

УДК 599.323.4: 577.346.017.4

К ПРОБЛЕМЕ РАДИОАДАПТАЦИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ВИДА, РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ, ГЕМОПОЭЗ, ИММУНИТЕТ)

© 2007 г. Е. Б. Григоркина*, И. А. Пашнина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Приведены данные, иллюстрирующие неоднозначность радиационной устойчивости грызунов разной экологической специализации: малых лесных мышей (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811) и обыкновенных слепушонок (*Ellobius talpinus* Pallas, 1770) при остром (лабораторный эксперимент) и хроническом (длительное обитание на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа – ВУРСа) радиационном воздействии. Объекты исследования различаются образом жизни, миграционной активностью, средней продолжительностью жизни. У более радиорезистентных, в сравнении со слепушонками, лесных мышей при обитании в биогеоценозе, загрязненном радионуклидами (плотность загрязнения ^{90}Sr – $18.5 \text{ МБк/м}^2 = 500 \text{ Ки/км}^2$), выявлены многочисленные иммунологические и гематологические сдвиги. В состоянии иммунной и кроветворной систем обыкновенных слепушонок из зоны ВУРСа (плотность загрязнения ^{90}Sr – $37 \text{ МБк/м}^2 = 1000 \text{ Ки/км}^2$), напротив, отсутствуют патологические сдвиги и признаки угнетения реактивности. Сравнительный анализ гематологических и иммунологических характеристик, а также дозовых нагрузок, полученных животными в зоне радионуклидного загрязнения, свидетельствует о развитии радиоадаптации у *Ellobius talpinus* Pallas, ведущая роль в становлении которой принадлежит эколого-физиологическим особенностям животных.

Радиорезистентность, $LD_{50/30}$, грызуны, ВУРС, иммунитет, гемопоэз, поглощенная доза, экологическая специализация вида, радиоадаптация.

Спонтанная радиорезистентность мелких млекопитающих и влияние хронического облучения на их организм остаются актуальными проблемами радиоэкологии. К настоящему времени подробно исследован ряд популяционных, морфофизиологических и цитогенетических характеристик грызунов, обитающих в местах локального радионуклидного загрязнения природной среды [1–3]; имеются исчерпывающие сводки по радиационной устойчивости разных видов грызунов [4, 5]. Однако встречаются лишь единичные работы, посвященные изучению состояния иммунной и гемопоэтической систем у животных, населяющих биогеоценоз, загрязненный радионуклидами [6]. Между тем даже немногочисленные иммунологические исследования, а также косвенные данные (наличие структурных аномалий лейкоцитов, цитогенетических повреждений, эмбриональных уродств у животных из зон радиационных инцидентов) свидетельствуют об изменении режима функционирования иммунной системы. По мнению некоторых исследователей [7], значительные сдвиги в системе гемопоэза млекопитающих

служат основой для пессимистического прогноза в отношении будущего популяций в зонах радиационного неблагополучия. Между тем показано [3, 4], что численность грызунов в зоне локального радиоактивного загрязнения – Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа) сопоставима с таковой на фоновых территориях, а проблема радиоадаптации и прогноза судьбы радиогенных популяций в настоящее время остается нерешенной.

Сравнительно недавно в головной части ВУРСа обнаружено поселение обыкновенных слепушонок, у которых не найдено различий по частоте хромосомных аберраций по сравнению с животными из контрольных выборок [8], а также установлена высокая вариабельность (в 7 раз) индивидуальных показателей накопления ^{90}Sr в костной ткани [9].

Цель данной работы – изучить спонтанную радиорезистентность грызунов разной экологической специализации – обыкновенных слепушонок (*Ellobius talpinus*) и малых лесных мышей (*Apodemus uralensis*), а также гематологические и иммунологические характеристики этих животных, обитающих в зоне ВУРСа и на фоновых территориях.

* Адресат для корреспонденции: 620144, Екатеринбург, ГСП-511, ул. 8 Марта, 202, ИЭРиЖ УрО РАН; тел.: (343) 210-38-58 (доб. 244); факс: (343) 260-82-56; e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Объекты исследования – широко распространенные виды грызунов, существенно различающиеся рядом эколого-физиологических особенностей. Обыкновенные слепушонки ведут подземный образ жизни, отличаются стабильностью семейных поселений, обладают низкой способностью к перемещению. Малые лесные мыши – наземные грызуны с высокой миграционной активностью. Лесных мышей (36 особей) и обыкновенных слепушонок (26 особей), обитающих на территориях Среднего и Южного Урала с фоновым радиоактивным загрязнением, подвергали воздействию γ -излучения (^{137}Cs) на установке ИГУР-1 (Россия) в разных дозах; мощность дозы 1.24 сГр/с. Радиорезистентность оценивали по ЛД_{50/30}, рассчитанной методом пробит-анализа.

Гематологические и иммунологические показатели изучали у животных, обитающих на территориях с фоновым уровнем радиоактивного загрязнения и в зоне ВУРСа. Обыкновенные слепушонки отловлены в его головной части, плотность загрязнения ^{90}Sr составила 37 МБк/м² (1000 Ки/км²), лесные мыши – на участке с плотностью загрязнения ^{90}Sr – 18.5 МБк/м² (500 Ки/км²) [10]. Экспериментальный участок обитания слепушонок находится в 6 км от места взрыва емкости с радиоактивными отходами (1957 г.) на большой осветленной поляне в разреженном березняке паркового типа на серой лесной почве. Возраст лесных насаждений 40–50 лет. Участок покрыт плотной разнотравной растительностью, где преобладает группировка из вейника (*Calamagrostis epigios*) и широколиственной вероники (*Veronica teucrium*), на втором месте микрогруппировка из иван-чая (*Chamaenerion angustifolia*) и лугового клевера (*Trifolium pratense*), в других растительных группировках доминирует полевой бодяк (*Cirsium esculentum*) (в сочетании с иван-чаем или клевером, среди трав много бобовых [10]).

Участок отлова лесных мышей расположен в 13 км от эпицентра взрыва к югу от оз. Бердениш на выровненной площадке с мелкобугристым рельефом, умеренным увлажнением представлен разнотравно-крапивной ассоциацией. Почва серая лесная. Травостой разрежен, проективное покрытие почвы растениями составляет 20–30%. Первый ярус (130–200 см) образован крапивой двудомной (*Urtica dioica*), отмечены пятна лопуха войлочного (*Arctium tomentosum*), борщевика сибирского (*Heraclium sibiricum*). Во втором подъярусе (40–50 см) встречаются горошек посевной (*Vicia sativa*), подмаренник русский (*Galium verum*), подмаренник цепкий, мятлик обыкновенный (*Poa pratensis*) и др. Третий ярус не выражен. Луговое сообщество представлено различными видами злаков (овсяница луговая (*Festuca pratensis*), тимфеевка луговая (*Phleum pratensis*), кострец без-

остый (*Bromus inermis*) и др.). К открытой территории участка примыкает массив березового леса возрастом примерно 30–35 лет. Контрольные участки, имеющие сходный геоботанический состав, находятся за границей радиоактивного следа.

Количественные показатели крови, кроветворных органов и лейкоцитарную формулу изучали у грызунов по общепринятой методике. Спонтанную и стимулированную продигозаном поглотительную способность нейтрофилов определяли с частицами латекса диаметром 1.5 мкм [11, 12]. Подсчитывали процент фагоцитирующих нейтрофилов (% ФН) и фагоцитарное число (ФЧ – количество частиц, захваченных одним фагоцитом). Затем вычисляли индексы стимуляции (ИС % ФН, ИС ФЧ), для чего делили величину показателя в тесте со стимуляцией на величину соответствующего показателя в спонтанном тесте. Удельную активность пероксидазы гранулоцитов (УАПГ) крови оценивали индиго-карминовым методом. Уровень циркулирующих иммунных комплексов (ЦИК) определяли в реакции преципитации с полиэтиленгликолем-6000; активность комплемента сыворотки крови – микрометодом в реакции гемолиза [13]. Количество микроядер в полихроматофильных эритроцитах (ПХЭ) подсчитывали по стандартной методике в мазках костного мозга, окрашенных по Романовскому–Гимза. Для оценки достоверности различий между выборками использовали ковариационный анализ [14], преимуществом которого является повышение точности анализа эффекта исследуемого фактора путем учета эффектов, определяемых сопутствующими переменными. В качестве сопутствующих переменных использованы пол, возраст животных и участие их в размножении, время отлова и содержания в виварии. При логнормальном распределении признака, а также для стабилизации дисперсии данных применяли логарифмирование. Достоверность различий между выборками по показателям, имеющим негауссовское распределение, оценивали с помощью *U*-критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные интегральные характеристики радиорезистентности (ЛД_{50/30}) (табл. 1) показывают, что лесные мыши в 1.4 раза более устойчивы к острому облучению, чем обыкновенные слепушонки. Результаты многолетних собственных исследований радиорезистентности мелких млекопитающих [5] позволяют заключить, что слепушонка – самый радиочувствительный вид из представительной серии мышевидных грызунов (25 видов и внутривидовых форм).

Таблица 1. Плотность загрязнения участков обитания, радиорезистентность, продолжительность жизни, репродуктивный возраст грызунов и их дозовые нагрузки в зоне ВУРСа

Вид	Плотность загрязнения участка на ВУРСе [10]	LD _{50/30} , Гр	Продолжительность жизни	Поглощенная за жизнь доза на ВУРСе, Бэр [3, 22]	Репродуктивный возраст	Поглощенная доза у животных репродуктивного возраста, Бэр [3, 22]
Лесная мышь	18.5 МБк/м ² (500 Ки/км ²)	7.0 ± 0.4	1.5 года	0.07–1.5	1.5 мес.	0.36
Обыкновенная слепушонка	37 МБк/м ² (1000 Ки/км ²)	5.0 ± 0.7	6 лет	0.33–29.63	2 года	11.40

Таблица 2. Гематологические и иммунологические показатели лесных мышей (ВУРС-контроль)

Показатель	ВУРС		Контроль		MS _B	MS _R	F (1, 103)	p
	скорректированные средние	n	скорректированные средние	n				
Спленоциты, ×10 ⁶ /мг	2.00	69	1.90	45	0.24	0.54	0.44	0.507
Тимоциты, ×10 ⁶ /мг	3.63	69	3.60	45	0.00	0.07	0.05	0.818
Миелокариоциты, ×10 ⁶ /мкл	16.09	69	16.86	45	14.02	19.30	0.73	0.396
Эритроциты, ×10 ⁶ /мкл ^c	8.2	58	9.45	34	24.64	2.49	9.89	0.002
Ретикулоциты, % ^c	2.7	58	3.7	34	1.52	0.10	16.01	0.000
Лейкоциты, ×10 ³ /мкл	5.14	69	4.46	45	0.28	0.08	3.50	0.064
Эозинофилы, %	2.8^a	69	1.0^a	45				0.000
Палочкоядерные нейтрофилы, %	4.9	69	4.9	45	0.11	0.54	0.21	0.650
Сегментоядерные нейтрофилы, %	7.4	69	12.2	45	4.55	0.52	8.83	0.004
Моноциты, %	2.2	69	2.5	45	0.17	0.19	0.91	0.343
Лимфоциты, %	73.7	69	73.7	45	0.06	0.03	1.90	0.171
Малые лимфоциты, %	60.3	69	90.0	45	3.76	0.33	11.41	0.001
Плазмоциты, %	1.1^a	69	0.8^a	45				0.001
Аномальные лейкоциты, %	2.5^a	69	0.7^a	45				0.000
%ФН, %	14.6	67	14.7	43	0.00	0.12	0.04	0.845
ФЧ, у.е.	3.4	67	3.5	43	0.02	0.08	0.19	0.667
ИС %ФН	1.23	66	1.31	43	0.09	0.07	1.31	0.256
ИС ФЧ	0.91	66	1.06	43	0.44	0.07	6.30	0.014
УАПГ, мМоль/мин × 10 ⁶	330.3	58	445.9	34	1.43	0.35	4.06	0.047
ЦИК, у.е.	56.7	70	35.6	45	10596	1877.2	5.64	0.019
Активность комплемента, у.е.	32.1	70	22.3	45	2320.8	393.4	5.90	0.017

Примечания. ^a – анализ данных проведен с помощью U-теста Манна–Уитни. В графе “Скорректированные средние” приведены средние величины.

Иммуногематологические характеристики лесных мышей (табл. 2)

В крови лесных мышей из зоны ВУРСа выявлено существенное снижение количества эритроцитов и ретикулоцитов, однако число эритробластов, базофильных и оксифильных нормобластов в костном мозге было выше, чем в контроле, а индекс созревания эритроцитов ниже [15]. Вероят-

но, отмеченное несоответствие между показателями красной крови объясняется задержкой созревания эритроидных клеток в костном мозге. Кроме того, обнаружено увеличение количества плазматических клеток, появление которых в кровеносном русле можно расценивать как признак активации гуморального звена иммунитета [16]. В лейкоцитарной формуле мышей из им-

пактной зоны обнаружены эозинофилия и снижение количества сегментоядерных нейтрофилов; в лимфограмме уменьшена доля малых лимфоцитов, которые считаются наиболее активными иммунокомпетентными клетками [17]. По литературным данным [7], у мышей и полевок-экономок из 30-км Чернобыльской зоны в начальный период после аварии показано увеличение доли малых лимфоцитов (активация процессов репарации), затем существенное их снижение, что, по мнению авторов, является признаком истощения компенсаторных возможностей гемопоэтической и иммунной систем.

Особый интерес представляют структурные аномалии клеток лимфоидного ряда в крови мышей с “грязного” участка, содержание которых было существенно выше, чем в контроле. Наличие лимфобластов, клеток с диссоциацией созревания ядра и цитоплазмы можно расценивать как признаки напряженности в системе лимфопоэза. Появление лимфоцитов с ядром в виде изогнутой палочки, двуядерных лимфоцитов, а также клеток с фрагментацией ядра, с ядерными протуберанцами и с расщепленными ядрами можно считать результатом нарушений в процессе митоза.

Таким образом, у мышей, отловленных в зоне ВУРСа, выявлены существенные качественные и количественные изменения в системе кроветворения. Нарушение морфологической структуры клеток крови неизбежно приводит к изменению их функциональной активности. Установлено, что показатели спонтанной фагоцитарной активности нейтрофилов не отличались у мышей сравнимых территорий. Однако индекс стимуляции ФЧ и удельная пероксидазная активность гранулоцитов (УАПГ) у зверьков с ВУРСа была значительно ниже контрольных значений, что свидетельствует о снижении функциональной активности и резервных возможностей нейтрофилов крови. У этих мышей также обнаружено значительное увеличение количества ЦИК. С одной стороны, наличие циркулирующих иммунных комплексов обусловлено патологическими изменениями в тканях, с другой – снижением функциональной активности фагоцитов, выполняющих функцию элиминации ЦИК из крови [16]. Выявлена также более высокая, чем в контроле, активность комплемента сыворотки крови животных из зоны ВУРСа. Функцией комплемента в организме является лизис и элиминация генетически чужеродных клеток, в том числе бактериальных, опухлевых и др. [16].

Частота встречаемости микроядер в костном мозге мышей с импактного участка была достоверно увеличена ($5.3 \pm 0.69\%$, против $1.8 \pm 0.30\%$ в контроле, $p < 0.001$), найдены множественные микроядра, а также микроядра в виде запятых. Возможно, увеличение частоты цитогенетиче-

ских нарушений связано, с одной стороны, с генотоксическим действием радиации, с другой – со снижением функциональной активности иммунной системы, участвующей в обеспечении генетического гомеостаза путем элиминации собственных аберрантных клеток.

Иммуногематологические характеристики слепушонок (табл. 3)

У обыкновенных слепушонок по большинству иммуногематологических характеристик не наблюдали различий между особями из сравниваемых выборок. Исключение составляет более низкое общее количество лейкоцитов у животных из импактной зоны, но при этом не обнаружено изменений в их лейкоцитарной формуле. Отмечено увеличение доли малых лимфоцитов в лимфограмме – признак активации иммунной системы животных. У зверьков с загрязненной территории найдены более высокие, чем в контроле, значения индексов стимуляции %ФН и УАПГ. Результаты экспериментов по вакцинации животных (интегральная нагрузка на иммунную систему) показали отсутствие различий в титрах антител к вирусам поливалентной сухой вирусной вакцины “Тривак” между обыкновенными слепушонками из импактного и контрольного участков [18], в то время как мыши из зоны ВУРСа имели значительно более низкий, чем в контроле, титр антител [19]. Совокупность полученных данных приводит нас к заключению, что резервные возможности иммунной системы слепушонок из эпицентра ВУРСа не ниже, чем у животных с контрольного участка, а ее функциональная активность, возможно, даже выше.

ОБСУЖДЕНИЕ

Анализируя возможные причины высокой спонтанной радиочувствительности слепушонок, можно предполагать, что в значительной степени она связана с эколого-физиологическими особенностями и образом жизни животных. Так, по сравнению с мышами и полевками, слепушонки имеют большую массу тела, а постоянное проживание и даже питание (в основном подземными частями растений) 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 [20]. Ранее нами [5] было установлено, что масса тела, тип питания и биотопическая приуроченность животных являются ключевыми характеристиками, которые обуславливают радиационную устойчивость мелких млекопитающих. Возможно, обитание в биото-

Таблица 3. Гематологические и иммунологические показатели слепушонок (ВУРС-контроль)

Показатель	Скорректированные средние		MS _B	MS _R	F (1, 38)	p
	ВУРС, n = 28	контроль, n = 16				
Спленоциты, ×10 ⁶ /мг	1.79	1.37	0.65	0.25	2.58	0.116
Тимоциты, ×10 ⁶ /мг	1.63	2.35	1.83	0.67	2.75	0.106
Миелокарициты, ×10 ⁶ /мкл	30.01	32.26	18.16	63.92	0.28	0.597
Эритроциты, ×10 ⁶ /мкл	8.85	9.74	2.88	2.83	1.02	0.320
Ретикулоциты, %	3.3	2.2	4.49	1.17	3.83	0.058
Лейкоциты, ×10 ³ /мкл	5.92	10.27	1.07	0.09	11.81	0.001
Эозинофилы, %	1.3 a	2.8 a				0.227
Палочкоядерные нейтрофилы, %	18.0	26.3	245.03	111.88	2.19	0.147
Сегментоядерные нейтрофилы, %	24.1	25.7	8.35	96.93	0.09	0.771
Моноциты, %	1.0a	1.4a				0.232
Лимфоциты, %	55.7	42.4	632.57	245.23	2.58	0.117
Малые лимфоциты, %	91.8	58.9	3881.97	172.89	22.45	0.000
Плазмоциты, %	0.3a	0.4a				0.583
Аномальные лейкоциты, %	0.4a	0.2a				0.317
%ФН, %	12.6	16.7	61.82	16.03	3.86	0.057
ФЧ, у.е.	2.87	2.65	0.18	0.55	0.32	0.577
ИС %ФН	1.36	1.09	0.26	0.05	5.09	0.030
ИС ФЧ	1.2	1.2	0.01	0.06	0.09	0.767
УАПГ, мМоль/мин × 10 ⁶	125.1	55.7	17238.2	2582.1	6.68	0.014
Активность комплемента, у.е.	82.0a	91.1a				0.678

Примечания. ^a – анализ данных проведен с помощью U-теста Манна–Уитни. В графе “Скорректированные средние” приведены средние величины.

пах, лишенных естественной инсоляции, препятствует развитию у слепушонок преадаптации к острому облучению. Однако, несмотря на высокую спонтанную радиочувствительность, иммуногематологические характеристики обыкновенных слепушонок исследуемых выборок практически не различались, не выявлены признаки развития иммунодефицита. Кроме того, у зверьков с ВУРСа не обнаружены цитогенетические нарушения при сравнении с контрольными животными [8], поэтому, учитывая длительное обитание обыкновенных слепушонок в зоне с существенно более высоким уровнем радиоактивного загрязнения (табл. 1), мы можем интерпретировать совокупность полученных данных как развитие адаптивных признаков у слепушонок, обитающих в биогеоценозе, загрязненном радионуклидами.

Напротив, в гемопоэтической и иммунной системах лесных мышей из зоны загрязнения найдены значительные изменения, часть которых (увеличение доли аномальных эритроидных и лимфоидных клеток) можно признать явно патологическими.

Результаты фенотипического анализа [21] также свидетельствуют об увеличении доли и разнообразия мелких морфогенетических aberrаций и аномалий в строении черепа мышей с участка, загрязненного радионуклидами, о повышении у них уровня флуктуирующей асимметрии и об отклонении опытных выборок от контрольных по частотам фенотипических признаков черепа.

При радиометрии костной ткани грызунов с ВУРСа установлено, что уровень накопления ⁹⁰Sr у слепушонок находится в диапазоне от 225 до 1612 Бк/г, в то время как среднее значение этого показателя для лесных мышей составляет 161 ± 29 Бк/г [9]. Соответственно поглощенные дозы, полученные слепушонками в течение жизни, существенно выше, чем таковые у лесных мышей (табл. 1). Как известно, ведущая роль в патологии мелких млекопитающих на территориях, загрязненных радионуклидами, принадлежит наследуемым эффектам. Расчет поглощенных доз у животных репродуктивного возраста (у мышей и слепушонок он наступает в разные сроки – см. табл. 1), показал: слепушонки на ВУРСе накапли-

вают дозы в 30 с лишним раз более высокие, чем лесные мыши [22]. Следует отметить, что в эксперименте морфологические нарушения регистрируют при дозах острого облучения свыше 1.0 Гр [23], детерминированные эффекты хронического облучения малыми дозами в системе гематоиммунопозза отмечены при накопленной дозе в десятки Гр [24], поэтому наличие структурных аномалий лейкоцитов у мышей с ВУРСа при меньших поглощенных дозах, приводит к заключению о наследственной природе как самих клеточных аномалий, так и, возможно, сдвигов в иммунной системе, приводящих к ослаблению иммунологического контроля генетического гомеостаза.

Рассматривая причины различий в реакциях радиочувствительных систем грызунов разной экологической специализации в зоне ВУРСа, можно сделать вывод об определяющем значении эколого-физиологических особенностей и образа жизни грызунов в развитии радиоадаптации. Роющий оседлый образ жизни грызунов рода *Ellobius* сопряжен со значительными энергетическими затратами, а обитание под землей – с наличием тканевых адаптаций к физическим нагрузкам и гипоксической гипоксии. Показана [25] способность слепушонок экономно расходовать энергетические ресурсы тканей, а при низких температурах – перестраивать обмен за счет мощных ферментных систем, переключаясь на энергетически более выгодные пути поддержания гомеостаза. Отличительная особенность слепушонок – также достоверно более высокий (2.18%) фоновый уровень клеток с хромосомными абберациями, например у рыжей полевки он составляет 0.48%, у обыкновенной полевки – 0.44%, у малой лесной мыши – 0.33% [26]. Не исключено, что особенности генома слепушонки могут быть связаны со скоростью репарационных процессов.

Исследуя вопросы приспособления мелких млекопитающих к радиоактивному загрязнению в зоне ВУРСа, следует иметь в виду, что важным и необходимым условием развития радиоадаптации является низкий уровень миграции животных. Грызуны рода *Ellobius* ведут оседлый образ жизни. Их колониальные поселения представлены семьями, проживающими в течение многих лет на ограниченной территории. В размножении участвует одна самка и один-два самца, молодые самки не размножаются. Имеет место сезонное расселение молодых животных, образуются новые семьи, из которых зверьки не мигрируют [20], поэтому поселение слепушонок на ВУРСе можно рассматривать как изолированное. Вероятно, комплекс видовых особенностей и низкая миграционная активность способствовали приспособлению животных в чреде поколений к новому фактору среды обитания, спустя полвека после аварии на ПО “Маяк”.

В отличие от слепушонок мыши – вагильный вид, им присущи лабильные типы пространственной структуры популяций [27]. Активные миграции лесных мышей связаны с неблагоприятными условиями существования: неполноценностью или дефицитом кормов и их неравномерным распределением в природе, отсутствием надежных убежищ и усилением пресса хищников. Отмечено также, что в природных условиях суточные миграции лесных и домовых мышей составляют несколько километров, в условиях лабораторного вивария в актографе полевые мыши пробегают десятки километров, поэтому на узкой и протяженной территории ВУРСа мыши за короткое время могут преодолевать значительные пространства, вполне сопоставимые с поперечными размерами загрязненной зоны, что приводит к формированию проточной популяции, т. е. популяции с меняющимся составом [28]. Термин “проточная популяция” предложен нами [28], так как он наиболее полно отражает особенности миграционных процессов в популяции, обитающей на загрязненной территории вытянутой конфигурации. Следствием высокой подвижности грызунов является изменение генетического состава популяции за счет разбавления генофонда генным потоком, приносимым особями с чистых территорий в зону загрязнения. Так, активно перемещаясь, мыши “ускользают” от постоянного воздействия радиационного фактора, что, возможно, препятствует у них развитию радиоадаптации. При этом, однако, мы не исключаем наличия в зоне загрязнения определенной доли резидентных животных.

В противоположность мышам и полевым высокорadiочувствительные слепушонки проявляют признаки радиоадаптации, определяющая роль в развитии которой принадлежит эколого-физиологическим особенностям животных – подземному образу жизни, низкой миграционной активности и большей продолжительности жизни. Именно высокая территориальная стабильность поселения обыкновенных слепушонок в зоне ВУРСа способствовала развитию радиоадаптации.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог приведенным выше исследованиям, можно заключить, что обыкновенные слепушонки не проявляют признаков поражения генетического аппарата и радиочувствительных систем, характерных для лесных мышей, накопленные дозы у которых в 30 раз ниже, а спонтанная радиорезистентность в 1.4 раза выше, чем у слепушонок. Эти материалы свидетельствуют о неоднозначной устойчивости млекопитающих к острому и хроническому радиационному воздействию, и подтверждают точку зрения о возможности ра-

диоадаптации, в развитии которой существенная роль принадлежит экологической специализации животных. Низкая миграционная активность обыкновенных слепушонок привела к относительной изоляции их поселений в зоне ВУРСа и способствовала приспособлению животных к условиям радиоактивного загрязнения биосферы, в то время как подвижные виды, перемещаясь, ускользают от постоянного радиационного воздействия, что препятствует развитию у них радиоадаптации.

Авторы благодарят Любашевского Н.М. за всестороннее обсуждение материала, Евдокимова Н.Г., Чибиряка М.В., Захарову Е.Ю., Синева Н.В., принимавшим участие в отлове животных, к.б.н. Коробейникову В.П. – за геоботаническое описание участков, на которых проводили отлов лесных мышей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Шевченко В.А., Померанцева М.Д. Генетические последствия действия ионизирующих излучений. М.: Наука, 1985. 280 с.
2. Любашевский Н.М., Чибиряк М.В., Тарасов О.В. и др. // Проблемы отдаленных эколого-генетических последствий радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв: Матер. междунар. науч. конф. Екатеринбург, 2000. С. 54–66.
3. Любашевский Н.М., Стариченко В.И., Гилева Э.А. и др. // Экологические проблемы горных территорий: Матер. междунар. науч. конф. Екатеринбург, 2002. С. 244–249.
4. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экология животных в радиационном биосфере. М.: Наука, 1989. 223 с.
5. Григоркина Е.Б. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44. № 3. С. 245–250.
6. Последствия Чернобыльской катастрофы: Здоровье среды / Под ред. В.М. Захарова, Е.Ю. Крысанова. М.: Центр экол. политики России, 1996. 169 с.
7. Материй Л.Д., Таскаев А.И. // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. М., 1999. С. 260–273.
8. Гилева Э.А. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2002. Т. 42. № 6. С. 670–673.
9. Стариченко В.И. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44. № 3. С. 346–350.
10. Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Озерск, 2000.
11. Медведев А.Н., Чаленко В.В. // Лаб. дело. 1991. № 2. С. 19–20.
12. Маянский А.Н., Виксман М.Е., Котельников П.Н. и др. // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунологии. 1977. № 6. С. 108–111.
13. Турищев С.Н. // Лаб. дело. 1986. № 9. С. 548–550.
14. Афифи А., Эйзен С. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ. М.: Мир, 1982. 488 с.
15. Пашина И.А., Андреева О.А. // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: Матер. Всерос. науч. конф. Челябинск, 2004. С. 209–214.
16. Ройт А., Бростофф Дж., Мейл Д. Иммунология. М.: Мир, 2000. 592 с.
17. Говалло В.И., Григорьева М.П., Космиади Г.А. и др. // Вопр. онкологии. 1987. Т. 33. № 9. С. 15–29.
18. Пашина И.А., Петрова О.Г. // Адаптация биологических систем к естественным и экстремальным факторам среды: Матер. II регион. науч. конф. Челябинск, 2002. С. 29–35.
19. Пашина И.А., Петрова О.Г. // Ветеринар. врач. 2002. № 1 (9). С. 69–72.
20. Евдокимов Н.Г. Популяционная экология обыкновенной слепушонки. Екатеринбург: Екатеринбург, 2001. 144 с.
21. Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. // Экология. 2003. № 6. С. 445–453.
22. Пашина И.А., Любашевский Н.М., Стариченко В.И. // Молодеж. междунар. конф. "Экология–2003". Архангельск: Изд-во УрО РАН, 2003. С. 196–197.
23. Гольдберг Е.Д. Справочник по гематологии с атласом микрофотограмм. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1989. 468 с.
24. Шибкова Д.З. Состояние гемоиммунорезистентности экспериментальных животных при хроническом воздействии в диапазоне малых и промежуточных мощностей доз: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000.
25. Большаков В.Н., Мазина Н.К., Евдокимов Н.Г. // Докл. АН. 1982. Т. 263. № 1. С. 244–246.
26. Полявина О.В. Биоиндикация природных и техногенных мутагенов в среде на примере грызунов Уральского региона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2003.
27. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.
28. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. // Радиоактивность и радиоактивные элементы в среде обитания человека: Матер. II Междунар. конф. Томск: Тандем-Арт, 2004. С. 160–162.

Поступила в редакцию
18.05.2005

On the Problem of Radioadaptation in Small Mammals (Ecological Specialization of a Species, Radioresistance, Hemopoiesis, Immunity)

E. B. Grigorkina, I. A. Pashnina

*Institute of Plant & Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia;
e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru*

The data illustrating ambivalent nature of radioresistance of rodents having different ecological specialization: wood mice (*Apodemus uralensis* Pallas 1811) and mole-voles (*Ellobius talpinus* Pallas 1770) to acute (laboratory experiment) and chronic (long-term inhabiting the East Ural Radioactive Trace – EURT) radiation action are presented. These species are greatly distinguished by a way of life, a migratory activity, an average life span etc. Numerous immunological, hematological disturbances were found in more radioresistant wood mice inhabiting in radioactively-polluted biogeocenosis (density of pollution ^{90}Sr – $18.5 \text{ MBq/m}^2 = 500 \text{ Ci/km}^2$). On the contrary there are no pathological shifts in more radiosensitive mole-voles from the EURT zone (density of pollution ^{90}Sr – $37 \text{ MBq/m}^2 = 1000 \text{ Ci/km}^2$). Comparative analysis of the hematological and immunological parameters and absorbed dose loads in rodents from radiocontaminated environment testify about the possibility of radioadaptation in a series of generations in *Ellobius talpinus* Pall. The leading role in development of radioadaptation of mole-voles belongs to ecophysiological peculiarities of the species.