

УДК 599.323.4: 577.346.017.4  
© 2007

## МЕЛКИЕ МЛЕКОПИТАЮЩИЕ В ЗОНЕ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА: 50 ЛЕТ СПУСТЯ

*Е.Б. Григоркина, Г.В. Оленев, М.В. Модоров*

*Россия, г. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН*

*О.В. Тарасов*

*Россия, г. Озерск, ФГУП “ПО “Маяк”*

Анализируются параметры биоразнообразия населения мышевидных грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) и сопредельных участках. На основе функционального подхода (два альтернативных типа онтогенеза грызунов) (Оленев, 2002; 2004) оценена спонтанная радиорезистентность грызунов разной специализации (мышей, полевок, обыкновенных слепушонок). Виды различаются образом жизни, миграционной активностью, средней продолжительностью жизни. Описаны биологические эффекты у грызунов при хроническом радиационном воздействии (длительное обитание в радиационном биогеоценозе). Показано, что несмотря на высокую природную радиочувствительность обыкновенных слепушонок, они являются более устойчивыми к хроническому радиационному воздействию (длительное обитание в зоне ВУРСа, плотность загрязнения  $^{90}\text{Sr}$  – 37 МБк/м<sup>2</sup> = 1000 Ки/км<sup>2</sup>). В состоянии иммунной и кроветворной систем обыкновенных слепушонок из зоны ВУРСа, не выявлено патологических сдвигов и признаков угнетения реактивности. У более радиорезистентных мышей и полевок, населяющих менее загрязненные участки (плотность загрязнения  $^{90}\text{Sr}$  – 6740–16690 кБк/м<sup>2</sup> = 182–451 Ки/км<sup>2</sup>) выявлены многочисленные иммунологические и гематологические сдвиги, по сравнению с животными из контрольных выборок. Обсуждается реальная возможность развития радиоадаптации у обыкновенных слепушонок в чреде поколений, обитающих в зоне радионуклидного загрязнения. Подчеркивается ведущая роль эколого-физиологических особенностей животных в становлении радиоадаптации. Отмечено, что рецентные уровни загрязнения не изменяют параметров биоразнообразия и спонтанную радиорезистентность вида.

Радиационная авария на Южном Урале (Кыштымская авария 1957 г.) явилась одной из крупных аварий в истории атомной промышленности СССР. В результате термического химического взрыва в окружающую среду было выброшено 740 ПБк (20 МКи) радиоактивных продуктов деления, среди которых в средне- и долгосрочной перспективе биологически наиболее значимым является  $^{90}\text{Sr}$  [1–3]. Авария привела к образованию Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), обострила многие общебиологические проблемы и побудила биологов разных направлений к изучению отдаленных последствий радиационного воз-

действия на сообщества растений, животных и биогеоценозы в целом, а также к обеспечению радиационного благополучия человека и биотической компоненты окружающей среды. По мнению академика Р.М. Алексахина [4], в эволюции проблемы радиационной безопасности в 90-х годах прошлого столетия наступил последний, четвертый этап, когда проблема радиационной безопасности распространилась на защиту биотической оболочки Земли – растительный и животный мир. При этом на первое место вышли вопросы действия ионизирующих излучений на сообщества растений и животных, а также на экосистемы в целом, т.е. антропоцентрический

принцип защиты окружающей среды от ионизирующих излучений предложено заменить экоцентрическим, где приоритетным выступает защита собственно биоты [5]. Причем, экоцентристы рассматривают человека и другие живые организмы паритетно [6, 7].

В настоящее время доминирует точка зрения, согласно которой живые организмы адаптированы к действию естественного радиационного фона [4]. Однако вопрос о радиоадаптации животных, обитающих в условиях хронического радионуклидного загрязнения, является предметом дискуссии. Отчасти это связано с невозможностью воспроизведения радиоадаптации в лабораторных условиях. В строго контролируемых условиях эксперимента с множеством ограничений можно получить лишь теоретическую модель, которая подтверждает наши наблюдения, но не дает исчерпывающей информации о природных популяциях. Так, например, заправка лабораторных крыс радиоактивным стронцием-90 в ряду поколений не вызвала развития генетической адаптации [8]. Не было также выявлено признаков приспособления к низко интенсивному облучению лабораторных мышей, длительно экспонированных в зоне радионуклидного загрязнения, образовавшейся после Чернобыльской катастрофы [9]. Такого рода результаты приводят к ошибочным выводам о принципиальной невозможности формирования адаптации к ионизирующей радиации. С другой стороны, следует иметь в виду, что при опытной проверке того или иного явления в природных условиях результаты бывают недостаточно четкими для выбора альтернативных гипотез [10]. В этой связи, очевидно, что для изучения генетической адаптации необходимо знание закономерностей эволюции живого, поскольку особенности приспособления могут развиваться только в естественной среде обитания под воздействием факторов эволюции – это случайные процессы, межвидовая гибридизация, миграции, мутации, изоляция и естественный отбор [11]. Однако единого мнения об их вкладе в эволюционный процесс до сих пор нет.

Данные об окружающей среде всегда уникальны. Пространственно-временная динамика экосистем требует многолетнего регулярного выполнения серии наблюдений. В современной

радиоэкологии важными проблемами остаются проблема радиационной устойчивости организмов и связанная с ней проблема биологического разнообразия. Известно, что разные виды организмов значительно различаются по своей устойчивости к облучению. Имеются крупные сводки по радиорезистентности мелких млекопитающих [12–14], из которых следует, что чувствительность к ионизирующей радиации в отряде Грызунов (RODENTIA) варьирует в широких пределах. По мнению Ю. Одума [15], дифференциальная радиочувствительность может привести к уменьшению видового разнообразия и упрощению структуры сообществ, обусловленных радиацией. Поэтому в настоящее время биологическое разнообразие можно рассматривать как один из важнейших параметров, характеризующих состояние надорганизменных систем.

В настоящем сообщении мы приведем результаты совместных сравнительных комплексных исследований параметров видового разнообразия населения мышеобразных и видовой радиоустойчивости мелких грызунов разной экологической специализации к острому и хроническому радиационному воздействию.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Источником информации явились собственные полевые наблюдения, проводимые регулярно в бесснежные периоды (апрель – октябрь) 2002–2006 гг. и лабораторные эксперименты по изучению разных аспектов функционирования популяций мышевидных грызунов.

Объекты исследования – грызуны разной экологической специализации – лесные и полевые мыши, красные и серые полевки, обыкновенные слепушонки. Импактный участок отлова мышей и полевок находится в головной части ВУРСа в 13 км от эпицентра взрыва вблизи оз. Бердениш на выровненной площадке с мелкобугристым рельефом, умеренным увлажнением, растительный покров представлен разнотравно-крапивной ассоциацией. Плотность загрязнения почвы  $^{90}\text{Sr}$  варьирует в пределах 6740–16690 кБк/м<sup>2</sup> [16] (что соответствует 182–451 Ки/км<sup>2</sup>). Контрольный участок обитания мышей и полевок (сухой бугристый) находится от импактного на расстоянии около

10 км и расположен в 2 км к северо-востоку от пос. Метлино вблизи оз. Кожакуль, растительный покров представлен крапивной ассоциацией, неравномерный, разреженный, (плотность загрязнения почвы  $^{90}\text{Sr}$  по данным тех же авторов – 44 кБк/м<sup>2</sup>). Подробная характеристика и геоботаническое описание участков нами представлены в работе [17].

Обыкновенные слепушонки (*Ellobius talpinus*, Pallas 1770) – новый в радиэкологическом отношении вид. Поселение этих животных было обнаружено в эпицентре ВУРСа О.В. Тарасовым в 2001 г. Импактный участок обитания обыкновенных слепушонок находится в 6 км от места взрыва емкости с радиоактивными отходами на большой осветленной поляне в разреженном березняке паркового типа на серой лесной почве, плотность загрязнения  $^{90}\text{Sr}$  – 37 МБк/м<sup>2</sup> (1000 Ки/км<sup>2</sup>) [18]. Слепушонки контрольных выборок отловлены в Челябинской и Курганской областях на фоновых территориях Уральского региона.

Видовое разнообразие, согласно Э. Мэгарран [19], оценивали, используя два типа индексов: 1) индекс видового богатства Маргалефа –  $D_{\text{Mg}^2}$  и 2) индексы Животовского  $\mu$  и  $h$ , основанные на относительном обилии видов [20].

Спонтанную радиационную устойчивость грызунов из зоны ВУРСа и фоновых территорий

Урала изучали традиционно в радиобиологическом эксперименте после острого тотального  $\gamma$ -излучения ( $^{137}\text{Cs}$ ) животных разными дозами на установке ИГУР-1 (Россия); мощность дозы – 1,24 сГр/с. Радиорезистентность оценивали по  $\text{LD}_{50/30}$  (интегральная характеристика), которая рассчитана методом пробит-анализа.

Радиобиологические эксперименты на мышах и полевках выполнены на основе функционального подхода, предложенного Г.В. Оленевым для анализа ведущих популяционных параметров в зоологических исследованиях [21, 22]. Суть подхода состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах, соответствующих двум альтернативным типам онтогенеза животных (рис. 1). При этом за основу выделения группировок принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, участия в популяционной репродукции). Для удобства в работе пользуются физиологическими функциональными группировками – ФФГ. Каждую группировку составляют особи, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции. Функция животных первого типа онтогенеза (3 ФФГ – сеголетки, размножающиеся в год рождения) заключается в наращивании численности популяции. Особи

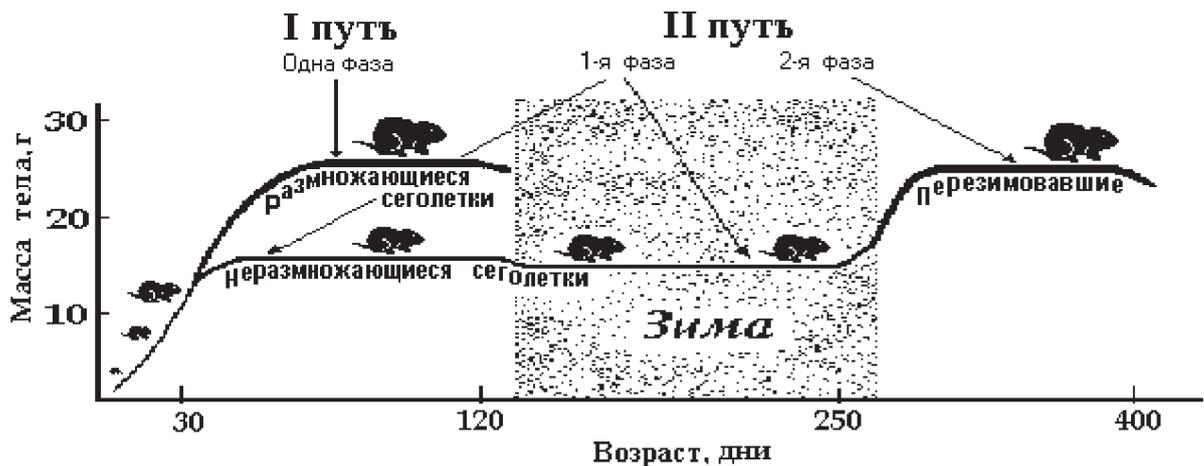


Рис. 1. Схема двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов [21, 22, 32]

второго типа онтогенеза (2 ФФГ – сеголетки, не созревающие и не размножающиеся в год рождения) являются резервом для сохранения популяции в неблагоприятные сезоны года и ее возобновления в будущем году.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Показатели биоразнообразия

Фаунистический список мышеобразных, обитающих в зоне ВУРСа и на сопредельной фоновой территории включает 10 видов. За период исследований доминирующим видом на импактном участке была малая лесная мышь (*Apodemus (S.) uralensis* Pall., 1811), доля которой в отловах разных лет варьировала от 40 % до 60 %. К многочисленным видам следует также отнести полевую мышь (*A. agrarius* Pall., 1771) и полевку-экономку – (*Microtus oeconomus* Pall., 1776). Остальные виды грызунов: красная полевка (*Clethrionomys rutilus* Pall., 1779), водяная полевка (*Arvicola terrestris* L., 1758), темная или пашенная полевка (*M. agrestis* L., 1761), узкочерепная полевка (*M. gregalis* Pall., 1779), обыкновенная полевка (*M. arvalis* Pall., 1778) и лесная мышовка (*Sicista betulina* Pall., 1779) немногочисленны и в отловах присутствуют не каждый год. На контрольном участке в 2003 г. отмечена мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall., 1771), отсутствующая в выборках с импактной территории. Долевое участие видов грызунов на исследуемых участках представлено в табл. 1.

Средние значения индекса видового богатства Маргалефа ( $D_{Mg}$ ) за период исследований достоверно не различаются между сравниваемыми территориями:  $D_{Mg-ВУРС} = 1,12$  и  $D_{Mg-контроль} = 1,02$  ( $t=0,44$ ,  $df=8$ ,  $p=0,67$ ) (табл. 1). Близкие значения индексов рассчитаны для сообществ грызунов, населяющих “молодые” сады (1,16) и их окрестности (1,17) (Челябинская область) [23].

Анализ индексов, основанных на относительном обилии видов, также не выявил значимых различий между участками. Так, средние значения показателя видового разнообразия составили:  $\mu_{ВУРС} = 4,40$  и  $\mu_{контроль} = 4,26$  ( $t=0,20$ ,  $df=8$ ,  $p=0,85$ ), а доли редких видов  $h_{ВУРС} = 0,26$ ,  $h_{контроль} = 0,24$  ( $t=0,23$ ,  $df=8$ ,  $p=0,82$ ). Таким обра-

зом, показано, что рецентные уровни радиоактивного загрязнения в зоне ВУРСа, не привели к снижению видового разнообразия сообществ мышевидных грызунов.

Сходные результаты были получены другими авторами на грызунах из зоны ВУРСа, отловленных на участках с более высоким уровнем загрязнения [24], а также исследователями, изучавшими популяции мышевидных грызунов в зоне Чернобыльской катастрофы [25], которые не отмечали снижения видового разнообразия сообщества.

### Радиочувствительность

Ранее нами [26] на примере рыжих полевок (*Clethrionomys glareolus* Shreber) (Ильменский заповедник, Южный Урал) было показано, что радиационная устойчивость грызунов существенно зависит от их функционального статуса (рис.). Особи, не созревающие и не участвующие в размножении (резерв популяции – 2 ФФГ) являются достоверно более радиорезистентными по сравнению с размножающимися полевками (3 ФФГ):  $LD_{50/30} - 13,2 \pm 0,1$  Гр и  $12,7 \pm 0,2$  Гр, соответственно ( $p < 0,05$ ). Кроме того, при одной и той же дозе острого тотального облучения (12,7 Гр) летальность размножающихся в год рождения сеголеток была в 3 раза выше, чем неразмножающихся животных (табл. 2). Сходную картину мы наблюдали по другим характеристикам: по средней продолжительности жизни (СПЖ) и показателям системы гемопоза (наиболее радиочувствительная система организма) как по глубине поражения, так по срокам и полноте восстановления количественных элементов крови и костного мозга [27]. Поэтому в экспериментах для получения однородных выборок использованы зверьки только второго типа онтогенеза – сеголетки, отловленные осенью, не участвующих в год своего рождения в процессах популяционной репродукции и характеризующихся минимальным уровнем обмена веществ (рис.).

Интегральные характеристики радиорезистентности грызунов ( $LD_{50/30}$ ), отловленных на фоновых территориях Урала (табл. 3) показывают, что обыкновенные слепушонки (относительно малоподвижный полиморфный вид, специализированный к подземному образу

Таблица 1

Долевое участие видов грызунов на изучаемых участках и показатели биоразнообразия в период 2002–2006 гг.

Вид	Импактный участок						Контрольный участок					
	2002	2003	2004	2005	2006		2002	2003	2004	2005	2006	
<i>A. (S.) uralensis</i>	40,6	39,5	53,4	37,6	41,1		57,6	34,7	38,4	61,4	22,8	
<i>A. agrarius</i>	23,3	14,3	17,5	56,7	21,8		16,4	28,1	6,2	19,7	60,6	
<i>M. oeconomus</i>	25,6	38,5	26,2	1,2	16,5			3,7	7,7		1,3	
<i>Cl. rutilus</i>		3,3		1,2	6,5		26,0	25,2	15,4	14,8	9,4	
<i>A. terrestris</i>	9,3	1,1			10,0							
<i>M. arvalis</i>		1,1		1,2	0,6			5,6	27,7	3,3	3,4	
<i>M. agrestis</i>		1,1		0,5				0,9	4,6		2,1	
<i>M. gregalis</i>				1,4	2,9					0,8	0,4	
<i>S. betulina</i>	1,2	1,1	2,9	0,2	0,6			0,9				
<i>M. minutus</i>								0,9				
Всего (особи)	86	91	103	426	170		73	107	65	122	233	
Число видов	5	8	4	8	8		3	8	6	5	7	
$D_{Mg}$	0,90	1,55	0,65	1,16	1,36		0,47	1,50	1,20	0,83	1,10	
Показатель видового разнообразия, $\mu$	4,16±0,20	4,96±0,24	3,35±0,15	3,71±0,19	5,81±0,27		2,80±0,09	5,48±0,36	5,19±0,25	3,55±0,21	4,30±0,22	
Доля редких видов, $\rho$	0,17±0,04	0,17±0,04	0,16±0,04	0,54±0,02	0,27±0,03		0,07±0,03	0,32±0,04	0,13±0,04	0,29±0,04	0,39±0,03	

жизни) являются самыми радиочувствительными (табл. 3) из представительной серии мышевидных грызунов (25 видов и внутривидовых форм) [28]. Заметим, что радиочувствительность слепушонок разных окрасочных морф, доставленных с фоновых географически удаленных друг от друга участков, между собой не различается [29]. Эти результаты подтверждают сделанный нами вывод о видоспецифичности и генотипической детерминации радиационной устойчивости [30, 31]. Примечательно, что в эпицентре ВУРСа обитают зверьки только с черной окраской меха.

Малая лесная мышь занимает второе место по радиочувствительности (после обыкновенной слепушонки), однако ее ЛД<sub>50/30</sub> в 1,4 раза меньше, чем у полевой мыши (разница достоверна). Отметим достаточно однородную в радиобиологическом отношении группу серых полевков (обыкновенная полевка, полевка-экономка, узкочерепная полевка), ЛД<sub>50/30</sub> для которых близки и различаются недостоверно. Самыми радиорезистентными в этом ряду оказались красные полевки – широко распространенный вид лесных полевков (различия статистически значимы в сравнении со всеми остальными видами).

Таблица 2

Смертность и средняя продолжительность жизни рыжих полевков разного функционального статуса (доза 12.7 Гр) [27]

Показатели	I тип онтогенеза (3 ФФГ)	II тип онтогенеза (2 ФФГ)
Количество животных	41	34
Число погибших	22	6
Смертность, %	53,7	17,6
СПЖ, дни	9,8 ± 1,0	13,5 ± 0,7

Средние полулетаемые дозы, рассчитанные по результатам радиобиологического эксперимента (острое облучение), у лесных и полевых мышей, красных полевков, полевков-экономок и обыкновенных полевков из зоны ВУРСа практически не отличаются от ЛД<sub>50/30</sub> грызунов с фоновых участков, они находятся в пределах ошибки средней для каждого вида.

Анализируемые виды грызунов (мыши и полевки, с одной стороны и слепушонки – с другой) существенно различаются комплексом биологических и эколого-физиологических характеристик, структурной организацией поселений и образом жизни. Так, мыши и полевки это наземные грызуны с высокой миграционной активностью, продолжительность жизни, в

Таблица 3

Спонтанная радиорезистентность грызунов разной специализации [28, 29]

Вид	N	ЛД <sub>50/30</sub> , Гр М±m	Место отлова
Обыкновенная слепушонка * (черные)	26	5,0±0,7	Кунашакский район (Челябинская обл.)
Обыкновенная слепушонка * (бурые)	17	5,1±0,6	Лебяжьевский р-н (Курганская обл.)
Малая лесная мышь	36	7,0±0,4	Ильменский заповедник (Челяб. обл.)
Обыкновенная полевка*	27	9,4±0,4	Нижне-Сергинский р-н (Свердл. обл.)
Полевка-экономка	30	9,6 ±0,4	Средний Урал
Узкочерепная полевка *	35	9,9±0,3	Средний Урал
Полевая мышь	57	10,0±0,2	Полевской р-н (Свердловская обл.)
Красная полевка	56	12,8±0,4	Иремель (Челябинская обл.)

Примечание. \* Виды, для которых ЛД<sub>50/30</sub> рассчитана впервые.

зависимости от типа онтогенеза, составляет от 3–4 мес до 1,5 лет [32]. Напротив, обыкновенные слепушонки ведут оседлый норный образ жизни, обладают низкой способностью к расселению, живут до 6 лет [33].

Высокая чувствительность обыкновенных слепушонок к острому облучению, в значительной степени, связана с эколого-физиологическими особенностями и образом жизни животных. Слепушонки имеют большую, по сравнению с мышами и полевками, массу тела; постоянное проживание и даже питание под землей сглаживает влияние неблагоприятных климатических факторов. Сложную систему кормовых ходов зверьки прокладывают близко к поверхности земли, а зимовочные гнезда (у слепушонок на Урале обнаружено наличие зимнего сна) располагаются на глубине 150–160 см [34]. Ранее нами [28] установлено, что масса тела, тип питания и биотопическая приуроченность животных являются ключевыми характеристиками, которые обуславливают радиационную устойчивость мелких млекопитающих. Возможно, обитание в норах, характеризующихся постоянством микроклиматических условий и отсутствием естественной инсоляции, препятствует развитию у слепушонок преадаптации к острому облучению.

*Биологические эффекты у грызунов  
из зоны ВУРСа*

Исследование биологических эффектов у животных из зоны ВУРСа выявило неоднозначность радиационной устойчивости грызунов разной экологической специализации к острому и хроническому радиационному воздействию

(табл. 3 и 4) [35]. У слепушонок из зоны ВУРСа не найдено существенных сдвигов по морфофизиологическим [36], гематологическим и иммунологическим показателям по сравнению со зверьками, населяющими фоновые территории Урала, не выявлено увеличения частоты морфологических аномалий лейкоцитов [37], не обнаружено различий по хромосомным aberrациям [38, 39]. Напротив, обнаружены признаки активации иммунной системы и полноценность противоинфекционного иммунитета [40]. Вероятно, длительное обитание животных в эпицентре ВУРСа привело к развитию приспособлений, обуславливающих возможность успешного существования этого вида грызунов в радиационном биоценозе. По совокупности данных этот феномен расценен как генетическая радиоадаптация у *Ellobius talpinus* Pallas. При этом следует помнить, что спонтанная радиорезистентность обыкновенных слепушонок в 1,4 раза ниже, чем лесных мышей, практически в 2 раза ниже, чем полевых мышей и в 2,5 раза ниже, чем красных полевок (табл. 3).

У мышей из зоны ВУРСа, отловленных на участке с меньшим уровнем радиоактивного загрязнения, напротив, отмечены множественные нарушения морфофизиологических и цитогенетических характеристик, значимые изменения в системе гемопозза и иммунитета [13, 35, 37]. Установлены признаки иммунодефицита, снижения функциональной активности иммунной системы, выраженного напряжения лимфопозза. Выявлена группа аномальных лимфоидных клеток, которую можно классифицировать как результат нарушений митоза: двуядерные лимфоциты, клетки с фрагментацией ядра, с ядерными протуберанцами, с расщепленными

Таблица 4

Цитогенетические, гематологические и иммунологические характеристики грызунов (ВУРС – контроль)

Вид	Частота клеток с микроядрами	Гематологические показатели	Иммунологические показатели
Малая лесная мышь, полевая мышь	+*	+*	+*
Обыкновенная слепушонка	–	–	–

Примечание. \* обозначено наличие достоверных различий по комплексу показателей у грызунов из импактных и контрольных выборок.

ядрами, лимфоциты с ядром в виде изогнутой палочки. Рядом исследователей указано на увеличение уровня хромосомных aberrаций [41], а также на наличие структурных нарушений лейкоцитов у грызунов, отловленных на участках с разной степенью радиоактивного загрязнения [42–46]. Поскольку лимфоциты являются основными клеточными элементами иммунной системы, то с высокой степенью вероятности можно предполагать, что морфологические нарушения этих клеток могут привести к изменению иммунной реактивности.

Ранее нами обнаружено увеличение частоты встречаемости клеток с микроядрами в полихроматофильных эритроцитах костного мозга у серых полевок (полевок-экономок и узкочерепных полевок) [47] и лесных мышей с радиоактивно загрязненного участка [37], найдены микроядра нетипичной формы, многоядерные эритроциты. Увеличение частоты цитогенетических нарушений связано как с прямым воздействием ионизирующей радиации на ДНК клеток, так и со снижением функциональной активности иммунной системы, поскольку одна из функций системы иммунитета – контроль цитогенетического гомеостаза организма. Повышение частоты встречаемости микроядер и доли лейкоцитов со структурными аномалиями, в сочетании со сдвигами в системе иммунитета у животных из эпицентра ВУРСа имеет причинно-следственную природу.

Таким образом, морфофизиологические, гематологические и иммунологические параметры лесных мышей из эпицентра ВУРСа существенно отличаются от таковых у контрольных зверьков. В целом можно констатировать, что в физиологическом состоянии мышей из импактной зоны выявлены значительные изменения, часть которых, например, эозинофилию и увеличение доли аномальных клеточных элементов можно признать явно патологическими [44]. Следствием сдвигов в иммунном статусе может быть не только нарушение цитогенетического гомеостаза организма, но и репродуктивной функции животных [48], поскольку именно иммунная система обеспечивает элиминацию неполноценных соматических и половых клеток, следовательно, выбраковку неполноценного генетического материала на разных стадиях его развития [49].

Отметим, что результаты сравнительного фенетического анализа [50] показали увеличение доли и разнообразия мелких морфогенетических aberrаций и уродств в строении черепа у малой лесной мыши с территории ВУРСа, а также повышение уровня флуктуирующей асимметрии и уклонение импактных выборок от контрольных по частотам фенотипических признаков черепа. Это расценено авторами как эпигенетические преобразования популяции малой лесной мыши в радиационной среде.

В то же время методами популяционной морфологии и фенетики [51] установлено, что эпигенетическая система обыкновенных слепушонок является более устойчивой и консервативной на большей части ареала, чем у вагильных видов (мышей и полевок); причем в центральной части ареала эта устойчивость выражена сильнее, чем на периферии. По мнению автора, устойчивость популяционной структуры вида во времени и необходимость поддержания стабильности развития обусловлена жесткими экологическими требованиями, которые накладывает подземный образ жизни на морфогенез животных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассматривая причины различий в реакциях анализируемых видов на хроническое радиационное воздействие, необходимо, прежде всего, обратиться к их эколого-физиологическим особенностям. Подземно-колониальный образ жизни обыкновенных слепушонок, низкий уровень миграции, специфическая территориальная организация компактного поселения этих животных в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа спустя полвека после аварии на ПО “Маяк”, привели к приспособлению грызунов к условиям радиоактивно загрязненного биогеоценоза.

Таким образом, совокупность представленных материалов позволяет заключить, что ведущее значение в приспособлении животных к радиоактивной среде принадлежит эколого-физиологическим особенностям вида. Оседлый образ жизни и низкий уровень миграции привели к обособлению небольшого поселения обыкновенных слепушонок на северной

периферии ареала (зона ВУРСа) и способствовали развитию радиоадаптации у животных в чреде поколений [35]. Мыши и полевки более радиорезистентны, но, обладая высокой подвижностью, они за небольшие промежутки времени способны преодолевать значительные пространства [52, 53]. Поэтому в зоне ВУРСа за счет миграционных процессов устанавливается динамическое равновесие между вселенцами с сопредельной территории и выселенцами из зоны загрязнения. Вероятно, именно подобное непостоянство состава населения грызунов препятствует развитию процессов радиоадаптации у мышей и полевок, т. к. подвижные виды “ускользают” от длительного радиационного воздействия [54].

Итак, несмотря на высокую радиочувствительность (острое облучение), обыкновенные слепушонки оказались толерантными к хроническому облучению (длительное обитание в зоне ВУРСа) по комплексу морфофизиологических, гематологических, иммунологических и цитогенетических характеристик, чем более радиорезистентные мыши и полевки. Показана реальная возможность генетической адаптации к ионизирующей радиации, в развитии которой ведущая роль принадлежит экологической специализации вида.

**Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 07–04–96091).**

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Алексахин Р.М., Булдаков О.А., Губанов В.А. и др. Крупные радиационные аварии: последствия и защитные меры / Под ред. Л.А. Ильина и В.А. Губанова. – М.: ИздАт, 2001. – 752 с.
2. Экологические и медицинские последствия радиационной аварии 1957 года на ПО “Маяк” / Под ред. В.А. Аклеева и М.Ф. Киселева. – М.: Министерство здравоохранения Российской Федерации, 2001. – 294 с.
3. Анненков Б.Н., Егоров А.В., Ильязов Р.Г. Радиационные аварии и ликвидация их последствий в агросфере. – Казань: Изд-во “Фэн”, 2004. – 407 с.
4. Алексахин Р.М. Радиоэкология и проблемы радиационной безопасности // Мед. радиология и радиац. безопасность. – 2006. – Т. 51. – № 1. – С. 28–33.
5. Pentreath P.J. A system for radiological protection of the environment: some thoughts and ideas // J. Radiol. Protect. – 1999. – V. 19. – No 2. – P. 117–128.
6. Brechignac F. Protection of the environment: how to position radioprotection in an ecological risk assessment perspective // Sci. Total Environ. – 2003. – V. 307. – P. 35–54.
7. Highley K.A., Alexakhin R.M. Dose limits for man do not adequately protect the ecosystem // Radiat. Protect. Dosimetry. – 2004. – V. 109. – P. 257–264.
8. Шведов В.Л., Аклеев А.В. Радиобиология стронция-90. – Челябинск, 2001. – 299 с.
9. Индык В.М., Серкиз Я.И., Савцова З.Д. и др. Показатели иммунологической реактивности, репродуктивной функции и продолжительности жизни как критерии эволюционной адаптации у облученных животных // IV съезд по радиационным исследованиям (радиобиология, радиоэкология, радиационная безопасность): Тез. докл. – М., 2001. – Т. 1. – 143 с.
10. Хедрик Ф. Генетика популяций. – М.: Техносфера, 2003. – 592 с.
11. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.
12. Граевская Б.М. Некоторые итоги изучения радиочувствительности млекопитающих // Радиобиология. – 1972. – Т. 12, вып. 3. – С. 323–335.
13. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биогеоценозе. – М.: Наука, 1989. – 223 с.
14. Григоркина Е.Б. Экологический анализ радиорезистентности грызунов: Дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 1998.
15. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
16. Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Михайловская Л.Н., Ульянова Е.В. Современные уровни радионуклидного загрязнения ВУРСа и биологические эффекты в локальных популяциях *Plantago major* L. // Экология. – 2005. – № 5. – С. 353–361.
17. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Пашнина И.А. и др. Репродуктивная стратегия мышевидных грызунов в радиоактивно загрязненном биогеоценозе // Известия Челябинского научного центра. – 2006. – Вып. 4 (34). – С. 101–105.
18. Тарасов О.В. Радиоэкология наземных поз-

- воночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Озерск, 2000.
19. Мэггаран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. – М.: Мир, 1992. – 161 с.
20. Животовский Л.А. Показатель внутривидового разнообразия // Журнал общей биологии. – 1980. – Т. 41. – № 6. – С. 828–836.
21. Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. – 1989. – № 2. – С. 19–31.
22. Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. – 2002. – № 5. – С. 341–350.
23. Нуртдинова Д.В. Экология мелких млекопитающих в коллективных садах крупной городской агломерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2005. – 25 с.
24. Крашанинина Ю.В., Чибирик М.В., Шалагина Е.А. Сравнение биоразнообразия и популяционной структуры грызунов, обитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология: от генов до экосистем. Матер. конф. молодых ученых. – Екатеринбург: “Академкнига”, 2005. – С. 130–134.
25. Baker R.J., Hamilton M.J., Van Den Bussche R. A. et al. Small mammals from the most radioactive sites near the Chernobyl nuclear power plant // Journal of mammalogy. – 1996. – V. 77(1). – P. 155–170.
26. Grigorkina E.B., Olenov G.V. Functional approach to the study of animals populations (rodents - adaptation to harmful factors) // 9 Intern. Congr. of Radiation Protection: (Proceedings). Austria. – 1996. – V. 4. – P. 124–126.
27. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. – 1998. – № 6. – С. 447–451.
28. Григоркина Е.Б. Биологические характеристики и экологические факторы, определяющие радиорезистентность мелких млекопитающих отряда Rodentia // Рад. биология. Радиоэкология. – 2004. – Т. 44. – № 3. – С. 245–250.
29. Григоркина Е.Б., Евдокимов Н.Г., Тарасов О.В., Синева Н.В. Окрасочный полиморфизм и радиационная устойчивость обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pallas) // Сибирская зоологическая конференция. Тез докл. Всеросс. конф. 2004. – Новосибирск, 2004. – С. 243.
30. Lyubashevsky N.M., Grigorkina E.B. Stress and radioresistance (genetic aspects) // Radiat. Protect. Dosimetry. – 1995. – № 1/2. – P. 27–30.
31. Grigorkina E. Radioresistance as a genotypically determined characteristic of mammals // 4<sup>th</sup> European Congress of Mammalogy, Brno, Czech Republic. – 2003. – P. 104.
32. Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. Дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 2004. – 48 с.
33. Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. – Екатеринбург: Изд-во “Екатеринбург”, 2001. – 144 с.
34. Евдокимов Н.Г. Обыкновенная слепушонка – зимоспящий грызун? // Экология. – 2002. – № 1. – С. 36–41.
35. 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.
36. Пашнина И.А., Синева Н.В. Физиологические особенности обыкновенной слепушонки из радиационной среды // Биота горных территорий: История и современное состояние: Материалы конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2002. – С. 137–141.
37. Пашнина И.А. Анализ иммунологических и гематологических особенностей грызунов, обитающих в радиоактивной среде: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Екатеринбург, 2003.
38. Гилева Э.А. Хромосомная нестабильность у грызунов с территории ВУРСа: межвидовые сравнения // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2002. – Т. 42. – № 6. – С. 670–673.
39. Ялковская Л.Э. Обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*) с территории ВУРСа: хромосомная и онтогенетическая нестабильность // Биота горных территорий: история и современное состояние: Матер. конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2002. – С. 302–308.
40. Пашнина И.А., Петрова О.Г. Противовирусный иммунитет полевых мышей, обитающих на радиоактивно-загрязненной территории

- // Ветеринарный врач. – 2002. – № 1(9). – С. 69–72.
41. Гилева Э.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. и др. Наследуемая хромосомная нестабильность у обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) из района Кыштымской ядерной аварии – факт или гипотеза? // Генетика. – 1996. – Т. 32. – № 1. – С. 114–119.
42. Богатов Л.В., Мартюшов В.З. Воздействие радиоактивного загрязнения на гематологические показатели мелких млекопитающих Восточно-Уральского радиоактивного следа // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. – М.: Наука, 1999. – С. 128–134.
43. Гончарова Р.И., Рябоконт Н.И., Смолич И.И. Генетические эффекты малых доз в хронически облучаемых популяциях млекопитающих // IV Съезд по радиационным исследованиям (радиобиология, радиозоология и радиац. безопасность): Тез. докл. – Москва, 2001. – С. 78.
44. Любашевский Н.М., Чибиряк М.В., Тарасов О.В. и др. Жизнеспособность популяций мелких млекопитающих в радиационной и экотоксичной среде // Проблемы отдаленных эколого-генетических последствий радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв: Матер. Межрегион. науч. конф. – Екатеринбург. Изд-во “Екатеринбург”, 2000. – С. 54–66.
45. Тарахтий Э.А., Кардолина Т.Л. Количественно-морфологическое исследование системы крови лесной мыши и красной полевки, обитающих на территории ВУРСа // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1995. – Т. 32, вып. 4. – С. 550–558.
46. Материй Л.Д., Таскаев А.И. Морфологические изменения в кровяной системе и возможные отдаленные последствия для мышевидных грызунов из района аварии на Чернобыльской АЭС // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. – М.: Наука, 1999. – С. 260–273.
47. Григоркина Е.Б. Цитогенетические реакции у грызунов, обитающих в условиях радиоактивного загрязнения (Восточно-Уральский заповедник) // Радиационная безопасность и защита населения. – Екатеринбург, 1995. – С. 8–10.
48. Григоркина Е.Б. Репродуктивная стратегия и иммунный статус грызунов в техногенной среде // Доклады Академии Наук. – 2007. – Т. 412. – № 1. – С. 129–131.
49. Plytycz B., Seljelid R. Stress and Immunity: Minireview // Folia biologica. – 2002. – V. 50. – № 3–4. – P. 181–189.
50. 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. 445–453.
51. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Изд-во “Академкнига”, 2005. – 640 с.
52. Stoddart D. Michel Individual range, dispersion and dispersal in a population of water vole (*Arvicola terrestris* (L.)) // J. Anim. Ecol. – 1970. – V. 39. – No 2. – P. 403–425.
53. Хляп Л.А. Основные проблемы изучения связей мелких млекопитающих с территорией // Фауна и экология грызунов. – 1980. – Вып. 14. – С. 44–62.
54. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Роль конфигурации загрязненной территории в формировании проточных популяций: (на примере грызунов) // Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека: Материалы II Междунар. конф. – Томск: Тандем-Арт, 2004. – С. 160–162.