

УДК 575.22:591.525

## ФЕНЕТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS PALL.*) В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА<sup>1</sup>

© 1996 г. А. Г. Васильев, И. А. Васильева, В. Н. Большаков

Институт экологии растений и животных УрО РАН

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 27.07.95 г.

Мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.), проводившийся в Каменском районе Свердловской области в течение двух лет (1992-1993 гг.), показал, что на импактной территории (по оси Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРС) устойчиво проявляется повышенное морфологическое разнообразие, обусловленное увеличением доли мелких морфогенетических aberrаций и уродств в строении черепа. Выявлено устойчивое однонаправленное отклонение импактной выборки от контрольных, расположенных за пределами ВУРС, по частотам фенотипических признаков черепа, которое не зависит от условий года, что свидетельствует о генетической природе различий. Предполагается, что они обусловлены хроническим влиянием малых доз радиации на процесс индивидуального развития красной полевки и накоплением мелких генетических aberrаций, приводящих к проявлению повышенной концентрации фенотипических уродств в зоне ВУРС.

### ВВЕДЕНИЕ

Среди наиболее актуальных экологических проблем после аварии на Чернобыльской АЭС можно считать изучение эколого-генетических и морфогенетических последствий загрязнения экосистем радионуклидами. Одна из первых таких аварий произошла в 1957 г. на Южном Урале вблизи г. Кыштым, где в результате аварийного выброса (до 2 млн. Ки) образовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). В наиболее загрязненной части, расположенной по оси следа, плотность загрязнения <sup>137</sup>Cs в 1.7 - 3.2 раз, а <sup>90</sup>Sr – в 7 - 40 раз выше, чем в контроле (Юшков и др., 1993).

Известно, что при повышенных концентрациях <sup>90</sup>Sr в скелете животных угнетается процесс окостенения хрящевых тканей вплоть до возникновения стронциевого рахита (Корзинкин, 1962; Ильенко, 1974; Ильенко, Крапивко, 1993). Такие нарушения могут проявиться в виде различного рода деформаций скелета грызунов, выпадений фрагментов костей (особенно покровных) у животных, обитающих на загрязненной радиоактивными продуктами деления территории, а также отразиться на встречаемости неметрических признаков скелета. Анализ крупных и мелких морфологических aberrаций (фенов неметрических признаков) скелета часто используется при ис-

следовании влияния различных факторов среды на индивидуальное развитие организмов в популяциях, включая радиоактивное загрязнение территории (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Ильенко, 1974; Захаров, 1987; Яблоков, 1987; Deol, Truslove, 1957; Grüneberg, 1964; Palmer, Strobeck, 1986; Parsons, 1992). Поэтому при индикации экологического состояния популяций могут быть применены методы, основанные на встречаемости различных нарушений морфогенеза, а также оценке стабильности индивидуального развития по проявлениям флуктуирующей асимметрии билатеральных структур (Захаров, Кларк, 1993).

Опираясь на данные А.И. Ильенко и Т.П. Крапивко (1993), можно предполагать, что в популяциях мелких млекопитающих, подверженных хроническому облучению, из поколения в поколение нарастает общая радиорезистентность, что, возможно, сопровождается изменением генотипического состава популяции.

Цель данного исследования состояла в поиске возможных отдаленных последствий влияния слабого хронического облучения на протекание морфогенеза в популяциях красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) – модельного вида-радиофора, обитающих на загрязненной радионуклидами территории ВУРС, на основе фенетического анализа неметрических признаков, который допускает возможность генетической интерпретации различий.

<sup>1</sup> Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов 93-04-6720, 94-04-12862, 95-04-11041, а также грантов ГНТП ЭБР 3.4.5, ЭБР 1.4.7., БР 168.

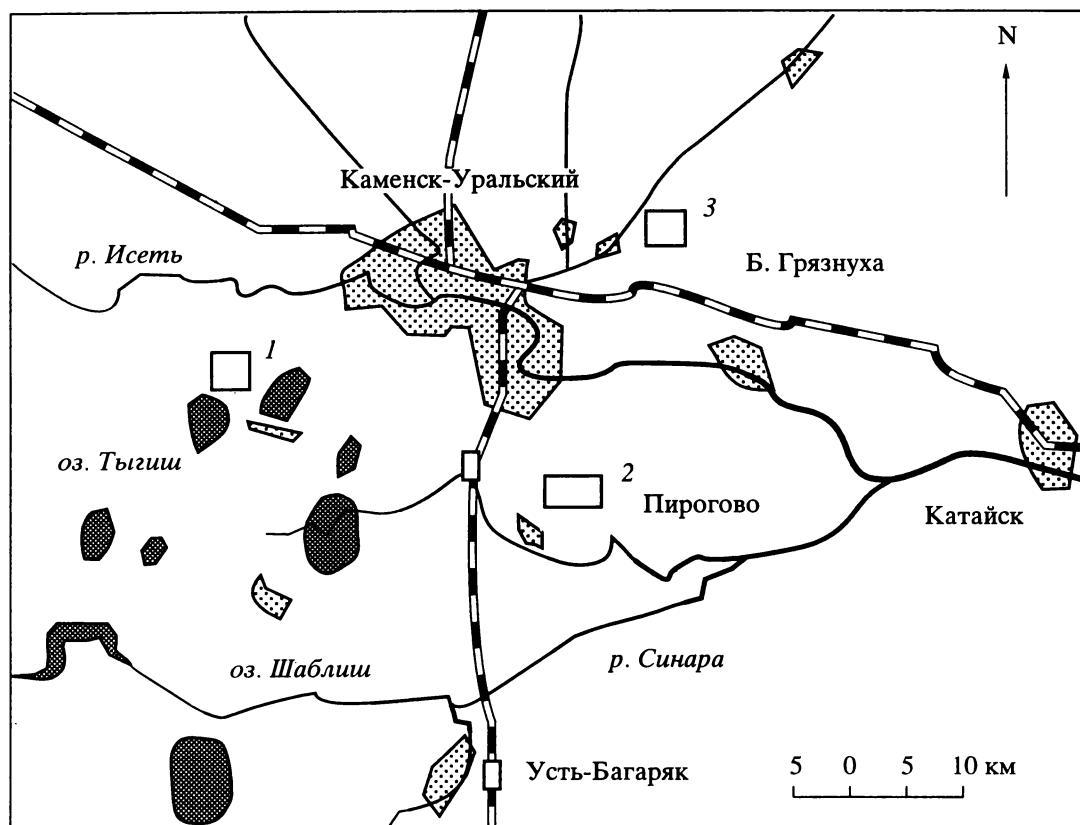


Рис. 1. Карта-схема расположения изученных территорий (маркированы прямоугольниками) на Среднем Урале возле г. Каменск-Уральского.

Популяции: 1 – импактная; 2 – контроль-1; 3 – контроль-2.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мониторинг популяций красной полевки проводили на Среднем Урале вблизи г. Каменск-Уральский в Свердловской области в течение двух лет (1992 - 1993 гг.). Выбор модельного вида определен тем, что популяции красной полевки многочисленны, приурочены к наиболее загрязненным радионуклидами лесным экосистемам и ведут строго оседлый и роющий образ жизни, т.е. длительно и прямо испытывают воздействие радиоактивного загрязнения на больших территориях (в течение, по крайней мере, 100 поколений с момента аварии), а сам вид считается радиофоном (Ильенко, Крапивко, 1993).

Площадки отлова грызунов расположены в сходных климатических и биотопических условиях на почти равном удалении друг от друга (от 22 до 30 км). Все точки сбора материала в разные годы строго совпадают, что позволяет надежно сравнивать аллохронные пробы. Для стандартизации местообитаний в качестве основного биотопа выбраны участки березово-осинового разнотравно-злакового леса. Места отлова животных показаны на карте-схеме (рис. 1).

Изучены три основных участка: 1 – окрестности оз. Тыгиш внутри границ ВУРС с исходным уровнем радиоактивного загрязнения около  $5 \text{ Ки/км}^2$  (“импактная” популяция); 2 – окрестности д. Пирогово (контроль-1) и 3 – окрестности с. Большая Грязнуха (контроль-2). На двух контрольных участках вблизи ВУРС (в 20 - 25 км от первого участка) исходные уровни загрязнения около  $0.1 \text{ Ки/км}^2$ . Дополнительно изучен контрольный участок в Висимском заповеднике (150 км от зоны ВУРС). Последняя выборка представляет собой коллекцию черепов красных полевок из зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН (21 экз.), которые были отловлены К.И. Бердюгиным в 1977 г. В целом изучено 262 экз. полевок, отловленных в летние сезоны 1992 - 1993 гг.

Выделены четыре возрастные группы в соответствии со степенью развитости корней зубов (Turikova et al., 1968): 1 – juvenis (до 1 мес.); 2 – subadultus (1.5 – 2 мес.); 3 – adultus (2.5 - 5 мес.); 4 – senex (более 8 мес.). Последняя группа состоит из перезимовавших животных. В дальнейшем анализе группа самых молодых зверьков не использовалась.

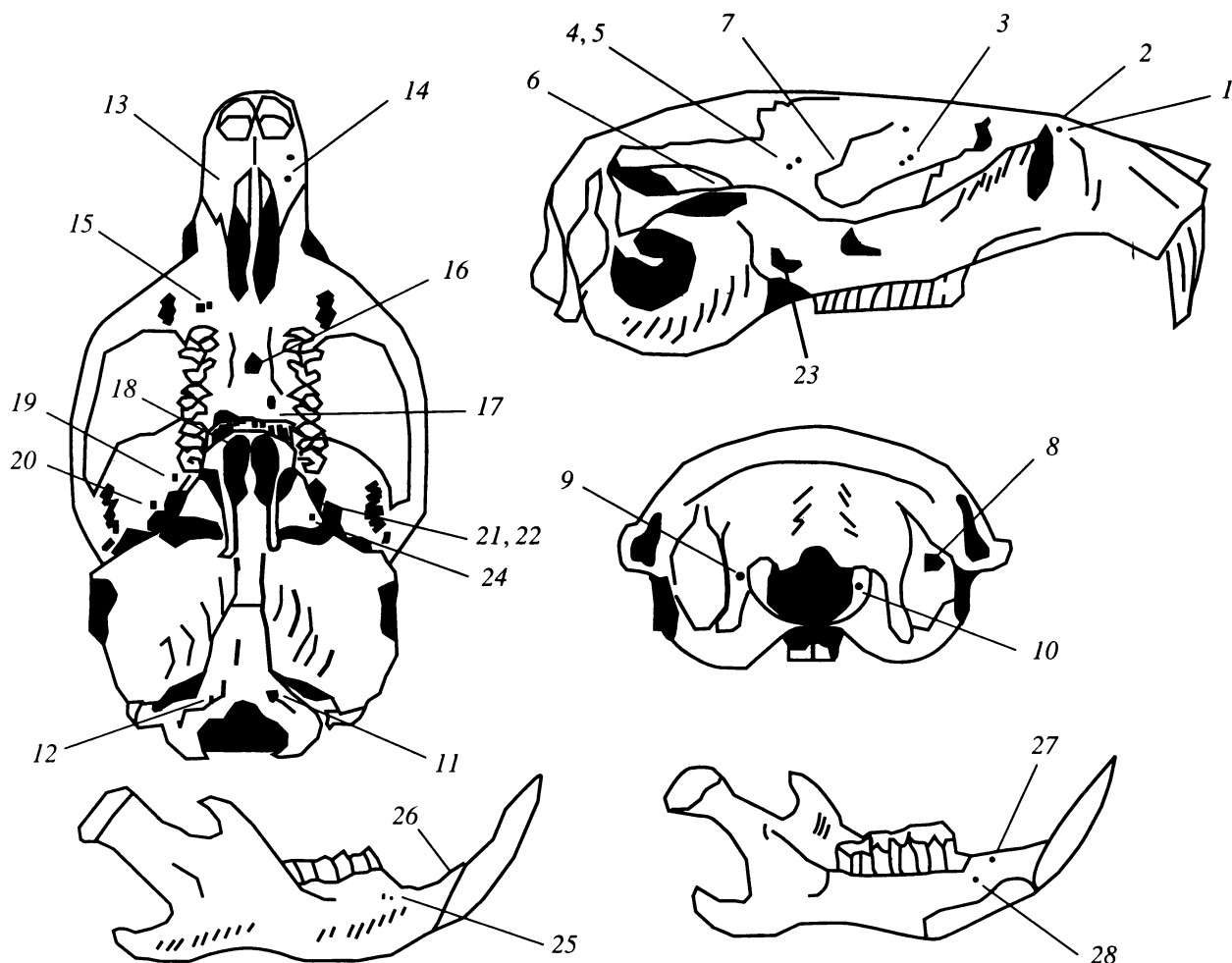


Рис. 2. Схема расположения фенотипических признаков на черепе красной полевки.

1 - 28 – номера признаков: 1 – удвоенное foramen praeorbitale; 2 – forma acuminata os nasale – абсоральный край носовых костей заострен (не билатеральный признак); 3 – удвоенное foramen ethmoidale; 4 – отсутствие foramen temporale; 5 – удвоенное foramen temporale; 6 – отсутствие meatus temporale; 7 – foramen squamosum; 8 – fenestra flocculi; 9 – одиночное foramen occipitale; 10 – наличие внутреннего мышечного отверстия; 11 – одиночное внутреннее foramen hypoglossi; 12 – дополнительное внутреннее foramen hypoglossi; 13 – отсутствие foramen praemaxillare; 14 – удвоенное foramen praemaxillare; 15 – удвоенное foramen maxillare I; 16 – fenestra palatina (не билатеральный признак); 17 – замкнутый задний край неба; 18 – foramen sphenoidale laterale; 19 – дополнительное foramen rotundum; 20 – дополнительное foramen ovale; 21 – дополнительная продольная перегородка foramen ovale; 22 – дополнительная поперечная перегородка foramen ovale; 23 – слияние foramen rotundum и foramen ovale; 24 – наличие отверстия на вентральной поверхности боковой пластинки processus pterigoideus; 25 – удвоенное foramen mentale; 26 – foramen mentale anterior; 27 – предзубное отверстие; 28 – внутреннее предзубное отверстие.

Основной фенетический анализ проведен на серии из 241 черепа полевок в возрасте от 1.5 до 5 мес.: subadultus и adultus. Фены неметрических признаков черепа в широком смысле слова могут рассматриваться как морфогенетические аберрации. Всего изучено 28 фенотипических признаков черепа. Отсутствие общепринятой международной латинской номенклатуры неметрических пороговых признаков черепа и их устойчивых дискретных состояний – фенотипов – вынуждает ограничиться рабочими названиями. Некоторые признаки были описаны ранее (Васильев, 1984), а те, которые обнаружены впервые, гомологичны уже

описанным другими авторами для других видов. Полный перечень неметрических признаков приведен на рис. 2. Нумерация фенотипических признаков идентична приведенной в таблицах. Фены подсчитывали на левой и правой сторонах черепа, а частоты встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон (Hartman, 1980). Вычисляли коэффициенты ранговой корреляции Спирмена встречаемости признаков друг с другом и с размерами тела. С помощью G-критерия оценивали связь проявления фенотипов с полом и возрастом. Множественные сравнения выборок для отдельных при-

**Таблица 1.** Частоты встречаемости фенотипических признаков черепа в импактной и двух контрольных популяциях красной полевки (материал объединен за 1992 - 1993 гг.)

Номер признака	Контроль-1		Контроль-2		Импактная		Множественный G-критерий
	K/N	%	K/N	%	K/N	%	
1	4/231	1.7	1/78	1.3	4/171	2.3	
2	43/116	37.1	16/39	41.0	22/84	26.2	
3	10/229	4.4	0/75	0	11/171	6.4	*
4	1/221	0.5	0/74	0	0/169	0	
5	8/221	3.6	0/74	0	3/169	1.8	
6	36/218	16.5	18/74	24.3	20/170	11.8	
7	25/220	11.4	6/73	8.2	11/170	6.5	
8	40/230	17.4	14/76	18.4	37/168	22.0	
9	70/218	32.1	23/74	31.1	45/166	27.1	
10	56/218	25.7	15/74	20.3	43/164	26.2	
11	48/218	22.0	12/73	16.4	20/164	12.2	*
12	27/219	12.3	11/74	14.9	46/164	28.0	***
13	22/231	9.5	13/78	16.7	47/172	27.3	***
14	46/231	19.9	14/78	17.9	15/172	8.7	**
15	101/231	43.9	30/78	38.5	53/172	30.8	*
16	3/113	3.0	0/37	0	12/85	14.1	**
17	14/224	6.3	7/74	9.5	21/168	12.5	
18	137/220	62.3	43/73	58.9	124/169	73.4	*
19	15/221	6.8	11/70	15.7	16/170	9.4	
20	28/221	12.7	9/72	12.5	47/170	27.6	***
21	5/220	2.3	2/72	2.8	1/170	0.6	
22	11/220	5.0	9/72	12.5	12/170	7.1	
23	3/220	1.4	1/73	1.4	8/170	4.7	
24	90/222	40.5	14/72	19.4	70/170	41.2	**
25	20/232	8.6	6/77	7.8	13/169	7.7	
26	61/231	26.4	24/77	31.2	30/168	17.9	*
27	27/232	11.6	11/77	14.3	28/169	16.6	
28	42/232	18.1	9/77	11.7	17/169	10.1	

Примечание. Различия статистически достоверны: \* –  $p < 0.05$ ; \*\* –  $p < 0.01$ ; \*\*\* –  $p < 0.001$ ; K – число сторон, на которых встречен фен, N – число изученных сторон.

знаков проведены с помощью G-критерия (Sokal, Rohlf, 1981).

Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками и их стандартные отклонения (*MSD*) рассчитывали по формуле Смита (Sjøvold, 1977). Различия статистически значимы на уровне  $p < 0.05$  при  $MMD > 2MSD$ . Меры уникальности (*MU*) для каждой выборки подсчитывали как сумму *MMD* со всеми другими (Веппу, 1964).

Средний популяционный индекс флуктуирующей асимметрии  $FA_{nm}$  рассчитывали как среднюю долю билатеральных асимметричных проявлений фена на признак у разных особей (см., например, Markowski, 1993). Значимость различий между

выборками по этому индексу оценивали с помощью метода непараметрической статистики Краскала–Уоллиса, который аналогичен однофакторному дисперсионному анализу.

При оценке внутривидового фенетического разнообразия использовали показатель  $\mu$  – среднее число вариаций признака в данной выборке (Животовский, 1991).

Статистическая обработка проведена с помощью пакетов прикладных программ ECOSTAT и PHEN (Version 3.0), которые были разработаны О.А. Жигальским, А.Г. Васильевым и О.А. Лукьяновым в ИЭРиЖ УрО РАН, а также NTSYS-рс (Version 1.4) (Rohlf, 1988).

Авторы благодарны Э.А. Гилевой, В.С. Безелю и Э.А. Тарахтий за предоставленные материалы и советы, а также благодарят коллег О.А. Лукьянова, Н.Г. Евдокимова, К.И. Бердюгина, Л.П. Шарову, В.П. Позмогову, С.В. Мухачеву, Т.Н. Суркову, Т.Л. Кардонину, М.А. Васильева за помощь при сборе материала в зоне ВУРС.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ показал, что с полом связаны признаки 10 (мышцелковое отверстие) и 17 (замкнутый задний край неба), что, возможно, носит случайный характер, так как составляет лишь 7% признаков. Соотношение полов в выборках приблизительно равно, поэтому было принято решение не исключать эти признаки из дальнейшего анализа и пренебречь их слабым влиянием на конечный результат сравнения. Связь встречаемости признаков с возрастом оценена при сравнении животных двух возрастных групп: сеголеток (*subadultus* + *adultus*) и перезимовавших особей (*senex*). Проявились значимые возрастные различия по 5 признакам: 8, 11, 12, 15, 17, что не позволяет объединить группы сеголеток и зимовавших, поэтому в дальнейшем эти возрастные группы анализируются как отдельные выборки. Основные сравнения проведены на группе сеголеток. Значимых корреляций неметрических признаков с размерами (длиной тела) ни в группе сеголеток, ни в группе зимовавших не обнаружено. Отсутствуют значимые различия по встречаемости признаков на левой и правой сторонах.

Вычисление коэффициентов ранговой корреляции Спирмена между всеми парами неметрических признаков было проведено на группе сеголеток. Число слабых, но статистически значимых корреляций не превысило уровня случайных 5% и составило 4.2%. По этой причине ни один из признаков не был исключен из дальнейшего анализа.

Для оценки величины возможного смещения фенетических оценок в разные по климатическим и фенологическим характеристикам годы проведено сравнение частот встречаемости фенотипов между выборками 1992 и 1993 гг. отдельно в импактной и контрольной (окрестности д. Пирогово) популяциях. Межгодовые различия статистически значимо проявились лишь по одному признаку в контрольной популяции и по двум другим – в импактной. Хронографическое смещение частот встречаемости невелико и носит, по-видимому, случайный характер. Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками разных лет в импактной и контрольной популяциях крайне малы и статистически недостоверны (соответственно  $0.0097 \pm 0.0083$  и  $-0.0050 \pm 0.0070$ ). Это позволяет объединить одноименные выборки разных лет и проводить все основные расчеты по объединенному материалу (табл. 1).

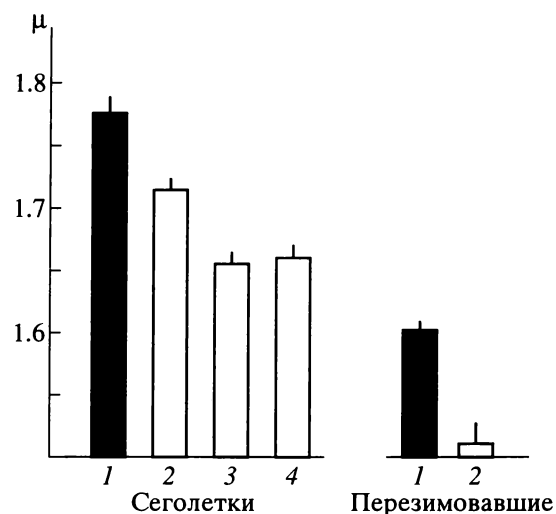


Рис. 3. Уровни "фенетического разнообразия"  $\mu$  у сеголеток красной полевки в импактной и контрольных популяциях:

1 – ВУРС, оз. Тыгиш; 2 – 4 – контроль: 2 – Пирогово; 3 – Б. Грязнуха; 4 – Висимский заповедник.

В импактной популяции обнаружены характерные окнообразные выпадения фрагмента нёбной кости, а также большое отверстие в теменной кости, которые связаны с замедлением процесса окостенения черепа. Аналогичные эффекты отмечались другими авторами при повышенном содержании  $^{90}\text{Sr}$  в скелете животных (Ильенко, Крапивко, 1989). Единичные случаи выпадения фрагмента нёбной кости были обнаружены и в контрольной популяции в окрестностях д. Пирогово в 1993 г.

Множественное сравнение, проведенное на основе *G*-критерия, выявило статистически значимые различия между тремя сравниваемыми выборками в частотах встречаемости 11 фенотипов (см. табл. 1).

Следующий аспект исследования был связан с оценкой уровня внутривидового "фенетического" разнообразия, основанной на показателе  $\mu$ . На рис. 3 приведены отдельно для сеголеток и перезимовавших значения показателя  $\mu$ , характеризующего среднее число фенотипов на признак, в четырех сравниваемых популяциях. Сходные результаты были обнаружены в обеих возрастных группах. Величина "фенетического" разнообразия и у сеголеток, и у перезимовавших животных в импактной популяции достоверно выше, чем во всех контрольных популяциях, включая дополнительную выборку из Висимского заповедника.

Для оценки предполагаемого эффекта эпигенетического уклонения импактной популяции от контрольных были вычислены фенетические дистанции (*MMD*) и мера уникальности (*MU*) по-

**Таблица 2.** Матрицы фенетических дистанций (*MMD*) между импактной и двумя контрольными популяциями красной полевки в различные годы

Популяция	Год	Контроль-1	Контроль-2	Импактная	<i>MU</i>
Контроль-1	1992	–	0.012*	0.037	0.049
Контроль-2		0.009	–	0.036	0.048
Импактная		0.006	0.011	–	0.073
Контроль-1	1993	–	0.003*	0.055	0.058
Контроль-2		0.015	–	0.056	0.059
Импактная		0.010	0.012	–	0.111
Контроль-1	1992 - 1993	–	0.009*	0.040	0.049
Контроль-2		0.005	–	0.045	0.054
Импактная		0.003	0.006	–	0.085

Примечание. Верхние треугольные матрицы содержат фенетические дистанции (*MMD*), а нижние – значения стандартных отклонений (*MSD*) для каждой *MMD*; *MU* – меры фенетической уникальности: суммы *MMD*, приходящиеся на одну выборку (по Berry, 1964), приведены в последней колонке таблицы; \* – различия статистически недостоверны.

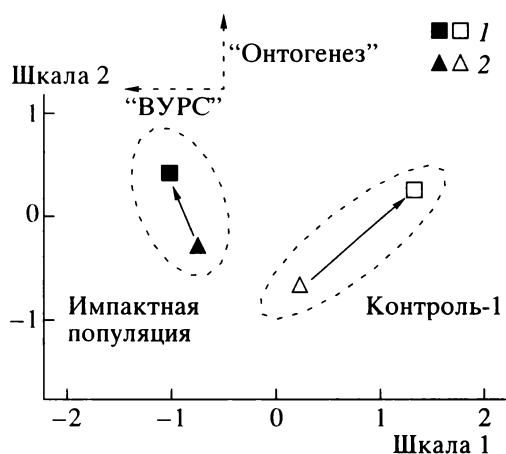
пуляций в разные годы сравнения (табл. 2). Хорошо видно, что и в 1992 г., и в 1993 г. контрольные группировки сходны друг с другом, а различия между ними статистически недостоверны. Напротив, импактная выборка почти в равной мере уклоняется в фенетическом отношении от обеих контрольных, причем эти различия в обоих случаях статистически достоверны ( $p < 0.05$ ). Объединенный материал двух лет показывает практически ту же самую картину межвыборочных отношений. Значение мер уникальности (*MU*) выборок из импактной популяции (оз. Тыгиш) во всех трех рассмотренных случаях почти в два раза выше, чем в контрольных. Эти различия устойчиво сохраняются в оба года сравнения.

Величина *MMD* между зимовавшими зверьками из импактной и первой контрольной популя-

ций составила  $0.1232 \pm 0.0103$ , тогда как различия между сеголетками из этих популяций были в 3 раза меньше ( $0.0400 \pm 0.0031$ ). К сожалению, выборка зимовавших из Б. Грязнухи (контроль-2) оказалась крайне мала и не была использована в сравнении.

Фенетические дистанции (*MMD*) между этими возрастными группами из двух популяций были проанализированы методом многомерного неметрического шкалирования Краскела (Kruskal, 1964). Многомерное шкалирование выполнено с помощью статистической программы NTSYS (Rohlf, 1988). В конечном итоге были получены координаты исходных выборок в двухмерном пространстве (рис. 4). Хорошо видно, что вдоль первой оси проявились межпопуляционные различия, а вдоль второй – возрастные. Направление возрастных изменений в обеих популяциях не одинаково. Больше выражены возрастные изменения в контрольной популяции. В импактной популяции между сеголетками и зимовавшими различия выражены значительно меньше. Можно предполагать, что трехкратное усиление межпопуляционных различий у зимовавших зверьков по сравнению с сеголетками, а также разное направление “онтогенетических” изменений в этих популяциях по частотам неметрических признаков отражают эпигенетические преобразования в импактной популяции, длительно обитающей в зоне ВУРС.

Оценку среднего индекса флуктуирующей асимметрии ( $FA_{nm}$ ) для неметрических признаков как средней популяционной доли асимметричных билатеральных композиций фенотипов на признак проводили отдельно у сеголеток и зимовавших в трех сравниваемых популяциях по материалам 1992 г. (табл. 3). С помощью теста Краскела–Уоллиса установлено, что различия между этими группами статистически достоверны ( $p < 0.01$ ). Относительно большие значения  $FA_{nm}$  выявлены



**Рис. 4.** Фенетические отношения между выборками сеголеток (1) и перезимовавших животных (2) из контрольной и импактной популяций. Ординация проведена с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального “стресса” Краскела (Kruskal, 1964).

**Таблица 3.** Средние индексы флуктуирующей асимметрии ( $FA_{nm}$ ) неметрических признаков (средняя доля асимметрично проявляющихся признаков на особь) в двух возрастных группах (сеголетки и перезимовавшие) в импактной и двух контрольных популяциях красной полевки (1992 г.)

Возрастная группа	Популяции			
	Контроль-1	Контроль-2	Импактная	Объединенная
Сеголетки	$n = 37$ $22.0 \pm 1.0$	$n = 18$ $20.3 \pm 2.0$	$n = 23$ $20.6 \pm 1.5$	$n = 78$ $21.17 \pm 0.77$
Перезимовавшие	$n = 28$ $16.0 \pm 1.6$	$n = 4$ $14.5 \pm 3.0$	$n = 22$ $15.0 \pm 1.7$	$n = 54$ $15.44 \pm 1.09$
Значимость различий между возрастными группами	$p < 0.01$	$ns$	$p < 0.05$	$p < 0.001$

Примечание: *ns* – различия статистически недостоверны.

у всех групп сеголеток по сравнению с перезимовавшими. Различия по индексам  $FA_{nm}$  между выборками из разных популяций при сравнении в пределах одного возраста статистически незначимы.

Таким образом, проведенный в течение двух лет фенетический мониторинг популяций красной полевки на территориях Свердловской области, затронутых ВУРС, выявил более высокое фенетическое разнообразие зверьков, обитающих на импактной территории (окр. оз. Тыгиш), что сопровождалось устойчивым достоверным повышением в этой группировке доли мелких морфогенетических aberrаций (фенов) при формировании черепа. Все сравниваемые популяции локализованы примерно на одинаковом удалении друг от друга (около 25 км), поэтому априори их фенетические дистанции при попарном сравнении должны были бы совпадать по уровню. Однако и в 1992 г., и в 1993 г. фенетические дистанции между двумя контрольными (д. Пирогово и д. Б. Грязнуха) выборками по частотам фенов оказались крайне малы и статистически недостоверны, а выборка из импактной популяции (окр. оз. Тыгиш) статистически значимо уклонялась от них. Это отклонение устойчиво повторялось в разные годы. Можно предполагать, что оно является следствием хронического влияния малых доз радиации на территории ВУРС на процесс индивидуального развития красной полевки, результатом которого могло быть накопление мелких генетических aberrаций и мутаций, приводящих к повышенной концентрации фенотипических уродств в зоне ВУРС. Устойчивое сохранение фенетических уклонений животных из зоны ВУРС в разные по экологическим условиям годы указывает на их генетическую природу. Сравнение показало, что уровень  $MMD$  между контрольной и импактной выборками зимовавших животных из этих популяций в три раза больше, чем между сеголетками. Уровень различий между зимовавшими животными в данном случае сопоставим с

уровнем существенных межпопуляционных различий (Васильев, 1984).

Примечательно, что индексы  $FA_{nm}$  у сеголеток выше, чем у зимовавших, однако в пределах каждого возраста межпопуляционные различия по этим индексам не выражены. С возрастом, по-видимому, происходит отбор животных, проявляющих признаки на обеих сторонах тела более симметрично, и во всех популяциях отсеиваются особи с высоким уровнем флуктуирующей асимметрии ( $FA$ ). То, что в импактной популяции наблюдаются такие же эффекты, что и в контрольных, а сама она не отличается от них по индексу  $FA$  и “ведет себя” как “нормальная”, может косвенно свидетельствовать о том, что процесс развития в ней уже нормализовался. Возможно, что адаптация у животных из данной популяции к низким дозам радиации уже возникла. Появление новых черт развития в импактной популяции подтверждается локальным повышением фенетического разнообразия и устойчиво высокими  $MMD$  между импактной и контрольными популяциями по сравнению с различиями между контрольными. Так как в наши дни уровни радиоактивного загрязнения на изучаемой территории относительно невелики, то наблюдаемые специфические черты импактной популяции в зоне ВУРС могут рассматриваться как результаты отдаленных последствий Кыштымской аварии, имеющие аккумулятивную природу.

Таким образом, полученные данные согласуются с многолетними материалами А.И. Ильенко и Т.П. Крапивко (1993) по более загрязненной радионуклидами южной части ВУРС. Можно согласиться с их выводом о том, что из поколения в поколение в этих условиях возрастает радиорезистентность популяции, которая сопровождается изменениями генотипического состава популяции. Проведенный нами анализ дает основания считать, что в импактной популяции уже возникли устойчивые генетические изменения в организации развития, а сам процесс развития близок к нормальному протеканию в новом эпигенетичес-

ком русле. Можно предположить, что это одновременно обусловлено двумя факторами: а) хроническим влиянием малых доз радиации на процесс индивидуального развития красной полевки и накоплением в популяции мелких генетических aberrаций, приводящих к проявлению повышенной концентрации фенотипических уродств в зоне ВУРС; б) отбором наиболее резистентных к воздействию малых доз радиации производителей, сопровождающимся выработкой адаптивных генетических преобразований процесса развития. Дальнейший мониторинг может показать, усиливается ли уровень своеобразия импактной популяции или она за 100 поколений, прошедших после аварии, уже достигла нового устойчивого адаптивного состояния.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г. Изоляция расстоянием и дифференциация популяций // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. С. 164 - 176.
- Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. Популяционно-феногенетический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.
- Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отд. Международного Фонда "Биотест", 1993. 68 с.
- Ильенко А.И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука, 1974. 168 с.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. М.: Наука, 1989. 223 с.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих – стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 171 - 180.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Юшков П.И., Трапезников А.В., Молчанова И.В. и др. Радиоэкологические исследования прибрежной зоны водосбора озер на территории ВУРСа Свердловской области // Реализация Государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона. Екатеринбург, 1993. С. 9 - 10.
- Яблоков А.В. Популяционная биология. М.: Высшая школа, 1987. 303 с.
- Berry R.J. The evolution an island population of the house mouse // Evolution. 1964. V. 18. P. 468 - 483.
- Grüneberg H. Genetical research in an area of high natural radioactivity in South India // Nature. 1964. V. 204. № 4955. P. 222 - 224.
- Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using non-metric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61. P. 436 - 448.
- Kruskal J.B. Non-metric multidimensional scaling; a numerical method // Psychometrika. 1964. V. 29. P. 115 - 129.
- Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations // Acta theriol. 1993. V. 38. Suppl. 2. P. 19 - 31.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391 - 421.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. P. 361 - 364.
- Rohlf F.J. NTSYS-pc; numerical taxonomy and system of multivariate statistical analysis programs (Version. 1.40/440). Appl. Biostat. Inc., Dep. of Ecology and Evolution State Univ. of New York. New York: Exeter Publishing LTD. 1988. 34 p.
- Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smiths Mean Measure of Divergence. Ossa, 1977. № 4. Suppl. 1. P. 1 - 133.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research // 2nd ed. New York: Freeman W.H., 1981. 859 p.
- Tupikova N.V., Sidorova G.A., Kanovalova E.A. A method of age determination in *Clethrionomys* // Acta theriol. 1978. V. 13. P. 99 - 115.