

УДК 574.91:574.34:599.323:504.5

МИГРАЦИИ ГРЫЗУНОВ В ЗОНЕ ЛОКАЛЬНОГО РАДИОАКТИВНОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ И ИХ СЛЕДСТВИЯ

© 2018 г. Е. Б. Григоркина*, Г. В. Оленев

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

*E-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 25.08.2016 г.

Впервые проанализированы результаты исследования миграций грызунов в зоне локального радиоактивного загрязнения (Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС), Южный Урал) на разных фазах динамики численности. Получены прямые доказательства отсутствия изоляции населения мышевидных грызунов в зоне ВУРС, оценены дистанции расселения животных. Установлено, что миграции снижают возможность передачи и фиксации адаптивных приспособлений в череде поколений у грызунов вагильных видов и увеличивают показатели внутривидового генетического разнообразия у животных на сопредельных территориях. Подтверждена необходимость учета миграционного фактора в широком спектре исследований при оценке биологических эффектов в зонах локального техногенного загрязнения.

DOI: 10.7868/S0002332918010150

Необходимым условием существования популяций позвоночных животных являются процессы расселения, основу которых составляют перемещения, т.е. миграции. Миграция, или пространственное расселение индивидуумов (соответствует англоязычному термину “dispersal”), — ключевая характеристика истории жизни (life-history) животных, которая касается демографических и эволюционных аспектов вида (Blanquart, Gandon, 2014). Анализ литературы убеждает, что многие вопросы этой проблемы хорошо изучены. Разработаны методы, позволяющие оценивать обилие оседлой и подвижной частей населения на основе многосуточного вылова/мечения мелких млекопитающих (Лукьянов, 1997); показана зависимость доли мигрантов от типа популяций, численности, размера ареала видов (Лукьянов, Лукьянова, 2002). Проиллюстрировано влияние миграций на структуру популяций (Большаков и др., 1973; Lidicker, 1985), видовое и генетическое разнообразие (Slatkin, 1985; Theodorakis *et al.*, 2001; Ракитин и др., 2016; Щипанов, 2016). Предложена классификация мелких млекопитающих по типу популяционного ответа на повреждающие воздействия, рассмотрены вопросы, связанные со значением активности нерезидентной части населения в устойчивости и жизнеспособности популяции (Щипанов, 2003). Обсуждались возможности адаптации населения к локальным факторам естественной (пожар, наводнение) и антропогенной (дератизация) природы, повышающим смертность особей у видов, способных демонстрировать различные варианты демографического ответа (Щипанов, 2000). Была проведена специальная оценка доли нерезидентного населения, на примере малой лесной

мыши, в поселениях различного типа (Щипанов и др., 1997).

Считается (Кайданов, 1996; Ronce, 2007), что склонность к перемещениям имеет наследственную природу и сопряжена с отбором, влияние которого на миграции животных в природных популяциях особенно сложное. Это обусловлено одновременным воздействием факторов эволюции, которые могут иметь и противоположное для миграций направление. В результате совокупности взаимодействий возникают специфические паттерны миграций, которые рассматривают как важный элемент стратегии оптимальной приспособленности вида к сезонным изменениям окружающей среды (Alerstam *et al.*, 2003).

Однако вопросы, связанные с изучением миграций грызунов как объектов мониторинга на территориях локального техногенного загрязнения, в частности в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), возникшей в результате Кыштымской радиационной аварии (1957 г.), не исследованы совсем, но актуальны и имеют принципиальное значение. Для зоны ВУРС характерна специфическая конфигурация — узкая протяженная территория с резко падающим поперечным градиентом радиоактивного загрязнения (Атлас..., 2013). Малая лесная (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и полевая (*Apodemus agrarius* Pallas, 1771) мыши — фоновые виды грызунов, занимающие лидирующее положение в родентоценозе. Им свойственны высокая миграционная активность, лабильные типы пространственной структуры (Флинт, 1997) и сезонные межбиотопические миграции, вызванные

недостаточным числом убежищ, неравномерным распределением кормов и другими причинами. Суточные перемещения животных в природе составляют от 800 до 3000 м (Большаков, Баженов, 1988; Щипанов, 2003; Толкачев, 2016а, б).

Миграции приводят к значительному размаху аккумуляции техногенных поллютантов/радионуклидов у животных и высокой вариабельности биологических показателей. Поэтому еще в 1960–1980-е гг. радиоэкологи (Ильенко, 1978), понимая важность проблемы, пытались оценить миграции грызунов в зоне ВУРС методами радиоактивного и индивидуального мечения, однако результаты оказались неоднозначными и противоречивыми. До сих пор в радиоэкологических исследованиях значение этого важнейшего популяционного параметра игнорируется, что в значительной степени определяется методическими трудностями. Зона ВУРС при этом представляется как своеобразный анклав, животное население которого существует в его пределах в чреде поколений уже 60 лет, а годы, прошедшие со времени радиационной аварии до конкретного исследования, просто умножаются на два поколения. Сложилась ситуация, когда интерпретация данных, полученных без учета миграций, становится причиной некорректной трактовки результатов самих исследований.

Изучение миграций грызунов имеет значение для решения проблем экологии загрязненных территорий локальной конфигурации, адаптации, микроэволюции подверженных техногенному воздействию популяций, а также для оценки отдаленных эколого-генетических эффектов у животных на сопредельных территориях. Всем вышеизложенным определяется актуальность настоящей работы.

Цель исследования – описание феноменологии миграций мышевидных грызунов в зоне локального радиоактивного загрязнения в годы разной численности и их последствий. Проверяемая нами гипотеза заключается в предположении, что в зоне локального радиоактивного загрязнения (ВУРС) население грызунов не является изолированным за счет миграций животных в обоих направлениях.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объект исследований – население грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиационного заповедника (Челябинская обл., Южный Урал). Среднегодовая численность грызунов определялась с помощью материалов многолетних мониторинговых исследований (2002–2015 гг.), полученных на основе учетов относительной численности (число экземпляров на 100 ловушкосуток, экз./100 л.-с.; 5–6 туров отловов за сезон) синхронно на импактном и контрольном участках. Грызунов отлавливали давилками конструкции “Геро” методом безвозвратного изъятия.

Феноменология миграций была изучена в зоне влияния ВУРС методом массового мечения мелких млекопитающих тетрациклином, который широко применяется в зоологических исследованиях. Он относится к числу прямых методов изучения миграционной активности, наиболее информативен, позволяет определить долю оседлой и мигрирующей частей населения, а также расстояние, на которое перемещаются мигранты. Тетрациклин (качественная метка) отсутствует в природе, обеспечивает массовое неизбирательное маркирование зверьков. Попадая в организм, антибиотики тетрациклинового ряда поступают в кальцифицируемые ткани растущих участков скелета и длительно в них сохраняются (Клевезаль, Мина, 1980). Однократное поедание приманки с тетрациклином обеспечивает четкую метку в ультрафиолетовом свете. Животное, отловленное на удалении от участка мечения, однозначно идентифицируется по флуоресценции зубных тканей.

Мечение населения грызунов тетрациклином проводили летом 2002–2005 гг. на разных фазах динамики численности согласно рекомендациям Клевезаль и Мины (1980). Методика и схема массового мечения мелких млекопитающих подробно была описана ранее (Григоркина, Оленев, 2013). Кратко обозначим основные этапы работы. Метили мелких млекопитающих в зоне радиоактивного загрязнения в однородном биотопе в разные годы в центре или на периферии зоны ВУРС (рис. 1). Центральный участок (Бердениш, 55°46' с.ш., 60°53' в.д.) расположен на оси ВУРС в 13 км от эпицентра Кыштымской радиационной аварии. Запас радионуклидов в слое почвы 0–45 см составлял: ^{90}Sr – 12851, ^{137}Cs – 427, $^{239,240}\text{Pu}$ – 33.2 кБк/м² (Molchanova et al., 2009). Периферийный участок мечения находится на расстоянии 1 км от центрального. Прикормку с тетрациклином (кусочки высушенного ржаного хлеба с нерафинированным подсолнечным маслом, в котором находился порошок тетрациклина) раскладывали с интервалом 3 м на площадках размером 30 × 300 м. Во все годы повторное мечение проводили на одних и тех же площадках. Грызунов отлавливали ловушками “Геро” в разные сроки (от 2 до 55 сут) на площадке мечения и на разноудаленных от нее участках (рис. 1), которые располагались в сходных биотопах: зоне ВУРС на расстоянии 1 км (центр-периферия) и 6.5 км (Урускуль, 55°49' с.ш., 60°55' в.д.) с запасом радионуклидов ^{90}Sr и ^{137}Cs в слое почвы 0–45 см 7625 и 225 кБк/м² соответственно (Molchanova et al., 2009), а также на контрольном участке (Метлино, 55°48' с.ш., 61°00' в.д.), расположенном на расстоянии 9.3 км за пределами радиационного заповедника.

Миграции включают весь спектр пространственных перемещений животных за пределами участка обитания. Статус “мигранта” установить



Рис. 1. Схема участков мечения (центр, периферия) и отловов грызунов. Области, выделенные изолиниями, характеризуют резко падающий градиент радиоактивного загрязнения зоны ВУРС. Масштаб: 1 км.

достаточно сложно, поэтому в качестве альтернативы оседлому обитанию предложен термин “нерезидентность” (Щипанов, 2003), подразумевающий особей, отловленных на всех дистанциях от участка мечения. Мы полагаем, что на удаленных от площадки мечения участках в зоне ВУРС и на контрольном всех пойманных зверьков с меткой можно считать мигрантами. Грызунов, сохранивших связь с территорией и попавшихся на площадке мечения спустя месяц и больше после расклевывания приманки, можно считать оседлыми. Тетрациклиновую метку определяли под биноклярным микроскопом МБС-10 по желтому свечению в ультрафиолете (Milch *et al.*, 1958) в продольных шлифах верхних резцов с использованием люминесцентного осветителя ОСЛ-1 с фильтром.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Многолетняя динамика численности грызунов (2002–2015 гг.). Результаты многолетних мониторинговых исследований охватывают разные фазы изменения численности населения грызунов (рис. 2), обилие которых в исследуемых местообитаниях по годам варьирует в широких пределах. Амплитуда колебаний в зоне ВУРС достигала 8–9-кратных различий, на контрольном участке – 4–5-кратных. Осцилляции численности малой лесной мыши *S. uralensis* Pall., 1778 были еще выше: в зоне ВУРС в 13, на контроле в 8 раз. *S. uralensis* постоянно доминировала в сообществах грызунов, до 2009 г. на ее долю приходилось 40–60% всех отловов. После засухи 2010 г. сообщество грызунов в зоне ВУРС оказалось монодоминантным, представленным исключительно *S. uralensis* (Оленев, Григоркина, 2016). Кривые динамики численности

на обоих участках изменялись синхронно. Фазы пиков были отмечены в 2002, 2003, 2005, 2006, 2008, 2009, 2012 гг. (рис. 2). Обращают на себя внимание сходные значения численности в зоне ВУРС в соседние годы пиков. Они разделены периодами резких спадов (2004, 2011 и 2014 гг.) и глубокой депрессии (2007 г.).

Миграции грызунов на разных фазах динамики численности. При изучении миграций было отловлено 963 зверька восьми видов (мыши – малая лесная *S. uralensis* Pallas, 1811 и полевая *A. agrarius* Pallas, 1771, полевки – красная *Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779, водяная *A. terrestris* Linnaeus, 1758, экономка *Microtus oeconomus*, Pallas, 1776, обыкновенная *M. arvalis*, Pallas, 1778, узкочерепная *M. gregalis* Pallas, 1779 и темная (пашенная) *M. agrestis* Linnaeus, 1761). У 364 из них (38%) были метки. Доля меченых животных в годы исследований варьировала от 35 до 40%. Прикормку с тетрациклином поедали зверьки разной таксономической принадлежности и трофической специализации, в том числе серые и водяные полевки. Это позволило отследить дистанции перемещений мышевидных грызунов по территории радиационного заповедника и за его пределами (табл. 1–4).

Общая динамическая картина миграций. Доля меченых особей уже через 2–3 сут была достаточно высокой (табл. 1, 3), что свидетельствует об эффективности использованной приманки. Со временем (через 30–55 сут) на участке мечения число зверьков с меткой закономерно уменьшалось, в то время как возрастала их доля на удалении. Доля оседлых животных на участках мечения через 30–35 сут была наиболее высокой и варьировала в разные годы от 32 до 50% (табл. 1, 2, 4). Среди них основная часть приходилась на лесных (28–33%) (табл. 1, 4) и полевых (69%) (табл. 4) мышей.

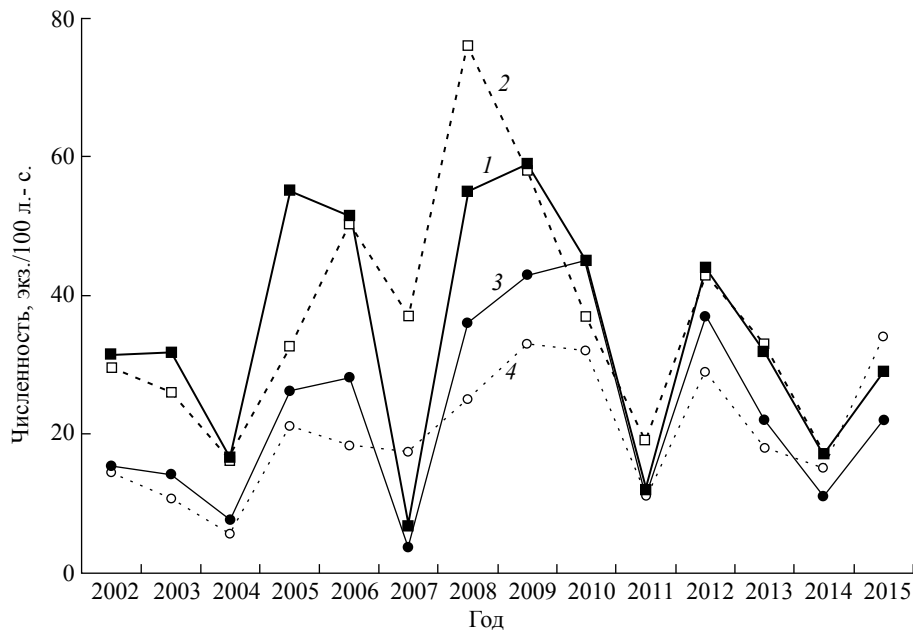


Рис. 2. Динамика численности мышевидных грызунов на ключевых участках (ВУРС—контроль) в 2002–2015 гг. (среднегодовые значения).

1, 2 — грызуны; 3, 4 — малая лесная мышь (ВУРС—контроль).

Существенная доля оседлых особей в 2005 г. (табл. 4) была обусловлена высокой численностью грызунов именно этих видов (35 и 31 экз./100 л.-с.). При этом в сентябрьских отловах было установлено, что с меткой оказалась значительная часть молодых животных (масса тела 9–12 г), которые недавно вышли из норы и перешли на самостоятельное питание. Не исключено, что они получили тетрациклин с материнским молоком в подсосный период. Этот путь передачи был экспериментально показан на сусликах (Лобков, 1984). Подобная картина описана по результатам тетрациклинового мечения животного населения в городской среде (Толкачев, 2016б). Помимо *S. uralensis* и *A. agrarius* существенную долю среди оседлых особей составляли полевки-экономки (42%) разных половозрастных групп (табл. 1). Водяные полевки разного функционального статуса, местообитания которых приурочены к околородным биотопам, были помечены в 100% случаев (табл. 1, 2), причем оседлые особи регистрировались как на участке мечения, так и на дистанции 1 км.

В целом группа меченых животных отражает соотношение видов в отловах, где представлены доминант (*S. uralensis*) и кодоминанты (*A. agrarius*, *M. oeconomus*), а также виды, встречающиеся не ежегодно или характеризующиеся низкой численностью (табл. 1–4). Это единичные экземпляры серых полевок (темная, обыкновенная, узкочерепная). Красная полевка в зоне ВУРС немногочисленна; в годы мечения грызуны этого вида регистрировались ежегодно. Весенние отловы представлены исключительно зимовавшими мышами (*S. uralensis*), остальные члены

родентоценоза появляются в сборах с середины лета. Повторное мечение во все годы исследований позволило в полной мере учесть мигрантов обитающих здесь видов. Уже на 3–4-е сут после мечения зверьков отлавливали на дистанции 1 км, причем автомагистраль не была серьезным ландшафтным препятствием для их перемещений (табл. 3). Исследование миграций мелких млекопитающих в городской среде с использованием тетрациклинового мечения показало успешное преодоление мышами и лесными полевыми грунтовыми и асфальтированными дорогами с интенсивным автомобильным движением, а также других неоднородностей ландшафта (Толкачев, 2016а, б).

Картина расселения животных в обширных однородных биотопах. Предполагали, что в районе исследований будет наблюдаться диффузная миграция и доля поимок меченых животных будет ниже за счет равновероятных разнонаправленных перемещений. В отловах, проведенных нами в березовом лесу (монотонный биотоп), находящемся в западном направлении от площадок мечения (рис. 1), были отмечены лесные мыши с меткой. Данный биотоп можно было бы считать идеальным модельным полигоном при проведении работы по изучению миграций, однако он оказался малопродуктивным для постоянного обитания грызунов из-за низкой кормообеспеченности и плохих защитных условий. Интенсивность дисперсий в этом направлении была снижена, зверьков здесь было мало во все годы исследований. Интересно, что этот биотоп активно используется зимовавшими животными ранней весной (конец апреля), когда основной

Таблица 1. Результаты отловов грызунов на разных дистанциях от участка мечения (2002 г., численность 31 экз./100 л.-с.)

Особь	Время отлова (после мечения), сут						
	2	40–45			50		
	0*	0*	1*	9.3*	0*	1*	9.3*
<i>Sylvaemus uralensis</i>	4/5	8/27	2/2	3/36	6/21	–	4/18
<i>Apodemus agrarius</i>	2/2	2/5	2/2	2/10	1/9	8/10	4/21
<i>Clethrionomys rutilus</i>	–	–	2/2	1/19	1/1	–	0/17
<i>Arvicola terrestris</i>	–	4/4	4/4	–	3/3	–	–
<i>Microtus oeconomus</i>	4/4	10/16	1/1	–	9/11	–	–
<i>M. arvalis</i>	–	–	–	–	1/1	–	–
Всего**	10/12(83)	24/53(45)	11/11(100)	6/65(10)	21/46 (46)	8/10 (80)	8/37 (22)

Примечание. Числитель – число животных с меткой, знаменатель – общее число отловленных особей, “–” – отсутствие данных; для табл. 1–4.

* Расстояние от места мечения, км; для табл. 1–4.

** В скобках – доля меченых особей; для табл. 1–4.

Таблица 2. Результаты отловов грызунов на разных дистанциях от участка мечения (2003 г., численность, 32 экз./100 л.-с.)

Особь	Время отлова (после мечения), сут				
	45–50		50–55		
	0*	9.3*	0*	1*	9.3*
<i>Sylvaemus uralensis</i>	3/11	2/5	6/13	3/3	5/22
<i>Apodemus agrarius</i>	–	0/8	2/10	2/2	3/11
<i>Clethrionomys rutilus</i>	–	–	0/3	1/2	1/6
<i>Arvicola terrestris</i>	–	–	1/1	–	–
<i>Microtus oeconomus</i>	6/17	0/2	9/14	1/2	–
<i>M. agrestis</i>	–	–	–	1/1	–
Всего**	9/28 (32)	2/15 (13)	18/41(44)	8/10(80)	9/39(23)

участок исследований, только что освобожденный от снега, представлен угнетенной зимой растительностью и лишен каких-либо убежищ. Мыши переселяются в березовый лес, совершая весенние межбиотопические миграции. Там они находят укрытия от хищников до развития травяного покрова на основном участке, представленном разнотравно-крапивной ассоциацией. Об этом свидетельствуют апрельские отловы, когда в некоторые годы локальная численность зимовавших *S. uralensis* в экотонном местообитании достигала 50 экз./100 л.-с.! Этим подчеркивается, что пространственное распределение населения грызунов в зоне ВУРС зависит от широкого спектра средовых факторов.

Миграции в неоднородной ландшафтной среде. Зоне ВУРС свойственна высокая ландшафтная

мозаичность. При миграциях зверьки используют определенные (вынужденные) пути перемещений. Естественными непреодолимыми преградами являются озера, расположенные по оси следа, достигнув которых, мелкие грызуны вынуждены передвигаться вдоль берега (т.е. поперек зоны ВУРС), что учитывалось нами при выборе мест отловов. При подобных “концентрирующих миграциях” плотность животных возрастает, что делает отловы более результативными. Наличие определенных маршрутов передвижений показано для лесных полевок, лесных мышей (Крылов, 1992; Щипанов и др., 1997), а также домовых мышей (Щипанов, 2003). Аналогичный факт был описан при перемещениях зверьков тех же видов в условиях фрагментированного ландшафта (Толкачев, 2016а), где был выявлен “коридор” между

Таблица 3. Результаты отловов грызунов на разных дистанциях от участка мечения (2004 г., численность, 17 экз./100 л.-с.)

Особи	Время отлова				(после мечения), сут		
	3	30–35			50–55		
	0.8*	1*	6.5*	9.3*	0.8*	1*	9.3*
<i>Sylvaemus uralensis</i>	–	15/24	1/6	0/6	–	9/24	1/9
<i>Apodemus agrarius</i>	–	1/1	0/4	0/1	–	4/14	0/1
<i>Clethrionomys rutilus</i>	10/10	–	1/2	–	2/3	–	0/4
<i>Microtus oeconomus</i>	–	5/13	–	0/4	–	1/1	–
<i>M. arvalis</i>	1/1	–	–	0/6	–	0/1	–
<i>M. agrestis</i>	–	–	–	0/1	–	–	0/6
Всего**	11/11	21/38 (55)	2/12 (17)	0/18 (0)	2/3	14/40 (35)	1/20 (5)

Таблица 4. Результаты отловов грызунов на разных дистанциях от участка мечения (2005 г., численность 55.4 экз./100 л.-с.)

Особи	Время отлова		(после мечения), сут				
	35		20–25				
	1*	9.3*	0*	1*	6.5*	9.3*	9.3*,***
<i>Sylvaemus uralensis</i>	33/48	3/33	14/28	5/9	2/23	1/5	5/17
<i>Apodemus agrarius</i>	36/69	1/6	38/77	6/10	4/31	4/13	10/29
<i>Clethrionomys rutilus</i>	0/1	0/7	1/1	3/5	1/7	1/3	3/13
<i>Microtus oeconomus</i>	1/1	–	1/2	–	–	–	–
<i>M. arvalis</i>	1/4	–	1/1	–	–	–	–
<i>M. agrestis</i>	–	–	0/1	–	–	–	–
<i>M. gregalis</i>	2/3	–	–	3/5	–	–	–
Всего**	73/128 (53)	4/46 (9)	55/110 (50)	17/29 (59)	7/66 (11)	6/21 (29)	18/59 (31)

*** Выборка грызунов, доставленных в виварий для лабораторных исследований.

линиями, представленный пустырем, пересеченным двумя дорогами, так называемый ландшафтный кондуит (Corridor..., 2006).

В ходе наблюдений установлено, что на расстоянии 1 км передвижения по территории радиационного заповедника совершали все виды грызунов (табл. 1–4). На значительном удалении от участков мечения внутри зоны ВУРС – на дистанциях 6.5 км (Урускуль) и 9.3 км (контроль) – нерезидентами (мигрантами) были лесные, полевые мыши и красные полевки (табл. 3, 4). В год низкой численности доля мигрантов на сопредельном зоне ВУРС участке составляла 5%, в годы высокой численности – 20–30%. Нерезиденты на дальних дистанциях были представлены зимовавшими особями, созревшими и несозревающими в год рождения сеголетками. При этом в августовских отловах на контроле были зарегистрированы зимовавшие самцы *S. uralensis*, *A. agrarius* и *C. rutilus* (табл. 1, 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Данные, полученные нами в течение 4 лет мечения животного населения в зоне локального радиоактивного загрязнения, свидетельствуют о наличии мигрантов на удаленных участках во все годы исследований. Миграционная активность определялась экологическими особенностями вида. Наиболее активными оказались лесные и полевые мыши, а также красные полевки. Грызуны этих видов преодолевали пространства, кратно перекрывающие поперечные размеры узкой и протяженной территории ВУРС. На контрольном участке ловились зверьки всех половозрастных и функциональных групп.

Анализ многолетней динамики численности грызунов показывает, что в 2006 и 2008 гг. она была сопоставима с таковой в 2005 г., а в 2009 г. даже превышала ее (59 экз./100 л.-с.) (рис. 2). Пик численности абсолютного доминанта (*S. uralensis*) был зарегистрирован в засушливый 2010 г. Как показали

результаты мечения, доля нерезидентных особей в годы высокой численности летом варьировала от 9 до 13%, в осенних уловах – возрастала до 30% (табл. 1, 2, 4). Основную долю мигрантов составляли малые лесные мыши как наиболее массовый вид на исследуемой территории. Можно полагать, что миграция и в последующие годы высокой численности была сопоставима с таковой в 2005 г. и/или даже превышала ее. За пределами экспериментальных площадок меченые мыши и красные полевки были отловлены на всех дистанциях во всех точках отлова. Ранее было установлено, что особи *S. uralensis* формируют внутрипопуляционные группировки, выполняющие альтернативные функции (контролирующую и восстанавливающую), и характеризуются, стабильным или изменчивым составом населения (Щипанов и др. 1997; 2003). Не исключено, что в зоне ВУРС мы имеем дело с подобными функциональными единицами малой лесной мыши, способными реагировать на изменение численности.

Следствия миграций в зоне влияния ВУРС. Логично предположить, что даже кратковременное пребывание животных в зоне радиоактивного загрязнения может иметь последствия для геномного профиля организма. В случае успешного завершения данного акта размножением вследствие миграционных перемещений – поток генов и сопряженная с ним естественная селекция (Кайданов, 1996; Алтухов, 2003; Blanquart, Gandon, 2014). На участках ВУРС–контроль исключена изоляция расстоянием, поскольку оно составляет всего 9 км. Об этом свидетельствует наличие мигрантов (лесные, полевые мыши, красные полевки) на фоновом участке, доля которых, как показало мечение, возрастала в годы высокой численности. Следствие перемещений животных – перенос биологических эффектов, индуцированных ионизирующей радиацией, за пределы радиационного заповедника, что влияет на формирование генетического разнообразия у животных на сопредельных территориях. Иллюстрацией этого могут служить результаты молекулярно-генетических исследований по изучению изменчивости локусов микросателлитной ДНК, проведенных нами на красных полевках, отловленных на тех же участках в год пика численности (2006 г.) (Ракитин и др., 2016). Оказалось, что некоторые показатели генетического разнообразия (число уникальных аллелей и показатель аллельного разнообразия, учитывающий размеры выборки) были максимальными у полевок с контрольного участка. Уровень межпопуляционной генетической дифференциации, выполненной на основе дисперсии частот аллелей микросателлитных локусов (AMOVA, F_{ST}), был низок, определяемая ею доля дисперсии составляла 1,34% ($p = 0.005$). Различия между выборками ВУРС–контроль оказались на границе 5%-ного уровня значимости, т.е. были

сопоставимы с внутрипопуляционными. Очевидно, наблюдаемые эффекты связаны со свободным обменом мигрантами и, соответственно, с некоторым обменом генетической информацией, которые не приводят к существенной дифференциации группировок по изученным параметрам.

Об отсутствии границ также свидетельствуют результаты исследования геномной нестабильности в клетках костного мозга обыкновенных полевок (*M. arvalis*), отловленных на сопредельной с ВУРС территорией (Гилева и др., 1996). У них были обнаружены повышенный уровень аберрантных метафаз и мутантные кариотипы. Имеющиеся сведения о влиянии микросателлитной ДНК на формирование хроматина и экспрессию генов-мутаторов (Li *et al.*, 2002) не исключают, что изменчивость в микросателлитных локусах может модифицировать частоту хромосомных мутаций в соматических клетках грызунов и быть с ней положительно связанной, являясь маркером общего мутационного фона в организме.

Результаты цитогенетических и молекулярно-генетических исследований подтверждают взаимосвязь импактной и контрольной частей населения грызунов и приводят к выводу, что реальная интенсивность миграций генов близка к генетически эффективной (Алтухов, 2003), измеряемой вкладом мигрантов (периодическим попаданием самцов) в репродукцию и формирование генофонда поколений. В разные годы мечения среди мигрантов красных полевок на контроле были отловлены исключительно самцы разного функционального статуса.

По нашим многолетним данным, доля эмигрировавших с территории ВУРС лесных мышей согласно радиоактивной метке (^{90}Sr в костной ткани грызунов – косвенный маркер миграций) в разные годы и сезоны отловов варьировала от 17 до 40% (Григоркина, Оленев, 2013). Весной в контрольных выборках, представленных зимовавшими особями, нами практически регулярно обнаруживались нерезиденты *S. uralensis*, идентифицированные по радиоактивной метке, у которых удельная β -активность в костной ткани была на порядки выше фоновых значений и соответствовала параметрам накопления радионуклидов у грызунов из зоны ВУРС. Основную часть мигрантов составляли самцы, самки попадались значительно реже, дважды в майских отловах были отмечены самки, находящиеся на ранних стадиях беременности. Из данных мечения следует, что две метки (качественная – тетрациклин и количественная – ^{90}Sr) дают сходные результаты по доле нерезидентов (мигрантов) и доказывают отсутствие изоляции животного населения в зоне локального радиоактивного загрязнения. Это означает, что сопредельные зоне ВУРС территории – своеобразный полигон для оценки роли повышенной частоты мутаций в процессах микроэволюции природных

популяций из-за пополнения мутационного пула генными потоками, приносимыми мигрантами из зоны загрязнения (Гилева и др., 1996; Ракитин и др., 2016). Полученные нами данные подтверждают отсутствие пространственной и функциональной изоляции населения в зоне влияния ВУРС в силу его специфической конфигурации (узкая протяженная территория) и роль эффективной миграции (Алтухов, 2003) в формировании генетического разнообразия на сопредельных территориях. Вокруг зоны загрязнения (природа поллютантов может быть различной, главное, что они вызывают биологические эффекты) создается зона влияния с особым населением, несущим последствия контакта с загрязнителем, — продолжение зоны на уровне биологических эффектов.

Принципиальная роль миграций в формировании генетического разнообразия у населения кенгуровых крыс (*Dipodomis merriami*), отловленных на радиоактивно загрязненных и референтных участках в Неваде (США), была отмечена (Theodorakis *et al.*, 2001). Однако четкой приуроченности распределения гаплотипов контрольного региона мтДНК к импактным или фоновым участкам не было выявлено. Топология филогенетического дерева была объяснена авторами с учетом миграций животных. Направление миграций определено в 23 случаях из 27: 13 особей (57%) — мигранты с “чистых” территорий на “грязные”, 6 особей (26%) — наоборот, оставшиеся 17% — мигранты между двумя “грязными” и двумя референтными участками. Был сделан вывод о влиянии миграций грызунов на результаты эколого-генетических исследований, связанных с меняющимся составом животного населения на анализируемых участках. Миграции нивелируют генотоксические эффекты радиационного воздействия у резидентов в зоне радиоактивного загрязнения и снижают у них частоту встречаемости уникальных аллелей, что является эффективным маркером генетического обмена (Slatkin, 1985).

Не приходится сомневаться и в том, что миграционный фактор играет определяющую роль в адаптации населения грызунов в зоне локального радиоактивного загрязнения, поскольку миграции снижают возможность передачи и фиксации адаптивных наработок в череде поколений у грызунов вагильных видов (Grigorkina, Olenev, 2009; Григоркина, Оленев, 2013). Это подтверждают наши данные о более высоком уровне хромосомных aberrаций и микроядер в клетках костного мозга (Ялковская и др., 2010), а также существенные различия в системе гемопоеза и иммунитета у лесных и полевых мышей из зоны ВУРС и фоновых участков (Григоркина, Пашнина, 2007). Увеличение вариабельности показателей системы кроветворения у грызунов в градиенте химического загрязнения среды тяжелыми металлами (медь, свинец, кадмий, ртуть, мышьяк, железо) было описано ранее (Тарахтий, Мухачева, 2011). Еще более сложную ситуацию можно ожидать при оценке

биологических эффектов у мелких млекопитающих, населяющих зоны многочисленных следов от ядерных взрывов (Семипалатинский испытательный полигон, Казахстан), где за его пределами в ближайшей зоне сформировались локальные радиоактивные следы. В этой связи исследователю, работающему в зоне локального радиоактивного или другого техногенного загрязнения подобной конфигурации, необходимо помнить, что собранный материал будет заведомо неоднороден — выборки животных будут состоять как из “чистых”, так и из контактировавших с поллютантами особей, что повлияет на вариабельность изучаемых признаков.

Наглядным примером роли миграций в генетической адаптации мелких млекопитающих к радиоактивной среде может служить оседлый вид — обыкновенная слепушонка *Ellobius talpinus* Pallas, 1770, многие поколения которой живут в зоне ВУРС. Эти грызуны живут до 6 лет, ведут подземный образ жизни и характеризуются крайне низкой способностью к перемещениям (в пределах поселения) (Евдокимов, 2001). Их колониальные поселения представлены семьями, проживающими в течение многих лет на ограниченной территории. Поселение слепушонок в зоне ВУРС рассматривается как изолированное, расположенное на периферии ареала вида. У грызунов рода *Ellobius* из зоны ВУРС не было выявлено цитогенетических нарушений (Гилева, 2002) и обнаружен радиационно-индуцированный адаптивный ответ (Григоркина, 2010), что служит убедительным доказательством приспособления животных к длительному радиационному воздействию в череде поколений. При этом успешной радиоадаптацией способствовали эколого-физиологические особенности вида — подземно-колониальный образ жизни и низкая миграционная активность.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обследуемая многочисленными исследователями зона ВУРС в ее современных границах практически не отличается от сопредельных территорий ни особенностями растительности и рельефа, ни составом животного населения. Имеются отличия по обилию промысловых животных. В этом случае определяющую роль играет режим заповедности. Зона ВУРС выделяется лишь загрязнением долгоживущими радионуклидами. Географические границы радиационного заповедника не совпадают с границами на уровне биологических эффектов (суммарно эти территории больше, чем зона загрязнения).

Результаты проведенного исследования позволяют заключить, что в зоне ВУРС обитает население с меняющимся составом за счет эффективной эмиграции особей из зоны загрязнения и иммиграции с фоновых участков. Этим убедительно

доказывается отсутствие генетической изоляции. Доля мигрантов из зоны ВУРС на сопредельные территории в годы с разным уровнем обилия грызунов варьировала от 5 до 30%, возрастая в годы высокой численности. По уровню миграционной активности и перемешивания населения мышевидных грызунов зона ВУРС, как и другие техногенные территории подобной конфигурации, принципиально не отличается от фоновых. Однако непостоянство состава населения именно здесь имеет принципиальное значение, поскольку перемещения животных существенно снижают возможность передачи и закрепления адаптивных приспособлений в чреде поколений. В результате высокой дисперсии грызунов как в зоне загрязнения, так и на участках, расположенных за пределами радиационного заповедника, происходит изменение генетического состава населения за счет разбавления генофонда генным потоком, приносимым особями с чистых территорий в зону загрязнения, и распространения радиационно-индуцированных эффектов из зоны ВУРС. Это подтверждается полученными результатами изучения генетического разнообразия (изменчивость локусов микросателлитной ДНК) у красных полевков в год пика численности.

Очевидно, необходимо продолжить молекулярно-генетические исследования, поскольку их результаты позволят расширить представления о биологических основах феномена радиационно-индуцированной нестабильности генома. По-видимому, актуально использовать данные по другим вагильным (активно перемещающимся в пространстве) видам (малая лесная мышь). Не исключено, что эффективным в данном аспекте окажется использование не только ядерных, но и других молекулярных маркеров, в том числе митохондриальных, которые в комплексе могут указывать на неблагоприятное воздействие на геном.

Таким образом, полученные результаты подтверждают проверяемую нами гипотезу об отсутствии изоляции населения грызунов в зоне ВУРС. Анализ имеющихся и вновь полученных материалов позволяет сделать выводы об особой роли миграций и конфигурации зоны загрязнения в радиоадаптации животных и в формировании параметров генетического разнообразия у населения на сопредельных территориях. Представленные доказательства позволяют пересмотреть существующие представления об изоляции населения грызунов в зоне ВУРС, дать принципиально новое объяснение процессов, происходящих на локально загрязненных территориях, и однозначно подтверждают необходимость учета миграционного фактора в широком спектре исследований на техногенных территориях подобной конфигурации.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований УрО РАН (№ 15-2-4-21 и 15-3-4-49).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Академкнига, 2003. 421 с.
- Атлас Восточно-Уральского и Карачаевского радиоактивных следов, включая прогноз до 2047 года. М.: ИГКЭ Росгидромета и РАН, 2013. 140 с.
- Большаков В.Н., Баженов А.В. Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих. М.: Наука, 1988. 157 с.
- Большаков В.Н., Бойков В.Н., Бойкова Ф.И. Влияние локального истребления на население и структуру популяций грызунов лесных биоценозов // Экология. 1973. № 6. С. 57–65.
- Гилева Э.А. Хромосомная нестабильность у грызунов с территории ВУРСа: межвидовые сравнения // Радиационная биология. Радиоэкология. 2002. № 6. С. 665–668.
- Гилева Э.А., Любашевский М.Н., Стариченко В.И., Романов Г.Н., Чибиряк М.В. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии — факт или гипотеза? // Генетика. 1996. Т. 32. № 1. С. 114–119.
- Григоркина Е.Б. Эффекты малых доз: адаптивный ответ у грызунов (*Ellobius talpinus* Pall.), обитающих в среде, загрязненной радионуклидами // Докл. РАН. 2010. Т. 430. № 4. С. 565–567.
- Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2013. Т. 53. № 1. С. 76–83.
- Григоркина Е.Б., Пашнина И.А. К проблеме радиоадаптации мелких млекопитающих (экологическая специализация вида, радиорезистентность, гемопоэз, иммунитет) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2007. Т. 47. № 3. С. 371–378.
- Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. 144 с.
- Ильенко А.И. Изучение передвижений в популяциях грызунов методом радиоактивного мечения // Радиоэкология позвоночных животных. М.: Наука, 1978. С. 224–234.
- Кайданов Л.З. Генетика популяций М.: Высш. шк., 1996. 320 с.
- Клевезаль Г.А., Мина М.В. Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 6. С. 937–941.
- Крылов Д.Г. Подвижность и пути перемещения зверьков в популяциях лесных полевков и лесной мыши // Экология. 1992. № 1. С. 65–72.
- Лобков В.А. Опыт группового мечения тетрациклином молодых крапчатых сусликов (*Citellus suslicus*) для изучения их расселения // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 2. С. 309–311.
- Лукьянов О.А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих: Автореф. дис. докт. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 1997. 46 с.

- Лукьянов О.А., Лукьянова Л.Е. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1107–1134.
- Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Эволюционно-экологический анализ стратегий адаптации популяций грызунов в экстремальных условиях // Экология. 2016. № 5. С. 375–381.
- Ракутин С.Б., Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Анализ микросателлитной ДНК у грызунов из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа и сопредельных территорий // Генетика. 2016. Т. 52. № 4. С. 453–460.
- Тарахтий Э.А., Мухачева С.В. Реакция системы крови лесных полевок на стресс на фоне хронического химического загрязнения среды // Успехи соврем. биологии. 2011. Т. 131. № 6. С. 613–621.
- Толкачев О.В. Расселение малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811) и рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) в условиях фрагментированного ландшафта // Сиб. экол. журн. 2016а. № 1. С. 137–147.
- Толкачев О.В. Исследование миграций мышевидных грызунов в городской среде // Экология. 2016б. № 4. С. 307–312.
- Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.
- Щипанов Н.А. Некоторые аспекты популяционной устойчивости мелких млекопитающих // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120. С. 73–87.
- Щипанов Н.А. Популяция как единица существования вида. Мелкие млекопитающие // Зоол. журн. 2003. Т. 82. № 4. С. 450–469.
- Щипанов Н.А. Функциональная структура популяции и видовое разнообразие. Мелкие млекопитающие. // Сб. тр. Зоол. музея МГУ им. М.В. Ломоносова. 2016. Т. 54. С. 478–513.
- Щипанов Н.А., Шилова С.А., Смирин Ю.М. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Arvodemus uralensis*) // Успехи соврем. биологии. 1997. Т. 117. Вып. 5. С. 624–639.
- Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б., Тарасов О.В. Цитогенетические последствия хронического радиационного воздействия на популяции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50. № 4. С. 466–471.
- Alerstam A., Hedenstrom A., Akesson S. Long-distance migration: evolution and determinants // *Oikos*. 2003. V. 103. P. 247–260.
- Blanquart F., Gandon S. On the evolution of migration in heterogeneous environments // *Evolution*. 2014. V. 68. № 6. P. 1617–1628.
- Corridor ecology. The science and practice of linking landscapes for biodiversity conservation / Eds Hilty J.A., Lidicker W.Z., Jr., Merenlender A.M. Washington; Covelo; London: Island Press, 2006. 324 p.
- Grigorkina E.B., Olenev G.V. Radioadaptation of rodents in the zone of local radioactive contamination (Kyshtim Accident, Russia): 50 years on // *Radioprotection*. 2009. V. 44. № 5. P. 129–134.
- Li Y., Korol A.B., Fahima T., Beiles A., Nevo E. Microsatellites: genomic distribution, putative functions, and mutational mechanisms: a review // *Mol. Ecol.* 2002. V. 11. № 12. P. 2453–2465.
- Lidicker W.Z., Jr. Dispersal // *Amer. Soc. Mammal. Special Publ.* 1985. № 8. P. 420–454.
- Milch R.A., Rall D.P., Tobie J.E. Fluorescence of tetracycline antibiotic in bone // *J. Bone Joint Surg.* 1958. V. 40. № 4. P. 897–910.
- Molchanova I., Pozolotina V., Karavaeva E., Michaylovskaya L., Antonova E., Antonov K. Radioactive inventories within the East Ural radioactive state reserve on the Southern Urals // *Radioprotection*. 2009. V. 44. № 5. P. 747–757.
- Ronce O. How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 2007. № 38. P. 231–253.
- Slatkin M. Rare alleles as indicators of gene flow // *Evolution*. 1985. V. 39. P. 53–65.
- Theodarakis C.W., Bickham J.W., Lamb T., Medica P.A., Lyne T.B. Integration of genotoxicity and population genetic analyses in kangaroo rats (*Dipodomys merriami*) exposed to radionuclide contamination at the Nevada Test Site, USA // *Envir. Toxicol. Chem.* 2001. V. 20. № 2. P. 317–326.

Migrations of Rodents in the Zone of Local Radioactive Pollution at the Different Phases of Numbers Dynamic and Their Consequences

E.B. Grigorkina*, G.V. Olenev

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,
ul. Vos 'mogo Marta 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

*E-mail: grigorkina@ipae.uran.ru

Migrations of rodents, caught from the zone of local radioactive pollution (Eastern Urals Radioactive Trace (EURT), Southern Urals) at the different phases of numbers dynamic, were analyzed for the first time. Convincing evidences of the absence of any isolation of rodents' population in the EURT zone were received; distances of animals moving were estimated. It was found that migration decrease the possibility of transfer and fixation of adaptations in a series of generations of mobile rodent species and increase in some parameters of intrapopulation genetic diversity in animals from an adjacent areas. Rodents' migration should be taken into account in a wide spectrum of investigations when analyzing the biological effects in the zone of local technogenic pollution.