На правах рукописи

ЯЛКОВСКАЯ
Лидия Эдуардовна

ГЕНОМНАЯ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ НЕСТАБИЛЬНОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ ГРЫЗУНОВ

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Екатеринбург – 2007

Работа выполнена в Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук

Научный руководитель — доктор биологических наук, профессор Гилева Эмилия Абрамовна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор Жигальский Олег Антонович

кандидат биологических наук, доцент Прушинская Надежда Михайловна

Ведущая организация — Уральский Государственный университет им. А.М. Горького

Защита состоится «20» марта 2007 г. в 15^{00} 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: (343)260-82-56. Адрес сайта Института: http://www.ipae.uran.ru

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

Автореферат разослан «16» февраля 2007 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук — М.Г. Нифонтова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Одна из центральных проблем эволюционной экологии – изучение устойчивости экосистем и популяций в меняющихся условиях среды. Важным подходом к исследованию этой проблемы является анализ интенсивности мутагенеза и стабильности онтогенетических процессов при воздействии стрессирующих факторов различной природы и силы. В этой связи на первый план выходят работы, имеющие отношение к эколого–генетическому мониторингу. В качестве тест–объектов для его проведения ряд исследователей предлагает использовать мелких грызунов из природных популяций (Бочков, 1989; Гилева, 1997; Зайнуллин, 1998; Здоровье среды ..., 2000; Шевченко, 1985; Chromosomal aberrations ..., 1987). Характеристикой интенсивности мутационного процесса могут выступать хромосомные нарушения в клетках костного мозга, частота которых коррелирует с частотой возникновения точковых мутаций в герминативной ткани (Бужиевская, 1986). Успех протекания онтогенеза может быть оценен с помощью изучения флуктуирующей асимметрии (ФА) – незначительных ненаправленных отклонений билатеральных структур от строгой симметрии (Захаров, 1987; Leamy, 1984; Palmer, 1986).

Несмотря на многочисленные работы, посвященные изучению геномной и онтогенетической нестабильности, остаются малоизученными вопросы о существовании межвидовых различий в реакции генома и процессов онтогенеза на различные стрессирующие воздействия, а также о влиянии экологической специализации животных, используемых в качестве тест–объектов при эколого-генетическом мониторинге. Применение цитогенетического анализа и изучение флуктуирующей асимметрии в качестве двух независимых показателей средового стресса позволяет дать более полную картину процессов, протекающих в популяциях грызунов.

Цель работы: изучить уровни геномной и онтогенетической нестабильности в популяциях грызунов, обитающих на территориях с разной степенью антропогенной нагрузки, в связи с их систематической принадлежностью и экологической специализацией.

Задачи исследования:

1. Оценить возможное влияние пола, возраста и хронографической изменчивости на частоту хромосомных нарушений в клетках костного мозга у грызунов из природных популяций.

2. Изучить распространение внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма у обыкновенной полевки на Урале.

3. Сравнить уровни геномной и онтогенетической нестабильности у хромосомных видов–двойников группы *Microtus arvalis* при их совместном обитании.

4. Сопоставить реакцию генома грызунов с различной экологической специализацией (*Ellobius talpinus*, *Microtus arvalis*) на обитание в условиях хронического радиационного воздействия.

5. Исследовать флуктуирующую асимметрию краниометрических признаков у *E. talpinus*, *M. arvalis*, *M. rossiarmeridionalis*, *Mus muscslus* в связи с техногенным стрессом.

6. На примере обыкновенной слепушонки оценить связь полиморфизма по окраске меха с хромосомной и онтогенетической нестабильностью.

7. Оценить рассматриваемые виды как возможные тест-объекты для проведения эколого-генетического мониторинга.

Научная новизна. Впервые у обыкновенной полевки на Урале и прилегающих территориях показано широкое распространение стабильного внутрипопуляционного полиморфизма по перицентрической инверсии. Впервые обнаружены межвидовые различия по уровню цитогенетической нестабильности у хромосомных видов-двойников группы *M. arvalis* в условиях совместного обитания. Впервые описана гибридизация обыкновенной и восточноевропейской полевок в природе. Впервые продемонстрирована устойчивость генома обыкновенной слепушонки к кластогенному действию ионизирующей радиации. На примере четырех видов грызунов впервые показано, что показатели ФА черепа (комплекс сросшихся костей лицевого и мозгового отделов, включая верхнюю челюсть) и нижней челюсти обнаруживают разную степень видоспецифичности. Впервые у разных цветовых морф обыкновенной слепушонки продемонстрированы различия по асимметричности формы нижней челюсти.

Теоретическое и практическое значение. Полученные данные могут быть использованы для оценки устойчивости отдельных компонентов экосистем к стрессирующим воздействиям различной природы, а также позволяют охарактеризовать особенности мутационного процесса в природных популяциях грызунов, различающихся по экологическим и популяционно-демографическим характеристикам. Результаты работы представляют интерес с точки зрения эволюционной экологии, в частности, в связи с проблемой хромосомных видов-двойников. На основе обнаруженных у грызунов межвидовых различий в реакции генома и процессов онтогенеза на стрессирующее воздействие предложены методические рекомендации, которые необходимо учитывать при проведении эколого-генетического мониторинга и прогнозировании отдаленных генетических последствий радиационных аварий.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. У изученных видов грызунов, в том числе хромосомных видов-двойников группы *M. arvalis*, при разной степени стрессированности популяций наблюдается видовая специфика уровней геномного и онтогенетического гомеостаза.

2. Экологически контрастные *E. talpinus* и *M. arvalis* обнаруживают различную реакцию генома на продолжительный радиационный стресс.

3. Обыкновенная и восточноевропейская полевки в природных условиях способны к гибридизации.

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на конференциях молодых ученых ИЭРиЖ УрО РАН (Екатеринбург, 1998–2006); на VI и VII съездах Териологического общества при Российской Академии наук (Москва, 1999, 2003); на VI и IX молодежных научных конференциях Института биологии Коми НЦ УрО РАН «Актуальные проблемы биологии и экологии» (Сыктывкар, 1999, 2002); на конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Радиация и биосфера» (Обнинск, 2000); на IV съезде по радиационным исследованиям «Радиобиология, радиоэкология, радиационная безопасность» (Москва, 2001); на 6–й Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2002); на III съезде ВОГИС «Генетика в XXI веке: современное состояние и перспективы развития» (Москва, 2004); на всероссийской конференции, посвященной 60-летию Института систематики и экологии животных СО РАН (Новосибирск, 2004); на III международной конференции «Генетические последствия чрезвычайных радиационных ситуаций» (Дубна, 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 27 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов и приложения. Работа изложена на 160 страницах, содержит 22 таблицы и 4 рисунка. Библиографический список включает 250 источников, из них 90 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение. В разделе освещены актуальность проблемы, теоретическая и практическая значимость, цель и задачи исследования.

Глава 1. Показатели геномной и онтогенетической нестабильности (литературный обзор)

В разделах 1.1 – 1.3 приведены литературные данные относительно фоновых частот хромосомных нарушений в клетках костного мозга грызунов. Дана краткая характеристика явления ФА как показателя онтогенетического гомеостаза. Рассмотрены данные относительно влияния природных и антропогенных факторов на геномную и онтогенетическую нестабильность.

Глава 2. Материал и методы

Для решения поставленных задач было изучено 915 грызунов четырех видов, принадлежащих к двум семействам: *E. talpinus*, *M. arvalis* (кариоформа obscurus), *M. rossiaemeridionalis* (сем. Cricetidae) и *M. musculus* (сем. Muridae), из популяций Западной Сибири, Урала, Среднего Поволжья, а также *M. arvalis* из лабораторной колонии.

2.1. Характеристика мест отлова грызунов. Определение степени антропогенной нагрузки на изучаемые популяции – анализ содержания тяжелых металлов, радионуклидов и ДДТ в тканях животных. Отловы животных проводили однократно или в течение двух-трех лет, как на территориях с глобальным уровнем антропогенного загрязнения, так и в крупных городах и в зоне влияния Восточно–Уральского радиоактивного следа (ВУРСа). Концентрации Pb, Cd, Cu и Zn анализировали в печени грызунов методом атомно-адсорбционной спектрометрии в лаборатории популяционной экотоксикологии ИЭРиЖ УрО РАН. Содержание K–40, Sr–90, Cs–137, Ra–226 и Th–232 в костной и мышечной ткани грызунов определяли на кафедре радиохимии УГТУ-УПИ. Концентрации пестицида ДДТ и его метаболитов ДДД и ДДЕ в печени животных устанавливали методом газожидкостной хроматографии в областной ветеринарной лаборатории г. Екатеринбурга.

2.2. Цитогенетический анализ и статистическая обработка полученных результатов. Препараты метафазных хромосом костного мозга были приготовлены и окрашены стандартным способом (Орлов, 1983; Макгрегор, 1986). У каждого животного анализировали по 50–100 метафазных клеток. Основными цитогенетическими показателями служили частота клеток с хромосомными аберрациями, суммарная частота анеуплоидных и полиплоидных клеток и частота клеток с пробелами. При статистической обработке данных были использованы факторный, лог-линейный и корреляционный анализ, дисперсионный анализ с угловым преобразованием долей (φ-преобразование), критерий χ^2, непараметрические критерии Краскела-Уоллиса (H) и Манна-Уитни (U).

2.3. Иммуногематологические методы. У хромосомных видов-двойников *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* из г. Йошкар-Ола (республика Марий Эл), у *M. arvalis* из г. Екатеринбурга, заказника «Предуралье» (Пермская обл.) и лабораторной колонии определяли индексы селезенки и тимуса, состояние генеративной системы и иммуногематологические характеристики. Количество кариоцитов селезенки, тимуса и красного костного мозга, число эритроцитов и лейкоцитов крови подсчитывали в камере Горяева по общепринятой методике (Лабораторные методы…, 1987). Лейкоцитарная формула была определена к.б.н. И.А. Пашниной.

2.4. Анализ уровней флуктуирующей асимметрии краниометрических признаков. Для изучения ФА краниометрических признаков у каждого вида было выбрано по две популяции (табл. 1)., одна из которых обитала вдали от крупных промышленных центров и автомагистралей, где антропогенное влияние минимально (референтная популяция), а вторая испытывала сильное техногенное воздействие (стрессированная популяция).

Таблица 1. Вид, место отлова и число животных, использованных при изучении онтогенетической нестабильности

Вид	Место отлова	n*
E. talpinus	Курганская обл., Куртамышский р–н, д. Ключики (Р)**, 55°01′ с.ш., 63°43′ в.д.	18
	Челябинская обл., головная часть ВУРСа (С)***, 55°45′ с.ш., 60°54′ в.д.	31
M. arvalis	Свердловская обл., Богдановичский р–н, с. Байны (Р), 56°42′ с.ш., 62°08′ в.д.	60
	Республика Марий Эл, г. Йошкар–Ола (С), 56°40′ с.ш., 48°00′ в.д.	35
M. rossiae-meridionalis	Свердловская обл., Богдановичский р–н, с. Байны (Р), 56°42′ с.ш., 62°08′ в.д.	38
	Республика Марий Эл, г. Йошкар–Ола (С), 56°40′ с.ш., 48°00′ в.д.	23
M. musculus	Тюменская обл., пос. Советский (Р), 61°21′ с.ш., 63°34′ в.д.	25
	Свердловская обл., г. Каменск-Уральский (С), 56°24′ с.ш., 61°56′ в.д.	36

* n – число животных; **Р – референтная популяция; ***С – стрессированная популяция

У животных была изучена величина ФА 21–го признака: 13 – черепа и 8 – нижней челюсти (рис. 1). Измерения проводили на оцифрованных изображениях с помощью программы TPS.dig (Rohlf, 2003).

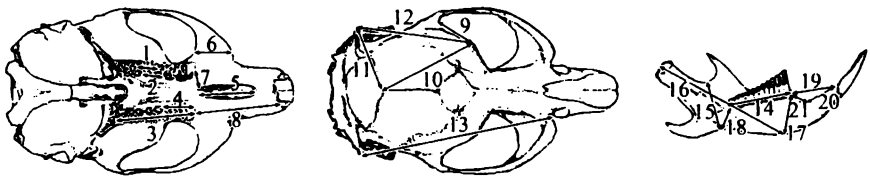

Рис. 1. Схема промеров черепа (1–13 признак) и нижней челюсти (14–21 признак): 1. Коронарная длина M^2. 2. Альвеолярная длина M^2. 3. Альвеолярная длина верхнего зубного ряда. 4. Альвеолярная длина M^1. 5. Длина резцового отверстия. 6. Максимальная ширина проекции скуловых дуг. 7. Расстояние от альвеолы M^1 до края резцовых отверстий. 8. Расстояние от альвеолы M^1 до альвеолы резца. 9. Расстояние от заднего края скуловой дуги до заглазничных бугорков. 10. Расстояние от середины межтеменной кости до заглазничных бугорков. 11. Расстояние от середины межтеменной кости до края шва затылочной кости. 12. Расстояние от края шва затылочной кости до заглазничных бугорков. 13. Расстояние от края шва затылочной кости до переднего края скуловых дуг. 14. Альвеолярная длина нижнего зубного ряда. 15. Высота нижней челюсти. 16. Расстояние от вершины сочленовного отростка до симфизиального бугорка. 17. Расстояние от переднего края альвеолы M_1 до симфизиального бугорка. 18. Высота челюсти в районе альвеолы M_3. 19. Длина диастемы. 20. Расстояние от альвеолы резца до самой глубокой точки диастемы. 21. Расстояние от переднего края альвеолы M_1 до самой глубокой точки диастемы.

При анализе результатов следовали методологии, рекомендованной Палмером и Стробеком (Palmer, 1986, 2003). Для коррекции на размер признака в качестве показателя ФА использовали индекс ФА2 (Palmer, 1994) – разность между размерами признака справа и слева без учета знака, отнесенная к его среднему размеру. ФА2, усредненный по всем признакам для особи, а затем для

выборки в целом, служил интегральным показателем ФА (Здоровье среды ..., 2000; Leung, 2000). Поскольку распределение интегрального ФА2 в некоторых выборках характеризовалось правосторонней асимметрией, выполняли лог-преобразование.

2.5. Анализ асимметрии формы нижней челюсти у обыкновенных слепушонок разных цветовых морф. Анализ асимметрии формы нижней челюсти у 41 особи обыкновенной слепушонки в связи с окрасочным полиморфизмом был проведен с использованием методов геометрической морфометрии. В программе TPS.dig на оцифрованные изображения правой и левой сторон нижней челюсти наносили по 9 меток (Хромосомная ..., 2006), на основании которых для каждого животного конструировалась их эталонная конфигурация, и вычисляли тангенциальные дистанции. При дальнейшем анализе придерживались методологии Палмера и Стробека (Palmer, 2003). В качестве показателя асимметрии использовали разность между значениями тангенциальных дистанций, полученных для правой и левой стороны.

Глава 3. Хромосомная нестабильность у грызунов из природных популяций: меж– и внутрипопуляционные сравнения

3.1. Влияние пола и возраста на частоту цитогенетических нарушений в природных популяциях грызунов. Изучаемые выборки *E. talpinus*, *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* были проверены на наличие возможного влияния на хромосомную нестабильность пола и возраста животных.

В целом в исследованных выборках связь показателей геномной нестабильности с возрастом и полом животных отсутствовала. Исключения обнаружены лишь в четырех случаях: в отношении половых различий по частоте анеуплоидных и полиплоидных клеток у *E. talpinus* из Башкирии – у самок она достоверно больше, чем у самцов (U=173,0; P=0,027), и в случае уменьшения с возрастом частоты числовых нарушений у *M. arvalis* из окрестностей с. Байны Свердловской обл. (R_S=0,34; P=0,002) и клеток с пробелами у животных этого же вида из заказника «Предуралье» Пермской обл. и с. Шигаево Свердловской обл. (R_S=0,32; P=0,003 и R_S=0,44; P=0,020, соответственно).

3.2. Хронографическая изменчивость показателей хромосомной нестабильности. В популяциях изучаемых видов грызунов, в которых проводили повторные отловы (у *E. talpinus* из окрестностей с. Муслюмово (1997, 1998 г.г.) и с. Ключики (1998–2000 г.г.); у *M. arvalis* из заказника Предуралье (1998, 2000, 2001 г.г.), из с. Байны (2000, 2001, 2004 г.г.) и из окрестностей д. Старикова (2003, 2004 г.г.); у *M. rossiaemeridionalis* из с. Байны (2000, 2001, 2004 г.г.)) были сопоставлены результаты цитогенетического анализа, полученные за разные годы исследований. За период проведения работы условия обитания животных не подвергались значительным изменениям. Достоверные межгодовые отличия были обнаружены только в случае частоты хромосомных аберраций у *M.*

rossiaemeridionalis (χ^2=6,13; df=2; P=0,047), что, скорее всего, связано с малым количеством животных (5) в выборке 2001 г.

Таким образом, уровни геномной нестабильности у грызунов из природных популяций в основном устойчивы во времени, что особенно важно для изучения мутагенного потенциала среды с использованием мелких млекопитающих при проведении эколого-генетического мониторинга.

3.3. Хромосомный полиморфизм у обыкновенной полевки на Урале. К настоящему времени на Урале обнаружено 19 местонахождений обыкновенной полевки (Полевки ..., 2005). В восьми из них у животных наблюдался полиморфизм по пятой паре хромосом (табл. 2), которая была представлена двумя морфологическими вариантами – субтелоцентриком и акроцентриком.

Таблица 2. Частоты акроцентрического варианта 5-ой хромосомы и самок с кариотипом 45, ХО у *M. arvalis* на Урале

Место отлова		Год	Число животных		
			всего	StA*	♀-ХО***
Пермская обл., заказник Предуралье ($57^0$20′с.ш., $57^0$09′ в.д.)	правый берег р. Сылва	1998	6	1 (0,08)**	
	правый берег р. Сылва	2000	31	1 (0,02)	
	левый берег р. Сылва		31	1 (0,02)	
	правый берег р. Сылва	2001	36	3 (0,04)	
	левый берег р. Сылва		56	8 (0,07)	
Свердловская обл., с. Шигаево ($57^0$15′ с.ш., $58^0$44′ в.д.)		1999	28	1 (0,02)	1
г. Екатеринбург, Юго-Западный микрорайон ($56^0$48′ с.ш., $60^0$40′ в.д.)		2003	16	1 (0,03)	
Свердловская обл., с. Байны ($56^0$42′ с.ш., $62^0$08′ в.д.)		2000	14	1 (0,04)	
		2001	74	1 (0,01)	3
Свердловская обл., биостанция УрГУ ($56^0$37′ с.ш., $61^0$08′ в.д.)		1995	13	1 (0,04)	
		1997	12	1 (0,04)	
		2002	14	1 (0,04)	
Свердловская обл., д. Стариково ($56^0$10′ с.ш., $61^0$25′ в.д.)		2003	23	2 (0,04)	1
		2004	14	-	
Челябинская обл., зона ВУРС ($55^0$47′–$55^0$50′ с.ш., $60^0$55′–$61^0$00′ в.д.)		1994	23	1 (0,02)	1
Челябинская обл., заповедник «Аркаим» ($52^0$37′с.ш., $59^0$33′ в.д.)		1996	5	1 (0,10)	
		2002	17	1 (0,03)	
Всего			433	26 (0,03)	

* St–субтелоцентрический вариант, А–акроцентрический вариант 5–ой хромосомы;
** В скобках указана частота акроцентрического варианта 5–ой хромосомы;
*** Самки с кариотипом 45, ХО

Во всех изученных уральских популяциях частота акроцентрика была низкой (в среднем 3,2%) и лишь в трех локалитетах превышала 5%, причем в двух

случаях величина выборок не превышала 6 особей, а в третьем (левый берег р. Сылва, 2001 г.) носители гетероморфной пары, вероятно, были из одного помета. Среди изученных выборок не было обнаружено ни межпопуляционных, ни межгодовых отличий по частоте акроцентрического варианта (χ^2=3,72; df=15; P=0,999). Таким образом, у обыкновенной полевки на Урале наблюдается стабильный хромосомный полиморфизм с весьма низкой частотой акроцентрической хромосомы №5.

Длительное существование в природных популяциях полиморфизма такого типа на основе только случайных процессов мало вероятно. Скорее всего, в его поддержании участвуют селективные факторы, в том числе противоположно направленные, и, возможно, мейотический драйв (Гилева, 2006; Полевки ..., 2005). О существовании этого феномена у обыкновенной полевки свидетельствует высокая частота моносомии по Х-хромосоме у самок *M. arvalis*, отмечаемая в Центральной Европе (Sex chromosome ..., 1992) и наблюдаемая в уральских популяциях (табл. 2).

Глава 4. Межвидовые сравнения геномной нестабильности у грызунов из природных популяций при разных уровнях антропогенного стресса

4.1. Хромосомные виды–двойники группы *M. arvalis* в условиях совместного обитания. Цитогенетические нарушения. Межвидовая гибридизация. Частота хромосомных нарушений была изучена у хромосомных видов-двойников *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* из пяти точек совместного обитания (табл. 3), что позволяет обнаружить именно межвидовые различия, не затушеванные влиянием условий среды.

Во всех пяти локалитетах частоты хромосомных нарушений у *M. rossiaemeridionalis* были выше, чем у *M. arvalis*. Лог-линейный анализ с факторами «вид», «место отлова» и «доля клеток с хромосомными нарушениями» показал высокую достоверность межвидовых различий по аберрациям и пробелам (табл. 3). Значимы и различия по этим показателям между животными одного вида из разных популяций. Размах межпопуляционных отличий для *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* составил 3,7 и 3,3 раза соответственно. Анализ на содержание тяжелых металлов и радионуклидов в тканях животных показал, что их концентрации не превышали глобальных уровней (Соколов, 1989; Гилева, 1997) и были сходными у зверьков обоих видов из всех исследованных местностей. Однако нельзя исключать возможное присутствие в среде некоторых локалитетов других мутагенов. Так, д. Кристалка находится в зоне влияния Тоцкого радиоактивного следа, и в ее окрестностях обнаружено повышенное содержание плутония в почве (Молчанова, 2000). Место отлова животных в г. Йошкар–Оле, где у обоих видов обнаружены наибольшие частоты цитогенетических нарушений, расположено в непосредственной близости от автобазы, что подразумевает мутагенное воздействие химических поллютантов органической

природы. В этой местности, по всей вероятности, важным кластогенным агентом также являются инфекционные патогены (раздел 4.2).

Таблица. 3. Частота хромосомных нарушений у видов-двойников группы *M. arvalis* в условиях совместного обитания

Место отлова	Вид	Число животных (клеток)	Средняя доля клеток, %		
			с хромосомными аберрациями	анеу- и полиплоидных	с пробелами
г. Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН, 56°48′ с.ш., 60°40′ в.д.	*M. arvalis*	6 (300)	0,67	0,33	2,00
	M. rossiae-meridionalis	12 (600)	2,17	0,50	2,83
Свердловская обл., с. Байны, 56°42′ с.ш., 62°08′ в.д.	*M. arvalis*	34 (1700)	1,12	0,41	2,00
	M. rossiae-meridionalis	51 (2550)	1,84	0,51	2,94
Свердловская обл., д. Стариково, 56°10′ с.ш., 61°25′ в.д.	*M. arvalis*	14 (700)	1,29	0,29	2,57
	M. rossiae-meridionalis	5 (250)	3,20	0,40	2,80
Оренбургская обл., д. Кристалка, 53°00′ с.ш.,53°28′ в.д.	*M. arvalis*	7 (350)	0,86	0,86	1,43
	M. rossiae-meridionalis	22 (1125)	3,56	0,98	5,42
Республика Марий Эл, г. Йошкар–Ола, 56°40′ с.ш., 48°00′ в.д.	*M. arvalis*	39 (1950)	2,51	0,36	2,67
	M. rossiae-meridionalis	28 (1400)	6,00	0,71	7,64
Вид	G (df=1) P		40,53 <0,0001	2,16 0,142	53,20 <0,0001
Место отлова	G (df=4) P		60,14 <0,0001	4,71 0,318	38,96 <0,0001

Таким образом, в условиях совместного обитания на территориях с различным мутагенным потенциалом среды у *M. rossiaemeridionalis* наблюдаются более высокие уровни хромосомной нестабильности, по сравнению с *M. arvalis*, что, вероятно, связано со значительной эволюционной дивергенцией этих видов-двойников.

В ходе проведения работы впервые были обнаружены два случая межвидовой гибридизации *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* в природе (п. Озерный и с. Байны Свердловской обл.). Возможно, причиной нарушения механизмов межвидовой репродуктивной изоляции стало радиационное воздействие на изучаемые популяции, которое существует в данный момент или существовало в прошлом (Гилева, 1999, 2001).

4.2. Частота хромосомных нарушений и иммуногематологические показатели у обыкновенной и восточноевропейской полевок с урбанизированных территорий. При сопоставлении цитогенетических и иммуногематологических показателей у *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* с урбанизированных (г. Йошкар-Ола и г. Екатеринбург) и фоновой территории (заказник Предуралье) и из лабораторной колонии обнаружены достоверные межгрупповые различия по всем показателям, кроме частоты анеуплоидных и полиплоидных клеток (табл. 4).

Таблица 4. Средние значения цитогенетических и иммуногематологических показателей у полевок группы *M. arvalis*

Локалитет	Йошкар-Ола		Екатеринбург	Предуралье	Лаб. колония	H
Вид	*M. rossiae-meridionalis*	*M. arvalis*	*M. arvalis*	*M. arvalis*	*M. arvalis*	
Число животных	28	39	16	14	24	
Доля клеток (%):						
с хромосомными аберрациями	6,00	2,51	2,50	0,86	1,52	28,68***
анеу- и полиплоидных	0,71	0,36	0,38	0,14	0,34	7,98
с пробелами	7,64	2,67	4,75	2,14	1,08	41,25***
Индекс селезенки	3,00	3,33	5,28	2,87	0,93	64,59***
Индекс тимуса	1,07	1,56	0,79	0,39	0,83	29,12***
Спленоциты ($x10^6$/мг)	1,94	2,32	1,28	2,02	2,56	34,80***
Тимоциты ($x10^6$/мкл)	1,86	2,79	1,89	2,63	3,54	29,42***
Миелокариоциты ($x10^6$/мкл на единицу массы животного)	0,48	0,57	0,30	0,65	0,42	30,73***
Лейкоциты ($x10^3$/мкл)	3,90	3,60	3,16	5,48	5,44	27,84***
Эритроциты ($x10^6$/мкл)	6,30	6,18	5,12	8,99	12,29	64,67***
Эозинофилы, %	0,62	1,70	0,40	1,33	1,09	18,80**
Палочкоядерные нейтрофилы, %	16,39	18,22	40,60	10,75	14,96	31,77***
Сегментоядерные нейтрофилы, %	26,88	13,54	16,80	11,17	17,91	21,95**
Нейтрофилы, %	43,27	31,76	57,40	21,92	32,87	25,90***
Моноциты, %	1,08	1,11	0,33	0,92	2,35	98,19***
Лимфоциты, %	55,15	65,30	40,13	75,92	62,96	25,71***
Плазматические клетки, %	0,38	0,57	0,53	1,17	0,00	31,22***
Азуроциты, %	1,73	1,03	1,00	0,00	0,00	39,22***

** P<0,01; *** P<0,001

Изучение межпопуляционных различий у *M. arvalis* показало значимое увеличение частоты хромосомных аберраций и пробелов у животных с

урбанизированных территорий по сравнению с Предуральем и лабораторной колонией, хотя внутри этих групп достоверных различий нет. У обыкновенных полевок из городских локалитетов в отличие от фоновой территории наблюдается повышение индексов тимуса и селезенки (значимое в случае тимуса U=49,0–62,5; P<0,05), уменьшение числа эритроцитов (U=2,0–69,0; P<0,0001), лейкопения (U=42,5–121,0; P<0,05) и относительный нейтрофилез. У *M. arvalis* и у *M. rossiaemeridionalis* из городских популяций зафиксированы лимфоциты с азур–положительными гранулами (азуроциты), которые обнаружены у полевок рода *Microtus* и рассматриваются как клетки–киллеры (The azurocyte..., 1987).

Достоверны и межвидовые различия по цитогенетическим показателям у животных из Йошкар-Олы, сопровождаемые изменениями в формуле крови. У *M. rossiaemeridionalis* наряду с увеличением хромосомной нестабильности выявлено уменьшение числа лимфоцитов (U=342,0; P=0,04), большее количество зрелых (сегментоядерных) нейтрофилов (U=54,0; P=0,003) и азуроцитов (U=353,0; P=0,05).

Сравнительный анализ содержания радионуклидов и тяжелых металлов в тканях *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* не обнаружил ни межпопуляционных, ни межвидовых различий. Однако эти поллютанты не исчерпывают весь спектр мутагенов (например, органических), присутствующих в городской среде.

Связь хромосомной нестабильности, иммуногематологических показателей и ряда популяционно–демографических параметров выявлена в ходе факторного анализа (метод главных компонент). Показано, что на фоне зависимости иммуногематологических показателей от возраста и физиологического состояния животных существует связь между увеличением частоты хромосомных аберраций и пробелов у грызунов обоих видов с урбанизированных территорий с относительным количеством нейтрофилов, лимфоцитов и азуроцитов. Возможно, это результат усиления инфекционной нагрузки на полевок из городских популяций, связанного как с трансформацией природных очагов инфекций, так и с нарушением иммунореактивности особей в условиях интенсивной стрессирующей нагрузки различной природы, что приводит к снижению общей резистентности животных (Ильинских, 1986; Рудаков, 2001). С предположением об инфекционной причине интенсификации мутационного процесса согласуется и преобладание среди структурных повреждений у животных из Йошкар-Олы и Екатеринбурга аберраций хроматидного типа (86–93%), а также наличие мультиаберрантных клеток, наблюдаемое при воздействии вирусных и невирусных патогенов (Вирусные инфекции..., 2001; Гилева, 2005; Ильинских, 1982; Чернова, 1996).

4.3. Реакция генома обыкновенной полевки и обыкновенной слепушонки с территории ВУРСа на хроническое радиационное воздействие. Влияние радиоактивного загрязнения на хромосомную нестабильность в популяциях грызунов было изучено на примере *M. arvalis* и *E. talpinus* (виды с контрастной

популяционной и демографической организацией) с территории Восточноуральского радиоактивного следа (ВУРСа). В качестве контроля были взяты животные с фоновых по содержанию ^{90}Sr территорий Урала (табл. 5, 6).

Таблица 5. Частота хромосомных нарушений в костном мозге и содержание ^{90}Sr в костной и мышечной ткани *M. arvalis* ряда территорий Урала с разным уровнем радиоактивного загрязнения

Место отлова		Содержание ^{90}Sr, Бк/г сухой массы	Число животных (клеток)	Средняя частота клеток, %		
				с хромосомными аберрациями	анеу- и полиплоидных	с пробелами
Челябинская обл., ВУРС		118,0	7 (350)	4,57	1,14	2,86
Челябинская обл., заповедник «Аркаим»		<0,16	5 (500)	1,00	0,40	1,20
Заказник «Предуралье»	правый берег р.Сылвы	<0,04	72 (3850)	1,35	0,34	2,05
	левый берег р. Сылвы	<0,09	87 (4333)	1,55	0,42	2,15
г. Екатеринбург, ботсад УрО РАН		0,13	6 (300)	0,67	0,33	2,00
Свердловская обл., биостанция УрГУ		0,17	12 (1074)	0,84	0,28	1,68
Свердловская обл., д. Курманка		<0,09	18(900)	0,78	0,11	1,33
Свердловская обл., с. Байны		0,13	77 (3880)	1,60	0,36	2,19
Свердловская обл., д. Старикова		<0,15	37 (1850)	1,89	0,16	2,32
			χ^2 (df =8); P	33,39; 0,0001	10,51;0,231	7,19; 0,517

Таблица 6. Частота хромосомных нарушений в костном мозге и содержание ^{90}Sr в костной и мышечной ткани *E. talpinus* ряда территорий Урала с разным уровнем радиоактивного загрязнения

Место отлова	Содержание ^{90}Sr, Бк/г сухой массы	Число животных (клеток)	Средняя частота клеток, %		
			с хромосомными аберрациями	анеу- и полиплоидных	с пробелами
Челябинская обл., ВУРС (55°45′ с.ш., 60°54′ в.д.)	291,30	23 (2300)	2,48	0,83	3,87
Челябинская обл., берег р. Теча (55°36′ с.ш., 61°29′ в.д.)	1,00	29 (1450)	2,21	0,48	2,69
Челябинская обл., с. Нижнее (55°45′ с.ш., 61°39′ в.д.)	<0,07	11 (1100)	2,18	0,45	2,82
Курганская обл., с. Ключики (55°01′ с.ш., 63°43′ в.д.)	<0,01	85 (6550)	1,62	0,53	2,89
Курганская обл., с. Юлдуз (56° 15′ с.ш., 63°53′ в.д.)	<0,02	34 (1700)	2,24	0,24	3,12
Курганская обл., с. Головное (55° 8′ с.ш., 66°51′ в.д.)	0,30	23 (1150)	1,91	0,52	2,61
Башкортостан, с. Бурангулово (54° 5′ с.ш., 59°28′ в.д.)	<0,01	36 (1800)	1,89	0,72	2,28
		χ^2 (df =6); P	8,70; 0,191	7,54; 0,274	10,80; 0,095

Концентрации ^{90}Sr в тканях *M. arvalis* и *E. talpinus* с ВУРСа были на несколько порядков больше, чем у животных с других территорий (табл. 5, 6). Цитогенетический анализ выявил повышение частот хромосомных нарушений (в

случае аберраций высоко значимое) у полевок (табл. 5), в то время как у слепушонок достоверные межпопуляционные отличия отсутствовали (табл. 6).

Средняя мощность дозы облучения за счет инкорпорированного ^{90}Sr у *E. talpinus* равна 0,985 мГр/сут, у *M. arvalis* – 0,413 мГр/сут. Эти оценки находятся в диапазоне доз, где у мелких млекопитающих имеет место четкий цитогенетический ответ (Шевченко, 1993), что и наблюдается у *M. arvalis*, но не у *E. talpinus*, хотя концентрация ^{90}Sr в тканях слепушонок почти в 2,5 раза выше, чем у полевок.

Устойчивость генома слепушонки к кластогенному действию ионизирующей радиации может быть связана с несколькими причинами, не исключающими друг друга: 1. Своеобразие организации и функционирования генома у представителей рода *Ellobius* (Ляпунова, 2002; Полявина, 1998; Absence of..., 1995); 2. На ВУРСе обитают только слепушонки с черной окраской меха, которая детерминируется эумеланином, в то время как в других частях ареала у этого вида наблюдается окрасочный полиморфизм, а радиозащитное действие эумеланина или его метаболитов было неоднократно продемонстрировано в культуре тканей млекопитающих (Melanin decreases ..., 2000); 3. Возникновение повышенной радиорезистентности хромосом *E. talpinus* на территории ВУРСа на основе наследуемых мутаций, частота которых увеличилась под влиянием хронического облучения. Относительная изолированность поселений обыкновенной слепушонки, ведущей подземно–колониальный образ жизни, расположение изучаемой популяции на северном краю ареала вида могли способствовать распространению вновь возникающих мутаций путем генетического дрейфа. Другими словами, в отдельных случаях отсутствие ответа на сильное радиационное воздействие может быть связано с радиоадаптацией, формирование которой зависит от комплекса как селективных, так и случайных факторов.

Глава 5. Онтогенетическая нестабильность в популяциях грызунов

Целью данного раздела работы было исследовать ФА краниометрических признаков у изучаемых видов грызунов в зависимости от средового стресса.

5.1. Сопоставление результатов измерений повторно оцифрованных краниальных структур. Череп и нижняя челюсть являются сложными трехмерными структурами, и их расположение относительно оптической оси микроскопа и камеры при оцифровке может повлиять на результаты измерений. Поэтому во время съемки объекты устанавливали согласно единому стандарту. Степень стандартизации была проверена на примере *E. talpinus* из Курганской области путем сопоставления абсолютных размеров 7 признаков черепа и нижней челюсти (рис. 1, признаки 1, 2, 3, 5, 14, 15, 16), полученных при измерении трехкратно оцифрованных изображений (отдельно для каждой оцифровки).

Двухфакторный дисперсионный анализ с факторами «особь» и «повторная оцифровка» (иерархическая модель, уровни фактора «повторная оцифровка» группированы фактором «особь»), проведенный для каждого признака, не выявил достоверного влияния фактора «повторная оцифровка» на результаты измерений (F=0,92–1,23; P=0,217–0,619). Доли дисперсии, приходящиеся на этот фактор, были невелики у всех признаков (0,1–3,6 %). Таким образом, при съемке была достигнута необходимая стандартизация установки объектов, что позволило в дальнейшем проводить измерения на однократно оцифрованном материале.

5.2. Флуктуирующая асимметрия и ошибка измерения. Следуя Палмеру и Стробеку (Palmer, 2003), для 21 изучаемого признака (рис. 1) провели проверку того, насколько полученные оценки ФА определяются истинной нестабильностью развития, а не ошибкой измерения. Исходя из результатов двухфакторного дисперсионного анализа (смешанная модель: особь – случайный, сторона – фиксированный факторы, повторные измерения рассматривались как наблюдения в ячейке плана), проведенного для каждого признака во всех выборках, были рассчитаны ошибка измерения ($ОИ=\sqrt{MS_{ошибки}}$) и воспроизводимость ("repeatability": $r_A=(MS_{сторона\times особь}-MS_{ошибки})/[MS_{сторона\times особь}+(n-1)MS_{ошибки}]$).

Усредненные по признакам черепа и нижней челюсти значения ОИ и r_A были сходны у животных из кон– и гетероспецифичных популяций, и воспроизводимость, оценивающая истинную изменчивость ФА за вычетом ошибки измерения, была высока (56–76%). Это позволило проводить дальнейшие межвидовые и межпопуляционные сравнения ФА.

5.3. Возраст и флуктуирующая асимметрия. Возможное влияние возраста на величину ФА было изучено с помощью нескольких подходов. Сначала были оценены корреляции индекса ФА2 с длиной тела и индексом ступни, косвенно характеризующими возраст животных. Во всех выборках R_S значимо не отличались от 0 (R_S=-0,017–0,128, P=0,098–0,985), за исключением 13–го признака и длины тела у *M. arvalis* из Байнов (R_S=-0,399; P=0,042), а также 14–го признака и обоих экстерьерных показателей у *M. musculus* из Каменска-Уральского (R_S=-0,399–0,546, P=0,021–0,042). Проведенные далее сравнения ФА2 молодых и зрелых животных, классифицированных по зрелости черепа, состоянию половых органов и пропорциям тела, не обнаружили значимых отличий между этими двумя группами (U=39–372; P=0,187–0,932). Для *E. talpinus*, у которых календарный возраст определяется с точностью до года (Евдокимов, 1997), также не было выявлено достоверных возрастных различий по ФА2 (H=1,44–6,03; P=0,110–0,697).

Отсутствие регистрируемого эффекта возраста животных по отношению к ФА изученных признаков позволяет сравнивать уровни онтогенетической нестабильности во всех выборках, несмотря на их различную размерно–

возрастную структуру.

5.4. Межпопуляционные и межвидовые сравнения флуктуирующей асимметрии. Значимость межгрупповых различий онтогенетической нестабильности была исследована с помощью трехфакторной модели дисперсионного анализа с фиксированными эффектами, позволившей оценить влияние на ФА факторов «вид», «популяция» (референтная или стрессированная (см. главу 2)) и «отдел черепа» (ФА2 черепа и нижней челюсти одной особи рассматривались как повторные наблюдения). Эффекты всех трех факторов, а также взаимодействия «вид–популяция» и «вид–отдел черепа» оказались высоко значимыми (F=4,70–28,97; P≤0,003).

Межпопуляционные различия, векторы которых были однонаправлены у всех видов для ФА2 как краниальных, так и мандибулярных признаков (рис. 2), могли быть связаны с различной техногенной нагрузкой на изучаемые популяции (см. главу 2).

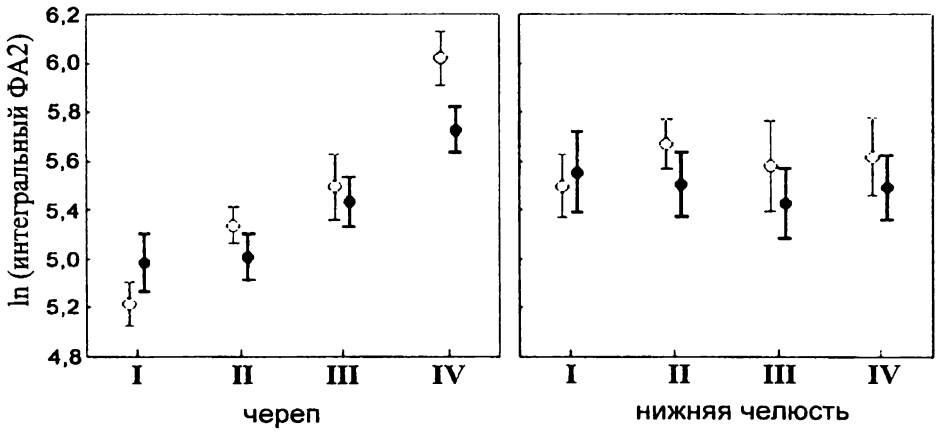

Рис. 2. ФА2 (среднее значение и 95% доверительный интервал) черепа и нижней челюсти (светлые точки – референтная популяция, темные – стрессированная популяция) четырех видов грызунов (I – *M. rossiaemeridionalis*, II – *M. arvalis*, III – *E. talpinus*, IV – *M. musculus*).

Однако *E. talpinus* с ВУРСа, где суммарная поглощенная доза облучения у грызунов составляет 0,4–0,5 Гр в год (Большаков, 2003), не отличались по ФА2 черепа и нижней челюсти от референтной популяции (P=0,442 и P=0,195, соответственно). По-видимому, для этого вида характерен высокий гомеостаз не только на геномном, но и на онтогенетическом уровне (Ялковская, 2002). Межпопуляционные различия по ФА2 нижней челюсти у *M. musculus* незначимы (P=0,216), а в случае черепа они высоко достоверны (P=0,0001). Но повышенная нестабильность развития наблюдается у животных из поселка Советский

(референтная популяция), а не из промышленного города Каменск-Уральск, находящегося в зоне влияния ВУРСа. Возможно, повышенная ФА краниума, наблюдаемая у домовой мыши из северного поселка со слабой степенью урбанизации, является реакцией на условия обитания, чрезвычайно суровые для этого выходца из субтропиков Евразии. Векторы межпопуляционных различий в симпатрирующих популяциях видов-двойников были противоположны. У *M. rossiaemeridionalis* ФА была выше в референтной популяции (в случае черепа различия достоверны – P=0,028), а у *M. arvalis* – в стрессированной (P=0,026 и P=0,047, для ФА2 черепа и нижней челюсти соответственно). Таким образом, у изученных видов обнаружены разные варианты реакции процессов отнтогенеза на техногенный стресс, чем и объясняется значимость взаимодействия «вид-популяция».

Онтогенетическая нестабильность черепа и нижней челюсти обнаружила разную степень видоспецифичности, что может свидетельствовать о принадлежности этих структур к разным онтогенетическим модулям. ФА2 нижней челюсти сходны у всех видов (P=0,248–0,774), а для черепа наблюдались четкие межвидовые различия (P<0,001), образующие следующий нисходящий ряд одинаковый для обеих популяций каждого вида: *M. musculus*, *E. talpinus*, *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis* (рис. 2). Межвидовые различия проявились в обеих изученных популяциях по соотношению ФА и черепа и нижней челюсти. У *M. musculus* ФА2 черепа значимо превышает ФА2 нижней челюсти (P=0,0001–0,004), у *M. arvalis* и *M. rossiaemeridionalis* наблюдается обратная картина (P=0,0001–0,0003), а у *E. talpinus* ФА2 двух отделов черепа близки (P=0,461–0,960).

Таким образом, у четырех видов грызунов векторы различий между ФА черепа и нижней челюсти были однонаправлены в обеих изученных популяциях, которые различались по уровню техногенного стресса, а в некоторых случаях были значительно удалены друг от друга географически и зонально. Вероятно, воздействие среды играет в формировании уровней нестабильности развития меньшую роль, чем факторы, связанные с видовой спецификой онтогенеза.

Глава 6. Хромосомная нестабильность и асимметрия черепа у полиморфной по окраске меха обыкновенной слепушонки

Частота хромосомных нарушений и асимметрия формы нижней челюсти была изучена у разных цветовых морф *E. talpinus* из окрестностей д. Ключики Курганской области, отловленных в 1998–2000 гг. Поскольку однозначно идентифицируются животные черной окраски, а выделение двух других морф достаточно субъективно, сравнения проводили в двух вариантах: I – три типа окраски по отдельности; II – черные и нечерные (бурая и переходная вместе). Разделение животных на меланистов и немеланистов оправдано еще и с точки зрения наследования цветовых вариаций (Чепраков, 2005).

Лог-линейный анализ с факторами «год отлова», «окраска» и «доля клеток с хромосомными нарушениями» ни в одном из вариантов анализа не выявил достоверных различий цитогенетических показателей в зависимости от года отлова и окраски (табл. 8).

Таблица 8. Частота хромосомных нарушений у разных цветовых морф *E. talpinus*

Год отлова	Окраска	Число животных (клеток)	Средняя частота клеток, %		
			с хромосомными аберрациями	анеу- и полиплоидных	с пробелами
I вариант					
1998	Черная	3 (300)	1,67	0,33	3,00
	Бурая	3 (300)	1,67	1,67	1,67
	Переходная	9 (900)	1,33	0,78	2,67
1999	Черная	11 (1100)	1,36	0,27	2,73
	Бурая	11 (1100)	1,27	0,55	3,09
	Переходная	9 (900)	1,67	0,22	2,11
2000	Черная	28 (1440)	2,43	0,63	3,54
	Бурая	6 (300)	1,00	0,33	4,00
	Переходная	5 (250)	0,40	0,00	1,20
Год отлова		G (df=2); P	2,367; 0,306	4,751; 0,093	2,351; 0,307
Окраска		G (df=2); P	2,745; 0,154	1,514; 0,469	3,875; 0,144
II вариант					
1998	Черная	3 (300)	1,67	0,33	3,00
	Нечерная	12 (1200)	1,42	1,00	2,42
1999	Черная	11 (1100)	1,36	0,27	2,73
	Нечерная	20 (2000)	1,45	0,40	2,65
2000	Черная	28 (1440)	2,43	0,63	3,54
	Нечерная	11 (550)	0,73	0,18	2,73
Год отлова		G (df=2); P	2,391; 0,303	4,985; 0,083	2,362; 0,307
Окраска		G (df=1); P	3,758; 0,062	0,233; 0,629	2,023; 0,155

Оценки тангенциального показателя асимметрии, полученные для разных цветовых морф обыкновенной слепушонки, были сопоставлены в ходе двухфакторного дисперсионного анализа с факторами «год отлова» и «окраска» (табл. 9). Несмотря на значимые межгодовые отличия, в 1998, как и в 1999 году, нижняя челюсть была достоверно более асимметрична у меланистов, чем у животных другой окраски, что может свидетельствовать о повышенной нестабильности развития меланистов и связи онтогенетических процессов с меланиновым метаболизмом. Значимость взаимодействия связана с тем, что показатель асимметрии у черных особей по сравнению с нечерными в разные годы был повышен в различной степени.

Таблица 9. Тангенциальный показатель асимметрии нижней челюсти у *E. talpinus*, с учетом года отлова (А*) и окраски меха (В*)

Год отлова	Окраска меха	Тангенциальный показатель асимметрии ($x10^{-3}$)
I вариант		
1998	Черная (N=4)	21,7
	Бурая (N=3)	4,3
	Переходная (N=8)	9,7
1999	Черная (N=10)	8,0
	Бурая (N=10)	6,7
	Переходная (N=6)	4,2
F_A; P (df=1/35)		4,433; 0,043
F_B; P (df=2/35)		4,694; 0,016
F_{AB}; P (df=2/35)		2,754; 0,077
II вариант		
1998	Черная (N=4)	21,7
	Нечерная (N=11)	8,3
1999	Черная (N=10)	8,0
	Нечерная (N=16)	5,7
F_A; P (df=1/37)		8,836; 0,005
F_B; P (df=1/37)		8,332; 0,006
F_{AB}; P (df=1/37)		4,190; 0,048

* Обозначения факторов в схеме дисперсионного анализа.

Выводы

1. У обыкновенной слепушонки и хромосомных видов-двойников обыкновенной и восточноевропейской полевок из природных популяций не обнаружены хронографическая изменчивость частоты хромосомных нарушений, а также значимое влияние пола и возраста животных на показатели геномной нестабильности.

2. У обыкновенной полевки на территории Урала широко распространен стабильный внутрипопуляционный полиморфизм по пятой паре хромосом при повсеместно низкой частоте акроцентрического варианта – в среднем 3,2%.

3. У хромосомных видов-двойников обыкновенной и восточноевропейской полевок в условиях совместного обитания обнаружены межвидовые различия по частоте цитогенетических нарушений. Для *M. rossiaemeridionalis* характерны более высокие уровни нестабильности генома по сравнению с *M. arvalis*. Впервые в природных условиях описаны два случая гибридизации этих видов.

4. Хромосомные виды–двойники группы *M.arvalis*, обитающие на урбанизированных территориях, подвергаются повышенному генетическому риску. 5. Продемонстрирована вариабельность реакции генома грызунов на хроническое радиационное воздействие. У обыкновенной полевки, обитающей в головной части ВУРСа, обнаружено значимое повышение частоты хромосомных

аберраций, в то время как у обыкновенной слепушонки с этой же территории цитогенетические показатели достоверно не отличались от фоновых.

6. У *E. talpinus*, *M. arvalis*, *M. rossiaemeridionalis* и *M. musculus* обнаружены различные варианты реакции онтогенетических процессов на техногенный стресс. Техногенное воздействие играет в формировании уровней нестабильности развития меньшую роль, чем факторы, связанные с видовой спецификой онтогенеза. Четкие межвидовые различия флуктуирующей асимметрии наблюдаются для черепа, но не нижней челюсти.

7. У трех цветовых морф *E. talpinus* из Курганской области не обнаружено значимых различий по уровню хромосомной нестабильности, в то время как различия по онтогенетической нестабильности статистически значимы: наибольшая асимметричность формы нижней челюсти характерна для животных черной окраски.

8. При проведении эколого–генетического мониторинга с помощью грызунов необходимо учитывать вариабельность реакции видов с различной экологической специализацией и популяционно–демографической структурой.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Полявина О.В. Частота хромосомных нарушений у четырех видов грызунов из природных популяций Среднего и Южного Урала / О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. Екатеринбург, 1998. С. 204-208.

2. Гилева Э.А. Полёвки группы *Microtus arvalis* на Урале: первая находка гибрида в природе / Э.А. Гилева, О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // VI Съезд Териологического общества при Российской Академии наук: тез. докл., 13-16 апр. 1999 г. М., 1999. С.57.

3. Ялковская Л.Э. Хромосомные нарушения у обыкновенной слепушонки с территории, загрязненной радиоактивностью / Л.Э. Ялковская // Актуальные проблемы биологии: тез. докл. VI молодеж. конф. Сыктывкар, 1999. С.180-181.

4. Ялковская Л.Э. Цитогенетическое исследование обыкновенных слепушонок, живущих вблизи реки Теча Челябинской области / Л.Э. Ялковская // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии: материалы конф. Екатеринбург, 1999. С.218-219.

5. Полявина О. В. Обыкновенная полевка на Урале: распространение, цитогенетические характеристики, гибридизация в природе / О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // Биосфера и человечество: материалы конф. молодых ученых памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского. Екатеринбург, 2000. С. 212-216.

6. Полявина О. В. Хромосомная нестабильность у грызунов из радиационных биогеоценозов Урала / О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // Радиация и биосфера: тез. докл. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых, посвящ.

100-летию со дня рождения Н. В. Тимофеева-Ресовского (20-21 сент. 2000 г.). Обнинск, 2000. С. 15-18.

7. Ялковская Л.Э. Хромосомная и онтогенетическая нестабильность у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) из Курганской области / Л.Э. Ялковская // Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии: материалы конф. молодых ученых (23-27 апр. 2001 г.). Екатеринбург, 2001. Вып. 2. С. 299-303.

8. Ялковская Л.Э. О возможности радиоадаптации у обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus*) с территории, загрязненной ^{90}Sr / Л.Э. Ялковская // Радиобиология, радиоэкология, радиационная безопасность: тез. докл. IV съезда по радиационным исследованиям (20-24 нояб. 2001 г.). М., 2001. Т. 1. С.324.

9. Гилева Э.А. Полевки группы Microtus arvalis в зонах экологического неблагополучия: межвидовая гибридизация / Э.А. Гилева, В.Н. Большаков, **Л.Э. Ялковская** // Докл. РАН. 2001. Т. 381, № 6. С.841-843.

10. Ялковская Л. Э. Обыкновенная слепушонка из Курганской области: частота хромосомных нарушений и флуктуирующая асимметрия / Л.Э. Ялковская // Актуальные проблемы биологии и экологии: тез. докл. IX молодеж. конф. Сыктывкар, 2002. С. 186.

11. Ялковская Л.Э. Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*) с территории ВУРСа: хромосомная и онтогенетическая нестабильность / Л.Э. Ялковская // Биота горных территорий: история и современное состояние: материалы конф. молодых ученых (15-19 апр. 2002 г.). Екатеринбург, 2002. С. 302-308.

12. Ялковская Л.Э. Хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из Предуралья / Л.Э. Ялковская // Биология – наука XXI века: сб. тез. 6 Пущинской шк.-конф. молодых ученых (20-24 мая 2002 г.). Пущино, 2002. Т. 2. С.208-209.

13. Новые материалы по популяционно-генетической радиоадаптации мелких млекопитающих на ВУРСе / Н.М. Любашевский, В.И. Стариченко, Э.А. Гилева, Н.Г. Евдокимов, Н.А. Орехова, М.А. Пашнина, Л.Н. Расина, Н.В. Синева, О.В. Тарасов, **Л.Э. Ялковская** // Экологические проблемы горных территорий: материалы Междунар. науч. конф. (18-20 июня 2002 г.). Екатеринбург, С. 244-249.

14. Гилева Э.А. Межвидовые различия по реакции генома грызунов из природных популяций на хроническое облучение / Э.А. Гилева, В.Н. Большаков, **Л.Э. Ялковская** // Докл. РАН. 2002. Т. 387, № 3. С. 418-421.

15. Гилева Э.А. Хромосомная нестабильность и состояние иммунной системы у обыкновенных полевок из природной и лабораторной популяций / Э.А. Гилева, **Л.Э. Ялковская**, И.А. Пашнина // Териофауна России и сопредельных территорий: (VII съезд Териол. об-ва): материалы Междунар. совещ. (6-7 февр. 2003 г.). М., 2003. С.92.

16. Большаков В.Н. Видовая специфика меж- и внутрипопуляционной изменчивости по уровню хромосомной нестабильности у грызунов / В.Н. Большаков, Э.А. Гилева, Л.Э. Ялковская // Экология. 2003. № 5. С. 352-357.

17. Ялковская Л.Э. Частота хромосомных нарушений у обыкновенных полевок (*Microtus arvalis*) из Предуралья / Л.Э. Ялковская // Проблемы глобальной и региональной экологии: материалы конф. молодых ученых (31 марта - 4 апр. 2003 г.). Екатеринбург, 2003. С. 355-361.

18. Ялковская Л.Э. Геномная нестабильность и иммунный статус у хромосомных видов-двойников группы *Microtus arvalis* / **Л.Э. Ялковская**, О.В. Полявина, М.И. Чепраков, С.Б. Ракитин, И.А. Пашнина // Генетика в XXI веке: соврем. состояние и перспективы развития: сб. тр. III съезда ВОГИС (6-12 июня 2004 г.). М., 2004. Т. 1. С. 305.

19. Полявина О.В. Обыкновенная и восточноевропейские полевки из природных популяций: геномная нестабильность и иммунный статус / О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // Экологические механизмы динамики и устойчивости биоты: материалы конф. молодых ученых (19-23 апр. 2004 г.). Екатеринбург, 2004. С.184-192.

20. Полявина О.В. Хромосомная нестабильность и иммуногематологические показатели у видов-двойников группы *M.arvalis* с урбанизированных территорий / О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская**, С.Б. Ракитин, И.А. Пашнина // Биотехнология - охране окружающей среды: тр. Междунар. биотехнол. центра. М., 2004. С. 127-132.

21. Ялковская Л.Э. Анализ асимметрии краниальных признаков и геномной нестабильности видов-двойников *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentia, Mammalia) из зоны совместного обитания / **Л.Э. Ялковская**, Э.А. Гилева, А.В. Бородин, О.В. Полявина, С.В. Зыков // Сибирская зоологическая конференция: тез. докл. Всерос. конф., посвящ. 60-летию Ин-та систематики и экологии животных СО РАН (15-22 сент. 2004 г.). Новосибирск, 2004. С. 207

22. Полевки группы *Microtus arvalis* на Урале: геномная нестабильность и хромосомный полиморфизм / Э.А. Гилева, **Л.Э. Ялковская**, О.В. Полявина, В.Н. Большаков // Докл РАН. 2005. Т. 405, № 5. С. 669-701.

23. Гилева Э.А. Геномная нестабильность у грызунов из зон радиационного неблагополучия / Э.А. Гилева, О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // Генетические последствия чрезвычайных радиационных ситуаций: тез. докл. III Междунар. конф. (Дубна, 4-7 окт. 2005 г.). М., 2005. С. 29-30.

24. Гилева Э.А. Иммуногематологические характеристики и геномная нестабильность у видов-двойников обыкновенной полевки (группа *Microtus arvalis*) при разных уровнях антропогенного стресса / Э.А. Гилева, О.В. Полявина, **Л.Э. Ялковская** // Докл. РАН. 2005. Т. 400, № 3. С. 419-422.

25. Зыков С.В. Краниальные характеристики видов-двойников Microtus arvalis и Microtus rossiaemeridionalis из зоны симпатрии / С.В. Зыков, **Л.Э. Ялковская** // Экология: от генов до экосистем: материалы конф. молодых ученых (25-29 апр. 2005 г.). Екатеринбург, 2005. С. 101-109.

26. Хромосомная нестабильность и асимметрия черепа у полиморфной по окраске меха обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* Pallas, 1770 / Э.А. Гилева, В.Н. Большаков, Л.Э. Ялковская, Н.В. Синева // Докл. РАН. 2006. Т. 410, № 5. С. 705-708.

27. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межтаксонные сравнения / Э.А. Гилева, **Л.Э. Ялковская**, А.В. Бородин, С.В. Зыков, И.А. Кшнясев // Журн. общ. биологии. 2007. Т. 68, № 2. С. 148-157.

Подписан [illegible] 24.01.2007
Уч. [illegible] печ. л. 1,0
Тираж 10[illegible] экз. Заказ № 383
Отпечатано с готового оригинал-макета
в копировальном центре «КОПИРУС»
620014, г. Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137, тел.: 355-08-26,
E-mail: copyrus@ural.ru