

УДК 574.3 : 575.2 : 599.323.4

© 2013

СОПРЯЖЕННАЯ ТЕХНОГЕННАЯ МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДВУХ СИМПАТРИЧЕСКИХ ВИДОВ ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА**А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Ю.В. Городилова, М.В. Чибиряк****Россия, г. Екатеринбург, ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН**

Методами геометрической морфометрии выявлена сопряженная техногенная изменчивость формы нижней челюсти у двух симпатрических видов грызунов: малой лесной мыши (*S. uralensis* Pall.) и красной полевки (*C. rutilus* Pall.) в зоне влияния ВУРСа на Южном Урале. Установлено, что группировки обоих видов, обитающие на территории ВУРСа в его головной части (импактные), отличаются от контрольных групп сходными, параллельными и однонаправленными морфологическими изменениями. Уровень внутригруппового морфоразнообразия на импактной территории и общий межгрупповой размах техногенной изменчивости у малой лесной мыши выше, чем у красной полевки, что указывает на относительно большую морфогенетическую реактивность мыши на хроническое радиоактивное облучение слабой и средней интенсивности. Выявлена сопряженная хронографическая изменчивость формы нижней челюсти у обоих видов в зоне влияния ВУРСа, отражающая их высокий адаптационный коэволюционный потенциал.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: ТЕХНОГЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ, ГРЫЗУНЫ, ВУРС, ХРОНИЧЕСКОЕ ОБЛУЧЕНИЕ, ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ

В последние годы проблема выявления отдаленных генетических и морфогенетических последствий хронического техногенного радиационного загрязнения вновь становится крайне актуальной из-за возникновения аварийных техногенных долговременных очагов радиоактивного загрязнения. Примером недавнего возникновения аналогичного очага является авария на АЭС "Фукусима-1", возникшая в 2012 г. после землетрясения у берегов Японии и последовавшего за ним мощного цунами. К подобным очагам следует отнести и "зону отчуждения", возникшую в 1986 г. после аварии на Чернобыльской АЭС, а также Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), возникший в 1957 г. после аварии на ПО "Маяк" и существующий уже более полувека. Большая продолжительность хронического воздействия ВУРСа на биотические сообщества в его южной части [1, 2] для образующих их симпатрических видов-эфемеров, формирующих 2–3 поколения в год, позволяет ожидать возникновение у них отдаленных морфогенетических последствий.

Доминирующие на Южном Урале в зоне ВУРСа симпатрические виды грызунов – красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall.) и малая лесная мышь (*Syvaemus uralensis* Pall.) – являются, с одной стороны, видами-эфемерами [3], а с другой, традиционно рассматриваются как виды-радиофоры [4]. Поэтому их можно использовать в качестве модельных видов для изучения отдаленных морфогенетических последствий хронического воздействия ВУРСа на популяции млекопитающих [5].

Сравнительно недавно появились новые цифровые методы геометрической морфометрии (ГМ), которые позволяют изучать проявление изменчивости формы, исключая влияние размеров объектов [6–10]. Несомненным преимуществом ГМ является возможность по конфигурации меток-ландмарков – гомологичных элементов формы – оценивать сопряженную изменчивость таксономически близких симпатрических видов в пределах одного и того же локального сообщества. ГМ дает возможность визуализировать преобразования

формы объектов, что допускает возможность морфогенетической интерпретации этих проявлений изменчивости [9, 10]. Все это позволяет использовать методы ГМ для оценки сопряженной морфологической изменчивости у двух модельных симпатрических видов-доминантов – красной полевки и малой лесной мыши.

Обычно под сопряженной изменчивостью понимают согласованную изменчивость разных признаков или разных систем признаков в пределах одного вида [11, 12]. Однако известна и другая сторона трактовки сопряженности изменчивости, в частности, наиболее известными являются закономерности согласованного варьирования признаков разных видов в многочисленных примерах соответствия эколого-географическим правилам Бергмана и Аллена [11, 13, 14]. Поэтому можно полагать, что существуют и закономерности сопряженной изменчивости одних и тех же гомологичных признаков для разных симпатрических видов [15, 16].

Формирование биотических сообществ в эволюционной перспективе рассматривается как филоценогенез [17–19] и сопряжено с коэволюционными перестройками морфогенеза видов, входящих в ценозы. Имеются веские основания ожидать ускорения микроэволюционных преобразований популяций животных, растений и микроорганизмов в условиях усиливающегося антропогенного давления на биомы [20, 21]. Поэтому естественно предполагать, что техногенные факторы могут не только разрушать естественные биотические сообщества, но и влиять на коэволюционные перестройки вновь формирующихся техногенных биоценозов, а также вызывать техногенную изменчивость в импактных популяциях входящих в них видовых компонентов.

Техногенная изменчивость представляет собой особую форму групповой изменчивости, которая проявляется в антропогенно обусловленных морфогенетических популяционных изменениях, являющихся отдаленными последствиями техногенного загрязнения среды. При изучении проявлений техногенной изменчивости у импактных группировок можно оценить степень морфогенетической устойчивости тех или иных видов к протеканию развития в антропогенно измененной среде.

Теоретический анализ данной проблемы

показывает, что изучение сопряженной морфологической изменчивости симпатрических видов грызунов, формирующих устойчивые ценозы, позволяет приблизиться к пониманию эволюционно-экологических механизмов коэволюционных перестроек сообществ. Можно предположить, что виды-кодоминанты, формирующие ядро сообщества грызунов и поддерживающие, как правило, высокую численность в разные годы, должны быть исторически хорошо преадаптированы к тому спектру локальных условий и их флуктуаций, в которых обитает данное сообщество. Это косвенно указывает на то, что их экологические ниши при этом не перекрываются, хотя и близки. Виды-субдоминанты, имеющие обычно относительно невысокую общую численность, в редкие благоприятные годы могут приближаться по ее уровню к доминантам, но в других условиях их встречаемость приближается к нулевому уровню. Нерегулярность встречаемости таких видов и их высокая зависимость от абиотических и, по-видимому, биотических условий, в свою очередь, указывают на меньшую общую приспособленность к локальным условиям и, возможно, на низкую востребованность вида сообществом. Поэтому, изучая морфогенетическую реакцию видов-доминантов на сходные климатические, биотические и техногенные изменения среды и выявляя диапазон внутригруппового разнообразия можно оценить их коэволюционный потенциал и выявить пределы толерантности каждого вида.

Таким образом, представляет особый интерес провести специальный анализ степени сопряженности морфологической изменчивости двух модельных видов-доминантов – красной полевки и малой лесной мыши при одних и тех же изменениях среды их обитания в разные годы в зоне влияния ВУРСа. Гипотетически, чем выше коэволюционный потенциал таких видов, тем в большем диапазоне флуктуаций среды у них должна наблюдаться сходная морфогенетическая реакция на одни и те же ее изменения. Если предположить, что длительное хроническое воздействие ВУРСа действительно приводит к быстрым коэволюционным перестройкам индивидуального развития у симпатрических видов-доминантов, то у них следует заранее ожидать высокое сходство в проявлении со-

пряженной морфологической изменчивости. Исходная "нулевая" гипотеза при этом заключается в том, что такое сходство у модельных видов, относящихся к разным семействам и имеющим разные трофические ниши вообще не будет обнаружено.

В качестве основного механизма таких гипотетических быстрых изменений морфогенеза можно предполагать возможность эпигенетических перестроек видовых геномов, приводящих к соответствующим морфогенетическим перестройкам (по крайней мере, на уровне "длющихся модификаций"), а затем может происходить их дальнейшая фиксация и стабилизация отбором [22].

Цель данной работы, поэтому состояла в изучении методами геометрической морфометрии проявлений сопряженной техногенной морфологической изменчивости формы нижней челюсти у двух симпатрических видов грызунов – красной полевки и малой лесной мыши – в зоне влияния ВУРСа, в его головной части на Южном Урале. Планировалось проанализировать межгрупповую изменчивость в пространственном и временном аспектах. Предполагалось провести: а) параллельный анализ морфологической изменчивости контрольных (за пределами ВУРСа) и импактных (на территории головной части ВУРСа) синтопных синхронно полученных выборок модельных видов грызунов; б) синхронный межгрупповой анализ хронографической морфологической изменчивости аллохронных выборок обоих видов в зоне влияния ВУРСа.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе изучали выборки сопоставимых по возрасту сеголеток из популяций двух симпатрических видов: малой лесной мыши (187 экз.) и красной полевки (184 экз.), собранных в зоне влияния ВУРСа в Каслинском районе Челябинской области (2003–2008 гг.). Пространственный аспект сравнения (сопоставление выборок контрольного и импактного участков) провели на объединенных выборках 2003 и 2005 годов, когда численность обоих видов была относительно высокой (малая лесная мышь: контроль – 41 экз., ВУРС – 20 экз.; красная полевка: контроль – 43 экз., ВУРС –

37 экз.). Хронографический аспект межгруппового сравнения параллельно проведен на выборках сравниваемых видов за период с 2003 по 2008 гг. (при этом выборки контрольных и импактных участков каждого года сбора объединяли отдельно по каждому виду).

Отлов зверьков проводили ежегодно в конце лета (август) в контрольном (окрестности п. Метлино) и импактном (головная часть ВУРСа) участках. Животных отлавливали стандартным методом ловчих линий по 50–100 ловушек. Учет относительной численности проводили в пересчете на 100 ловушко-суток. Плотность радиационного загрязнения почвы в головной части ВУРСа (импактный участок – "Лежневка") по ^{90}Sr составляет 23,9–39,8 МБк/м², а на контрольном участке (Метлино) – 43,7 кБк/м² [2, 23, 24]. Участки удалены друг от друга на 10–12 км.

Морфологическую изменчивость нижней челюсти грызунов изучали методами геометрической морфометрии [9, 10]. Для ее описания у обоих видов использовали по 16 гомологичных меток-ландмарков, размещенных на лингвальной стороне нижней челюсти (рис. 1). Список и классификация меток по типам с учетом рекомендаций Ф. Букштейна [7] представлены в табл. 1. Фотографии лингвальной стороны правых ветвей нижней челюсти малой лесной мыши и красной полевки получали планшетным сканером при стандартном увеличении (1200 dpi) и затем дважды оцифровывали с помощью программ TPS [25, 26]. Анализ возможных смещений оценок формы нижней челюсти при повторной оцифровке объектов показал, что эти смещения малы (не более 1–2 % общей дисперсии), как правило, статистически незна-

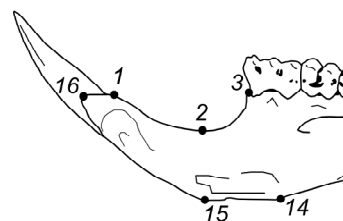


Рис. 1. Размещение 16-ти меток-ландмарков на лингвальной стороне нижней челюсти малой лесной мыши

Таблица 1

Список гомологичных меток (landmarks) и их типы по Ф. Букштейну [7], расставленных на нижней челюсти грызунов

№	Краткое описание метки	Тип
1	Внутренний край альвеолы резца	I
2	Максимальный прогиб диастемальной области	I
3	Передний край зубного ряда	I
4	Задний край зубного ряда	I
5	Пересечение зубного ряда и основания венечного отростка	II
6	Вершина венечного отростка	I
7	Максимальный прогиб между венечным и сочленовным отростками	II
8	Верхний край сочленовного отростка (сустава)	I
9	Задний край сочленовного отростка (сустава)	I
10	Максимальный прогиб между сочленовным и угловым отростками	II
11	Задний край углового отростка	I
12	Нижний край углового отростка	I
13	Максимальный прогиб между угловым отростком и резцовой частью	II
14	Точка перегиба резцовой части	II
15	Точка сочленения правой и левой челюстей	I
16	Внешний край альвеолы резца	I

чимы и ими в целом можно пренебречь. В исследовании, однако, использовали усредненные данные для конфигураций меток повторных оцифровок.

При характеристике изменчивости формы нижней челюсти применили генерализованный прокрустов анализ – GPA [6, 9]. Прокрустова суперимпозиция конфигураций меток выполнена на основе обобщенных наименьших квадратов с помощью программы MorphoJ [10]. Прокрустовы дистанции вычисляли как квадратный корень из суммы квадратов расстояний между гомологичными ландмарками [6]. Канонический и дискриминантный анализы формы нижней челюсти провели по

прокрустовым координатам. Было принято, что размер центроида (centroid size – CS) – корень квадратный из суммы квадратов расстояний от центра изображения до каждой метки – пропорционален размерам оцифрованных объектов [6]. Оценку внутрigrуппового разнообразия и степени агрегированности объектов выполнили методом анализа средних дистанций между ближайшими соседними ординатами особей – MNND (mean nearest neighbour distances), реализованного в программе PAST [27, 28]. Основные и вспомогательные статистические расчеты, включая методы ресэмплинга, провели на основе компьютерных программ PAST 2.15 [27], TPS [25, 26] и MorphoJ 1.04b [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительный анализ не выявил половых различий в форме нижней челюсти у сеголеток обоих видов: в абсолютном выражении различия крайне малы и, как правило, статистически незначимы ($p < 0,05$), что позволило в каждой выборке объединить материалы по самцам и самкам и рассматривать их в единой совокупности.

В первую очередь провели сравнение синтопных и синхронно полученных пар выборок из пространственно разобщенных контрольных и импактных группировок малой лесной мыши и красной полевки в зоне влияния ВУРСа (объединенные данные за 2003 и 2005 гг.). На основе канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти в контрольных и импактных популяционных группировках обоих симпатрических видов, оценили соотношение проявлений межвидовой и техногенной морфологической изменчивости. Заметим, что сравнение в данном случае проводили по 4 выборкам, поскольку в каждом локалитете (головная часть ВУРСа и Метлино) были взяты по одной объединенной выборке каждого вида. В целом статистически достоверные межгрупповые различия проявились вдоль всех трех канонических осей ($p < 0,001$). Рассмотрим проявление межгрупповой изменчивости для первых двух канонических переменных, вдоль которых проявилась основная межгрупповая изменчивость.

Из рис. 2 хорошо видно, что вдоль первой канонической переменной (CV1) выражены межвидовые различия, которые эволюционно сформировались в связи с разной трофической специализацией видов. Вдоль второй канонической оси (CV2) у обоих симпатрических видов проявился статистически значимый параллельный и однонаправленный сдвиг центроидов импактных выборок по отношению к контрольным. Отчетливо видно однонаправленное смещение контуров эллипсоидов рассеивания ординат у импактных выборок по отношению к контрольным. Напомним, что каждый эллипсоид объединяет 95 % ординат особей от общего объема выборки. Такой параллельный сдвиг импактных субвыборок у обоих видов может быть однозначно интерпретирован как проявление у них однонаправленной техногенной изменчивости. На рисунке приведены обобщенные теневые конфигурации нижней челюсти обоих видов, характеризующие направления межгрупповой изменчивости вдоль канонических осей. Если вдоль первой оси проявились характерные межвидовые различия в форме

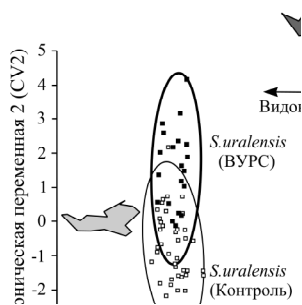


Рис. 2. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих форму нижней челюсти контрольных и импактных группировок малой лесной мыши (*S. uralensis*) и красной полевки (*C. rutilus*) в зоне влияния ВУРСа на Южном Урале. Эллипсоиды объединяют 95% особей выборки. Теневые конфигурации характеризуют основные направления изменения формы нижней челюсти обоих видов вдоль первых двух канонических переменных (CV1 и CV2)

нижней челюсти, то вдоль второй переменной выражены общие тенденции ее изменения, возникшие у сеголеток из импактных выборок обоих видов.

Поскольку при каноническом анализе наибольший вклад вносят наиболее стабильные для каждой популяционной группировки признаки, которые позволяют наилучшим образом различать принадлежность особей к разным таким группировкам, мы можем заключить, что выявились, действительно, параллельные и однонаправленные изменения формы нижней челюсти у обоих видов в ответ на длительное воздействие хронического радиационного облучения в зоне ВУРСа, а также накопление в организмах зверьков радионуклидов.

Морфогенетическая реакция в данном случае проявилась в нарушении аллометрических зависимостей при росте разных морфогенетических модулей нижней челюсти: у обоих видов угнетается рост модуля углового отростка, но усиливается в дорзальном направлении рост модуля венечного отростка. Другими словами, у обоих видов в импактных группировках выражена параллельная неспецифическая морфогенетическая реакция на хроническое воздействие техногенных радионуклидов, что и подтверждает проявление в этом случае техногенной межгрупповой изменчивости.

Вдоль третьей канонической переменной, на которую приходится наименьшая изменчивость, проявилось только значимое взаимодействие факторов «вид x влияние ВУРСа» ($p < 0,002$): в данном направлении межгрупповых различий наблюдается видоспецифичность морфогенетической реакции на влияние ВУРСа (рис. 3). Таким образом, если вдоль второй канонической оси проявляется неспецифическое воздействие ВУРСа, то вдоль третьей – специфическое. Возможно, поскольку сравниваются симпатрические виды, обитающие на одной и той же территории и в одних и тех же биотопах, наблюдаемое взаимодействие факторов вдоль третьей канонической оси отражает различия в их экологических нишах и связанную с этим специфику морфологических приспособлений видов к хроническому влиянию радиации. Тем не менее, и в первом и во втором случаях у обоих видов проявляется морфогенетическая реакция на фактор «влияние ВУРСа».

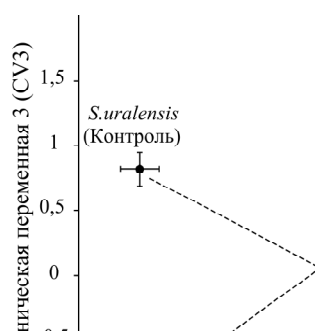


Рис. 3. Расположение центроидов контрольных и импактных выборок малой лесной мыши (*S. uralensis*) и красной полевки (*C. rutilus*) вдоль второй (CV2) и третьей (CV3) канонических переменных (с учетом стандартных ошибок)

Для сравнения размаха внутривидовых различий между контрольными и импактными группировками у мыши и полевки использовали обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2). Оказалось, что у малой лесной мыши этот показатель почти в два раза выше ($D^2=9,6$; $p<0,001$), чем у красной полевки ($D^2=5,3$; $p<0,001$). Другими словами, морфологические различия между выборками малой лесной мыши импактного и контрольного участков заметно больше, чем таковые у красной полевки. Дополнительно мы оценили и внутривидовое морфологическое разнообразие, используя метод анализа расстояний между ближайшими соседними точками (MNND). Поясним, что метод позволяет оценить характер распределения ординат особей в плоскости полигона изменчивости конкретной выборки, учитывая степень их агрегированности в пределах полигона. Нулевой гипотезой при этом является случайный пуассоновский характер распределения объектов.

С помощью программы PAST [27, 28] осуществляли проверку, является ли распределение двумерных координат объектов кластеризованным (агрегированным), случай-

ным (пуассоновским), или наблюдается их неслучайное сверхраспределение. Вычисляли показатель R , который является отношением удвоенной средней дистанции между ближайшими соседними ординатами и квадратного корня из средней площади полигона изменчивости, приходящегося на один объект. Если показатель $R<1$, то наблюдается кластеризация точек (формируются отдельные их агрегации). Если $R>1$, то существует феномен неслучайного сверхраспределения (overdispersion) точек. При $R=1$ – распределение носит случайный пуассоновский характер. Использовали также два других показателя – реальная средняя дистанция до ближайших соседних точек (MNND) и теоретическая ожидаемая средняя дистанция (ExpNND), полученная, исходя из случайного характера распределения точек. Судя по величине R и соотношению показателей MNND и ExpNND у разных групп можно оценить не только характер распределения точек, но и соответствующую степень внутригруппового разнообразия.

Расчеты провели по двум каноническим переменным. При этом мы исключили изменчивость, обусловленную заведомо видовыми морфологическими различиями, которые проявились вдоль первой канонической переменной (CV1), а использовали в дальнейшем анализе только данные по второй и третьей осям (CV2 и CV3), вдоль которых была обнаружена неспецифическая и специфическая реакция на влияние ВУРСа.

Результаты сравнения приведены в табл. 2 и на рис. 4. По данным таблицы показатель R у контрольных выборок обоих видов близок к единице (судя по величине критерия Z и соответствующему уровню значимости – p) отклонение от единицы недостоверно в обоих случаях. Иными словами, у контрольных групп обоих видов наблюдается случайный характер распределения точек. Напротив, значения R в случаях импактных группировок обоих видов оказались достоверно больше единицы, т.е. в этих случаях проявилось сверхраспределение ординат точек.

Из рис. 4 видно, что средние значения дистанций до ближайших соседних ординат существенно выше в импактных группировках. Причем у малой лесной мыши в импактной группировке уровень внутригруппового раз-

Таблица 2

Оценка характера распределения канонических ординат особей в контрольных и импактных выборках малой лесной мыши (*S. uralensis*) и красной полевки (*C. rutilus*) методом средних дистанций между ближайшими соседними ординатами (MNND)

Вид, участок	MNND – реальная дистанция	ExpMNND – ожидаемая дистанция	R	Z	Уровень значимости (p)
<i>S. uralensis</i> , контроль	0,197	0,185	1,068	1,491	0,1360
<i>S. uralensis</i> , ВУРС	0,483	0,370	1,305	2,928	0,0034
<i>C. rutilus</i> , контроль	0,179	0,192	0,933	1,397	0,1625
<i>C. rutilus</i> , ВУРС	0,328	0,259	1,265	3,138	0,0017

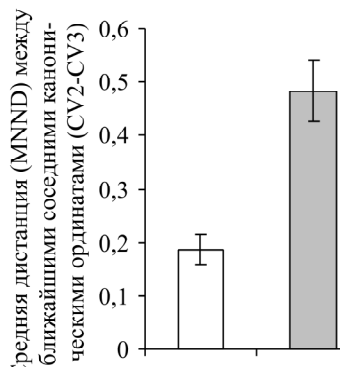


Рис. 4. Сравнение величин средней дистанции (MNND) между каноническими ординатами ближайших соседних особей в плоскости второй и третьей канонических осей (CV2–CV3) у контрольных и импактных (ВУРС) выборок малой лесной мыши и красной полевки

нообразия, которое оценивается по величине MNND, оказался достоверно выше, чем в соответствующей импактной группе красной полевки. Контрольные группировки обоих симпатрических видов имеют близкие значения MNND. Непараметрический критерий Краскела-Уоллиса, являющийся аналогом однофакторного дисперсионного анализа, выявил значимые межгрупповые различия по показателю MNND между контрольными и импактными группировками обоих видов ($N=36,5$; $p < 0,0001$).

Интерпретируя полученные результаты с морфогенетической точки зрения, в случае им-

пактных группировок обоих видов можно уверенно говорить о возникновении на территории ВУРСа веера онтогенетических траекторий и возрастании в результате этого внутривидового морфогенетического разнообразия. Для особей обоих видов из контрольных участков характерно нормальное протекание морфогенеза, а реализация морфогенетических подпрограмм в этих популяционных группировках животных носит естественный случайный характер.

Второй аспект исследования касается анализа проявления сопряженной хронографической изменчивости формы нижней челюсти у сравниваемых видов грызунов, обитающих в зоне влияния ВУРСа. Канонический анализ прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, позволил выявить 5 значимых канонических переменных. Вдоль первой оси, как и в предыдущем варианте анализа, проявились основные межвидовые таксономические различия. Используя для оценки среднего уровня морфологического разнообразия обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между парами аллохронных выборок красной полевки и малой лесной мыши, было установлено, что в среднем межвидовые различия оказались почти в 8 раз больше усредненных внутривидовых: соответственно 22,72 и 2,87. Средние величины различий между аллохронными выборками внутри обоих видов оказались близки по значениям: соответственно 2,92 и 2,81.

Вдоль второй и третьей канонических осей проявилась хронографическая межгрупповая изменчивость обоих видов, которая отражает сопряженность годовых последовательных из-

менений формы нижней челюсти в аллохронных синтопных выборках малой лесной мыши и красной полевки в зоне влияния ВУРСа (рис. 5).

Из рисунка видно, что пары синхронных выборок *C. rutilus* и *S. uralensis* разных лет достаточно согласованно смещаются в плоскости, образованной второй и третьей каноническими переменными. Уровень межвидовых различий между выборками одних и тех же лет приблизительно сохраняется из года в год.

Для более строгой оценки сопряженности морфогенетических реакций двух сравниваемых видов во времени провели корреляционный анализ индивидуальных значений ординат вдоль второй канонической переменной между красной полевкой и малой лесной мышью (рис. 6). Коэффициент корреляции Пирсона при оценке связи значений ординат выборок вдоль второй канонической оси (CVA 2) между ординатами центроидов обоих видов составил $r=0,93$ ($Z=2,87$; $p=0,004$). Другими словами, статистически значимая сопряженность хронографической изменчивости формы нижней челюсти у обоих видов отчетливо проявилась вдоль второй канонической переменной при параллельном сравнении их аллохронных выборок.

Длительность техногенного загрязнения

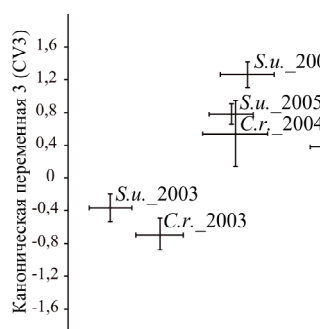


Рис. 5. Сопряженная хронографическая изменчивость формы нижней челюсти у аллохронных (2003–2008 гг.) пар выборок малой лесной мыши (*S.u.*) и красной полевки (*C.r.*) вдоль второй и третьей канонических переменных (CV2–CV3). Указаны центроиды выборок и величины стандартных ошибок

радионуклидами головной части ВУРСа в биологическом исчислении времени – числе поколений, прошедших в популяциях обоих видов после аварии, по-видимому, составила более 150 поколений (112–168). Можно предполагать, что за этот период хронического влияния ВУРСа у локальных изолированных популяционных группировок обоих видов грызунов за счет отбора онтогенетических подпрограмм морфогенеза вполне могла сформироваться адаптивная, компромиссная и общая для популяции программа индивидуального развития. Однако, как показали наши исследования (неопубл. данные), а также работы Е.Б. Григоркиной и Г.В. Оленева [29], население грызунов головной части ВУРСа не является постоянным и изолированным, а, напротив, регулярно обменивается за счет иммигрантов и эмигрантов с населением прилегающей контрольной территории.

Проявление сходной морфогенетической реакции у обоих видов на изменение условий обитания в контроле и на ВУРСе с этой точки зрения вполне объяснимо. Выработанное на ВУРСе изменение морфогенеза как адаптивная модификация распространяется при обмене видового населения за пределы головной части следа, но за его пределами не воспроизводится,

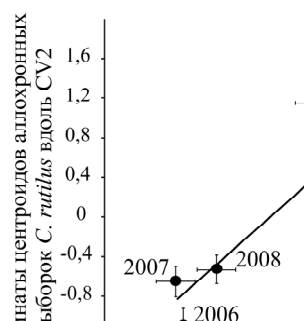


Рис. 6. Линейная зависимость между значениями выборочных центроидов аллохронных выборок (2003–2008 гг.) малой лесной мыши (*S. uralensis*) и красной полевки (*C. rutilus*) вдоль второй канонической переменной (CV2)

так как там условия развития иные, близкие к норме. При попадании вновь на территорию ВУРСа потомки, несущие эту адаптивную модификацию, в измененных условиях при наличии радиоактивного облучения вновь ее воспроизводят. За большое число поколений грызунов, прошедших с момента возникновения ВУРСа, можно ожидать, что такая адаптивная неспецифическая модификация территориально может широко распространиться в пределах симпатрических популяций обоих видов, одна часть поселений которых лежит в зоне ВУРСа, а часть других смежных поселений – за его пределами.

Альтернативные объяснения при высоком сходстве сопряженных морфологических изменений у обоих видов заключаются в двух сходных, но малоубедительных утверждениях, исключить которые полностью, однако, нельзя. Во-первых, можно предполагать, что оба вида в своей эволюционной истории уже "столкивались" с высокими локальными уровнями радиоактивного загрязнения и сразу после возникновения ВУРСа реализовали эту "видовую память". Во-вторых, можно ожидать, что при столкновении с неблагоприятными и нетипичными условиями, которые нехарактерны для данного региона, у обоих видов просто "включаются" сходные неспецифические морфогенетические реакции, которые исторически присутствуют в веере видовых программ морфогенеза у данной группы видов. Оба утверждения не лишены логики, но, на наш взгляд, не могут объяснить высокого уровня сопряженности морфологической изменчивости у сравниваемых видов грызунов, относящихся к двум разным семействам. Тем не менее, каковы бы ни были причины обнаруженных нами отдаленных последствий хронического воздействия ВУРСа на импактные популяции симпатрических видов грызунов, эти морфогенетические изменения отчетливо наблюдаются. Установлено, что группировки обоих видов, обитающие на территории ВУРСа в его головной части, которые можно назвать импактными, отличаются от контрольных групп сходными, параллельными и однонаправленными морфологическими изменениями, которые следует определить как проявление сопряженной техногенной изменчивости. Уровень внутри-

группового морфоразнообразия на импактной территории и общий межгрупповой размах техногенной изменчивости у малой лесной мыши выше, чем у красной полевки, что указывает на относительно большую морфогенетическую реактивность мыши на хроническое радиоактивное облучение слабой и средней интенсивности в головной части ВУРСа. Сходный вывод о большей реактивности малой лесной мыши по сравнению с красной полевкой был сделан Н.А. Ореховой [30] при изучении морфофизиологических и эколого-физиологических параметров импактных популяций этих видов в зоне влияния ВУРСа.

Таким образом, в результате проведенного исследования показано, что популяционно-ценотический подход к изучению изменчивости и морфоразнообразия при использовании методов геометрической морфометрии позволяет обнаруживать в природных условиях проявления дестабилизации морфогенеза в пределах популяций отдельных симпатрических видов грызунов, формирующих ядро сообщества. Проведенный анализ подтверждает существование техногенной изменчивости не только как популяционного явления, но и показывает, что в синтопных группировках симпатрических видов может проявляться параллельная техногенная изменчивость на уровне биотических сообществ. Полученные результаты могут послужить основой для организации и проведения морфогенетического мониторинга природных популяций и сообществ грызунов в техногенно измененных условиях среды в зоне влияния ВУРСа.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 11-04-00720 и поддержке научных школ НШ-5325.2012.4, а также проектов 12-С-4-1031 и 12-М-24-2016 Программы фундаментальных исследований Президиума УрО РАН.

ЛИТЕРАТУРА

1. Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале / Под ред. акад. В. Е. Соколова, чл.-корр. РАН Д. А. Кривоуцкокого. – М.: Наука, 1993. – 336 с.
2. Позолотина В.Н, Молчанова И.В., Караваева

- Е.Н. и др. Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. – Екатеринбург: "Гощицкий", 2008. – 204 с.
3. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 277 с.
4. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. – М.: Наука, 1989. – 224 с.
5. Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Экология*. – 2003. – № 6. – С. 325–332.
6. Rohlf F.J., Slice D. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* – 1990. – V. 39. – No. 1. – P. 40–59.
7. Bookstein F.L. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. – New York: Cambridge Univ. Press, 1991. – 435 p.
8. Rohlf F.J. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *Journal of Classification*. – 1999. – V. 16. – P. 197–223.
9. Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. et al. Geometric morphometrics for biologists: a primer. – Elsevier: Acad. Press, 2004. – 443 p.
10. Klingenberg C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics // *Molecular Ecology Resources*. – 2011. – V. 11. – P. 353–357.
11. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 597 с.
12. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. – М.: Наука, 1977. – 297 с.
13. Одум Ю. Экология. Т.1. – М.: Мир, 1986. – 328 с.
14. Одум Ю. Экология. Т.2. – М.: Мир, 1986. – 376 с.
15. Пианка Э. Эволюционная экология. – М.: Мир, 1981. – 399 с.
16. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
17. Разумовский С.М. Избранные труды: Сборник научных статей. – М.: КМК. Scientific Press, 1999. – 500 с.
18. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. – М.: Изд-во КМК, 2003. – 542 с.
19. Чернов Ю.И. Экология и биогеография: избранные работы. – М.: Изд-во КМК, 2008. – 580 с.
20. Васильев А.Г., Большаков В.Н. Взгляд на эволюционную экологию вчера и сегодня // *Экология*. – 1994. – № 3. – С. 4–15.
21. Васильев А.Г., Васильева И.А. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // *Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол.* – 2005. – № 1(9). – С. 27–38.
22. Васильев А.Г. Феногенетическая изменчивость и популяционная мерономия // *Журн. общ. биол.* – 2009. – Т. 70. – № 3. – С. 195–209.
23. Уткин В.И., Чеботина М.Я., Евстигнеев А.М., Любашевский Н.М. Особенности радиационной обстановки на Урале. – Екатеринбург: УрО РАН, 2004. – 154 с.
24. Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Озерск, 2000. – 16 с.
25. Rohlf F.J. TpsUtil, file utility program. version 1.47. – Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2010b (program).
26. Rohlf F.J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.16. – Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, 2010a (program).
27. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis // *Palaeontologia Electronica*. – 2001. – V. 4. – № 1. – 9 p.
28. Hammer Ø. New methods for the statistical analysis of point alignments // *Computers and Geosciences*. – 2009. – V. 35. – P. 659–666.
29. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Пашнина И.А. и др. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биоценозе // *Изв. Челяб. науч. центра*. – 2006. – вып. 4 (34). – С. 101–105.
30. Орехова Н.А. Анализ метаболического гомеостаза грызунов разной экологической специализации, обитающих в радиоактивной среде: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2010. – 20 с.