

ОТВЕТНЫЕ РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ НА ДЕЙСТВИЕ МАЛЫХ ДОЗ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ В СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Кудяшева А.Г.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 197982, Россия, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, E-mail: kud@ib.komisc.ru

Более 50-ти лет по настоящее время коллективом отдела радиоэкологии в Институте биологии Коми НЦ УрО РАН проводится цикл работ по влиянию повышенного уровня естественной радиоактивности на организм мелких млекопитающих на территориях бывшего радиевого производства (Ухтинский р-н Республики Коми), которые направлены на углубленное изучение особенностей изменчивости и адаптивных состояний организма в условиях радиоактивного загрязнения среды обитания, определение качества популяций диких грызунов при совместных воздействиях физических и экологических факторов среды. Изучение биологических эффектов у животных в среде обитания при длительном действии слабых физических факторов окружающей среды, к которым относятся малые дозы естественной радиоактивности (радионуклиды, содержащие соединения урана, радия, тория) имеет важное значение при прогнозировании отдаленных последствий хронического действия ионизирующей радиации на популяции животных в изменившейся антропогенной среде. Наиболее полная оценка этих последствий для выявления механизмов действия факторов низкой интенсивности на разных уровнях организации биообъектов возможна в рамках комплексных исследований. Однако выполнение таких работ связано со сложностью анализа и интерпретацией полученных данных, поскольку в природной среде организмы испытывают действие множества биотических и абиотических факторов. У млекопитающих для возникновения адаптации (значительного изменения порога чувствительности) на популяционном уровне необходим отбор на протяжении 20 – 30 поколений [1]. Дикие мышевидные грызуны являются одним из наиболее удобных тест-объектов для радиоэкологического мониторинга [2,3], поэтому изучение комплексного состояния популяций полевков-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.), длительно обитающих на территориях с повышенным радиационным фоном, позволяет оценить возможность генетических изменений и процессы, обуславливающие адаптацию организмов к хроническому действию ионизирующих излучений в малых дозах. Впоследствии было установлено, что этот объект пригоден и для биоиндикации радиоактивного загрязнения техногенного происхождения [4,5]. Цель работы заключалась в сравнительной оценке ответных реакций животных при длительном пребывании их в условиях нормального и повышенного уровня радиоактивности (в районах Республики Коми) на основе систематизации многолетних результатов исследований динамики изменений в тканях, клетках и организме мышевидных грызунов природных популяций. В задачи исследований входило следующее: проследить динамику изменений численности животных, накопления радионуклидов в организме, половозрастной структуры популяций животных, морфофизиологических показателей, процессов размножения и развития; процессов регуляции перекисного окисления липидов, энергетического обмена в тканях животных; выявить особенности изменений исследуемых параметров в зависимости от органа, пола, возраста, фазы популяционного цикла и радиоэкологических условий обитания животных; определить качественную оценку популяций мелких грызунов по комплексу исследуемых показателей и степень нарушений изучаемых процессов и систем клеточной регуляции в тканях мышевидных грызунов в условиях хронического действия ионизирующего излучения в малых дозах в природной среде.

Исследования проводили в п. Водный МО ГО «Ухта» Республики Коми в течение последних 30 лет (1981-2011 гг.) на территории с повышенным техногенным фоном естественной радиации, образованной в результате деятельности с 1931 по 1953 гг. предприятия по добыче и производству радия из пластовых вод и отходов урановой промышленности [6]. В зависимости от содержания дозообразующих радионуклидов в

почве опытные участки были подразделены на дезактивированный радиевый и дезактивированный урано-радиевый участки. На радиевом участке в 1960-е гг. мощность экспозиционной дозы варьировала от 5 до 40 мкЗв/ч, в 1981 г. она имела диапазон от 0,5 до 20 мкЗв/ч и в среднем составляла 1,8 мкЗв/ч, а в 2002 - 2011 гг. она была равна в среднем 1,4 мкЗв/ч при диапазоне доз от 0,2 до 20 мкЗв/ч. За исследуемый период уровень внешнего γ -фона на радиевом участке в среднем уменьшился в 1,3 раза. Содержание в почве радионуклидов на радиевом и урано-радиевом стационарах было на порядок, а иногда на два порядка выше, чем на контрольных участках. На урано-радиевом участке в 1960-70-х гг. мощность экспозиционной дозы варьировала от 2 до 40 мкЗв/ч. В 2002-2011гг. средняя мощность экспозиционной дозы γ -излучения составляла 4,5 мкЗв/ч и находилась в пределах от 0,5 до 38 мкЗв/ч, что было в среднем выше в 3,2 раза, чем на радиевом участке. Мозаичность радиоактивного загрязнения участков обуславливает варьирование уровня внешнего γ -фона и значительный разброс эффективной дозы от внутреннего облучения за счет радионуклидов, поступающих в организм животных с пищей, водой и при дыхании короткоживущих продуктов распада радона и торона. Радиационная обстановка территорий, дозиметрический и радиохимический анализы показывают, что, обитающие здесь животные, испытывают дозовые нагрузки от внешнего облучения от 0,3 до 3 сГр/год, от инкорпорированных радионуклидов – от 1,2 до 4 сГр/год и от газообразных эманаций родона и торона – 1,3 сГр/год. Суммарная доза облучения для группы животных с радиевого участка, может изменяться в 20-кратном интервале и составляет от 1.2 до 24 сЗв/год, реальные поглощенные дозы находятся в промежутке между этими значениями [7]. Исследования на мышевидных грызунах, отловленных на опытных участках, дублировались на условно контрольных участках, которые характеризовались аналогичными экологическими условиями, но имели нормальный радиационный фон и кларковое содержание радионуклидов в почве и растениях. Радиационная обстановка на контрольных участках во все годы исследований показала, что мощность экспозиционной дозы γ -излучения варьировала в пределах от 0,1 до 0,15 мкЗв/ч [7]. Объектами исследований были полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall) разного возраста (неполовозрелые, половозрелые и перезимовавшие зверьки). За периоды исследований (1980-90-е годы XX столетия и с 2001-2011 гг.) было отловлено и проанализировано более 3000 полевок разного возраста и пола с контрольных и радиоактивных участков. Для исследований использовали разные ткани и органы грызунов. Анализ проводили с помощью экологических (численность животных, половозрастная структура, продолжительность жизни и размножения, его интенсивность, скорость роста и развития), морфофизиологических (массы тела, печени, селезенки, индексы органов), генетических и цитогенетических (эмбриональная и детская смертность, перестройки хромосом), биохимических (состав фосфолипидов, обобщенные показатели липидного обмена, активность ферментов дегидрирования и антиоксидантной защиты), биофизических (антиокислительная активность липидов, интенсивность процессов перекисного окисления липидов) и статистических методов, подробно описанных в [5,8].

Известно, что популяции животных представляют собой сложные саморегулирующиеся системы открытого типа, способные приспосабливаться к антропогенной среде [9]. Такие популяции существенно отличаются от обитающих на фоновых территориях, что проявляется в изменении чувствительности к действию определенных антропогенных факторов и для этого млекопитающим необходим отбор на протяжении многих поколений [1]. На исследуемых участках в Республике Коми полевки-экономки подвергаются радиационному воздействию уже около 80 лет (более чем 100 генераций), что обусловило формирование микропопуляций зверьков на радиоактивных участках их обитания. Они отличаются от животных контрольного участка по таким параметрам, как чередование фаз популяционного цикла, изменениям морфофизиологических характеристик, по репродуктивному поведению потомков, спонтанному уровню мутационной изменчивости [5,8,10,11]. Для полевок с радиоактивных участков характерна более низкая численность, при этом максимальное снижение численности приходится на участки с более высокой радиоактивностью: на урано-радиевом участке с наиболее высоким уровнем загрязнения наблюдали длительные периоды низкой численности животных как в 1960-е [8], так и в 1980 и 1990-е годы (рис. 1, А. Б). Кроме того, фазы популяционного цикла у полевок-экономок урано-радиевого участка, не всегда совпадали с наблюдаемыми у полевок, населяющих участки с радиевым типом загрязнения и контрольном. На урано-радиевом участке численность

полевки длительное время находилась на низком уровне как в 1960-е, так и в 1993-2011 гг. Пик численности здесь наблюдали реже, чем на других участках. На радиевом участке численность полевки в фазу пика выше, чем на контрольном участке. Однако в 1993-2011 гг. численность полевки изменялась в большем диапазоне, отмечали снижение в 2 раза по сравнению с 1980-годами (рис. 1, В) [7].

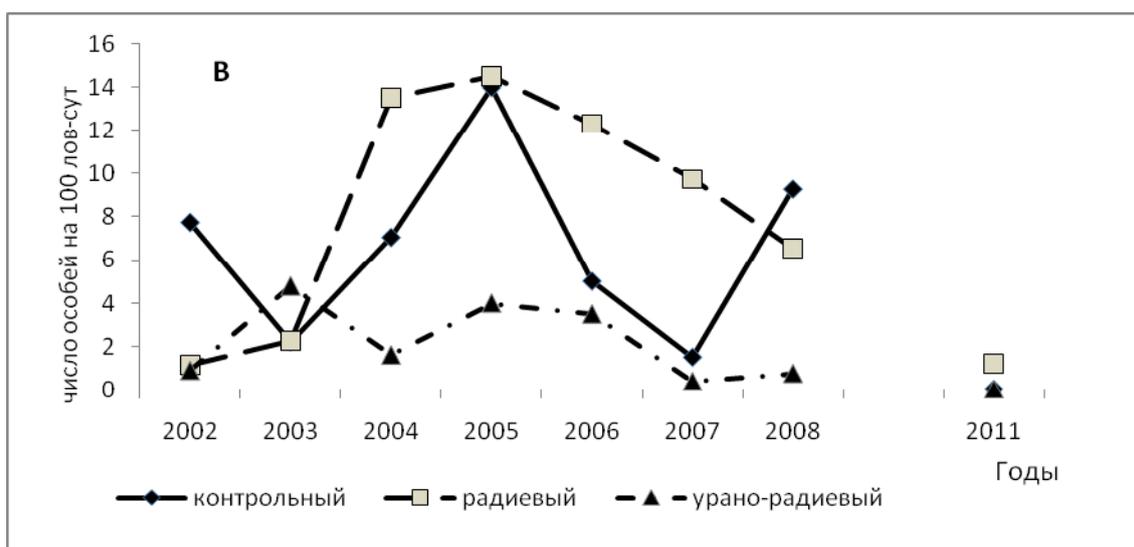
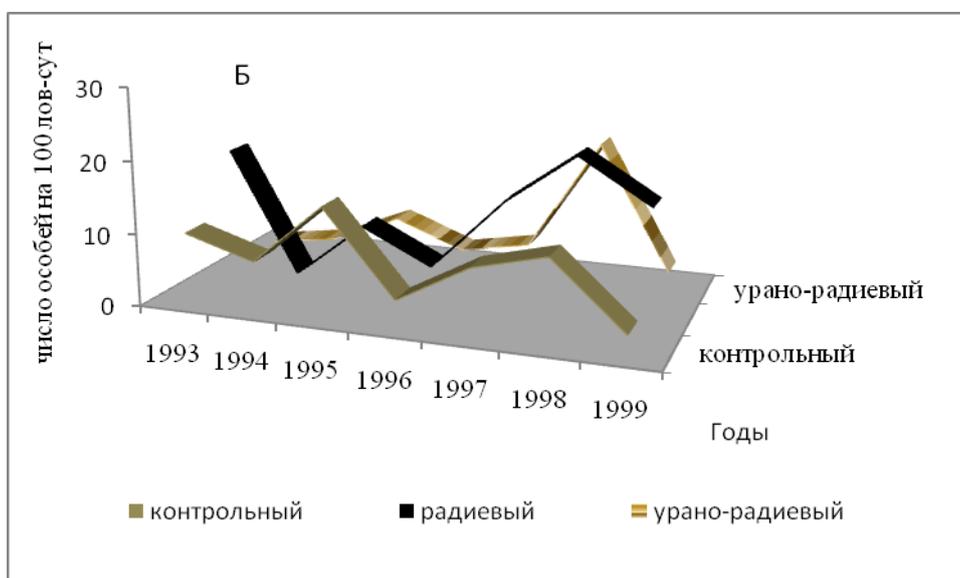
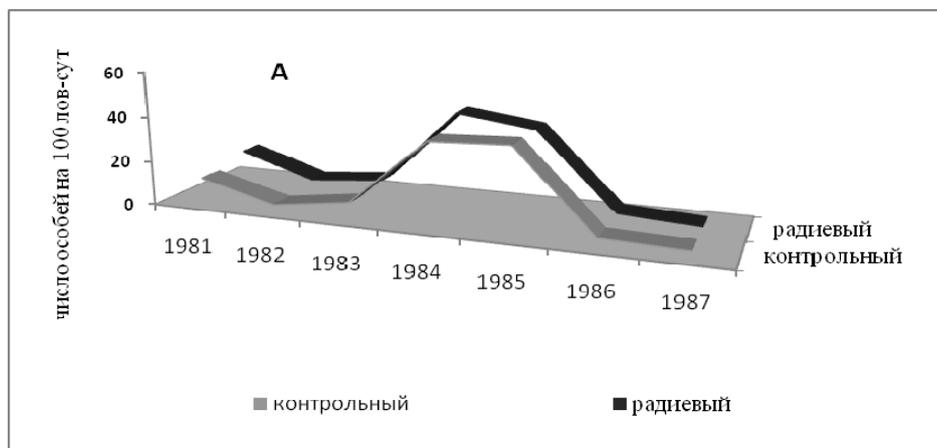


Рис.1. Численность полевки-экономки (число особей на 100 ловушко-суток) на участках с разным уровнем естественной радиоактивности: А - в 1980-1987 гг., Б - в 1993-1999 гг., В - 2002-2011 гг.)

Обнаружены также существенные изменения взаимосвязанности между массой тела и массой печени и/или селезенки зверьков, отловленных на радиовом и урано-радиовом участках по сравнению с аналогичными закономерностями у полевок-экономок с контрольного стационара в зависимости от фазы популяционного цикла [8]. При этом у самок полевок-экономок на радиовом стационаре в фазе спада численности отмечали более существенный рост массы тела по сравнению с увеличением массы печени, а в фазе депрессии коэффициент линейной регрессии прямой корреляции между массой тела и массой печени зверьков с опытного участка в 2,2 раза выше, чем аналогичное значение для самок с контрольного участка. Следовательно, при анализе морфофизиологических индикаторов у полевок-экономок, обитающих в разных радиоэкологических условиях, выявлены существенные различия по половозрастной структуре и морфофизиологическим показателям между полевками контрольного и участков с повышенным радиационным фоном, масштаб и направленность которых обусловлены полом и возрастом зверьков, характером радиоактивного загрязнения и физиологическим состоянием полёвок, т.е. фазой популяционного цикла [8]. Для большинства из исследованных морфофизиологических показателей состояния полевок отсутствовала линейная зависимость между масштабом их изменения и уровнем внешнего γ -фона на радиовом и урано-радиовом участках отлова. Эти выводы согласуются с результатами наших работ, полученными на животных из зоны аварии на Чернобыльской АЭС [12] и подтверждаются исследованиями изменчивости массы селезенки и печени полевок-экономок разного возраста и пола в зависимости от мощности дозы на индивидуальных участках отлова зверьков на радиовом стационаре еще 1970-е годы [13,14].

Обнаруженное увеличение варибельности половозрастной структуры популяций животных, обитающих в условиях повышенного уровня радиационного фона, обусловлено, с одной стороны, тем, что ионизирующая радиация вызывает повышение эмбриональной и постнатальной смертности. Это в значительной мере уменьшает плодовитость животных, снижая успешность размножения животных с радиоактивных участков. Отметим, что компенсация эмбриональных потерь и поддержание численности грызунов изучаемых популяций происходит за счет стимуляции полового созревания и процесса размножения зверьков, отловленных на радиоактивных участках [8]. Тем не менее, наряду с увеличением интенсивности размножения, у этих животных проявляются признаки преждевременного старения и тенденция к сокращению продолжительности жизни в условиях вивария у зверьков, отловленных на радиовом стационаре, обнаружена высокая эмбриональная и детская смертность [10,11].

Важной формой участия мышевидных грызунов в процессах биогенной миграции естественных радионуклидов является их высокая способность накапливать радионуклиды в своем организме. В.И. Масловым показано, что мышевидные грызуны аккумулируют около 90% урана, радия и тория от общего количества радиоэлементов, накапливаемых всеми позвоночными таежных биогеоценозов. Установлено, что аккумуляция естественных радиоактивных элементов полевками через кормовые связи сильно варьирует в течение года, зависит от сезона года и возраста животных. Животные опытных участков во все периоды состояния численности аккумулируют радия значительно больше, чем полевки контрольных участков [2,4]. За последние 30 лет до настоящего времени наблюдали возрастание накопления радия-226 в организме полевок, отмечено повышение как у животных, отловленных на контрольном, так и на радиовом и урано-радиовом участках. К 2002-2009 гг. по сравнению с 1960-ми годами у полевок с радиового участка содержание радия в среднем увеличилось в 10 - 20 раз, урано-радиового - в 15-26 раз, у животных с контрольного участка - в среднем в 100 раз [7].

Как показал хромосомный анализ клеток костного мозга полевок-экономок с радиового и урано-радиового стационаров в Республике Коми количество структурных aberrаций хромосом у них выше в 3-3.5 раза, чем в контроле. Более 70% от всех структурных aberrаций составляют хромосомные aberrации. На радиоактивных участках обнаружены животные с хромосомными несимметричными транслокациями типа дицентриков и колец, являющимися маркерами радиационного поражения хромосом. Последние особенно многочисленны у зверьков с урано-радиового участка. Уровень хроматидных aberrаций у полевок с радиоактивных участков значительно выше, чем у животных контрольного участка. Частота гиподиплоидных и гипердиплоидных клеток у этих зверьков. В популяции полевок-экономок с урано-радиового участка обнаружена мутация кариотипа ($2n=31$ вместо $2n=30$). Она характеризуется тем, что в кариотипе

произошло разделение одной метацентрической хромосомы (из 12 пары) на две акроцентрические хромосомы, которые относят к хромосомным мутациям по типу Робертсоновских перестроек. Подобные изменения кариотипа полевки-экономки обнаружены только в краевых популяциях-изолятах в Скандинавии. Популяции на краю ареала характеризуются нестабильным состоянием генома, что и обуславливает изменения в кариотипе. Появление подобных изменений кариотипа у животных, длительное время обитающих в условиях повышенной радиоактивности свидетельствует о дестабилизации их генома [8,10,11].

Следовательно, существенные изменения в численности животных в разные фазы популяционного цикла, нарушение взаимосвязи между изменением фаз популяционного цикла, массой тела и индексами печени, отсутствие закономерной смены фаз популяционного цикла на урано-радиевом участке, увеличение вариабельности половозрастной структуры популяций, нарушение процессов размножения, проявляющиеся в стимуляции интенсивности размножения и сокращении продолжительности жизни и репродуктивного периода, повышение генетического груза, усиление микроэволюционных процессов, приводящих к деградации кариотипа — все это свидетельствует о нестабильном состоянии популяций полевок-экономок, обитающих длительное время в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности [8]. Появление наследуемых изменений генома обусловлено длительным воздействием мощного мутагенного фактора, каким является ионизирующая радиация. Неслучайные, неспецифические изменения генома возникают на фоне дестабилизации в результате стрессирующего воздействия как ионизирующего излучения, так и инбридингово-пресса и изоляции в краевых популяциях. Это подтверждается и результатами биохимических исследований, дополняющих представление о состоянии исследуемых популяций животных и происходящих адаптивных ответных реакций в организме мышевидных грызунов в условиях длительного низкоинтенсивного техногенного воздействия. Изучение состава фосфолипидов, интенсивности процессов перекисного окисления липидов, активности ферментов антиоксидантной защиты и ферментов цикла Кребса и гликолиза выявляет особенности функционального состояния тканей диких грызунов. Если у мышевидных грызунов с контрольных участков изменчивость указанных выше показателей, обусловлена их исходным состоянием, сменой фазы популяционного цикла, а их вариабельность зависит от физиологического состояния, пола и возраста зверьков [8], то для животных с радиоактивных участков существенные биохимические изменения в разных тканях имеют явно выраженную радиационную природу. Обнаружено сходство хронического действия радиации низкой интенсивности в природной среде как в Республике Коми на участках с повышенным уровнем естественной радиоактивности, так и на Украине, в 30-км зоне отчуждения Чернобыльской АЭС по сравнению с действием острого облучения, которое выражается в следующем: обеднении липидов антиоксидантами (рис.2), значительных колебаниях в содержании основных и минорных фракций фосфолипидов (рис.3), доли фосфолипидов в составе общих липидов в органах, соотношениях суммарных показателей легко- и трудноокисляемых фракций фосфолипидов, в соотношениях основных фракций фосфолипидов, высоком относительном содержании лизофосфатидилхолина в составе фосфолипидов, длительно сохраняющихся нарушениях процессов дегидрирования и активности ферментов антиоксидантной защиты (снижение активности сукцинат-, пируват- и лактатдегидрогеназ, разнонаправленный характер изменений активности каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы и дискоординация катализируемых ими ферментативных процессов) (табл.1,2)[8], изменение интенсивности перекисного окисления липидов в зависимости от радиочувствительности органа и характера радиоактивного загрязнения участка. Масштаб и направленность этих изменений определяется исходным уровнем перечисленных выше параметров, видом, полом, физиологическим состоянием зверьков и фазой популяционного цикла [5,8].

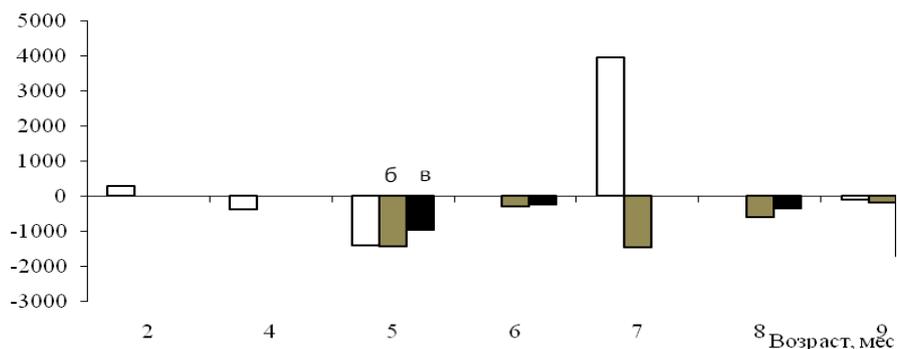


Рис.2. Уровень антиокислительной активности липидов (АОА) в печени полевок-экономок из Республики Коми (а – контрольного, самки, самцы, б – радиевого участка, самцы, в – радиевого участка, самки) в зависимости от возраста животных.

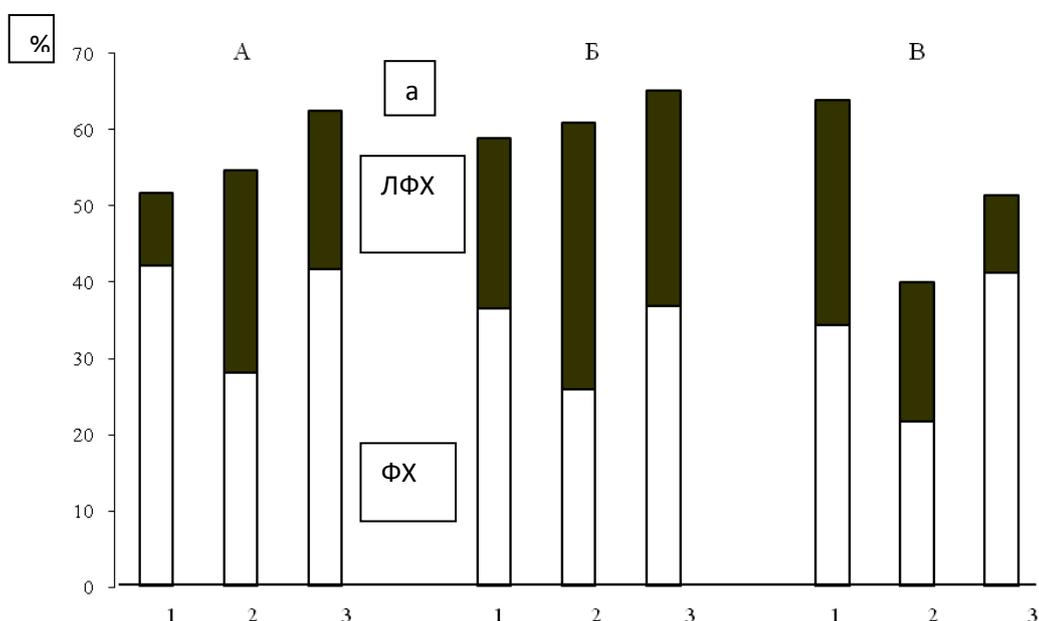


Рис.3. Содержание фосфатидилхолина (ФХ) и лизофосфатидилхолина (ЛФХ) в фосфолипидах печени полёвок-экономок, обитавших на различных участках: 1 – контрольный, 2 – радиевый, 3 – урано-радиевый участки.

Таблица 1 Коэффициенты корреляции между среднегрупповым содержанием отдельных фракций фосфолипидов в печени полевок-экономок с контрольных и радиоактивных участков [8]			
Фракции	Участки		
	контрольный	радиевый	урано-радиевый
ЛФХ—ФХ	-0.92±0.05	-0.76±0.13	-0.13±0.31
ФХ—ФЭ	0.95±0.03	0.39±0.26	0.04±0.32
(ФС+ФИ)—ФХ	-0.91±0.05	-0.67±0.16	-0.02±0.31

Примечание: ЛФХ – лизофосфатидилхолин, ФХ – фосфатидилхолин, ФЭ – фосфатидилэтаноламин, ФС – фосфатидилсерин, ФИ – фосфатидилинозит.

Таблица 2 Коэффициенты линейной корреляции (r) между сравниваемыми активностями дегидрогеназ у полевок контрольного и радиевого участков [8]

Орган	Контрольный участок			Радиевый участок		
	ПДГ-СДГ	ПДГ-ЛДГ	СДГ-ЛДГ	ПДГ-СДГ	ПДГ-ЛДГ	СДГ-ЛДГ
Неполовозрелые сеголетки (самцы и самки)						
Сердечная мышца	0,972*	0,942*	0,758*	0,409	0,409	0,398
Печень	0,943*	0,815*	0,650*	0,838*	0,223	0,288
Головной мозг	0,987*	0,850*	0,884*	0,921*	0,387	0,633*
Половозрелые сеголетки (самцы и самки)						
Сердечная мышца	0,678*	0,503	0,775*	-0,179	0,353	0,395
Печень	0,950*	0,915*	0,795*	0,780*	0,444	0,062
Головной мозг	0,988*	0,723*	0,664*	0,423	0,837*	0,934*

Примечание: ПДГ — пируватдегидрогеназа, СДГ — сукцинатдегидрогеназа, ЛДГ — лактатдегидрогеназа;

* – достоверные различия между сравниваемыми активностями ферментов при $P \leq 0.05$.

При анализе всех исследуемых параметров были отмечены особенности малых доз ионизирующей радиации, к которым можно отнести следующие: следует обратить внимание на отсутствие во многих случаях линейной зависимости «биологический эффект — доза» при сопоставлении величин параметров у полевок с контрольного и радиоактивных участков. Этот феномен был отмечен еще в 1970-е годы при изучении половой и возрастной изменчивости массы печени и селезенки, и количества эритроцитов и лимфоцитов в периферической крови полевок-экономок в зависимости от мощности дозы на индивидуальных участках отлова [14]. Аналогичная закономерность обнаружена нами при анализе биохимических, цитогенетических, морфологических показателей у полевок-экономок в разные фазы популяционного цикла с радиевого и урано-радиевого стационаров и характер наблюдаемых изменений по всем изученным параметрам в большей мере зависел от типа радиоактивного загрязнения участка обитания зверьков. Как правило, самые выраженные изменения в составе фосфолипидов печени и селезенки обнаружены у зверьков с урано-радиевого стационара, который отличается от радиевого большей мощностью экспозиционной дозы, а также значительным содержанием урана, являющегося более токсичным элементом по сравнению с радием. У животных с этого участка отмечали и значительные гисто-морфологические нарушения в печени, более выраженную деструкцию и компенсаторную регенерацию в селезенке [15].

Расширение пределов варьирования большинства изученных нами показателей у животных с радиоактивных участков подтверждено и при изучении состояния клеточных систем регуляции и генетических показателей у мышевидных грызунов из зоны аварии на Чернобыльской АЭС. Это может свидетельствовать об увеличении неспецифической реакции организма и повышении индивидуальной варибельности различных параметров. Варибельность отдельных эффектов может быть связана и с разной чувствительностью отдельных животных, как к радиационному, так и к другим воздействиям. Не случайно, гетерогенность показателей является одной из наиболее характерных особенностей ответа биологической системы на действие физических и химических факторов в малых и особенно сверхмалых дозах [16].

Наличие общих проявлений при действии различных факторов на организмы, очевидно, обусловлено существованием физико-химической системы регуляции клеточного метаболизма окислительными реакциями в липидах мембран. Именно функционирование данной регуляторной системы обуславливает однотипность изменений показателей состояния и функционирования мембраны при воздействиях различных повреждающих факторов на организм. Установлено, что большинство эффектов

низкоинтенсивного облучения в малых дозах не прямо индуцировано облучением, а опосредовано — через систему регуляции, изменения иммунного и антиоксидантного статуса организма, изменения чувствительности к действию факторов окружающей среды и дестабилизации генома. Нарушения в регуляции отдельных звеньев перекисного окисления липидов и энергетического обмена в органах полевок-экономок, обитающих на территориях с повышенным радиационным фоном, свидетельствуют либо о разрыве связей между биохимическими показателями, либо об изменении природы взаимосвязей под действием хронического воздействия радиации низкой интенсивности. В некоторых случаях обнаружено полное исчезновение корреляции между биохимическими показателями у полевок-экономок с опытных (особенно урано-радиевого) участков, а также между биохимическими и цитогенетическими параметрами [8,17]. Иногда в липидах тканей полевок-экономок с радиоактивных участков наблюдали изменение характера взаимосвязей между параметрами, отражающими, с одной стороны, структурное состояние мембранной системы ткани, с другой — степень окисляемости ее липидов, что отмечали и у зверьков из зоны аварии на ЧАЭС [11,18]. Дискоординация в отдельных звеньях перекисного окисления липидов и процессах дегидрирования и нарушения внутрисистемных отношений между органами эндокринной системы наблюдали у полевок-экономок из зоны аварии на Чернобыльской АЭС [5,11]. Возможно, подобные нарушения служат сигналом о начале разбалансирования в метаболизме. Следует отметить, что в условиях радиоактивного загрязнения среды обитания, глубина нарушений липидного обмена, обеспеченности тканей энергией и генетические последствия для природных популяций грызунов во всех изученных органах оказались значительно больше, чем в лабораторных экспериментах с хроническим внешним гамма-облучением зверьков.

Многолетние исследования, проводимых в отделе радиозоологии Коми НЦ УрО РАН на территориях с повышенным уровнем естественной радиоактивности, позволяют сделать следующие основные выводы:

1. Низкоинтенсивное облучение в среде обитания активно влияет на все жизненные процессы и выявляет эффекты, определяемые на разных уровнях структурной организации (эффекты мембранно-клеточно-тканевого, организменного и популяционного).

2. К особенностям ответных реакций на хроническое действие малых доз ионизирующей радиации у животных в среде обитания можно отнести следующие: отсутствие линейной зависимости исследуемых параметров от уровня радиоактивного загрязнения; расширение пределов варьирования показателей или высокая гетерогенность ответных реакций; существенный вклад внутрипопуляционных процессов; зависимость величины знака и эффекта от исходного состояния параметров; нарушение в отдельных случаях синхронности смен фаз популяционных циклов; изменение половозрастной структуры популяций животных; дисбаланс межсистемных отношений в органах эндокринной системы; нарушение взаимосвязей между скоординированными в норме параметрами перекисного окисления липидов и энергетического обмена; изменение чувствительности тканей и самих организмов к действию повреждающих факторов [8,18-20], которые соответствуют особенностям действия сверхмалых доз физических факторов низкой интенсивности [16].

Таким образом, установлено, что процесс адаптации мышевидных грызунов в условиях низкофоновых воздействий, обусловлен переходом клеточных систем регуляции на новый уровень функционирования. В результате увеличения изменчивости генотипа популяций скорость эволюционных преобразований в этих условиях может быть существенно повышена, что способствует изменению качества самой популяции животных в условиях воздействия малых доз радиации в среде обитания. Работа поддержана грантом Президиума РАН «Молекулярно-клеточные механизмы ответных реакций организмов на хроническое воздействие факторов физической и химической природы низкой интенсивности» (12-П-4-1021).

BODE RESPONSES OF MURINE RODENTS NATURAL POPULATIONS TO LOW-LEVEL IONIZING RADIATION OF THE ENVIRONMENT

Kudyasheva A.G.

Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; E-mail: kud@ib.komisc.ru

Литература

1. Яблоков А.В. Сравнение естественной и техногенной компоненты облучения с микроэволюционной точки зрения // Биологические эффекты малых доз ионизирующей радиации и радиоактивное загрязнение среды: Тез докл. Междунар. конф. (Сыктывкар, 20-24 марта 2001). Сыктывкар, 2001. С. 256.
2. Маслов В. И Радиационная обстановка жилищ и убежищ мышевидных грызунов в условиях биогеоценозов повышенной естественной радиоактивностью / Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 216 – 226.
3. Соколов В.Е., Криволицкий Д.А., Усачев В.Л. Дикие животные в глобальном радиоэкологическом мониторинге. М.: Наука. 1989. 150 с.
4. Маслов В.И., Маслова К.И. Радиоэкологические группы млекопитающих и птиц биогеоценозов районов повышенной естественной радиоактивности / Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 161 – 172.
5. Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Биохимические механизмы радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов СПб.: Наука, 1997. 156 с.
6. Евсеева Т.И., Таскаев А.И., Кичигин А.И. Водный промысел. Сыктывкар, 2000. 39 с.
7. Кудяшева А.Г. Динамика численности популяций полевки-экономки и накопления животными естественных радионуклидов на территориях с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения // Радиационная биология. Радиоэкология. 2009. Т.49. № 2. С.172-178.
8. Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Шевченко О.Г., Башлыкова Л.А., Загорская Н.Г. Биологические эффекты радиоактивного загрязнения в популяциях мышевидных грызунов. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 214 с.
9. Шилова С.А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 5. С. 487 – 503.
10. Башлыкова Л.А. Цитогенетическая изменчивость полевок-экономок в условиях хронического радиационного воздействия // Сочетанное действие факторов радиационной и нерадиационной природы на растительные и животные организмы. Сыктывкар, 2000. С.89-100. (Тр. КНЦ УрО РАН, № 164).
11. Башлыкова Л.А. Эколого-генетические процессы в популяциях мышевидных грызунов, обитающих в условиях радиоактивных загрязнений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2000. 20 с.
12. Шишкина Л.Н., Кудяшева А.Г., Загорская Н.Г., Шевченко О.Г., Таскаев А.И. Участие процессов перекисного окисления липидов в механизме адаптации мышевидных грызунов к радиоактивному загрязнению зоны Чернобыльской АЭС// Радиационная биология. Радиоэкология. 2011. Т.51.№ 1. С. 185-200.
13. Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы. М.: Наука. 1990. 368с.
14. Маслова К.И., Материй Л.Д. Морфологические изменения в периферической крови и селезенке полевок при обитании их в среде с повышенной радиоактивностью // Вопросы радиоэкологии наземных биогеоценозов. Сыктывкар. 1974. С. 74–85.
15. Маслова К.И., Материй Л.Д., Ермакова О.В., Таскаев А.И. Атлас патоморфологических изменений у полевок-экономок из очагов локального радиоактивного загрязнения. СПб.: Наука. 1994. 192 с.
16. Бурлакова Е.Б. Особенности действия сверхмалых доз биологически активных веществ и физических факторов низкой интенсивности // Российский химический журнал. 1999. Т. 43. № 5. С. 3–11.
17. Шишкина Л.Н., Кудяшева А.Г., Загорская Н.Г., Шевченко О.Г. Показатели антиоксидантного статуса в тканях потомков полёвок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall.) из районов с повышенной естественной радиоактивностью // Радиационная биология. Радиоэкология. 2005. Т. 45.№ 4. С. 474-479.
18. Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Шевченко О.Г., Башлыкова Л.А., Загорская Н.Г. Мониторинг популяций полёвок-экономок (*Microtus oeconomus* Pall), обитающих в

условиях повышенного радиационного фона // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т.44. №3. С. 262-268.

19. Шевченко О.Г. Состояние процессов перекисного окисления липидов в тканях мышевидных грызунов из районов с повышенной естественной радиоактивностью: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 24 с.

20. Шевченко О.Г., Шишкина Л.Н., Кудяшева А.Г. Влияние популяционных факторов на состав фосфолипидов различных тканей природных популяций полевки-экономки *Microtus oeconomus* // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2002. Т. 38. № 2. С. 169 - 175.