

ГНИПКИИ
АТОМЭНЕРГОПРОЕКТ
НИОЭАС

ЭКОЛОГИЯ
РЕГИОНОВ
АТОМНЫХ
СТАНЦИЙ

МОСКВА
1996

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ПРОЕКТНО-КОНСТРУКТОРСКИЙ И
ИЗЫСКАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ
АТОМЭНЕРГОПРОЕКТ

НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ОТДЕЛ
ЭКОЛОГИИ
АТОМНЫХ
СТАНЦИЙ

ЭРАС-5

ЭКОЛОГИЯ РЕГИОНОВ АТОМНЫХ СТАНЦИЙ

Сборник статей
Выпуск 5

Под общей редакцией
док. тех.наук, профессора
Ю.А.Егорова

Москва 1996

Редакционная коллегия: В.А.Васильев, В.Ф.Демин, Ю.А.Егоров,
А.Г.Емельянов, В.Ф.Кириллов, В.В.Кобаев, В.Н.Погребняк,
И.Н.Рябов, Н.И.Санжарова, Ф.А.Тихомиров, Л.С.Эрнестова

Экология регионов атомных станций (ЭРАС-5)/

Под общ. ред. Ю.А.Егорова. Сб. статей. Вып.5. - М. : АЭП, 1996.
330 стр., 101 табл., 104 рис.

Представлены работы, продолжающие серию статей об экологической безопасности Курской АЭС, начатую в предыдущем выпуске сборника. Приведены материалы о радиоактивном загрязнении экосистемы водоема-охладителя, содержания в его донных отложениях тяжелых металлов. Включены статьи, содержащие материал о методах расчета и радиационных нагрузках на синузии крон критического экоучастка в регионе Курской АЭС, результаты ретроспективного многомерного анализа состояния экосистемы водоема-охладителя. Приведена информация для использования при обосновании экологической безопасности Кольской АЭС, результаты расчетных исследований водообеспеченности Калининской АЭС и др. работы, в частности, данные исследований популяций красной полевки на "Каштымском следе", полей радиоактивного загрязнения европейской части СССР в 1986 г.

Часть работ посвящена общеметодическим вопросам экологической безопасности АС.

Для специалистов в области экологической безопасности и охраны окружающей среды АС, экологов и радиоэкологов, а также для общественности, обеспокоенной состоянием природного окружения, условиями жизни населения.

ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ КРАСНОЙ ПОЛЕВКИ (*CLETHRIONOMYS RUTILUS PALL*) В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА *)

В.Н.Большаков, А.Г.Васильев, И.А.Васильева

Институт экологии растений и животных УрО РАН

1. ВВЕДЕНИЕ

Среди наиболее актуальных экологических проблем после аварии на Чернобыльской АЭС следует особо выделить проблему изучения генетических и морфогенетических последствий загрязнения экосистем радионуклидами. Известно, что крупная радиационная авария произошла в 1957 г на Южном Урале (г. Кыштым), где в результате аварийного выброса (до 2 млн. Ки) образовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). Исследования, проведенные в этих районах, показали, что в настоящее время уровень радиоактивного загрязнения территории на северной оконечности ВУРС в Свердловской области невелик, но в наиболее загрязненной части, расположенной по оси следа, плотность загрязнения ^{137}Cs в 1,7-3,2, а ^{90}Sr в 7-40 раз выше, чем в контроле [1]. Площадь поврежденных лесов в зоне кыштымской аварии примерно в 2,5 раза больше, чем в районе чернобыльской аварии [2].

В 1992 и 1993 гг. исследовали популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall. 1 779), которые обитали на территории ВУРС в Свердловской обл. в зонах с разной степенью радиоактивного загрязнения в течение по крайней мере 100 поколений с момента аварии. Выбор модельного вида для проведения наблюдений 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, а сам вид считается радиофором [3]. В качестве фактора воздействия предполагалось хроническое облучение животных малыми дозами. В пробах костно-мышечной ткани красных полевок из загрязненной зоны суммарная β -активность в 1992 г составила примерно 6000, а в контроле 1100-2250 Бк/кг золы.

Известно, что при высоких концентрациях ^{90}Sr в скелете животных унетается процесс окостенения хрящевых тканей вплоть до

*) Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проектов 93-04-6720, 94-04-12862, 93-03-7888, а также грантов ЭБР 3.4.5. и 1.4.7.

возникновения стронциевого рахита [3-4]. Такие нарушения могут проявиться в виде различного рода деформаций скелета грызунов, выпадений фрагментов костей (особенно покровных) у животных, обитающих на загрязненной радиоактивными продуктами территории, а также отразиться на встречаемости фенотипических признаков скелета. Анализ крупных и мелких морфологических aberrаций (фенотипических признаков) скелета часто используется при исследовании влияния различных факторов среды на индивидуальное развитие организмов в популяциях, включая радиоактивное загрязнение территории [4-9 и др.].

Представление о генетической природе пороговых вариаций (фенотипических признаков) скелета хорошо разработано [7,10] и положено в основу изучения генетических различий между лабораторными линиями мышей. Установлено [11], что природа пороговых неметрических признаков скелета млекопитающих в генетическом плане представляет собой результат плейотропного эффекта слабо различающихся нормальных аллелей (изоаллелей) генов с большой функцией, а не результат действия особого класса "полигенов" со слабым эффектом. Этот метод пригоден и при косвенной оценке генетической дифференциации природных популяций грызунов [10]. Поэтому при индикации экологического состояния популяций могут быть применены методы, основанные на определении встречаемости различных фенотипических признаков нарушения морфогенеза, а также оценке стабильности индивидуального развития по проявлениям флукутирующей асимметрии билатеральных структур [12]. Исходя из данных [3] 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 поэтому состояла в поиске возможных отдаленных последствий влияния слабого хронического облучения на протекание морфогенеза животных, обитающих на загрязненной радионуклидами территории, на основе анализа неметрических признаков, который допускает возможность генетической интерпретации различий. Одновременно делалась попытка проверить гипотезу о том, что эпигенетические нарушения в популяции аккумулируются при хроническом воздействии малых доз радиации.

2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на Среднем Урале вблизи г. Каменск - Уральский в Свердловской обл. Площадки отлова грызунов расположены в сходных климатических и биотопических условиях на почти равном взаимном удалении друг от друга (от 22 до 30 км). Все точки сбора

материала в разные годы строго совпадают; это позволяет надежно сравнивать аллохронные результаты между собой. Для стандартизации местообитаний в качестве основного биотопа выбраны участки березово-осинового разнотравно-злакового леса (рис. 1).



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

Изучены три участка: 1 - окрестности оз. Тыгиш внутри границ ВУРС с исходным уровнем радиоактивного загрязнения около 5 Ки/км^2 . ("импактная" популяция на осевой части ВУРС), 2 - окрестности д. Пирогово (контроль-1) и 3 - окрестности села Большая Грязнуха (контроль-2) - два контрольных участка вблизи ВУРС с исходными уровнями загрязнения около $0,1 \text{ Ки/км}^2$. Изучали также животных из дополнительного контрольного участка в Висимском заповеднике (150 км от зоны ВУРС). Последняя выборка представляет собой коллекцию черепов красных полевок, которые были отловлены К.И.Бердугиным в 1977 году. В целом изучено 262 экземпляра полевок, отловленных в летние сезоны 1992-93 гг.

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

Основной фенетический анализ проведен на серии из 241 черепа полевок в возрасте от 1,5 до 5 месяцев. Фены неметрических признаков черепа могут рассматриваться как морфогенетические аберрации. Всего было выявлено и изучено 28 различных (уни- и билатеральных) фенов черепных неметрических признаков. Некоторые признаки были описаны ранее [13], а многие другие, которые обнаружены впервые, гомологичны уже описанным нами и другими авторами для других видов грызунов. Полный перечень неметрических признаков приведен в Списке (табл. 1), а их расположение показано на рис. 2. Нумерация фенов неметрических признаков, приведенная на рисунке, идентична таковой в таблицах и списке вариаций признаков.

Таблица 1. Список фенов черепных неметрических признаков красной полевки
(* - не билатеральные признаки)

Номер	Признак и его морфологическое выражение
1.	Удвоенное foramen praeorbitale
*2.	Fora acuminata os nasale - абсоральный край носовых костей заострен
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 мышечкового 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
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

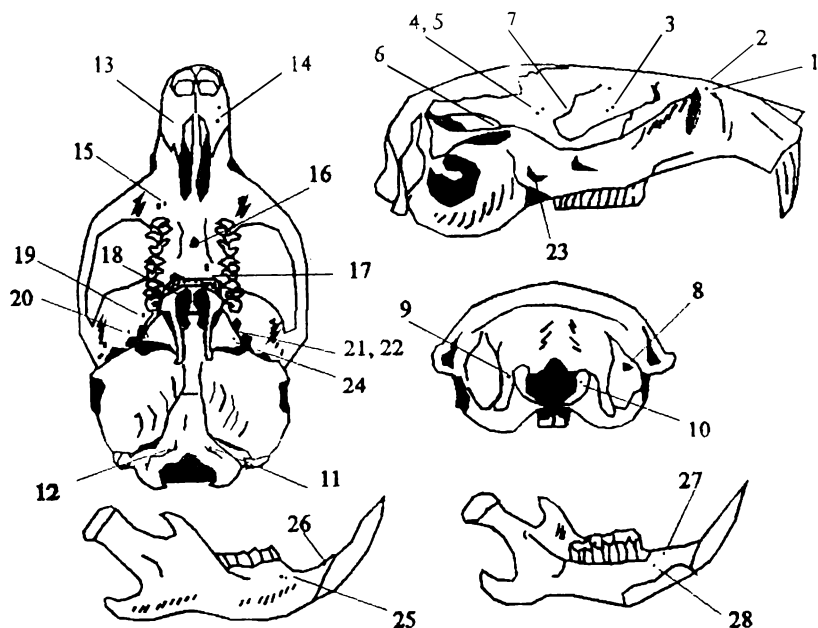


Рис. 2. Схема расположения фенотипических признаков на черепе красной полевки.
1-28 - номера признаков (см. табл.1)

Фены подсчитывали на левой и правой сторонах черепа отдельно как "наличие" или "отсутствие", а частоты их встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон [14]. Вычисляли коэффициенты корреляции Спирмена между признаками, а также оценивали связь проявления фенов с полом, возрастом и размерами тела. Множественные сравнения выборок для отдельных признаков проведены с помощью G-критерия.

Фенетические дистанции (MMD) между выборками и их стандартные отклонения (MSD) рассчитывали по формуле Смита. Различия статистически значимы на уровне $p < 0,05$ при $MMD > 2MSD$. Меры уникальности (MU) для каждой выборки подсчитывали как сумму MMD со всеми другими. Рассчитывали средний популяционный индекс флуктуирующей асимметрии FA как среднюю долю билатеральных

асимметричных проявлений фена на признак у разных особей [15]. Значимость различий между выборками по этому индексу оценивали с помощью метода непараметрической статистики Краскела-Уоллиса.

При оценке внутрипопуляционного фенетического разнообразия использовали показатель M - среднее число вариаций признака в данной выборке [16], позволяющий оценить степень разнообразия неметрических признаков.

Статистическую обработку проводили с помощью пакетов прикладных программ ECOSTAT (Version 1.0) и PHEN (Version 3.0), которые были разработаны О.А.Жигальским, А.Г.Васильевым и О.А.Лукияновым в Институте экологии растений и животных УрО РАН, а также NTSYS-рс (Version 1.40) [17].

Авторы благодарны Э.А.Гилевой, В.С.Безелю и Э.А.Тарахтий за предоставленные материалы и советы, а также коллегам О.А.Лукиянову, Н.Г.Евдокимову, К.И.Бердугину, Л.П.Шарову, В.П.Позмогову, С.В.Мухачеву, Т.Н.Суркову, М.А.Васильеву, Т.Л.Кардонину за помощь при сборе материала в зоне ВУРС.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. Фенетический анализ модельных популяций в зоне ВУРС.

Предварительная выбраковка фенов, связанных с полом, возрастом и друг с другом позволяет избежать наиболее вероятных смещений фенетических оценок. С этой целью проведен предварительный анализ связи встречаемости признаков с полом, возрастом, размерами и друг с другом с последующей выбраковкой признаков, проявивших зависимость от этих факторов. Исключение большей части признаков, связанных с размерами тела позволяет существенно уменьшить средовую компоненту изменчивости. После снятия всех указанных факторов различия между сравниваемыми выборками можно рассматривать как в значительной степени обусловленные генетическими причинами.

Результаты анализа связи встречаемости признаков с полом и возрастом приведены в табл. 2. С полом, возможно, связаны признаки 10 (мышцелковое отверстие) и 17 (замкнутый задний край неба), однако не исключена случайная корреляция, т.к. значимо ($p < 0,05$) коррелируют с полом лишь 7% признаков. Так как соотношение полов в выборках приблизительно равно, то исключать эти признаки из дальнейшего анализа не стали. Связь встречаемости признаков с возрастом оценена при сравнении животных двух возрастных групп: сеголетки (subadultus + adultus) и перезимовавшие особи (senex). Проявились значимые возрастные различия по 5 признакам (табл. 2), что не позволяет объединить группы сеголеток и зимовавших, поэтому в дальнейшем эти возрастные группы должны анализироваться 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 было обнаружено. Не обнаружено значимых различий по встречаемости признаков на левой и правой сторонах, т.е. направленной асимметрии.

Таблица 2. Оценка связи неметрических признаков с полом и возрастом (G-критерий) (Уровни значимости различий: * - $p < 0.05$, ** - $p < 0.01$, *** - $p < 0.001$)

Номер	Пол	Возраст	Номер	Пол	Возраст
1	-	-	15	-	***
2	-	-	16	-	
3	-	-	17	*	*
4	-	-	18		
5	-	-	19		
6	-	-	20		
7	-	-	21		
8	-	***	22		
9	-	-	23		
10	*	-	24		
11	-	**	25		
12	-	**	26		
13	-	-	27		
14	-	-	28		

Вычисление коэффициентов корреляции Спирмена между всеми парами неметрических признаков 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.

В первую очередь важно было оценить, каково возможное смещение фенетических оценок в разные по климатическим и фенологическим характеристикам годы. Для этого проведено сравнение частот встречаемости фенотипов между выборками 1992 и 1993 годов внутри импактной и контрольной (окрестности д. Пирогово) популяций (табл. 3). Видно, что межгодовые различия статистически значимо проявились лишь по одному признаку из 28 в контрольной популяции и по двум другим - в импактной популяции (окр. оз. Тыгиш). Хронографическое смещение частот встречаемости невелико и в основном случайно. Фенетические дистанции (MMD) между выборками разных лет и в импактной, и в контрольной популяциях крайне малы и статистически недостоверны (соответственно $0,0097 + 0,0083$ и $-0,0050 + 0,0070$). Это позволяет при желании объединить одноименные выборки разных лет и проводить все расчеты по объединенному материалу. В материал были дополнительно включены все доступные коллекции, что позволило увеличить объем выборки (табл. 4).

Таблица 3. Частоты встречаемости неметрических признаков черепа в импактной и контрольной (Контроль-1) популяциях в разные годы

№	Контроль-1 (Пирогово)					Импактная популяция (Тыгич)				
	1992		1993		G	1992		1993		G
	K/N	%	K/N	%		K/N	%	K/N	%	
1	8/124	6,5	2/52	3,8	-	4/90	4,4	0/81	0,0	*
2	26/62	41,9	9/26	34,6	-	12/45	26,7	10/39	25,6	
3	7/122	5,7	1/52	1,9	-	6/89	6,7	5/82	6,1	
4	1/118	0,9	0/50	0,0	-	0/90	0,0	0/79	0,0	
5	2/118	1,7	4/50	8,0	-	2/90	2,2	1/79	1,3	
6	15/119	12,6	11/47	23,4	-	9/90	10,0	11/80	13,8	
7	13/118	11,0	5/51	9,8	-	6/90	6,7	5/80	6,3	
8	27/123	22,0	12/51	23,5	-	17/89	19,1	20/79	25,3	
9	42/120	35,0	19/43	44,2	-	24/89	27,0	21/77	27,3	
10	31/118	26,3	11/45	24,4	-	25/89	28,1	18/75	24,0	
11	27/118	22,9	2/44	4,5	**	14/89	15,7	6/75	8,0	*
12	16/119	13,4	6/44	13,6	-	18/89	20,2	26/75	34,7	
13	7/124	5,7	6/52	11,5	-	23/90	25,6	24/82	29,3	
14	27/124	21,8	14/52	26,9	-	10/90	11,1	5/82	6,1	
15	54/124	43,5	25/51	49,0	-	27/90	30,0	26/82	31,7	
16	3/60	5,0	0/26	0,0	-	7/45	15,6	5/40	12,5	
17	3/122	2,5	3/50	6,0	-	13/89	14,6	8/79	10,1	
18	68/120	56,7	28/46	60,9	-	70/89	78,7	54/80	67,5	
19	7/117	6,0	2/50	4,0	-	8/90	8,9	8/80	10,0	
20	21/117	17,9	7/50	14,0	-	26/90	28,9	21/80	26,3	
21	2/117	1,7	0/50	0,0	-	1/90	1,1	0/80	0,0	
22	5/117	4,3	3/50	6,0	-	6/90	6,7	6/80	7,5	
23	5/117	4,3	0/49	0,0	-	4/90	4,4	4/80	5,0	
24	53/119	44,5	23/49	46,9	-	32/90	35,6	38/80	47,5	
25	6/124	4,8	7/52	13,5	-	6/89	6,7	7/80	8,8	
26	31/123	25,2	18/52	34,6	-	19/89	21,3	11/79	13,9	
27	18/124	14,5	7/52	13,5	-	16/89	18,0	12/80	15,0	
28	22/124	17,7	15/52	28,8	-	9/89	10,1	8/80	10,0	

Примечание: G - попарное сравнение на основе G-критерия; * $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$.

K - число сторон, на которых встречен фен, N - число изученных сторон.

В импактной популяции были обнаружены характерные окнообразные выпадения фрагмента небной кости, а также большое отверстие в теменной кости, которые связаны с замедлением процесса окостенения черепа. Аналогичные эффекты отмечались другими авторами при повышенном содержании ^{90}Sr в скелете животных [18]. Однако прямо связать эти нарушения с более высоким содержанием радионуклидов в тканях красных полевок с импактного участка в настоящее время невозможно из-за малочисленности таких аномалий строения. Единичные случаи выпадения фрагмента небной кости были обнаружены и в контрольной популяции в окрестностях д. Пирогово в 1993 г. Подобные

нарушения в строении черепа, но относящиеся к категории мелких фенетических aberrаций встречались значительно чаще (рис. 2): исчезновение или появление дополнительных отверстий для прохождения определенных кровеносных сосудов и нервов, выпадение фрагментов костей или появление дополнительных костных структур и многие другие.

Таблица 4. Частоты встречаемости фен неметрических признаков черепа в импактной и двух контрольных популяциях красной полевки (материал объединен за два года: 1992,1993).

№	Контроль-1		Контроль-2		Импактивная		Множ. G-крит.
	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: Уровни значимости: * - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$. К - число сторон, на которых встречен фен, N число изученных сторон.

Множественное сравнение, проведенное на основе G-критерия, выявило статистически значимые различия между тремя сравниваемыми выборками в частотах встречаемости 11 фен (табл. 4). Для сопоставимости результатов с оценками, полученными ранее для этого и других видов грызунов, сравнение проводили по всему набору признаков, а не по этим 11. Наиболее своеобразной по большому числу признаков оказалась выборка из импактной популяции, в которой значительно

преобладает частота встречаемости дополнительного подязычного отверстия (12), отсутствия боковых предчелюстных отверстий (13), одного из дополнительных отверстий, сопровождающих овальное отверстие (20). Примечательно, что и в 1992 и 1993 годах в этой популяции резко преобладает частота встречаемости выпадения фрагмента небной пластинки (16), о чем уже упоминалось выше. В этой же популяции с существенно меньшей частотой, чем в контрольных, встречаются такие фены, как удвоенное отверстие на вентральной поверхности предчелюстной кости (14) и дополнительное отверстие на резцовой части нижней челюсти в области диастемы (26).

Анализ, проведенный в 1992 г., показал, что средняя доля собственно абберрантных фенов (относительная частота в контрольной выборке ниже 20 % или выше 80%, так как используется альтернативное состояние признака) в этой популяции составила $10,85 \pm 1,0$, а в объединенной выборке контрольных популяций $7,9 \pm 0,6$, т.е. оказалась достоверно ниже в контрольной группе животных ($p < 0,05$). При использовании объединенных материалов 1992 и 1993 гг. этот эффект подтвердился, причем, у обеих контрольных популяций средний уровень абберрантных фенов близок: контроль-1 (Пирогово) - $8,0 \pm 0,5$; контроль-2 (Б.Грязнуха) - $8,25 \pm 0,7$. Так же, как и в 1992 г. он существенно выше оказался в импактной популяции (окрестности оз. Тыгиш) - $11,4 \pm 0,5$.

Достоверно больший средний процент мелких aberrаций в строении черепа в импактной популяции по сравнению с контрольными указывает на общее накопление и проявление мелких уродств в зоне ВУРС. Тем не менее, абсолютные превышения весьма малы и проявляются только на большом материале.

Значения показателя фенетического разнообразия Л.А.Животовского для контрольных и импактной популяций по объединенным данным 1992 и 1993 гг. приведены на рис. 3. Видно, что достоверно больший уровень фенетического разнообразия наблюдается в импактной популяции. В контрольных группировках, включая дополнительную контрольную выборку из Висимского заповедника, уровень фенетического разнообразия достоверно ниже. Однофакторный дисперсионный анализ показал, что при множественном сравнении выборок S-методом Шеффе по этому параметру межгрупповые различия оказываются статистически значимыми ($p < 0,01$), а выборка с импактного участка во всех парах контрастов значимо отличается от контрольных выборок, контрасты между которыми статистически не достоверны. Таким образом, фенетическое разнообразие по спектру мелких aberrаций строения черепа в импактной популяции достоверно выше, чем в контрольных. Обнаруженный факт повышения уровня фенетического разнообразия по мелким aberrациям черепа в импактной группе животных указывает на возможную связь этого явления с хроническим облучением популяции.

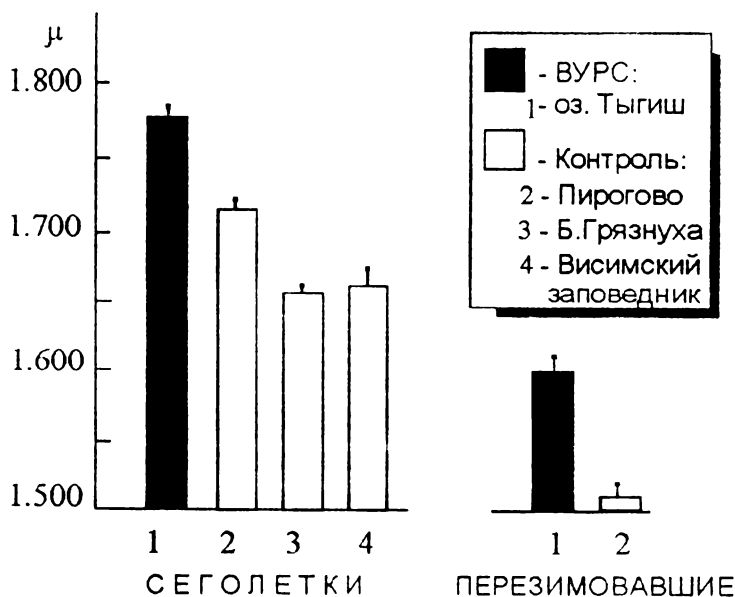


Рис. 3. Уровни "генетического разнообразия" у сеголеток и перезимовавших в импактной и контрольных популяциях красной полевки

Для оценки возможного эффекта эпигенетического уклонения импактной популяции от контрольных вычислены генетические дистанции (MMD) и мера уникальности (MU) популяций в разные годы сравнения (табл. 5). Видно, что и в 1992 и в 1993 гг. контрольные группировки сходны друг с другом и различия между ними статистически недостоверны. Напротив, импактная выборка почти в равной мере отличается в генетическом отношении от обеих контрольных, причем эти различия статистически достоверны ($p < 0,05$) в обоих случаях. Объединенный материал двух лет показывает практически ту же картину межвыборочных отношений.

Важно отметить, что 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. Таким образом, сравнение контрольных выборок, взятых за пределами ВУРС, с импактной выборкой

выявило ее устойчивое однонаправленное отклонение по частотам фенотипических признаков черепа, которое не зависит от условий и фенологии года. Это указывает на генетическую природу обнаруженных различий.

Таблица 5. Матрицы фенетических дистанций (MMD) между импактной и двумя контрольными популяциями красной полевки в различные годы

Популяция	Год	Контроль-1	Контроль-2	Импактная	MU
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
Расчет по всем признакам:					
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
расчет только по 11 статистически значимо различающимся признакам:					
Контроль-1	1992-1993	-	0.021	0.087	0.108
Контроль-2	-	0.009	-	0.105	0.126
Импактная	-	0.005	0.009	-	0.192

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 13], приведены в последней колонке таблицы. * - различия статистически недостоверны.

Представляло интерес сравнить уровень MMD между контрольной и импактной популяциями не только у сеголеток, но и у перезимовавших животных. К сожалению выборка перезимовавших из Б.Грязнухи (контроль-2) оказалась крайне мала и не была использована в сравнении. MMD между зимовавшими зверьками из импактной и первой контрольной популяции составила $0,1232 \pm 0,01$, тогда как различия между сеголетками из этих популяций были в 3 раза меньше: $0,040 \pm 0,003$.

Хорошо известно, что дистанции в матрице MMD не удовлетворяют некоторым аксиомам метрики (в частности, правилу треугольника). Поэтому при ординации выборок необходимо "выравнивать" матрицы фенетических дистанций с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального "стресса" Краскала. Процедуры многомерного неметрического шкалирования и кластерного анализа (метод ближайшего соседа) выполнены с помощью статистического пакета NTSYS-рс. Были получены координаты исходных выборок в двумерном

пространстве (рис. 4). Видно, что вдоль первой оси проявились межпопуляционные различия, а вдоль второй - онтогенетические. Направление и размах онтогенетических изменений в обеих популяциях не совпадают. Таким образом, есть основания полагать, что 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.

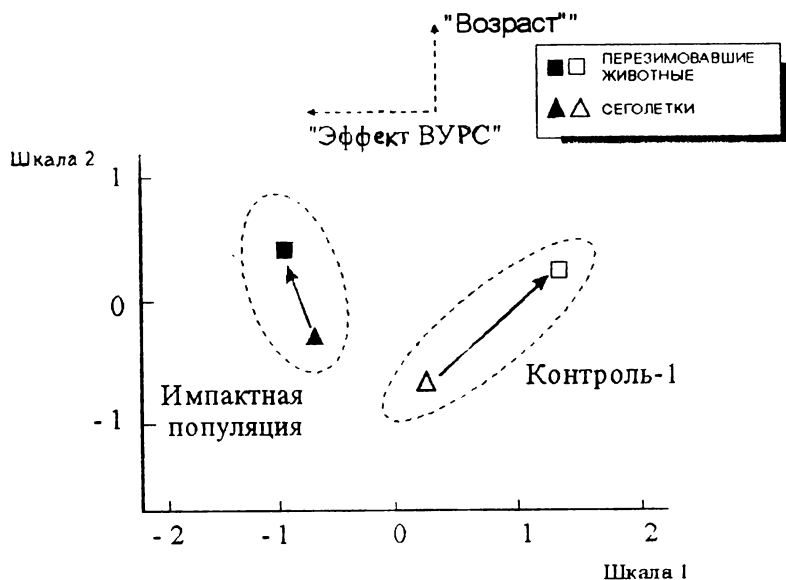


Рис. 4. Фенетические отношения между выборками сеголеток (С) и перезимовавших животных (П) из контрольной и импактной популяций. Ординация проведена с помощью многомерного неметрического шкалирования методом минимального "стресса" Краскала. Импактная популяция: 1 - С, 2 - П. Контрольная популяция (контроль-1): 3 - С, 4 - П

3.2. Анализ флуктуирующей асимметрии. Флуктуирующая асимметрия (FA) как независимое и неодинаковое проявление билатеральных признаков (количественных и качественных) на разных сторонах тела рассматривается как обобщенная эпигенетическая мера стресса развития

[18], которая позволяет оценить стабильность развития в группе особей и используется в популяционном биомониторинге [6,8,9]. FA позволяет оценить стабильность развития у различных функциональных групп животных в природных популяциях, выявить индивидуальные уровни FA и сравнить стабильность развития животных из популяций, обитающих в разных условиях [12].

Оценку среднего индекса флуктуирующей асимметрии (FAnm) для неметрических признаков как средней популяционной доли асимметричных билатеральных композиций фенов на признак проводили отдельно у сеголеток и перезимовавших животных в трех сравниваемых популяциях (табл. 6). С помощью теста Краскела-Уоллиса было установлено, что различия между этими группами значимы ($p < 0,01$). Наибольшие значения FAnm были выявлены у всех групп сеголеток. Однако, было обнаружено, что различия по индексам FAnm между выборками из разных популяций при сравнении только одного возраста статистически не значимы, как при сравнении групп сеголеток, так и при сравнении групп перезимовавших. Относительно более высокий уровень FAnm у сеголеток может указывать на меньший уровень стабильности развития у животных этой возрастной группы во всех популяциях по сравнению с группой перезимовавших животных. С возрастом, по-видимому, происходит отбор животных, проявляющих признаки на обеих сторонах тела симметрично. Снижение уровня FA у старых животных по сравнению с молодыми отмечалось и другими авторами на других видах [6,19].

Таблица 6. Средние индексы флуктуирующей асимметрии (FAnm) неметрических признаков (средняя доля асимметрично проявляющихся признаков на особь) в двух возрастных группах (сеголетки и перезимовавшие) в импактной и двух контрольных популяциях красной полевки (данные 1992 г)

Возрастная группа	Контроль-1	Контроль-2	Импактная	Объединенная
Сеголетки	n = 37	n = 18	n = 23	n = 78
--	22,0+/-1,0	20,3+/-2,0	20,6+/-1,5	21,17+/-0,77
Перезимовавшие	n = 28	n = 4	n = 22	n = 54
--	16,0+/-1,6	14,5+/-3,0	15,0+/-1,7	15,44+/-1,09
--	$p < 0,01$	ns	$p < 0,05$	$p < 0,001$

Примечание: ns - различия статистически недостоверны.

4. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Хорошо известно, что при изучении черных крыс с участков с повышенным естественным уровнем мощности дозы (около 80 мкбэр/ч) не удалось выявить каких либо направленных различий в строении их скелета. Теоретически можно предполагать, что исторически длительное обитание популяции на этой территории (около 600 лет) могло привести к

ее адаптивному генетическому отклонению от исходного состояния. Возможно, поэтому и не выявлено направленных различий между импактными и контрольными популяциями крыс, обитающих в зоне с повышенной естественной мощностью дозы более 1000 поколений. В случае ВУРСа в силу исторически короткого времени его воздействия такая глубокая адаптация может еще не успеть сформироваться. Однако приблизительно 100 поколений, прошедших в популяции красной полевки после кыштымской аварии, вполне достаточно для возникновения некоторых генетических особенностей в организации процесса развития в импактной зоне. Возможно, именно эти новые черты фенотипа и были обнаружены нами в импактной популяции.

Таким образом, двухлетние фенетические наблюдения популяций красной полевки на территориях Свердловской обл., затронутых ВУРС, выявили более высокое фенетическое разнообразие зверьков, обитающих на импактной территории (окр. оз. Тыгиш), что сопровождалось устойчивым достоверным повышением в этой группировке доли мелких морфогенетических аберраций 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 [13]. Однако и в 1992 и в 1993 гг. фенетические дистанции между двумя контрольными выборками по частотам фенотипов оказались крайне малы и статистически недостоверны, а выборка из импактной популяции статистически значимо уклонялась от них. Это отклонение устойчиво повторялось в разные годы и может быть следствием хронического влияния радиоактивного загрязнения на процесс индивидуального развития красной полевки на территории ВУРС. Результатом этого могло быть накопление мелких генетических аберраций, приводящих к повышенной концентрации фенотипических уродств в зоне ВУРС. То, что фенетические отклонения животных, обитающих в зоне ВУРС, устойчиво сохраняются в разные годы и не зависят от особенностей фенологии, указывает на их генетическую природу.

Сравнение зимовавших животных из этих популяций обнаружило более высокий уровень MMD между контрольной и импактной выборками, который в три раза больше, чем между сеголетками. Этот уровень различий между зимовавшими животными сопоставим с ранее полученными оценками MMD при сравнении изолированной в течение 100 лет популяции красной полевки на острове Беринга с исходной популяцией на п-ове Камчатка [20]. Такой же уровень различий наблюдался при сравнении линейных мышей BALB/c с группой нелинейных мышей стадного разведения [21]. Другими словами, этот уровень близок к уровню типичных межпопуляционных различий, которые обусловлены серьезными генетическими преобразованиями.

Примечательно, что индексы FA у сеголеток выше, чем у зимовавших, однако в пределах каждого возраста межпопуляционные различия по этим индексам не выражены. Это может объясняться тем, что во всех популяциях с возрастом отсеиваются особи с высоким уровнем флуктуирующей асимметрии. То, что в импактной популяции наблюдаются такие же эффекты, что и в контрольных, а сама эта популяция не отличается по индексу FA от них и "ведет себя" как "нормальная популяция", может косвенно указывать на то, что процесс развития в этой популяции уже нормализовался в новом русле. Напомним, что при многомерном шкалировании матрицы MMD-дистанций между зимовавшими и сеголетками из контрольной и импактной популяций были обнаружены межпопуляционные различия в направлении онтогенетических (возрастных) изменений частот неметрических признаков. Сам эффект появления новых черт развития в импактной популяции подтверждается локальным повышением фенетического разнообразия и устойчиво высоким уклоном MMD между импактной и контрольными популяциями. по сравнению с различиями между ними.

Таким образом, на наш взгляд, полученные данные согласуются с материалами [3] из более загрязненной радионуклидами кожной части ВУРС. Можно согласиться с их выводом о том, что из поколения в поколение в этих условиях возрастает радиорезистентность популяции, которая должна сопровождаться 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 эпигенетическом русле. Можно предположить, что это одновременно обусловлено двумя факторами: а) хроническим влиянием радиоактивного загрязнения на процесс индивидуального развития красной полевки и накоплением мелких генетических aberrаций, приводящих к проявлению повышенной концентрации фенотипических уродств в зоне ВУРС; б) отбором наиболее резистентных к воздействию слабых доз радиации производителей, сопровождающимся выработкой адаптивных генетических преобразований процесса развития. Дальнейшие наблюдения могут показать, усиливается ли уровень своеобразия импактной популяции или она достигла нового устойчивого адаптивного состояния.

Список литературы

1. 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.
2. Тихомиров Ф.А., Щеглов А.И. Радиоэкологические последствия кыштымской и чернобыльской радиационных аварий в лесных экосистемах./ Экология регионов атомных станций. Вып.1. М.: ЯО,1994.С.71.
3. 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.
4. Ильенко А.И. Концентрирование животными радионуклидов и их влияние на популяцию. - М.: Наука,1974.
5. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. - М.: Наука,1973.
6. Захаров В.М. Асимметрия животных. Популяционно-феногенетический подход. - М.: Наука,1987.
7. Deol M.S.,Truslove G.M. Genetical studies on the skeleton of the mouse. XX. Maternal physiology and variation in the skeleton of C57Bl mice. - J.Genet., 1957, V.55. P.288.
8. Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. - Ann. Rev. Ecol. Syst., 1986, V.17. P.391.
9. Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. - Heredity, 1992, V.68.P.361.
10. Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. - Proc. Zool. Soc., 1963, V.140, N 4. P.577.
11. Gruneberg H. The Pathology of development. - Oxford: Blackwell,1963.
12. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отдл. Международного Фонда "Биотест", 1993.
13. Васильев А.Г. Определение фенетических дистанций между популяционными группировками рыжей и красной полевок (*Clethrionomys*)./ Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск: УИЦ АН СССР, 1984 С.3.
14. Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. - М.: Наука,1974.
15. Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations. Acta theriol,1993, V.38, Supp 1.2.P.19.
16. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. - М.: Наука, 1991.
17. Rohlf F.J. NTSYS-pc; genetic taxonomy and system of multivariate statistical analysis (Version 1.40/440). Applied Biostatistics Inc., Depart.of Ecology and Evolution State Univ. of New York - New York: Exeter Publishing LTD.,1988.
18. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биооценке. - М.: Наука,1989.
19. Novak J.M., Rhodes O.E., Jr, Smith M.H., Chesser R.K. Morphological asymmetry in mammals:genetics and homeostasis reconsidered. - Acta theriol,1993,V.38, Suppl.2.P.7.
20. Васильев А.Г. Изоляция расхождением и дифференциация популяций.- Журн.общей биологии, 1984, т.45. С.164.
21. Васильев А.Г., Васильева И.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. Экспериментальное изучение стабильности проявления неметрических пороговых признаков скелета в инбредной линии мышей. - Генетика, 1986, №22. С.1191.