуле учтен распад радионуклида. Кроме того, по причине невысокой миграции ^{137}Cs по почвенным горизонтам (см. табл. 1) принято допущение, что до 2007 г. весь радионуклид находился в слое почвы 0–10 см. Удельная активность ^{90}Sr в почве (Бк/кг) в период 1957–2007 гг. рассчитана аналогично ^{137}Cs .

Таблица 2. Дозы внешнего облучения (сГр/год) мышевидных грызунов с участков “Бердениш” и “Урускуль”, обусловленные ^{90}Sr и ^{137}Cs , в 1957–2007 гг.

Год	Бердениш		Урускуль	
	^{137}Cs	^{90}Sr	^{137}Cs	^{90}Sr
1957		8.1×10^{-5}		10.1×10^{-5}
1967	4.3	6.3×10^{-5}	3.6	7.9×10^{-5}
1977	3.4	5.0×10^{-5}	2.8	6.2×10^{-5}
1987	2.7	3.9×10^{-5}	2.2	4.8×10^{-5}
1997	2.1	3.0×10^{-5}	1.8	3.8×10^{-5}
2007	1.3	1.5×10^{-5}	1.3	1.1×10^{-5}

Аллозимный анализ

Проанализировано 216 особей *C. rutilus* и 13 особей *C. glareolus*. Методика получения образцов и проведения электрофореза описана ранее [6]. Анализировали восемь ферментных систем: 6PGDH (Е.С. 1.1.1.44), GPDH (Е.С. 1.1.1.8), GOT (Е.С. 2.6.1.1), G6PDH (Е.С. 1.1.1.49), LDH (Е.С. 1.1.1.27), SOD (Е.С. 1.15.1.1), PGM (Е.С. 2.5.7.1), PGI (Е.С. 5.3.1.9). Ферментная система G6PDH (один локус) изменчивости не проявила. Ферментная система LDH представлена двумя локусами, из которых корректно можно интерпретировать только один (LDH-1). Вычисляли следующие стандартные показатели изменчивости: частоты встречаемости аллелей, долю полиморфных локусов при 95%- и 99%-ном критерии значимости ($P_{95\%}$, $P_{99\%}$), эффективное (N_e) и среднее (N_a) число аллелей на локус, индекс фиксации (F) и его стандартную ошибку (SE_F). Соответствие наблюдаемого распределения генотипов распределению, следующему из закона Харди–Вайнберга, оценивали с использованием критерия χ^2 . При оценке генетической подразделенности выборок (F_{ST}) рассчитанное значение параметра сравнивали с нулем, генетическую дифференциацию считали значимой при $p < 0.05$. Обработка данных выполнена с помощью программы GenAlex 6.1 [19].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дозовые нагрузки

Дозовые нагрузки на мышевидных грызунов, обитающих на участках “Урускуль” и “Бердениш”, в период 1957–1958 гг. составили 26–88 Гр. За границами ВУРСа (т.е. территории с уровнем послеаварийного загрязнения ^{90}Sr менее 74 кБк/м²) они не превышали 0.07–0.14 Гр.

Доза внешнего облучения грызунов, обитающих на участках “Бердениш” и “Урускуль”, в 1967 г. не превышала 4.4 сГр/год, к 2007 г. снизилась до

1.3 сГр/год (табл. 2). Более чем на 99% она определялась ^{137}Cs .

Дозы внутреннего облучения мелких млекопитающих, обитающих на участке “Бердениш”, в период 1986–1996 гг. составляли 4.7–50.4 сГр/год (табл. 3). Вклад ^{90}Sr в дозовую нагрузку превышал 99%.

На основании работ [14, 16, 17] можно проследить динамику накопления ^{90}Sr в костной ткани малой лесной мыши с участка “Бердениш” за 40-летний период. В 1962–1967 гг. удельная активность радионуклида составляла 426 Бк/г [14], в 1986–1993 гг. – 140 Бк/г [17], в 2001 г. – 80 Бк/г [16]. Таким образом, за 25–30 лет (с 1962–1967 гг. по 1986–1993 гг.) удельная активность ^{90}Sr в костной ткани животных снизилась примерно в 3 раза, за последующие 10–15 лет – еще в 1.5 раза. Вероятно, примерно во столько же раз снизилась и дозовая нагрузка, получаемая мышевидными грызунами на этой территории от инкорпорированного ^{90}Sr .

Уровни накопления ^{90}Sr грызунами, отловленными за пределами ВУРСа, в десятки и сотни раз ниже уровней, отмеченных на участке “Бердениш” в тот же период. Можно предполагать, что столь невысокая удельная активность радионуклида не приводила к существенному накоплению дозовой нагрузки.

Скорость мутационного процесса

В работе [20] обоснованы дозы, приводящие к удвоению частоты спонтанных мутаций аллозимных локусов млекопитающих. Показано, что уровень спонтанного мутирования человека составляет $(2.95 \pm 0.64) \times 10^{-6}$ события на ген. Доза хронического низкоинтенсивного облучения, приводящая к удвоению этого уровня (удваивающая доза), у мышей равна 0.82 ± 0.29 Гр. Предполагается линейная зависимость “доза–эффект”.

Таблица 3. Дозовые нагрузки, полученные мышевидными грызунами, обитающими на участке “Бердениш”, от инкорпорированного ^{90}Sr и ^{137}Cs

Вид	Годы*	Дозообразующий радионуклид	Удельная активность тушки, Бк/гр	Дозовая нагрузка, сГр/год	Источник данных	
<i>Microtus arvalis</i> s.l	1987–1995	^{90}Sr	40–100	20.1–50.4	[17]	
<i>Apodemus uralensis</i>	1987–1996	^{90}Sr	25–50	12.6–25.1		
	1988	^{90}Sr	43	21.7		
	1995	^{90}Sr	22	11.1		
	1996	^{90}Sr	16	8.1		
<i>A. agrarius</i>	1988	^{90}Sr	25	12.6		
	1995	^{90}Sr	18	9.1		
	1996	^{90}Sr	15	7.6		
<i>M. arvalis</i> s.l.	1992	^{90}Sr	9.5–30.3	4.7–15.3		[15]
<i>M. gregalis</i>		^{90}Sr	20.0–52.0	10.0–26.2		
<i>M. arvalis</i> s.l	1986–1993	^{137}Cs	1.0	0.13	[17]	
<i>A. uralensis</i>	1986–1993	^{137}Cs	0.9	0.12		

* Указан период, в который могли быть проведены отловы.

Таким образом, в первые месяцы после аварии уровни дозовых нагрузок, полученных животными с участков “Бердениш” и “Урускль”, существенно превосходили не только удваивающую дозу, но и среднюю полулетальную дозу острого облучения красной полевки, составляющую 9.6 Гр [5]. В период 1962–1967 гг. годовая дозовая нагрузка зверьков с участка “Бердениш”, по-видимому, превышала удваивающую дозу не более чем в 2 раза. В период после 1986 г. и по настоящее время она ниже удваивающей дозы более чем в 1.5 раза, т.е. облучение индуцирует появление не более двух мутаций в конкретном локусе на миллион особей. За пределами ВУРСа в первые месяцы после аварии дозовые нагрузки были в 5 раз меньше удваивающей дозы.

Аллозимная изменчивость популяций красной полевки

Параметры аллозимной изменчивости животных представлены в табл. 4. В популяциях красных полевков изменчивость проявляют от одного до пяти локусов. Среднее число аллелей на локус варьирует от 1.125 до 1.750, эффективное число аллелей на локус – от 1.123 до 1.292. Аллелей, характерных только для популяций ВУРСа, не обнаружено. Параметры аллозимного разнообразия в выборке с наиболее загрязненного ^{90}Sr участка “Бердениш” находятся на минимальном уровне для региона. В выборке с импактного участка “Урускль” значения этих параметров не выходят

за пределы региональной нормы. Значения индекса фиксации (F) в выборках ВУРСа отрицательны. В четырех из пяти контрольных выборок значения данного параметра ниже нуля (табл. 4). Почти во всех случаях наблюдаемое соотношение генотипов не отличалось от ожидаемого по Харди–Вайнбергу. Статистически значимые отличия ($p < 0.05$) были обнаружены в выборке “Урускль” по локусу *Ldh* (наблюдается избыток гетерозиготных генотипов) и выборке “Звериноголовское” по локусу *Gpdh* (отмечен избыток гомозиготных генотипов). В целом данные отклонения не носят однонаправленного характера.

Генетическая дифференциация выборок “Бердениш”, “Урускль”, “Метлино”, “Дружный”, “Серга”, “р. Уй” не выражена, значение параметра F_{ST} значимо не отличается от нуля. Выборки “Звериноголовское” и “Успенка” статистически значимо дифференцированы от выборок “Дружный” и “Урускль” ($F_{ST} = 0.036–0.053$, $p = 0.01–0.05$). Дифференциация всех вышеперечисленных выборок и зверьков с участка “Сысерть” статистически значима ($F_{ST} = 0.077–0.144$, $p < 0.05$). Межвидовая генетическая дифференциация составляет $F_{ST} = 0.808$ ($p < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ

У красной полевки, как и у малой лесной мыши, не обнаружено отличий по набору и частотам аллозимов, которые выделяли бы выборки с ра-

Таблица 4. Частоты аллелей и параметры генетического разнообразия в выборках *Clethrionomys rutilus* и *C. glareolus*

Лocus	Аллель	<i>Clethrionomys rutilus</i>									<i>C. glareolus</i>
		Территория ВУРСа		Участки, сопредельные с ВУРСом		Территории с фоновым для Урала уровнем радиоактивного загрязнения					
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
<i>bPgdh</i>	1	0	0.060	0	0.033	0	0	0	0	0	0
	2	1	0.940	1	0.967	0.987	1	1	1	1	1
	3	0	0	0	0	0.013	0	0	0	0	0
<i>Got</i>	1	0	0	0	0	0.026	0	0	0.125	0	0
	2	0	0.012	0.023	0.017	0.013	0.145	0.019	0	0.062	0
	3	1	0.988	0.977	0.983	0.961	0.855	0.981	0.875	0.688	0
	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0.250	1
<i>Gpdh</i>	1	0	0.012	0.045	0.017	0	0	0	0	0	0
	2	0	0	0	0	0.013	0.032	0.037	0	0	0.192
	3	1	0.988	0.932	0.983	0.947	0.919	0.944	1	1	0.808
	4	0	0	0.023	0	0.039	0.048	0.019	0	0	0
<i>Ldh-1</i>	1	0.450	0.381	0.477	0.350	0.408	0.500	0.556	0.313	0.375	1
	2	0.550	0.619	0.523	0.650	0.592	0.500	0.444	0.687	0.625	0
<i>Pgi</i>	1	0	0	0.091	0.017	0	0	0	0	0	0
	2	1	1	0.909	0.983	1	1	1	1	1	1
<i>Pgm</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
	2	0	0	0	0	0	0	0	0.063	0	0
	3	1	1	1	1	1	0.952	0.907	0.875	1	0
	4	0	0	0	0	0	0.048	0.093	0.063	0	0
<i>Sod</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.750	0
	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0.250	1
<i>N</i>		10	42	22	30	38	31	27	8	8	13
<i>N_a</i>		1.125	1.500	1.625	1.625	1.750	1.625	1.625	1.500	1.500	1.125
<i>N_e</i>		1.123	1.133	1.174	1.126	1.144	1.201	1.167	1.166	1.292	1.056
<i>P_{95%}</i>		12.5	25.0	37.5	12.5	25.0	37.5	37.5	37.5	37.5	12.5
<i>P_{99%}</i>		12.5	50.0	50.0	62.5	50.0	50.0	50.0	37.5	37.5	12.5
<i>F</i>		-0.010	-0.125	-0.045	0.051	-0.058	0.173	-0.054	-0.234	-0.430	0.257
<i>SE_F</i>		0.065	0.068	0.015	0.057	0.021	0.075	0.012	0.068	0.052	0.040

Примечание. *N* – размер выборки. Участки: 1 – Бердениш, 2 – Урускуль, 3 – Метлино, 4 – Дружный, 5 – Серга, 6 – Звериноголовское, 7 – Успенка, 8 – р. Уй, 9 – Сысерть. Остальные обозначения см. в разделе “Материалы и методы”.

диоактивно загрязненных участков из ряда других популяций Урала. Для объяснения причин подобного результата мы проанализируем факторы, сочетанное действие которых определяет генетическую структуру популяции, а именно мутации, миграции, дрейф генов, а также естественный отбор [21].

Мутация генов. Многократное увеличение скорости мутационного процесса в популяциях мышевидных грызунов из зоны ВУРСа относи-

тельно спонтанного уровня имело место только на наиболее загрязненных участках и только в первые годы после аварии. Современная скорость мутагенеза аллозимных локусов у зверьков с участков “Бердениш” и “Урускуль” лишь немного превосходит спонтанный уровень. При анализе выборки из 52 особей можно выявить только те мутантные формы, которые произошли за несколько поколений до момента отловов и частота которых была увеличена вследствие дрейфа генов либо естественного отбора. Поскольку па-

параметры генетического разнообразия выборок из зоны ВУРСа не увеличены относительно контрольных значений, невозможно говорить об аккумуляции мутантных форм аллелей в популяции, обитающей на импактной территории.

Естественный отбор. Большинство вновь возникших мутаций в той или иной степени снижают жизнеспособность организмов [22]. Следовательно, естественный отбор будет повышать вероятность элиминации носителей мутаций. Однако этот же процесс способен вести к быстрому увеличению частоты встречаемости признаков, повышающих приспособленность. Статистически значимых различий частот аллелей в выборках с территории ВУРСа (“Бердениш”, “Урускуль”) и сопредельных к нему участков (“Метлино”, “Дружный”) нет. Следовательно, отбор особей в зоне ВУРСа по проанализированным локусам отсутствует либо очень слаб.

Дрейф генов. Случайные изменения частот аллелей и соответственно снижение параметров генетического разнообразия происходят вследствие конечной численности любой реально существующей популяции. Выраженность этих изменений будет тем сильнее, чем меньше эффективная численность популяции. Дрейф генов приводит к генетической дифференциации субпопуляций, миграция между которыми низка или отсутствует [21].

Для грызунов головной части ВУРСа можно выделить как минимум два фактора, способных повлиять на эффективную численность популяций. Первый связан с высокими дозовыми нагрузками в 1957–1958 гг. Можно предположить, что значительная часть зверьков, обитающих в зоне наибольшего загрязнения, погибла либо у них было нарушено воспроизводство. Второй фактор – пожары, имевшие место на этой территории в последние годы. Ранее на примере малой лесной мыши было показано, что на недавно выгоревших участках мелкие млекопитающие отсутствуют [8]. Численность особей на выгоревших участках может восстанавливаться либо за счет уцелевших индивидов (в этом случае будет иметь место дрейф генов), либо за счет мигрантов с прилегающих территорий. С учетом незначительной ширины участка импактной субпопуляции можно предположить, что мигрантами будут зверьки, обитающие на территориях с незначительным уровнем радиоактивного загрязнения.

Миграция генов. Миграция ведет к выравниванию аллельных частот между взаимодействующими субпопуляциями. Признаками миграции генов между субпопуляциями импактной (“Бердениш”, “Урускуль”) и прилегающих к ней (“Метлино”, “Дружный”) территорий являются отсутствие генетической дифференциации выборок и наличие в локусах *bPgdh* и *Gpdh* аллелей, характерных только для полевков из этого района. В

пользу миграционных взаимодействий между популяциями ВУРСа и прилегающих территорий свидетельствуют сопоставимые расстояния ширины следа (9 км), максимального суточного пробега красных полевков, который составляет 1.5 км [23], и среднего радиуса расселения зверьков – более 500 м [24].

На основании вышесказанного можно выделить следующие причины отсутствия генетических особенностей по частотам и формам аллозимов в популяциях мелких млекопитающих ВУРСа:

1. Низкая скорость мутационного процесса аллозимных локусов в настоящее время, малая продолжительность и удаленность во времени периода, в который скорость мутационного процесса значительно превышала спонтанный уровень, незначительная площадь территории загрязнения.

2. Снижение жизнеспособности носителей большинства мутаций, приводящее к элиминации мутантных форм.

3. Высокие уровни миграции животных, обусловленные как небольшой шириной зоны загрязнения, так и частыми пожарами, приводящими к снижению плотности зверьков на выгоревших участках ВУРСа.

Определенный интерес вызывает аллозимная изменчивость животных с участка “Сысерть”, а именно наличие в локусах *Got* и *Sod* “уникальных” для уральских популяций красной полевки аллелей, конспецифичных рыжей полевке (табл. 4). В остальных проанализированных нами выборках эти аллели (соответственно, 4, 2) у красных полевков отсутствуют. Не описаны подобные аллели и в других исследованиях аллозимной изменчивости изучаемого вида [25–27]. Можно предположить, что наличие “уникальных” аллелей связано с имевшей ранее место межвидовой гибридизацией красной и рыжей полевков. Ранее на возможность подобной гибридизации на Урале указывалось в работах [28, 29].

Автор благодарит д.б.н. В.Н. Позолотину за обсуждение результатов исследования, а также к.б.н. В.Е. Полякова за помощь в отловах животных.

Работа поддержана РФФИ (грант № 12-04-31077 мол_а), а также Программой междисциплинарных исследований между Институтами УрО РАН (проект № 12-М-24-2016).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Никителов Б.В., Микерин Е.И., Романов Г.Н. и др. Радиационная авария на Южном Урале в 1957 г. и ликвидация ее последствий // Recovery operation in the Event of Nuclear Accident or Radiological Emergency: Proc. symposium. Vienna: IAEA, 1989. P. 373–403.

2. 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.
3. Гилева Э.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии – факт или гипотеза? // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 114–119.
4. Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б., Тарасов О.В. Цитогенетические последствия хронического радиационного воздействия на популяции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиозэкология. 2010. Т. 50. № 4. С. 466–471.
5. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 224 с.
6. Модоров М.В., Позолотина В.Н. Аллозимная изменчивость у малой лесной мыши *Apodemus uralensis* (Rodentia, Muridae) в Уральском регионе // Генетика. 2011. Т. 47. № 3. С. 379–386.
7. Vasilev A.G., Vasileva I.A., Bolshakov V.N. Phenetic monitoring of populations of the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus* Pall.) in the zone of the Eastern Ural Radioactive Trace // Russ. J. Ecology. 1996. V. 27. № 2. P. 113–120.
8. Grigorkina E.B., Olenov G.V., Modorov M.V. Analysis of rodent populations in technogenically transformed areas (with reference to *Apodemus (S.) uralensis* from the EURT zone) // Russ. J. Ecology. 2008. V. 39. № 4. P. 284–291.
9. Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. 336 с.
10. Aarkrog A., Dahlgaard H., Nielsen S.P. et al. Radioactive inventories from the Kyshtym and Karachay accidents: Estimates based on soil samples collected in the South Urals (1990–1995) // Science Total Environment. 1997. V. 201. № 2. P. 137–154.
11. Михайловская Л.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др. Радиозэкологическое исследование почвенного покрова Восточно-Уральского радиоактивного заповедника и сопредельных территорий // Радиационная биология. Радиозэкология. 2011. Т. 51. № 4. С. 476–482.
12. Brown J.E., Alfonso B., Avila R. et al. The ERICA Tool // J. Environmental Radioactivity. 2008. V. 99. № 9. P. 1371–1383.
13. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. СПб., 1995. 522 с.
14. Ильенко А.И. Материалы по видовым различиям в накоплении стронция-90 и изменчивости мелких млекопитающих, отловленных на участке, искусственно загрязненном этим радионуклидом // Зоол. журн. 1968. Т. 47. № 11. С. 1695–1700.
15. Стариченко В.И., Любашевский Н.М. Индивидуальные особенности аккумуляции ^{90}Sr в организме двух видов серых полевок, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиозэкология. 1998. Т. 38. № 3. С. 375–383.
16. Стариченко В.И. Стронций-90 в костной ткани мелких млекопитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека. Томск, 2004. С. 576–579.
17. Тарасов О.В. Радиозэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Дис. ... канд. биол. наук. Озерск: Институт экологии растений и животных УрО РАН, 2000. 150 с.
18. 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.
19. Peakall R., Smouse P.E. GenAlex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research // Mol. Ecology Notes. 2006. V. 6. P. 288–295.
20. Sankaranarayanan K., Chakraborty R. Ionizing radiation and genetic risks. XI. The doubling dose estimates from the mid-1950s to the present and the conceptual change to the use of human data on spontaneous mutation rates and mouse data on induced mutation rates for doubling dose calculations // Mutation Research. 2000. V. 453. № 2. P. 107–127.
21. Хедрик Ф. Генетика популяций. М.: Техносфера, 2003. 529 с.
22. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.
23. Хляп Л.А. Основные проблемы изучения связей мелких млекопитающих с территорией // Фауна и экология грызунов. М.: Изд-во МГУ, 1980. Вып. 4. С. 44–62.
24. Большаков В.Н., Баженов А.В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 160 с.
25. Межжерин С.В., Сербенюк М.А. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок Arvicolinae Палеарктики // Генетика. 1992. Т. 28. № 2. С. 143–153.
26. Фрисман Л.В., Картавецова И.В., Павленко М.В. и др. Геногеографическая изменчивость и генетическая дифференциация лесных полевок рода *Clethrionomys* (Rodentia, Cricetidae) Приохотья // Генетика. 2002. Т. 38. № 5. С. 655–664.
27. Примак А.А., Засыпкин М.Ю. Аллозимная изменчивость и генетическая гетерогенность красной полевки *Clethrionomys rutilus* (Cricetidae) некоторых островов северной части Охотского моря // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2011. № 2. С. 100–105.
28. Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Костыгов А.Ю. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интродукции мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*Cl. rutilus*) // Генетика. 2009. Т. 45. № 5. С. 610–623.
29. Бородин А.В., Давыдова Ю.А., Фоминых М.А. Природный гибрид красной (*Clethrionomys rutilus*) и рыжей (*Clethrionomys glareolus*) полевок (Rodentia, Arvicolinae) на Среднем Урале // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 5. С. 634–640.

Radiation Doses and Allozyme Variability in the Population of the Northern Red-Backed Vole (*Clethrionomys rutilus*) from the East Urals Radioactive Trace Zone

M. V. Modorov

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, 620144 Russia
e-mail: mmodorov@gmail.com*

The paper estimates the external (due to radionuclides accumulated in the soil) and internal (due to incorporated radionuclides) exposure of rodents that live in the head of the East Urals Radioactive Trace (EURT). It is shown that in the last decades the dose rates were lower than the values that lead to doubling the number of mutations in the allozyme loci in mammals. The variability of the eight allozyme loci in populations of northern red-backed voles from the EURT zone and their neighboring plots, as well as the territories of the Urals and Trans-Urals with background levels of radioactive contamination, are analyzed. No differences in the pattern and frequency of allozymes that would distinguish the EURT samples from a number of other populations of the Urals, were found. In the control sample "Sysert", "unique" for the Ural populations of northern red-backed voles, alleles of the loci *Got* and *Sod* were marked, conspecific to a closely related species—the bank vole. This fact can be regarded as evidence of recent cross-species hybridization.