

УДК 574.3 : 575.17

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИЙ МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS URALENSIS* PALL.) В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

© 2003 г. И. А. Васильева*, А. Г. Васильев*, Н. М. Любашевский*, М. В. Чибирик*, Е. Ю. Захарова*, О. В. Тарасов**

* Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

** Восточно-Уральский государственный заповедник
456780 Челябинская обл., г. Озерск, ул. Ермолаева, 18
ЦЗЛ ФГУП ПО "Маяк"

Поступила в редакцию 30.05.2003 г.

Мониторинг популяций малой лесной мыши в Каменском районе Свердловской области (1992–2002 гг.) и Каслинском районе Челябинской области (2000–2001 гг.) показал увеличение доли и разнообразия мелких морфогенетических aberrаций и уродств в строении черепа по оси Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС). В южной и северной частях ВУРСа (соответственно 500 и 4 Ки/км² по ⁹⁰Sr) выявлено направленное уклонение импактных выборок от контрольных по частотам фенов неметрических признаков черепа и повышение уровня флуктуирующей асимметрии проявления фенов у молодых самок, что косвенно указывает на эпигенетические преобразования популяций в радиационной среде.

Ключевые слова: малая лесная мышь, ВУРС, неметрические признаки, aberrации, фенов, флуктуирующая асимметрия.

Анализ крупных и мелких морфологических aberrаций скелета часто используется при исследовании влияния различных факторов среды на индивидуальное развитие организмов в популяциях, включая радиоактивное загрязнение территории (Grüneberg, 1964; Ильенко, 1974; Яблоков, 1987; Parsons, 1992; Васильев и др., 1996). Фенов – устойчивые состояния пороговых неметрических признаков черепа (Васильев, 1996) – в широком смысле слова могут рассматриваться как морфогенетические aberrации. Поэтому при индикации экологического состояния популяций могут быть применены методы, основанные на встречаемости различных нарушений морфогенеза и частот фенов, а также оценке стабильности индивидуального развития по проявлениям флуктуирующей асимметрии билатеральных структур (Захаров, Кларк, 1993). Поскольку частота проявления фенов неметрических признаков скелета обусловлена эпигенетическими пороговыми ограничениями (Bergy, Searle, 1963), по их соотношению можно судить о своеобразии организации эпигенетической системы разных популяций (Васильев, 1996).

В 1957 г. на Южном Урале, в Челябинской области, в результате аварии на ПО "МАЯК", приведшей к выбросу радионуклидов (до 2 млн. Ки), образовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). В своей "головной", южной, части в Челябинской области, северо-восточнее

г. Кыштыма, ВУРС протянулся узкой полосой. На участках, близких к эпицентру аварии, плотность радиоактивного загрязнения до сих пор достигает 500–700 Ки/км² по ⁹⁰Sr, а в некоторых местах и выше ("Экологические последствия ...", 1993). В северной оконечности ВУРСа, в Каменском районе Свердловской области, уровень радиоактивного загрязнения территории в целом невелик, хотя в наиболее загрязненной части, расположенной по оси следа, плотность загрязнения ¹³⁷Cs в 1.7–3.2 раза, а ⁹⁰Sr – в 7–40 раз выше, чем за его пределами (Юшков и др., 1993).

В 1992–1993 гг. мы (Васильев и др., 1996) исследовали популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas., 1779) из Каменского района Свердловской области, обитавшие на территории ВУРС в зонах с разной степенью радиоактивного загрязнения в течение почти 100 поколений с момента аварии. В результате были обнаружены повышенное морфологическое разнообразие и устойчивое отличие популяции полевок из окрестностей оз. Тыгиш, находящейся в зоне влияния ВУРСа (импактной), от контрольных, расположенных за его пределами, по частотам фенов неметрических признаков черепа. Обитающая на той же территории малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811), как и красная полевка, считается радиофором (Ильенко, Крапивко, 1993), однако отличается от последней некоторыми

экологическими чертами, включая пищевую специализацию, подвижность, особенности физиологии, что влияет на величину и динамику накопления радионуклидов в организме (Ильенко, 1974; Мартюшов и др., 1999).

В связи со сказанным выше цель настоящей работы состояла в проведении аналогичного сравнительного исследования поселений малой лесной мыши в различных зонах ВУРСа с разной степенью радиоактивного загрязнения для оценки вероятных отдаленных морфогенетических последствий хронического облучения, выражающихся в проявлении характерных аберраций и уродств в строении черепа животных. Важно было установить, наблюдается ли видовая экологическая специфика в морфогенетических эффектах радиоактивного загрязнения среды у малой лесной мыши по сравнению с красной полевкой. При этом в отличие от красной полевки, которая была исследована только в северной части ВУРСа, в данной работе рассматриваются также результаты изучения поселений мыши, обитающих в его южной, наиболее загрязненной радионуклидами части.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2000–2001 гг. на территории Восточно-Уральского государственного заповедника в Каслинском районе Челябинской области и в 2000–2002 гг. – в Каменском районе Свердловской области. Изучены также выборки малой лесной мыши, собранные в тех же местах Свердловской области в 1992–1993 гг., и выборка из Ильменского государственного заповедника (2000 г.). Географическое расположение точек отлова животных показано на карте-схеме (рис. 1). В головной части ВУРСа обследован участок вблизи оз. Бердениш с плотностью загрязнения до 500 Ки/км² (ВУРС-1). Контрольный участок с плотностью загрязнения 0.2 Ки/км² (контроль-1), удаленный от импактного на расстояние около 10 км, расположен в 2 км к северо-востоку от д. Метлино в окрестностях оз. Кожакуль. Оба участка были использованы ранее для многолетних радиоэкологических исследований мелких млекопитающих на ВУРСе (Ильенко, Крапивко, 1993; Крапивко, 2002). Удаленным контролем послужила выборка из Ильменского государственного заповедника (ИГЗ), где уровень радиоактивного загрязнения не отличается от фонового для Уральского региона – 0.04 Ки/км² (Ааркрог и др., 1998).

В Свердловской области изучены три участка. Первый из них (ВУРС-2) расположен внутри границ ВУРСа на расстоянии 3–4 км к северо-западу от с. Рыбниковское в окрестностях оз. Тыгиш с исходным уровнем загрязнения около 4 Ки/км². В качестве контрольных выбраны два участка за пределами следа с исходными уровнями загрязнения около 0.1 Ки/км²: окрестности д. Б. Грязнуха

(контроль-2) и окрестности д. Пирогово (контроль-3). Эти участки почти одинаково удалены как друг от друга, так и от импактного (от 25 до 30 км). Площадки для отлова грызунов выбирали в сходных лесорастительных условиях на участках березово-осинового разнотравно-злакового леса. Всего изучено 373 черепа мышей. Относительный возраст зверьков определяли по комплексу показателей, среди которых основное значение придавали степени стертости коронок щечных зубов. В дальнейшем группу ювенильных зверьков в анализе не использовали.

С помощью микроскопа МБС-10 при увеличении 2 × 8 провели поиск и учет аберраций в строении черепа. Исходно выявили более 80 (медиальных и билатеральных) аберраций, включая единичные и очень редкие. В дальнейшем анализировали частоты 55 относительно регулярно проявляющихся неметрических признаков. Большинство признаков и их состояний (фенов) гомологичны уже описанным нами и другими авторами для разных видов грызунов (Berry, Searle, 1963; Hartman, 1980; Васильев и др., 1996). Отсутствие международной латинской номенклатуры неметрических пороговых признаков черепа вынуждает ограничиться рабочими названиями на русском языке (рис. 2) и кодовыми сокращениями на основе латинских наименований (табл. 1). Для того чтобы избежать смещений оценок из-за возможной связи признаков с полом, возрастом, а также дублирования информации из-за их взаимной корреляции, проведена оценка этих связей на основе вычисления коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. Дополнительно оценили связь проявления фенов с размерами животных (длиной тела). Перечень оставшихся после выбраковки 34 неметрических признаков приведен в табл. 1, а их расположение показано на рис. 2.

Проявление фенов билатеральных признаков учитывали на левой и правой сторонах черепа, а частоты их встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон (Hartman, 1980). Множественные сравнения выборок по отдельным признакам проведены с помощью *G*-критерия (Sokal, Rohlf, 1981). Фенетические дистанции (*MMD*) между выборками и их стандартные отклонения (*MSD*) рассчитывали по формуле Хартмана, различия считали статистически значимыми на уровне $p < 0.05$ при $MMD > 2MSD$ (Hartman, 1980). Кластерный анализ проводили методом невзвешенных парных групп с использованием средних арифметических – UPGMA. При оценке внутривидового фенетического разнообразия использовали показатель μ – среднее число вариаций признака в данной выборке, предложенный Л.А. Животовским (1991). Рассчитывали средний популяционный индекс флуктуирующей асимметрии FA_{nm} как среднюю долю асимметрично проявившихся признаков на особь

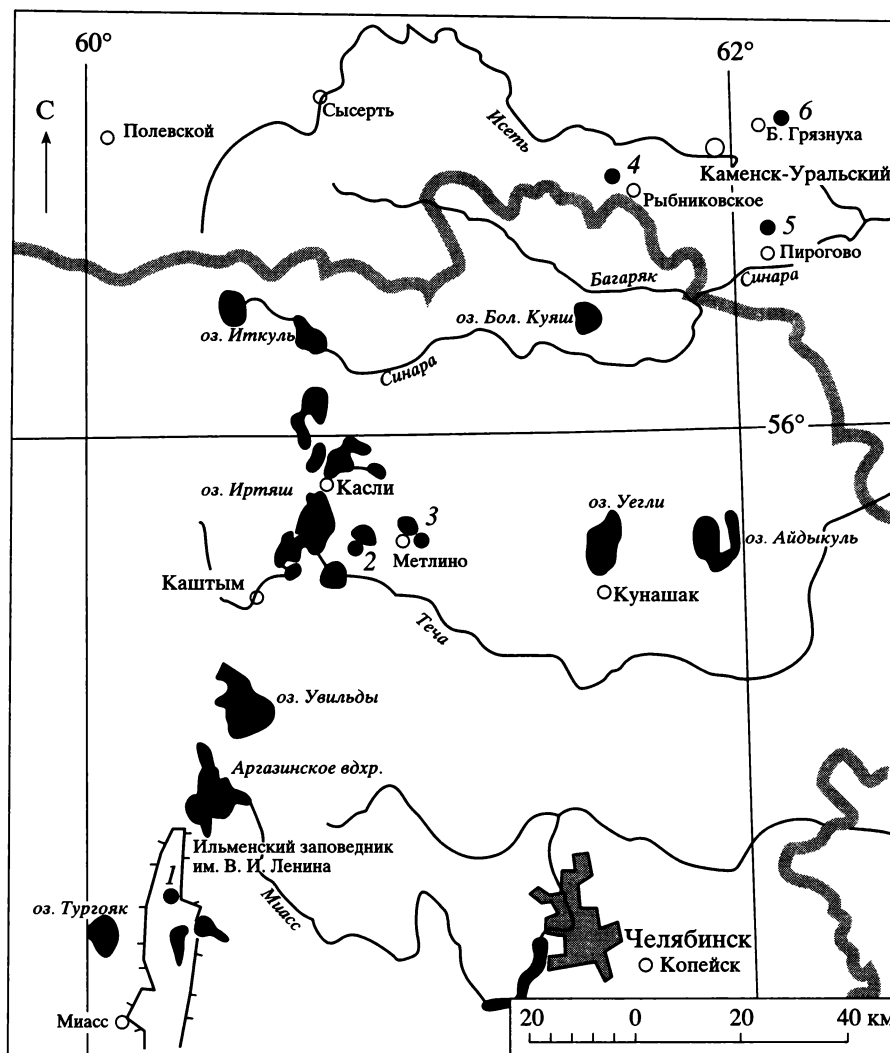


Рис. 1. Карта-схема расположения изученных территорий в Челябинской (1–3) и Свердловской (4–6) областях: 1 – Ильменский государственный заповедник (ИГЗ); 2 – импактный участок, Восточно-Уральский заповедник (ВУРС-1); 3 – контрольный участок, д. Метлино (контроль-1); 4 – импактный участок, с. Рыбниковское (ВУРС-2); 5 – контрольный участок, д. Пирогово (контроль-3); 6 – контрольный участок, д. Большая Грязнуха (контроль-2).

(Захаров, 1987; Васильев и др., 1996). Значимость различий между выборками по этому индексу оценивали с помощью метода непараметрической статистики Краскела-Уоллиса, который является аналогом однофакторного дисперсионного анализа. Статистическая обработка проведена с помощью пакета прикладных программ PHEN 3.0, разработанного А.Г. Васильевым, и Statistica 5.5.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Из более чем 80 обнаруженных aberrаций в строении черепа малой лесной мыши к относительно крупным аномалиям могут быть отнесены 27 достаточно редких из них. Выявлены несколько вариантов редукции костных структур в области овального отверстия, выпадения крупных

фрагментов лобной и теменной костей, включая область венечного шва, срастание чешуйчатой кости с лобной или теменной, аномальное строение глазницы, появление щели в области нёба, уродливые выросты на нижней челюсти, фрагментация щечного зуба M_3 и др. Наибольшее число вариантов редких аномалий встречено в выборках ВУРС-1, ВУРС-2 и контроль-3. Значительно меньше таких случаев обнаружено в выборке контроль-1, а в ИГЗ и контроль-2 их вообще не отмечено. Поскольку грань между крупными и мелкими aberrациями весьма условна, то среди анализируемых нами далее 55 относительно регулярно встречающихся aberrаций часть также может рассматриваться в качестве таких аномалий (например, FPO', IF1, IF2, PTF и др.).

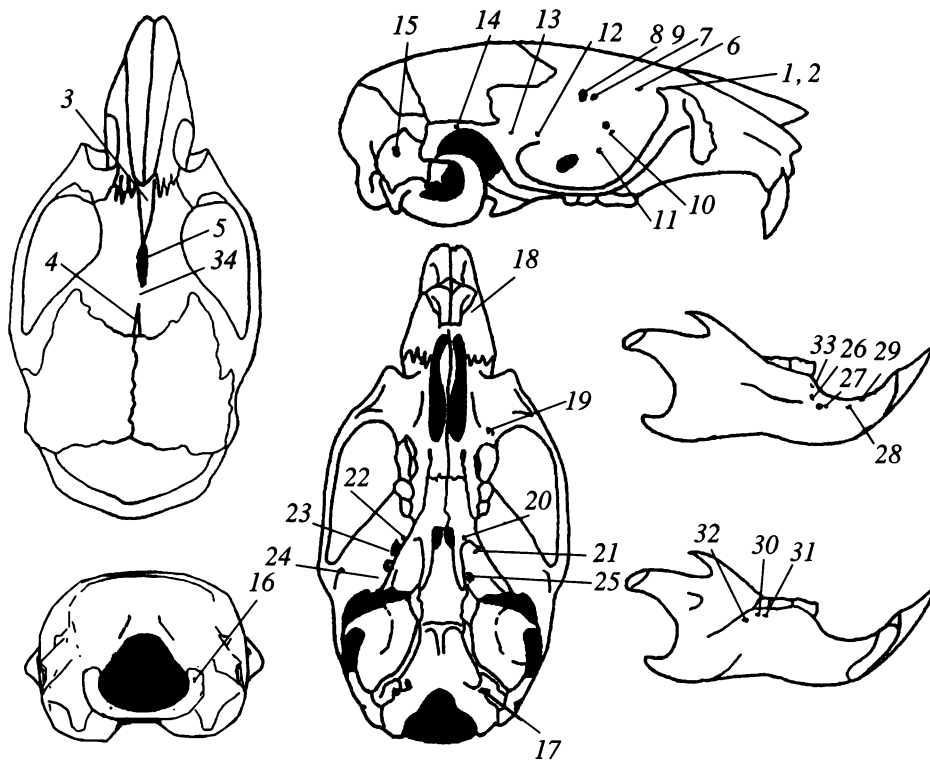


Рис. 2. Расположение фенотипических признаков на черепе малой лесной мыши:

1 – удвоенное предглазничное отверстие; 2 – отсутствие предглазничного отверстия; 3* – наличие межлобной кости в передней половине межлобного шва; 4* – наличие межлобной кости в задней половине лобного шва; 5* – веретеновидное расширение в передней половине межлобного шва; 6 – наличие переднелобного отверстия; 7 – дополнительное лобное отверстие впереди основного; 8 – дополнительное лобное отверстие сзади основного; 9 – удвоенное лобное отверстие; 10 – удвоенное решетчатое отверстие; 11 – наличие нижнеглазничного отверстия; 12 – наличие переднего отверстия на чешуйчатой кости; 13 – наличие центрального отверстия на чешуйчатой кости; 14 – наличие височного хода; 15 – наличие “окна” на сощевидной кости; 16 – наличие мышечкового отверстия; 17 – удвоенное подъязычное отверстие; 18 – наличие переднего предчелюстного отверстия; 19 – удвоенное промежуточное верхнечелюстное отверстие; 20 – наличие отверстия в основании крыловидного отростка; 21 – наличие отверстия в крыловидной ямке; 22 – наличие дополнительного круглого отверстия; 23 – наличие отверстия на перегородке между овальным и круглым отверстиями; 24 – дополнительное отверстие в области *foramen ovale* с латеральной стороны; 25 – удвоенное крыльное отверстие; 26 – наличие дополнительного подбородочного отверстия выше основного; 27 – наличие дополнительного подбородочного отверстия впереди основного; 28 – наличие нижнечелюстного отверстия I; 29 – наличие нижнечелюстного отверстия II; 30 – наличие отверстия с лингвальной стороны альвеолы M_2 ; 31 – удвоенное отверстие с лингвальной стороны альвеолы M_2 ; 32 – наличие отверстия с лингвальной стороны альвеолы M_3 ; 33 – наличие отверстия на дорзальной поверхности резцовой части нижней челюсти; 34* – срастание лобных костей (не менее двух третей межлобного шва); звездочкой отмечены медиальные признаки.

Предварительный анализ всего объема материала показал, что с полом формально связано проявление фенотипических признаков (FPM, FMDS и др.). Поскольку соотношение полов в выборках не различается ($p = 0.064$), а значения коэффициентов корреляции Спирмена колеблются от -0.12 до 0.08 , было принято решение не исключать эти признаки из дальнейшего анализа. Значимые возрастные различия и связь с размерами проявились по 15 признакам из 55. Признаки, имеющие значения коэффициентов корреляции Спирмена, превышающие 0.20 , были исключены. Часть признаков (12.7%) была удалена из-за связи друг с другом с целью исключения дублирования

информации. В итоге из 55 признаков в качестве рабочих были оставлены 34. Не обнаружено значимых различий по встречаемости оставшихся признаков на левой и правой сторонах ($p = 0.598$), т.е. проявлений направленной асимметрии.

В первую очередь важно было оценить, каково по величине возможное смещение фенетических оценок в разные по климатическим и фенологическим характеристикам смежные годы. Для этого провели сравнение частот встречаемости фенотипических признаков между выборками 1992 и 1993 гг. в контрольной (контроль-2) и импактной (ВУРС-2) популяциях, а также между выборками 2000 и 2001 гг. в импактной популяции (ВУРС-1). Фене-

Таблица 1. Частоты встречаемости фенотипических признаков в импактных и контрольных популяциях малой лесной мыши, %

Признак	ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3	Множественный G-критерий
	<i>N</i> = 192	<i>N</i> = 52	<i>N</i> = 42	<i>N</i> = 154	<i>N</i> = 60	<i>N</i> = 230	
1. FPO	15.05	17.65	11.90	16.99	8.62	9.91	
2. FPO'	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.04	***
3. IF1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.76	*
4. IF2	1.09	0.00	0.00	1.37	0.00	4.76	
5. PTF	8.70	12.50	19.05	12.33	21.43	5.71	
6. FFA	9.63	16.00	11.90	18.54	15.79	16.59	
7. FFDA	18.13	13.73	21.43	28.67	21.43	23.15	
8. FFDP	18.23	13.73	28.57	18.67	16.07	19.44	
9. FFDU	3.31	0.00	0.00	1.32	0.00	2.31	
10. FE	21.62	26.00	35.71	31.33	25.00	31.48	
11. FIO	68.82	76.00	83.33	82.55	67.24	76.71	*
12. FTA	20.21	23.08	16.67	22.92	12.73	25.46	
13. FTM	21.39	23.53	19.44	18.62	7.27	13.89	
14. MT	41.85	37.25	25.00	22.79	34.62	35.41	**
15. FFL	79.14	88.24	57.14	74.10	76.79	75.48	*
16. FCS	80.00	86.00	72.73	79.41	67.80	70.68	
17. FH	37.22	48.00	58.82	41.98	35.59	36.84	
18. FPM	56.83	9.80	35.71	30.52	15.79	34.93	***
19. FMX2	32.62	42.31	42.86	33.33	26.32	37.56	
20. FPT	15.51	13.46	4.76	25.00	25.00	14.41	**
21. FPTI	46.52	42.00	54.76	68.06	46.43	42.79	***
22. FRD	85.03	87.50	90.00	55.41	38.18	42.23	***
23. FLT1	96.83	97.92	95.24	92.52	96.43	86.89	**
24. FODP	27.87	26.09	29.27	32.21	28.30	15.76	**
25. FAL	4.28	12.00	2.38	8.28	0.00	4.48	*
26. FMTS	53.40	30.00	21.95	29.22	29.31	32.17	***
27. FMTA	8.38	8.00	4.88	0.65	1.72	9.13	***
28. FMDA	25.13	32.00	56.10	24.84	15.52	16.52	***
29. FMDS	40.31	34.00	39.02	37.91	31.03	28.70	
30. FAL	93.65	98.04	100.00	96.08	98.18	89.04	*
31. FAL2	39.79	35.29	42.50	31.37	22.81	17.54	***
32. FALP	24.74	25.49	25.00	23.53	21.43	27.19	
33. FDS	45.55	33.33	51.22	50.98	36.84	42.17	
34. FUF	80.43	58.33	66.67	73.97	57.14	54.29	**

Примечание: *N* – число изученных сторон черепа. Различия статистически достоверны: * – $p < 0.05$; ** – $p < 0.01$; *** – $p < 0.001$. Курсивом выделены медиальные признаки.

тические дистанции (*MMD*) между выборками разных лет в импактных и контрольной популяциях крайне малы и статистически недостоверны (максимальное значение *MMD* между выборками разных лет ВУРС-2 составило 0.011 ± 0.016). Таким образом, хронографическое смещение частот встречаемости фенотипических признаков сравнительно невелико и носит в основном случайный характер. Это позволило объединить одноименные выборки

разных лет и проводить все основные расчеты по объединенному материалу (см. табл. 1).

Сравнение исходных частот фенотипических признаков в парах выборок контроль-1 – ВУРС-1 и контроль-2 – ВУРС-2 показывает, что по целому ряду признаков наблюдаются сходные параллельные тенденции различий между контрольной и импактной выборками у южной и северной пар (см. табл. 1).

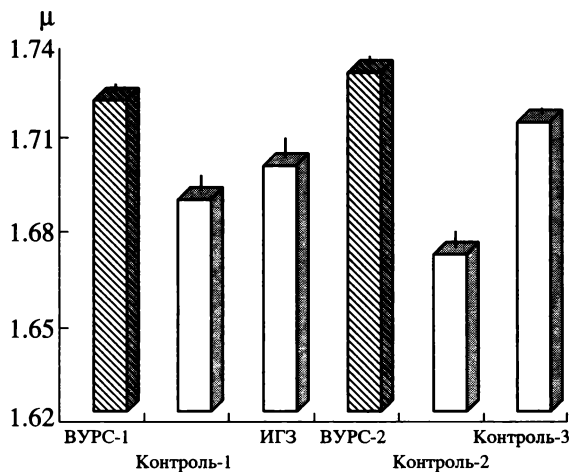


Рис. 3. Уровни "фенетического разнообразия" (μ) в импактных и контрольных популяциях малой лесной мыши в зоне влияния ВУРСа и за его пределами.

Наиболее четко этот эффект проявляется для пяти признаков: *FUF*, *FDS*, *FPM*, *IF2*, *FFDP*. Поскольку эта параллельная тенденция проявилась у серии признаков (29.4%), ее нельзя признать случайной. Обнаруженные признаки характеризуют особенности протекания остеогенеза черепа (срастание костей, появление вставочных косточек, выпадение фрагмента кости), а также повышение частоты встречаемости определенных отверстий для кровеносных сосудов и нервов на верхней и нижней челюстях.

Для проверки гипотезы о возможном возрастании проявления уровня морфогенетических aberrаций в популяциях, обитающих на территориях, затронутых ВУРС, были вычислены средние частоты aberrаций (*MAF*), т.е. средние доли проявления фенотипов всех взятых признаков на стороне черепа. Такой подсчет вполне оправдан, поскольку корреляция между признаками незначима или исчезающе мала, а признаки, коррелирующие с другими, были исключены.

Показатель *MAF* не обнаружил значимой корреляции с полом, возрастом и размерами зверьков. Для упрощения и получения контрастной картины различий все выборки были ранжированы по градиенту загрязнения среды радионуклидами на три группы: 1 – контрольные (фоновый уровень); 2 – ВУРС-2 (низкий уровень); 3 – ВУРС-1 (высокий уровень). Результаты сравнения показали, что от контрольной до наиболее загрязненной радионуклидами территории ВУРС-1 значительно возрастает средняя частота aberrаций (соответственно 34.36 ± 0.34 ; 37.42 ± 0.42 ; 39.49 ± 0.39 ; $H = 85.1$; $p < 0.0001$) и одновременно достоверно снижается дисперсия этого показателя (соответственно 45.47 ; 29.26 ; 27.36 ; $p < 0.0001$). Другими словами, в импактных группах средний уровень

встречаемости aberrаций действительно оказалась стабильно выше, чем в контрольных.

Следующий аспект исследования связан с оценкой уровня внутривидового "фенетического" разнообразия, основанной на показателе Л.А. Животовского " μ ", характеризующего среднее число фенотипов на признак в шести сравниваемых популяциях (рис. 3). Величина "фенетического" разнообразия в импактных популяциях оказалась достоверно выше, чем в контрольных, включая ИГЗ. В то же время отмечается несколько повышенный уровень данного показателя в выборке контроль-3 вблизи шламохранилища УАЗ, что может быть связано с высоким содержанием фторидов в окружающей среде, поскольку фтор обладает остеотропным свойством и его поступление в скелет на ранних этапах развития может влиять на морфогенез черепа.

Множественное сравнение, проведенное на основе *G*-критерия, выявило статистически значимые различия между шестью сравниваемыми выборками в частотах встречаемости фенотипов 18 признаков из 34 (см. табл. 1). Именно по этим признакам и проводили расчет *MMD*-дистанций между выборками для оценки предполагаемого фенетического отклонения импактных популяций от контрольных. Из табл. 2 хорошо видно, что наибольшие фенетические дистанции наблюдаются между географически удаленными северными и южными выборками. В свою очередь пары контрольных выборок мало отличаются друг от друга как на севере ($MMD = 0.031 \pm 0.009$), так и на юге ($MMD = 0.043 \pm 0.017$). Кластерный анализ матрицы *MMD*-дистанций также показал, что как на юге, так и на севере импактные группировки в целом больше отличаются от контрольных, чем последние друг от друга (рис. 4).

Поскольку была обнаружена слабая, но значимая связь среднего индекса флуктуирующей асимметрии FA_{nm} с возрастом ($r_s = -0.12$; $p = 0.019$), сравнение проводили на более многочисленной группе сеголеток. Оценивали FA_{nm} отдельно для самцов и самок по двум объединенным выборкам, включающим, с одной стороны, все контрольные группы, а с другой – обе импактные. Сравнение показало, что самки импактных выборок в целом имеют достоверно более высокий уровень индекса FA_{nm} по сравнению с контрольными ($H = 9.15$; $df_{1-2} = 2$; 132 ; $p = 0.0103$). У самцов различия по индексу FA_{nm} не обнаружены.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ популяций малой лесной мыши на территориях Свердловской и Челябинской областей, затронутых ВУРСом, выявил более высокое фенетическое разнообразие и повышенный средний уровень встречаемости aberrаций

Таблица 2. Фенетические дистанции *MMD* между импактными и контрольными популяциями малой лесной мыши (значения средних стандартных отклонений *MSD* помещены в нижней треугольной матрице). Все дистанции статистически значимы

Популяции	ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3
ВУРС-1		0.0732	0.0724	0.0864	0.1272	0.1223
Контроль-1	0.0097		0.0430	0.0701	0.0708	0.1005
ИГЗ	0.0111	0.0167		0.0723	0.1364	0.1445
ВУРС-2	0.0047	0.0103	0.0116		0.0339	0.0712
Контроль-2	0.0088	0.0145	0.0158	0.0094		0.0306
Контроль-3	0.0038	0.0045	0.0108	0.0044	0.0086	

ций черепа у зверьков, обитающих в импактных участках. Обычно на сплошном участке ареала наблюдается пропорциональность фенетических дистанций и географической удаленности группировок друг от друга (Васильев, 1996). Оценивая соотношение фенетических дистанций и географического удаления сравниваемых групп, следует отметить, что импактные группы обособлены от контрольных непропорционально их географической удаленности (см. рис. 1, 4). Особенно резко это выражено в южной части ВУРСа, где при расстоянии 10 км между выборками ВУРС-1 и контроль-1 наблюдается даже больший уровень *MMD*-дистанции, чем между группами контроль-1 и ИГЗ, удаленными на расстояние более 80 км. Интересно, что при оценке кофенетической корреляции между матрицами географических расстояний и соответствующих фенетических дистанций наблюдается положительная связь ($r = 0.65$; $p = 0.009$), которая существенно возрастает при исключении из сравнения импактных групп ($r = 0.89$; $p = 0.019$). Аналогичный эффект был отмечен нами в северной части ВУРСа и для красной полевки (Васильев и др., 1996). Это может означать, что влияние ВУРСа является фактором, повышающим дифференцированность популяционных группировок грызунов. Фенетическое своеобразие импактных групп у обоих видов, нарушающее теоретически ожидаемую схему фенетических отношений, может быть истолковано в пользу направленного изменения эпигенетической системы импактных популяций под влиянием ВУРСа.

Флуктуирующая асимметрия как независимое и неодинаковое проявление билатеральных признаков на разных сторонах тела рассматривается в качестве обобщенной эпигенетической меры стресса развития (Parsons, 1992), которая позволяет оценить стабильность развития в группе особей и используется в популяционном биомониторинге (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987). В этой связи следует отметить возрастание индекса FA_{nm} у молодых самок в обеих импактных группировках малой лесной мыши на территории ВУРСа. Если в импактных популяциях у молодых самок

наблюдается относительно высокий уровень индекса (26.02 ± 0.80), а с возрастом происходит его снижение (20.86 ± 1.75), то у самок из контрольных групп индекс FA_{nm} в среднем невысокий и не изменяется с возрастом (23.22 ± 0.77 и 23.39 ± 1.32 соответственно). В результате наблюдается значимое взаимодействие факторов "интенсивность хронического облучения" и "возраст" по величине FA_{nm} ($F = 4.92$; $p = 0.028$). Важно отметить, что при этом тест Бартлетта, оценивающий однородность дисперсий, не выявил значимых различий ($p = 0.992$). Снижение FA_{nm} с возрастом в импактных участках может быть связано с более интенсивной выбраковкой "асимметричных" животных в зоне ВУРСа. Поскольку преэмергенность функционирования эпигенетической системы в значительной степени связана с самками, то возрастание дестабилизации развития у молодых самок на территории ВУРСа является отражением именно эпигенетических преобразований в импактных популяциях.

Быстрый процесс, связанный со становлением большей радиорезистентности, для тех же самых популяционных группировок малой лесной мыши, о которых идет речь в данной работе, отмечали А.И. Ильенко и Т.В. Крапивко (1993). Прове-

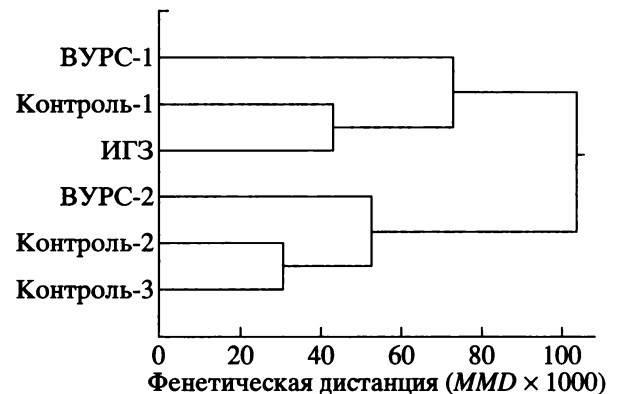


Рис. 4. Кластерный анализ (UPGMA) изученных выборок малой лесной мыши на основе матрицы фенетических *MMD*-дистанций.

денные эксперименты по скрещиванию лесных мышей в лаборатории (Крапивко, 2002) между контрольной (контроль-1) и импактной (ВУРС-1) группами зверьков с последующей оценкой их радиорезистентности показали, что если в скрещивании участвовала самка из ВУРС-1, то резистентность у потомков была выше, чем у родителей. В реципрокном варианте скрещивания уровень резистентности потомков соответствовал уровню животных из импактного участка. В свете полученных нами феногенетических результатов можно предполагать, что и радиорезистентность связана с перестройкой эпигенетической системы в импактных группировках.

Таким образом, по целому ряду показателей наблюдается параллельная сходная картина морфогенетического ответа популяции малой лесной мыши как на длительное “облучение с низкой интенсивностью” (термин предложен Т.П. Крапивко (2002)) на участке ВУРС-1, так и при хроническом “облучении в малых дозах” на участке ВУРС-2. Объяснение этого феномена прямым воздействием фактора радиоактивного облучения маловероятно, так как уровень загрязнения радионуклидами на территории ВУРС-2 резко снизился. Если, опираясь на полученные результаты, рассматривать этот феномен как вероятное отдаленное последствие хронического облучения, следует признать следующее: в поселениях малой лесной мыши на изученной нами территории ВУРСа независимо от плотности загрязнения за срок, прошедший с момента аварии (до 135 поколений зверьков), по-видимому, идет параллельный процесс направленной перестройки эпигенетической системы импактных популяций. За это время изменилась расстановка эпигенетических порогов, обуславливающих вероятность проявления фенотипических признаков определенных неметрических признаков, возможно, имеющих адаптивное значение. Поскольку установлено, что частоты фенотипов достаточно устойчиво сохраняются в импактных и контрольных популяциях в разные годы, то ситуация, по-видимому, близка к стабилизации. Все эти адаптивные и инадаптивные преобразования импактных популяций сопровождаются возрастанием уровня радиорезистентности (Ильенко, Крапивко, 1993; 1998).

Результаты анализа импактных популяций малой лесной мыши согласуются с ранее полученными данными по красной полевке (Васильев и др., 1996). Можно предположить, что у обоих сравниваемых видов грызунов эти эффекты обусловлены двумя параллельно действующими независимыми факторами: а) хроническим влиянием радиационного загрязнения на процесс индивидуального развития и накоплением мелких эпигенетических aberrаций, что объясняет проявление повышенной концентрации фенотипических аномалий в зоне ВУРСа; б) отбором наиболее резистентных к воз-

действию облучения производителей, сопровождающимся выработкой адаптивных преобразований эпигенетической системы импактных популяций.

Авторы благодарны О.А. Лукьянову,

Л.П. Шаровой, Н.Г. Евдокимову, К.И. Бердюгину, В.П. Позмоговой и С.В. Мухачевой за помощь при сборе материала в зоне ВУРСа, а также Г.В. Оленеву и Е.Б. Григоркиной за предоставленные материалы из Ильменского государственного природного заповедника. Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 01-04-96445 p2001урал, № 02-04-96434 p2002урал и № 01-04-49 571.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ааркрод А., Дальгардт Х., Нильсен С.П. и др.* Радионуклиды в зонах воздействия двух ядерных инцидентов: Кыштым, 1957; оз. Карачай, 1967 // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. Заречный, 1998. С. 5-49.
- Васильев А.Г.* Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. Екатеринбург, 1996. 47 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н.* Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1996. № 2. С. 117-124.
- 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.* Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих – стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 171-180.
- Ильенко А.И., Крапивко Т.П.* Результат радиоэкологического мониторинга популяции рыжей полевки после Чернобыльской аварии // Зоол. журн. 1998. Т. 77. № 1. С. 108-116.
- Крапивко Т.П.* Экология природных популяций грызунов в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Региональная научно-практическая конференция ВУРС-45. Озерск: Редакционно-издательский центр ВРБ, 2002. С. 137-166.
- Мартюшов В.З., Кривоулицкий Д.А., Смирнов Е.Г., Тарасов О.В.* Экологические последствия длительного радиоактивного загрязнения на Южном Урале // Биомониторинг радиоактивных загрязнений. М.: Наука, 1999. С. 49-71.

- 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.
- Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. 336 с.
- Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 557–615.
- 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 nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61. P. 436–448.
- 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.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. New York: Freeman W.H., 1981. Second ed. 859 p.