

*На правах рукописи*

**МОДОРОВ Макар Васильевич**

**ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *APODEMUS*  
*URALENSIS* ИЗ ЗОНЫ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО  
РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА**

**03.00.16 – экология**

**Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Екатеринбург – 2009**

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных  
Уральского отделения Российской академии наук

**Научный руководитель:** доктор биологических наук  
**Позолотина Вера Николаевна**

**Официальные оппоненты:** доктор биологических наук, профессор  
**Васильев Алексей Геннадьевич**  
  
кандидат биологических наук  
**Павленко Марина Владимировна**

**Ведущая организация:** **Институт биологии Коми НЦ УрО РАН**

Защита состоится 12 мая 2009 г. в 13 часов на заседании  
диссертационного совета Д 004.005.01 при Институте экологии растений  
и животных УрО РАН по адресу:

620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Факс: 8 (343) 260-82-56; адрес сайта Института: <http://www.ipae.uran.ru>

E-mail: [dissovet@ipae.uran.ru](mailto:dissovet@ipae.uran.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии  
растений и животных УрО РАН.

Автореферат разослан «\_\_\_» \_\_\_\_\_ 2009 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук

Золотарева Н.В.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Радиоактивное загрязнение биосферы сопутствует развитию ядерных технологий, начиная с середины XX в. Комплексный анализ последствий этого загрязнения является важнейшей проблемой радиоэкологии. Одним из методологических подходов, направленных на ее решение, считается изучение природных экосистем, загрязненных радионуклидами. Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), образовавшийся в 1957 г. в результате взрыва емкости с отходами ПО «Маяк», представляет собой уникальный полигон для подобных исследований (Радиационная авария..., 1989).

Изучение популяций живых организмов, обитающих на территории ВУРСа, было начато вскоре после аварии и продолжается до настоящего времени (Исаев, Покаржевский, 1978; Шевченко, Померанцева, 1985; Экологические последствия..., 1993; Гилева и др., 2000; Васильев и др., 1996; Тарасов, 2000; Новые материалы..., 2003; Позолотина, 2003; Григоркина и др., 2008, Современное состояние..., 2008). Особый интерес к популяциям млекопитающих, обитающих на этой территории, обусловлен необходимостью выявления механизмов, позволяющих им успешно обитать в условиях загрязнения, а также установлением всего многообразия биологических эффектов.

**Цель работы:** провести сравнительное исследование экологических и генетических особенностей популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall., 1811), обитающих на радиоактивно загрязненной (ВУРС) и фоновых территориях.

### Задачи:

- 1) Изучить видовой состав и показатели биоразнообразия в населении грызунов, обитающих на участках с различным уровнем радиоактивного загрязнения.
- 2) Оценить динамику численности популяций малой лесной мыши на импактной и фоновых территориях.
- 3) Исследовать функциональную структурированность популяций малой лесной мыши сравниваемых территорий на уровне структурно-возрастных категорий.
- 4) Изучить аллозимную структуру фоновых популяций малой лесной мыши Среднего и Южного Урала, сравнить ее с аналогичными характеристиками выборок Евразии. Оценить аллозимную изменчивость популяции из зоны ВУРСа.
- 5) Выявить связь аллозимной изменчивости с динамикой численности, половой, возрастной и пространственной структурами популяций и на этом основании оценить влияние повышенного радиационного фона на изученные генетические особенности популяций малой лесной мыши.

**Научная новизна.** Впервые изучена аллозимная изменчивость популяций *A. uralensis* Среднего Урала и северной части Южного Урала. Исследовано 11 ферментных систем, выявлено 3 полиморфных локуса. Впервые для малой лесной мыши прослежена связь аллозимной структуры с экологическими характеристиками популяций. Впервые проведена оценка генетического груза в популяции млекопитающих из зоны ВУРСа по изменчивости аллозимов.

**Теоретическое и практическое значение.** Результаты работы могут быть использованы при проведении эколого-генетического мониторинга населения

грызунов на территориях Свердловской и Челябинской областей. Материал диссертации используется в цикле лекций «Радиоэкология с основами радиобиологии» на биологическом факультете УрГУ им. А.М. Горького.

### **Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Современные уровни загрязнения головной части ВУРСа не приводят к изменению показателей биоразнообразия мышевидных грызунов. Популяции малой лесной мыши в зоне загрязнения достигают высокого обилия, динамика численности популяций на импактных и контрольных участках в течение большинства исследованных лет протекала синхронно, только в один год эта закономерность была нарушена.

2. Параметры аллозимного разнообразия популяций малой лесной мыши, обитающей в зоне ВУРСа, не выходят за пределы изменчивости региональных показателей. Признаков увеличения генетического груза по изменчивости 11 ферментных систем (18 локусов) в импактных выборках не выявлено. Особенностей аллозимной структуры популяции *A. uralensis* из зоны ВУРСа, которые бы принципиально выделяли их из ряда других популяций Урала, не обнаружено.

**Апробация работы.** Результаты исследований были представлены на Всероссийских конференциях молодых ученых в ИЭРиЖ УрО РАН в 2004–2008 гг., Всероссийской молодежной конференции «Экология в меняющемся мире: взгляд научной молодежи» (Улан-Удэ, 2007), международной конференции «Биорад-2006» (Сыктывкар), 11-й международной конференции «Rodents et spatium» (Myshkin, 2008), международной конференции «Radioecology and environmental radioactivity» (Bergen, 2008), V съезде по радиационным исследованиям (Москва, 2006) и XXXVI радиоэкологических чтениях В.М. Ключковского (Обнинск, 2007).

**Публикации.** По материалам исследований опубликовано 18 печатных работ, в том числе 2 в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

**Объем и структура диссертации.** Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения, выводов, списка литературы, включающего 264 наименования, из которых 58 на иностранных языках, и приложений. Объем работы составляет 171 страницу, содержит 25 таблиц и 15 рисунков. В приложения вынесено 3 таблицы.

## **ГЛАВА 1. МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В УСЛОВИЯХ РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

В разделе рассматриваются работы, посвященные проблеме воздействия радиоактивного загрязнения на биоразнообразие млекопитающих и их популяционные характеристики и цитогенетические особенности. Особое внимание уделено исследованиям грызунов на территории ВУРСа.

## **ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

**2.1 Радиоэкологическая характеристика территории Среднего и Южного Урала.** Экосистемы Урала загрязнены техногенными радионуклидами в результате испытаний ядерного оружия и деятельности предприятий ядерного топливного цикла. Фоновый уровень радиоактивного загрязнения региона для  $^{90}\text{Sr}$  составляет 1.5–2 кБк/м<sup>2</sup>, для  $^{137}\text{Cs}$  – 2.5–4.5 кБк/м<sup>2</sup> (Изучение..., 1998).



1 – Бердениш; 2 – Метлино; 3 – Урускуль; 4–6 – места измерения уровней  $\beta$ - и  $\gamma$ -фона.

7 – Лежневка; 8 – Объединенный контроль по: Крашанинина, Чибиряк, 2007.

Рис. 1 – Карта-схема участков в районе головной части ВУРСа

**2.2 Описание района исследований.** Отловы мелких млекопитающих проводили на территории Среднего и Южного Урала. Наиболее репрезентативный материал в зоне ВУРСа и прилегающей территории собран на трех участках: 1) Бердениш (рис. 1, точка 1) – расположен в районе головной части ВУРСа в 13 км от эпицентра аварии на суходольном разнотравно-злаковом лугу; 2) Метлино (рис. 1, т. 2) – расположен в 10 км от центральной оси следа, линия отловов проходит в лесополосе, отделяющей асфальтированную дорогу от с/х полей, растительный покров представлен разреженным березняком паркового типа возрастом 30–60 лет; 3) Урускуль (рис. 1, т. 3) – расположен на центральной оси следа в 20 км от эпицентра аварии, ловушки расставляли в 100–500 м от оз. Урускуль в старом осиннике с большим количеством поваленных деревьев, в островных зарослях крапивы и малины, на границе разнотравно-злакового луга и разреженного березняка паркового типа.

Для измерения  $\beta$ - и  $\gamma$ -фона использовали дозиметры ДБГ-06-Т и ДРГ-01-Т1. Результаты измерений, проведенных в головной части ВУРСа, свидетельствуют о том, что уровни загрязнения в поперечном сечении следа снижаются довольно резко (табл. 1). Так, в 1–2 км к востоку от участка «Бердениш» в пределах того же фитоценоза (рис. 1, т. 4, 5) уровни  $\beta$ - и  $\gamma$ -фона сопоставимы со значениями, отмеченными на участке «Метлино».

В дополнение к собственным данным привлекали результаты, полученные Ю.В. Крашанининой и М.В. Чибиряком (2007) на участках «Лежневка» и «Объединенный

**Таблица 1 – Характеристики участков, расположенных в районе головной части ВУРСа (номера участков совпадают с таковыми на рис. 1)**

Участок	Координаты		Запас радионуклидов в почве, кБк/м <sup>2</sup> **		$\beta$ -фон, частиц•мин <sup>-1</sup> •см <sup>-2</sup>			$\gamma$ -фон, мкР/ч		
	с.ш.	в.д.	<sup>90</sup> Sr	<sup>137</sup> Cs	<i>N</i>	<i>X</i> ± <i>SE</i>	min. – max.	<i>N</i>	<i>X</i> ± <i>SE</i>	min. – max.
1	55°46′	60°52′	6740–16690	210–700	17	346±56	98–921	17	50±3.4	27–76
2	55°48′	60°00′	43.7	20.3	10	12±0.9	9–17	10	12±0.5	9–16
3	55°49′	60°55′	7500	221	–	–	–	–	–	–
4*	55°46′	60°53′	–	–	19	18±0.8	13–25	18	18±0.9	12–25
5	55°46′	60°53′	–	–	10	16±0.9	13–22	10	17±0.6	14–19
6	55°46′	60°53′	–	–	9	15±0.8	12–20	9	15±0.8	13–19

Примечание – \* На участке № 4 в одной точке отмечены значения  $\beta$ -фона 479 частиц•мин<sup>-1</sup>•см<sup>-2</sup> и  $\gamma$ -фона 40 мкР/ч, из расчетов эта точка исключена. \*\* Данные взяты из работы (Современное ..., 2008). *N* – количество измерений; *X* – среднее значение, *SE* – стандартная ошибка среднего.

**Таблица 2 – Перечень участков, используемых в качестве контрольных при проведении аллозимного анализа**

Участок отловов		Координаты		Примечания
		с.ш.	в.д.	
Ботанический сад УрО РАН		56°47'	60°36'	Центр г. Екатеринбурга
Оленьи Ручьи	Лагерь	56°30'	59°15'	Пойменные участки разделены р. Сергой шириной около 20 м
	Дыроватый камень			
	Большой провал	56°29'	59°18'	Пойма ручья
	Бажуково	56°31'	59°13'	Заросли кустарников у ж/д насыпи
Двуреченск		56°36'	61°01'	Граница агроценоза и леса
Припышминские боры		57°20'	64°33'	Граница агроценоза и леса
река Уй		54°01'	60°59'	Пойма р. Уй

контроль», расположенных в районе нашего исследования (рис. 1, т. 7, 8). В качестве контрольных использованы зверьки, отловленные нами на участках с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения, перечень которых приведен в табл. 2.

**2.3 Систематическое положение объекта исследования.** Многочисленные данные показывают (Павленко, 1997; Makova et al., 2000; Колчева, 2002; Molecular phylogeny ..., 2003; New information ..., 2007), что территорию Урала заселяет именно *A. uralensis*.

**2.4 Экологическая характеристика малой лесной мыши.** В разделе рассмотрена биотопическая приуроченность вида, его численность и репродуктивные характеристики. Отмечено, что при конкуренции со стороны других видов грызунов (например, полевок рода *Clethrionomys*) малые лесные мыши могут ими вытесняться (Демидов, 1992), либо у них может блокироваться размножение, в результате чего популяции не достигают высокого обилия (Колчева, Оленев, 1991; Нуртдинова, Пястолова, 2006; Мухачева, 2007). Таким образом, население грызунов можно рассматривать в качестве фактора, влияющего на численность и функционально-возрастную структуру *A. uralensis*.

**2.5 Методы отлова и камеральной обработки грызунов.** Отловы мелких млекопитающих проводили в бесснежные периоды 2002–2007 гг. с помощью давилок и живоловушек. Всего отработано 13582 ловушко-суток, отловлено 2611 грызунов, из них 1048 экз. *A. uralensis*. В работе использован функционально-онтогенетический подход (Чередование поколений..., 1964; Оленев, 2002, 2004). Функциональный статус животного определяли по комплексу признаков: вес тела, индекс тимуса, степень стертости верхних моляров, состояние генеративной системы (Колчева, 1992). Рассчитывали индексы видового разнообразия ( $\mu$ ) и доли редких видов ( $h$ ) (Животовский, 1980). Индекс доминирования определяли как отношение количества особей данного вида к общему числу особей всех видов, отловленных на участке (в %). Проводили анализ моделей видового обилия (Мэггаран, 1992). Численность зверьков на участках, расположенных в головной части ВУРСа, рассчитывали по первым суткам отловов. При расчете среднегодовой численности усредняли данные по обилию зверьков во всех турах отловов, проведенных в этот год.

**2.6 Метод аллозимного анализа.** Животных, почки которых использовали для аллозимного анализа, забивали перед вскрытием. Органы помещали в упаковку из алюминиевой фольги и замораживали в жидком азоте, в дальнейшем их хранили в кельвинаторе при  $-80^{\circ}\text{C}$ . Электрофорез 11 ферментных систем: EST-color (E.C.3.1.1.1), 6-PGDH (E.C.1.1.1.44),  $\alpha$ -GPDH (E.C.1.1.1.8), ААТ (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 (Peacock et al., 1965). Гистохимическое окрашивание гелей осуществляли по стандартным методикам (Harris, Hopkinson, 1976). Аллели и локусы обозначали цифрами, начиная с самого «быстрого» и далее последовательно к самому «медленному».

Большинство ферментных систем: ААТ (2 локуса), G-6PDH (1 локус), LDH (2 локуса), SOD (2 локуса), DIA (2 локуса), ME (2 локуса), MDH (2 локуса), PGM (2 локуса) не проявили изменчивости при анализе особей, отловленных в 2005 г. В дальнейшем эти системы не анализировали, но при расчетах параметров их учитывали как неизменяемые. В выборке «р. Уй» анализировали только три ферментные системы (6-PGDH,  $\alpha$ -GPDH, EST).

Вычисляли следующие стандартные показатели: долю полиморфных локусов при 95%-ном критерии значимости ( $P_{95\%}$ ), частоты встречаемости аллелей, эффективное ( $N_e$ ) и среднее ( $N_a$ ) число аллелей на локус. При анализе генетической подразделенности выборок рассчитанное значение параметра  $F_{ST}$  сравнивали с нулем, при уровне значимости  $p < 0.05$  генетическую дифференциацию между выборками считали установленной. При обработке данных использовали программы GenAlex 6.1, TFPGA v. 1.3, Past 1.81, STATISTICA 6.0. Применяли  $U$ -критерий Манна-Уитни,  $t_{ST}$ -критерий, коэффициент корреляции Пирсона ( $r$ ). При анализе таблиц сопряженности 2x2 использовали точный двусторонний критерий Фишера, при анализе больших по размеру таблиц – критерий  $\chi^2$ . Доверительный интервал частот аллелей ( $CI_{95\%}$ ) рассчитан по методу Вальда.

## **ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ, ОБИТАЮЩИХ В ГОЛОВНОЙ ЧАСТИ ВУРСА**

### **3.1 Фауна и видовое разнообразие мышевидных грызунов.**

*Фауна мышевидных грызунов головной части ВУРСа.* Анализ ареалов мышевидных грызунов, обитающих на территории России, показал (Громов, Ербаева, 1995; Нуртдинова, 2005), что в районе головной части ВУРСа может быть встречено 15 видов животных. Нами зафиксировано лишь 9 (табл. 3) (Модоров, 2004; Мелкие млекопитающие..., 2007). Другими исследователями (Популяции млекопитающих..., 1993; Крашанинина, Чибиряк, 2007) на импактной территории отмечены виды, не встреченные нами: *Mus musculus*, *Sicista subtilis*, *Microtus rossiaemeridionalis*, *Rattus norvegicus*, *Micromys minutus*. *Clethrionomys glareolus* отсутствовала как на территории ВУРСа, так и на многих участках севера Челябинской области, расположенных вне зоны следа (Тарасов, 2000; Нуртдинова, 2005).

*Индексы доминирования грызунов, обитающих в головной части ВУРСа.* Индекс доминирования *A. uralensis* в отловах разных лет на участках «Бердениш» и «Урускуль» и «Метлино» составляет 35–61%. В отдельные туры отловов население грызунов было представлено только этим видом.

*Кластеризация выборок.* Для установления степени сходства выборок грызунов, отловленных на севере Челябинской области, мы провели их кластеризацию, используя собственные и литературные данные (Крашанинина, Чибиряк, 2007; Нуртдинова, 2005). Из кладограммы видно, что наибольшим своеобразием обладает население грызунов с участка «Лежневка» (за счет большого количества особей

**Таблица 3 – Видовой состав, индексы доминирования (%) и показатели видовой разнообразия грызунов, отловленных в районе головной части ВУРСа в 2002–2007 гг.**

Вид	Год					
	2002	2003	2004	2005	2006	2007
<b>Бердениш</b>						
<i>Apodemus uralensis</i>	49.9	37.7	53.4	42.7	41.1	53.3
<i>Apodemus agrarius</i>	10.9	13.0	17.5	51.1	21.8	26.7
<i>Microtus oeconomus</i>	31.3	42.8	26.2	1.0	16.5	0
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0	3.9	0	1.3	6.5	0
<i>Arvicola terrestris</i>	6.3	1.3	0	0	10.0	16.7
<i>Microtus arvalis s.l.</i>	0	0	0	1.3	0.6	3.3
<i>Microtus agrestis</i>	0	0	0	0.3	0	0
<i>Microtus gregalis</i>	0	0	0	2.0	2.9	0
<i>Sicista betulina</i>	1.6	1.3	2.9	0.3	0.6	0
Всего особей	64	77	103	320	170	30
Число видов	5	6	4	8	8	4
$\mu$	3.89	4.22	3.35	3.82	5.81	3.38
$h$	0.22	0.30	0.16	0.52	0.27	0.16
<b>Метлино</b>						
<i>Apodemus uralensis</i>	57.6	34.7	38.4	61.4	22.8	41.7
<i>Apodemus agrarius</i>	16.4	28.1	6.2	19.7	60.6	45.4
<i>Microtus oeconomus</i>	0	3.7	7.7	0	1.3	0
<i>Clethrionomys rutilus</i>	26.0	25.2	15.4	14.8	9.4	12.9
<i>Microtus arvalis s.l.</i>	0	5.6	27.7	3.3	3.4	0
<i>Microtus agrestis</i>	0	0.9	4.6	0	2.1	0
<i>Microtus gregalis</i>	0	0	0	0.8	0.4	0
<i>Sicista betulina</i>	0	0.9	0	0	0	0
<i>Micromys minutus</i>	0	0.9	0	0	0	0
Всего особей	73	107	65	122	233	163
Число видов	3	8	6	5	7	3
$\mu$	2.80	5.48	5.19	3.55	4.30	2.82
$h$	0.07	0.32	0.13	0.29	0.39	0.06
<b>Урускуль</b>						
<i>Apodemus uralensis</i>	–	–	50.0	42.0	25.0	100
<i>Apodemus agrarius</i>	–	–	0	39.5	20.0	0
<i>Microtus oeconomus</i>	–	–	33.3	0	3.3	0
<i>Clethrionomys rutilus</i>	–	–	16.7	13.2	43.4	0
<i>Microtus arvalis s.l.</i>	–	–	0	0	3.3	0
<i>Microtus agrestis</i>	–	–	0	5.3	3.3	0
<i>Microtus gregalis</i>	–	–	0	0	1.7	0
Всего особей	–	–	12	39	60	3
Число видов	–	–	3	4	7	1

*M. agrestis* и малого числа *A. uralensis*), тогда как выборки с импактных участков «Бердениш» и «Урускуль» попали в клады с фоновыми выборками. Особенности населения грызунов с участка «Лежневка», возможно, связаны с его биотопическими характеристиками.

*Параметры биоразнообразия населения грызунов.* Значимых различий по индексу разнообразия Животовского между участками «Бердениш» и «Метлино» при анализе объединенных за год выборок не обнаружено ( $U=17.0$ ,  $p=0.87$ ) (Стратегия

адаптации..., 2008). Включение в анализ выборок, описанных в литературе (Нуртдинова, 2005; Крашанинина, Чибиряк, 2007), позволяет отметить тенденцию к снижению индекса  $\mu$  на участке «Бердениш» относительно значений, рассчитанных для фоновых выборок. Однако на наиболее загрязненном участке «Лежневка» тенденцию к такому снижению мы не обнаружили. При анализе моделей видового обилия каких-либо особенностей у выборок, отловленных на загрязненных участках, в сравнении с контрольными не отмечено.

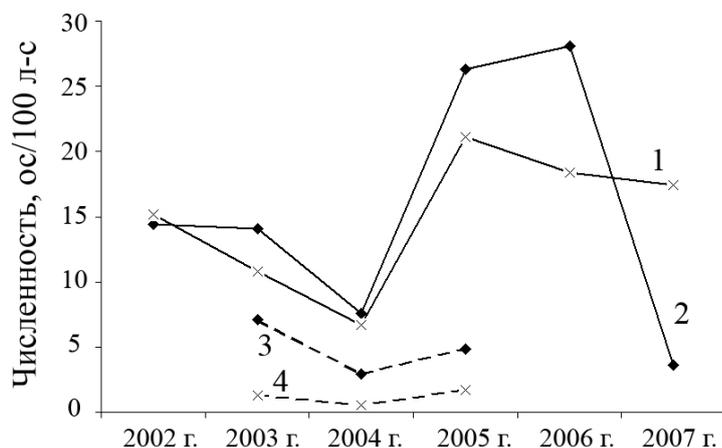
**3.2 Динамика относительной численности *A. uralensis*.** За шестилетний период наших исследований среднегодовая относительная численность *A. uralensis* на участке «Бердениш» варьировала в интервале 3.6–28.1 ос/100 л-с. На участке «Метлино» амплитуда колебаний была менее выраженной (6.7–18.4 ос/100 л-с).

В период 2002–2006 гг. среднегодовая численность *A. uralensis* на двух сравниваемых участках изменялась синхронно ( $r=0.92$ ,  $N=5$ ,  $p=0.025$ ), что согласуется и с литературными данными (рис. 2). Визуальный анализ графиков обилия малых лесных мышей, отловленных в этот период на участках «Бердениш» и «Метлино», позволил заключить, что численность зверьков на импактном участке устойчиво выше, чем в контроле (Григоркина и др., 2008). Однако значимых различий по показателю установлено не было ( $\chi^2=7.57$ ,  $df=4$ ,  $p=0.11$ ).

В 2007 г. популяция с участка «Бердениш» находилась в фазе глубокой депрессии численности (3.6 ос/100 л-с), тогда как на контрольном участке обилие зверьков оставалось соизмеримым с уровнем двух предшествующих лет (17.4 ос/100 л-с). Наиболее вероятными причинами таких различий могли стать весенний пожар, захвативший участок «Бердениш», а также сильная засуха, которая по-разному повлияла на микроклиматические условия луга (Бердениш) и разреженного березняка (Метлино).

Численность *A. uralensis* на участке «Урускуль» была меньше, чем на участках «Бердениш» и «Метлино», что можно связать с его биотопическими особенностями. Отловленные животные были встречены в зарослях крапивы и кустарников, произрастающих вдоль дороги, а в окружающих дорогу березняке, осиннике и на разнотравном лугу они отмечены лишь в год пика численности вида (2005 г.). Однако даже в этом случае их обилие более чем в 4 раза уступало численности вида на других участках и не превышало 11 ос/100 л-с.

Анализ всей совокупности выборок, добытых в зоне исследования (Бердениш, Метлино, Урускуль, Лежневка, Объединенный контроль), показывает, что обилие



1, 2 – среднегодовая численность на участках «Метлино» (1) и «Бердениш» (2); 3, 4 – численность во второй половине августа на участках «Объединенный контроль» (3) и «Лежневка» (4) (Крашанинина, Чибиряк, 2007).

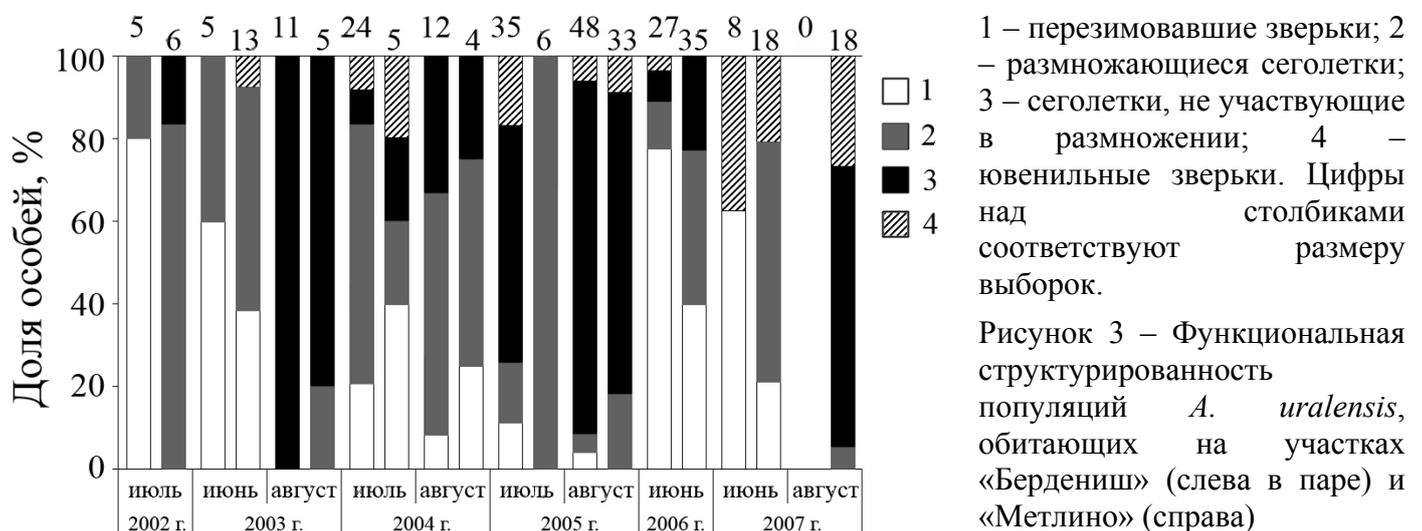
Рисунок 2 – Численность *A. uralensis* в 2002–2007 гг. на участках, расположенных в районе головной части ВУРСа

зверьков определяется скорее биотопическими особенностями участков, нежели уровнем их загрязнения. Необходимо отметить, что поддержание биоразнообразия и численности грызунов в зоне загрязнения на уровне прилежащих участков может быть связано с притоком особей с относительно чистых территорий (Григоркина и др., 2008).

**3.3 Функционально-возрастная структурированность популяций *A. uralensis*.** Сравнение функционально-возрастной структуры выборок зверьков, отловленных в сходные календарные сроки на участках «Бердениш» и «Метлино», проводили попарно с использованием анализа таблиц сопряженности (рис. 3). Значимые различия ( $p < 0.05$ ) обнаружены в четырех из девяти сравнений.

В июле 2002 г., июне 2006 и июне 2007 гг. на импактном участке доля перезимовавших зверьков была выше, чем в контроле ( $p < 0.03$ ), при этом доля особей, участвующих в размножении в этих выборках, была сходная ( $p = 0.32-1.00$ ). Аналогичные тенденции отмечены в июне 2003 г. и августе 2005 г. Однако в турах отловов, проведенных в 2004 г., мы обнаружили обратную закономерность – доля перезимовавших зверьков была выше на контрольном участке. Можно предполагать, что на функционально-возрастную структуру популяции с импактного участка в 2004 г. оказал влияние пожар, охвативший всю территорию головной части следа в мае.

В июле 2005 г. более высокая доля сеголеток, созревших в год своего рождения, отмечена на контрольной территории ( $p < 0.01$ ). Это может быть связано с численностью популяций. Так, при относительно более высокой численности на участке «Бердениш» (23 ос/100 л-с) в размножение вступило меньше сеголеток, чем на участке «Метлино», численность популяции на котором составляла 12 ос/100 л-с.



1 – перезимовавшие зверьки; 2 – размножающиеся сеголетки; 3 – сеголетки, не участвующие в размножении; 4 – ювенильные зверьки. Цифры над столбиками соответствуют размеру выборок.

Рисунок 3 – Функциональная структурированность популяций *A. uralensis*, обитающих на участках «Бердениш» (слева в паре) и «Метлино» (справа)

#### ГЛАВА 4. АЛЛОЗИМНАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ *Apodemus uralensis*, ОБИТАЮЩИХ В ГОЛОВНОЙ ЧАСТИ ВУРСА

Анализ литературных источников (Динамика..., 2004) показал, что аллозимная структура популяции может определяться многими экологическими факторами. Выявление вклада радиационного фактора в ряду других возможно лишь при наличии значительного числа вовлеченных в исследование выборок. Несмотря на широкомасштабное изучение аллозимной структуры популяций *A. uralensis*,

обитающих на территории Евразии, территория Урала оказалась практически исключенной из данного анализа.

**4.1 Аллозимное разнообразие популяций *A. uralensis*, обитающих на территории ВУРСа, в сравнении с другими популяциями Урала и Евразии.** В популяциях Урала из 18 проанализированных нами аллозимных локусов 15 оказались мономорфными, изменчивость проявили локусы 6-Pgdh,  $\alpha$ -Gpdh, Est.

*Ферментная система 6-фосфоглюконатдегидрогеназа (6-PGDH)* кодируется единственным локусом, представленным двумя аллелями (табл. 4). Частота аллеля № 2 колеблется от 0.169 до 0.714 (с учетом 95%-ного доверительного интервала  $CI_{95\%}=0.112-0.833$ ) (Модоров, Антонова, 2006). *Ферментная система  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназа ( $\alpha$ -GPDH)* также представлена единственным локусом. В одних выборках Урала (Ботсад, Оленьи ручьи, р. Уй) он кодируется двумя аллелями, в других (Бердениш, Метлино, Урускуль, Припышминские боры, Двуреченск) – лишь одним аллелем № 1. Частота аллеля № 1 в популяциях Ботсад, Оленьи ручьи, р. Уй сходная (0.719–0.802,  $CI_{95\%}=0.629-0.871$ ). *Ферментная система эстераза (EST)* кодируется большим числом локусов, из которых мы включили в анализ лишь самый «медленный». В большинстве популяций он кодируется двумя аллелями, и лишь в выборке из природного парка «Оленьи ручьи» отмечен третий аллель. Доля аллеля № 1 варьирует от 0.101 до 0.750 ( $CI_{95\%}=0.067-0.856$ ) (табл. 4).

При сравнении собственных данных с литературными, использованы значения, рассчитанные для 15 из 18 проанализированных локусов (без Est и Dia-1,2). Такое ограничение позволило провести унификацию наших результатов с данными других авторов.

*Доля полиморфных локусов* в популяциях Урала составляет 6.7–13.3% (Видовое..., 2007). В выборках из головной части ВУРСа (Бердениш и Урускуль) этот показатель равняется 6.7%, что соответствует значениям, полученным для сопредельного участка «Метлино» (табл. 5). Сходное количество полиморфных локусов (6.7–13.3%) отмечено в популяциях с территорий Турции, европейской части РФ и Украины. В популяциях Восточной Европы (т.е. в центре происхождения вида) изменчивость проявляют три локуса ( $P_{95}=20\%$ , табл. 5). *Среднее число аллелей на локус* в уральских популяциях составляет 1.07–1.13 и значимо не различается между

**Таблица 4 – Частоты аллелей трех локусов в выборках *A. uralensis*, отловленных на территории Среднего и Южного Урала в 2005–2007 гг.**

Локус	№ аллеля	Бердениш	Метлино	Урускуль	Ботсад	Прип. боры	Оленьи ручьи	река Уй	Двуреченск	В среднем по Уралу
6-Pgdh	2	0.507	0.547	0.453	0.476	0.714	0.623	0.385	0.169	0.484
	3	0.493	0.453	0.547	0.524	0.286	0.377	0.615	0.831	0.516
$\alpha$ -Gpdh	1	1	1	1	0.802	1	0.773	0.719	1	0.912
	2	0	0	0	0.198	0	0.227	0.281	0	0.088
Est	1	0.346	0.709	0.750	0.556	0.304	0.101	0.240	0.610	0.452
	2	0.654	0.291	0.250	0.444	0.696	0.893	0.760	0.390	0.547
	3	0	0	0	0	0	0.006	0	0	0.001
<i>N</i> , особей		68	86	32	63	28	154	48	59	538

**Таблица 5 – Показатели генетической изменчивости аллозимных локусов в выборках *A. uralensis*, рассчитанные по 15 и 18 локусам**

Участок	Год отлова	N	Для 15 локусов			Для 18 локусов		
			$P_{95\%}$	$N_a$	$N_e$	$P_{95\%}$	$N_a$	$N_e$
<b>Собственные данные</b>								
Бердениш	2005–2007	68	6.7	1.07	1.07	11.1	1.11	1.10
Урускуль	2005–2007	32	6.7	1.07	1.07	11.1	1.11	1.09
Метлино	2005–2007	86	6.7	1.07	1.07	11.1	1.11	1.09
Ботсад	2005–2007	63	13.3	1.13	1.10	16.7	1.17	1.14
Припышминские боры	2005	28	6.7	1.07	1.05	11.1	1.11	1.08
Оленьи ручьи, лагерь	2005–2007	100	13.3	1.13	1.10	16.7	1.17	1.09
река Уй	2006	48	13.3	1.13	1.11	16.7	1.17	1.12
Двуреченск	2006–2007	59	6.7	1.07	1.03	11.1	1.11	1.07
В целом по Уралу	2005–2007	538	13.3	1.13	1.08	16.7	1.22	1.12
<b>Литературные данные</b>								
Чехия, Югославия, Турция *		107	20.0	1.53	1.13	–	–	–
Турция **		43	13.3	1.33	1.10	–	–	–
Европейская часть РФ ***		–	13.3	–	–	–	–	–
Украина <sup>+</sup>		–	6.7	1.13	1.04	–	–	–
Алтай <sup>++</sup>		39	0	1.00	1.00	–	–	–
Уральская и Саратовская области <sup>+++</sup>		10	13.3	1.13	1.06	–	–	–

Примечания – N – размер выборки;  $P_{95\%}$  – доля полиморфных локусов при 95%-ном критерии значимости;  $N_a$  – среднее число аллелей на локус;  $N_e$  – эффективное число аллелей на локус. Источники литературы: \* – Filippucci et al., 2002; \*\* – Allozyme variation..., 2001; \*\*\* – Богданов; 2004, Межжерин, 1990; Межжерин, Михайленко, 1991; <sup>+</sup> – Межжерин, 1987, 1990; Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин, Михайленко, 1991; Межжерин и др., 1992 <sup>++</sup> – Межжерин, Зыков, 1991; Межжерин, Михайленко, 1991; <sup>+++</sup> – Межжерин, 1990.

ними. Для выборок из других частей ареала показатель варьирует в диапазоне 1.00–1.53 (табл. 5). Эффективное число аллелей на локус в популяциях Урала составляет 1.03–1.10 (в выборках из зоны ВУРСа – 1.07) и значимо не различается между ними (Modorov, Pozolotina, 2008). Значения показателя, рассчитанные по литературным данным, изменяются от 1.00 до 1.13 (табл. 5).

Таким образом, наибольшее аллозимное разнообразие зафиксировано в популяциях *A. uralensis*, обитающих на территории Восточной Европы, наименьшее – в выборках с Алтая. Уровни разнообразия уральских популяций имеют средние значения, сопоставимые с таковыми, отмеченными в выборках с территории европейской части бывшего СССР. Уровни аллозимного разнообразия выборок с территории ВУРСа находятся в пределах изменчивости региональных показателей.

**4.2 Связь экологических характеристик популяций с их аллозимной структурой.** В данном разделе проведен анализ экологических факторов, способных оказать влияние на аллозимную структуру популяций *A. uralensis* Урала. При принятии решения о необходимости учета фактора при проведении радиоэкологического мониторинга уровень генетической подразделенности между внутривидовыми группировками, выделенными по этому фактору, сравнивали с дифференциацией географически изолированных популяций ( $F_{ST}=0.199$ ; см. пункт 4.2.5).

4.2.1 Аллозимная изменчивость и половая структура популяций. Значения индекса  $F_{ST}$ , рассчитанного для выборок самцов и самок, отловленных на одном участке в один год, значимо не отличались от нуля ни в одном из одиннадцати проведенных сравнений ( $F_{ST}=0.001-0.033$ ;  $p=0.10-0.89$ ) (Модоров, 2007).

4.2.2 Аллозимная изменчивость и функционально-возрастная структура популяции. Показано, что генетическая дифференциация между тремя функционально-возрастными группировками (перезимовавшими зверьками, размножающимися и не размножающимися сеголетками), отловленными на одном участке в один год не превышает 0.015 и достоверно не отличается от нуля ни в одной из шести проанализированных популяций ( $p=0.21-0.97$ ) (Модоров, 2007).

4.2.3 Межгодовая изменчивость показателей аллозимной структуры. При анализе проводили сравнение выборок, отловленных на одном участке в разные годы. Зверьки различного пола и функционального статуса были объединены. Показано, что частоты аллелей полиморфных локусов могут значимо изменяться в одной популяции в ряду лет, четкой связи этих изменений с динамикой численности популяций при этом не обнаружено. Так, существенное (в 16 раз) изменение численности популяции «Оленьи ручьи, лагерь» в 2006 и 2007 гг. не сопровождалось значимым изменением частот аллелей (табл. 6). С другой стороны, в 2005–2006 гг. частота аллеля № 1 локуса 6-Pgdh у зверьков с участка «Бердениш» значимо увеличилась с 0.40 до 0.62 ( $p=0.02$ ), тогда как обилие зверьков в эти годы оставалась сходным, составляя 26 и 28 ос/100 л-с (рис. 3). Генетическая дифференциация между выборками разных лет в популяциях «Урускуль», «Метлино», «Оленьи ручьи, лагерь» значимо не отличима от нуля, в популяциях «Бердениш», «Ботсад» и «Двуреченск» она составляла  $F_{ST}=0.020-0.79$  (табл. 6). Таким образом, более чем в 40% сравнений генетическая дифференциация выборок, отловленных в одной популяции в различные годы, значимо отличается от нуля. Этот феномен отмечен как на импактном, так и на контрольных участках.

**Таблица 6 – Показатели изменчивости аллозимных локусов в выборках разных лет, отловленных в одной популяции *A. uralensis***

Выборка	Годы	N	Частоты аллелей трех локусов						Сравниваемые годы	$F_{ST}$	p
			6-Pgdh		$\alpha$ -Gpdh		Est				
			1	2	1	2	1	2			
Бердениш	2005	34	<b>0.397</b>	<b>0.603</b>	1	0	0.382	0.618	2005–2006	<b>0.040</b>	<b>0.04</b>
	2006	29	<b>0.621</b>	<b>0.379</b>	1	0	0.310	0.690			
Урускуль	2005	14	0.464	0.536	1	0	0.679	0.321	2005–2006	<0.01	0.58
	2006	15	0.467	0.533	1	0	0.833	0.167			
Метлино	2005	11	0.409	0.591	1	0	0.591	0.409	2005–2006	0.004	0.32
	2006	24	0.500	0.500	1	0	0.729	0.271	2005–2007	0.031	0.13
	2007	51	0.598	0.402	1	0	0.725	0.275	2006–2007	<0.01	0.40
Ботсад	2005	16	0.563	0.438	<b>0.656</b>	<b>0.344</b>	<b>0.750</b>	<b>0.250</b>	2005–2006	<b>0.050</b>	<b>0.04</b>
	2006	19	0.368	0.632	<b>0.737</b>	<b>0.263</b>	<b>0.474</b>	<b>0.526</b>	2005–2007	<b>0.079</b>	<b>0.01</b>
	2007	28	0.500	0.500	<b>0.929</b>	<b>0.071</b>	<b>0.500</b>	<b>0.500</b>	2006–2007	0.020	0.12
Оленьи ручьи, лагерь	2005	13	0.692	0.308	0.731	0.269	0.038	0.962	2005–2006	<0.01	0.41
	2006	49	0.582	0.418	0.694	0.306	0.051	0.949	2005–2007	<0.001	0.39
	2007	38	0.618	0.382	0.803	0.197	0.079	0.921	2006–2007	<0.01	0.25
Двуреченск	2006	37	0.189	0.811	1	0	<b>0.797</b>	<b>0.203</b>	2006–2007	<b>0.27</b>	<b>0.01</b>
	2007	22	0.136	0.864	1	0	<b>0.295</b>	<b>0.705</b>			

Примечание – Полу жирным выделены значимые различия ( $p<0.05$ ) по частотам аллелей и уровни  $F_{ST}$ , значимо отличные от нуля.

Поэтому фактор «год отлова» необходимо учитывать при проведении эколого-генетического мониторинга.

**4.2.4 Изменчивость аллозимной структуры в связи с особенностями пространственной структуры популяций.** Анализировали выборки (субпопуляции), отловленные на расстоянии

2–10 км друг от друга либо разделенные рекой.

*Субпопуляции природного парка «Оленьи ручьи».* Сравнивали выборки, отловленные в 2006 г. на разных берегах р. Серги («Лагерь» и «Дыроватый камень»). Частоты аллелей всех трех полиморфных локусов в этих выборках значительно различались, генетическая дифференциация между ними составляла  $F_{ST}=0.057$ ,  $p=0.004$  (табл. 7). В 2007 г. анализировали три субпопуляции. Показано, что генетическая дифференциация между выборками, отловленными на одном берегу р. Серги на расстоянии 2 км друг от друга («Лагерь» и «Большой провал»), значительно не отличается от нуля ( $p=0.38$ ). Субпопуляция «Бажуково» удалена от них на расстояние 3–5 км и отделена рекой, лесом и одноколейной железной дорогой. Генетическая дифференциация между выборками «Лагерь» – «Бажуково» и «Бажуково» – «Большой провал» составляет  $F_{ST}=0.053–0.066$ ,  $p<0.04$ .

*Выборки с участка «Двуреченск».* Отловы вели на границе соснового леса и заброшенного агроценоза. Расстояние между двумя линиями ловушек («А» и «Б») было равно 350 м. Генетическая дифференциация выборок составила  $F_{ST}=0.498$ ,  $p=0.001$ . Высокие значения параметра могут быть связаны с подразделенностью популяции, вызванной фрагментацией биотопов, пригодных для поселения *A. uralensis* (Hanski, Gaggiotti, 2004).

*Анализ субпопуляций головной части ВУРСа.* Сравнивали выборки, отловленные на участках, удаленных друг от друга на расстояние 4.8–9.4 км (рис. 1). Между выборками «Урускль» и «Метлино» в 2005 и 2006 гг., а также «Бердениш» и «Метлино» в 2005 г. значимые различия по частотам аллелей не обнаружены (табл. 7),

**Таблица 7 – Показатели изменчивости аллозимных локусов в различных субпопуляциях одной популяции *A. uralensis***

Популяция	Год	Субпопуляция	N	Частоты аллелей трех локусов						
				6-Pgdh		α-Gpdh		Est		
				1	2	1	2	1	2	3
Оленьи ручьи	2006	Лагерь	49	<b>0.582</b>	<b>0.418</b>	<b>0.694</b>	<b>0.306</b>	<b>0.051</b>	<b>0.949</b>	<b>0</b>
		Дыр. камень	24	<b>0.771</b>	<b>0.229</b>	<b>0.854</b>	<b>0.146</b>	<b>0.146</b>	<b>0.833</b>	<b>0.021</b>
	2007	Лагерь	38	0.618	0.382	0.803	0.197	0.079	0.921	0
		Бажуково	15	0.433	0.567	0.733	0.267	0.267	0.700	0.033
Выборки из головной части ВУРСа	2005	Бердениш	34	0.397	0.603	1	0	<b>0.382</b>	<b>0.618</b>	0
		Урускль	14	0.464	0.536	1	0	<b>0.679</b>	<b>0.321</b>	0
		Метлино	11	0.409	0.591	1	0	0.591	0.409	0
	2006	Бердениш	29	0.621	0.379	1	0	<b>0.310</b>	<b>0.690</b>	0
		Урускль	15	0.467	0.533	1	0	<b>0.833</b>	<b>0.167</b>	0
		Метлино	24	0.500	0.500	1	0	<b>0.729</b>	<b>0.271</b>	0
Двуреченск	2006	Линия «А»	17	<b>0.029</b>	<b>0.971</b>	1	0	<b>1.000</b>	<b>0</b>	0
		Линия «Б»	20	<b>0.325</b>	<b>0.675</b>	1	0	<b>0.625</b>	<b>0.375</b>	0

Примечание – Полу жирным выделены значимые различия ( $p<0.05$ ) по частотам аллелей между выборками, отловленными в различных субпопуляциях одной популяции.

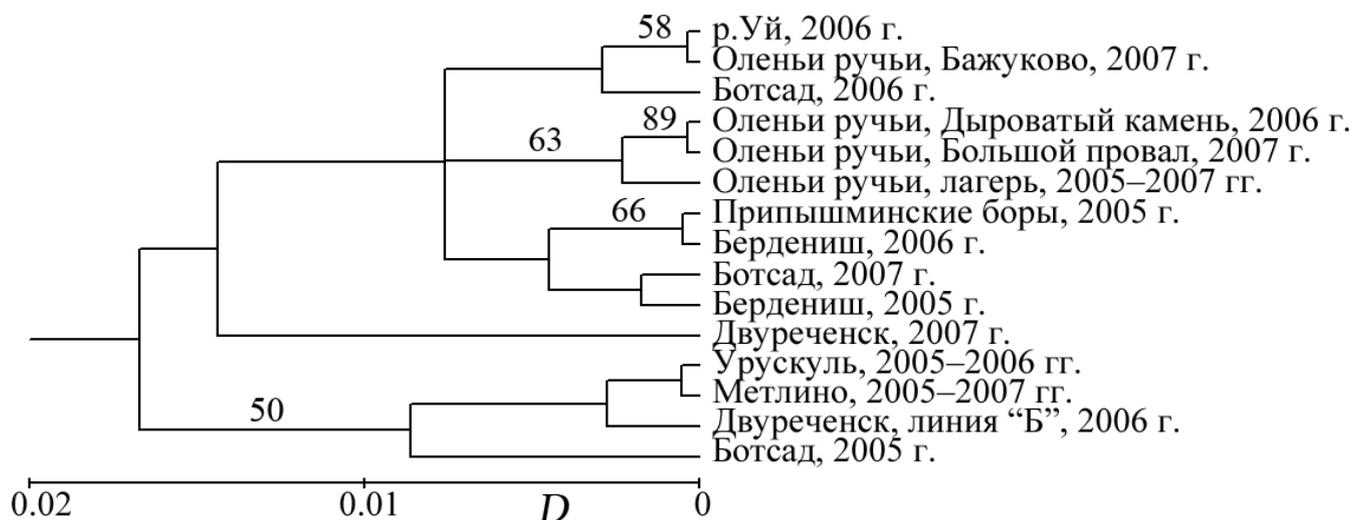
параметр  $F_{ST}$  значимо не отличается от нуля ( $p=0.22-0.36$ ). Генетическая дифференциация выборок, отловленных в головной части ВУРСа («Бердениш» и «Урускуль»), в 2005 г. составила  $F_{ST}=0.061$  ( $p=0.03$ ), в 2006 г.  $F_{ST}=0.239$  ( $p=0.001$ ). Дифференциация субпопуляций «Бердениш» и «Метлино» в 2006 г. достигла  $F_{ST}=0.161$  ( $p<0.01$ ). Высокие значения параметра  $F_{ST}$  обусловлены различием частот аллелей локуса *Est*, тогда как частоты аллелей локуса *6-Pgdh* в выборках были сходными.

Анализируя причины высокой дифференциации между участками, можно отметить, что на участке «Урускуль» нами не обнаружены станции, в которых малые лесные мыши могли бы образовывать долговременные поселения с высокой численностью. Возможно, население мышей на данной территории существует за счет мигрантов (например, из популяции «Метлино»).

Таким образом, в процессе анализа собранных нами данных мы обнаружили все возможные варианты генетической подразделенности выборок, отловленных на расстоянии от нескольких сотен метров, до нескольких километров. Генетическая дифференциация может значимо не отличаться от нуля, составлять определенную часть от средних межпопуляционных значений либо превышать их. В качестве факторов, которые могут быть ответственны за высокий уровень генетической дифференциации, можно указать изоляционные барьеры (например, небольшую реку) и фрагментированность участков обитания. Кроме того, возможно влияние и других факторов, которые не могут быть определены в настоящее время. Важно отметить, что эти закономерности обнаружены как на фоновых, так и на радиоактивно загрязненных участках.

4.2.5 Аллозимная изменчивость в географически удаленных популяциях Урала. Для сравнения использовали выборки, отловленные в один год. Показано, что значения параметра  $F_{ST}$ , рассчитанные при попарном сравнении, варьируют в интервале от 0.024 до 0.479. В среднем в 2005, 2006 и 2007 гг.  $F_{ST}$  составляло  $0.196\pm 0.38$ ,  $0.196\pm 0.45$ ,  $0.204\pm 0.44$ , соответственно (приведены усредненные значения для попарных сравнений за каждый год  $\pm$  ошибка среднего). В качестве значения межпопуляционной генетической дифференциации мы использовали усредненное значение показателя за эти годы, составляющее 0.199.

При кластеризации выборок (рис. 4) в группы объединяли зверьков, отловленных на одном участке в различные годы, если между ними не было отмечено различий по частотам аллелей. Из анализа исключили животных, добытых в 2006 г. на линии «А» участка «Двуреченск». Результаты кластеризации показали, что выборки, отловленные на территории головной части ВУРСа, попали в различные клады, что не позволяет говорить об уникальности аллозимной структуры популяций, обитающих в зоне радиоактивного загрязнения. Кроме того, мы не можем дать «экологической» интерпретации выделенных клад, так как выборки, отловленные на участках с различным уровнем антропогенного стресса, оказались перемешанными между собой. Географические координаты места сбора выборки также не могут рассматриваться в качестве фактора, определяющего ее аллозимную структуру, поскольку сборы с одного участка в разные годы могут попадать в различные клады.



Использована генетическая дистанция  $D$  (Nei, 1972). Производили 100 перемещений, указаны значения бутстрепа более 49.

Рисунок 4 – UPGMA дендрограмма (TFPGA v. 1.3), построенная для 15 выборок *A. uralensis*, отловленных на территории Среднего и Южного Урала

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам нашей работы, признаков влияния современных уровней радиоактивного загрязнения головной части ВУРСа на показатели биоразнообразия и численность грызунов не обнаружено, что совпадает с выводами других авторов (Экологические последствия..., 1993; Тарасов, 2000).

Отсутствие особенностей аллозимной структуры популяций *A. uralensis*, обитающих в зоне ВУРСа, в сравнении с другими популяциями Урала стало для нас достаточно неожиданным. Литературные данные указывали на то, что за длительный период в генетической структуре популяций грызунов произошли изменения. Об увеличении генетического груза в популяции мышевидных грызунов в зоне ВУРСа свидетельствовали результаты анализа иммунологических и гематологических особенностей *A. uralensis* (Пашнина, 2003), а также данные цитогенетических исследований *Microtus arvalis* (Большаков и др., 2003). Признаком существования генетического груза могут являться редкие аллели аллозимных локусов, наличие которых отмечено во многих популяциях малых лесных мышей Евразии (Allozyme variation..., 2001; Filippucci et al., 2002; Богданов, 2004). Однако нами редкие аллели не обнаружены как в популяциях ВУРСа, так и в большинстве выборок, отловленных за его пределами. Кроме того, литературные данные свидетельствовали о том, что в популяции ВУРСа произошел отбор особей, наиболее приспособленных к условиям хронического облучения (Ильенко, Крапивко, 1989, 1993). Проявление отбора могло бы выразиться в определенных сдвигах частот аллелей либо генотипов у облучаемых животных. Однако анализ свидетельствует о том, что частоты аллелей определяются, скорее, действием дрейфа генов, чем другими факторами.

Можно было бы предположить, что изменения аллозимной структуры у малой лесной мыши из зоны ВУРСа все-таки присутствуют, и только недостаточное количество проанализированных локусов не позволило их обнаружить. Однако использование другими исследователями (Mitochondrial control..., 2007) более чувствительных маркеров (секвенирование D-петли мтДНК) при проведении

генетического мониторинга природных популяций рыжих полевок, обитающих в окрестностях ЧАЭС, привело к заключению о том, что генетическая структура этих популяций определяется историческими и экологическими причинами, а не фактором радиоактивного загрязнения. При этом уровень хромосомных нарушений у этих зверьков без сомнения был повышен (Гончарова, Рябоконт, 1998; Башлыкова, Ермакова, 2006).

Наличие принципиальных расхождений между данными, полученными при использовании различных маркеров: наследуемых (мтДНК, аллозимы) и ненаследуемых (нестабильные хромосомные нарушения), требует проведения дальнейших исследований. На данном этапе мы можем только предполагать, что хромосомные нарушения фиксируют первичные реакции генома отдельных облученных клеток, но многоуровневые процессы восстановления генома надежно защищают системы, обеспечивающие стабильное существование организмов и их популяций.

## ВЫВОДЫ

1. Видовой состав и параметры биоразнообразия населения мышевидных грызунов, обитающих в головной части ВУРСа, соответствуют значениям, установленным для близлежащих территорий.

2. Численность *A. uralensis* в головной части ВУРСа и на прилежащих контрольных участках в течение 2002–2006 гг. была сопоставима и изменялась синхронно. В 2007 г. эта закономерность была нарушена: обилие малых лесных мышей на импактных участках резко сократилось, в контроле оно соответствовало уровню 2006 г.

3. Применение функционально-онтогенетического подхода показало, что доля перезимовавших особей на импактном участке «Бердениш» в большинстве летних туров отловов была выше, чем в контроле («Метлино»). В 2004 г. отмечена обратная закономерность, что может быть связано с влиянием пожара, охватившего головную часть ВУРСа.

4. Из 11 ферментных систем малой лесной мыши в популяциях Урала изменчивыми оказались три: 6-фосфоглюконатдегидрогеназа,  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназа, эстераза. Частоты аллелей полиморфных аллозимных локусов варьируют в широком диапазоне.

5. Параметры аллозимного разнообразия (процент полиморфных локусов и эффективное число аллелей на локус) в популяциях *A. uralensis* Урала соизмеримы со значениями, отмеченными для европейской части бывшего СССР, и ниже уровней, установленных для центра происхождения вида (Восточная Европа). Принципиальных отличий в аллозимной структуре популяций, обитающих в головной части ВУРСа, не установлено.

6. Генетическая дифференциация географически удаленных популяций малой лесной мыши на Урале по нашим данным составляет  $F_{ST}=0.199$ .

7. Популяционные параметры «пол» и «возраст» не вносят существенного вклада в генетическую дифференциацию выборок, отловленных на одном участке в один год.

8. Как на фоновых, так и на радиоактивно загрязненных территориях между выборками, отловленными на одном участке в разные годы, могут наблюдаться существенные различия по частотам аллелей изменчивых аллозимных локусов, которые не связаны с процессами изменения численности популяции.

9. Вне зависимости от уровня радиоактивного загрязнения территории пространственно изолированные группировки *A. uralensis* могут различаться по частотам аллелей аллозимных локусов. К высокой дифференциации выборок может приводить фрагментированность пригодных для поселения вида биотопов, а также изоляционные барьеры в виде рек, дорог и леса.

## **ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:**

### **Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК РФ**

1. Видовое и генетическое разнообразие населения мышевидных грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа / **М.В. Модоров**, Е.Б. Григоркина, В.Н. Позолотина, Е.В. Антонова, О.В. Тарасов // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. 2007. № 75. Спец. вып.: Проблемы экологии Южного Урала. С. 218–221.

2. Григоркина Е.Б. Анализ населения грызунов в районах техногенного неблагополучия: (на примере *Apodemus (S.) uralensis* из зоны ВУРСa) / Е.Б. Григоркина, Г.В. Оленев, **М.В. Модоров** // Экология. 2008. № 4. С. 299–306.

### **Статьи и тезисы, опубликованные в других изданиях**

3. **Модоров М.В.** Сравнительный анализ видового состава грызунов с Восточно-Уральского радиоактивного следа и сопредельных территорий / М.В. Модоров // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2004. С. 144–146.

4. **Модоров М.В.** Изменчивость аллозимной структуры популяций малой лесной мыши (*Apodemus (S.) uralensis* Pallas) на территории Среднего Урала / М.В. Модоров, Е.В. Антонова // Экология в меняющемся мире: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2006. С. 162–166.

5. Мелкие млекопитающие в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа: 50 лет спустя / Е.Б. Григоркина, Г.В. Оленев, **М.В. Модоров**, О.В. Тарасов // Вопросы радиационной безопасности. 2007. Спец. вып.: Восточно-Уральскому радиоактивному следу – 50 лет. С. 68–78.

6. **Модоров М.В.** Анализ аллозимной изменчивости в популяциях малой лесной мыши Среднего и Южного Урала / М.В. Модоров // Экология: от Арктики до Антарктики: материалы конф. молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига, 2007. С. 176–185.

7. **Modorov M.V.** The allozyme structure of *Apodemus uralensis* population from the East Ural Radioactive Trace / M.V. Modorov, V.N. Pozolotina // The International Conference on Radioecology and Environmental Radioactivity: Proc. Posters. Bergen, Norway. Osteras, 2008. Pt. 1. P. 282–285.

8. Стратегия адаптации мелких млекопитающих в зоне радиоактивного загрязнения (Вост.-Урал. радиоактивный след) / Е.Б. Григоркина, Г.В. Оленев, О.В. Тарасов, **М.В. Модоров**, И.А. Пашнина // XXXVI радиоэкологические чтения, посвященные действительно члену ВАСХНИЛ В. М. Ключковскому (Обнинск). М.: Россельхозакадемия, 2008. С. 87–109.