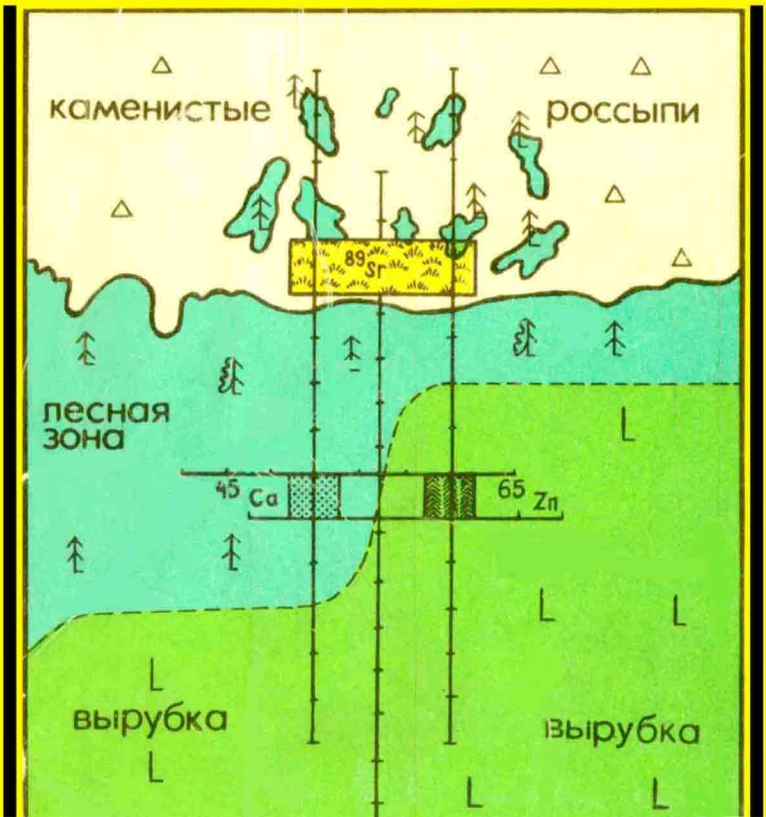
В. Н. Большаков А. В. Баженов

РАДИОНУКЛИДНЫЕ МЕТОДЫ МЕЧЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
УРАЛЬСКОЕ НАУЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

В.Н. Большаков А.В. Баженов

РАДИОНУКЛИДНЫЕ МЕТОДЫ МЕЧЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Ответственный редактор
доктор медицинских наук
Д.И. СЕМЕНОВ

МОСКВА "НАУКА"
1988

УДК 574.3 + 574.91 + 599 + 577.39

Радионуклидные методы мечения в популяционной экологии млекопитающих./Большаков В.Н., Баженов А.В. – М.: Наука, 1988. – ISBN 5–02–004634–5.

Книга посвящена развивающимся в нашей стране и за рубежом перспективным методам радионуклидного мечения животных. На основании собственных и обобщения литературных данных авторы приводят материалы по мечению млекопитающих индикаторными количествами радионуклидов в экологических исследованиях. Обсуждаются теоретические и практические проблемы применения радионуклидов в полевых исследованиях, освещены вопросы организации работ с радионуклидами, представлены материалы по способам индивидуального и группового мечения одним или одновременно несколькими метками, их преимущества и недостатки. Приводятся практические результаты применения радионуклидов в популяционной экологии млекопитающих.

Книга представляет интерес для широкого круга биологов, работников сельского хозяйства и медицины, студентов биологических факультетов университетов.

Табл. 34, ил. 22, библиогр. 448 назв.

Рецензенты:

А.Г. Малеева, О.А. Пястолова

2005000000-471

Б ——————— 238-88-I

042 (02)-88

© Издательство "Наука", 1988

ISBN 5–02–004634–5

ВВЕДЕНИЕ

Современное состояние популяционной экологии животных характеризуется ясным представлением о популяции как элементарной форме существования вида. Процесс приспособления вида к специфическим условиям среды в итоге сводится к формированию популяции, характеризующейся определенным свойством целого, которое не может быть приравнено к отдельным признакам, слагающим популяцию особей. Популяция – сложное структурное единство, состоящее из группировок животных, фукционирующих как единое целое. Исследования основных проявлений жизни на популяционном уровне позволили установить важные закономерности: зависимость динамики численности от изменений популяционной структуры; взаимосвязь генетической и экологической структур популяции; характер внутри- и межпопуляционных связей; изменение пространственной структуры популяции при изменении численности вида и т.д.

Два направления популяционной экологии в настоящее время развиваются наиболее интенсивно [40]: изучение формы использования животными территории и исследование внутрипопуляционной изменчивости как важнейшего приспособительного механизма вида. Следует особо подчеркнуть, что познание закономерностей любых функций жизнедеятельности и структуры популяций животных на современном уровне требует абсолютно конкретных и точных данных, полученных на массовом материале, а не на единичных особях. Появилась необходимость разработки и практического использования методов массового мечения и слежения за индивидуумами, слагающими популяцию. Применительно к млекопитающим это означало использование прежде всего радиоизотопного метода, позволяющего получить массовую достоверную информацию без нарушения естественного состояния популяции. Надо заметить, что массовые радионуклидные методы мечения млекопитающих в естественной природной среде у специалистов-экологов вызывают до сих пор большую настороженность, связанную в первую очередь с широко бытующим представлением о "неминуемом" радиоактивном загрязнении среды и с не менее распространенным мнением о крайне отрицательном воздействии радиоактивной метки на организм животного. В Институте экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР в течение нескольких десятков лет лаборатория радиобиологии животных изучала судьбу радиоактивных элементов в организме млекопитающих и их влияние на различные проявления жизнедеятельности животных. Это позволило применить ряд радионуклидов для мечения мел-

ких млекопитающих в полевых условиях с целью выявления особенностей структуры популяций, путем приспособления животных к специфическим условиям среды (горы, техногенные территории и др.), изучения популяционной структуры отдельных слабоизученных видов.

Авторы поставили перед собой задачу дать обобщающую сводку современных методов радионуклидного мечения млекопитающих и на основе литературных данных и многолетнего опыта работы сотрудников Института по применению этих методов в полевых условиях показать большие возможности их в популяционной экологии.

Авторы считают своим прямым долгом поблагодарить коллег, участвовавших как в разработке методов массового радионуклидного мечения, так и в непосредственном проведении работ,– О.Ф. Садыкова, И.Л. Куликову, О.А. Жигальского и О.А. Лукьянова.

Глава 1

ПРОБЛЕМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ В ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

При постановке экспериментов по мечению животных у исследователя имеется набор нескольких радионуклидных меток, которые различаются физико-химическими характеристиками. Правильный выбор их зависит от конкретных задач опыта, и основные требования, предъявляемые к радионуклидам (так же, как и к обычным меткам), – это наиболее длительное сохранение их в животном при надежной детекции в течение всего срока эксперимента и возможность сохранения маркеров при последующей обработке материала. Оптимальный срок 'прикрепления" радионуклидной метки предполагает и рациональное использование ее в эксперименте, т.е. подбор их должен учитывать как физические характеристики (период полураспада, тип и энергию излучения) и биологические особенности поведения в животном организме (период биологического полувыведения, надежность фиксации в организме, легкость и достаточную точность идентификации их, а при слежении за деятельностью животного по экскрементам – также механизмы выведения меток из организма).

С другой стороны, одной из серьезных проблем, ограничивающих использование радионуклидов в экологических исследованиях, является радиотоксическое действие их на организм и окружающую среду; связанные с этим трудности для экспериментатора – скорее чисто психологического плана, чем организационные и физические. Экологи и зоологи, как правило, не являются специалистами в радиобиологии и не совсем ясно и объективно представляют себе действие повреждающего фактора радиации и степени воздействия его на биогеоценоз. Поэтому с целью практического руководства при работе с радиометками авторы сочли необходимым предварительно осветить эти вопросы.

Основные теоретические разработки по метаболизму радионуклидов и их радиотоксичности выполнены практически для всех излучателей периодической системы элементов, поэтому в ссылках на источники литературы будут частично фигурировать радионуклиды, которые не являются радиометками, но закономерности их поведения во многом – общие.

МЕТАБОЛИЗМ РАДИОНУКЛИДНЫХ МЕТОК В ОРГАНИЗМЕ

В данной главе мы коснемся только наиболее общих закономерностей депонирования радионуклидных меток и их выведения при пероральном, внутрибрюшинном и подкожном введениях. Одельные вопросы всасывания меток из желудочно-кишечного тракта, а также переход их через плацентарный и молочный барьеры будут освещены ниже (см. гл. 3).

Основные закономерности накопления и поведения радионуклидов (ме-

таллов) освещены в статьях и монографиях и проведены на лабораторных [30, 45, 183, 184, 208, 311, 321] и диких [210, 347, 353, 361, 367, 413] животных. Данные вопросы детально изучены сотрудниками лаборатории радиобиологии животных нашего Института [22,158,271,272,294,298–300]. Эти материалы были положены в основу настоящего обзора.

Радиометка начинает принимать участие в обменных процессах с момента, когда она всосалась во внеклеточную жидкость. Часть нуклида в разных пропорциях выводится по всем путям в совокупности (через почки, печень, кишечник и др.), часть откладывается в органах-депо. Скорость переноса радиометки из внеклеточной жидкости зависит от путей поступления и формы радионуклида. Все применяемые радиометки должны быть в удобоусвояемой форме – в виде растворенных солей, метка в которых находится в ионном состоянии (исключением является мечение инертными жесткими γ-излучателями – подкожное введение или надевание колец для непосредственного слежения за животными). Наибольшая скорость всасывания при внутрибрюшинном введении, затем – при подкожном и пероральном поступлениях.

Одним из преимуществ метода меченых атомов является его высокая чувствительность, позволяющая использовать их от так называемых весомых количеств порядка нескольких миллиграммов, определяемых обычными аналитическими методами, до ничтожно малых, следовых, или невесомых количеств, вплоть до 10^{-15} г [271, 272]. В практике мечения позвоночных животных имеют дело всегда с индикаторными количествами радионуклидов. Предел "невесомости" вводимых меток ограничивается его периодом полураспада и чувствительностью измерительной аппаратуры. В зависимости от распада сильно разнятся в весовом отношении одинаковые по радиоактивности количества введенных излучателей (табл. 1), а подсчет показывает, что активность в 37 кБк радионуклидов ^{54}Mn и ^{89}Sr всего содержит соответственно 2×10^9 и $2{,}6 \times 10^9$ атомов элемента [237]. Такое ничтожное количество метки животное не воспринимает "органолептически", т.е. отсутствует токсичность пищевых шариков с радионуклидами при мечении, а также избирательность при поедании их в отличие от тетрациклинов и некоторых красителей, применяемых для мечения или приманок, употребляемых для дератизации животных. Из таблицы видно, что масса 37 кБк (1 мкКи) одной из самых "тяжелых" в весовом отношении меток радионуклида ^{14}C равна $2{,}2 \times 10^{-7}$ г, и такого же количества углерода достаточно для мечения пероральным или подкожным путем одного зверька практически на срок всей жизни – 2 лет (из мышевидных грызунов). С другой стороны, активность 1 г ^{14}C равна $4{,}6 \times 3{,}7 \times 10^{10}$ Бк = = 170 ГБк, т.е. одним граммом радиоуглерода можно пометить около 170 тыс. экземпляров этих же зверьков.

Многочисленные исследования по минеральному обмену радионуклидов, сопоставление характеров поведения различных металлов в организме, введенных различными путями, в разных дозах и формах, дали возможность установить некоторые закономерности, с одной стороны, общие для их обмена, с другой – тончайшие физико-химические реакции и процессы, определяющие специфику обмена того или иного элемента [30, 45, 57, 158, 182–184, 271, 272, 298–300]. Установлено, что резорбция разных металлов из одного и того же первичного депо-введения весьма различна. Наи-

Таблица 1

Активность 1 г радионуклида (без носителя) и его масса активностью 37 кБк

Радионуклид	Активность, $3{,}7 \times 10^{10}$ Бк	Масса, г	Радионуклид	Активность, $3{,}7 \times 10^{10}$ Бк	Масса, г
^{14}C	4,6	$2{,}2 \times 10^{-7}$	^{60}Co	$1{,}1 \times 10^{3}$	$8{,}8 \times 10^{-10}$
^{24}Na	$8{,}7 \times 10^{6}$	$1{,}2 \times 10^{-12}$	^{65}Zn	$8{,}2 \times 10^{3}$	$1{,}2 \times 10^{-10}$
^{32}P	$2{,}9 \times 10^{5}$	$3{,}4 \times 10^{-12}$	^{85}Sr	$2{,}4 \times 10^{4}$	$4{,}2 \times 10^{-11}$
^{35}S	$4{,}3 \times 10^{4}$	$2{,}3 \times 10^{-11}$	^{89}Sr	$2{,}9 \times 10^{4}$	$3{,}5 \times 10^{-11}$
^{45}Ca	$1{,}9 \times 10^{4}$	$5{,}3 \times 10^{-11}$	^{90}Sr	145	$6{,}9 \times 10^{-9}$
^{54}Mn	$8{,}3 \times 10^{3}$	$1{,}2 \times 10^{-10}$	^{131}I	$1{,}2 \times 10^{5}$	$8{,}1 \times 10^{-12}$
^{59}Fe	$4{,}9 \times 10^{4}$	$2{,}0 \times 10^{-11}$	^{140}Ba	$7{,}3 \times 10^{4}$	$1{,}4 \times 10^{-11}$

Таблица 2

Резорбция и выведение некоторых радиоактивных нуклидов из организма [73]. Таблица сокращена

Радионуклид	Резорбция, %		Период полувыведения из организма, дни	
	из желудочно-кишечного тракта	из легких	биологический	эффективный
^{14}C	100	75	10	10
^{24}Na	100	75	11	0,6
^{32}P	75	63	257	13,5
^{40}K	100	75	58	58
^{90}Sr	30–80	40–50	13 000	50,3
^{90}Y	0,01	25	14 000	58
^{95}Zr	0,01–0,05	25	450	56
^{131}I	100	75	138	0,097
^{137}Cs	100	75	70	40
^{140}Ba	5	28	65	10,7
^{144}Ce	0,01–0,05	25	563	191

Более полно и быстро всасываются из кишечника щелочные металлы: натрий, калий, рубидий и цезий; несколько медленнее резорбируются щелочноземельные: кальций, стронций, барий и радий; значительно медленнее – редкоземельные и трансураниды (табл. 2).

Характер распределения радионуклидов в органах и тканях в 1–4-й дни после введения и выведение их с мочой и калом показаны в табл 3.

Чисто феноменологически выделяют следующие группы по начальному накоплению в органах [272, 298]:

1). чисто скелетные – кальций, стронций, барий;

Таблица 3

Начальное (1–4-й день) содержание (% от введенного) в органах и выделениях лабораторных крыс радионуклидов, инъецированных внутривенно в форме хлоридов [272, 294] (дана в сокращении и изменении)

Нуклид	Печень	Почки	Скелет	Мышцы	Моча	Кал
^{7}Be	2,2	1	19	–	26	7
^{45}Ca	0,1	0,1	89	1	1	9
^{54}Mn	24	6	3	–	0,4	12
^{59}Fe	16	2	50	–	1,1	0,7
^{60}Co	1,7	–	1,5	–	80	14
^{64}Cu	47	2	1,4	–	7,7	15,5
^{65}Zn	16	2	14	51	7	12
^{85,90}Sr	0,2	0,2	69	1	10	6
^{91}Y	7,1	4,8	55	–	14	2
^{95}Zr	4,3	2	44	–	2	6
^{95}Nb	7,3	2	22	15	5,3	2,2
^{99}Mo	30	2,4	4	7	32	0,1
^{106}Ru	4,8	3,9	4,7	20	–	–
^{115}Cd	76	2,3	2,4	–	0,2	2,8
^{137}Cs	3,2	1	2	45	21	1,7
^{140}La	64	2	17	–	0,5	0,4
^{144}Ce	50	3	34	–	1,6	0,6
^{203}Hg	5	23	3	–	4	16
^{204}Te	2,6	2,9	5,4	29	10	31
^{226}Ra	0,1	0,1	58	1	13	22

2) преимущественно скелетные – железо, иттрий в невесомых количествах;

3) печеночные – молибден, кадмий, лантан, марганец, золото и иттрий в весомых количествах;

4) равномерные – кобальт, цинк, ниобий, рутений и цезий.

Для остальных меток тропность к тому или иному органу определяется вводимым соединением, так, например, йод-гиппурат после введения быстро выделяется почками, а йодистый калий накапливается в щитовидной железе; сходно ведут себя сера, углерод и другие элементы. Вышеприведенная классификация условна, так как естественное выделение перечисленных металлов из мягких тканей происходит, как правило, значительно быстрее и через определенный срок, неодинаковый для всех элементов, они переходят в "скелетную" группу, что очень важно при мечении животных, поскольку потери меток резко уменьшаются.

Если рассматривать только основные органы-депо (скелет и печень), можно заметить постепенный переход от чисто скелетных к печеночным элементам (рис. 1). Материалы данного рисунка показывают, что в обмене металлов имеются определенные закономерности. Хотя здесь не указа-

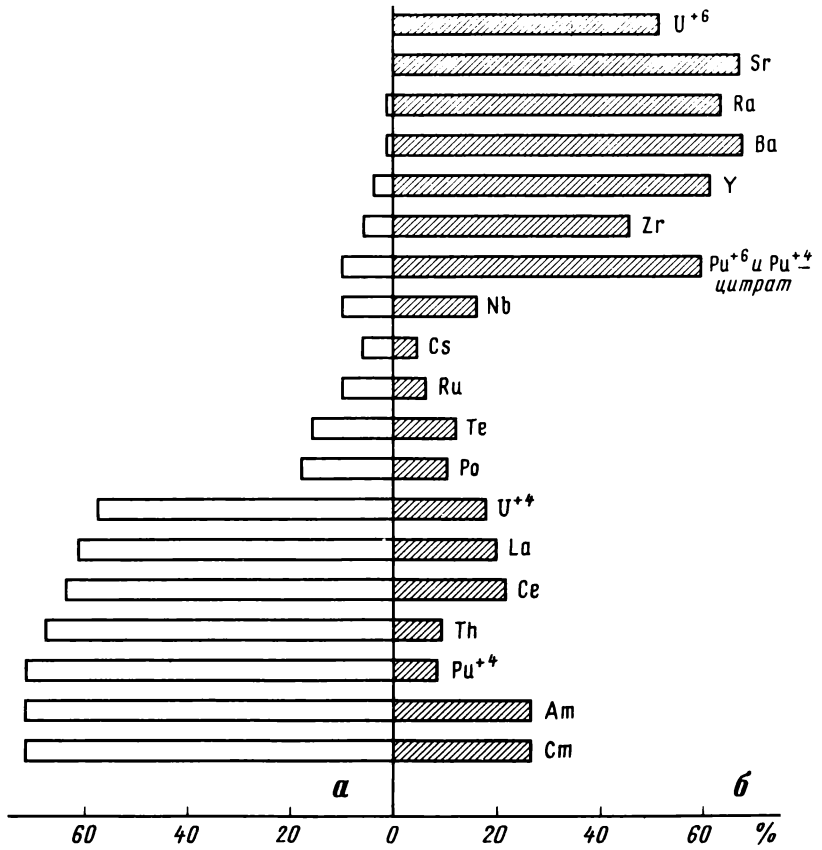


Рис. 1. Относительное распределение невесомых количеств металлов в печени и скелете после внутривенного введения

а – печень; *б* – скелет

ны интересующие нас маркеры, эти закономерности распространяются на них. В ряде случаев на первый план выступают общие свойства данной группы периодической системы элементов. К примеру, все щелочноземельные металлы относятся к чисто скелетному типу, трансурановые – к печеночному, а щелочные – к равномерному типу. Но имеются исключения: иттрий может быть отнесен как печеночному, так и к скелетному типу в зависимости от вводимой дозы. В практике мечения его необходимо применять в индикаторных количествах (отложение в печени – 6%, в скелете – 41%), и это даст возможность длительно следить за меткой. Из мягких тканей метки мобилизуются относительно быстро. Так, концентрация равномерных элементов в мягких тканях и скелете убывает во времени примерно с одинаковой скоростью, причем у этой группы преобладает выделение с мочой (рис. 2, см. табл. 3). Выделение этих излучателей идет в основном не непосредственно в кишечник, а за счет перехода в кровь.

Относительно высоким начальным выделением с мочой (8–11% в первые

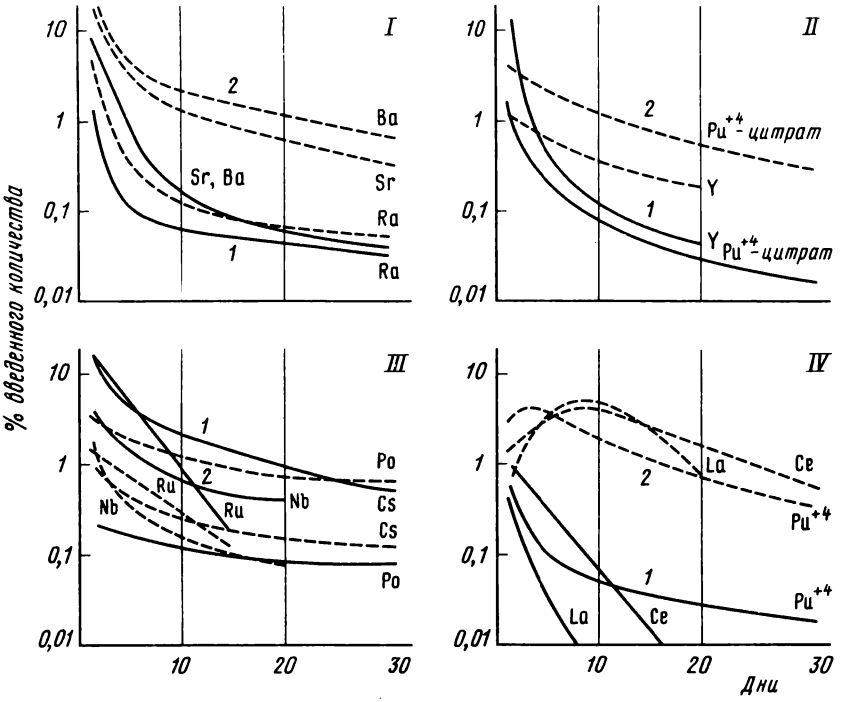


Рис. 2. Выведение с мочой (*1*) и калом (*2*) чисто скелетных (*I*), преимущественно скелетных (*II*), равномерных (*III*) и печеночных (*IV*) элементов во времени

сутки) характеризуются также чисто скелетные элементы, что может быть использовано в экспериментах для слежения за животными по экскрементам (моделирование распространения эпизоотий, перемещения, суточный и индивидуальный участки); высоко и начальное выделение с калом (стронций – 6%, барий – 9%). В дальнейшем интенсивность выделения меток с мочой резко падает и становится на порядок ниже, чем с калом. Выделение этих элементов из скелета происходит медленее [209, 234, 271, 272, 298], биологический период полувыведения для ^{90}Sr равен 1800 суток [160]. Физический, биологический и эффективный периоды полувыведения, а также доля радионуклидов в отдельных органах, в процентах от задержанного во всем организме, представлены в табл. 4.

Две последних таблицы имеют практическое отношение к подбору радионуклидных меток для мечения и в особенности к выбору органов и тканей, где метки надежнее и проще детектировать. При этом совсем необязательно брать на анализ всю тушку животного, а достаточно части органа или ткани, где она кумулируется в большом количестве [59, 179, 182, 227, 260, 314, 315]. Для большинства вводимых маркеров при радиометрии достаточно брать бедренную кость с мышцами (одну или обе с тазовой частью) и для некоторых нуклидов – дополнительно печень.

Печеночные металлы характеризуются низким выделением с мочой (1–2,5% в первые сутки) и относительно высоким выделением с калом

Таблица 4

Выделение радионуклидов отдельными органами и тканями организма [73], изменена

Орган	Нуклид	% содержания нуклидов в органе от задержанных во всем организме	Период полувыведения, дни		
			физический	биологический	эффективный
Печень	^{32}P	21	–	18	8
	^{91}Y	20	–	100	15
	^{95}Zr	7	–	320	54
	^{137}Cs	10	–	90	89
	^{144}Ce	30	–	293	145
Почки	^{95}Zr	2	–	900	60
Щитовидная железа	^{131}I	80	8,1	138	1,6
Кость	^{14}C	10	–	40	40
	^{32}P	40	14,5	1160	14,1
	^{45}Ca	95	153	18000	152
	^{90}Sr	95–99	10 000	18000	6400
	^{91}Y	75	58	18000	58
	^{95}Zr	38	65	1000	61
	^{137}Cs	7	–	140	138
	^{140}Ba	70–90	13	65	11
	^{144}Ce	30–50	285	1500	240
Мышцы	^{32}P	5	–	30	9,8
	^{140}Ba	0,36	–	2000	12,7
	^{137}Cs	75	9500	140	138
Жир	^{14}C	60	2×10^{6}	12	12

(2–3% с последующим возрастанием до 5%), что связано с непосредственным выделением их из печени в кишечник.

Преимущественно скелетные металлы в первые сутки выводятся в большей степени с мочой, но уже с третьего дня преобладает выделение с калом. Мобилизация последних двух групп из организма протекает исключительно медленно.

Наиболее общие количественные связи параметров обмена радиометок (всасывание из желудочно-кишечного тракта (ЖКТ), отложение в печени, фильтрация и реабсорбция в почках) в зависимости от йонного кристаллического радиуса представлены на рис. 3 и 4, взятых из работы З.В. Дубровиной и Л.В. Сокова [67].

Приведенные выше теоретические положения по закономерностям депонирования радионуклидов в организме, а также количественной характеристике их выведения с экскрементами позволяют наиболее полно и рационально использовать их для практических целей мечения

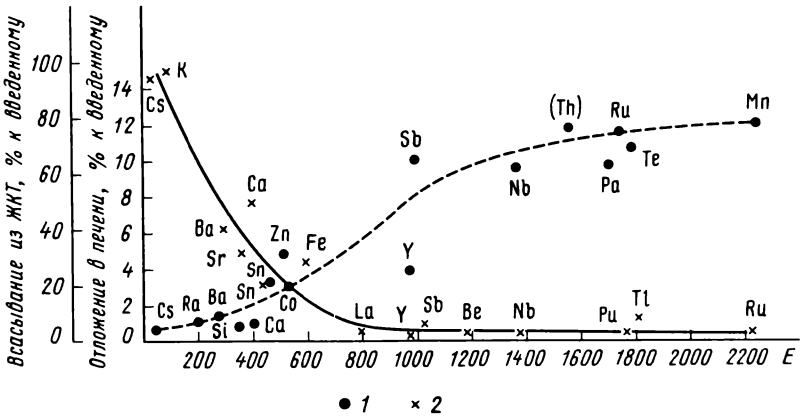


Рис. 3. Всасывание из ЖКТ и отложение на 4- и 5-е сутки в печени крыс различных радиоизотопов в зависимости от E

1 – всасывание, % к введенному; *2* – отложение в печени, % к введенному

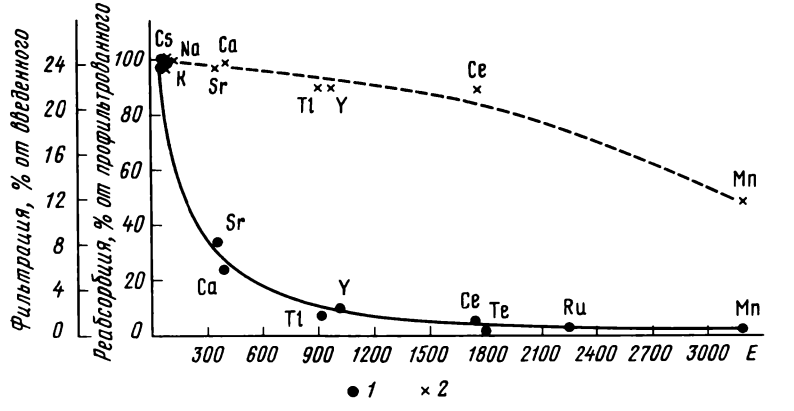


Рис. 4. Фильтрация и реабсорбция радиоизотопов в почках крыс в зависимости от E

1 – реабсорбция, % к профильтрованному; *2* – фильтрация, % от введенного (в 1 ч на 1 кг веса)

позвоночных животных, учитывая основные требования, которые предъявляются к меткам. При этом под рациональным применением подразумевается использование минимального, а вернее оптимального количества радионуклида, необходимого для конкретных задач эксперимента, в первую очередь в зависимости от его длительности и с учетом выведения из организма и последующей детекции метки в органе или ткани, где она больше кумулируется, или же, напротив, в выделениях метки с экскрементами. Таким образом, теоретические разработки позволяют сделать некоторые практические рекомендации для целей мечения.

Во-первых, с целью надежной и длительной фиксации меток необходимо использовать радиометки чисто скелетного или преимущественно скелетного типа распределения в организме (^{45}Ca и ^{90}Sr). Тогда время эффективного слежения за маркированными животными будет зависеть

только от физического периода полураспада метки и вводимой дозы. Минимально вводимые количества радионуклидов с периодом полураспада 150 и более суток позволяют метить мелких млекопитающих на срок до пяти и более лет.

Во-вторых, при меньших сроках наблюдения за животными можно с успехом использовать короткоживущие радионуклиды с периодом полураспада менее 150 сут, т.е. используя для мечения преимущественно первые три группы радионуклидов (^{32}P, ^{85}Sr, ^{89}Sr, ^{91}Y, ^{140}Ba и др.).

В-третьих, относительно быстрая мобилизация из тканей равномерно распределяющихся элементов, повышенное выделение печеночных и скелетных радионуклидов позволяют полнее использовать их в первые сутки после введения для слежения за животными по выводимым с экскрементами меткам.

РАДИОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ ИНКОРПОРИРОВАННЫХ МЕТОК НА ОРГАНИЗМ

Решение практических задач применения радионуклидных меток в экологических исследованиях в значительной мере зависит еще от того, насколько понятной оказывается природа процессов, происходящих при поступлении их в организм, какой биологический эффект они оказывают на животных при их мечении. Частично трудности использования радионуклидов связаны еще с чисто психологическим настроем исследователя, незнанием характера воздействия малых (индикаторных) количеств радиоактивных изотопов. Поэтому авторы считают необходимым особое внимание уделить влиянию ионизирующих излучений на организм, в особенности на критические органы, и в первую очередь на скелет и костный мозг, поскольку большинство предлагаемых меток откладывается преимущественно в скелете.

Очень важен подход при сравнительном действии источников ионизирующих излучений. Сравнивать действие на организм разных по физическим свойствам нуклидов можно лишь при равных поглощенных тканью дозах излучения. Вместе с тем сравнение патологического эффекта радионуклидов при равной поглощенной дозе также не лишено некоторых недостатков. Но, несмотря на это, сравнение действия на ткани разных нуклидов при равной поглощенной дозе является единственно правильным путем сопоставления их свойств [142] и является в настоящее время общепринятым.

Среди всего спектра радионуклидных меток, предлагаемых разными авторами для мечения (см. табл. 8), наибольшую радиационную опасность представляют β-излучатели (α-источники не применяются). Среди них ^{90}Sr – нуклид наиболее радиотоксичный, и поэтому он является модельным во многих радиобиологических исследованиях по выявлению радиационных повреждений и оценке предельно допустимых уровней. Забегая вперед, отметим, что в экспериментах по мечению животных (см. гл. 4) мы брали стронций так же, как модельный, показав его применимость в экологических условиях, хотя можно с успехом использовать его аналоги ^{85}Sr и ^{89}Sr, более щадящие, т.е. с менее жестким типом излучения и более коротким периодом полураспада.

Действие внутреннего облучения на скелет и костный мозг

Вопросы биологического действия инкорпорированных радионуклидов довольно полно отражены в монографиях и отдельных публикациях [69, 71, 72, 115, 117, 161, 178, 185–187, 268, 285, 324–329], где представлены материалы по радиотоксичности нуклидов при хроническом их поступлении. Гораздо меньше работ по однократному введению излучателей в организм, что чаще всего применяется при мечении.

Оценка степени токсичности радионуклидов по величинам эффективных доз (полулетальных), выраженных в беккерелях, обычно применяемая в экспериментах, может привести к ошибочным заключениям в отношении действительной токсичности того или иного нуклида [181]. Это может произойти от того, что данный способ оценки токсичности доз не учитывает, что биологический эффект определяется не числом распадов, а величиной дозы, создаваемой излучателем в тканях животного, которая зависит не только от энергии частиц, но и от периода полураспада и длительности пребывания изотопа в организме. Так, при выражении данных в Бк/г массы тела (1 мкКи равно 37 кБк, табл. 5) α-излучатель ^{210}Po примерно в 30 000 раз токсичнее трития, $ЛД_{50/30}$ для которых равны 1,11 кБк/г, в то время как ионизационные (поглощенные) дозы при поражении этими излучателями оказываются примерно одинаковыми. Например, $ЛД_{50/30}$ для ^{239}Pu и ^{147}Pm равны соответственно 1,85 и

Таблица 5

Ионизионные дозы (в крад/г), возникающие в органах животного к 30-му дню после введения эквиэффективных доз ($ЛД_{50/30}$) излучателей [183]

Нуклид	$ЛД_{50/30}$, мкКи/г	Скелет	Печень	Почки	Селезенка	Костный мозг	Прочие органы	Средняя доза
^{137}Cs	21,0	2,3	2,9	4,0	2,3	2,3	5,5	3,8
^{89}Sr	4,5	45,4	–	–	–	–	–	4,5
^{90}Sr	1,5	34,0	0,08	–	–	–	–	3,4
^{140}Ba	2,0	20,0	2,1	–	–	–	–	2,3
^{90}Y	7,0	13,5	0,75	3,7	–	–	–	1,9
^{91}Y	3,7	15,4	1,0	3,0	–	–	–	1,8
^{144}Ce	3,4	22,8	8,6	8,9	–	–	–	4,4
^{140}La	14,5	3,3	18,5	–	–	–	–	1,3
^{95}Zr	7,4	13,1	2,1	–	–	–	1,8	2,6
^{95}Nb	8,4	1,7	1,3	2,0	2,3	1,3	–	0,9
^{147}Pm	7,0	2,3	3,5	–				0,6
^{106}Ru	3,7	4,6	7,2	24,3	16,0	3,9	–	2,7
^{239}Pu	0,05	3,9	0,4	0,21	–	–	–	0,6
^{210}Po	0,03		0,3	1,3	3,0	0,76	–	–
^{3}H	1000,0	0,84	–	–	–	–	0,84	0,84

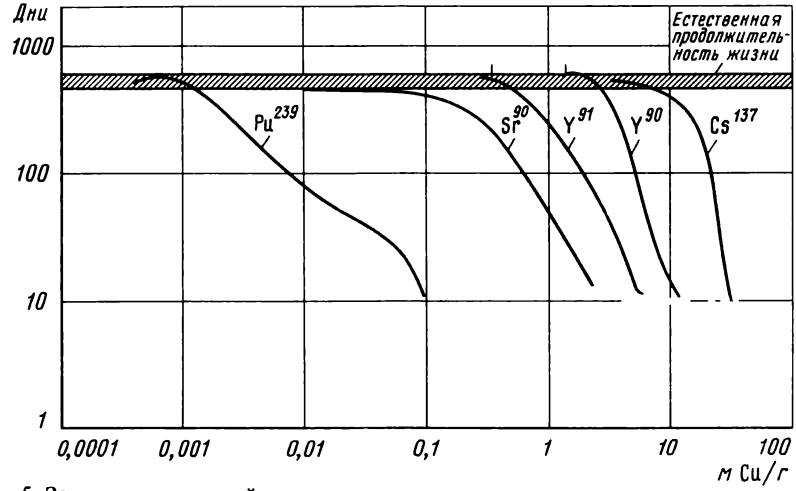


Рис. 5. Зависимость средней продолжительности жизни крыс от количества введенного радиоактивного изотопа. Кривые время – эффект [183]. Рисунок упрощен

259 кБк/г, а ионизационные дозы в скелете, создаваемые этими излучателями, почти одинаковые – 39 и 23 Гр соответственно. В таблице даны поглощенные дозы для различных радионуклидов (в том числе для меток), которые нам будут необходимы в дальнейшем для сравнения с дозами, получаемыми животными при мечении.

Другими словами, при оценке биологического действия радиометок для различных радионуклидов эквивалентные дозы по характеру воздействия разные; равные же дозы различных нуклидов образуют разные поглощенные дозы в тканях, т.е. степень радиотоксичности нуклидов зависит от вводимой дозы, типа излучения, а также от характера распределения в организме.

При поражении большими дозами остеотропных нуклидов наблюдается резкое увеличение селезенки, подавление костно-мозгового миелоидного кроветворения, преимущественное возникновение опухолей костей и кроветворной ткани [186, 187, 285]. Среди них в этих условиях наибольшее влияние на скелет оказывают ^{90}Sr и ^{144}Ce. Близок к ним по действию ^{91}Y, однако его эффект менее продолжителен. Еще более слабые изменения с последующей нормализацией костной структуры вызывают ^{89}Sr и ^{140}Ba. Весьма слабые изменения скелета – ^{95}Zr [142].

Наряду с характером распределения существенное влияние на величину поглощенной дозы оказывает количество полученной животным метки. На рис. 5 приведена зависимость средней продолжительности жизни крыс от количества введенного радионуклида. Из рисунка видно, что минимально вводимая однократная доза, которая не снижает продолжительности жизни для крыс, для ^{90}Sr равна 3,7 МБк/г массы тела, для ^{91}Y и ^{89}Sr величина порядка 14,8–18,5 МБк/г. Экстраполяция этих данных на мелких млекопитающих массой 20–50 г означает (без учета их сравнительной радиочувствительности), что уменьшение продолжительности жиз-

ни должно наблюдаться при дозе не менее 74 МБк на животное по ^{90}Sr. На данном рисунке не приведены кривые "время–эффект" для радионуклидов, наиболее употребительных в качестве меток для животных. Это и понятно, так как, учитывая вышеперечисленные факторы (тип излучения, период полураспада и длительность пребывания, характер распределения в организме) для излучателей, которые снижают продолжительность жизни, вводимая доза для этих меток должна быть гораздо выше, чем для ^{90}Sr.

Поражающее действие радионуклидов зависит от путей поступления в организм, а точнее от того, какое количество метки останется в организме и какова поглощенная доза. Так, В.Л. Шведов показал, что относительная биологическая эффективность ^{90}Sr равна 1,0 при внутривенном и внутрибрюшинном введении, 0,9 при подкожном и 0,28 при пероральном введении [326]. Объясняется это барьерной функцией желудочно-кишечного тракта как по отношению к стронцию, так и по отношению к ^{90}Y-дочернему продукту, который в ЖКТ практически не всасывается, тогда как при других путях поступления радиостронция доза в критическом органе формируется за счет обоих нуклидов. С другой стороны, расчет тканевых доз, соответствующих $ЛД_{50/30}$, не выявил различий в дозовых нагрузках в зависимости от путей введения в организм стронция. Так, поглощенная доза в скелете за 30 дней, которая приводит к гибели 50% животных, составляет 25–26 Гр. Следует отметить, что это справедливо лишь для крыс, в скелете которых поглощение β-частиц приближается к 50%. Для более мелких животных, в частности лабораторных мышей, в скелете которых поглощается 25% энергии, чтобы получить аналогичный полулетальный эффект, необходимо ввести в организм ^{90}Sr – в два раза больше, причем чувствительность генетически различных мышей различна и колеблется от 250 до 440 кБк/г; кроме того, самки мышей обладают несколько повышенной чувствительностью [324].

Анализ вышеприведенных данных показывает, что радиобиологический эффект целиком зависит от поглощенной дозы. Рассмотрим это на конкретных примерах. Так, в работе И.А. Сарапульцева с соавт. [310] расчет мощностей и поглощенных доз был приведен для девяти групп животных, получавших разное количество нуклида (от 0,00185 до 185 КБк на животное, рис. 6). Как видно из рисунка, при ежедневном пероральном поступлении ^{90}Sr активностью 18,5 кБк, к 30-му дню поглощенная доза составляет 1 Гр (забегая вперед, отметим, что мы вводим полевкам однократно ^{90}Sr в зависимости от способа мечения в количестве 9,25–37 кБк на животное). Если учесть разницу в размерах костей, то мышам для этого необходимо ввести в организм в два раза больше ^{90}Sr, чем крысам. Что же касается мечения более крупных животных, у которых размеры костей существенно превышают пробег β-частиц ^{90}Sr, то для них количество вводимого нуклида, соответствующего подобному эффекту, в два раза меньше, чем для крыс [324].

При ежедневном хроническом алиментарном поступлении ^{90}Sr крысам Т.Н. Тужилкова с соавт. [225] установили, что минимальная концентрация нуклида, которая способствовала развитию сосудистых, воспалительных, дистрофических, новообразовательных процессов и снижала

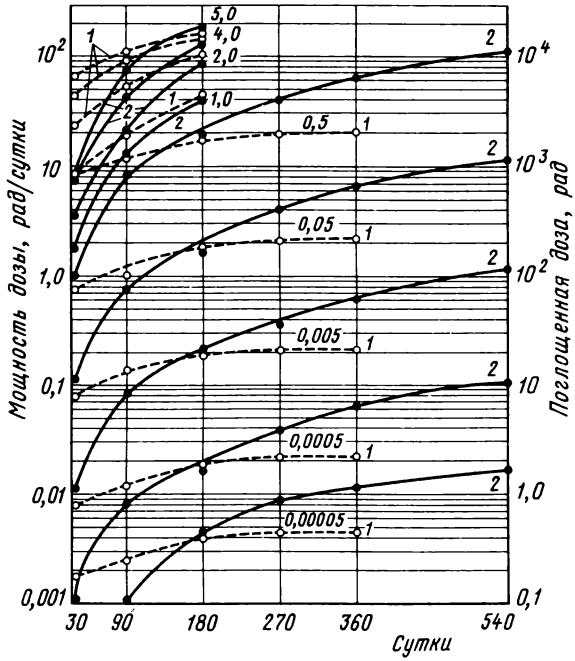


Рис. 6. **Величины мощности** (*1*) и поглощенных доз (*2*) в скелете крыс [310]

продолжительность жизни животного, составляла 18,5 кБк. Другими словами, начальные изменения остеогенеза проявляются у крыс при накоплении в скелете поглощенной дозы не менее 20 Гр. Максимальная величина поглощенной дозы, которая еще не сопровождается снижением количества ядросодержащих клеток в костном мозге, соответствует 10 Гр; минимальные величины бластомогенных доз соответствуют 40 Гр, максимальные — 160 Гр. Продолжительность жизни животных при хроническом поступлении начинает снижаться при поглощенных дозах выше 40 Гр.

Сравнительный анализ результатов исследований по канцерогенному действию инкорпорированных радионуклидов на разных видах животных обстоятельно представлен в монографиях Ю.И. Москалева и В.Н. Стрельцовой [186, 187, 285]. Рассмотрим интересующие нас вопросы.

Средняя оптимальная лейкомогенная доза при поражении остео-гепатотропными β-излучателями лежит в пределах 6—70 Гр в костной ткани или 3,6—41,5 Гр в костном мозге. При инкорпорации ^{90}Sr увеличение частоты лейкемии у крыс контрольной группы с 1,5 до 6,1% в подопытной обнаружено при кумулятивной дозе в костном мозге, равной 3,6 Гр. Маловероятно развитие лейкозов при поступлении в организм радионуклидов, избирательного накапливающихся в щитовидной железе (^{131}I, ^{125}I и др.) или плохо резорбирующихся из желудочно-кишечного тракта при поступлении их в организм через рот.

У миниатюрных свиней при хроническом поступлении с пищей ^{90}Sr увеличивается частота лимфом и миелоидных лейкемий. Наибольшую

частоту опухолей наблюдали при поступлении стронция в количестве от 114,8 МКб/сут, вызывающем гибель животных от аплазии костного мозга, до 37 кБк/сут – наименьшая доза из введенных количеств радионуклида. Даже при наименьшей дозе частота миело-пролиферативных нарушений возрастала, особенно у потомков животных, родители которых в течение нескольких поколений получали ^{90}Sr.

Вследствие неравномерного облучения костного мозга при инкорпорации остеотропных радионуклидов требуются относительно высокие дозы. У собак ^{90}Sr вызывает миелойдную лейкемию при кумулятивной дозе в костях 8–70 Гр, у свиней – 120–200 Гр. У собак средняя доза в костном мозге составляет примерно 25% дозы в костной ткани или 2–17,5 Гр. При низкой тканевой дозе (3,2–20 Гр), аккумулируемой костной тканью за время жизни крыс, при инъекции 18,5–1850 Бк/г массы ^{90}Sr у 318 животных обнаружена всего одна остеосаркома и 11 лейкемий, частота которых оказалась выше ожидаемой на пять случаев. Эти данные четко показывают, что при поступлении в организм ^{90}Sr в малых количествах, создающих в костной ткани крыс за время жизни дозу 3,2–25 Гр, на первый план выступает лейкомогенное действие. Это характерно не только для мелких лабораторных животных, но и для собак и свиней.

Минимальная остеосаркомогенная доза для мышей, крыс, кроликов, обезьян, собак и свиней при инъекции ^{90}Sr, по данным Мейса и Ллойда (цит. по [187]), составила 33, 35, 57, 25, 39, 63 Гр соответственно. В эксперименте на беспородных собаках наблюдалось развитие остеосарком у одной из 15 собак, получавших в течение нескольких лет ^{90}Sr в количестве 7,4 кБк/кг при кумулятивной дозе 9 Гр. При инкорпорации 21,2 кБк/кг этого радионуклида, создающего в костной ткани собак дозу 50 Гр, продолжительность жизни подопытных животных не отличалась от продолжительности жизни контрольных.

При однократном внутрибрюшинном введении крысам ^{90}Sr (аналогичен способ мечения мелких млекопитающих, гл. 3) в максимально неэффективном по критерию продолжительности жизни количестве (925 кБк/кг), создающем в костной ткани дозу излучения примерно 22,5 Гр, остеосаркомы не возникают [354] (цит. по [187]). Обнаружена одна крыса с остеосаркомой среди 83, проживших 200 суток после внутрибрюшинного введения 185 кБк/кг радионуклида. Остеосаркомы отсутствовали у крыс, получавших дозу в 2,4 и 8 раз бóльших количествах, создающих в костной ткани к моменту гибели 50% крыс дозу излучения, равную соответственно 9, 22,5 и 42,5 Гр.

По данным В.Л. Шведова, при хроническом в течение всей жизни введении стронция остеосаркомы отсутствовали при кумулятивной дозе, равной 11,3 Гр. При этой дозе продолжительность жизни крыс не сокращалась. При дозе 50 Гр остеосаркомы были обнаружены у 26% крыс. На основании изложенного выше правомерно считать, что минимальная остео-саркомогенная доза при инкорпорации β-излучателей в среднем составляет 10 Гр, с колебаниями от 3,8 до 13 Гр [327].

Морфологические и цитологические изменения клеток периферической крови и костного мозга у мышей изучали при ежедневном поступлении с кормом от 0,013 до 13 кБк ^{90}Sr на мышь. Определяли количество гемоглобина, лейкоцитарную формулу и показатель лейкоцитоза, а также

изучали морфологию клеток красной и белой крови. Достоверные изменения показателей периферической крови наблюдали у животных при поступлении 1,3 кБк ^{90}Sr после шести месяцев ежедневного поступления, причем они характеризовались угнетением гемопоэза. Изменения показателей периферической крови и хромосомные нарушения в клетках носили волнообразный характер: периоды угнетения реактивности сменялись временной нормализацией и иногда активацией. И только в отдаленные сроки после 12 мес. наблюдали глубокие патологические изменения при дозе 0,13 кБк и выше: склеивание хроматина в комочки, распад клеток и появление двухъядерных элементов [224].

Биохимические сдвиги в организме при действии тех же самых доз [56] могут быть в известной мере компенсированы и поэтому не могут служить тонким показателем воздействия ионизирующей радиации на организм. В этом отношении функции естественных защитных реакций организма более тонкие и действенные.

Аналогичные результаты были получены Семеновой В.П. [273] при изучении морфологических изменений в костной ткани. Опухоли возникают только у животных, получивших ^{90}Sr в количестве 3,7 кБк/сут в 26% случаях через 11–12 мес. (поглощенная доза 70 Гр и более), до 40% случаев – при дозе 37 кБк/сут (120 Гр), и в дальнейшем наблюдалось снижение количества опухолей, но увеличение смертности крыс при дозе 270 Гр. Следует учесть, что в диапазоне низких доз опухоли не успевают проявиться, так как время их развития существенно превышает уровень жизни животного [187, 285, 327]. При снижении величины поглощенной дозы до малых доз интересные результаты получены авторами [340] при воздействии ^{90}Sr на костную ткань растущего организма. Поросятам ежедневно с момента рождения давали его в течение трех месяцев в количестве 37 и 370 кБк/кг, овцам – в количестве 74 кБк/кг массы тела в течение двух лет. Показано, что у животных при мощности поглощенной дозы в скелете 0,08 Гр/сут имелись признаки стимулирующего действия, проявившиеся в активации костеобразовательного процесса. При мощности дозы более 0,08 Гр/сут имели место процессы, характерные для угнетения костеобразования, но не резко выраженные (поглощенная доза в скелете достигала 130 Гр).

Обратимся к материалам, отражающим количественные и качественные изменения состава клеточных элементов в периферической крови и костном мозге. ^{90}Sr вводили крысам ежедневно с кормом в количестве от 37 до 148 кБк на животное [9, 10]. Показано, что в период, когда поглощенная доза в скелете крыс не превышала 1,5–8 Гр, число клеток в суспензии бедренной кости было постоянным и варьировало в диапазоне контроля, и только начиная с поглощенной дозы в 10 Гр отмечали прогрессирующее уменьшение общего числа клеток костного мозга. Обеднение клеточными элементами происходило в основном в результате численного снижения клеток миелоидной группы и уменьшалось до 30% при дозе 270 Гр. Развитие лейкопении наблюдали при дозе 10 Гр. Динамика изменения эритробластического ростка в зависимости от поглощенной дозы показана в табл. 6.

В начальные сроки, когда доза в критическом органе достигала 3 Гр (условия введения нуклида, как в предыдущем опыте), в эритробласти-

Таблица 6

Динамика изменения эритробластического ростка в зависимости от поглощенной дозы [10]

Поглощенная доза, крад	Эритроциты, 10^6	Ретикулоциты, %	Число клеток эритробластической группы костного мозга, 10^6		
			общее число	полихроматофильных	оксифильных
Контроль	7,5	24,0	28,5	17,6	4,4
0,3	9,6	28,0	35,6	20,4	7,4
1,5	6,4	46,4	21,45	13,2	2,82
15	8,0	48,1	10,16	3,4	1,2
27	5,2	20,2	5,77	3,25	1,56

ческом ростке происходили небольшие сдвиги в сторону увеличения общего числа клеток. Однако в последующие сроки исследования с увеличением поглощенной дозы резко уменьшилось общее число клеток эритройдного ряда в результате снижения полихроматофильных и оксифильных нормобластов. В то же время количество эритроцитов в периферической крови существенно не изменилось и только при повышении дозы до 270 Гр снижался их численный состав. Число ретикулоцитов в течение всего периода исследования (240 сут) оставалось постоянным, за исключением увеличения их вдвое при дозе 15 и 150 Гр. Сопоставляя полученные данные, автор предполагает, что поглощенная доза 3 Гр в какой-то степени возбуждает кроветворение костного мозга [9].

Подведем предварительный итог действию внутреннего облучения на скелет и костный мозг, так как сравнительная характеристика действия применяемых отечественными и зарубежными коллегами радиометок будет дана ниже. Здесь же отметим, что при анализе последствий воздействия радионуклидов на организм следует как учитывать опасности поглощенной энергии в организме, так и иметь в виду, что один и тот же радионуклид в зависимости от физико-химического состояния вводимого соединения или пути поступления может обладать различным характером распределения в организме. При накоплении малого количества радионуклидов, создающих избирательное действие и длительное облучение различных органов и тканей, наблюдается отсутствие сокращения продолжительности жизни животных. После введения наиболее токсичных остео-гепатотропных β-излучателей (^{90}Sr, ^{144}Ce) этот эффект обнаруживается при кумулятивных дозах приблизительно 10 Гр. Отсутствие влияния ионизирующего излучения на продолжительность жизни не исключает возможности развития доброкачественных и злокачественных опухолей. Так, при инкорпорации этих же излучателей и создающих в костной ткани дозу излучения 11–30 Гр остеосаркомы у крыс, как правило, не возникают или наблюдаются у единичных животных [186, 187, 285]. Минимальная концентрация нуклида, которая способствовала развитию сосудистых, воспалительных, дистрофических, новообразовательных процессов и снижала продолжительность жизни животных, составляла 18,5 кБк при хроническом ежедневном поступлении ^{90}Sr. Другими словами, начальные изменения остеогенеза

проявляются у крыс при накоплении в скелете поглощенной дозы не менее 20 Гр. Максимальная величина тканевой дозы, которая еще не сопровождается снижением количества ядосодержащих клеток в костном мозге, соответствует 10 Гр; минимальные величины бластомогенных доз соответствуют 40 Гр, максимальные – 160 Гр. Продолжительность жизни животных при хроническом поступлении начинает снижаться при поглощенных дозах выше 40 Гр [225].

Действие внутреннего облучения на гонады и плод, генетические эффекты

Многочисленные данные по внешнему облучению организма показывают особую чувствительность половых желез, эмбриона и плода, а также возникающие генетические эффекты в потомстве. Оценку действия внутреннего облучения мы обсуждаем также с точки зрения поглощенной дозы, а там, где она авторами не указана, – по вводимому в организм количеству нуклида. Причем мы приводим только материалы непосредственно или близко относящиеся к радионуклидному составу применяемых меток.

Репродуктивную способность крыс в зависимости от интенсивности и длительности облучения исследовал П.В. Голощапов [55]. Показателями репродуктивной способности являлись: количество рожающих самок, сроки между рождениями очередных пометов, число детенышей в помете при рождении и отсадке от родителей через 30 дней, соотношение полов в помете, динамика физиологических показателей развития крысят в течение первого месяца. Влияние тяжести радиационного поражения и исходного состояния родителей изучали на крысах двух серий, первые из которых подвергнуты одиночному общему облучению в дозах 2, 4, 6 и 8 Гр, а животным второй группы однократно внутрибрюшинно вводили ^{90}Sr в количествах 14,8; 29,6; 59,2 кБк. Роль величины поглощенной дозы и действие облучения не только на родителей, но и на различные периоды развития плода исследовали на крысах третьей серии, подвергавшихся круглосуточному облучению с мощностью дозы 0,007 и 0,135 Гр/сут. Непосредственное облучение половых желез осуществляли подшиванием микрооблучателей с этим же нуклидом у самок на брыжейку обоих яичников, у самцов – на перегородку мошонки (мощность дозы на гонады составляла 0,005–0,4 Гр/сут).

Результаты исследований свидетельствуют о том, что при однократном внешнем облучении и поступлении стронция репродуктивная способность крыс сохраняется при величинах доз, близких тем, которые вызывают гибель 50% животных в течение 30 сут (поглощенная доза на скелет 25–26 Гр), но уменьшается количество рожающих самок: если у интактных крыс число бесплодных самок уменьшается наполовину к 6–7-му пометам, то при облучении в дозе 4 Гр подобный эффект наблюдается при рождении 3-го помета. К этому же времени снижается до 40% средняя численность помета. Самки, постоянно облучающиеся с мощностью дозы 0,007 Гр/сут, способны к зачатию, развитию и рождению потомства столь же успешно, как и интактные крысы. Ни в одном из шести пометов среднее количество рожденных детенышей не отличалось от такового в контроле. Но при увеличении мощности дозы вдвое получено всего три

помета, причем к рождению последнего помета бесплодные крысы составили 90%. При хроническом внешнем облучении в первую очередь страдают мужские особи при поглощенной дозе порядка 12 Гр, а самки сохраняют репродуктивную способность по достижении дозы 20 Гр. Локальное облучение половых желез было менее эффективным: получено шесть жизнеспособных пометов и не отмечено увеличения патологии даже при хроническом воздействии на гонады с мощностью дозы 0,4 Гр/сут [55].

В.Л. Шведов и В.С. Корытный [328] проследили влияние хронического поступления ^{90}Sr в дозах от 0,013 до 13 кБк на воспроизводительную способность мышей. Под наблюдением было потомство 1–6 пометов от самок и самцов, получавших за месяц до попарного ссаживания радионуклид, а также первое поколение от 1–3 пометов. Детеныши пометов после их отсадки (через 30 дней) получали нуклид в таком же количестве, как и их родители. Учитывали показатели размножения (деловую плодовитость при рождении), жизнеспособность подсосного молодняка, вес, соотношение полов. Выраженных аномалий развития мышат во всех подопытных группах не наблюдалось. Вес тела мышат при их отсадке от родителей не отставал от веса детенышей в контрольной группе. Но при систематическом в течение всей жизни поступлении в организм малых количеств ^{90}Sr он оказывает существенное влияние на потомство мышей: темпы размножения от первых до шестых родов снижаются прямо пропорционально ежедневно вводимому количеству нуклида. Выраженное снижение жизнеспособности подсосного молодняка и уменьшение численности пометов, а также нарушение нормального соотношения полов наблюдали при дозах выше 1,35 кБк.

Сравнительную оценку состояния сперматогенеза и пренатального развития потомства от самцов, подвергнутых воздействию инкорпорированного ^{90}Sr, трития, а также возможность модифицирующего влияния факторов нерадиационной природы – стабильного свинца и этилового спирта – проводила О.Ю. Кудрицкая на белых мышах [114]. Так, тритий, введенный однократно внутрибрюшинно, обладал выраженным угнетающим действием на функцию воспроизводства самцов при дозах 0,5–4,0 Гр. ^{90}Sr при хроническом ежедневном поступлении по 0,01–1,1 кБк/г массы тела также индуцировал ряд нарушений генеративной функции самцов мышей, зависящих от длительности воздействия и(или) от влияния других факторов нерадиационной природы.

Интересные данные получены на морских свинках. При фракционированном облучении малыми дозами по 0,02 Гр в неделю с возраста в один месяц до старости оказалось, что вес тела на всем протяжении жизни у подопытных свинок был выше, чем у контрольных [5], а уровень экскреции кетостероидов изменялся волнообразно: ко времени накопления дозы в 0,5 Гр он был ниже контрольного, к дозе в 1 Гр превысил контрольный уровень и далее (2–2,5 Гр) сохранялся более высоким. У облучавшихся морских свинок повысилась плодовитость – они принесли в среднем по 3,5 детеныша на самку вместо 1,7. Отчасти аналогичная картина получена на крысах. Результаты экспериментов продемонстрировали различия в реакциях организма на длительное облучение в разных дозах: 0,02 Гр в неделю – оказывали стимулирующее действие; 0,05 и более Гр в неделю – угнетающее.

Исследование функционального состояния половых желез у собак при хроническом поступлении ^{90}Sr, который вводили с пищей ежедневно из расчета 7,4; 0,74 и 0,074 кБк/кг массы в течение 3–3,5 лет показало [91], что изменение функции сперматогенеза носит фазный характер при поглощенной дозе в несколько сантигрей. И при повышении тканевой дозы до 5–8 Гр у подопытных животных развивалось угнетение сперматогенной функции, проявляющееся в значительном снижении количества сперматозоидов, уменьшении объема эякулята, снижении активности и резистентности сперматозоидов и увеличении процента атипичных спермиев. Только хроническое, длительное введение стронция дозой 7,4 кБк/кг массы, создающее поглощенную дозу в скелете родителей до 0,5 Гр/год, приводит к нарушению развития и понижению жизнеспособности их потомства, происходят глубокие нарушения в организме потомков поздних пометов, рожденных после прекращения поступления нуклида в организм родителей [91].

Относительная генетическая радиочувствительность половых клеток разного возраста в условиях внутреннего облучения ^{45}Ca показана В.А. Ветух [49]. В работе приведены экспериментальные материалы о частоте доминантных летальных мутаций в половых клетках при однократном внутрижелудочковом введении нуклида крысам-самцам по 207 кБк/г массы, поглощенная доза в гонадах от которого в первые сутки была порядка 0,01 Гр. Показано, что ^{45}Ca индуцировал доминантные летальные мутации лишь в сперматидах, сперматоцитах и сперматогониях типа "В". Общая и постимплантационная частота их составила соответственно в сперматидах 9,8 и 3,5%, а в сперматоцитах и сперматогониях типа "В" – 11,4 и 5,2%. Отсутствие достоверного повышения по сравнению с контролем и гибели эмбрионов в пометах, полученных при оплодотворении интактных самок спермиями, развившимися из облученных стволовых клеток, позволяет предположить, что продолжительность реализации этих генетических нарушений от 207 кБк/г массы крыс ^{45}Ca ограничивается одним циклом сперматогенеза. Напомним, что при мечении полевок мы используем однократную дозу порядка 111–185 кБк ^{45}Ca на зверька.

В работе А.П. Ермолаевой-Маковской с соавт. [69] с целью изучения зависимости доза–эффект при хроническом внутреннем облучении, продолжающемся в течение всей жизни у трех последовательных поколений мышей, радионуклиды ^{137}Cs и ^{90}Sr на фоне постоянного повышенного поступления ^{210}Po вводили ежедневно с пищей. Через 3 мес., когда эффективные эквивалентные дозы составили у животных разных групп 0,001; 0,0013; 0,0017; 0,01; 0,1; 1,1 и 11 Зв, животные были спарены. Процент фертильных самок, средняя численность пометов, выживаемость и внутриутробная гибель потомков (от родителей) и двух последовательных поколений в дозах 0,001–0,1 Зв достоверно не отличалась от контрольных. Доза в 1,1 Зв достоверно увеличивала внутриутробную гибель и смертность потомства первого поколения в раннем постнатальном периоде на 35%. Доза в 11 Зв почти полностью нарушала функцию воспроизводства: только 2% самок, взятых в эксперимент, оказались фертильными с плодовитостью в 2,5 раза меньшей, чем в контроле.

Н.Л. Мутовкина [188] отмечала большее или меньшее снижение канальцев, содержащих различные герминативные клетки. Так, через первые три

месяца количество сперматогониев у белых крыс несколько снижалось, но в то же время у группы животных, получавших по 18,5 кБк/сут, наблюдали некоторое увеличение по сравнению с контролем (80 ± 4,2 и 87 ± ± 2,5%). Хотя снижение сперматоцитов и сперматид и носило волнообразный характер, оно зависело от количества вводимого ^{90}Sr и было четко выражено при вводимой дозе 185 кБк/сут и поглощенной дозе 73,5 Гр на скелет, при этой же дозе наблюдалось уменьшение числа сперматозоидов в 4,1 раза. К шести месяцам наблюдалась тенденция к восстановлению сперматогенеза, однако в поздние сроки (9 и 12 мес.) картина повторилась.

При действии ионизирующей реакции на плод по данным авторов [161, 172], полученным в опытах на крысах с однократным введением различных количеств ^{3}H, ^{131}I, ^{241}Am, ^{90}Sr в разные сроки беременности, показано, что полулетальная доза для ^{3}H составляет для 4-суточных плодов 3,7 кБк/г массы тела, 9-суточных – 370 кБк и 17-суточных – 3,7 МБк (по накопленным дозам в плоде она равна 1, 4, 10 Гр соответственно срокам развития). Полулетальная доза для америция для односуточных плодов составляет 1,11 кБк, а для 14- и 19-суточных 3,7 и 14,8 кБк, по накопленным дозам – 1, 8, 10 Гр соответственно. Полулетальная доза для стронция для 4-суточных плодов составляет 14,8 кБк, для 15–19-суточных – 29,6 кБк/г массы, по накопленным дозам в плоде она равна 3,5 и 10 сГр соответственно, т.е. в пересчете на 200 г крысу полулетальная доза для наиболее чувствительных 4-суточных плодов равна 2960 кБк, нами же при пренатальном мечении используется на полевках доза не более 37 кБк ^{90}Sr, что почти на два порядка меньше. С другой стороны, данные работ этих же авторов [162] (введение нуклида аналогичное) по характеристике потомства трех поколений по спонтанным отклонениям у крыс предельного возраста и по материалам патоморфологической характеристики поколений от производителей, подвергшихся воздействию ^{90}Sr, не дают оснований для отрицательных выводов.

М.Д. Померанцева с соавт. [52] приводит материал по генетическим эффектам у лабораторных мышей при однократном введении ^{14}C-глюкозы из расчета 540 кБк на 1 г массы тела (I группа), 1,24 МБк (II группа) и 2,5 МБк (III группа). Среднетканевая доза в гонадах к моменту забоя самцов (через 3 мес. после введения) составляла 0,22; 0,5 и 1,01 Гр соответственно. Радиационный эффект определяли по доимплантационным потерям (отношение разницы между количеством желтых тел и мест имплантации к числу желтых тел), по постимплантационной и общей смертности эмбрионов, а также по частоте возникновения доминантных летальных мутаций (ДЛМ) в постсперматогониальных клетках, реципрокным транслокациям (РТ) в сперматогониях и аномальным головкам спермиев (АГС). Изучение эмбриональной смертности показало, что при воздействии на постмейотические клетки в пометах животных всех трех групп наблюдали повышение смертности эмбрионов. При воздействии ^{14}C на постмейотические клетки наблюдали четко выраженное линейное увеличение числа случаев ДЛМ по мере повышения поглощенной дозы. Процент индуцированных ДЛМ составил 0,7; 6,8 и 17,8 в I, II и III группах соответственно. При воздействии на премейотические клетки увеличение гибели эмбрионов наблюдали только у животных II и III групп, как правило, за счет увеличения доимплантационных потерь. Постимплантационная

смертность в этих группах не отличалась от контрольной. В стволовых сперматогониях введение ^{14}С-глюкозы не индуцировано ДЛМ. Изучение влияния ^{14}С на плодовитость самцов показало, что введение радионуклида в максимальной дозе приводило к снижению процента эффективных скрещиваний в случае воздействия на постмейотические и особенно премейотических клетки; процент эффективных скрещиваний у всех трех групп не отличался от контрольного при воздействии радионуклида на стадии сперматогониев. По встречаемости АГС в этот срок также не было обнаружено существенных различий с контролем.

Приведенные выше данные указывают, что радиационные эффекты у животных наблюдаются при введении им больших количеств радионуклидов или нуклидов, свободно проникающих через гематотестикулярный барьер (например, ^{14}С-глюкоза). Следует отметить, что биологическое действие радиометок: ^{24}Na, ^{32}P, ^{35}S, ^{45}Ca, ^{54}Mn, ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{65}Zn, ^{85,89}Sr и др., обладающих меньшей линейной потерей энергии по сравнению со ^{90}Sr, по данным комплексных физиологических, биохимических, гематологических, иммунологических и цитологических исследований (материалы представлены многочисленными авторами в сборниках работ или отдельных монографиях [5, 29, 71, 72, 161–168, 171, 206, 223, 268, 387, 430], свидетельствуют, что радиационные повреждения в критических органах возникают при дозах, значительно превосходящих (на 2–3 и более порядков), чем применяемые дозы радионуклидов при мечении млекопитающих.

Подводя итог, следует добавить, что большинство вводимых доз радионуклидов, которые вызывают генетические эффекты и радиационные повреждения в гонадах, эмбрионе и у плода, гораздо выше вводимых доз при мечении. Так, репродуктивная способность крыс сохраняется при величинах доз, близких к $ЛД_{50/30}$, и уменьшение количества рожающих самок наблюдается при тканевой дозе 4 Гр. При хроническом облучении в первую очередь страдают самцы при дозе 12 Гр, а самки сохраняют репродуктивную способность по достижении дозы 20 Гр. При хроническом ежедневном поступлении ^{90}Sr дозой до 1,3 кБк родителям и потомству 1 6 пометов, а также первому поколению от 1–3 пометов выраженных аномалий развития мышат во всех подопытных группах не наблюдалось. Изменение функции сперматогенеза носило волнообразный характер при поглощенной дозе в несколько сГр на гонады и было четко выражено при дозе 185 кБк/сут и поглощенной дозе 73,5 Гр на скелет. Результаты работ на морских свинках и крысах показали различия в реакциях организма животных на длительное облучение в разных дозах: 0,02 Гр в неделю оказывало стимулирующее действие, 0,05 и более грей в неделю – угнетающее. Генетические изменения в половых клетках разного возраста наблюдаются лишь при введении дозы в 207 кБк/г массы крысам-самцам, и то она индуцировала в незначительной степени доминантные летальные мутации лишь в сперматидах, сперматоцитах и сперматогониях типа "В". Отсутствие достоверного повышения гибели эмбрионов в пометах позволило автору [49] предположить, что продолжительность реализации этих генетических нарушений от данной дозы ограничивается лишь одним циклом сперматогенеза.

Оценка биологического действия радиометок на организм диких грызунов

В предыдущих главах мы остановились на радиобиологическом действии меток на организм лабораторных животных – объектах, которые являются наиболее радиочувствительными и своего рода модельными при установлении предельно допустимых норм. Специальных исследований по биологическому действию радионуклидов на организм диких животных практически нет, а имеющиеся данные отрывочны.

Как известно, при мечении животных инертными жесткими γ-излучателями употребляются наибольшие дозы радиоактивности по сравнению с физиологическими методами мечения. В этом плане представляет интерес работа, посвященная сравнительному исследованию поведения меченых и немеченых мелких грызунов в лабораторных условиях (Microtus ochrogaster и Baiomys taylori). Авторами показано, что при имплантации ^{60}Co активностью 2,0 МБк существенных различий в поведении не обнаружено [349]. В другой работе [360] прослеживали образование злокачественных опухолей у трех оленьих мышей (Peromyscus maniculatus) при подкожной имплантации ^{60}Co в межлопаточную область. Через 10 месяцев после имплантации у одной из мышей в месте введения проволоки развилась опухоль (введенная доза сравнительно большая – 2 р/сут). У другой мыши, погибшей через 15 месяцев, опухоли не было, но у нее в этом месте произошло осветление меха. У третьей мыши (контактная доза около 15,7 р/сут) опухоль образовалась через 20 месяцев с момента имплантации. Следовательно, хотя у нас нет данных о возможной частоте и типах опухолей у стареющих оленьих хомячков, но ввиду того, что у меченых животных наблюдались гематологические нарушения, мы советуем быть осторожными при интерпретации данных наблюдений за животными с радиоактивной меткой в течение длительного времени.

Сравнительному анализу устойчивости диких грызунов при введении физиологически активных меток при подкожном введении проволоки с ^{60}Co посвящены работы В.В. Хоробрых и В.Ю. Литвина с соавт. [210, 302]. Устойчивость диких грызунов к инкорпорированным радионуклидам ^{32}P, ^{54}Mn, ^{55}Fe, ^{58}Co и ^{60}Co испытывали на полевках-экономках; металлический ^{60}Co – на пяти видах диких грызунов: обский лемминг, копытный лемминг, полевка-экономка, полевка Миддендорфа, красная полевка; сочетанное воздействие металлического ^{60}Co (2 мг/экв. Ra или 48,1 МБк) и ^{32}P (9,25 МБк) – на полевках-экономках. Животных метили в условиях вивария либо в естественных условиях при непосредственных наблюдениях за мечеными зверьками. Для наблюдений в естественных условиях метили ^{60}Co, ^{32}P или ^{60}Co + ^{32}P; в эксперименте ^{32}P, ^{54}Mn, ^{55}Fe, ^{58}Co и ^{60}Co вводили в виде растворов.

Дозы по фосфору, кобальту, железу и марганцу, которые давали 90–100%-ную гибель лабораторных беспородных мышей в течение 30 сут, вызывали частичную гибель полевок после 110–175 дней и иногда приводили к стабилизации их веса. В некоторых случаях опытные зверьки размножались в условиях вивария. При введении марганца и железа у полевок происходит статистически достоверное снижение общего числа лейкоцитов до 27% и лимфоцитов до 16% на 7-е сутки и 11-е сутки введения радио-

нуклидов, а также увеличение молодых форм нейтрофилов на 30% в эти же сроки. Названные изменения носили транзиторный характер, и состав периферической крови к 21-м суткам у затравленных зверьков практически не отличался от состава крови контрольных грызунов. Остальные нуклиды вообще не вызывали изменений в составе периферической крови. У зверьков, обитавших в естественных условиях, не отмечено отклонений в лейкоцитарной формуле как при использовании металлического ^{60}Co, так и при сочетанном ^{60}Co и ^{32}P-нуклидном мечении. Нормальная активность и подвижность мелких млекопитающих сохраняется по крайней мере 10–15 сут при мечении иголками из ^{60}Co, активностью 2 мг/экв Ra. Но лучше пользоваться возможно малыми дозами. Так, при мечении 18 видов мелких млекопитающих по методу Б.Е. Карулина было установлено, что вполне достаточны дозы 1–2 мг/экв. При необходимости проведения наблюдений в более длительные сроки надо временами освобождать животное от метки.

При непрерывных наблюдениях (7–8 сут) за рыжими полевками, мечеными иголками, установлено, что активность и подвижность зверьков в естественной обстановке не снижалась со временем. После снятия радиоактивной иглы полевки ловились на площадке до 6,5 месяцев. Следовательно, несмотря на снижение продолжительности жизни и частичную стабилизацию веса тела при введении радионуклидов в дозе $ЛД_{100/30}$ для белых мышей, у полевок может сохраняться нормальная активность, подвижность и способность к размножению, а кратковременные и обратимые изменения в картине периферической крови отмечены только для двух радионуклидов – ^{59}Fe и ^{54}Mn (активность соответственно – 29,6 и 18,5 МБк, т.е. по крайней мере на три порядка выше радионуклидных дозировок, применяемых для перорального мечения животных, см. гл. 3). Опыты свидетельствуют о том, что радиорезистентность обследованных диких грызунов гораздо выше, чем лабораторных животных. Исследования по сравнительной радиорезистентности диких и лабораторных животных крайне важны: они могут пролить свет на механизмы изменения радиочувствительности организма, а также наглядно показывают неправомочность экстраполяции на диких грызунах данных радиобиологических экспериментов, проведенных на лабораторных животных.

Аналогичные результаты получены и рядом других авторов. Так, полевки рода Clethrionomys более радиорезистентны: $ЛД_{50/30}$ для этих животных на 200–300 р выше, чем для лабораторных мышей. Для красно-серой полевки эта доза равна 953 ∓ 35, а для рыжей – примерно 957 р, для красной – 960 р [88, 169]. По Е.Б. Григоркиной с соавт. [62], зависимость гибели ($ЛД_{50/30}$) от дозы облучения также лесных полевок и лабораторных мышей линии BALB при облучении γ-лучами мощностью 110 р/мин составляет соответственно 10 ± 0,2; 12,8 ± 1,0; 14,6 ± 0,1 и 7,3 ± 0,2 Гр для красно-серой, рыжей, красной полевок и мышей, т.е. полулетальная доза для лесных полевок в 1,4–2,0 раза больше, чем у лабораторных мышей. Авторами также установлено, что кроветворная ткань ответственна за выживание организма, и показано, что глубина поражения и степень восстановления у выживших животных к 30-м суткам неодинакова как между видами, так и в пределах одного вида.

Оценку радиационных эффектов радионуклидов, вводимых для мече-

Таблица 7

Мощность дозы на все тело и общая доза облучения, полученная при инъекции самкам β-излучателей

Радионуклид	Мощность дозы мрад/час	Максимально поглощенная доза за время жизни, рад
^{59}Fe	10	4,7
^{60}Co	4,2	0,6
^{65}Zn	4,6	1,4
^{137}Cs	11,7	1,8
^{46}Sc	5	2,2

ния потомства животных, приводит Р. Тамарин [441]. Поглощенная доза в органах и тканях полевок определялась только для β-излучателей, так как γ-эммитеры имеют слишком малые линейные потери энергии, чтобы их вклад был больше, чем у β-источников. Результаты приведены в табл. 7. Вероятность радиационных повреждений контролировали по четырем критериям: смертность взрослых особей, генетические эффекты, опухоли и эмбриональные повреждения. Авторы приходят к заключению, что вводимые дозы радионуклидов (см. гл. 3) слишком малы, чтобы можно было учесть первые три критерия. Так, например, скорость возникновения точечных мутаций у ооцитов мышей $2{,}5 \times 10^{-8}$ в локусе на 10 мЗв при хроническом облучении. Обнаружить такое малое повышение в скорости мутации от облучения, используемого в данном исследовании, невозможно; подобно этому смертность взрослых особей маловероятна при дозах в 100 раз больших, чем получаемый уровень излучения от радионуклидов. Гильборн и Кребс (цит. по: [441]), используя радиоактивную танталовую проволоку для мечения ушными метками полевок (Microtus townsendii), не нашли различий по выживаемости между контролем и животным, получавшим начальную дозу 0,3 и более Гр/сут. В опытах Иверсона и Тарнера (цит. по: [441]) выжили все животные (Microtus pennsylvanicus), получавшие дозы вплоть до 6 Гр рентгеновского облучения. По тем же самым причинам повышение канцерогенеза в опытах по мечению потомства невозможно было обнаружить. Существует длительный латентный период, и необходимы большие дозы, чтобы непосредственно детектировать радиационно-вызываемое карциномы. Для человека скорость возникновения опухолей в норме – 5–14 на 1000. При острых дозах в 1 Гр повышается количество опухолей на 0,06–3,1% (цит. по: [441]). Этот уровень повышения обычно невозможно зарегистрировать в полевых условиях.

Наконец, малые дозы радиации могут вызвать нарушения роста, развития и выживаемости эмбрионов и потомства. Но фактически нельзя измерить радиационные эффекты у мышей и крыс при дозах ниже 300 мрад/сут. Приводимая выше таблица показывает, что минимальная ежедневная доза (даже в первый день инъекции) ниже этого уровня. Авторы делают вывод о том, что количество вводимой активности по β-излучателям (для γ-излучателей еще ниже), которое они вводят зверь-

кам, не вызывает радиационных повреждений у животных по четырем основным критериям.

В опытах С. Дикмана с соавт. [395] также по пренатальному мечению потомства ^{35}S дозой от 27,75 до 157,25 кБк/г массы животного также не было выявлено радиационных повреждений у матери и меченого поколения. В лабораторных условиях все самки и их потомство жили по крайней мере три месяца после инъекции нуклида. В полевых условиях выживаемость зверьков и их вес тела не отличался от контроля. Хромосомы меченых ювенильных особей через 250 дней после затравки матерей не были повреждены. Через 275 дней после введения сердце, селезенка, печень, гонады у матери и одного из ее детенышей не отличались от контроля. Наконец две самки Antechinus stuartii и одна самка Rattus fuscipes, получившие метку от матерей, успешно размножались в следующий сезон.

Приведенные выше литературные данные по мечению диких и лабораторных животных, а также собственные данные (см. гл. 3) показывают, что поглощенная доза даже от такого радиотоксичного элемента, как ^{90}Sr, в течение всей жизни не превышает 0,05 Гр. А это относительно малые дозы излучения.

В связи с этим может быть нелишне упомянуть о работах А.М. Кузина, основоположника общепринятой структурно-метаболической теории (СМТ). Сравнивая действие больших и малых доз радиации, он считает [115–117], что СМТ позволяет предвидеть возможность диаметрально противоположного биологического действия больших и малых доз радиации. Он пишет: "Радиобиологам хорошо известно разрушающее, угнетающее действие радиации на живые организмы. Именно для его понимания развиты основные теории, созданы модели и схемы, не предусматривающие качественно иные ответы живого организма на малые дозы. Многие **радиобиологи по инерции продолжают не замечать или игнорировать** огромное количество фактов, не укладывающихся в эти схемы, фактов, показывающих стимулирующее, благоприятное действие на популяцию малых доз радиации, свидетельствующих о принципиальном отличии механизмов действия малых доз от механизмов поражающего действия больших. ... На ряд жизненно важных для организма и популяции функций (рост, развитие, плодовитость, неспецифический иммунитет, общая сопротивляемость неблагоприятным факторам внешней среды) большие дозы радиации оказывают эффект **угнетения**, в то время как малые дозы – эффект **стимуляции**" (здесь и выше выделено А.М. Кузиным).

Мы не склонны считать, что при радионуклидном мечении физиологически активными метками происходит стимулирующее действие на организм (это вопрос специального исследования). Большинство же вышеприведенных данных по изучению радиочувствительности диких грызунов и косвенные данные, полученные на более радиочувствительных лабораторных животных, однозначно свидетельствуют о том, что применяемые для физиологического мечения дозы радионуклидов слишком малы, чтобы оказывать повреждения в организме. Это мы и хотим подчеркнуть.

Возвращаясь к проблемам использования радионуклидов в экологии животных, следует отметить, что основная трудность использования для зоологов и экологов радионуклидных меток связана с чисто психологи-

ческим барьером при работе с радиоактивными веществами. Ю.И. Москалев и В.Ф. Журавлев отмечают [185], что так уж исторически сложилось, что излучение и риск облучения привлекают внимание общественности, но немногим известно, что нормы радиационной безопасности (НРБ-76) гораздо более строги, чем нормы, применяемые для других опасных веществ нерадиационной природы. Пристрастное восприятие населением радиационной опасности, по-видимому, неизбежно. Любое заключение можно правильно воспринимать только тогда, когда оно сделано в сравнении с соответствующим уровнем опасности в других, более привычных ситуациях или других видах деятельности. Такое сравнение более важно, поскольку многие люди склонны считать деятельность либо безопасной, либо опасной в абсолютном смысле и, как правило, не имеют четкого представления об уровнях риска, присутствующего в обычных ситуациях. Достаточно сказать, что тысячи тонн полютантов ежегодно выбрасывается в атмосферу, загрязняя окружающую среду. В повседневной жизни человек подвергается воздействию различных факторов внешней среды, которые, став "привычными", могут оказаться значительно более опасными, нежели радиационные. Ю.И. Москалев с соавт. приводит убедительные примеры, иллюстрирующие это положение [110, 185], частично они приведены в следующем разделе. Здесь же приведем сравнительную характеристику действия глобальных токсических (в том числе канцерогенных) загрязнителей нерадиационной природы: смертность от новообразований, вызванных воздействием ионизирующего излучения, примерно в 100 раз меньше, чем естественная смертность от злокачественных опухолей, вызванных нерадиационными факторами. При этом основная доля злокачественных опухолей, индуцированных излучением, обусловлена не профессиональной деятельностью человека, а воздействием природного фона радиации и облучением в результате медицинских процедур. Невелик вклад ионизирующего излучения в индукцию наследственных нарушений. Частота генетических нарушений, вызванных облучением, в первых двух поколениях приблизительно 0,16 на 1 млн. живородящихся детей, в то время как спонтанная частота – 10%. Таким образом, радиационный риск настолько мал, что не может служить препятствием широкому развитию ядерной энергетики и другим видам использования атомной энергии в мирных целях [110, 185].

Подводя итог радиобиологическому действию инкорпорированных радионуклидных меток на организм, отметим следующее.

Большинство исследований проведено на лабораторных животных и на наиболее радиотоксичном и долгоживущем элементе – ^{90}Sr, обладающем жестким β-излучением. В сравнительном плане применяемых меток нас также больше интересуют остеотропные элементы, так как при мечении животных они имеют наибольший успех, а метки другой локализации при длительной экспозиции также поступают в скелет и облучают наиболее чувствительный к радиации критический орган – костный мозг.

Накопленный огромный фактический материал свидетельствует о том, что даже при ежедневном хроническом пероральном поступлении ^{90}Sr в дозе 18,5 кБк на крысу сокращение продолжительности жизни животных наблюдается при кумулятивных дозах примерно 40 Гр (к 30-му дню накапливается около 1 Гр). Начальные изменения остеогенеза проявляются

у крыс при накоплении в скелете поглощенной дозы не менее 20 Гр. Максимальная величина тканевой дозы, которая еще не сопровождается снижением ядросодержащих клеток в костном мозге, соответствует 10 Гр, или средняя оптимальная лейкемогенная доза при поражении остео-гепатотропными β-излучателями лежит в пределах 6–70 Гр в костной ткани или 3,6–41,5 Гр в костном мозге. В опытах по мечению мелких млекопитающих нами используется однократная доза до 37 кБк для ^{90}Sr и до 185 кБк для ^{45}Ca, т.е. поглощенная доза в течение всей жизни животного не превышает 0,05 Гр для этих β-излучателей. Для других эмиттеров линейная потеря энергии гораздо ниже. Другими словами, "запас прочности" от радиационных повреждений для различных меток составляет два-три и более порядков.

Большинство вводимых доз радионуклидов, которые вызывают генетические эффекты и радиационные повреждения в гонадах, эмбрионе и у плода, также гораздо выше вводимых доз при мечении. Так, репродуктивная способность крыс сохраняется при величинах доз, близких к $ЛД_{50/30}$ (20 Гр), и уменьшение количества рожающих самок наблюдается при тканевой дозе 4 Гр. Изменение функции сперматогенеза носит волнообразный характер при поглощенной дозе в несколько сГр на гонады и было четко выражено при дозе 185 кБк/сут и поглощенной дозе 73,5 Гр на скелет. Генетические изменения в половых клетках разного возраста наблюдаются лишь при введении дозы в 207 кБк/г массы крысам, причем продолжительность реализации этих нарушений от данной дозы ограничивается одним циклом сперматогенеза.

Проведенные эксперименты на диких грызунах показали, что они более радиорезистентны, чем лабораторные животные, и вероятность возникновения радиобиологических повреждений от радионуклидов при мечении еще ниже. Вводимые дозы нуклидов при мечении потомства слишком малы, чтобы они могли вызвать генетические нарушения в эмбрионе и плоде.

С другой стороны, многочисленные данные работ последнего времени, полученные на разных видах животных, недвусмысленно свидетельствуют о стимулирующем действии малых доз на ряд жизненно важных функций.

Однако, согласно концепции непороговой природы воздействия радиации на генетический аппарат половых и соматических клеток, любая доза, в том числе доза естественного радиационного фона, может увеличить частоту вредных генетических и соматических нарушений. Примем крайний вариант: у всех меченых животных возникают генетические нарушения. Но их количество в экспериментальной выборке настолько мало (за сезон метится не более 500 экз. животных), что для всей популяции вида эти мутации будут на уровне фона.

ОРГАНИЗАЦИЯ РАБОТ И ПРАВОВЫЕ АСПЕКТЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ

Радиоактивные вещества как потенциальные источники облучения организма по степени радиационной опасности разделяются на четыре группы – А, Б, В, Г. Система дозовых пределов и основные принципы их применения регламентированы в СССР "Нормами радиационной безопасности" (НРБ-76, [207]), в основу которых положен опыт обеспечения условий

радиационной безопасности, результаты советских и зарубежных ученых, а также рекомендации Международной комиссии по радиационной защите (МКРЗ, [396]). Основные принципы НРБ-76 следующие: непревышение основного установленного дозового предела, исключение всякого необоснованного облучения, снижение дозы облучения до возможно низкого уровня.

Все работы с открытыми радиоактивными веществами в зависимости от группы радиационной опасности элемента и фактической его активности на рабочем месте разделяются на три класса. При работе с нуклидами для физиологического мечения животных нужна активность, определяемая третьим классом. Так, по данном классу работ можно использовать активность радионуклидов в зависимости от группы радиотоксичности меток в следующих пределах: группа А – от 3,7 до 370 кБк, группа Б – от 37 до 3,7 МБк, группа В – от 0,37 до 37 МБк и группа Г – от 3,7 до 370 МБк [218, 235]. Нужно учесть, что при проведении простых операций с жидкостями (а при мечении животных применяются только простые операции) допускается увеличение активности на рабочем месте в 10 раз и находящихся на хранении источников в 100 раз и больше. Индекс группы радиационной опасности для конкретных радионуклидных методик указан в гл. 2 (см. табл. 8).

Практические рекомендации по оборудованию лаборатории для медико-биологических исследований с радионуклидами освещены в ряда специальных публикаций [48, 106, 249, 370], а непосредственная организация работ, получение, учет, хранение и ряд других вопросов регламентируются "Основными санитарными правилами" (ОСП-72, [218]). Упомянутые руководства и последующие ссылки облегчат организацию работ с радионуклидами, здесь же мы вкратце остановимся на основных моментах.

К размещению лаборатории по III классу особо жестких требований не предъявляется: стены помещений должны быть окрашены масляной краской на высоту не менее 2 м, полы должны иметь покрытия, стойкие к мощным средствам, легко поддающиеся дезактивации, работы проводятся в отдельных помещениях с пунктами радиационного контроля. В лаборатории должно быть предусмотрено специальное помещение – хранилище радиоактивных веществ, которое располагается в подвале или на 1-м этаже и оборудуется по II классу. Все помещения должны быть сданы по акту приемки местным органам СЭС, которые оформляют санитарный паспорт на право хранения и проведения работ в учреждении с применением радиоактивных веществ. Санитарный паспорт является основным разрешительным документом, регламентирующим место проведения работ, количество и номенклатуру источников. При экологических исследованиях часто приходится менять район исследования, поэтому вывоз источников и работа с ними за пределами территории, на которую не распространяется действие санитарного паспорта, разрешается после согласования с органами СЭС, выдавшими санитарный паспорт, и с санитарным надзором по месту работы. При необходимости должно быть предусмотрено временное хранилище (п.п. 3–9, 5–17 ОСП-72).

Радионуклиды и меченные ими соединения поставляются Всесоюзным объединением "Изотоп" по предварительной, согласованной со службой радиационной гигиены районной СЭС заявке. Номенклатура радионуклид-

ных соединений, их описание, удельная активность, активность фасовки и прейскурант цен на них приводятся в периодически издающихся каталогах [278].

Основные подготовительные операции с метками выполняются в лаборатории до выезда в поле. К ним относятся расфасовка, приготовление необходимого объема радионуклидов и разведение их с учетом распада на планируемое время проведения работ. При использовании короткоживущих нуклидов приготовляют более концентрированные метки с тем расчетом, что, если сроки проведения работ будут сдвинуты, их можно будет разбавить до нужной концентрации в поле. Расчет необходимого объема и концентрации радиоактивности не представляет трудности и описан в литературе [58, 106, 111]. Также в лаборатории проводят предварительный счет стандартных образцов. Приготовленные растворы отдельно для каждого эксперимента для парентерального введения нуклидов используются в поле без дополнительного разведения.

Пищевые шарики готовят в лаборатории, если мечение животных предполагается в ближайшие 1–2 недели, а зачастую – в поле, уже на готовых растворах, которые необходимо разбавить до нужного объема и концентрации (см. гл. 3).

Методам приготовления радиоактивных препаратов измерения и регистрации их, радиометрической аппаратуре, а также математико-статистической обработке данных измерения радиоактивности посвящены специальные работы [58, 65, 106, 111, 156, 174, 230].

Остановимся на стационарных (от сети переменного тока) и переносных радиометрических приборах (см. также [51, 342, 374, 388]). Из стационарных наиболее практичными являются приборы типа "Тесла", VAV-100, Stomversorgung – 3160. Этими приборами в автоматическом режиме можно регистрировать все три типа излучения как по времени счета, так и по верхнему пределу импульсов, обеспечивающих заданную погрешность измерения. На этих приборах, помимо выявления меченых и немеченых животных по одной метке, можно идентифицировать несколько радионуклидов, но лучше разделять их (γ-излучатели) на многоканальном амплитудном анализаторе импульсов типа АИ-256 или АИ-1024-95-02. Предлагаются также приборы, не работающие в автоматическом режиме, ПСО 2–4 и УМФ-1500, последний необходим для регистрации образцов с малой активностью. Из переносных приборов нами были использованы универсальный радиометр РУП-1 (α, β, γ), сцинтилляционный геологоразведочный прибор СРП-68-01 по γ-измерению и дозиметр ДРГ-05. Последний предназначен для измерения экспозиционной дозы рентгеновского и γ-излучений, а также качественной оценки β-излучения. Для обнаружения и слежения за мечеными жесткими γ-излучателями зверьками Б.Е. Карулин с сотр. [98] применяли серийные радиометры двух типов – СРП-2 и ЛУЧ-А. Радиометры обоих типов удобны для проведения круглосуточных наблюдений при полевых зоологических исследованиях, достаточно чувствительны и надежны, выдерживают тряску и обеспечивают работу в мокром лесу, под проливным дождем и на морозе. Несколько хуже работают радиометры при высоких температурах. Небольшой вес приборов не утомляет наблюдателя, а наличие звуковой сигнализации (кроме циферблата прибора) обеспечивает контроль за меченым зверьком, особенно ночью. Из зарубежных

приборов заслуживает внимания Венгерский портативный нуклеарный анализатор NC-482 B. Прибор может работать как одноканальный спектрометр, а с заменой сцинтилляторов он может измерять α-, β- и γ-интенсивность, имеет счетчик импульсов.

Вывоз радиоактивных веществ в поле и привоз экспериментального радиоактивного материала осуществляется средствами автомобильного, железнодорожного, воздушного и речного транспорта, за исключением общественного (трамвай, автобус, метрополитен, пассажирские вагоны пригородных поездов). Разрешается перевозка упаковок I и II транспортной категории в багажниках такси. Условия перевозки регламентируются "Правилами безопасности при транспортировании радиоактивных веществ" (ПБТРВ-73, [232]). Практически перевозку осуществляют транспортом предприятия (обычной крытой грузовой машиной), на который оформляется разрешение санитарных органов, или без оформления разрешения машиной ОТ-20, специально оборудованной и предназначенной для транспортировки твердых и жидких радиоактивных отходов и фасовок.

В полевых условиях для работы необходимо иметь хранилище для радиоактивных веществ, отходов и радиоактивного экспериментального материала. Обычно достаточно для этой цели металлического ящика, который опечатывается и закрывается на замок. Все дополнительные операции с приготовлением проб, а также с обработкой полевого материала проводятся в обычной палатке, а если условия позволяют, то в помещении, где может быть дополнительно установлена стационарная аппаратура для радиометрии. Полевая радиобиологическая лаборатория располагается в стороне от основного жилья экспедиции и маркируется специальными опознавательными знаками.

И в заключение несколько слов о радиационном загрязнении окружающей среды радионуклидами при мечении животных и правовых нормах. В наших экспериментах наибольшую степень загрязнения биогеоценоз получает при самомаркировке животных путем раскладки пищевых шариков на почву. Существующие нормы радиационной безопасности не предусматривают допустимых концентраций для почвы. Основными требованиями при подобных работах являются: непревышение натурального фона в 2–3 раза, отсутствие поступления нуклида по пищевой цепочке к человеку и лучевого повреждения организма (вопрос, который мы осветили выше).

Рассмотрим первые два вопроса на примере опять же ^{90}Sr, наиболее радиотоксичного элемента, при его максимальной равномерной раскладке на единицу площади: 400 пищевых шариков на гектар (см. гл. 4). Такая плотность раскладки приманки позволяет пометить практически всех мелких млекопитающих на данной площадке за одни сутки. Совершенно ясно, что естественный фон при этом практически не изменится даже при использовании γ-источников. Сравнения радиационной нагрузки в пересчете на квадратный километр с глобальными стратосферными выпадениями бомбового происхождения того же стронция дают следующие результаты: при мечении – 148 МБк/км^2, средневзвешенное же содержание ^{90}Sr в Северном, Южном полушариях и во всем мире в 1973 г. было равно соответственно 2,068, 0,481 и 1,894 ГБк/км^2; в СССР в 1975 г. среднее содержание стронция в почвах составило 1,52 ГБК/км^2 [4]. Радиоактивность

снежного покрова Свердловска и близлежащих городов составляет примерно 185 ГБк/км^2 [33]; за 1962–1965 гг. на 1 км^2 в Вильнюсе выпало примерно 925 МБк [238]. Аналогичная картина по Токио, Нью-Йорку [4]. Это данные только по ^{90}Sr, хотя к этим глобальным выпадениям нужно добавить наиболее опасные радионуклиды церия, бария, рутения, циркония, йода, трития, плутония, цезия и ряда других короткоживущих нуклидов, общее количество которых доходит до ста при испытании термоядерного оружия. Так, немалый вклад вносит цезий: отношение ^{137}Cs к ^{90}Sr в выпадениях достаточно стабильно и равно 1,6 [179], т.е. даже при максимальных раскладках приманки только со ^{90}Sr на почву создаваемая удельная активность более чем на порядок меньше глобальных выпадений. При этом нужно учесть, что при такой плотной ее раскладке эффект тотального мечения достигается за одни сутки и после этого срока до 75% приманки убирается, а меченые животные не остаются на данной площадке, а расселяются. Нужно учесть и то, что это локальное загрязнение не превышает 5–10 га (рабочая площадь при мечении) и поэтому расчеты активности в экспериментах на квадратный километр сознательно занижены.

Мы уже говорили, что нет нормативных документов, регламентирующих радиационную нагрузку на почвы и биогеоценозы. Но в НРБ-76 есть минимально значимая активность на рабочем месте (см. табл. 8, примечание). Это та величина, на которую не требуется разрешения для работы с радиоактивными веществами и регистрации их органами СЭС. Применяемые териологами дозировки радионуклидов на одно животное за редким исключением превышают эти уровни. При использовании нуклидов в экологических исследованиях на первый план встают вопросы радиационного повреждения организма и поступление радионуклидов по пищевым цепям вплоть до человека. При малой дозировке и дискриминации радионуклидов при переходе от одного организма к другому маловероятно, что они вносят существенную долю в общую поглощенную дозу от других источников радиационной природы.

Глава 2

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАДИЦИОННЫХ МЕТОДОВ МЕЧЕНИЯ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. ОСОБЕННОСТИ РАДИОНУКЛИДНЫХ МЕТОК

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТРАДИЦИОННЫХ МЕТОДОВ МЕЧЕНИЯ

Вышедшая в свет в 1980 г. книга "Итоги мечения млекопитающих" [90] обобщила большой опыт работы советских териологов по мечению в экологических исследованиях. В опубликованной книге в статьях В.В. Кучерука и Н.А. Никитиной [131] и Н.А. Никитиной [200] дан обзор разнообразных методик мечения млекопитающих, применявшихся в СССР и за рубежом, что позволяет не останавливаться нам на традиционных методах мечения подробно. Все метки классифицированы авторами на наружные и внутренние. К первым относятся: 1) кольца, скрепки, кнопки, серьги и т.д.; 2) нанесение увечий – ампутация пальцев, вырезы на ушах, выстригание шерсти; 3) окрашивание. Ко вторым относятся красители и механические вещества, выводящиеся из организма с экскретами, и радиоактивные вещества. Говоря об использовании различного рода наружных меток при изучении популяционной экологии млекопитающих, следует особо подчеркнуть, что мечение наружными метками, как правило, индивидуально, возврат меток сравнительно невелик (2–30%), поэтому массовый анализ провести невозможно, хотя при изучении экологии отдельных видов получены очень интересные данные [54, 70, 94, 143, 144, 177, 222, 229, 246, 275, 276, 282, 297, 333]. Это же самое можно сказать и о других наружных метках. И все же следует отметить, что общепринятые положения современной экологии млекопитающих были сформулированы на основе данных, полученных сравнительно "простыми" методами мечения животных. Сейчас эти понятия вошли во все учебники экологии, и более "тонкие" и "точные" методы позволяют лишь уточнить и детализировать сделанные ранее заключения. В доказательство этому можно привести многочисленные исследования популяционной экологии мелких млекопитающих, проведенные с применением ампутации пальцев и повторных отловов. Благодаря таким исследованиям [189, 190, 231, 304] были сформулированы понятия об индивидуальных участках, направлениях миграций, внутрипопуляционных группировках, определение оседлых и мигрирующих и т.д. Несомненно достоинство этой и сейчас широко применяемой териологами методики [197, 198, 199, 204, 205] – возможность пометить пожизненно большое количество животных (у мелких грызунов и землероек – 9999 особей), комбинируя ампутацию пальцев на разных лапах и прижизненное сохранение метки [95, 96]. Недостатки методики хорошо известны – происходит привыкание зверьков к живоловушкам, последние становятся своеобразными "кормовыми столиками", что резко нарушает территориальную структуру и подвижность животных. Кроме того, как показывает опыт работы с мечеными животными, следует очень внимательно подходить к конструкции ловушки, так как в холодную и сырую

погоду в металлических и сетчатых ловушках погибает значительное количество грызунов, и особенно землероек, что также существенно снижает точность исследования.

Значительный шаг вперед в изучении популяционной экологии мелких млекопитающих был сделан при массовом мечении животных с помощью прижизненных красителей, включающихся в метаболизм животного и затем выводящихся из организма [112, 121, 140, 173, 258, 352, 432]. Н.А. Никитина указывает в своем обзоре, что существует по крайней мере 28 красителей, окрашивающих мочу и помет животных в разные цвета, хотя в лабораторных условиях испытано более ста [425]. К сожалению, окрашенные экскременты можно наблюдать не более 1–2 сут, а крашеные шерстяные нитки [393, 394] и наибольшая концентрация цветных волокон [345] наблюдаются через 3–8 ч после приема пищи, а через 14 ч они исчезают совсем. Окрашенные же экскременты сохраняются в природе очень незначительное время – 50% в среднем в течение 10–11 ч, остальная часть менее – 16–18 ч за счет уничтожения их беспозвоночными, т.е. при сравнительно легком техническом исполнении мечения животных красителями и крашеными инородными телами эти методы обладают рядом недостатков: кратковременный срок наблюдения за меченым животным (не более 7–8 сут), созревание в районе работ пигментированных кормовых объектов (смородины, малины, черники) затрудняет выявление меток и ограничивает их применение [37], отыскание и сбор экскрементов мелких млекопитающих представляет большие трудности, а при повышенной влажности и осадках метка может вымываться, идентификация метки в кишечнике под микроскопом в поздние сроки так же трудоемка.

Как показывает наш опыт, окрашенные моча и помет грызунов дают хорошие результаты при изучении зимней экологии зверьков.

За последние годы очень интересные исследования были проведены благодаря применению в качестве метки тетрациклинов [148, 149, 258, 259, 362, 408, 417, 443], особенно при изучении расселения и территориального поведения грызунов. Тетрациклины вводятся в организм, поступают в растущие участки тканей зуба и кости, длительно сохраняются в них и обнаруживаются по интенсивной желтой флуоресценции этих участков в ультрафиолетовом свете [104]. Метка сохраняется достаточно долго – В.А. Рыльников и соавт. [256] обнаруживали ее у крыс через 1,5–2 мес. после маркировки, Г.А. Клевезаль и М.В. Мина [104] считают, что у молодых животных на шлифе коренных зубов метка сохраняется "сколь угодно долго". Преимущество метода – возможность массового мечения животных с помощью поедания приманки и отсутствие избирательности отлова.

Многие авторы, применявшие тетрациклины, подчеркивали, что он не вызывает физиологических нарушений у грызунов и этим выгодно отличается от применяемых для мечения изотопов. Однако, как показали последние исследования сотрудников ВНИИ защиты растений Т.С. Гладкиной В.С. Кожевникова [53], повышение дозы тетрациклина в приманке приводит к гибели грызунов. Доза, пригодная для мечения хомячков, крыс и мышей, оказалась смертельной для полевок. Лишь минимальная доза 20-25 мг/кг не вызывала гибели полевок, но уже ниже этой дозы маркер в шлифах резцов грызунов не обнаруживается. А если еще учесть,

что самцы при поедании приманки с тетрациклином гибли быстрее самок, то можно согласиться с выводами ученых о необходимости осторожного применения его в экологических исследованиях. Аналогичные результаты получены на кустарниковых полевках [439], доза 400 мг/кг диметилхлортетрациклина вызывает гибель 85% животных. Е.Ф. Малафеева предлагает при использовании тетрациклинов для мечения серых полевок проводить подкормку крупными шариками массой 8–9 г, чтобы при поедании 2/3 шарика доза не оказалась смертельной [170].

Подводя итог методам мечения соединениями группы тетрациклина, необходимо отметить следующее. Хотя по своему целевому назначению эти методы похожи на мечение костей остеотропными радионуклидами, относительно просты в исполнении при применении однокомпонентной метки, но тем не менее антибиотики, обладая широким спектром антимикробного действия, угнетают микрофлору кишечника, что ведет к гибели животных. В полевых условиях при массовом мечении животных контролировать поступление приманки трудно, а поэтому вполне вероятно, что животные могут принять летальные дозы метки.

Ограничением является и то, что введение антибиотика должно приходиться на период активного роста зубов и костей, так как тетрациклин включается только в растущие части кальцинированных структур. Кроме того, срок слежения за мечеными животными ограничен 2,5 мес.

Интересны и, очевидно, перспективны работы по биотелеметрии при изучении млекопитающих, которые за последние годы стали развиваться также в нашей стране. Экологические исследования проведены уже на нескольких десятках видов млекопитающих, однако это пока исключительно аутэкологические, а не популяционные работы.

ФИЗИЧЕСКИЕ И БИОЛОГИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАДИОНУКЛИДНЫХ МЕТОК

Мы уже останавливались в общих чертах на биологических особенностях и вопросах применения меток в зависимости от их физико-химических особенностей, а точнее – от метаболизма их в организме животного (см. гл. 1). В данной главе остановимся на основных физических и биологических характеристиках, т.е. основных критериях, характеризующих радионуклиды как метки. Причем при их характеристике мы исходим из основных требований, предъявляемых к меткам вообще и, в частности, из особенностей индивидуального и группового методов мечения. Основные физические характеристики приведены в табл. 8. Сделаем некоторые пояснения к ней.

В таблице приводятся только основные энергетические характеристики β и γ-излучений, по которым и происходит детекция меток в образце. Выбор их по виду излучения во многом зависит от целей эксперимента, но наименее опасны для исследователя β-излучатели, кроме того, их обнаружение является более надежным, особенно для нуклидов с большой энергией излучения (МЭВ), которые зачастую можно обнаружить непосредственно переносными приборами в поле. Источники с γ-излучением обладают большой проникающей способностью, и они незаменимы в опытах по

Таблица 8

Характеристика основных радионуклидных меток, используемых или предлагаемых к использованию в экологических исследованиях по мечению млекопитающих.

Таблица составлена по данным работ [64, 207, 270]

Радионуклид и его символ	Период полураспада	Энергия основных пиков γ-спектров, МЭВ	Максимальная энергия β-частиц, МЭВ	Толщина слоя полного поглощения, алюминий, г/см²	Группа радиотоксичности*
1	2	3	4	5	6
Углерод-14, ^{14}C	5760 лет	Нет	0,155	0,026	Г
Натрий-22, ^{22}Na	2,6 "	0,51; 1,28	0,545	0,850	В
Натрий-24, ^{24}Na	15 час	1,37; 2,76	1,39	0,620	В
Фосфор-32, ^{32}P	14,3 сут	Нет	1,701	0,790	В
Фосфор-33, ^{33}P	25 "	"	0,24	0,055	В
Сера-35, ^{35}S	87,1 "	"	0,17	0,032	В
Кальций-45, ^{45}Ca	165 "	"	0,255	0,057	В
Скандий-46, ^{46}Sc	84 "	0,883	0,357	0,095	В
Хром-51, ^{51}Cr	28 "	0,267;0,323	Нет	–	Г
Марганец-54, ^{54}Mn	310 "	0,84	–	–	В
Железо-55, ^{55}Fe	2,7 года	Э.З.**	–	–	Г
Железо-59, ^{59}Fe	45 сут	1,1; 1,29	0,27; 0,47	0,145	В
Кобальт-58 ^{58}Co	71 "	0,81	0,49	0,150	В
Кобальт-60, ^{60}Co	5,25 года	1,17; 1,33	0,309	0,080	В
Цинк-65, ^{65}Zn	245 сут	1,118	0,326	0,085	В
Селен-75, ^{75}Se	127 "	0,14; 0,27; 0,28	–	–	В
Бром-82, ^{82}Br	35,4 ч	0,55; 0,78	0,465	0,145	В
Стронций-85, ^{85}Sr	65 сут	0,514	–	–	В
Стронуий-89, ^{89}Sr	51 "	Нет	1,463	0,650	В
Стронций-90, ^{90}Sr	28 лет	"	0,546, дочерний ^{90}Y – 2,18	0,210	Б
Иттрий-88, ^{88}Y	105 сут	0,91; 1,85; 2,80	–	–	В
Иттрий-91, ^{91}Y	58 "	Нет	1,55	0,700	В
Серебро-110м, ^{110m}Ag	253 "	0,66; 0,89	0,087; 0,530	1,430	В
Кадмий-115м, ^{115m}Cd	45 "	0,45; 0,95; 1,30	1,67	0,725	В
Сурьма-124, ^{124}Sb	60 "	0,60; 1,69	0,610; 2,310	1,120	Б
Сурьма-125, ^{125}Sb	2 года	0,46; 0,60; 0,66	0,12; 0,30	0,085	Б

Таблица 8 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Йод-131, ^{131}I	8 сут	0,61	0,61	0,300	Б
Цезий-137, ^{137}Cs	30 лет	Нет	0,52; 1,19	0,160	В
Лантан-140, ^{140}La	40 ч	0,49; 0,82; 1,6	1,32; 1,67; 2,26	1,10	В
Тантал-182, ^{182}Ta	115 сут	0,068; 1,12; 1,22	0,18 0,44; 0,51	0,163	В
Золото-198, ^{198}Au	2,7 "	0,412	0,60; 0,96	0,380	В

* Минимально значимая активность на рабочем месте, не требующая разрешения со стороны органов СЭС для групп Б, В и Г, соответственно равна 37, 370 и 3700 кБк.

** Электронный захват.

непосредственному слежению за животными. Приведенные в колонках энергетические характеристики меток, период полураспада и толщина полного поглощения β-частиц необходимы для выявления качественного состава меток при их одновременном использовании (см. гл. 3). Полное поглощение β-частиц позволяет их отфильтровывать и детектировать другие метки по γ-излучению. При выборе радионуклидов следует учитывать группу радиотоксичности, которая соответствует НРБ-76 и ориентировочно дает оценку степени возможного радиационного повреждения организма. Если позволяют условия эксперимента, то следует выбирать менее токсичные метки, но тем не менее наиболее радиотоксичные элементы применяются для мечения чаще в силу наилучших физических характеристик. С другой стороны, группа радиотоксичности определяет количество используемой радиоактивности на рабочем месте: чем токсичнее нуклид, тем меньше его можно использовать в эксперименте.

Наиболее важными критериями в выборе меток являются биологические характеристики, которые во многом зависят от особенностей конкретных нуклидов, способа и формы поступления их в организм. Поэтому данные приводятся отдельно по каждой метке, и мы придерживаемся стандартной схемы: всасывание в ЖКТ (желудочно-кишечном тракте), депонирование и регистрация в определенных органах и тканях, преимущественное выведение из организма и на основании этих данных — способы мечения животных (см. также табл. 9), кроме этого, приводится преимущественный вид излучения, по которому детектируется метка. От степени всасывания радионуклидов зависит и эффективность перорального мечения, а фиксация ее в том или ином органе определяет надежность прикрепления меток и их "потерю" во времени. Наибольшая "потеря" меток в первые сутки позволяет использовать их для слежения за животным по экскрементам.

Углерод-14, мягкий β-излучатель. Распределение по органам и тканям зависит от вводимого соединения, период полувыведения (п/п) значителен,

практически не радиотоксичен в больших дозах, выводится с мочой. Используется в основном при физиологическом мечении (парентерально) для изучения биоценотических связей между особями в популяции и их эктопаразитами; регистрация на стационарных приборах непосредственно животных или радиоавтография.

Натрий-22 и -24. Оба γ-излучатели (для ^{24}Na существен и β-распад), биологически активны, полностью всасываются в ЖКТ, депонируются в мягких тканях, выводятся преимущественно с мочой: до 50% за шесть суток [227]. Нетоксичны в больших дозах. Преимущественно пероральное мечение с последующей детекцией обоих нуклидов в полевых условиях по γ-излучению непосредственно в животном или экскрементах. Применение последнего ограничено коротким п/п.

Фосфор-32, -33. Оба β-излучатели, остеотропы, эффективный период выведения целиком зависит от физического п/п. В ЖКТ всасывание удовлетворительное и зависит от вида соединений; наилучшие соединения – фосфаты щелочных металлов. ^{32}P нашел широкое применение вследствие легкой детекции меток даже в полевых условиях; ^{33}P предлагается, его недостаток – более слабое излучение, преимущество – более длительный п/п. Радиотоксичность умеренная, можно вводить в больших дозах. Выводится с экскрементами. Применение пероральное и парентеральное, детекция меток в скелете и экскрементах.

Сера-35. Мягкий β-излучатель, распределяется равномерно в мягких органах и тканях, выводится с мочой, меньше с калом. Всасывание в ЖКТ в виде неорганических соединений слабое, наилучшее – с аминокислотами. Токсичность невысокая, абсолютно смертельная доза при однократном введении мышам и крысам 1480–1665 МБк/кг массы [213]. Подкожное и пероральное введение с последующей детекцией меток в стационарных условиях в мягких тканях; чаще используется для оценки биоценотических связей особей и их эктопаразитов.

Кальций-45. Мягкий β-излучатель, хорошо всасывается в ЖКТ, остеотроп, выводится с калом, умеренно токсичен, вводить можно в больших дозах. Мечение с приманкой, подкожное или внутрибрюшинное введение с передачей метки в потомство; детекция в скелете и фекалиях на стационарных установках.

Скандий-46. Плохо всасывается в ЖКТ, депонируется в скелете, выводится из организма слабо, токсичность умеренная, детектируется по γ-излучению в тушках животных, введение парентеральное.

Хром-51. γ-излучатель, плохо всасывается в ЖКТ, депонируется в почках и печени, выводится из организма с мочой, слаботоксичный, используют при кольцевании, метят потомство, добавляют в корм.

Марганец-54. γ-излучатель, всасывается в ЖКТ очень плохо, депонируется в печени, почках, в мягких тканях и в незначительном количестве в скелете, п/п из мягких тканей порядка десяти суток, малотоксичен, выводится с фекалиями. Парентеральная инъекция в организм с последующей детекцией метки в животном, в фекалиях и первом поколении потомства.

Железо-59, -55. ^{55}Fe – мягкий, ^{59}Fe – жесткий γ-излучатели. Всасываются в ЖКТ удовлетворительно, откладываются преимущественно в скелете, печени и мягких тканях, выводится преимущественно с мочой. Радиотоксичность первого – средняя, второго – слабая. Применяется с

кормом и при парентеральном введении, детекция меток в скелете, печени почках, селезенке, а также у потомства первого поколения. Наибольшее применение нашло ^{59}Fe.

Кобальт-58, -60. Основной тип излучения – γ, но имеется β-распад. Всасывание хлористых соединений в ЖКТ от 17 до 33% [164], откладывается в незначительных количествах в скелете, почках и печени, в первые семь суток до 77% выделяются с мочой. Радиотоксичность обоих нуклидов средняя, но наиболее опасный ^{60}Co, он же получил наибольшее применение в виде игл, колец и капсул, используется также с кормом, детекция метки в тушке и экскрементах. Преимущества ^{58}Co – его более короткий п/п, но менее жесткое излучение не позволяет непосредственно следить за меченными животными.

Цинк-65. Используется как γ-излучатель, хорошо всасывается в ЖКТ откладывается в мягких тканях, скелете и печени, выводится преимущественно с калом, а также с мочой, радиотоксичность средняя, можно вводить большие дозировки, широко используется для мечения животных с кормом, а также путем инъекций с последующей детекцией меток в тушке экскрементах и в потомстве первого поколения, а также при непосредственном слежении за животным.

Селен-75. γ-излучатель, хорошо всасывается в виде аминокислот, в неорганической форме плохо всасывается, накапливается в почках и других мягких тканях. Выводится преимущественно с мочой, токсичность низкая Используют как имплатант и парентерально, детекция метки по тушкам меченого животного или с пометом первого поколения.

Бром-82. γ-излучатель, всасывается практически полностью в ЖКТ депонируется в мягких тканях, интенсивно выводится с мочой в первые восемь суток. Предлагается для мечения с кормом или в капсулах.

Стронций-85, -89, -90. Очень хорошо всасываются в ЖКТ, прочно депонируются в скелете, незначительно выводятся с мочой и калом. Наиболее высокая токсичность у ^{90}Sr, и она определяется большим п/п и жестким излучением дочернего ^{90}Y (см. гл. 1). Два других нуклида средней токсичности и с успехом могут заменять в большинстве экспериментов ^{90}Sr Применяются широко ^{89,90}Sr. Инъецируются или скармливаются животным. Детекция меток в скелете непосредственно меченных животных и в их потомстве.

Иттрий-88, -91. Первый – γ-, второй – жесткий β-излучатель. Очень плохо всасываются в ЖКТ, остеотропы, выведение из организма незначительное, малотоксичны. ^{88}Y применяется при подкожном введении инертных меток, ^{91}Y предлагается для инъекций в виде растворов с различной весомостью. Детекция меток в скелете.

Серебро-110м. Смешанный β- и γ-излучатель, всасывание в кишечнике хлористых соединений среднее, откладывается в печени, частично в скелете выводится преимущественно с калом. Используется как метка при кольцевании и при инъекции растворов.

Кадмий-115м. Смешанный излучатель, депонируется в печени, частично в скелете, преимущественное выведение с калом, токсичность средняя используется при внутримышечном введении с последующим слежением по фекалиям.

Сурьма-124, -125. Смешанные β- и γ-излучатели, соответственно высоко

и среднетоксичные нуклиды, используются при имплантации в капсулах и при инъекциях.

Йод-131. Используется как γ-излучатель, в ЖКТ всасывается хорошо, распределение зависит от формы поступления, но основные органы депонирования — щитовидная железа и печень, а также в небольших количествах — во всех других мягких тканях. Период эффективного полувыведения порядка 14 сут; переходит через плацентарный барьер. Высоко токсичен, но широко используется для мечения в виде инъекций, имплантаций в капсулах, перорально.

Цезий-137. γ-излучатель, биологически активен; полностью всасывается в кишечнике мышей, крыс, собак, обезьян и других животных, меньше у травоядных и жвачных животных; п/п колеблется в зависимости от массы тела от 4 у мышей до 157 сут у человека. Токсичность высокая и одинакова при любых способах введения. При введении 77,7–125,8 кБк/г массы продолжительность жизни крыс достоверно не снижается [179]. Пероральное применение. Детекция метки в мягких тканях.

Лантан-140. Основной спектр: γ-излучение; из ЖКТ практически не всасывается, основные органы депонирования — печень, скелет, почки; выводится в малых количествах с калом. Токсичность средняя, предлагается для наружного мечения.

Тантал-182. Основной спектр излучения — γ. Биологически инертен, используется при имплантации в металлической форме.

Золото-198. Используется как γ-излучатель при наружном мечении животных. Всасывание в ЖКТ слабое, откладывается в печени, скелете, радиотоксичность средняя.

Глава 3

МЕТОДЫ РАДИОНУКЛИДНОГО МЕЧЕНИЯ

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МЕТОДОВ МЕЧЕНИЯ

Радионуклиды для мечения животных применяются в развитых странах уже около 40 лет, причем появляются все новые разработки методов, они стали более разнообразными, значительно расширился состав меток, их комбинации. Ежегодно растет и количество публикаций. Как один из методов популяционного анализа мечение радиоактивными элементами, хотя и требует значительных усилий и, как правило, выполняется группой исследователей, имеет несомненные преимущества и перспективы развития, причем пределы разрешающей способности и границы возможностей этого метода, очевидно, далеко не исчерпаны [13, 14, 17, 87, 101, 195, 317, 386].

В.Е. Соколов и А.И. Ильенко, отмечая успехи современной радиоэкологии животных, ее проблемы и задачи, отмечают, что применение радионуклидов для мечения является одним из методических направлений экологии животных, непосредственно примыкающей к радиоэкологии животных [279–281]. Одной из основных причин применения радионуклидов в экологических исследованиях является то, что существует лишь два метода, которые могут дать вполне объективную и полную информацию об истинной подвижности и активности животных, в особенности тех, которые ведут скрытный или подземный образ жизни. Один из них – радиопрослеживание, радиопеленгация особей; другой, более доступный, – радионуклидное мечение.

При помощи радиоактивного мечения изучают следующие вопросы экологии позвоночных животных [27, 86]:

1) подвижность и суточную активность отдельных грызунов; половые и сезонные различия в использовании ими территории индивидуального участка;

2) закономерности использования мелкими млекопитающими нор, гнезд, убежищ;

3) подвижность и постоянство популяции – способность к миграциям;

4) родственные отношения в популяции и характер расселения молодняка;

5) успех размножения самцов;

6) внутривидовые и межвидовые контактные связи; возможности и закономерности передачи инфекций среди животных одного вида и через посредство межвидовых взаимоотношений: хозяин – эктопаразиты;

7) моделирование эпидемиологических процессов природных зооценозов;

8) миграция веществ в пищевых цепях в биогеоценозе;

9) численность животных и т.п.

Многие из перечисленных задач можно успешно решать только методами радионуклидного мечения; использование их устранило ряд недостат-

ков, характерных для традиционных методов мечения, таких как трудоемкость работ, связанная с первым и повторными отловами большого количества животных, изменение их поведения вследствие контакта с человеком; возможное повышение уязвимости животных к хищникам при ампутации отдельных частей тела; избирательность мечения и менее эффективное мечение при отловах живоловушками. Но радионуклидное мечение выдвинуло ряд других вопросов: необходимость использования более сложного оборудования; учет правовых аспектов, обусловленных в связи с поступлением радионуклидов в окружающую среду, потенциальное влияние ионизирующих излучений на организм; невозможность различать особей, меченных одинаковыми радионуклидами. И все же преимущества, которыми обладает метод радиоактивных меток, до некоторой степени искупают связанную с ним опасность загрязнения окружающей среды. Подобно тому, как все типы микроскопов расширили наши возможности исследовать структуру, все виды меток расширили наши возможности в смысле исследования экосистем [214].

По характеру мечения все методы радионуклидного мечения, так же как и традиционные, подразделяются на индивидуальные и групповые (массовые), а по участию меток в метаболизме – на мечение инертными, в основном жесткими, γ-излучателями и физиологическое мечение, при котором метка участвует в обмене веществ.

Кроме того, все существующие методы мечения позвоночных животных, независимо от задач исследования и учитывая ранее предложенную классификацию А.И. Ильенко [85, 86], мы подразделяем на пять групп (измененную и дополненную). В основу классификации положен способ прикрепления или передачи меток и отчасти характер мечения.

1. Индивидуальное мечение – мечение автономной инертной меткой путем наружного закрепления ее в виде поясов, колец или введения проволоки внутрь тела животного с последующим слежением за ним при помощи различных серийных переносных радиометров.

2. Групповое пероральное физиологическое мечение животных путем предложения им приманки на экспериментальной площадке в виде пищевых шариков с одной или с различными видами меток (метод самомаркировки).

3. Массовое мечение позвоночных животных путем загрязнения биогеоценоза, в котором обитает популяция того или иного изучаемого вида. Метка включается в круговорот веществ в биогеоценозе, поступает, так же как и в предыдущем варианте, по пищевым цепям, или мечение происходит путем физического загрязнения наружных участков тела животного.

4. Индивидуальное мечение отдельных особей разными видами меток или групповое – путем принудительной подкожной, внутрибрюшинной, внутримышечной инъекции или введения в желудок физиологически активных меток.

5. Индивидуальное подкожное или внутрибрюшинное введение радионуклидов самкам (или самцам в простату) в период размножения с целью дальнейшего поступления метки в потомство через плацентарный и молочный барьеры или передачи метки самкам от самцов при спаривании. В первом случае происходит массовое мечение потомства, во втором – индивидуальное мечение самцов и размножающихся самок.

Таблица 9

Характеристика основных способов радионуклидного мечения, номенклатура меток и их дозировки

Метка	Активность, МБк	Способ введения	Вид животного	Регистрация меток	Источник информации
1	2	3	4	5	6
^{14}C	185–222	Подкожное в виде раствора	Mus musculus	Клещи	Бабенко, 1960
	7,4 кБк/г	Перорально в виде раствора	Meriones meridianus	Блохи	Солдаткин и др., 1962
	7,4	То же	Rhombomys opimus	Экскременты песчанок и блохи	Руденчик, 1963
	3,7	,,	Mus musculus, Apodemus sylvaticus, Microtus arvalis	Блохи, вши, гамазовые клещи	Кондрашкин и др., 1965
	7,4	,,	Microtus arvalis	Блохи	Лабунец и др., 1966
^{22}Na	1,85–3,7 кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (p.p. Clethrionomys, Sorex), Mus musculus	Зверьки, часть тушки	Баженов и др., 1983
	1,85	Металлический, подкожно	Белки, птицы	Слежение за животным	Frigerio, Eisler, 1968
^{32}P	7,4	С приманкой	Arvicola terrestris	Печень, резцы или тушка	Терновская, Ворсин, 1959
	3,7–129,5 МБк/кг	С приманкой в лабораторных условиях	Rattus norvegicus	В тушках до 2,5 мес.	Шура-Бура и др., 1960
	3,7 МБк/кг	С приманкой	Rattus norvegicus	В тушках, 2–2,5 мес.	Шура-Бура и др., 1962
	22,2–29,6 МБк/кг приманки	То же	Rattus norvegicus	Бедренная кость, хвост, лапа	Судейкин и др., 1962
	22,2–29,6 МБк/кг приманки	,,	Rattus norvegicus, Mus musculus	Тушка зверьков	Полежаев и др., 1962
	7,4	Перорально в виде раствора	Rhombomys opimus	Экскременты песчанок, блохи	Руденчик, 1963
	11,1	То же	Rhombomys opimus	Слежение за зверьком, помёт	Лобачев, 1967

^{32}P	18,5 МБк/кг	Подкожно в виде раствора	Marmota bobac	В крови и кале, 12 сут	Берендяева и др., 1963, 1966
	9,25	То же	Mircotus oeconomus, Microtus arvalis	Слежение по экскрементам	Литвин и др., 1967; Карасева, Литвин, 1968
	2,3–74	С приманкой в лабораторных условиях	Microtus arvalis	Экскременты, тушка	Литвин и др., 1975
	3,7	Подкожно в виде раствора	Microtus carruthersi	Блохи, авторадиография	Слудский, Морозкина, 1977
	18,35 кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (р.р. Clethrionomys, Sorex) Mus musculus	Зверьки, часть тушки	Баженов и др., 1983
	9,25	То же	Леммминги	Зверек, экскременты	Jenkins, 1954
	7,4	Подкожно в виде раствора	Microtus pensylvanicus	Экскременты, 2 недели	Miller, 1957
	9250	С приманкой	Microtus aralis	Экскременты	Hamar et al., 1963
	3700	То же	Mus musculus, Cricetus cricetus	„	То же
	0,74	Подкожно в виде раствора	Arvicola terrestris	Фекалии, 3 сут	Stoddart, 1970
	0,56–0,74	С приманкой	Microtus agrestis	Зверек, фекалии	Myllymäki et al., 1971
	25,9 МБк на 2000 семян	То же	Microtus agrestis, Clethrionomys glareolus, Sorex araneus	Тушки зверьков	Myllymäki et al., 1976
^{35}S	37 МБк/кг	Подкожно метионин	Marmota bobac	В крови, костном мозге, печени, селезенке – один мес., блохи – 40 дней	Берендяева и др., 1963, 1966
	7,4	Перорально в виде раствора	Microtus arvalis	Блохи	Лабунец и др., 1966
	370–555 кБк	С приманкой	Martes zibellina	Часть тушек	Монахов, Тимофеев, 1965
		Подкожно в виде раствора	Microtus arvalis	Блохи	Аветисян и др., 1965
	111–185 кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (роды Clethrionomys, Sorex); Mus musculus	Пищевые шарики	Баженов и др., 1983

Таблица 9 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
	27,75–157,25 МБк/г	Внутрибрюшинно	Mus musculus, Rattus fuscipes, Antechinus stuartii	Потомство первого поколения по волосам	Dickman et al., 1983
^{45}Ca	7,4	С приманкой	Arvicola terrestris	Печень, резцы и тушка	Терновская, Ворсин, 1959
	111–370 кБк	Подкожно или внутрибрюшинно самкам	Mus musculus, Род Clethrionomys	Потомство до четвертого поколения	Баженов и др., 1983
	111–185 кБк	С приманкой	Род Sorex (хищные)	Тушка животных или ее части	Баженов и др., 1985
	3,7	Подкожно самкам	Ondatra zibethica	Потомство	Горшков, Пудовкин, 1986
^{45}Ca	2,22–6,48	Подкожно в желатиновых капсулах	Sylvilagus floridanus, Lepus americanus, Citellus tridecemlineatus	Потомство, палец, тушка	Rongstad, 1965
^{46}Sc	37 кБк	Подкожно, самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство, первое поколение	Tamarin et al., 1983
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	Самки	Scott, Tann, 1985
^{51}Cr	0,18	С приманкой	Microtus agrestis	Зверек, фекалии	Myllimäki et al., 1971
	37 кБк	Подкожно, самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство, первое поколение	Tamarin et al., 1983
^{54}Mn	9,25÷18,5	Подкожно, в виде раствора	Microtus arvalis	Слежение по экскретам в лабораторных условиях	Литвин и др., 1975
	37 кБк	Подкожно, самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство, первое поколение	Tamarin et al., 1983
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	Самки	Scott, Tann, 1985
^{55}Fe	1,11–29,6	Подкожно, в виде раствора	Microtus arvalis	Экскреты, в лабораторных условиях	Литвин и др., 1975
^{59}Fe	74–111 кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (роды Clethrionomys, Sorex), Mus musculus	Зверек, часть тела	Баженов и др., 1983

		То же	Blarina brevicauda, Peromyscus gossypinus, Microtus pinetorum, Ochrotomus nutalli	Зверек, фекалии	Gentry et al., 1971
	37кБк	Инъекция самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство первого поколения	Tamarin et al., 1983
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	Самки	Scott, Tann, 1983
^{58}Co	4,44–18,5	Подкожно в виде раствора	Microtus arvalis	Экскреты, лабораторные условия	Литвин и др., 1975
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	Самки	Scott, Tann, 1983
^{60}Co	0,5–2 мг/экв Ra	Подкожно, металлический, кольца	Cl. glareolus, Cl. rutilus, S. araneus, S. minutus, Apodemus sylvaticus, Mus musculus, Meriones tamariscinus, Rhombomys opimus, Talpa europaea, S. arcticus	Слежение за животным	Карулин, 1970; Карулин и др., 1976, 1979; Хляп и др., 1979; Альбов и др., 1979
	1,25–2,5 мг/экв. Ra	Подкожно, металлический	Dipus sagitta	То же	Кулик, Карулин, 1980
	0,5–2 мг/экв. Ra	То же	Lemmus obensis, Dicrostonyx torquatus, Cl. rutilus, Microtus oeconomys	„	Литвин и др., 1975
	57 мг/экв. Ra	„	Ochotona alpina	„	Наумов, Лурье, 1971
	37 кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (роды Clethrionomys, Sorex), Mus musculus	Зверек, часть тела	Баженов и др., 1983
	2960÷3700	Металлические кольца	Microtus agrestis, Talpa europaea, Spalax leucodon	Слежение за животным	Godfrey, 1953–1955, 1957
	1,85	Кольцо-капсула	Род Sorex	То же	Linn, Shillito, 1960
	2,035	Подкожная имплантация проволоки	Microtus ochrogaster, Baiomys taylori	„	Harvey, 1968
		То же	Spalax leucodon	„	Barbous, 1963; Barbour, Hamar et al., 1964
		„	Eptesicus fuscus	„	Davis et al., 1968
		„	Arvicola terrestris Pitymys subterraneus	„	Hamar et al., 1970 То же

Таблица 9 (продолжение)

1	2	3	4	5	6
		,,			
	37 кБк	Инъекция самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство первого поколения	Tamarin et al., 1983
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott., Tann, 1985
^{65}Zn	37кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (роды Clethrrionomys, Sorex), Mus musculus	Зверек, часть тушки	Баженов и др., 1983
	222 кБк	Внутримышечно	Кролик	В фекалиях, 300 сут	Nellis et al., 1967
	370 кБк	С приманкой	Рысь, лиса	В фекалиях, 35 сут	То же
	29,6	Внутрибрюшинно	Рысь	В фекалиях, 400 сут	,,
	370 кБк	Внутрибрюшинно, с приманкой	Рысь, лиса, опосум	В фекалиях 300–400 сут	,,
	0,37–1,33	С приманкой	Опосум	В фекалиях, 35–180 сут	,,
		То же	Видовой состав см. по ^{59}Fe	Зверек	Gentry et al., 1971
	1,85 кБк/г	Внутрибрюшинно, самкам	Microtus xanthognathus, Mus musculus	Потомство первого поколения	Wolf, Holleman, 1978
	37 кБк	То же	Microtus pennsylvanicus	То же	Tamarin et al., 1983
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott, Tann, 1985
^{75}Se	1,85	Металлический, подкожно	Белки. птицы	Слежение за животными	
	37 кБк	Инъекция самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство первого поколения	Tamarin et al., 1983
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott, Tann, 1985
	–	Подкожно в виде раствора	Microtus arvalis	Экскременты	Mateva et al., 1979
	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott, Tann, 1985
^{88}Y	370 кБк	То же	Antechinus stuartii	То же	То же
^{89}Sr	10,36	С приманкой	Rattus norvegicus	Тушка животных, экскременты до 25 дней	Шура-Бура и др., 1961

	0,6–1,1 на одно зерно	То же	Rhombomys opimus	Бедренная кость	Лобачев, Лапин, 1972
	111–185 кБк	С приманкой	Мелкие млекопитающие (роды Clethrionomys, Sorex), Mus musculus	Зверьки, часть тела	Баженов и др., 1983
^{90}Sr	185–555 кБк	То же	Martes zibellina	Тушки животных до 6 мес; в кале до 19 сут	Монахов, Тимофеев, 1965
	0,6–1,1 на одно зерно	,,	Rhombomys opimus	Бедренная кость	Лобачев, Лапин, 1972
	5,18–125,8 МБк/м^2	Загрязнение биогеоценоза	Обитающие виды животных	Тушка и часть тела животного	Ильенко, 1980
	9–37 кБк	Инъекция самкам подкожно или внутрибрюшинно	Мелкие млекопитающие (роды Clethrionomys, Sorex), Mus musculus	Потомство до четвертого поколения	Баженов и др., 1983
	9–37 кБк	С приманкой	Млекопитающие (зеленояды)	Тушка животных или ее часть	То же
	37–56 кБк	То же	Плотоядные	То же	Баженов и др., 1985
^{110m}Ag	370 кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott, Tann, 1985
^{115m}Cd	185	внутримышечно	Procyon lotor	Экскременты	Conner, Labisky, 1985
^{124}Sb		Кольца	Летучие мыши	Слежение за животными	Punt, Nieuwenhoven 1957
^{125}Sb	370кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott, Tann, 1985
^{125}I	0,74–1,85	Внутримышечно, многократно самкам	Tamias striatus	Потомство	Roberts, Snyder, 1973
^{131}I	7,4	С приманкой	Arvicola terrestris	Печень, резцы или тушка, одни сут	Терновская, Ворсин, 1959
	0,74–51,8	Подкожно, в виде раствора	Microtus oeconomus	Слежение по экскретам в лабораторных условиях	Литвин и др., 1975
	111–185	С приманкой	Мелкие млекопитающие (роды Clethrionomys, Sorex), Mus musculus	Зверек, часть тела	Баженов и др., 1983

Таблица 9 (окончание)

1	2	3	4	5	6
		Кольца	Летучие мыши	Слежение за животными	Gifford, Giffin, 1960
	18,5	Подкожно, в полиэтиленовой капсуле	Microtus pennsylvanicus	Слежение за животными	Johanningsmeier, Goodnight, 1962
	–	С приманкой	Видовой состав см. по ^{59}Fe	Зверек, фекалии	Gentry et al., 1971
^{131}I	0,18	То же	Microtus agrestis,	То же	Myllymäki et al., 1971
	25,9 МБк на 2000 семян	,,	Microtus agrestis, Cl. glareolus, Sorex araneus	Животное	Myllymäki, Paasicallio, 1976
^{137}Cs	1,85–3,7 кБк	,,	Mus musculus	Зверек или часть тела	Баженов и др., 1983
	37 кБк	Инъекция самкам	Microtus pennsylvanicus	Потомство первого поколения	Tamarin et al., 1983
	370кБк	Введение в простату	Antechinus stuartii	У самок	Scott, Tann, 1985
^{182}Ta	1,85–2,78	Имплантация проволоки	Microtus pennsylvanicus	Слежение за животными	Graham, Ambrose, 1967
	–	Проволока ушная	Microtus townsendii	Слежение за животными	Hilborn, Krebs, 1976
	0,9; 1,85; 3,7	Имплантация проволоки	Microtus pennsylvanicus Microtus montanus	То же	Douglas, 1976
^{198}Au	25,9–166,5	Металлический, подкожно	Reithrodontomys humulis humilis	,,	Key, 1960, 1961

Таблица 10

Применение радионуклидов при мечении млекопитающих [200], изменена и дополнена

Нуклид	Рукокрылые	Хищные	Насекомоядные	Зайцеобразные	Грызуны	Число статей	
						отеч.	иностр.
^{14}C	–	+	–	+	+	30	10
^{22}Na	–	–	+	–	+	Ед.	Ед.
^{24}Na	–	–	–	–	+	Нет	,,
^{32}P	+	+	+	–	+	60	25
^{35}S	–	+	+	–	+	25	Ед.
^{45}Ca	–	–	+	+	+	10	,,
^{46}Sc	–	–	–	–	+	Нет	,,
^{51}Cr	–	–	–	–		,,	,,
^{54}Mn	–	–	–	–	+	Ед.	,,
^{55}Fe	–	–	–	–	⊕	,,	,,
^{59}Fe	–	–	+	–	+	,,	,,
^{58}Co	–	–	–	–	+	,,	,,
^{60}Co	+	–	+	+	+	30	30
^{65}Zn	–	+	+	–	+	Ед.	10
^{75}Se	–	–	–	–	⊕	Нет	Ед.
^{82}Br	–	–	–	–	+	,,	,,
^{88}Y	–	–	–	–	+	,,	,,
^{85}Sr	–	–	–	–	+	Нет	Ед.
^{89}Sr	–	–		–	+	Ед.	Нет
^{90}Sr	–	+	+	–	+	20	,,
^{110m}Ag	–	–	+	–	–	Нет	,,
^{115m}Cd	–	+	–	–	–	,,	,,
^{124}Sb	+	–	–	–	+	,,	,,
^{125}Sb	–	–	–	–	+	Нет	Ед.
^{125}I	–					,,	,,
^{131}I	+	–	+	+	+	Ед. 10	10
^{137}Cs	–	–	+	–	⊕	,,	Ед.
^{140}La	–	–	–	–	+	Нет	,,
^{182}Ta	–	–	+	–	+	,,	,,
^{198}Au	+	–	–	–	+	,,	,,

Примечание. + – испытывали только в лабораторных условиях; ед. – единичные работы.

Ниже мы рассмотрим основные типы мечения, исходя из предложенной нами классификации, а именно: мечение инертными жесткими γ-излучателями, пероральное мечение зеленоядных и плодоядных (хищных) животных одним нуклидом или комбинированным методом мечения с разделением меток в одной биопробе; остановимся кратко на массовом мечении животных путем загрязнения биогеоценоза, а также на новых и перспективных методах мечения потомства животных; рассмотрим мечение самцов в простату с передачей меток самкам для оценки успеха размножения животных. В этой же главе приведем общую сводку литературных и собственных данных по методам мечения, используемым меткам, их дозировкам и относительному количеству публикаций по мечению тех или иных таксономических отрядов животных. Эти данные приведены в табл. 9 и 10.

МЕЧЕНИЕ ИНЕРТНЫМИ ЖЕСТКИМИ γ-ИЗЛУЧАТЕЛЯМИ

Многочисленные отечественные и зарубежные работы последних лет убедительно показали громадные преимущества метода радионуклидного мечения животных, в том числе и более трудоемкого метода мечения жесткими γ-излучателями. Суть данного метода сводится к тому, что радионуклид вводят животному подкожно или закрепляют на конечностях или на хвосте и затем следят за перемещениями животных при помощи портативных счетчиков. Метод позволяет проследить за передвижениями животных непосредственно в природной обстановке, условия в которой ограничивают или исключают визуальное наблюдение, а это в настоящее время возможно лишь с помощью радионуклидного мечения или телеметрии. Непрерывное круглосуточное наблюдение за мечеными животными дает ценные результаты, так как при этом прослеживается вся их деятельность на поверхности, в подстилке, подземных ходах, под снегом и есть возможность наблюдения за ночными животными. Постоянный контроль за передвигающимся зверьком дает возможность легко обнаружить его при выходе на поверхность и визуально наблюдать за направлением и характером передвижений и за всей деятельностью. Наблюдения, проведенные с необходимой для исследователя повторностью и длительностью, дают возможность определить размеры и форму индивидуального участка, особенности использования его различных частей, выявить все гнезда, их расположение, строение и характер использования территории. Применение радионуклидных меток с различной активностью позволяет дифференцировать одного зверька от другого и проводить изучение контактов особей, обитающих на соседних участках. К недостаткам данного метода относится невозможность различать большое количество зверьков одновременно и вести наблюдения длительный срок. Кроме того, при непрерывном слежении даже за одним животным необходимо иметь несколько опытных работников, а использование больших доз опасно для исследователя и животного.

Несмотря на указанные недостатки и известную трудоемкость, постоянные и непрерывные наблюдения за мечеными зверьками дают очень полные и интересные материалы, позволяя увидеть и понять многое из того, что обычно скрыто от исследователя. Значительные материалы по экологии

мелких млекопитающих в СССР получены при их мечении ^{60}Co в лаборатории Б.Е. Карулина Института эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф. Гамалеи АМН СССР. За рубежом применяли и другие источники γ-излучения (см. табл. 9). Перейдем к характеристике основных методов мечения.

Методы мечения и источники

Начало работам по мечению млекопитающих инертными γ-излучателями было положено в Англии Г. Годфри [378], которая разработала метод для определения местонахождения гнезд пашенной полевки (Microtus agrestis). На ногу беременной самки надевали кольцо с капсулой, содержащей ^{60}Co (3,7 МБк), зверька выпускали, а затем с помощью счетчика обходили местность концентрическими кругами. Расстояние обнаружения зверька зависело от силы излучения и нахождения зверька (на земле и под землей) и составило 0,9–1,2 м, а так как счетчик помещался на палке длиной 1,8 м, то наблюдатель мог находиться от объекта на расстоянии 3,6 м и его присутствие не оказывало влияния на нормальную подвижность зверька. Ею было исследовано 85 гнезд беременных и кормящих самок, изучено их расположение, строение и характер использования гнезда. Показано, в частности, что в течение суток зверьки меняли гнезда и перетаскивали выводок до трех раз; показана также картина расселения молодых из гнезда. Позже она прикрепляла металлическое кольцо с ^{60}Co (2,96 МБк) к хвостам европейских кротов и малым слепышам (Talpa europaea, Spalax leucodon) и изучала в течение трех месяцев их подземные убежища [379–382].

Линн и Шиллито [409, 410] модифицировали метод Годфри применительно к землеройкам; активность используемой метки была уменьшена до 1,85 МБк благодаря тому, что вместо загипсования радионуклида в латунную капсулу, припаиваемую к кольцу, они помещали стерженек длиной 1 мм из стабильного кобальта в никелевую капсулу, подвергая ее нейтронной активации. Исследователи утверждают, что никелевая капсула защищает животное от γ-излучения ^{60}Co. Они также обсуждают работу Мичилсена, которая использовала для мечения землероек серебряные кольца, облученные с тем, чтобы в них образовался радионуклид ^{110м}Ag, 7,4 МБк (цит. по: [334]). Аналогичный способ применили Хамар с сотр. на слепышах и водяной полевке. Зверьки были помечены радиокобальтом, но проволочка помещалась прямо под кожу животного [391, 366].

Некоторые авторы применяли различные методы мечения (кольцевания) летучих мышей. Так, в сгибе нумерованных алюминиевых полосок укрепляли стержень, содержащий 9,25 МБк ^{124}Sb [431]. В другой работе [377] в сгибе металлической полоски предварительно выпаривали раствор ^{131}I. Коуп и др. [359] выпаривали раствор ^{198}Au на внутренней поверхности пронумерованных металлических колец, применяемых Службой охраны природы США, и использовали такие кольца для местонахождения летучих мышей в стропилах и пустотах кирпичных стен (цит. по [334]). Дэвис и др. [364] имплантировали кусочек проволоки из ^{60}Co под кожу в область предплечья.

С. Кэйе [401–403] в качестве метки использовал проволочку длиной

10 мм, активностью от 25,9 до 166,5 МБк из ^{198}Au, которую вводил в нижнюю часть брюшной полости полевому хомяку. Это позволило детектировать наименьшую активность в течение недели на расстоянии до 3 м. Метку с данной активностью можно было обнаруживать на расстоянии до 6 м.

Для мечения полевок был испытан ^{182}Ta [343, 344, 368, 369, 397, 398]. Танталовую проволочку длиной 7 мм, весом 4 мг вводили животным под кожу, затем отмечали местонахождение зверька при их подснежном образе жизни. В зависимости от толщины снежного покрова получали от 60 до 150 имп/сек. Автоматизированный метод непрерывного слежения за луговой полевкой, также меченной танталом, описан в работе [384]. Автоматическая запись прибора позволяла регистрировать неподвижного зверька на расстоянии до 30 см от датчика, если же в момент регистрации животное перемещалось, то точность установления его местонахождения снижалась. Позже даны сравнительные оценки использования индивидуального участка у Microtus pennsylvanicus, полученные методом живоловочных отловов и радиоактивной меткой, а также исследованы факторы, действующие на пространственное распределение и активность полевок.

Принцип ослабления γ-излучения в почве был использован для определения глубины нор грызунов (цит. по: [334]). Авторы приводят данные по мощности дозы излучения в зависимости от исходной активности самого источника. Были использованы ^{60}Co, ^{24}Na, ^{64}Cu и ^{198}Au, последний также использовался для мечения двух видов кенгуровых крыс при изучении особенностей их жизни в зависимости от теплового режима в норах; описан прибор для автоматической регистрации меток в гнездах и норах животных (испытан на птицах и белках) по ^{75}Se и ^{22}Na [374]; обе метки активностью по 1,85 МБк прикреплялись к кольцу эпоксидной смолой.

Достаточно полная сводка по методам мечения радионуклидами представлена в специальных обзорах [118, 334, 346, 376, 385, 409, 428, 429, 438, 442, 444], которые мы и использовали при написании глав. Остановимся на обзоре Дж. Бэйли с соавт., которые приводят, помимо физиологических методов мечения, материалы по мечению ^{131}I в виде капсул или колец, надеваемых на лапу для прослеживания за животным. Йод может использоваться в инертной форме, связанной с йонообменными смолами или в виде йодистого серебра, вводимого в брюшную полость. Другой классический способ – введение осадка с меткой в тонкую латунную трубку с последующим изготовлением кольца на заднюю лапу. Авторы предлагают в качестве метода инъекцию ^{131}I в инертной форме и нанесение Ag^{131}I на мех животного в верхней части шеи или же заполнение тонкостенной капсулы, прикрепляемой к кольцу на ноге. В результате обсуждения возможностей использования ^{131}I в качестве метки авторы пришли к выводу, что применение кольца с прикрепленной к нему капсулой наиболее эффективно. Этот же нуклид активностью 1,85 кБк использовали Иоганинмейер и Гуднайт [400] для изучения перемещений пенсильванской полевки, вводя его подкожно в полиэтиленовой капсуле. Капсула представляет собой трубку диаметром 1,07 или 1,55 мм, заполненную меткой и запаянную с обоих концов. Меченого зверька обнаруживали на расстоянии 1–1,3 м от источника и регистрировали в течение двух недель.

Детальная разработка метода мечения жестким ^{60}Co у нас в стране, как мы отмечали, принадлежит Б.Е. Карулину с сотр., которые уже на протяжении более 20 лет работают данным способом. Остановимся более подробно на технике выполнения метода и его особенностях [98].

При выборе нуклидов для метки авторы остановились на ^{60}Co, который обладает довольно жестким излучением, обеспечивает обнаружение меченых особей на сравнительно большом расстоянии на поверхности почвы и в верхнем слое подстилки, а при использовании соответствующих радиометров – в подземных ходах. Для мечения мелких зверьков применяли кобальт активностью 0,5–2 мг/экв Ra, поставляемый в виде кобаниковой проволоки размером 10×0,7 мм. Маркируя зверьков металлическим кобальтом, наблюдатель имеет возможность использовать одну проволочку неограниченное число раз, снимая метку с одной особи и надевая на другую.

Для проведения наблюдений выбирали участки территории, не посещаемые в это время населением. Полевую лабораторию оборудовали в центре заранее выбранного участка. Метку доставляли по 1–2 дозам в стандартных контейнерах КС-20 или КЛ-4,5. Центром полевой лаборатории был защитный щит со столом, сделанный из 40 мм специальной стали. Для удобства транспортировки целесообразнее изготавливать отдельно щит и стол и уже на месте соединять установку в единое целое. Щит по размерам должен защищать тело оператора и быть удобным для работы. Защитный экран устанавливают на плотной земляной опоре. Высота опоры определяется положением, удобным для работы. На столе оператор лишен возможности прямого наблюдения, поэтому система зеркал, укрепленных на шарнирах по краям щита и стола, и несколько вынесенных наружу зеркал обеспечивают хорошую видимость объекта работы за щитом. Боковые вырезы на щите, почти не уменьшая его защитной площади, позволяют работать руками на всей закрытой поверхности стола. Работая с живыми, часто мелкими, зверьками, экспериментатор не может использовать для удержания зверька механические дистанционные захваты. Чтобы не повредить животное при маркировке, работать приходится в специальных длинных перчатках "по плечо", которые при четкой и быстрой работе обеспечивают надежную защиту рук. Кроме указанных средств защиты, оператору, маркирующему зверька, необходимо надевать рентгенологический фартук, изготовленный из специальной свинцовой резины.

Маркировку животных кобальтом осуществляли двумя способами: кольцеванием и введением проволоки под кожу. Кольцевание кобаниковой проволокой вполне применимо для работы со зверьками средних размеров (крот, песчанки и др.). Кольцо крепят на хвосте крота около его корня, но можно надевать его на лапу зверька. Некоторую трудность представляет изготовление самого кольца. Кобаниковая проволока довольно жесткая и поставляется прямыми отрезками различной длины в зависимости от активности. Авторы пользовались отрезками размером 10×0,7 мм. Для изготовления кольца применяли набор щипцов и обжимок с длинными ручками. Кольцо изготавливали в несколько приемов, последовательно сгибая проволоку щипцами на стальном сердечнике. Сердечник для колец и обжимы щипцов должны соответствовать толщине хвоста или лапы зверька. Обжимы изготавливали из обычных плоскогубцев, высверливая в местах смыкания их "губок" отверстия, диаметры которых должны строго со-

ответствовать толщине хвоста или лапы, чтобы обеспечить надежное крепление кольца. Сердечник готовили из стальной проволоки нужного диаметра или специально вытачивали. Кольцо, согнутое почти до полного смыкания концов, пинцетом с длинными браншами надевали на хвост или лапу зверька и закрепляли обжимами (свободно болтающееся кольцо зверьки теряют в первые же часы наблюдений).

Мелких зверьков маркируют введением кобальта под кожу в заднюю часть тела. Кобальт вводили "шприцом-иглой", переделанной из обычной толстой иглы, применяемой для взятия крови у крупных животных. Из стальной проволоки, соответствующей по толщине внутреннему диаметру иглы, были сделаны штоки с упорами. Кобальт заправляли в "шприц" с вершины иглы и выталкивали его штоком после введения "шприца" под кожу зверька. При работе с песчанками авторы предпочитали метить их не кольцами, а вводить проволочку под кожу в наружную часть бедра. Целесообразно одновременно с кольцом из кобальта метить зверька ампутацией пальцев или обычным алюминиевым кольцом с номером, что дает возможность наблюдать за особью и после того, как кобальтовая метка снята. Начинающему экспериментатору для приобретения навыков отработки методики по мечению необходимо предварительно освоить все приемы применения инструментов на простой стальной проволоке.

Окончив наблюдения за зверьком с нуклидной меткой и отловив его живоловкой, кольцо из кобальта можно снять и продолжить наблюдения за интересующей нас особью. При маркировке животных под кожу для извлечения кобальта зверька обычно приходится забивать. Тем не менее, учитывая особенности работы с радионуклидами, второй прием маркировки (под кожу) более удобен. Изготовление кольца за щитом, когда объект исследования виден только в зеркале, а руки в толстых перчатках теряют чувствительность, требует значительного навыка и в 3—5 раз большей затраты времени, чем при маркировке под кожу.

Вводя зверькам радиоактивный кобальт под кожу, необходимо учитывать возможность повреждения внутренних органов, особенно у мелких животных. После маркировки всех зверьков выдерживают под наблюдением не менее 2 ч в свинцовом отсаднике и только после этого доставляют к месту выпуска в свинцовом контейнере на особой тележке или чаще — на носилках с ручками длиной 6—8 м. Меченого зверька выпускают в тот же ход, нору или место на поверхности, где он был пойман.

Для обнаружения и слежения за зверьком применяли серийные радиометры СРП-2 и Луч-А. При наблюдении за двигающимся зверьком целесообразен СРП-2, так как он более чувствителен и быстрей реагирует на перемещения меченого животного. Контролируя зверька, находящегося на отдыхе в гнезде, лучше использовать Луч-А, так как особенности его звуковой сигнализации обеспечивают слышимость сигнала на расстоянии 6—15 м. Надежное и постоянное слежение за всеми передвижениями меченого зверька в течение длительного времени лучше проводить при одновременной работе трех наблюдателей с тремя приборами. Наблюдатели располагаются на равном расстоянии по радиусам круга диаметром около 10 м, в центре которого будет выпущено животное. Это расстояние обеспечивает контроль за движениями зверька и в то же время гарантирует защиту от облучения.

Первые часы наблюдений обычно наиболее трудны, так как неизвестны

ни характер передвижения, ни направления перебежек животного. Потом эти особенности становятся понятными, и начинают вырисовываться контуры индивидуального участка, что существенно облегчает слежение. Поэтому целесообразно приступать к наблюдениям за зверьком в начале дня, чтобы до наступления темноты ознакомиться с особенностями передвижения особи. При соответствующем навыке наблюдения в дневное время могут проводить один-два человека. Наблюдения обычно продолжаются сутки без перерыва. Затем производят съемку участка активности зверька. На заранее составленной схеме с основными ориентирами и элементами внешней среды, имеющими значение в жизни животного (кусты, деревья, различные укрытия, растительные комплексы и др.), по ярлыкам наносят передвижения зверька, отмечают места отдыха и кормежек. Хорошее дополнение ко всему этому дает раскопка подземных ходов и гнезд.

Краткая сводка по характеру использования территории млекопитающими

Описанными выше методами мечения жесткими γ-излучателями проведены многочисленные исследования по характеру использования территории и активности млекопитающих. Очень кратко остановимся на результатах этих работ, полученных различными авторами.

Лесные полевки (род Clethrionomys [202, 293]). Абсолютные величины длины суточного пробега полевок изменчивы у разных зверьков, что связано с размерами, формой и расположением их индивидуальных участков и составляет у Cl. glareolus 160–3450 м (данные по 18 самцам и 20 самкам за 99 сут.), у Cl. rutilus – 142–2707 м (данные по 4 самцам и 4 самкам за 17 сут.). Длина суточного пробега меняется по сезонам, как и относительные показатели подвижности зверьков. Так, в период размножения у самцов подвижность больше, чем у самок, в другие сезоны половых различий этого показателя не отмечено [82]. Также были рассчитаны расстояния, пройденные полевками в каждую фазу активности, что дало возможность рассчитать их путь в светлое и темное время суток. Обычно наиболее подвижны полевки в ночные часы. Особенно это ярко выражено у самцов. Летом за фазу активности самцы проходили ночью в среднем 420 м, днем – 230 м, самки – соответственно 170 и 130 м.

Характер перемещений по участку определяется короткими перебежками длиной 5–7 м. Максимальная безостановочная перебежка рыжей полевки – 226 м [82]. Характер перемещений зимой такой же: полевки под снегом пробегают открытые места и задерживаются в валежинах, у подножий больших деревьев, в кустах и завалах [290].

Индивидуальный участок. Непрерывные наблюдения за одним зверьком в течение нескольких дней дали возможность судить о том, как формируется индивидуальный участок. Площадь суточных участков колеблется от 200 м^2 до 1 га у рыжих полевок и до 1,3 га у красных полевок (табл. 11, здесь же представлены материалы по бурозубкам). Так же, как участки обитания, суточные участки самцов в летний период больше участков самок. Зимой у самцов участки меньше летних и нет разницы в площади, используемой зверьками разного пола. Самки обладают наименьшими участками в последние дни беременности и сразу после родов. Так,

Таблица 11

Размеры суточных участков бурозубок и лесных полевок [318] (дана в сокращении)

Вид	Место наблюдений	Месяцы	Пол	Число участков	Средняя площадь, га	Средняя длина, м
Обыкновенные бурозубки	Кировская область	VI, VIII	Самцы*	2	0,19±0,04	70
			Самки	3	0,19±0,01	70±4
Арктические бурозубки	Ямало-Ненецкий авт. округ	VII, VIII	Самцы*	5	0,39±0,11	220±32
			Самки	5	0,42±0,12	210±49
Красные полевки	Ямало-Ненецкий авт. округ	VII, VIII	Самцы	4	1,18±0,25	360±10
			Самки	5	0,22±0,08	140±8
	Кировская и Костромская области	VII, VIII	Самцы	4	0,64±0,10	290±37
			Самки	4	0,43±0,17	120±29
Рыжие полевки	Кировская и Костромская области, Удм. АССР	VI, III VIII	Самцы	6	0,62±0,10	170±28
			Самки	10	0,17±0,03	70±11
	Подмосковье	IX	Самцы	6	0,30±0,15	115±35
			Самки	22	0,10±0,01	50±3
	”	I, II	Самцы*	6	0,19±0,02	80±7
			Самки	4	0,28±0,06	100±20
	”	III, IV	Самцы*	20	0,26±0,03	100±6
			Самки*	20	0,20±0,02	90±6

*Группы зверьков, в которые не входят участвующие в размножение особи.

самка рыжей полевки в день родов имела участок 0,08 га, в период кормления – 0,09–0,11, а когда кончила кормить, ее участок увеличился до 0,26 га. Самка красной полевки в последний день беременности и после родов имела участки 0,05–0,09 га, тогда как холостая самка имела участок 0,50–0,67 га. Размеры участка, установленные для самок в последние дни беременности и в первые дни после родов, могут быть приняты за минимальную территорию, на которой зверек находит достаточные запасы корма в данное время. С другой стороны, у рыжих полевок нет двух суточных участков, полностью совпадающих друг с другом. Каждые сутки используемая территория несколько изменяется, но при этом часть площади посещается постоянно. Один суточный участок как бы перетекает в другой, при этом в каждую пару суток площадь, используемая оба дня, в среднем составляла 56–58%, у самца колебалась от 29,4 до 83,1%, у самки – от 39 до 82%. Нарушаются эти пропорции только на короткое время, у самок – при рождении детенышей, у самцов – в период гона. Так, участок у одной из самок за последний день беременности почти целиком вошел в участок за следующие сутки (общая площадь составляла 95%). Участок этой особи в конце выкармливания молодняка сместился, и общая площадь с предыдущим составляла 60%, а после выхода молодых общая площадь с участком во время кормления детенышей составляла лишь 30%, несмотря на то, что территория, используемая за сутки, увеличилась почти в 3 раза.

У самцов полевок в дни гона суточные участки достигали 1 га и более. Такого же размера была многодневная территория самцов, установленная путем повторных поимок зверьков, меченных отрезанием пальцев [318]. Видимо, такая величина характерна для индивидуальных участков самцов этого вида, а в период гона зверек за сутки обходит его весь.

Взаимное расположение последовательных суточных участков рыжих полевок как в период размножения, так и вне его, свидетельствует о том, что индивидуальный участок у этого вида представляет единую территорию, постепенно используемую в разные сутки.

Сходно расположение суточных участков у красных полевок. В летнее время процент общей площади двух последующих суточных участков одной особи составлял 20 и 93,1; в среднем 57. Наблюдения позволили установить, что многодневный участок у этих видов представляет единую сплошную территорию, последовательно используемую в разные дни [318].

Выявление убежищ. За сутки рыжие и красные полевки использовали для сна от одного до пяти-семи убежищ, чаще два-три. Одним убежищем в течение длительного времени пользовались только кормящие самки. Зверьки, не связанные с выводками, в течение суток меняли места отдыха, но в холодное время года у них обычно одно-два предпочитаемых убежища. Так, ранней весной при наличии снежного покрова самка в течение недели использовала шесть убежищ, из них ежедневно, проводя в нем 72% времени от всей продолжительности отдыха, другие же она посетила за неделю 1–2 раза. Самец за восемь суток также использовал шесть убежищ, из них постоянно бывал в двух (в одном провел 46%, во втором – 50% времени отдыха), другие посетил лишь по разу. Около 40% убежищ не имели гнезд. Одно убежище может использоваться несколькими полевками. Часто полевки для отдыха использовали различные естественные укрытия: пустоты в корнях деревьев и кустов, дупла в пнях и деревьях, расположенные иногда довольно высоко – 1,5–2 м от земли, различные валежины, завалы, кучи хвороста и ходы землероек [6–8].

Суточная активность. Продолжительность суточной активности рыжей полевки колеблется от 2 ч 16 мин до 12 ч 14 мин, в среднем составляя 7 ч. Для красной – 4 ч 43 мин – 10 ч 36 мин и 6 ч 32 мин. У обоих видов активность полифазная, круглосуточная. Число фаз активности у рыжей полевки 3–11, в среднем 7, у красной – 4–9, в среднем 6.

Продолжительность отдельных фаз активности у рыжих полевок колеблется от 1 мин до 4 ч 28 мин, в среднем 59 мин, у красных полевок – от 1 мин до 3 ч 53 мин, в среднем 1 ч 17 мин. Периоды сна у рыжих полевок колеблются от 9 мин до 7 ч 57 мин, в среднем составляя 2 ч 30 мин, у красных полевок – 15 мин – 8 ч 33 мин, в среднем 3 ч. У красной полевки продолжительность активности короче, чем у рыжей. Кроме того, красная полевка более ночная, чем рыжая. Распределение активности, видимо, связано с особенностями светового дня. В тундре Ямала в летнее время фазы активности красной полевки более равномерно распределены в течение суток, чем в лесных областях, где есть тенденция к преобладанию ночной активности [211, 292].

Сезонные изменения активности. Для рыжих полевок общая продолжительность суточной активности растет от зимы к лету, составляя зимой 5 ч, весной 7 ч, летом 8,5 ч, т.е. возрастает от зимы к ле-

ту с 21 до 35% и вновь понижается осенью до 27%. Средняя продолжительность отдельных фаз активности также меняется по сезонам: они короче зимой и длиннее летом. Сезонные изменения длительности фаз отдыха менее заметны [292].

Анализ результатов наблюдений говорит в первую очередь о чрезвычайной лабильности активности полевок. Показатели активности одного и того же зверька в последовательные сутки наблюдений могли различаться в той же степени, что и у разных зверьков. У полевок, за которыми проводили длительные наблюдения, максимальные показатели почти вдвое превышали минимальные. Предсказать дальнейший ход зверька было невозможно. Не отмечено связи активности с суточными изменениями температуры и давления. Нет четкой приуроченности отдельных фаз активности или отдыха к определенному времени, в том числе к восходу или закату солнца. Различия между самцами и самками по всем анализируемым показателям во все сезоны оказались статистически недостоверными [292]. Дополнительные сведения по использованию территории рыжими полевками приведены в разделе "землеройки".

Землеройки (род Sorex). Особенности использования и структура участков обитания бурозубок, а также лесных полевок по данным мечения ^{60}Co довольно полно представлены Л.А. Хляп [316–319]. Ее материалы и положены в основу настоящей сводки. Здесь же приводятся частично материалы по лесным полевкам, поскольку многие черты использования территории этими животными сходны.

В общей сложности в различных районах нашей страны автором помечены один самец и три самки обыкновенных бурозубок, 6 сут наблюдений; один самец и две самки арктических бурозубок, 12 сут; самец и самка малой бурозубки.

С у т о ч н ы й у ч а с т о к. Суточный участок обычно занимает десятые доли гектара. Наименьший участок – 300 м^2 – отмечен у неполовозрелой самки малой бурозубки, наибольший – 8360 м^2 – у самки арктической бурозубки в состоянии эструса (см. табл. 11). Территория, используемая зверьком, возрастала по мере увеличения срока наблюдений. Данные, полученные в результате недельных наблюдений за самкой арктической бурозубки, приведены в табл. 12. Часть территории самка использовала повторно, но, кроме того, в каждые из 7 сут она обязательно посещала не обследованные ранее места. В итоге площадь участка за 7 сут наблюдений составила 1,55 га. Причем уменьшение прироста используемой территории на шестые и седьмые сутки, по-видимому, вызвано болезнью зверька.

Ф о р м а у ч а с т к а. Форма участка разнообразна и зависит от биотопа. В сравнительно однородных – она округлой формы. Суточные участки малых и арктических бурозубок были вытянуты в соответствии с грядистым рельефом пойм и зарослями кустарников. Используется территория неравномерно: разные места различаются по регулярности и длительности посещений. Основную долю суточного участка занимают места, где зверек побывал один-три раза в течение одной или двух фаз активности. Так, территория, которую обыкновенные бурозубки посещали не более двух раз за фазу активности, занимала 50–80% их суточного участка. Арктические бурозубки не более трех раз в сутки посещали 60–95% площади суточных участков. Напротив, места, где бурозубки бывают часто (до

Таблица 12

Изменение площади участка обитания и числа убежищ арктической бурозубки в зависимости от сроков наблюдений

Число суток	Площадь участка, м²	Прирост площади участка			Число убежищ
		ежесуточный		за весь срок	
		м²	%		
1	8370	–	–	54,1	7
2	9594	1224	12,8	62,0	12
3	10365	774	7,5	67,0	14
4	12798	2430	19,0	82,7	20
5	15237	2439	16,0	98,4	25
6	15462	225	1,5	99,9	30
7	15480	18	0,1	100,0	34

сорока посещений в сутки), занимают небольшие пространства, приуроченные в ряде случаев к убежищам зверьков. Не было ни одной точки, которую зверек посещал бы каждые из 7 сут. Преобладание редко используемых мест прослеживается и у многих мышевидных грызунов. Очевидно, одноразовые проходы по какой-либо территории столь же характерны для мелких млекопитающих, как и повторное использование отдельных укрытий и дорожек [318, 320].

Подвижность и перемещения. Подвижность бурозубок высока. Преодолеть расстояние в 50–70 м бурозубкам не составляет особого труда. Так, обыкновенные бурозубки летом за час активности проходили в среднем 90 м днем и 170 м ночью. Длина суточного пробега у обыкновенных бурозубок 1,1–2,5 км, у малых – 0,6–1,3, у арктических – 0,9–5,8 км. Хотя зверьки не перемещаются по прямой, размеры участков обитания достаточно велики. Длина недельного участка арктической бурозубки составляла 360 м, суточные участки имели в длину десятки метров (см. табл. 11).

Для землероек характерны три типа перемещений: кормовые, смена мест кормежки и обследование территории. Чаще всего наблюдали перемещения от убежища к убежищу. В этих случаях убежище, в котором бурозубка заканчивала фазу активности, было значительно удалено от первоначального, используемая территория представляла собой ленту маршрута площадью 60–660 м², а смена убежища сопровождалась обычной жизнедеятельностью зверька с преобладанием кормового поведения. Перемещения вблизи убежища также характеризуются преимущественно кормовым поведением, но бурозубки при этом не меняли убежища и держались на небольшой территории (до 250 м²). Третья форма использования территории отличается быстрыми, безостановочными перемещениями на площади, близкой по размерам к суточному участку (670–17460 м²). Подобное повышение подвижности связано, возможно, с обследованием местности и ее охраной. Первые две формы использования территории чаще отмечали в светлое время суток, третью – в темное время.

Суточная активность. Все бурозубки имели круглосуточную полифазную активность. Число фаз активности от 8 до 17 и близко у разных видов. Продолжительность активности велика и составляет более 10 ч в сутки. У малых бурозубок она не превышала 15 ч, но для обыкновенных и арктических бурозубок 15–16 ч активности – обычное явление. Активность одной и той же особи может сильно варьировать, и наибольшая – у самок в состоянии эструса – доходит до 21 ч, также наиболее продолжительна отдельная фаза – 6 ч 47 мин. У малой бурозубки средняя продолжительность отдельных фаз равна 1 ч 12 мин, у обыкновенных и арктических – 1 ч 25 мин, фаз сна – соответственно 56, 51, 44 мин. Продолжительность фаз активности варьирует в течение суток. Какую-либо четкую закономерность их изменения выявить трудно, однако самые долгие фазы активности обыкновенных и малых бурозубок (больше 2 ч) были приурочены к темному времени суток. Следовательно, бурозубки ночью не только более подвижны, но и более активны.

Использование убежищ. За сутки бурозубки использовали два-десять убежищ [2]. Лишь одни сутки самка арктической бурозубки проводила каждую фазу отдыха в новом убежище. Во всех остальных случаях наблюдались как смена мест отдыха, так и повторное использование некоторых из них. Предпочитаемые убежища можно выделить не в каждые сутки, и они не оставались постоянными при длительных наблюдениях. Этим бурозубки отличаются от рыжих полевок, у которых одно или несколько предпочитаемых убежищ. Возможно, что отсутствие относительно постоянных мест отдыха, по крайней мере летом, является одной из причин редких повторных поимок бурозубок на месте мечения. Используемые убежища располагались как в центре, так и по краям участков обитания, чаще в наиболее укрытых местах; гнезд или какой-нибудь выстилки не обнаружено.

Подводя итоги особенностям использования и структуре участков обитания бурозубок и лесных полевок, Л.А. Хляп делает следующее заключение [318]. Бурозубки и лесные полевки бóльшую часть своей жизни оседлы, однако они не обитают в пределах неизменных границ, а время от времени выходят за использованную ранее территорию. Суточные участки обычно занимали десятые доли гектара (максимально – 1–2 га) и простирались в длину на десятки или сотни метров (максимально 400 м).

Последовательность использования суточного участка бурозубками и лесными полевками различалась. Бурозубки днем перемещались либо вблизи убежища, либо от убежища к убежищу, используя в каждую фазу активности небольшую площадь и занимаясь главным образом поиском пищи и кормежкой. Ночью подвижность этих землероек резко возрастала: зверьки обследовали значительные пространства, повторяя и пересекая прежние маршруты, преобладало исследовательское поведение. В этой связи размеры и целостность территории, используемой бурозубками, определялись главным образом ночными перемещениями, а интенсивность использования – дневными.

У лесных полевок различия в перемещениях днем и ночью менее выражены. В большинстве фаз активности зверьки обходили значительные пространства, но полнота использования территории была мала, так что путь чаще имел вид несложной петли. За несколько фаз маршруты пере-

плетались так, что возрастала и величина участка обитания, и полнота его исследования.

Не исключено, что способы формирования индивидуальных участков бурозубок и лесных полевок также различны. Недельные наблюдения за самкой арктической бурозубки показали, что некоторые ее суточные участки могут не перекрываться. Суточные участки, выявленные за тот же срок у трех рыжих полевок, обязательно имели общую площадь.

Несмотря на отмеченные различия, многие черты использования территории бурозубками и лесными полевками сходны. Эти черты проявляются независимо от срока наблюдений и отражаются в структуре участков обитания.

1. Зверьки используют территорию неравномерно, причем большие площади занимают места с минимальной степенью взаимодействия зверька со средой своего обитания и меньшие — с интенсивной.

2. Интенсивно используемые места размещены небольшими пятнами, не связанными с конфигурацией границ участка обитания. Целостность участка создается за счет однократных перемещений зверьков.

3. Зверьки не пользуются постоянно одними и теми же путями перемещений, местами кормежки и убежищами, а отдают предпочтение то одним, то другим. Суточные участки и их структурные элементы смещаются. В тех случаях, когда зверьки неизменно живут в пределах определенного района и систематически совершают широкие обходы территории, смену предпочитаемых мест можно охарактеризовать как внутреннюю переложную систему землепользования.

4. Порядок использования территории не детерминирован, что значительно осложняет выявление и прогнозирование структуры участков обитания. Сходство основных черт использования территории у бурозубок и лесных полевок можно объяснить однотипностью взаимосвязей особей разных видов с пищевыми ресурсами, хищниками и своими сородичами. Автор считает, что эти взаимосвязи наиболее существенны для формирования характера использования зверьками территории.

Мыши [201]. Структура индивидуальных участков и характер подвижности и активности мышей (роды Apodemus, Mus) имеют свои особенности. По наблюдениям за 12 зверьками в течение 2–3 сут в пяти случаях было установлено, что им свойственны выходы за пределы постоянно используемой территории на 100–300 м. В двух случаях из них зверьки не возвратились обратно, а остались на новом месте и в следующие сутки жили уже там, используя новые кормовые площадки и убежища. Поведение зверьков при этом свидетельствовало о том, что территория была знакома им и раньше. Они быстро находили убежища, укрытия и кормовые участки, двигаясь между ними кратчайшими путями. Перемещаться они могут на значительные расстояния за короткий срок: так, для домовых мышей суточный пробег в летнее время — 0,5–2 км, для лесных — 0,5–1,6 км; зимой под снегом — 0,2–0,3 км, так что преодоление пространства в 1,5–2 км за несколько часов вполне вероятно.

Активность. Наблюдения за 7 экз. лесных мышей, проведенные в общей сложности 14 сут в июне-июле в зоне южных полупустынь, в апреле — в зоне смешанных лесов при наличии снежного покрова (грызуны вели подснежный образ жизни), показали, что суточная активность в юж-

Таблица 13

Размеры суточных участков мышей

Район наблюдений, область	Сезон	Число участков	Величина суточных участков					
			самцов			самок		
			средн.	мин.	макс.	средн.	мин.	макс.
			Лесная мышь					
Московская	Зима	5	470	310	630	718	480	844
Актюбинская	Лето	9	1510	912	2252	1558	750	2440
			Домовая мышь					
Саратовская	”	10	1585	1360	1726	1743	1130	2230

ных районах — 7—8 ч 50 мин, зимой в лесной области — 1,5—3,5 ч. Активность одно- или двухфазная летом и одно- четырехфазная весной. В одинаковых условиях активность домовых мышей более лабильна, чем лесных. Лесные мыши сохраняют ночной характер активности более прочно, чем домовые. Последние в южных районах строго ночными бывают лишь при очень жаркой погоде (36—40°), они более активны днем. Когда домовые мыши были деятельны только ночью, то активность их была монофазная, продолжительностью 7—8,5 ч. Если они выходили и днем, у них было по шесть периодов активности, суммарная продолжительность в таком случае была 11,5—15,5 ч. Лесные мыши летом были активны примерно 7—9 ч, зимой их активность сокращалась до 1,5—3,5 ч, что, видимо, связано с питанием запасенными кормами в это время [289].

Суточные участки. Величина их близка к размерам участков обитания, установленных при помощи ловушек на небольших площадках мечения (табл. 13). Отмечены переходы мышей из первоначальных участков, в некоторых случаях с возвратами, в других — с переселением на новое место. Перечисленные материалы показывают, что индивидуальный участок у мышей представляет собой кружево из небольших площадок (пятнистое строение), соединенных между собой путями переходов. Каждая площадка имеет минимум одно убежище и может обеспечить кормом зверька в течение какого-то времени.

Серые полевки (род Microtus [136]).

Суточный участок. У достаточно эвритопных видов размеры индивидуальных участков тесно связаны с типом местообитаний. Эта связь отчетливо прослеживается у обыкновенных полевок. Так, суточные участки самца при обитании в колонии занимали всего 3—8 м^2, однако при этом вся семья полевок ежедневно меняла территорию. Суточные участки другого самца в колонии на стерне занимали 20 м^2 [76]. В этих же районах полевки, обитавшие на лугу и слабо связанные с норами, имели гораздо бо́льшие суточные участки — 150—550 м^2. Участки несравненно бо́льших размеров свойственны обыкновенным полевкам в увлажненных пойменных местообитаниях, где они вовсе не роют нор и ведут образ жизни, типичный для полевок-экономок. В этих условиях участки зверьков

занимают сотни и даже тысячи квадратных метров. Наконец, размеры участков обитания есть функция времени, поскольку они меняются ежедневно. Мечение полевок радиофосфором [134–136] показало, что в течение суток используется лишь часть участка. Суточные участки, накладываясь один на другой, формируют участок обитания. Вполне понятно поэтому, насколько трудно сравнивать участки полевок, полученные разными исследователями за разные сроки. Эти трудности многократно умножаются при сравнении данных, полученных разными методиками мечения. Хорошая иллюстрация сказанного – размеры участков одного зверька при разных способах их определения. Так, суточный участок самца полевки-экономки занимал около 12000 м^2, тогда как 28 отловов этого зверька почти за месяц выявили участок в 3000 м^2 [3, 138]. Подобное сравнение есть и в другой работе [228].

Радионуклидное мечение обыкновенных полевок в стогах и ометах показало, что суточный пробег самцов зимой колеблется от 34 до 400 м, самок – от 15 до 618 м; средние его показатели одинаковы для самок и самцов. Подвижность полевок заметно варьировала в зависимости от объема омета и культуры, из которой он сложен, в течение суток отдельные зверьки могут использовать значительную часть омета или стога (объемом до 400 м^3), а иногда практически весь его объем. При этом отдельные части омета (стога) посещаются чаще других, что приводит к неравномерному его использованию. Наиболее интенсивно используются нижняя часть омета и поверхностные его слои. Использование полевками стогов и ометов разное в зависимости от культуры, из которой они сложены, состояния субстрата, а также от индивидуальных особенностей зверька; у одной особи показатели также меняются [80, 101]. Полевки используют омет и в летнее время в качестве убежища, выходя из него для кормежки не более чем на 10–20 м. Периодические выходы зверьков отмечены и зимой [175].

Перемещения и подвижность. Кормовые перемещения серых полевок в укрытиях составляли несколько метров и занимали нередко всю фазу активности зверька. При смене мест кормежки полевки быстро пробегали открытые участки местности, причем длина таких пробегов достигала 20–30 м [75]. При обходах участка полевки совершают быстрые, почти безостановочные передвижения вдоль его границ, проходя расстояние 40–70 м. Сумма всех этих перемещений по участку составляет суточный пробег зверька, который насчитывал у самок 100 м, а у самцов – 230 м. Перемещения самок полевок-экономок традиционными методами мечения наблюдали на расстояние 70–80 м и самцов – на 110 м в пределах площадки мечения [137, 141]. Истинная же подвижность зверьков в этом районе оказалась гораздо выше, чем при повторных отловах. Так, суточный пробег самок варьировал от 419 до 706 м, а самцов – от 1335 до 2120 м. В отдельные фазы активности полевки пробегали от 2 до 674 м, причем отмечены периодические обходы всего суточного участка за одну фазу активности. Из-за высокой подвижности полевок и довольно больших участков значительная часть мигрантов, установленных методом отловов, в действительности являются оседлыми зверьками, совершающими передвижения в пределах участка обитания [3]. Подвижность полевок-экономок в тундре также оказалась достаточно

высокой. Суточный пробег самки составлял 750–760 м, самца – 2450 и 4030 м. Более высокая подвижность самца выражалась в большей частоте посещений отдельных мест участка при меньшем сроке пребывания в каждом из них. Перемещения полевок за отдельную фазу активности варьировали от 0,2 до 2358 м. Интересно, что подвижность полевок-экономок в тундре была выше, чем в лесной зоне, а закономерного ее возрастания в определенное время суток в обеих зонах не отмечено [3, 77].

Активность. Наблюдения за обыкновенными полевками в различных климатических районах не выявили "пиков активности", приуроченных к определенному времени суток как в естественных местообитаниях, так и в стогах и ометах. Общая продолжительность их активности в сутки составляет от 8 до 14 ч, т.е. 33–59% времени суток. Число фаз активности варьирует от 7 до 16, а продолжительность – от 4 мин до 4 ч. У разных особей и у одного зверька в разные дни наблюдаются преобладание то одной, то другой формы активности: пребывание в норах, кормежка или перемещения [203]. Число убежищ, используемых полевками для отдыха, и частота использования разных убежищ сильно варьируют [80]. Зимой ритм активности остается таким же, однако зверьки в ометах менее активны.

Полевка-экономка в лесной и тундровых зонах также обладает круглосуточной полифазной активностью и не выявила закономерных "пиков активности". Так, в лесной зоне полевки были активны в общей сложности 43–60% времени суток. Число фаз активности за сутки варьировало от 5 до 10, а их продолжительность – от 1 мин (смена убежища) до 6 ч. При одновременном наблюдении за двумя полевками их фазы активности и отдыха не совпадали. В тундре активность полевок-экономок занимала 58–64% суток; число фаз активности зверьков за сутки, как и в лесной зоне, – 5–10, а их продолжительность – от 2 мин до 9 ч. Активность полевок не коррелировала с суточными колебаниями температуры, весьма значительными в тундре. Полевки в естественной обстановке вдвое активнее, чем в лабораторных условиях. В обоих районах полевки регулярно меняли убежища (от трех до семи раз в сутки), в ряде случаев предпочитая одно из них независимо от наличия в нем гнезда [3].

Кроты (Talpa europeae). Радиоактивным кобальтом было помечено восемь кротов: четыре самки, четыре самца [99]. Было установлено, что обычно все перемещения зверьков летом и зимой проходили по неглубоким ходам под лесной подстилкой или прямо в подстилке; двигаются они медленно, проходя 1 м за 10–12 с, часто останавливаются на несколько секунд, иногда остановка продолжается 1–2 мин. Регулярно зверьки уходят в сторону от хода и начинают активно двигаться под дерновиной, по-видимому, для поиска и добычи дождевых червей и другого корма, затем они возвращаются в ход и двигаются дальше. Ночью некоторые из наблюдавшихся нами кротов в течение 2–2,5 ч (почти полную фазу активности) проводили на поверхности и добывали корм, передвигаясь не спеша, тщательно обследуя территорию. Затем зверек каким-то образом обнаруживал подземный ход и уходил по нему дальше. Данным методом удалось установить, что взрослые особи вполне оседлы и имеют определенный суточный участок. Размер его у самок от 1630 до 7500 м^2, у самцов они больше: от 6520 до 23 940 м^2. Значительна и величина суточ-

ного пробега кротов, установленная методами повторных отловов: у самок – 498–1709 м, у самцов достигает 6106 м. Непрерывные наблюдения показали, что суточная активность кротов полифазная. За сутки число фаз активности колеблется от 4 до 7, а общее время активности меняется от 8 ч 45 мин до 16 ч 06 мин, что составляет 36–67% времени суток. Колеблется и продолжительность отдыха кротов. Число фаз сна в сутки меняется от 3 до 7, а общая продолжительность отдыха – от 7 ч 54 мин до 15 ч 15 мин, что составляет 33–64% продолжительности суток. Длительность одного периода активности не стабильна и может меняться от 12 мин до 6 ч 20 мин. Так же варьирует и расстояние, проходимое зверьком за один период активности, изменяясь от 24 до 1294 м. Наблюдения за одним зверьком в течение одного месяца показали, что крот весь этот срок в основном перемещался в пределах участка, установленного в первые сутки наблюдений. Лишь изредка можно было отметить выходы за его пределы. Период сна кроты проводят либо в расширениях хода с камерой на глубине 10–12 см, либо в части хода с камерой под упавшим стволом дерева и в сухих трухлявых пнях на уровне или выше поверхности земли. Данные по дневной активности крота в зависимости от сезона года приведены в другой работе [448].

Слепыши и слепушонки [274]. Первые наблюдения были проведены румынскими исследователями Hamar et al. [391]. Они метили ^{60}Co горных слепышей (Spalax leucodon Nordm.) и установили их суточную активность, величину перемещений и скорость продвижений. Однако попытки Л.А.Хляп с соавт. [317] провести подобные наблюдения за гигантским слепышом (S. giganteus Nehr.) окончились неудачей. Выпущенный слепыш моментально скрывался в глубоких ходах, и его изредка обнаруживали в нескольких точках поселений. Вероятно, при работе со слепышами надо применять другую методику, чем при прослеживании перемещений других грызунов.

Непрерывные наблюдения за обыкновенной слепушонкой (Ellobius talpinys Pall.) проводили в Западном Казахстане, были помечены самец и самка. Установлена площадь суточного участка: у самки она достигала 21 и 14 м^2, у самца – 14 и 12 м^2. За сутки каждая слепушонка обходила меньше половины поселения, установленного по выбросам земли. Участки обоих зверьков за 2 сут занимали почти все поселение, и зверьки перемещались по одним и тем же ходам. Длина суточного пробега достигала 200–280 м, за один период активности – до 73 м. Быстрые перебежки у них чередовались с остановками, длительность которых была чаще меньше 10 мин, максимум 40 мин, вероятно, для кормежки. Роющая деятельность занимала у самца порядка 2 ч, у самки – 8–26 мин. Во время наблюдений зверьки перемещались только под землей. Общая продолжительность активности за сутки была от 9 ч 48 мин до 12 ч 49 мин (41–53% времени суток), на светлое время приходится 77–90% активности.

Помимо перечисленных выше видов животных работы были проведены также на большой (Rhombomys opimus) и гребенщиковой (Meriones tamariscinus) песчанках, выявлены суточная активность, характер перемещений по участку, использование убежищ [100, 291]; были проведены исследования по хомингу и зимовке летучих мышей [359, 364, 377, 431], работы с алтайской пищухой (Ochotona alpina Pall.) по оценке индиви-

дуального участка и использованию территории [192–194]; наблюдение за ночным животным – мохноногим тушканчиком (Dipus sagitta), получены данные о продолжительности активности и отдыха зверька, размерах суточного участка и характеру использования территории [120]; приводятся данные по оценке площади индивидуального участка двух ежей разного пола [372] и других видов [348, 355, 392].

МЕТОДЫ ИНДИВИДУАЛЬНОГО МЕЧЕНИЯ ПУТЕМ ИНЪЕКЦИИ РАДИОНУКЛИДОВ

Вторая группа методов основана на том, что физиологически активные метки в виде растворов вводят непосредственно в пищевод (желудок) или инъецируют животным подкожно, внутримышечно, внутрибрюшинно (см. табл. 9). В этом случае метка вводится в гораздо меньших дозах, и она часто усваивается организмом и входит в состав тканей животного, т.е. надежно крепится. Часть метки выводится из организма. Если одно и то же вещество инъецируют парентерально, то бóльшая часть его выводится из организма с мочой, если же оно вводится через пищеварительный тракт, то бóльшая часть выделяется с фекалиями. При методах индивидуального мечения необходимо отлавливать животных, и не исключено, что отпущенная после мечения особь будет вести себя несколько иначе (не от введенной радиоактивности), чем обычно особи данной популяции. О пространственной активности меченых особей судят по радиоактивным экскрементам, или непосредственно по отловленным радиоактивным зверькам, или их эктопаразитам.

Особо широкое распространение методы получили при изучении некоторых вопросов эпизоотологии инфекционных заболеваний в популяциях грызунов. Радионуклиды, поступающие в кровь теплокровных животных, передаются их эктопаразитам, что позволяет изучать внутри- и межвидовые паразитарные контакты. Поскольку млекопитающие в этих исследованиях выступают как прокормители эктопаразитов и работы касаются в основном мечения насекомых – носителей заболеваний, то мы остановимся на этих вопросах кратко (в табл. 9 литература также приведена не полностью).

Методическая основа подобных исследований основана на введении водных растворов радионуклидов чаще всего в желудок шприцем с шарикообразным концом, реже внутримышечно. В дальнейшем меченых животных , их фекалии и мочу детектируют в разные периоды времени радиометрами или определяют методом радиоавтографии места нахождения и количество эктопаразитов, питавшихся кровью меченых грызунов.

Так, Ю.В.Руденчик [252–254] для изучения внутрипопуляционных связей как эпизоотологического фактора в поселениях больших песчанок вводил им в желудки натрий фосфат, двузамещенный с ^{32}P, глицин или уксусную кислоту, меченные по ^{14}C. Одновременно песчанке окрашивали урсолом шерсть на голове для визуальных наблюдений. Меченое животное выпускали в месте поимки. В течение нескольких дней за передвижениями песчанки наблюдали путем обхода окружающих колоний в радиусе примерно 300 м от места выпуска. При осмотре колонии устанавливали наличие и число радиоактивных экскрементов. За сутки взрослая песчанка оставляла на поверхности 10–12 радиоактивных прикопок. По такому

количеству "меток" можно судить о посещении колоний и очертить индивидуальные участки песчанок. Радиоактивность одной "конкреции" помета песчанок, регистрируемая прибором Луч-А на расстоянии 1–2 см от счетчика СТС-5, выражалась величиной 50–100 имп/сек, что в несколько десятков раз превышало обычный фон и позволяло очень быстро и надежно отличать радиоактивные прикопки даже на слух – по щелчкам звукового индикатора радиометра. К концу срока наблюдения радиоактивность помета песчанок уменьшилась не более чем в три-четыре раза. В конце опыта меченую песчанку отстреливали. Среди собранных блох методом авторадиографии определяли количество особей, пивших кровь радиоактивных песчанок [226]. Часть опытов по этой же схеме была проделана с ^{14}C, в этом варианте регистрация перемещений опытных зверьков осуществлялась только визуально и по наличию меченых блох. Полевые наблюдения показали, что поведение меченных краской или радионуклидом животных не отличалось от поведения немеченых.

С точки зрения эпизоотологии основной интерес представляют исследования по моделированию элементов эпизоотического процесса. В ходе эксперимента радионуклид имитировал возбудителя чумы. Детальное изложение всех предпосылок подобных исследований можно найти у И.С.Солдаткина, Ю.В.Руденчика и в их совместных работах [108, 233, 253]. Эти исследователи пришли к выводу о медленном распространении эпизоотии чумы в популяциях большой песчанки, ограничивающемся несколькими километрами за год.

Аналогичный метод был использован Свиридовым [269]. Он применил метод мечения блох метионином – ^{35}S активностью 5,55 МБк. Мечение блох производили как через кровь больших песчанок, так и путем погружения 2000 блох в 1 мл метионина активностью 7,4 МБк. Наличие радиоактивной метки устанавливалось также радиоавтографическим методом.

На сурках Берендяева с соавт. [216] использовали ^{32}P и ^{35}S. Блохи получали метку при питании на забежавшем в нору меченом животном. Для выявления меченых насекомых радиоавтографией через 30–42 дня с начала опыта большую часть зверьков на площадках отлавливали и собирали блох. Мечение сурков уточнило представление об активности питания блох сурка в природе. Установлено, что 2/3 находящихся в гнезде блох получают метку уже в течение первых суток. В последующие дни число питавшихся блох почти не увеличивается. Кроме того, радионуклидное мечение конкретизировало критерии определения сурочьих блох. В результате получена возможность разделения осенней и весенней генерации переносчиков, что, в свою очередь, проливает свет на условия сохранения чумного микроба в сезонном перерыве активности эпизоотии.

С помощью мечения ^{14}C с последующей радиоавтографией блох было выяснено, что из выпущенных в шерсть тушканчика 50–100 экз. блох песчанок через 6–12 ч напивалось 75–97% [109]. Показана возможность заноса блох мохноногими тушканчиками в норы больших песчанок. За восемь дней в конце октября на участке 100 га из 2719 блох, собранных в норах и очесанных с песчанок и тонкопалых сусликов, обнаружены две блохи, питавшиеся ранее на тушканчиках. Мечение тушканчиков позволяет устанавливать контакты даже с очень слабой интенсивностью в природных очагах чумы.

Метод мечения переносчиков инфекций (клещи, блохи, вши) радионуклидами был использован на домовых и лесных мышах, обыкновенной и арчовой полевках, желтом суслике, большой и краснохвостой песчанке, монгольских пищухах; для мечения личинок лесных клещей при кормлении их на лабораторных мышах и кроликах или при их непосредственном мечении [1, 11, 12, 78, 79, 109, 132, 139, 181, 217, 220, 239, 247, 277, 284].

Наибольший интерес для териологов представляют работы по парентеральному введению радионуклидов для изучения перемещений млекопитающих и отработки необходимой дозы радиоактивности для мечения животных в природе.

Л. Миллер [416] в предварительных исследованиях на домовых мышах с дозой ^{32}P, равной 7,4 МБк, определил, что время обнаружения метки – две недели со дня введения, и, заключив, что эта доза недостаточна для определения фекальных меток, рекомендовал дозу, вдвое бо́льшую. В полевых экспериментах для изучения местонахождения и перемещений пенсильванских полевок (Microtus pennsylvanicus) была использована доза 7,4 МБк. Через две недели присутствие радионуклида легко детектировалось в пяти свежих фекальных шариках на расстоянии 5 см от счетчика. За это время наблюдений было сделано 1642 находки радиоактивных следов на специально расставленных алюминиевых листах. Было установлено, что зверек каждый день совершает передвижения вокруг какого-то центра, различного каждый день, и посещает различные типы растительности и что индивидуальные участки разных зверьков перекрываются.

Принцип обнаружения метки в экскрементах был использован Е.В. Карасевой и В.Ю. Литвиным для изучения природной очаговости лептоспирозов. Успех мечения в природе в большой степени зависит от правильного выбора дозы нуклида, т.е. необходимость выбора оптимальной дозы, которая не должна вызывать гибели зверьков и ухудшать их состояние и в то же время должна быть достаточно большой для того, чтобы улавливать полевым дозиметром следы радиоактивной мочи на местности. ^{32}P вводился подкожно между лопаток. Через 2–3 ч после инъекции зверька выпускали на месте поимки. Регистрировали счетчиком СТС-6. Удалось установить, что доза 9,25 МБк является для полевок-экономок предельно допустимой и в то же время позволяет надежно регистрировать на местности даже однократные порции мочи достаточно долгий срок [97, 119]. Аналогичный метод изучения миграционной активности и распространения лептоспирозов серыми полевками был проведен с использованием ^{85}Sr [412].

Специальным исследованиям по длительности выведения радионуклидов ^{131}I, ^{55}Fe, ^{54}Mn, ^{58}Co и ^{32}P с мочой и фекалиями (при измерении полевыми дозиметрами), а также выбору оптимальных доз для мечения диких мелких млекопитающих и примерной качественной оценке влияния их на продолжительность жизни, динамику их веса посвящена работа В.Ю. Литвина с сотр. [210].

Так, опыты с ^{131}I показали, что при введении дозы 0,74; 3,7; 7,4; 12,95 и 25,9 МБк на животное метка не улавливается зондом радиометра "Сигнал" в разовых порциях экскретов полевок даже через сутки. Только при активности 51,8 МБк регистрировали слабое излучение разовых порций мочи в первые сутки. Указанная активность неприемлема для мечения

зверьков в природе: на вторые сутки после введения нуклида вес полевки упал с 42 до 31 г.

Введение ^{55}Fe активностью 29,6 МБк позволяет улавливать излучение в полевках до 7 сут, фекалий – до 15 сут. Меньшие активности обеспечивают надежную регистрацию нуклида до 2–3 сут только в фекалиях. Наличие метки в организме зверька улавливалось радиометром до 27 сут. Продолжительность жизни полевок после введения нуклида составляла менее трех месяцев, пять зверьков из десяти прожили весь срок наблюдений – 175 сут. Введение препарата активностью 1,11 и 4,81 МБк не вызывало устойчивой потери веса, напротив, зверек быстро набирал вес. При активности 29,6 МБк наблюдались значительные колебания веса с тенденцией к постепенному его снижению. В двух случаях зарегистрировано размножение опытных полевок.

При активности ^{54}Mn 0,9 и 1,85 МБк нуклид выводится из организма обыкновенных полевок только с фекалиями; продолжительность введения – 20 сут. В разовых порциях мочи нуклид не улавливается даже в первые сутки. Воздействие нуклида на полевок, судя по принятым критериям, незаметно. Продолжительность жизни всех зверьков составила 175 сут (срок наблюдений). На протяжении всего опыта имело место нарастание веса полевок.

Экскреция ^{58}Co с мочой наблюдалась на протяжении 4–5 сут, с фекалиями – 8–12 сут. Величина введенной активности мало влияла на продолжительность экскреции нуклида. Продолжительность жизни половины зверьков составила тот же срок, что и для марганца. Сроки гибели остальных животных не зависели от введенной активности. Сколько-нибудь устойчивой потери веса полевок на протяжении опыта не зарегистрировано, колебания веса не выходили за пределы нормальных. В двух случаях полевки размножались, причем одна самка принесла два помета подряд.

Оптимальная активность ^{32}P для мечения обыкновенных полевок равна 9,25 МБк. Продолжительность жизни полевок при подкожном введении варьировала: три полевки остались живыми в течение всего срока наблюдений – 146 сут, четыре зверька погибли на 91–120-е сутки опыта, остальные – в более ранние сроки. Сроки гибели полевок не связаны с их весом в начале опыта, а характер колебания веса за весь срок наблюдений в общем сходен. Иногда имела место стабилизация веса, после чего зверек вновь набирал вес. У других особей наблюдались колебания веса на фоне его неуклонного подъема, сходные с динамикой веса контрольного зверька. Авторы считают (дополняя данные гл. 1), что радиорезистентность диких грызунов гораздо выше, чем лабораторных животных, и перенесение данных, полученных на них, вряд ли возможно.

Радиоактивный фосфор для слежения за животными по фекалиям использовали также Биркенхольц (цит. по: [334]) и Стоддарт [440], последний сравнивал размер участка обитания водяной крысы, определенный методом повторного отлова животных, с данными, полученными по нуклидной метке (74 кБк на животное). Сравнительная оценка участков обитания показала, что участки, найденные методом радионуклидного мечения, больше и размер участка может быть определен всего лишь за трое суток. Никаких радиационных последствий введения в организм животных ^{32}P не наблюдалось.

Особенно много работ появилось в последнее время по мечению индивидуальной радионуклидной меткой для оценки численности животных по экскрементам. Методика в принципе аналогична, и мы не останавливаемся на ней. Наибольшее применение получил ^{65}Zn при мечении медведей (Ursus americanus) [427], белохвостых оленей (Odocoileus virginianus) [406], барсуков (Meles meles) [404], койотов (Canis latrans) [365], выдры (Lutra canadensis) (цит. по: [334]) и рыси [426]. Неллис при изучении перемещений крупных млекопитающих (кролик, рысь, лиса, опоссум) при инъекции 74 кБк/кг массы животных обнаруживали метку в фекалиях в течение одного года, а если радионуклид попадал в организм с водой – в течение одного месяца при дозе 370 кБк [423]. Для оценки численности енотов использовали ^{115}Cd в дозе 37 кБк/кг массы тела [357, 358]. Собранные в течение 20 сут в поле фекалии сжигали, метку переводили в раствор и просчитывали в течение 10 мин жидкостным сцинтилляционным спектрометром.

Подводя итог методам мечения путем инъекции радионуклидов, следует отметить, что при любом способе введения меток (перорально или парентерально) необходимо отлавливать животное живоловками, что усложняет работу по сравнению с методами самомаркировки. С другой стороны, эти методы позволяют проследить не только за непосредственно меченным животным, но и за меткой при передаче ее эктопаразитам или потомству и самкам того же вида (см. гл. 3) или при ее естественном выделении с экскрементами. Основные задачи, решаемые данным методом, – это вопросы эпизоотологии инфекционных заболеваний, моделирование эпизоотических процессов, характер использования территории, подвижность, оценка численности животных и другие вопросы.

МЕТОДЫ ГРУППОВОГО ПЕРОРАЛЬНОГО МЕЧЕНИЯ

В ряде случаев методы группового мечения незаменимы, особенно при изучении расселения животных. Соответствующий своему назначению метод группового мечения должен обеспечивать неизбирательное и массовое маркирование в идеале всех животных на исследуемой территории, длительное сохранение, надежное и легкое детектирование метки. Огромные возможности в этом отношении имеет метод мечения животных путем их самомаркировки радионуклидами с приманкой. Суть метода состоит в том, что при смешивании радиоактивных веществ с различными видами пищи для животных приманку либо скармливают специально отловленным животным, либо раскладывают в определенных точках на территории их обитания. При поедании ее животным радиометка поступает через стенки желудочно-кишечного тракта в кровь и в дальнейшем участвует в метаболизме аналогично радионуклидам, поступившим другим путем (см. гл. 1). Единственное и очень важное требование к меткам (а точнее, к видам химических соединений) – это то, что они должны хорошо всасываться в пищеварительном тракте.

Метод перорального мечения относится к групповым (массовым) методам мечения. Хотя эти методы и выполняют несколько другие функциональные нагрузки по сравнению с индивидуальными радионуклидными и индивидуальными традиционными методами мечения, сравнительная оцен-

ка показывает, что они имеют некоторые преимущества и особенности.

1. При плотной равномерной раскладке приманки эти методы позволяют метить большие внутрипопуляционные группировки животных, обитающих на площади 5—10 и более гектар, тем самым добиваясь репрезентативности результатов, причем при гораздо меньших физических нагрузках и, что очень важно, в кратчайшие сроки.

2. Кратчайший срок мечения (достаточно одних суток, так как этот срок включает все фазы активности и все формы подвижности животных) обеспечивает маркировку практически всей группировки животных без изменения их популяционных параметров, возникающих в связи с рождением, гибелью или вселением и выселением части животных, что неизбежно при работе на больших площадках. Так, чтобы добиться мечения всех животных даже на одногектарной площадке, живоловками необходимо отлавливать минимум 3—4 сут. При этом не отрицается тот факт, что метод повторных отловов является более информативным: имеется возможность оценки линейно-весовых и других популяционных характеристик животных в ходе эксперимента, в динамике.

3. Использование комбинированного перорального метода мечения несколькими метками с последующим разделением каждой из них позволяет проводить мечение на разных экспериментальных площадках в одно и то же время, или на одной площадке в разные сроки, или совмещая то и другое, т.е. методы позволяют проводить исследования в адекватных задаче масштабах пространства и времени, что должно стать ведущим признаком планирования полевых исследований в популяционной экологии.

4. Эффект мечения пероральным путем выше, чем при других традиционных способах мечения (исключение, пожалуй, составляет пренатальное мечение, где достигается стопроцентный успех). При отловах в ловчие средства существует избирательность в отловах отдельных функциональных группировок животных, или часть зверьков вообще не идет в орудия лова, а из тех, которые отлавливаются, часть погибает при самых тщательных установках и проверках живоловок. А отсюда эффект мечения путем самомаркировки выше. При этом приманка с индикаторным количеством метки не обладает неприятными, отталкивающими органолептическими свойствами, как это имеет место с тетрациклинами и ядами, применяемыми для мечения и борьбы с грызунами.

Метод позволяет также перейти от наблюдений за зверьками к изучению взаимоотношений особей в популяции путем прямых и косвенных наблюдений (по экскрементам). Работы с использованием этих методов нашли самое широкое применение (см. табл. 3).

В нашей стране на млекопитающих методы перорального мечения впервые выполнили Ю.Г.Терновская и А.Н.Ворсин в 1954 г. [295]. Они метили в лабораторных условиях водяных полевок ^{32}P, ^{45}Ca и ^{131}I активностью до 7,4 кБк на животное (74 кБк на 1 кг массы зверька), перемешивая радионуклиды с излюбленной пищей животных – молодыми побегами тростника и морковью. В полевых условиях раскладывали в борозды 597 кусочков моркови с ^{32}P в 10 приманочных точках в течение 5 сут. За 10 дней выловлено 23 зверька, меченых – 2 экз. Авторы делают вывод о пригодности меток по фосфору и кальцию. Аналогичный метод использовал Дженкинс [399], который кормил самок леммингов очищенным овсом, смешанным с 9,25 МБк ^{32}P и нашел, что в течение одного месяца метку можно обнаружить в фекалиях зверька на расстоянии 2,4 м. Через месяц лемминги родили нормальное потомство.

Изучая вопросы эпидемиологического значения серых крыс, Шура-Бура с соавт. [335–337] в условиях лабораторного эксперимента определили минимальную маркирующую дозу ^{32}P. Метка каждой крысе вводилась путем скармливания 15 г приманки, которая готовилась следующим образом: брали хлебной крошки 50 г, сахара 2,5 г, водного раствора метки различной концентрации 7,5 мл. После тщательного перемешивания хлебная крошка делилась на четыре части, каждая из которых скармливалась одной крысе. Позже был использован мясной фарш. Методика приготовления образцов для детекции меток была следующей. Освобожденные от мышц кусочки костей по 1 г заливали азотной кислотой и изготовленный гомогенат просчитывали на установке Б-2. Полученные данные свидетельствуют о том, что доза 13,32 МБк на 1 кг массы крысы обеспечивает сохранение метки свыше 57 дней и безусловно радиометрическое определение ее. Следует отметить, что используемая авторами доза была слишком высока и при данной дозе мечение животных происходило более длительный срок, но анализ только 1 г кости на малоэффективных счетчиках не позволял авторам обнаруживать метку более продолжительный срок. Авторы также анализировали радиоактивность кала крыс и пришли к выводу, что фекалии за первые 7 сут сохраняют радиоактивность от 36 до 53 дней (максимальный срок наблюдения). Они также отмечают, что примененные дозировки радиофосфора для маркировки синантропных грызунов в жилом секторе практически безопасны для людей.

Данной методикой исследовали миграцию серых крыс в районе Ленинградского торгового порта [336]. Приманку держали 3 сут, еще 3 сут и 2 недели (в разных опытах) крыс отлавливали вокруг мест мечения в течение 2–2,5 мес. Среди 1378 отловленных животных 58 оказалось мечеными. Ими показано, что в условиях порта серая крыса совершает активные миграции на расстояния до нескольких километров на суше и через водные преграды. Так, установлено массовое перемещение крыс в октябре на клеевый завод на расстояние 500 м. Зарегистрированы отдельные случаи миграций на расстояние 1,5–4 км.

Особенности миграций серых крыс в Москве в июле изучали В.А.Судейкин с соавт. [287, 288, 313], которые в качестве метки использовали ^{32}P, добавляя его в круто сваренную пшенную кашу с подсолнечным

маслом. Метку вводили в количестве 22,2–29,6 МБк/кг приманки, ее фасовали в бумажные пакеты по 40–50 г (1,48 МБк) и раскладывали в норы грызунов и другие укромные места. Отловлено 34 маркированные крысы. Для радиометрии брали бедренную кость, которую очищали, взвешивали и сжигали, после чего готовили препарат на прибор ДП-100. Параллельно был испытан более ускоренный вариант отбора проб – ампутация хвоста и ступни, дающий возможность выявлять радиофосфор в этих тканях. Лабораторные и полевые исследования показали, что по истечении 52 сут активность в бедренной кости и в хвостовых позвонках и ступнях надежно детектируется. Авторы показали высокую миграционную способность крыс (17 случаев миграции на расстояние 250–550 м), причем подвижность взрослых крыс была выше, чем молодняка.

Полежаев и др. [81] также в ряде городов провели такую же работу не только с крысами, но и с домовыми мышами. ^{32}P смешивали с хлебной крошкой. После маркировки проведено два отлова в течение 5–10 сут в радиусе до 200 м от места прикормки. Показано, что часть зверьков весной и осенью совершают передвижения даже при наличии корма. За 20 дней зверьки могут уходить на расстояние до 70 м от мест мечения. Домовые мыши и крысы, обитающие на разных этажах многоэтажного здания, составляют единую популяцию.

Приманку из кукурузы, содержащую ^{32}P в количестве 13 МБк, использовали Хамар с соавт. [312, 389, 390], которые метили обыкновенных хомяков, домовых мышей и обыкновенных полевок. Приманка раскладывалась возле норы, а затем с помощью счетчика вокруг норы вели поиск радиоактивных экскрементов. За три дня обнаружено 40 таких точек на площади 750 $м^2$. Другой хомяк был помечен в лаборатории (14,8 МБк) и выпущен. В течение трех дней наблюдений обнаружено 38 точек с радиометкой в экскрементах на площади 0,1 га. Аналогичным образом определены участки у двух домовых мышей и одной обыкновенной полевки. По концентрации меток авторам удалось определить, какие растительные ассоциации посещаются чаще.

Радиоактивный фосфор нашел широкое применение для мечения и других видов животных ([47], [147], см. табл. 9). В частности, В.С.Лобачев при пероральном введении его в виде раствора и последующей подкормкой радиоактивными зернами исследовал особенности использования норколоний большими песчанками. Ему удалось установить перемещения животных в соседние колонии и интенсивность их использования. Этих же животных В.С.Лобачев и И.С.Лапин [145, 146] метили ^{89}Sr и ^{90}Sr, активность одного зерна равнялась 0,6–1,1 МБк. Зерновую смесь рассыпали около нор кучками – по 100–200 зерен на колонию на двух участках. Всего было исследовано 220 больших песчанок, отловленных в 16 пунктах. Показано, что эти животные могут мигрировать на большие расстояния: 2,6; 6,0; 9,5 и 17,5 км. Большинство зверьков – полувзрослые, родившиеся ранней весной и летом. Миграция носила направленный характер.

Метод самомаркировки применили и другие авторы, используя радионуклиды ^{45}Ca [445]; ^{46}Sc [407]; ^{75}Se, ^{60}Co и ^{65}Zn [433]; ^{32}P [176, 244, 418, 434].

Методы комбинированного радионуклидного мечения

В предыдущих главах мы остановились на методах индивидуального и группового мечения животных одной меткой, применяемых для решения различных экологических задач. Эти же задачи могут быть решены и методом комбинированного мечения, т.е. при одновременном применении нескольких меток. Несмотря на более трудоемкое исполнение по сравнению с использованием одной метки, информативность получаемых данных в значительной мере увеличивается и затраты несомненно окупаются. При комбинированном мечении, как мы указывали, метки могут применяться на разных экспериментальных площадках в одно и то же время или на одной площадке в разные сроки или могут совмещаться оба метода, т.е. пероральное комбинированное мечение позволяет проводить эксперименты в адекватных задаче масштабах пространства и времени, что должно стать ведущим принципом полевых исследований в популяционной экологии. Применение нескольких меток даст возможность с новых методических позиций решать и такие вопросы экологии, как изучение структуры и функции экосистем. Имея несколько меток, мы можем их использовать для мечения отдельных компонентов той или иной экосистемы (почва, растения, животные), а тем самым изучать перераспределение вещества и энергии между компонентами. Наконец, работы последнего времени – Р.Тамарина с соавт. [441], М.Скотта и Т.Тана [437] – показали перспективность использования комбинированного радионуклидного мечения для оценки степени родства в природных популяциях и для определения успеха размножения самцов. Достаточно сказать, что в последней работе авторы использовали одновременно 12 меток с последующим разделением каждой из них в одной биопробе. Отметим попутно, что применение радионуклидов имеет преимущества перед комбинированным мечением животных антибиотиками группы тетрациклина [102–105, 255, 257], а именно то, что длительность мечения животных нуклидами намного увеличивается, разделение тетрациклинов в костях и экскрементах более длительное, трудоемкое и менее точное, к тому же известно, что антибиотики оказывают пагубное воздействие на микрофлору кишечника, от чего некоторые виды животных погибают при малых дозах [53, 439].

Остановимся на методических особенностях данного метода. Одновременное использование нескольких меток было применено и ранее рядом исследователей; позже мы остановимся на этих работах. При разработке методов комбинированного мечения перед нами стояли следующие задачи. Во-первых, необходимо было отработать минимальную дозу одного нуклида на разовое потребление приманки, которая была бы достаточной для длительного мечения животных. Вторая задача – это подбор нескольких меток для мечения, которые были бы легко различимы в комбинациях.

В лабораторных исследованиях на лабораторных мышах типа BALB и СВА и частично на лесных полевках нами были отработаны оптимальные дозировки для перорального мечения грызунов. В качестве приманки использовали пищевые мучные шарики. Они готовятся по методике, которую обычно применяют зоологи в полевых экспериментах: замешивают тесто из пшеничной муки, готовятся шарики, их обжаривают на подсол-

нечном масле. При приготовлении большого количества приманки (несколько сот и более) проще обжаривать целую "лепешку" и ее затем нарезать на кусочки. Таким образом, приготовленная приманка длительно привлекает животных запахом масла, а ее обжаренная корочка не дает размокнуть ей под дождем в течение нескольких суток. При приготовлении радиоактивной приманки особенность состоит в том, что тесто замешивается на слегда подкисленном (pH 4–5) радиоактивном растворе. Количество воды, муки и радиометки берут с таким расчетом, чтобы в дальнейшем получить определенную удельную активность на пищевой шарик. Расчет радиоактивности приводится в соответствующих руководствах [106].

В качестве радиометок использовали следующие хлористые соединения с радионуклидами: ^{22}Na, ^{32}P (натрий фосфат одно-, двух- или трехзамещенный), ^{35}S (натрий сернокислый), ^{45}Ca, ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{89}Sr, ^{131}I (калий йодистый) и ^{137}Cs. Поскольку Всесоюзное объединение "Изотоп" поставляет соединения ^{89}Sr с примесью до 20% по ^{90}Sr, то в выдержанном растворе экспериментатор практически всегда имеет дело со ^{90}Sr. Нами была отработана дозировка радиоактивности на пищевой шарик весом 2–4 г с таким расчетом, что если зверек съест один такой шарик, то активность приманки будет достаточной для мечения полевок длительное время. При поиске дозировок мы учитывали коэффициенты всасывания в желудочно-кишечном тракте, физический и биологический периоды полувыведения, поведение радионуклидов в организме, типы их депонирования (см. гл. 1).

По результатам лабораторных и полевых экспериментов были найдены следующие минимальные, но оптимальные дозы активности в килобеккерелях (кБк) на один пищевой шарик для пожизненной самомаркировки мелких млекопитающих: для натрия, стронция и цезия – 1,85–3,7; для кальция и цинка – 18,5–37; для кобальта – 37. Дозировки по железу 74–111 и сере 111–185 обеспечивают слежение за меткой в течение 6–8 мес. Минимальная активность метки с короткоживущими нуклидами йода и фосфора определяется продолжительностью экспериментов от их начала до завершения камеральной обработки. При длительности опыта в 1–2 мес. активность метки по фосфору должна быть не менее 74–111, а по йоду – 111–185 кБк. С увеличением продолжительности опытов дозировки увеличиваются примерно в прямо пропорциональной зависимости. Наиболее приемлемыми и хорошо зарекомендовавшими себя из указанных меток в полевых экспериментах являются натрий, фосфор, кальций, цинк и стронций. Цезий показал хорошие результаты в лабораторных исследованиях, но в поле его не применяли. Сера, железо и йод, имея и малый период полураспада, и сравнительно невысокую всасываемость в желудочно-кишечном тракте, ограничены в употреблении, хотя йод при возможности использования свежего раствора в полевых условиях можно с успехом применять, а также он является незаменимым в комбинациях с другими нуклидами, быстро выделяясь из смеси за счет короткого распада. Короткоживущие радионуклиды (например, фосфор и йод) могут быть с успехом использованы для мечения и последующей идентификации меток у животных, населяющих природные радиоактивные местообитания. Отделение природных радионуклидов, имеющих

сравнительно высокий период полураспада и более низкую суммарную активность, от искусственно введенных в организм основано также на большей скорости распада короткоживущих нуклидов.

Найденные дозировки активности вполне достаточны для обнаружения меток при озолении тушек или части животного (задняя нога, ступня, череп или печень в зависимости от типа распределения их по тканям и органам) для серы, кальция и железа. Остальные радионуклиды непосредственно детектируются в тушках или в части животного установками типа "Тесла", VAV – 100, УМФ-1500. Ошибка в обнаружении метки не более 5% при счете пробы 3–5 мин. Интенсивность счета малоэффективных проб, которые обычно составляют не более 10% от всех радиоактивных проб в полевых экспериментах с грызунами, превышает натуральный фон в 2–3 раза, обычно пробы считают на 2–3 порядка выше фона. Наилучшие результаты по мечению и особенно детектированию меток портативными приборами получены при дозах активности в 10 раз бо́льших, чем приведенные выше.

Несколько слов о приготовлении образцов для счета в полевых условиях. В последние годы мы используем стандартные фирменные алюминиевые тарелочки высотой 8 мм и диаметром 30 мм, прилагаемые для просчета проб к установкам. Образцы тканей и органов для радиометрии укладывают в пронумерованные тарелочки, наливают 5%-ный раствор формалина, просушивают, приклеивают к тарелочке и в таком виде транспортируют в лабораторию. Это позволяет сразу же после дополнительной просушки просчитывать их в автоматическом режиме на счетчиках.

Указанные выше минимальные дозировки для жестких излучателей натрия, фосфора, кобальта, цинка и стронция позволяют обнаруживать до 60% меченых животных после 1–2 мес. поедания приманки в поле с помощью переносных приборов РУП-1 и СРП-68-01 [240]. Совершенно ясно, что применение больших дозировок и детекция их более чувствительными приборами позволят регистрировать практически всех животных и более продолжительное время. Это даст возможность в поле получать необходимые данные и активно вмешиваться в ход экспериментов, контролируя и корректируя их проведение.

Остановимся на вопросе подбора необходимых комбинаций радионуклидов. Литвин с соавт. [210] применяли ^{58}Co как наиболее перспективный нуклид одновременно с ^{32}P на полевках-экономках. Результаты полевых испытаний показали, что точки с экскретами животных легко и надежно детектировались друг от друга. Вводимые дозы меток приведены в гл. 3. Легкость идентификации нуклидов в экскретах, сравнительно небольшой период полураспада и другие признаки делают эту пару нуклидов весьма удобной для мечения каких-либо двух частей популяции. Миллимяки с соавт. [419–421] для мечения мелких млекопитающих применили ^{32}P и ^{131}I, а также на пашенной полевке испытали одновременно три метки, добавляя к предыдущим ^{51}Cr. Основная цель исследования состояла в изучении различных особенностей поведения популяции и в использовании этих данных для более правильной оценки ее численности. Приманку по фосфору готовили путем замачивания свежих кусочков яблок в растворе, содержащем 74 МБк ^{32}P, теоретическая активность одного кусочка яблок порядка 555–740 кБк. Метки по йоду и хрому вводи-

лись в кусочки яблок. По обеим меткам расходовали 5 мл растворов с удельной концентрацией 370 кБк/мл на 10 порций яблок. Активность одного кусочка приманки была порядка 555 кБк по каждой метке. Особей, меченных ^{32}P, обнаруживали только по излучению, испускаемому организмом в целом, их фекалии почти не детектировались, а в лаборатории регистрировали ^{51}Cr по селезенке и ^{131}I по щитовидной железе. Джентри с соавт. [375] также использовали три метки одновременно. Они исследовали перемещения четырех видов мелких млекопитающих на огороженном участке площадью 14,1 га. Центральный участок площадью 0,6 га метился ^{59}Fe, вокруг него располагался участок площадью 4,5 га, метка по ^{65}Zn; наружный участок в 9,0 га, куда был внесен ^{131}I. Через 5 сут приманку убирали и начинали отлов, используя для приманивания в сеть арахисовое масло. Всех отловленных животных радиометрировали по трем нуклидам с помощью многоканального амплитудного анализатора импульсов. Использованные радиоактивные метки позволяли обнаруживать животных в течение более длительного периода времени, чем, например, при использовании фуксинового красителя (8 сут после поедания приманки) или при окрашивании шерсти животного (6 сут). Известно использование и большего количества меток.

Разделение четырех радионуклидов в одной биопробе применялось нами и раньше [286], но не в экологических исследованиях.

Приведенный выше литературный материал не дает четкой картины использования конкретных комбинаций меток и способов их разделения. Поэтому мы, используя вышеполученные дозы радионуклидов для перорального мечения одним нуклидом, применили их в полевых условиях в различных комбинациях.

Лучший вариант применения двух меток – это такой, из которых один γ-излучатель, второй – жесткий β-источник. Это такие пары, как кобальт–фосфор, цинк–стронций, цезий–фосфор, натрий–фосфор, натрий–стронций и др., т.е. комбинации натрия, кобальта, цинка и цезия со стронцием-90 и фосфором или другими β-источниками, удовлетворяющими требованиям меток. Вместо указанных жестких β-источников можно использовать ^{45}Ca и ^{35}S и другие метки, но их мягкое β-излучение удлиняет радиометрическую обработку, так как необходимо озолять животных и готовить пробы из порошка. С целью экономии времени разделение проб независимо от количества используемых меток обычно проводится в два этапа. Сначала выделяют только радиоактивные с тем расчетом, чтобы в дальнейшем работать только с ними. Второй этап – определение состава смеси излучателей. В случае применения указанных пар γ-нуклиды выделяют на многоканальном анализаторе импульсов (см. гл. 1 и работы [437, 441]), а остальные просчитываются на обычном β-детекторе. При отсутствии анализатора импульсов разделение можно успешно проводить на обычных β- и γ-детекторах. Для этого необходимо просчитать тушки зверьков (или части тушек) на γ-детекторе с фильтром, полностью поглощающем излучение, затем оставшиеся радиоактивные пробы можно дополнительно просчитать на β-детекторе. При обоих определениях независимо от количества разделяемых меток одновременно просчитываются чистые стандартные образцы и образцы с известными смесями радионуклидов ("свидетели"). "Свидетели" позволяют идентифи-

цировать излучатели по коэффициентам ослабления; этот вопрос хорошо освещен в специальных руководствах [150].

Возможно применение двух и более γ-излучателей с различными дискретными энергиями излучения или двух γ- или двух β-излучателей, резко отличающихся друг от друга периодами полураспада. Разделение их общеизвестно и основано на более быстром распаде одной из меток. При практическом использовании этого метода разделения необходимо считаться со временем распада, т.е. ждать определенный срок и просчитывать пробы несколько раз в стандартных условиях. Нами в полевых условиях были применены в комбинации стронций и кальций, а также стронций и фосфор, последние — очень надежная пара, так как оба — жесткие β-излучатели и их можно разделить несколькими из указанных способов.

Применение трех и более меток основано на тех способах разделения, которые описаны выше. Наибольшее применение получили γ-излучатели с различными дискретными энергиями. Как мы уже указывали, в настоящее время используется 12 меток в одном эксперименте. Но номенклатура меток у экспериментатора может быть ограничена, да и применение γ-нуклидов более опасно для исследователя. Поэтому используются смешанные варианты с применением γ- и β-излучателей: натрий—кобальт—стронций, натрий—стронций—кальций, натрий—стронций—фосфор, натрий—цинк—стронций, натрий—цинк—кальций и другие комбинации. В этих комбинациях важную роль играют физические характеристики меток, приведенные в табл. 8. Практическое применение см. в гл. 4.

Отличительной особенностью применения радионуклидов для мечения является то, что детекция меток осуществляется на автоматических счетчиках. Разделение может производиться на отдельных счетчиках или на комбинированной установке для раздельной радиометрии радионуклидов [248]. Такая установка (в нее входят серийно выпускаемые радиометрические приборы типа VAV-100, "Тесла", АИ-256, ПП-16 и др.) дает возможность довольно быстро разделить две метки при одноразовом просчете проб.

Точность разделения зависит во многом от выбора меток в комбинации, способа разделения, интенсивности и времени счета проб, а также от чувствительности используемой аппаратуры. Предлагаемые выше дозировки радионуклидов обеспечивают разделение их не более чем с 5—10%-ной ошибкой (в зависимости от выбранных комбинаций, а зачастую ошибка в выделении той или иной метки сводится к нулю) при счете проб 5—10 мин. Увеличение времени счета увеличивает точность разделения.

Методы мечения плотоядных животных

Особенность питания плотоядных, или хищных, животных ограничивает применение алиментарных методов мечения, употребляемых для маркирования зеленоядных. Пероральный путь поступления приманки открывает большие возможности для мечения многочисленного отряда не только хищных млекопитающих, но и других представителей классов животных. При этом основное преимущество перорального мечения — отпадает необходимость в трудоемких отловах живых зверей, особенно крупных млекопитающих (или птиц) и в их мечении индивидуальной меткой. Даже если

такие массовые отловы возможны, например, для мелких млекопитающих, не всегда удается надежно пометить зверьков (в частности, землероек).

Покажем это на примере отряда Insectivora, объединяющего многочисленное семейство землеройковых, род бурозубок. По мечению землероек мало работ [317]. Землеройки не относятся к хищным млекопитающим, но основу их пищевого рациона составляют не только насекомые, но тушки мелких грызунов, в особенности печень, гонады, спинной и головной мозг [74, 303, 339]. Наиболее старый и широко распространенный метод повторных отловов и ампутации пальцев оказался малорезультативным. По сводным данным Л.А.Хляп, за период с 1954 по 1968 гг. разными исследователями нашей страны было помечено всего 720 бурозубок пяти видов, из которых повторно отловлено только 118 экз. трех видов; поймано более двух раз 9 экз. Немногочисленные данные по мечению этих животных определяются огромными трудозатратами при отловах землероек, связанными с несовершенством конструкции ловчих средств и быстрой гибелью их при отловах. Так, в силу высокой интенсивности обменных процессов даже при оптимальных летних температурах для этих животных они не выживают в ловчих средствах более 2 ч [317].

Из существующих методов группового мечения плотоядных радионуклидами мы уже останавливались на методе мечения серых крыс путем скармливания им приманки с радиофосфором дозой 2,6–3,0 ГБк на 25 г веса прикормки или 3,7 ГБк на 1 кг массы грызуна [335, 337]. Приготовление приманки осуществляется путем простого физического перемешивания метки с мясным фаршем. Данная дозировка обеспечивает обнаружение метки в костях животных в течение почти месяца. Более длительное сохранение метки в костях (до 57 дней) и безусловное обнаружение нуклида в контрольном органе установлено с дозой фосфора, равной 13 ГБк на 1 кг массы грызуна [336].

Г.И.Монахов и В.В.Тимофеев [180] в опытах по мечению соболей (Martes zibellina) в качестве приманки использовали тушки белок, зайцев, соболей, мышевидных грызунов, а также свежемороженную и соленую рыбу, кедровые орехи, рябину. Активацию приманки проводили двумя способами: выдерживанием ее в растворе нуклида и введением раствора шприцем в заранее умерщвленный объект приманки. Первый способ позволяет активизировать крупные, массой до нескольких килограммов, куски мяса. Однако, как отмечают сами авторы, в этом случае приманка приобретает ненатуральный вид и запах, что настораживает, а зачастую и отпугивает животных. Активизированную таким образом приманку соболя охотнее поедали в наиболее малокормное время года – поздней зимой. При мечении путем инъекций сохраняется первоначальный внешний вид приманки, но раствор нуклида не всегда достаточно равномерно распределяется внутри тушки или крупного куска мяса. При этом способе более эффективным оказалось использование в качестве приманки тушек мелких животных или кусков мяса, которые животные поедали за один прием. При активировании 50–100 кг приманки в течение трех суток потребовалось 296–370 МБк ^{90}Sr и 370–555 МБк ^{35}S. В качестве контроля двум соболям давали с кормом раствор ^{35}S в количестве 370–555 кБк и трем – ^{90}Sr активностью 185–555 кБк на одну особь. Пробы

от соболей, меченных серой, показали очень слабую радиоактивность, иногда недостаточную для подтверждения факта мечения. Стронций дал четкие и ясные показатели, что позволяет считать его вполне надежным индикатором. В полевых условиях, проведенных с 1956 по 1960 гг., было выложено 76 прикормочных точек, приманку животные взяли в 27 пунктах. Всего этим методом было помечено 26 животных, обитавших на площади 140 км^2. В пределах этого района было поймано пять помеченных особей, обитавших недалеко от мест мечения [180].

Основным недостатком приведенных выше методов мечения является большая вводимая доза при малом сроке сохранения метки. При разработке более совершенных способов приготовления приманки следует учитывать главное требование – метка с пищей должна эффективно всасываться в желудочно-кишечном тракте. А это зависит как от особенностей самих меток и соединений, в которых они находятся, так и от того, насколько прочно они связаны с биосубстратами приманки.

С этой целью нами выбраны наиболее употребительные радионуклидные метки, которые отличаются физико-химическими свойствами, степенью всасывания в кишечнике, депонированием в организме, и различные виды приманок: мясные мухи, кусочки мяса полевок, живые дождевые черви и мясные пищевые шарики, приготовленные особым образом. Предполагалось, что степень связывания меток с субстратом приманки будет различаться. Указанные виды приманок выдерживали в растворах радионуклидов при pH 5–6 в течение 7–10 ч с концентрацией 37–185 кБк/мл по ^{90}Sr, для остальных радиометок – 0,9–1,8 МБк/мл. После активации приманку слегка просушивали на фильтрованной бумаге. Предварительное измерение активности показало, что в разовых порциях приманки содержалось от 37 до 370 кБк активности одного из испытанных элементов, наименьшее количество для мух, наибольшее – для дождевых червей; по меткам – наибольшая активность для натрия, фосфора и цинка. Животных содержали в отдельных клетках, которым по отдельности предлагали определенный вид метки с одной из указанных приманок; как правило, они охотно тут же ее съедали. О степени всасывания метки судили по выведенной суммарной радиоактивности с мочой и калом за первые двое суток, а длительность прикрепления меток определяли по количеству (в процентах) оставшейся радиоактивности в тушках забитых животных через 0,5; 1; 4; 8 и 12 мес. после ее поедания. В качестве эталона (100%) принимали количество радиоактивности, содержавшейся в таком же виде приманки, равной по массе и выдержанной в том же растворе, что и скормленная приманка. В опыте были использованы только по 2–4 экз. молодых неполовозрелых особей обыкновенной и равнозубой бурозубок, так как содержание этих животных в клетках представляло определенные трудности.

Прежде чем обсуждать полученные результаты, остановимся на теоретических предпосылках и практическом исполнении метода приготовления мясных пищевых шариков. Основное отличие данного способа состоит в том, что радионуклиды в виде кислых растворов с pH 3–5 предварительно внутривенно вводят в течение 15–20 с в животное-жертву на 2–3 мин, после чего из тушки умерщвленного животного готовят приманку. В качестве меток можно применять практически любой радионуклид, удовлетворяющий требованиям метки; мы использовали кислые (не щелочные,

так как выпадут гидроокиси, слабоактивные в химическом отношении) хлористые соединения ^{45}Ca и ^{90}Sr. Кислый раствор обеспечивает поддержание метки в йонном состоянии, и при поступлении ее в кровь она связывается с низко- и высокомолекулярными соединениями крови, тканей и органов животного: цитратами, глутаматами, аминокислотами, пептидами, белками и пр. [26, 157, 159, 160, 236, 241–243, 250, 330, 331]. Внутривенный способ введения обеспечивает быстрое перемешивание метки во всем организме в отличие от подкожного, перорального и других способов введения, при которых метка медленно всасывается в кровь из органов депо-введения и частично в зависимости от нуклида выводится из организма или поступает в скелет. Время нахождения метки в циркулирующей крови – 2–3 мин – достаточно для полного комплексования ее с биосубстратами организма и равномерного распределения биохимически связанного радионуклида во всех мягких тканях и органах. Более длительное циркулирование ее приводит к накоплению в скелете животного-жертвы, что особенно характерно для остеотропных радионуклидов, и метка будет недоступна для животных, не использующих скелет в качестве пищи. Затравленные меткой мелкие животные (мышевидные грызуны, зайцы) могут использоваться в качестве приманки целиком или по частям для мечения более крупных животных – лисиц, соболей, рысей, волков и др. Для мелких животных – хорька, крысы, землеройки – готовят пищевые шарики или предлагают приманку по частям. Способ приготовления их следующий. ^{90}Sr активностью 560–740 кБк или ^{45}Ca 18,5 МБк вводят под эфирным наркозом в хвостовую или абдоминальную вену лабораторной крысе массой 200–250 г, затем через 2–3 мин животных забивают. Внутренние органы и мягкие ткани мелко нарезают, перемешивают, добавляют небольшое количество муки и всю массу доводят до тестообразного состояния. Для землероек берут навеску в 2–3 г, как наиболее оптимальную съедаемую норму за один прием. Данная навеска при указанных дозировках в крысе содержит метку активностью примерно 110–190 кБк по кальцию и 37–56 кБк по стронцию. Приготовленные таким образом мясные пищевые шарики также предлагали каждому животному по отдельности в клетках.

Результаты экспериментов по выведению меток из организма показывают (табл. 14), что наихудшее всасывание радионуклидов из желудочно-кишечного тракта с мухами и кусочками мяса, т.е. с "мертвой" приманкой (данные объединены) и зависит от вида выбранного радионуклида. Так, выведение в первые двое суток составляет 55, 35, 28, 30 и 52% против 35, 10, 7, 8 и 17% при приеме дождевых червей и 5, 8, 10, 5 и 8% с мясными шариками соответственно для натрия, фосфора, кальция, цинка и стронция. В дальнейшем в силу обменных процессов выведение радиоактивности особенно значительно для ^{22}Na и ^{65}Zn и эти метки сохраняются в организме до 10–15% на 30-й день для первых двух видов приманки и чуть больше для дождевых червей – 34–43% – в силу того, что исходный уровень поступления метки в кровь с данной приманкой был выше. С другой стороны, остаток активности, поступивший с мясными шариками, во всех случаях был выше, и он составил 44, 83, 88, 62 и 78% соответственно для тех же меток. Повышенное поступление меток наблюдается во всех вариантах опыта и, если судить по остатку радиоактивности

Таблица 14

Суммарное выведение пяти меток из организма бурозубок за двое суток и остаток радиоактивности на 15-е и 30-е сутки после ее перорального поступления, % от введенного

Метка	Варианты опыта	Выведено с мочой и калом за 2 сут	Остаток активности во всем животном через		Число животных
			15 сут	30 сут	
Натрий-22	1	85	–	10	2
	2	35	–	34	2
	3	5	65	44	2
Фосфор-22	1	35	–	30	2
	2	10	44	43	2
	3	8	85	83	2
Кальций-45	1	28	60	43	2
	2	7	–	58	2
	3	10	89	88	3
Цинк-65	1	30	–	15	2
	2	8	–	43	1
	3	5	–	62	1
Стронций-90	1	52	48	33	2
	2	17	68	54	2
	3	8	82	78	4

Примечание. Варианты опыта означают тип приманки: 1) пропитка в радиоактивном растворе куска мяса или мух; 2) живые дождевые черви; 3) мясные пищевые шарики.

на 30-е сутки, то при сравнении поедания бурозубками "мертвой" приманки, живых дождевых червей и мясных пищевых шариков относительные коэффициенты накопления выглядят следующим образом: 1,0/3,4/4,4; 1,0/1,5/2,7; 1,0/1,4/2,0; 1,0/1,5/4,0 и 1,0/1,7/2,4 соответственно для натрия, фосфора, кальция, цинка и стронция. Всасывание в кишечнике и депонирование в организме также зависит от вида выбранного нуклида.

Другая часть животных, меченных кальцием и стронцием, содержавшихся в мясных шариках, находилась в клетках до 12 мес. По два-три животных забивали и анализировали количество оставшейся метки через 4, 6, 8 и 12 мес. Результаты экспериментов представлены на рис. 7. Как видно, все животные имели радионуклидную метку на протяжении 12 мес. и, судя по кривой выбывания радионуклидов из организма, метка может сохраняться более длительный срок – на протяжении всей жизни животного, даже если срок жизни определить двумя годами. Количественный анализ радиоактивности проводили при озолении тушек, качественный можно проводить при радиометрии тушек в течение 3–4 мес. по кальцию и 9–12 мес. по стронцию на установке малого фона.

Таким образом, наибольший эффект всасывания радионуклидов в кишечнике бурозубок наблюдается при поедании приманки с дождевыми червями, меченными при их прижизненной активации, и с мясными пищевыми шариками при предварительном введении радиометок в живой орга-

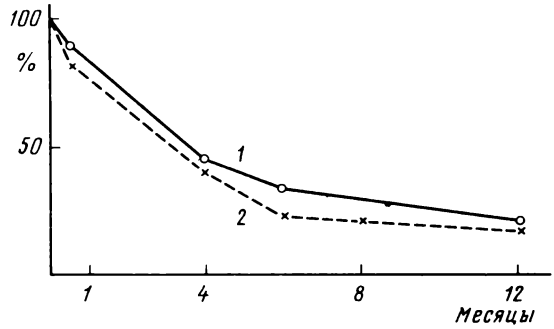


Рис. 7. Изменение во времени содержания ^{45}Ca (*1*) и ^{90}Sr (*2*) в тушках бурозубок, % от поступившего с мясными шариками количества радионуклидов

низм. Этот эффект можно объяснить следующим образом. Известно, что процессы поступления веществ из полости желудочно-кишечного тракта во внутреннюю среду организма зависят от формы поступающего вещества. Ряд химических соединений, в том числе и хлориды, не всегда полностью всасываются в желудочно-кишечном тракте [196, 307, 308, 383]. Предварительное поступление метки в организм дождевых червей и при внутривенном введении в крысу обеспечивает повышение эффективности всасывания их вследствие биохимического связывания нуклидов с биосубстратами приманки. Это и есть основное преимущество метода. Помимо этого, его использование позволяет увеличить срок наблюдения за мечеными особями, упростить процедуру мечения трудноотлавливаемых видов животных. Метод также позволяет снизить дозы применяемых нуклидов на животное, а тем самым уменьшить суммарную радиоактивную нагрузку на биоценоз при массовом мечении животных, что важно при использовании долгоживущих радионуклидов [19].

Методы массового мечения путем загрязнения биогеоценоза

А.И. Ильенко предложил оригинальный метод массового мечения животных – введение радиоактивных веществ в биогеоценотический круговорот на участке обитания исследуемых объектов [84, 87]. Им в качестве метки был использован ^{90}Sr активностью от 5,18 до 125,8 МБк/м^2. Естественное мечение животных, населяющих зону мечения, или животных, временно забегающих в зону мечения, осуществляется поступлением радионуклида с пищей. Обнадеживающие результаты в этом случае дает загрязнение долгоживущими радионуклидами в индикаторных количествах (кроме стронция, применялся ^{137}Cs). Метка включается в круговорот веществ в биогеоценозе, поступает по пищевым цепям (почва–растение–растительноядные животные–хищник) к исследуемому объекту. Происходит естественное мечение части или всей популяции изучаемых животных. Этот метод применялся для изучения межвидовых взаимоотношений хозяин–эктопаразиты (степень зараженности мелких млекопитающих гамазовыми клещами в зависимости от разных уровней концентрации нуклида в ске-

лете грызунов [83, 85, 86]) и дал хорошие результаты при изучении гнездового консерватизма водоплавающих и открыто гнездящихся птиц [84, 89]. Этот метод применялся также для изучения взаимоотношений популяций позвоночных животных с биогеоценозом, а также для изучения сезонной подвижности мелких млекопитающих. Препараты, изготовленные из скелета добытых животных, позволяют не только выявить меченых особей, но и оценить время их пребывания на загрязненной территории по количеству радионуклида в организме. Метка определялась во всем организме или при отсечении части хвоста грызуна, в скелете которого содержалось достаточное количество радионуклида для уверенного его определения. Так, концентрация пары ^{90}Sr + ^{90}Y была от 0,11 до 1,85 кБк/г костной ткани в зависимости от вида.

Количественную оценку мигрирующей части популяции и определение гибели разных видов грызунов в летне-осенний период А.И.Ильенко выполнил при совместном использовании радионуклидного и метода ампутации пальцев [85–87]. Работу проводили в июне–октябре на двух площадках мечения площадью по 2,25 га, на одну из которых был внесен ^{90}Sr. Площадки располагались в идентичных зарослях рудеральной растительности, расстояние между ними составляло 1,3 км. По мнению автора, разница между данными по количеству мигрантов, определенных методом повторных поимок меченых зверьков и радионуклидным методом (количество зверьков, у которых не обнаружен ^{90}Sr в скелете на загрязненном участке или которые имеют его в костной ткани на чистой площадке), показывает величину гибели в популяции. Так, гибель (в %), рассчитанная этим способом, оказалась довольно близкой для популяций разных видов грызунов. Среднее количество мигрантов по данным метода повторных поимок меченых зверьков для лесных мышей было равно 47,9; для полевых мышей – 61,6; для полевок-экономок – 50,0. Среднее количество мигрантов по данным радионуклидного мечения (соответственно по видам) было равно 7,9; 7,8; 1,8 и 14,3, а гибель в популяции в летне-осенний период оказалась равной соответственно 40,0; 53,8; 48,2 и 44,7.

Хотя этот способ прост в исполнении, необходимость применения больших доз долгоживущего и токсически опасного радиостронция ограничивает применение данного метода специальными полигонами. Кроме того, применение больших доз остеотропного радионуклида, каким является стронций, может привести к достаточно высокому суммарному накоплению его в организме матери и дальнейшей передаче метки плоду, а тем самым к мечению молодняка. Если такая самка покинула зону мечения до беременности или родов, то потомство получит метку за пределами зоны мечения, и тогда неизбежны ошибки в оценках перемещений таких животных. В целом метод оригинален и заслуживает внимания не только с целью изучения перемещений животных, но и изучения биогеоценотических связей, изучения закономерностей круговорота вещества и энергии в биоценозе. По-видимому, в экспериментах следует применять менее радиотоксичные элементы при одновременном применении нескольких меток.

МЕТОДЫ МЕЧЕНИЯ ПОТОМСТВА ЖИВОТНЫХ

В предыдущих разделах мы остановились на разработанных нами и описанных в литературе методах радионуклидного мечения животных, или на методах постнатального мечения при поступлении метки алиментарным путем и при непосредственном введении их животным. Данная глава посвящена принципиально новому способу группового мечения — пренатальному мечению животных. Здесь же остановимся на новом и отчасти сходном по характеру передачи метки от одного животного к другому методе мечения, который устанавливает успех репродуктивного размножения самок и самцов.

Сущность пренатального метода мечения заключается в том, что при введении радионуклида самке животного происходит последующая передача его к детенышу в период беременности и лактации. Мы называем данный метод пренатальным, поскольку наибольший эффект в мечении достигается при введении метки на стадии внутриутробного развития. Успех мечения при введении нуклида самкам задолго до оплодотворения, т.е. количество переданной метки и число меченых пометов, во многом зависит от разницы во времени, и чем больше этот срок, тем меньше метки будет переходить в очередное поколение вновь родившихся животных.

Прежде чем говорить о физиологических особенностях передачи метки, остановимся на первых описанных методах мечения и их особенностях. Мы уже останавливались на работах Твигга и Миллера [445], которые метили ^{45}Ca серых крыс перорально, добавляя его к размолотым пшеничным зернам. Этим способом ими были помечены, кроме того, две беременные самки в последнюю неделю беременности (активностью по 145 кБк). Первое поколение получило метку, которая детектировалась на протяжении 10 недель.

Ронгстад [436] метил ^{45}Ca активностью от 1,11 до 6,5 МБк жесткошерстного кролика (Sylvilagus floridanus), американского зайца-беляка (Lepus americanus) и тринадцатиполосого суслика (Cittellus tridecemlineatus). Оксалат кальция смешивали с растительными жирами для связывания радионуклида, и эту смесь помещали в желатиновую капсулу, которую вшивали под кожу посередине спины или в паховую область. Метку регистрировали радиометрией озоленных костей. Разовое введение нуклида самке обеспечивает мечение более чем одного приплода у жесткошерстных кроликов, и степень мечения зависит от активности метки в капсуле и от особенностей анализируемых костей. Так, при введении от 1,85 до 7,4 МБк метка содержала измеримые количества вплоть до шестого помета. Наблюдался также переход небольшого количества ^{45}Ca из капсулы в организм взрослой особи, и было установлено, что первое потомство детектируется в течение двух недель после отнятия детенышей от кормящей матери. Введение ^{45}Ca активностью 1,11 МБк самке тринадцатиполосного суслика обеспечивает мечение ее потомства на один год и более. Введение нуклида в количестве 2,22 МБк метит четыре помета американского зайца-беляка на срок до сентября следующего года. То же количество метки в большинстве случаев позволяет метить все пометы жесткошерстного кролика.

Меслоу и Кейс [415] применили метод, разработанный Ронгстэдом, для исследования демографических параметров популяции канадского

зайца-беляка (Lepus americanus). Отловленным самкам весной имплантировали желатиновые капсулы с ^{45}Ca и одновременно применили ушные метки. У вновь родившихся зайцев от меченных радионуклидом самок в течение лета удаляли часть пальца на лапе, а затем ампутировали весь палец и определяли радиоактивность. По соотношению меченых и немеченых особей, используя индекс Линкольна, авторы определяли численность зайцев в популяции.

Известны работы, в которых для мечения потомства использовали ^{125}I [435] или ^{65}Zn [447]. В одной из них кормящим самкам бурундуков (Tamias striatus) во время лактации периодически внутрибрюшинно вводили ^{125}I в количестве 0,74–1,85 МБк. Никаких отрицательных последствий от введения этого количества метки не наблюдалось. Количество меченых пометов зависело от числа инъекций. В другой работе соль хлористого цинка вводили внутрибрюшинно четырем самкам белых мышей и трем самкам серых полевок в дозе 1,85 кБк/г массы тела. Все самки были на разной стадии беременности. Наилучший результат удалось получить при введении за три дня до рождения потомства, причем метка прослеживалась у детей не более 1–2 мес. Авторы предполагают, что наибольшая доза могла увеличить время слежения за матерью и за потомством. Ими были испытаны также дозы 1,5 и 2,5 кБк/г массы тела зверька, но эти дозы уменьшили время наблюдений за животными.

Подводя итог приведенным выше методам мечения, а также методам, предложенным в последнее время Р. Тамариным с соавт. и С. Дикманом с соавт. (на которых мы остановимся позже), следует отметить некоторые особенности и недостатки этих методов. Наилучший успех мечения достигнут у Ронгстэда за счет того, что в качестве метки использован ^{45}Ca – остеотропный радионуклид. Применение цинка, йода, серы и ряда других радионуклидов не обеспечивает мечения более чем одного помета, поскольку биологический период полувыведения у них малый, т.е. метка в меньших количествах задерживается в организме матери. Подкожное же введение ампулы у Ронгстэда трудоемко и ограничено при мечении большого количества животных; а для массового мечения мелких млекопитающих – мышевидных грызунов и землероек – он неприемлем из-за невозможности введения ампулы.

Нами разработан метод пренатального мечения мелких млекопитающих [283], но прежде чем описать его, остановимся на некоторых теоретических предпосылках поведения радионуклидов при их введении самкам. Возможность мечения потомства млекопитающих (и других классов животных, например птиц [414]), определяется рядом физиологических особенностей.

Во-первых (и это главная особенность) использование радионуклидов скелетного типа. Они характеризуются тем, что надежно депонируются в скелете самок и их молодняка в период роста и развития за счет устойчивой фиксации радиометки в раннем возрасте на длительный срок, поскольку остеотропные радионуклиды являются "строительным материалом". Например, по данным В.Л. Шведова [325], содержание стронция во втором поколении крысят через 360 сут после отсадки от матери составило 50% от уровня на 30-е сутки.

Во-вторых, возможность пренатального мечения млекопитающих свя-

вана с закономерной мобилизацией метки из скелета матери при беременности и лактации, что обеспечивает поступление метки через плацентарный барьер и с молоком кормящей матери к потомству из нескольких последовательных пометов [46, 50, 133, 212, 224, 338, 356, 371, 424]. Величина плацентарного и через молоко перехода радионуклидов зависит от физиологических условий и физико-химических свойств введенного нуклида. Для всех элементов без исключения характерно увеличение плацентарного перехода в поздние сроки беременности. Это связано с тем, что с ростом плода развиваются те ткани и органы, в которых наблюдается преимущественное отложение того или иного радионуклида. Установлено также, что существенное влияние на плацентарный переход оказывает гистологическое строение плаценты. Наиболее проницаемой является плацента гемохориального типа (грызуны, обезьяна). В.Г. Куликовой на белых лабораторных крысах убедительно показано, что по величине общего выделения из организма самок этими двумя путями из исследованных ею 14 радионуклидов на первом месте стоят стронций, кальций и фосфор; по степени их выделения с молоком в первые десять дней лактации также на первом месте фосфор, кальций, цинк и стронций. Этим же автором показана высокая подвижность стронция в организме беременных и особенно лактирующих животных. Однако радиостронций, полученный потомством во время внутриутробного развития через плаценту и в период вскармливания через молоко, весьма медленно выделяется из растущего организма и передается из поколения в поколение [122–124].

Опыты по отработке методики пренатального мечения нами проведены в 1979–1981 гг. на 10 половозрелых самках красно-серых полевок (Cl. rufocanus) и более 100 экз. белых лабораторных мышей линии BALB. Животных содержали в лабораторных клетках или летом в вольерах, самцов подсаживали за неделю до введения радионуклида и содержали вместе до конца эксперимента. Радионуклиды ^{45}Ca и ^{90}Sr в виде хлористых соединений в объеме 0,15–0,25 мл при pH 4–5, активностью соответственно 111–185 и 9–37 кБк вводили подкожно в область лопаток. Появляющееся потомство первой генерации через 18–20 сут отсаживали от родителей и содержали до шестимесячного возраста. У зверьков со стронцием на протяжении этого срока регистрировали наличие метки в свинцовом домике, иногда без него, в полевых условиях переносным прибором РУП-1. Вторую, а затем третью генерации полевок и четвертую мышей в этот же срок отсаживали от родителей. У части интактных зверьков второй генерации по "стронцию" было зарегистрировано наличие метки в первые дни жизни переносным прибором; при просчете их в свинцовых домиках на стационарных установках метку можно было детектировать один-два месяца. Правда, велика вариабельность скорости счета этих животных, связанная с различным поступлением нуклида в потомство. Метка по ^{45}Ca хорошо просчитывается у зверьков только первой генерации в первые месяцы при счете на стационарных установках. Всех остальных животных, метка в которых не регистрировалась в тушках счетными установками, по 2 экз. от каждого поколения, начиная со второго, забивали под эфирным наркозом в возрасте 10 дней, озоляли и готовили образцы, которые просчитывали на установках типа "Тесла" или УМФ-1500. Оставшийся приплод животных от всех

генераций содержали до 8–10-месячного возраста, а затем их забивали, озоляли и определяли радиоактивную метку. Все полученное потомство – 37 экз. от красно-серой полевки и около 500 экз. от белых мышей – было помечено по обеим меткам. Причем в четвертой генерации метка сохранялась более 8 мес. (срок исследования). Скорость счета наименее активных проб превышала естественный фон в 3–8 раз на установке УМФ-1500, наиболее активных – более чем на порядок. Наилучший из маркеров для радиометрии – ^{90}Sr, хотя кальций накапливается у матерей больше, чем стронций, и происходит большая передача его в потомство.

Кроме указанных дозировок, по стронцию были испытаны дозировки в 10 раз меньшие и большие. При меньших дозировках происходит мечение первой, иногда второй генерации, при больших дозировках значительно улучшается детектирование метки.

В полевых условиях процедура мечения та же самая. Животных в зоне мечения отлавливают живоловками. Опыт работы показывает, что наилучшим вариантом мечения является такой, когда отлов их осуществляется за одни-двое суток. Перед введением метки зверьков метят дополнительно ампутацией пальцев для исключения повторного мечения и дополнительного анализа при окончательных тотальных отловах. Наилучших конечных результатов при мечении нескольких пометов удается добиться при введении меток самкам в первую половину беременности. Рекомендуемые нами дозировки 9 и 111 кБк соответственно по ^{90}Sr и ^{45}Ca минимальны и не вызывают радиационных повреждений у животных. Полевые испытания показывают, что для более эффективного и быстрого обнаружения меток в тушках зверьков желательно применять дозы 40 и порядка 5–7 кБк/г массы мышевидных грызунов соответственно по ^{45}Ca и ^{90}Sr. Указанные дозировки также не оказывают радиационных повреждений на организм.

Данная методика была применена нами для оценки расселения мелких млекопитающих (см. гл. 4). Совсем недавно этот метод использовали Ю.А. Горшков и А.В. Пудовкин для оценки численности ондатры [61]. В качестве метки они взяли ^{45}Ca активностью 3,7 МБк на животное. От меченых ондатр и их потомства, отловленного в начале промыслового сезона, была исследована костная ткань на содержание радиоактивной метки. Радиоактивность берцовой кости меченных весной самок и их потомства составила соответственно 23 тыс. и 0,5–1 тыс. имп/мин. Радиоактивное мечение позволяет достоверно установить количество выживших к промыслу молодых особей, т.е. средний состав семьи.

Исследования последнего времени ученых разных стран по пренатальному мечению животных свидетельствуют о широких возможностях метода и перспективности радионуклидного мечения при изучении биологии млекопитающих. Подтверждением тому является тот факт, что независимо друг от друга, в одно и то же время были опубликованы наши работы и разработки Р. Тамарина с сотр. [441], а также С. Дикмана с сотр. [395]. Остановимся на их работах.

Р. Тамарин с сотр. вводили внутрибрюшинно беременным самкам серых полевок (M. pennsylvanicus) максимально по 37 кБк по одному или в комбинациях по две следующие 8 γ-эмиттеров: ^{59}Fe, ^{60}Co, ^{65}Zn, ^{54}Mn, ^{46}Sc, ^{137}Cs, ^{51}Cr, ^{75}Se. Вновь отловленных молодых животных через 10–60 дней радиометрировали в течение 100 или 400 с на спектральном анализаторе,

имеющем 1024 канала. Эксперименты показали, что метка передавалась надежно в потомство на протяжении исследуемого периода времени, при этом "внучатое" поколение не имело метки.

С Дикман с сотр. использовали для мечения метионин, меченый по ^{35}S. При внутрибрюшинном введении в период лактации трем видам мелких млекопитающих – домовым и сумчатым мышам (Mus musculus, Antechinus stuartii), а также крысам (Rattus fuscipes) – от 27, 75 до 157, 25 кБк/г массы животного маркер прослеживался в волосах и фалангах пальцев животного до 130 сут. При использовании самых низких дозировок – 27,75 кБк/г – радиоактивность молодых животных была на два порядка выше, чем фон, поэтому авторы предлагают использовать для введения дозы более низкие, чем используемые в эксперименте, или применять несколько дискретных доз одного и того же нуклида с целью разделения пометов от нескольких самок. Для определения метки достаточно до 10 мг сухих волос. В экспериментах была использована всего одна инъекция метки, которая позволила пометить один помет. Отсутствие радиоактивности в волосах матерей или их молодых особей через 3–6 мес. после инъекции может быть успешно использовано в изучении особенностей сезонного размножения популяций в ряде последовательных лет для животных, размножающихся один раз в год или с периодом, превышающим время исчезновения метки.

Следует особо отметить, что пренатальное мечение позволяет преодолеть многие ограничения всех прежних способов, основанных на принципе постнатального мечения. Наличие одной серии мечения и передачи метки потомству позволяет исследователю в дальнейшем не вмешиваться в жизнь контролируемой популяции животных. Другими словами, массовое мечение животных происходит до их рождения и поэтому не зависит от индивидуальной реакции на приманку или ловушку, определяющую разную вероятность отлова постнатально меченных животных, т.е. характер пренатального мечения менее избирателен. Кроме того, массовый характер мечения позволяет получать не только количественно, но и качественно лучшую информацию. Одновременно достигается тотальное мечение потомства конкретных самок на определенных участках, что открывает широкие возможности для идентификации помета определенных матерей, т.е. установления родственных отношений, изучения генетических связей животных в популяции и изучения действия естественного отбора в природных условиях. Дополнительное и очень важное преимущество метода состоит в том, что обеспечивается надежное мечение молодняка на протяжении одного репродуктивного периода самки, а при использовании остеотропных радионуклидов метка сохраняется в течение всей жизни меченых матерей и их потомства. Методы позволяют решать очень важные вопросы экологии животных, такие, как поведение молодых особей в пределах материнского индивидуального участка, групповое использование гнезд, выживаемость, смертность и оценка численности, расселение молодых особей и характер использования территории за определенный и длительный срок (например, летний репродуктивный сезон), и, учитывая площадь расселения животных определенной территориальной группировкой, производить оценку границ освоения территории, определения внутрипопуляционных границ на сплошном участке обитания или – для колониальных видов – популяционных

границ. Отметим, что трудоемкость работ при пренатальном мечении во много раз меньше, чем при мечении потомства самок, допустим, методом ампутации пальцев. А кажущаяся трудоемкость и опасность работ с радионуклидами скорее всего связана со спецификой работ и с неосознанным психологическим барьером у людей (и зоологов) по отношению к радиоактивным веществам.

Метод мечения в простату для оценки успеха размножения самцов

Определение репродуктивного успеха самцов и самок в природной популяции имеет важное значение в вопросах изучения половой стратегии (избирательности партнеров) и индивидуального развития организмов. В полевых условиях определение успеха спаривания не всегда может быть зарегистрировано, особенно для скрытноживущих видов, и вероятность успеха спаривания (из существующих методов) может быть наилучшим образом оценена электрофорезом, и то не для всех видов животных.

М. Скотт и Т. Тан [437] описали оригинальный метод установления успеха размножения самцов с использованием одновременно в одном эксперименте 12 γ-излучателей, которые в силу своих спектральных свойств (см. табл. 8) сохраняют индивидуальную идентификацию маркеров. Были применены следующие радионуклиды: ^{75}Se, ^{125}Sb, ^{110м}Ag, ^{85}Sr, ^{58}Co, ^{137}Cs, ^{54}Mn, ^{46}Sc, ^{88}Y, ^{65}Zn, ^{59}Fe, ^{60}Co. В качестве объекта были выбраны скрытноживущие полулесные бурые сумчатые мыши (Antechinus stuartii), которые имеют некоторые особенности размножения: самки этих видов мышей моноэстральны, все особи в популяции овулируют синхронно и активно спариваются в пределах трехнедельного периода эструса. Самцы умирают в пределах одной недели после овуляции самок.

На экспериментальной площадке в 6,25 га было помечено в начале сезона размножения 12 самцов из 23, обитающих на ней, которым вводили по 0,1 мл раствора активностью 370 кБк одного из перечисленных выше радионуклидов прямо в простату, имеющую размер более 1 см в этот период года. Приблизительно в четырехдневные интервалы времени самок отлавливали и в лаборатории идентифицировали активность во всем теле, после чего их возвращали в поле не более чем через 12 ч после отлова. Радиометрию проводили на 1024-канальном анализаторе в свинцовом домике.

За 23 дня в пяти турах отловов было проанализировано 27 самок, радионуклиды положительно идентифицированы при повторных отловах 46 раз. Было найдено 10 из 12 введенных меток. Отношение количества новых нуклидов, появившихся у самок, к числу всех отловленных самок в последовательных сериях отловов уменьшалось, и оно связано с тем, что наибольший успех спаривания имел место в начале эксперимента, к тому же в конце опыта все самцы элиминировали. Результаты исследований показали, что только две самки (7%) в популяции были немечены, двенадцать (44%) имели одну метку, девять (33%) – две, три (11%) имели три и одна самка (4%) имела четыре нуклида. Анализ спаривания отдельных самок от каждого из пяти самцов, длительно обитавших на площадке дает следующую картину. Один самец спаривался с шестью различными самками, при-

чем с двумя из них спаривался повторно, судя по повышению интенсивности счета от первоначального уровня. Другие четыре самца обслуживали от двух до семи разных самок каждый. Нуклиды позволили оценить репродуктивный успех во времени. Так, три самца имели 67, 50 и 61% соответственно своего успеха спаривания в первую половину периода размножения. Четвертый самец имел наибольший успех спаривания во второй половине, достигая 80% уровня от своего периода размножения.

Авторы в обсуждении приводят некоторые возможные недостатки в применении метода, а именно передачу метки самкам не через эякуляторный контакт. В лабораторных условиях эта передача метки имела место, хотя в полевых условиях такая вероятность очень мала. Они также отмечают, что ни один из используемых нуклидов не является высокорадиотоксичным и вводимая дозировка метки минимизирована как к экспериментальным животным, так и к окружающей среде.

Таким образом, в дополнение к методу пренатального мечения метод мечения самцов в простату в период размножения также позволяет оценить успех и избирательность партнеров при размножении, т.е. определить в некоторой степени родственные отношения со стороны самца ("по отцовской линии").

Глава 4

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ РАДИОНУКЛИДОВ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Как уже указывалось выше, одним из наиболее развивающихся направлений современной популяционной экологии млекопитающих стало изучение использования животными территории. Уже исследование топографической структуры популяций млекопитающих сравнительно простыми методами (например, мечением и повторными отловами) показало, что пространственная организация популяций определяется не только особенностями ландшафта, но и сложными, слабоизученными взаимоотношениями между отдельными особями и их группировками. И.А. Шилов [332] подчеркивал, что характер пространственной структуры, различной у отдельных видов, во всех случаях определяет возможность самого "выгодного" для популяции в целом использования ресурсов среды, а также наиболее эффективного осуществления внутрипопуляционных взаимоотношений особей и их групп. Действующие на популяцию экологические факторы проявляют прерывистость во многих пространственных и временны́х масштабах и формируют конкретную экологическую мозаику среды тех или иных популяций [68, 373, 422, 446]. Особенно отчетливо проявляется она в горах. Высокая степень мозаичности горных местообитаний, обусловленная сложным сочетанием различных естественных и антропогенных факторов, создает объективные предпосылки именно такой пространственной дифференциации популяций животных, при которой разные внутрипопуляционные группировки оказываются в существенно различных условиях обитания. Мозаику среды можно рассматривать в качестве экологической матрицы, определяющей в значительной степени структуру популяции и ее адаптивные перестройки. Важное следствие мозаичности среды – различная динамика демографических процессов в разных структурных подразделениях единой популяции. При выраженной мозаичности среды на коротких отрезках времени важнейшим элементом адаптивной стратегии подвижных организмов становится дифференцированное использование жизненного пространства.

Изучение популяционной динамики мелких млекопитающих требует проведения разнообразных учетов и отловов, которые ведутся с использованием линий ловушек или канавок с ловчими цилиндрами, либо площадок живоловок. Реально охватываемая учетами площадь обычно захватывает часть популяции, а полученные результаты зачастую экстраполируются в дальнейшем на популяцию в целом, которая заведомо занимает территорию, в сотни раз бо́льшую. При этом практически не оговаривается изначально положенный в основу классических методов учета постулат о том, что мы исходим из предложения о равномерном размещении изучаемых нами животных в том пространстве, на которое мы экстраполируем

получаемые при учетах данные. Однако в действительности равномерное размещение животных в пространстве скорее исключение, чем правило. И тем не менее данные фрагментарных учетов, суммированные за ряды лет, зачастую кладутся в основу представлений о динамике численности и структуры популяций мелких млекопитающих.

Поэтому важнейшее значение для популяционной экологии приобретает все более широкое использование новых методов исследования, которые позволяют оценивать популяционные параметры с учетом особенностей пространственной структуры исследуемой популяции [107, 151–155, 296]. К таким методам, как уже говорилось выше, и относятся методы группового мечения радионуклидами, позволяющие изучать группировки животных на значительных территориях, длительное время и проводить мечение в короткий срок.

Методы группового мечения позволяют подойти к изучению группировок популяционного уровня и в какой-то степени сократить существующий разрыв между теоретической моделью популяции и реальными объектами эмпирических исследований, поскольку представляется возможность более обоснованного выделения в природе группировок популяционного ранга. Известно, что наиболее сложной и неясной проблемой изучения популяций до настоящего времени являются вопросы выделения конкретных популяций для определения их границ при непрерывном распространении вида. При планировании экологических исследований необходимо прежде всего решить, какая совокупность животных отвечает по своей структуре популяционному уровню организации. Для установления соответствия объекта исследования популяционному уровню организации важное методологическое значение имеет положение С.С. Шварца [322, 323] о том, что популяция в строгом смысле слова есть совокупность микропопуляций, связанных друг с другом общностью происхождения из популяционных стаций резерваций. Одновременно необходимо помнить о том, что популяция – потенциально бессмертное образование, отличающееся по этому признаку от любых временных группировок. Исходя из опыта работ в мозаичных горных ландшафтах [18, 21, 42, 66, 93, 261–264, 267], мы пришли к выводу о необходимости изучения прежде всего зверьков из постоянных поселений, размещенных в однотипных элементах экологической мозаики гор, а именно в каменистых россыпях, расположенных на разных высотах и широтах и являющихся идеальной средой обитания для полевок. Таким образом, было высказано предположение, что объектом популяционных исследований, соответствующим по своей структуре популяционному уровню организации, может быть такая пространственная группировка исследуемого вида, которая занимает территорию, включающего как минимум одну резервацию и основные типы прилежащих к ней временно используемых элементов экологической мозаики.

При изучении популяционной структуры мелких млекопитающих Уральских гор под руководством В.Н. Большакова, А.В. Баженовым совместно с О.Ф. Садыковым и И.Л. Куликовой был проведен цикл работ, включающий исследования с применением методов массового радионуклидного мечения.

В качестве объекта исследования использовались более многочисленные виды мелких млекопитающих этого региона, которые не только являются

удобной моделью для научных исследований, но и представляют существенный практический интерес с точки зрения медицины, сельского, лесного и охотничьего хозяйства, – лесные полевки рода Clethrionomys – красная, красно-серая и рыжая, а также бурозубки рода Sorex – обыкновенная, равнозубая.

Стационарные работы проведены в 1980–1983 гг. в районе горного массива Иремель (Белорецкий район, БАССР, наивысшая точка 1586 м над ур. моря) и в естественных и антропогенных (техногенные отвалы после добычи полезных ископаемых) стациях гор Северного Урала (уровни высот 800–1500 м, Свердловская область).

Бóльшая часть исследований проведена на Южном Урале в пределах подпояса верхней тайги горно-лесного пояса, в подгольцовом и горно-тундровом поясах в интервале высот от 700 до 1450 м [60]. В верхних высотных поясах и частично в горно-лесном поясе значительные площади занимают каменистые россыпи, образующие "каменные моря",, "каменные речки", узкие языки – "курумы" – или отдельные пятна осыпей. Россыпи граничат со специфическими для каждого пояса и весьма разнообразными растительными ассоциациями. Ширина переходных зон варьирует от нескольких метров до десятков метров. Местоположение значительной части россыпей и строение их глубинных слоев исключает их затопление талыми и ливневыми водами, на поверхности не образуется сплошных наледей, что регулярно случается в большинстве некаменистых местообитаний. Многочисленные пустоты между камнями, поверхностный слой лишайников, мхов, куртин злакового разнотравья и кустарников, большая стабильность температуры и влажности во внутренних слоях россыпей по сравнению с некаменистыми местообитаниями – все это в комплексе делает россыпи прекрасным убежищем для лесных полевок, что особенно важно в периоды погодных экстремумов [34, 35, 261].

Некаменистые местообитания представлены в горно-тундровом поясе травяно-моховыми, мохово-лишайниковыми, кустарничковыми и кустарниковыми тундрами; в подгольцовом поясе – еловыми и березовыми редколесьями, различными лугами; в горно-лесном поясе – пихтово-еловой тайги, вырубками, гарями, вторичными смешанными лесами, лугами, пастбищами, сенокосами и болотами [60, 245].

Для районов работ на Северном Урале характерны большие площади бесплодных отвалов, образованных при открытой разработке месторождений полезных ископаемых. Дражные отвалы представляют собой валунно-галечные россыпи чередующихся гребней и борозд. Ширина отвалов 500–600 м, местами до 800 м, максимальная высота гребней 3 м. Растительность приурочена к понижениям рельефа, особенно разнообразна около послеражных водоемов. В древесном ярусе встречаются ель, береза, осина. Кустарниковый ярус – можжевельник, подрост рябины и ели, слабо выражен шиповник. Для горно-таежного пояса характерен смешанный березово-еловый лес, а также коренной пихтово-еловый лес в поймах рек. Первый ярус подгольцового пояса представлен кедрово-пихтово-еловым криволесьем (около 800 м над ур. моря). В древесном ярусе значительна примесь березы, в кустарниковом – можжевельника. Горно-тундровый пояс характерен каменистыми россыпями [127].

Климатические условия района работ на Южном Урале вследствие зна-

чительного поднятия резко контрастирует с климатом большей части прилегающей территории. Среднегодовая температура не превышает -4°, безморозный период длится в разные годы от 28 до 60 сут, последние снегопады, приводящие к временному установлению снегового покрова, наблюдаются в середине июня, а первые – в конце июля–начале августа. Регулярно повторяются в горах, особенно в верхних высотных поясах, такие катастрофические для мелких млекопитающих явления, как образование мощных наледей, притертых ледяных корок и обширных зон затопления [262]. Для районов работ на Северном Урале климатические условия еще более жесткие.

ХАРАКТЕР ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЛЕСНЫМИ ПОЛЕВКАМИ ТЕРРИТОРИИ СМЕЖНЫХ ВЫСОТНЫХ ПОЯСОВ

Применение группового метода мечения с одновременным использованием нескольких нуклидов покажем на примере изучения характера использования лесными полевками территории смежных высотных поясов.

Рядом исследователей для мышевидных грызунов показано существование стаций резерваций [191, 261]. В районе работ, на территории массива Иремель, занимающего площадь около 400 км^2, О.Ф. Садыковым в ходе маршрутных учетов и выборочных отловов в периоды паводков и образования сплошных наледей были выявлены и закартированы зоны концентраций лесных полевок [261, 262]. Скопления животных в таких условиях оказались в основном приуроченными к каменистым россыпям, расположенным на крутых склонах и граничащим с типичным для каждого высотного пояса растительными ассоциациями [60]. В горно-тундровом поясе доля заселенных участков в критические периоды и неблагоприятные годы составляла не более одного процента всей территории. В подгольцовом поясе, где каменистые россыпи представлены наиболее широко, доля заселенных участков составляла 10%, в горно-лесном поясе – около 5%. В благоприятные периоды года в конце сезона размножения в горных тундрах обычно заселено не более 20% территории, в подгольцовом и горно-лесном поясах – до 80% [92, 219].

Средняя летняя численность в годы наблюдений колебалась на г. Иремель от 0,1 до 7% поимок, причем численность полевок в резервациях всегда многократно превышала средний для массива уровень и варьировала в течение летнего периода в пределах 30–60%. Высокий уровень численности сохранялся в резервациях и в осенне-зимний период, когда на большей части территории горных склонов лесные полевки практически отсутствовали. Круглогодичная изолированность зон высокой плотности населения лесных полевок в неблагоприятные сезоны года и неизменность их пространственной локализации позволили сделать предположение о возможности сохранения в популяциях красной, красно-серой и рыжей полевок мозаичного типа пространственной структуры [265–267]. Продолжительные наблюдения подтвердили, что резервации образуют сеть постоянных опорных пунктов горных популяций лесных полевок.

Мечение красителями обитателей резерваций в критические периоды показало, что зимой полевки не удаляются от россыпей далее 100 м и чаще всего довольствуются выходами для кормежки на ближайшую периферию.

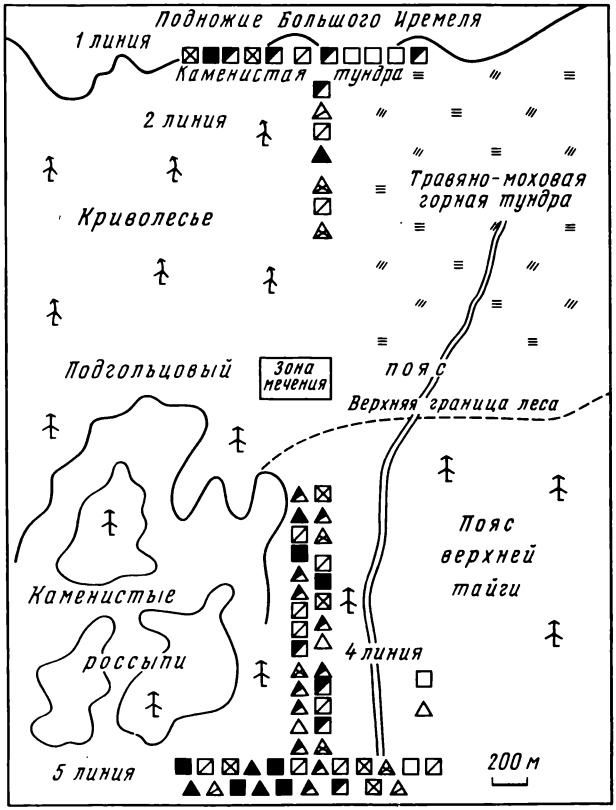


Рис. 8. Схема выноса меток из резервации за три года полевками

Обозначения меток и годы мечения: *1* – кобальт (1980 г.); *2* – натрий (1980 г.); *3* – цинк (1980 г.); *4, 5* – натрий (1981 г.) (красная и красно-серая полевки); *6* – стронций (1982 г.). На схеме не изображены меченые полевки и резервации

При этом они пользуются общими подснежными тоннелями [262]. С появлением первых проталин полевки начинают удаляться от россыпей на 200–300 м, а после схода снега – на 500–600 м.

В связи с вышеизложенным перед нами стояла задача проследить за характером расселения животных в смежные высотные пояса, а также решить вопрос, имеют ли место связи между перезимовавшими полевками из резервации конкретного пояса с населением смежных высотных поясов. Эти вопросы мы решали двумя методами – комбинированным пероральным мечением животных в резервации подгольцового пояса и пренатальным мечением в аналогичной стации горно-лесного пояса (см. ниже).

В подгольцовом поясе на высоте 1350 м над ур. моря в стации резервации лесных полевок в 1980 г. на площади 2 га была трижды равномерно разложена приманка с радиоактивностью: 15 июля 400 пищевых шариков

Таблица 15

Объединенные данные по отловам красно-серой и красной полевок в горной тундре, подгольцовом поясе и подпоясе верхней тайги

Стация	Метка	Год	Красно-серая		Красная	
			Самки	Самцы	Самки	Самцы
Каменистая тундра	Меченые	1980	3	1	0	0
		1981	2	1	0	0
		1982	4	0	0	0
	Немеченые	1980	6	1	0	0
		1981	0	0	1	0
		1982	8	3	0	0
Граница биотопов криволесье–травяно-моховая тундра	Меченые	1980	1	1	3	1
		1981	0	0	0	0
		1982	1	0	0	0
	Немеченые	1980	0	0	0	0
		1981	0	0	0	0
		1982	1	4	1	0
Подгольцовый пояс, зона мечения	Меченые	1980	35	16	3	2
		1981	2	3	0	1
		1982	–	–	–	–
	Немеченые	1980	1	1	1	2
		1981	0	0	0	1
		1982	–	–	–	–
Граница биотопов лес–каменистые россыпи	Меченые	1980	5	2	4	0
		1981	2	0	0	2
		1982	2	1	4	5
	Немеченые	1980	0	1	2	8
		1981	0	0	2	3
		1982	8	7	2	4
Горная тайга	Меченые	1980	6	5	3	3
		1981	0	1	0	0
		1982	0	1	2	0
	Немеченые	1980	0	0	6	7
		1981	0	0	1	1
		1982	11	10	15	9
Всего	Меченые	1980	57	28	22	23
		1981	6	5	4	8
	Немеченые	1982	35	26	24	18

с ^{60}Co, 3 августа с ^{65}Zn – 350 шариков и 24 августа – около 1000 шариков с ^{22}Na. Мечение животных в середине июля и в начале августа преследовало цель пометить появившиеся к этому времени первую и вторую генерации зверьков вместе с перезимовавшими особями. Мечение третьей меткой в конце сезона размножения позволило проследить за последней летне-осенней генерацией, в которую были включены (да и оказались с меткой) ювенильные особи последней генерации. В последующие 1981 и 1982 гг.

Таблица 16

Объединенные данные по отловам красно-серой и красной полевок за три года и отдельно по годам

Вид	Пояс	Каменистая тундра		Граница биотопов криволесье—травяно-моховая тундра	
	Метка	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые
Красно-серая	Самки	9	14	2	1
	Самцы	2	4	1	4
	Сумма	11	18	3	5
Красная	Самки	0	1	3	1
	Самцы	0	0	1	0
	Сумма	0	1	4	1
За 1980 г.		4	7	6	0
За 1981 г.		3	1	0	0
За 1982 г.		4	11	1	6
Всего по зонам отлова		11	19	7	6

мелкие млекопитающие этой же стации были помечены только одной меткой, соответственно ^{22}Na – 1000 шариков 19 июля и ^{90}Sr – 19 августа 500 шариков. Отлов животных все три года вели на фиксированных линиях (рис. 8) и выборочно во всех зонах и не только в годы проведения эксперимента, но и раньше, начиная с 1978 г. [15, 21, 66, 267].

Первая линия отловов животных расположена в одном километре от зоны мечения на границе каменистой и травяно-моховой тундр у подножья Большого Иремеля на уровне 1450 м (50 давилок), вторая линия – в горной тундре на границе криволесье—травяно-моховая тундра (50 давилок). Четыре параллельные линии на расстоянии 25 – 40 м друг от друга (по 25 капканчиков были расположены в стации резервации в подгольцовом поясе на высоте 1350 м в зоне мечения и несколько выходили за ее пределы). В 1982 г. зону мечения не облавливали. Начало четвертой линии было удалено от зоны мечения на 500 м, и она находилась в подзоне верхней тайги горной тундры и проходила вдоль пограничной зоны лес—каменистые россыпи параллельно приручейной пойме (50 давилок). Пятая линия была перпендикулярна четвертой, расположена в конце ее и в подпоясе верхней тайги, на уровне 1250 м (50 давилок). Все отловы проводили по 4 сут с 1 сентября в 1980 г., с 6 сентября – в 1981 и с 23 августа – в 1982 г. В общей сложности за три года было отработано 5600 ловушко-суток и отловлено 256 экз. красной и красно-серой полевок. Данные по отловам меченых и немеченых животных за три года для доминирующих видов лесных полевок представлены в табл. 15.

Сначала обратимся к данным опыта 1980 г., когда полевки в стации резервации помечены трижды. Первая метка с кобальтом была разложена 15 июля. Наши многолетние наблюдения показывают, что приманка, разложенная равномерно с удельной плотностью 200—250 пищевых шариков на 1 га, при средней относительной численности населения используется

Зона мечения, подгольцовый пояс		Граница биотопов лес—каменистые россыпи		Горная тайга		Всего		
Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Ито
37	1	9	8	6	11	63	35	9
19	1	3	8	7	10	32	27	5
56	2	12	16	13	21	95	62	15
3	1	8	6	5	22	19	31	5
3	3	7	15	3	17	14	35	4
6	4	15	21	8	39	33	66	9
56	5	11	11	17	13	–	–	13
6	1	4	5	1	2	–	–	2
Не отлавливали		12	21	3	45	–	–	10
62	6	27	37	21	60	128	128	25

практически полностью полевками за 3—4 сут, т.е. данная приманка могла быть съедена только перезимовавшими животными и зверьками первой и второй генераций, появившихся к моменту раскладки первой и второй меток. Последняя метка в зверьках (натрий) свидетельствует о "вновь поступивших" в зону мечения животных за 21 день после раскладки предыдущей метки: это последняя летне-осенняя генерация и мигрирующие в зону мечения полевки. Приманка, как уже отмечалось, раскладывалась равномерно и в избыточном количестве в зоне мечения на расстоянии 5—10 м друг от друга, чем достигался равновероятностный доступ всех животных к ней. Здесь и в дальнейшем мы рассмотрим животных, покинувших зону мечения только с одной меткой, хотя было три зверька в зоне тайги и один в зоне тундры с цинк-натриевой меткой, несколько полевок с двойной и даже с тройной меткой (две размножавшиеся самки) были отловлены в зоне мечения.

Для сравнительной характеристики в 1981 г. метка применялась в те же сроки, что и кобальтовая метка в 1980 г., а в 1982 г. стронциевая метка была разложена в конце сезона 19 августа и отловы проведены на 5-е сутки. Такая схема опыта позволила нам объединить данные за три года, учитывая возрастную структуру меченых полевок. Так, всех животных, помеченных в 1980 г. кобальтом и цинком, объединили со зверьками, помеченными в аналогичные сроки в 1981 г. и отнесли их условно к I, II генерации (речь идет не о календарных генерациях, а о возрастных группировках животных, появившихся к моменту мечения, хотя они могут и совпадать). Ювенильных особей, меченных натрием в 1980 г., мы объединили с животными, меченными в 1982 г., и отнесли к группе летне-осенней генерации. Данные по половой и возрастной структуре обоих видов полевок, расселившихся в зону тундры и тайги, представлены в табл. 16 и на рис. 9.

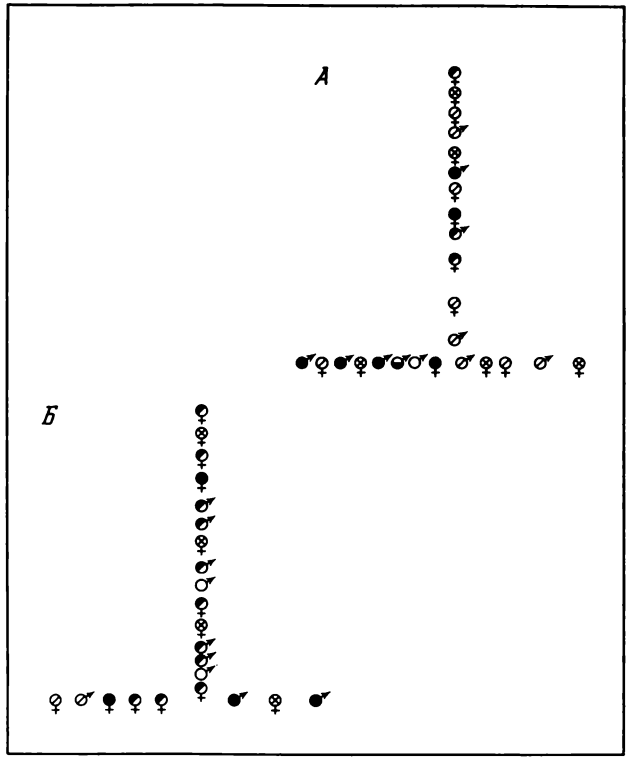


Рис. 9. Схема расселения красно-серой (*А*) и красной (*Б*) полевок в подпоясе верхней тайги
Обозначения те же, что и на рис. 8

Как видно из рис. 9, на котором изображены только меченые лесные полевки, зверьки расселились из резервации подгольцового пояса как в тундровый, так и в горно-лесной пояс. Из 256 отловленных полевок за три года на долю меченых приходится ровно половина (128), из этой половины расселившихся в соседние горные пояса в радиусе 1 км – 48,4% (при равном промысловом усилии в обоих поясах). Процент меченых суммарно по каменистой и травяно-моховой тундре составляет 42% (n = 43), причем это исключительно красно-серые полевки, которые составляют 37 экз.; в зоне тайги процент меченых составляет третью часть – 33,1% (48 из 145) от всех отловленных в этих поясах животных (см. табл. 16). В зоне мечения осталось преобладающее количество меченых зверьков – 91% от 68 животных, отловленных за два года, причем, судя по меткам, резервация совместно используется обоими видами: 50 экз. красно-серых и 10 экз. красных полевок (в этих экспериментах также были отловлены сравнительно немногочисленные экземпляры рыжих, серых полевок и бурозубок, которые не включены в обсуждение в данном опыте). По возрастному составу меченые зверьки в резервации были представлены в основном второй и третьей генерациями.

Таблица 17

Объединенные данные за три года по расселению первых двух весенних и последней летне-осенней генерации красно-серой полевки

Генерация	Пол	Каменистая тундра		Граница типа лес—камни		Горная тайга		Всего	
		Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые
I, II генерации	Самки	4	6	5	0	4	0	13	6
	Самцы	2	1	3	1	3	0	8	2
Летне-осенняя генерация	Самки	5	8	3	8	4	11	12	27
	Самцы	0	3	1	7	2	10	3	20
Всего		11	18	12	16	13	21	36	55

Таблица 18

Объединенные данные за три года по расселению первых двух весенних и последней летне-осенней генераций красных полевок

Генерация	Пол	Граница типа криволесье—травяно-моховая тундра		Граница лес—камни		Горная тайга		Всего	
		Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые	Меченые	Немеченые
I, II генерации	Самки	3	1	3	3	2	7	8	11
	Самцы	0	0	2	9	1	8	3	17
Летне-осенняя генерация	Самки	0	0	5	3	3	15	8	18
	Самцы	1	0	5	6	2	9	8	15
Всего		4	1	15	21	8	39	27	61

Рассмотрим возрастную и половую структуру расселившихся особей по видам (табл. 17, 18).

Красно-серая полевка образует поселения в тундре за счет расселения особей из резервации. Об этом свидетельствуют 14 меченых зверьков из 37 отловленных в данном поясе, причем из них процент меченых самок довольно высок — 42% (11 экз.) от всех отловленных самок в тундре (n = 26). Из расселившихся самок на долю первых двух генераций, которые принимали участие в размножении, приходятся четыре особи. Доля расселившихся в таежный пояс составляет 40% (n = 62), причем только один самец из первых весенних генераций не имел метки. Остальные полевки (15 экз.) были выходцами из резервации, причем самок с меткой — 44% от всех отловленных в тайге самок (n = 34), из них с меткой весенних генераций — 9, они участвовали в размножении (см. табл. 17, рис. 9). На долю расселившихся животных в весенний период приходится 60% от всех отловленных с меткой в этом поясе (n = 25).

По красной полевке (см. табл. 18) были получены следующие результаты. Расселение в тундру происходит, как и для красно-серой полевки, по границе криволесье–травяно-моховая тундра. На ней оказалось с меткой четыре полевки (самок три) из пяти отловленных. В зоне тайги 28% (n = 83), из них самок с меткой 13, или 32% от всех отловленных самок (n = 41), самок весенних генераций, участвовавших в размножении, – пять.

Следует отметить, что доля расселившихся первой-второй генераций лесных полевок несколько занижена, так как первое мечение происходило в сроки, когда часть появившихся сеголеток уже, возможно, частично расселилась.

Мы уже отмечали, что в зоне мечения было отловлено всего 10 экз. красной полевки (меченых шесть), т.е. доля красных полевок по сравнению с красно-серой в стации резервации сравнительно мала и составляет 14,7% (n = 68); с другой стороны, наблюдаем явно высокий процент меченых красных полевок за пределами зоны мечения. Это свидетельствует о большей подвижности красных полевок по сравнению с красно-серой и о более частом посещении зоны мечения. К этому вопросу мы еще вернемся позже.

Попутно в этом эксперименте также отметим, что расселение в тундру и таежный пояс происходит по пограничным зонам. Так, на границу еловое криволесье – травяно-моховая тундра приходится 54% меченых животных (n = 13) и на раздел лес–каменистые россыпи – 42% (n = 64). Дополнительные отловы животных за пределами пограничных зон в течение летнего сезона на протяжении трех последних лет выявили единичные экземпляры меченых животных (менее 5% в уловах на 100 ловушко-суток), т.е. расселение и перемещение животных происходят в основном вдоль указанных пограничных зон. На этом вопросе мы также остановимся более подробно.

Итак, красная и красно-серые полевки выходят за пределы резерваций, причем весенние и раннелетние генерации этих видов образуют поселения, в которых происходит размножение, или отдельная территориальная группировка обеспечивает заселение территории радиусом более 1 км горно-тундрового и горно-лесного поясов. Основными путями расселения и перемещений являются границы раздела типа лес–каменистые россыпи, еловое криволесье–травяно-моховая тундра. Другими словами, высотно-поясная дифференциация населения широко распространенных видов мелких млекопитающих в горах не связана с жесткой изоляцией населения конкретных поясов. Расселение и образование временных поселений в летний период происходит из зон концентраций перезимовавших особей, причем независимо от высотно-поясного расположения (см. доп. "Оценку освоения территории лесными полевками методом пренатального мечения"). Радиус расселения обеспечивает заселение из одного и того же пояса территории смежных поясов. При этом наряду с расселением животных из резервации мы не исключаем и того факта, что животные постоянно используют большую территорию за короткий промежуток времени не как расселяющиеся особи ранних генераций и образующие временные поселения. Кратковременный срок от мечения до последнего дня отловов, т.е. 4–8 сут в 1982 г. (см. рис. 8), показывает, что молодые особи последних генераций осваивают ту же площадь, что и ранние летние генерации, разница состоит

в том, что доля этих особей ниже. Об этом свидетельствуют животные с двойными метками, отловленные за пределами зон мечения, т.е. вокруг резерваций – узловых элементов пространственной структуры популяций – формируется зона, куда обитатели резерваций регулярно выходят для обследования территории (рекогносцировочные перемещения) и на кормежку летом и где возникают временные поселения размножающихся прибылых полевок [16, 411].

ТЕРРИТОРИАЛЬНЫЕ СВЯЗИ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГЕТЕРОГЕННОСТИ БИОТОПОВ

Высотная поясность в горах и разнообразие мозаичных ландшафтов создают объективные предпосылки сложной пространственной дифференциации животных. Мозаичность среды определяет особенности использования животными кормовых ресурсов и убежищ. Необходимость учета фактора мозаичности следует из показанной многими авторами приуроченности поселений мелких млекопитающих разных видов к определенным элементам экологической мозаики с оптимальными и зачастую видоспецифическими условиями обитания [31, 32, 36, 38, 39, 41, 63, 373, 422].

В результате ранних исследований, проведенных на г. Иремель, были установлены особенности пространственной структуры населения лесных полевок на высотах 850–1500 м [262]. По результатам отловов сделан вывод о приуроченности местообитаний (точнее, мест преимущественного вылова) красных и красно-серых полевок к каменистым россыпям, рыжих – к вырубкам. Одновременно показано, что меченные прижизненными красителями полевки этих видов регулярно выходят за пределы россыпей и используют пищевые ресурсы различных некаменистых стаций, удаляясь на расстояние 100–200 м. Комбинированное применение трех радионуклидов позволило нам уточнить территориальные связи лесных полевок в зависимости от гетерогенности биотопов.

С этой целью в трех типах местообитаний – смешанном лесу с преобладанием хвойных пород, на вырубке (высота 1000 м над ур. моря) и в каменистых россыпях (1250 м над ур. моря) были размещены прямоугольные площадки для мечения. Лесная площадка и площадка на вырубке по 1 га располагались друг от друга на расстоянии 200–250 м, третья площадка в 4 га была равноудалена вверх по склону от первых двух на расстояние 400 м. Первая площадка расположена в смешанном лесу вторичного происхождения, основные породы пихта и ель с примесью лиственных деревьев и с хорошо развитым наземным ярусом растительности. Повсеместно встречаются отдельные островные курумники. Вторая площадка расположена на зарастающей 7–10-летней давности вырубке, на которой преобладали лиственные породы с богатой травянистой растительностью и кустарниками из малины и смородины. Третья площадка была расположена в типичных каменистых крупноблочных россыпях с редкими языками развитой кустарничковой растительности из брусники, черники с мохово-лишайниковым покровом. Эти языки растительности с криволесьем отдельными куртинами поднимались до вершины г. Жеребчик (1380 м над ур. моря), на северо-западном склоне которой проведено исследование.

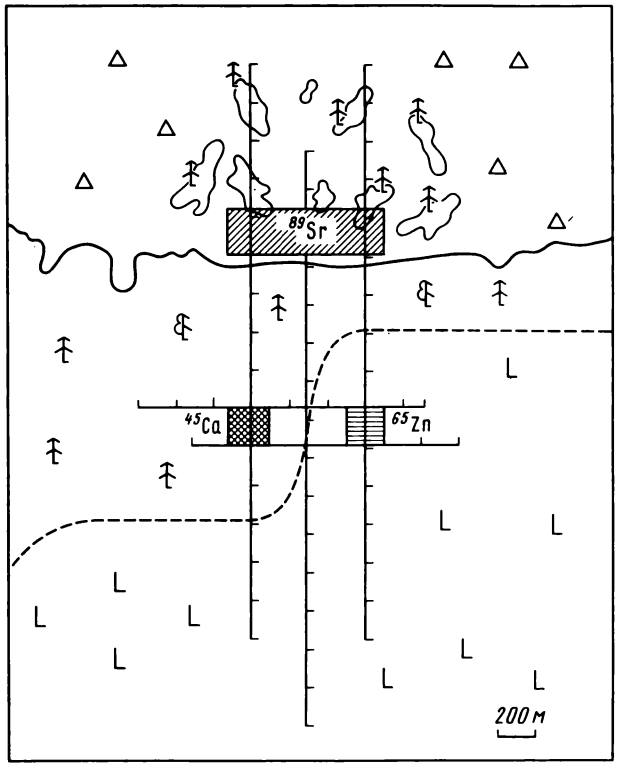


Рис. 10. Схема опыта по изучению территориальных связей лесных полевок в зависимости от гетерогенности биотопов

1 – каменистые россыпи; *2* – лесная зона; *3* – вырубка

13 августа 1980 г. на всех трех площадках одновременно была разложена приманка по 400 пищевых шариков: в лесной зоне – с ^{45}Ca, на вырубке – с ^{65}Zn и 800 шариков со ^{89}Sr в каменистых россыпях. Несъеденная приманка после четырех суток экспозиции была убрана, причем в лесной зоне приманка была использована полевками практически полностью за первые трое суток. В каменистых россыпях часть приманки не была собрана из-за ее недоступности. С 21 сентября в течение четырех суток проводили отловы тремя вертикальными трансектами длиной 1500 м по 150 давилок. Две крайние начинались на вершине горы и проходили частично по языкам растительности и каменистому субстрату, пересекая зону мечения со стронцием и проходя через центры гектарных площадок на удалении 300–350 м друг от друга. Центральная линия начиналась ниже крайних на 250 м, проходила через центр площадки в каменистых россыпях, была равноудалена от гектарных площадок и заканчивалась на уровне 950 м. Через гектарные площадки проходили на удалении 100 м две горизонтальные параллельные трансекты длиной 750 м по 75 давилок. Такая

Таблица 19

Абсолютные данные по отловам лесных полевок в зонах мечения и за их пределами

Вид	Пол	Полевки, помеченные в зонах				Полевки без метки	Итого
		лесной	на вырубке	в россыпях	всего		
Полевки							
красно-серая	Самки	4	0	4	8	19	27
	Самцы	4	0	3	7	24	31
	Итого	8	0	7	15	43	58
красная	Самки	12	3	1	16	24	40
	Самцы	4	0	2	6	23	29
	Итого	16	3	3	22	47	69
рыжая	Самки	21	6	11	38	31	69
	Самцы	9	3	3	15	16	31
	Итого	30	9	14	53	47	100
Всего		54	12	24	90	137	227

Таблица 20

Процент меченых лесных полевок и их доля в различных биотопах (в скобках абсолютные данные)

Всего	Всего меченых	Из них по биотопам		
		в лесу	на вырубке	в россыпях
Полевки				
красно-серая	25,9	53,3	0	46,7
	(15)	(8)	(0)	(7)
красная	31,9	72,7	13,6	13,6
	(22)	(16)	(3)	(3)
рыжая	53,0	56,6	17,0	26,4
	(53)	(30)	(9)	(14)

схема опыта (рис. 10) позволила охватить отловами пространство площадью 100–120 га. В эту площадь входят подгольцовый пояс, зона смешанного леса и зарастающая вырубка. Площади этих зон вылова приблизительно равны и составляют 35–40 га. В ходе эксперимента отработано 2400 ловушко-суток, отловлено 248 экз. полевок, из которых лесных – 227 экз.

Одновременное мечение полевок в различных биотопических стациях на протяжении короткого промежутка времени – четырех суток – позволило оценить территориальные связи животных различных зон. Абсолютные данные по отловам меченых и немеченых полевок и их доля в различных биотопах представлены в табл. 19, 20. Остановимся отдельно на каждом виде.

Красно-серая полевка (рис. 11). Общий улов этого вида составил 25,6%, из них меченных двумя метками 25,9%, причем ни одной полевки не было с меткой как из зоны мечения на вырубке, так и на вырубке не было отловлено ни одной полевки. Из многочисленных литературных данных извест-

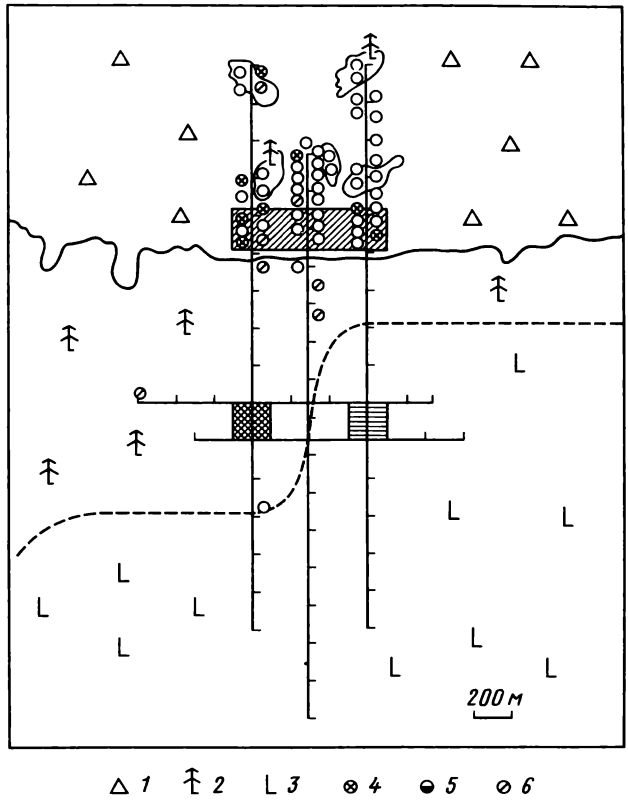


Рис. 11. Схема точек отлова красно-серой полевки. На схеме изображены полевки, меченные кальцием (4); цинком (5); стронцием (6); кружочки без цвета – полевки без метки; 1, 2, 3 – обозначения те же, что и на рис. 10

но, что местообитания красно-серой полевки – каменистые россыпи. Общая картина отловов, представленная на рис. 11, подтверждает, что полевки действительно приурочены к каменистым россыпям, но обращает на себя внимание и тот факт, что 8 полевок (4 самки и 4 самца) из 58 отловленных – 13,8% – в течение четырех суток совершали перемещения и находились в лесном поясе в период экспозиции приманки, т.е. в летний период. Об этом свидетельствуют и четыре полевки, помеченные в россыпях, и одна немеченая полевка на границе лес-вырубка, удалившиеся на значительное расстояние от основного местообитания. Так, количество "собственных" меченных в россыпях – 3% (3 экз. от 100), в лесу же зверьков со стронциевой меткой – 5,6% (от 71 экз.). В лесу "собственных" полевок с кальцием – 0%, тогда как в россыпях – 8%, т.е. красно-серые полевки удаляются от основных местообитаний на расстояние 400–800 м и используют кормовые ресурсы некаменистых стаций в лесной зоне.

Об этом также свидетельствуют ранее приведенные данные в разд. "Характер использования лесными полевками территории смежных высотных поясов" (см. рис. 7): полевки из стации резервации в подгольцовом

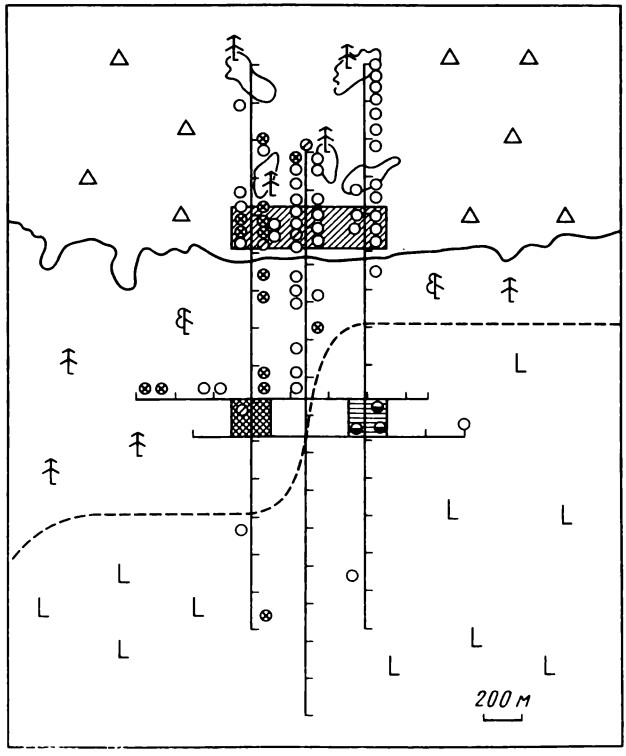


Рис. 12. Схема точек отлова красной полевки
Обозначения те же, что и на рис. 10 и 11

поясе расселились в зону горной тундры. Другая часть полевок, отловленная в 1982 г. через четверо суток после мечения, т.е. за короткий период времени, расселилась, а точнее использовала территорию в радиусе до 1000 м. Таких животных немного – 14,8% (9 из 61) по данным мечения 1982 г. или 13,8% (8 из 58) по данным этого опыта. Экспериментальные данные, которые будут описаны в разделе по материалам пренатального мечения, свидетельствуют о том же: 3,5% (27 из 767) лесных полевок расселились в радиусе до 1500 м за четверо суток. Об этом же говорят материалы по Северному Уралу, приведенные в следующих разделах.

Красная полевка (рис. 12). Отловлено 69 экз. этого вида, или 30,4% от общего улова лесных полевок, из них меченых 31,9%. Большая часть из них – 72,7% (n = 16) – получила метку в лесной зоне, хотя основная масса отловленных полевок территориально приобщена к каменистым россыпям и удалена от лесной зоны мечения на 400–600 м и более. По три меченых полевки в каменистых россыпях и на вырубке остались в зоне мечения.

Рыжая полевка (рис. 13). Отловлено 100 экз., или 44% от всех полевок, доля меченых – 53% (n = 53) – довольно высокая и объясняется "центральным" расположением двух зон мечения – гектарных площадок по

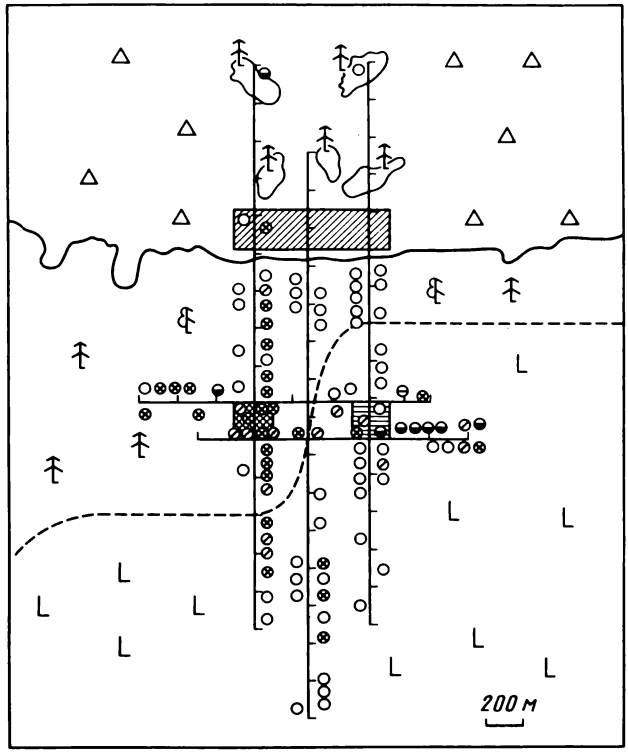


Рис. 13. Схема точек отлова рыжей полевки
Обозначения те же, что и на рис. 10 и 11

отношению к основному местообитанию рыжих полевок. Доля меченых на лесной площадке составляет 53,6% (n = 30), четвертая часть меченых зверьков приходится на каменистые россыпи и сравнительно незначительная часть – 17% – на вырубку, что несколько удивительно, если учесть многолетние данные по отловам рыжей полевки, в основном на вырубках. Но близость леса оказывает влияние на характер распределения животных, и они чаще посещают лесные стации. Об этом свидетельствует и метка. Так, точки отлова в данном опыте показывают (см. рис. 13), что рыжая полевка равномерно расселилась и по лесной зоне, больший процент меченых в каменистых россыпях связан, по-видимому, с наличием ягод в этот период. Территориальные связи особей этого вида охватывают площадь от 0,5 до 2 км^2.

Возрастная структура популяций лесных полевок (табл. 21) в осенний период слагается в основном из сеголеток. Несомненно, за период от мечения до отлова часть особей старших возрастных групп погибла (как меченых, так и немеченых). Незначительное количество взрослых особей вносит равный вклад как в группу меченых, так и в группу немеченых, соответственно 13,9 и 11,1%.

Рассмотрим более подробно особенности использования животными

Таблица 21

Абсолютные данные по возрастному составу меченых и немеченых лесных полевок

Вид	Полевки с меткой		Полевки без метки		Всего
	неразмножающиеся сеголетки	взрослые	неразмножающиеся сеголетки	взрослые	
Полевки					
красно-серая	14	1	36	5	56
красная	22	0	41	1	64
рыжая	43	10	40	7	100
Всего	79	11	117	13	220

Примечание. Общее число особей с данными других таблиц не совпадает, так как не у всех животных возможно было определить пол.

Таблица 22

Абсолютные данные по отловам лесных полевок в различных биотопах

Вид	Каменистые россыпи	Лес	Вырубка	Всего
Полевки				
красно-серая	52	6	0	58
красная	44	18	7	69
рыжая	4	47	49	100
Всего	100	71	56	227

кормовых ресурсов различных стаций. Как мы уже отмечали, площади отлова в этих биотопах были приблизительно равны и составляли 35–40 га. Общее количество отловленных животных в этих зонах представлено в табл. 22.

Каменистые россыпи благодаря своим стабильным микроклиматическим особенностям являются своего рода "резерватами" для лесных полевок. Красно-серая полевка составляет 52,0%, за ней идет красная – 44,0% от всех зверьков, отловленных в каменистых россыпях. На биотопический комплекс "каменистые россыпи" приходится 44,0% всех отловленных лесных полевок, в то время как на лесной пояс – 31,3% и на зону вырубки – 24,7% животных. С другой стороны, неустойчивая в отдельные неблагоприятные сезоны года и сравнительно бедная кормовая база по качеству и количеству поедаемых видов растений в россыпях за короткий летний период времени определяет двигательную активность мышевидных грызунов. Это иллюстрируют рис. 11–13 и данные, представленные в предыдущем разделе и в последующих главах монографии. Здесь же укажем на количественную характеристику использования различных биотопов в пересчете на 1 га зоны мечения. Так, на лесную стацию приходится

Таблица 23

Данные по отловам меченых полевок и их доля в различных биотопах

Отловлено в биотопе с меткой	Лес			Россыпи			Вырубка		
	^{45}Ca	^{65}Zn	^{89}Sr	^{45}Ca	^{65}Zn	^{89}Sr	^{45}Ca	^{65}Zn	^{89}Sr
Полевки									
рыжая	21	1	6	1	1	0	8	7	8
красная	8	0	0	7	0	3	1	3	0
красно-серая	0	0	4	8	0	3	0	0	0
Добыто с меткой	29	1	10	16	1	6	9	10	8
Процент меченых	40,8	1,4	14,0	16,0	1,0	6,0	16,0	17,8	14,3
Всего добыто	–	71	–	–	100	–	–	56	–
В том числе процент меченых	–	56	–	–	23	–	–	48	–

23,8% полевок, побывавших в зоне мечения (54 : 227), на зону вырубки приходится 5,3% (n = 12) и на гектарную площадку каменистых россыпей – 2,6% (n = 24) от всех отловленных животных в эксперименте. Несмотря на то, что лесная зона мечения была удалена как минимум на 400 м от нижней границы каменистых россыпей и была в "центре" обитания собственно "приуроченных к лесу полевок" и животных на вырубке, из 54 отловленных зверьков на этой площадке на долю пришедших из каменистых россыпей приходится 16, или 23,6%, на долю животных, обитающих собственно в лесной, по причине, указанной выше, приходится наибольший процент 53,7% (n = 29) и на "вырубочных" животных – 16,7% (n = 9).

Меченные в лесу, на площади 1 га, составляющей всего 2% площади леса в радиусе 500 м, лесные полевки составили 16% от числа всех отловленных в россыпях зверьков (n = 100), тогда как меченные непосредственно в россыпях составляли 6 экз., или 1,5%, на 1 га зоны мечения россыпей, т.е. примерное соотношение между лесом и россыпями в прокормлении животных составляет приблизительно 11 : 1 (табл. 23).

В данном опыте установлено, что на одном произвольно взятом гектаре леса в августе в течение четырех суток побывало 54 из 227 полевок, населяющих мозаичный участок площадью более 100 га. Следовательно, на 1% площади за четверо суток побывало 23,8% ее населения. Это возможно только при условии группового интенсивного использования большей части жизненного пространства. Подобный характер освоения территории предполагает ведущую роль динамики пространственной структуры в изменениях основных параметров населения на любых произвольных участках площадью 100 га и менее. Это означает, что изучение демографической структуры популяционных параметров мозаичных биотопов следует вести в возможно более широком пространственном масштабе во всех случаях, когда перемещения животных между различными элементами экологической мозаики не может быть учтено в силу методических ограничений.

Высокая миграционная способность мышевидных грызунов и землероек, как мы указывали в гл. 3, показана и у других авторов. Так, резуль-

Таблица 24

Показатели двигательной активности грызунов в эксперименте (M ± m)

Вид	Скорость передвижения, м/мин		Расстояние, пробегаемое за сутки в актографе, км			
			Самцы		Самки	
Мыши						
желтогорлая	14	58,6 ± 2,2	15	12,3 ± 0,7	14	11,6 ± 0,6
полевая	18	53,3 ± 0,9	11	10,1 ± 0,8	10	9,5 ± 0,9
Полевки						
рыжая	16	49,3 ± 1,0	12	8,9 ± 0,7	13	8,5 ± 0,6
обыкновенная	14	36,2 ± 0,7	9	8,2 ± 0,7	9	7,5 ± 0,7

Таблица 25

Максимальные переходы и длины суточного пробега мышевидных грызунов [316]

Вид	Максимальный переход, км	Максимальный суточный пробег, км
Мыши		
домовая	2,3	1,9
лесная	1,5	1,6
Гребенщиковая песчанка	1,5	1,5
Полевки		
рыжая	0,7	3,5
красная	1,1	1,5
Полевка-экономка	2,5	2,1

таты экспериментальных работ Э.В. Ивантера с соавт. показывают [75], что скорости передвижения мышей и полевок велики и расстояния, пробегаемые в актографе за сутки, достигают 8–12 км (табл. 24). Авторы отмечают, что характер двигательной активности тесно связан с типом питания. Способность преодолевать значительные пространства, вероятно, возникла у мышей (особенно у желтогорлых) в связи с дефицитом корма и неравномерностью его размещения в природе.

Максимальные переходы и длины суточного пробега мышевидных грызунов в природе показаны также на табл. 25. Д. Мэдисон [411], изучая ритмы активности и использование пространства у микротин (M. pennsylvanicus) методом радиотелеметрии, отмечает, что для мышевидных грызунов характерны изменяющиеся во времени индивидуальные участки (см. также работы Л.А. Хляп, гл. 3); помимо местных перемещений и расселения животных, существуют регулярные дальние рекогносцировочные (разведывательные) выходы зверьков за пределы индивидуального участка. Изменения формы индивидуального участка и типы перемещений варьируют по частоте появления в зависимости от энергетических, пищевых, половых различий, репродуктивных условий, социальных

факторов, индивидуальных взаимоотношений, погодных и сезонных факторов [411].

Таким образом, массовый метод мечения несколькими радионуклидами с последующим разделением меток дает возможность оценить роль различных элементов экологической мозаики в использовании их животными и дать количественную оценку интенсивности использования этих биотопов.

Приведенные данные позволяют однозначно констатировать, что в условиях высотной поясности в горах и разнообразия мозаичных биотопов создаются объективные предпосылки для пространственной разобщенности лесных полевок и для дифференцированного использования территории, более экстенсивного, избирательного освоения наиболее кормных лесных стаций по сравнению с каменистыми россыпями и вырубками. При этом лесные полевки в кратковременные сроки (до 4 сут) используют кормовые ресурсы некаменистых стаций, удаляясь на 500–800 и реже на 1500 м. Экспериментальные данные показывают, что красно-серая и красная полевки кормятся в основном в таежных стациях и явно избегают вырубок летом. Рыжие полевки, наоборот, кормятся в основном на вырубках и в лесу, значение же россыпей в прокормлении их в летнее время незначительно.

ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МЕЛКИМИ МЛЕКОПИТАЮЩИМИ ТЕРРИТОРИЙ, НАРУШЕННЫХ ПРОМЫШЛЕННЫМИ РАЗРАБОТКАМИ

Пространственная организация и использование территории обусловливает важные биологические особенности животных: тип питания, характер размножения, динамику численности популяции и ряд других [38, 113, 309]. Различные виды антропогенного вмешательства вызывают не только изменения фаунистических комплексов, численности, плотности и экологической структуры популяций, но существенно меняют сам характер связи животных со средой, а это проявляется в особенностях использования всей совокупности внешних условий. Так, Булавинцев В.И. [44], исследуя формирование населения мелких позвоночных на территориях, нарушенных открытыми разработками полезных ископаемых, отмечает, что в процессе формирования населения на отвалах с разным типом восстановления наблюдаются сходные тенденции развития видового разнообразия, последовательности заселения отвалов земноводными и млекопитающими и количественного соотношения этих групп животных. Различия сравниваемых типов восстановления нарушенных территорий выражаются в обеднении видового разнообразия и снижении численности на рекультивируемых отвалах.

Реакцию природных популяций на техногенное преобразование их среды обитания мы изучали на примере мелких млекопитающих в условиях дражных отвалов [43, 130]. Дражные отвалы возникли на месте поймы горной речки на Северном Урале в результате добычи полезных ископаемых. Образующие отвалы гряды камней в какой-то мере являются аналогами естественных каменистых россыпей и подобно им характеризуются сложной мозаикой участков, различающихся режимом увлажнения, степенью развития почвенного слоя и растительности. Поэтому для получения сравнительных данных нами было проведено одновременное

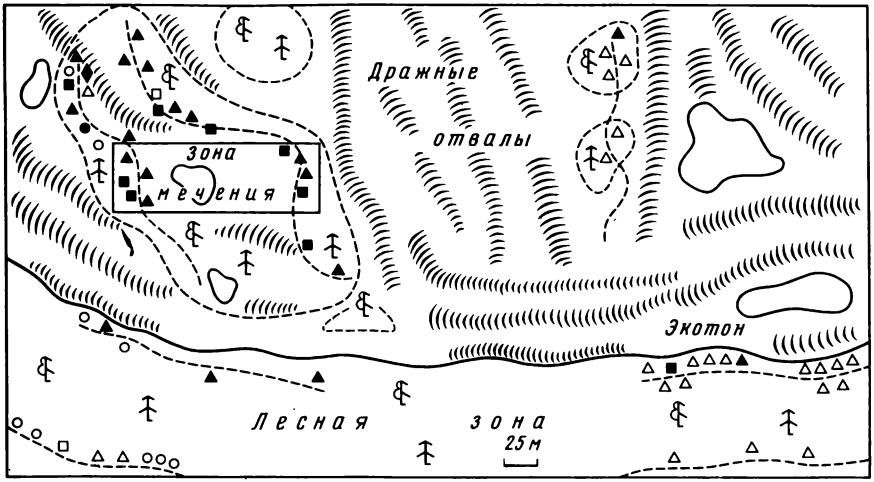


Рис. 14. Схема опыта по мечению млекопитающих на дражных отвалах

Обозначения полевок: *1* – красно-серая; *2* – красная; *3* – рыжая; *4* – бурозубки. Меченые зверьки затушеваны. На схеме не изображены животные, отловленные за пределами отвалов в радиусе 1 км

исследование динамики пространственной структуры населения мелких млекопитающих на двух участках: опытный участок находился на отвалах, а контрольный участок был выбран на г. Красной – естественном аналоге отвалов по признакам высокой пространственной гетерогенности, наличию значительных площадей с выходами открытого каменистого субстрата и участков с маломощным почвенным слоем и слаборазвитой растительностью.

В 1978–1981 гг. И.Л. Куликовой в данном районе были детально изучены фауна и биотопическое распределение мелких млекопитающих на отвалах и прилегающих местообитаниях [125, 350, 351], что облегчило проведение работ по радионуклидному мечению.

На дражных отвалах на площадке порядка 2 га мечение зверьков проводили с 3 по 10 июля 1981 г. пренатальным мечением – помечено 13 самок, по окончании мечения была разложена приманка с ^{32}Р, 800–1000 пищевых шариков. В дальнейшем результаты обобщены и представлены как по одной метке. Отлов проводили с 14 августа 300 давилками по зоне мечения и по прилегающим отвалам на удалении 100 м вдоль границы лес–отвалы, а также 100 капканчиками и далее по сходной пограничной полосе на удалении 400 м от зоны мечения 100 давилками. Кроме этого, отловы проводили в окружающем лесу в радиусе более 1 км 300 капканчиками (рис. 14). Отлавливали, как обычно, 4 сут, отработано 3200 ловушко-суток, отловлено 76 зверьков, включая землероек и полевок.

Контрольный участок располагался в 3–5 км от дражных отвалов на склоне г. Красной (801 м над ур. моря) в естественных каменистых россыпях, окаймляющих привершинную часть горы и окружающей их корен-

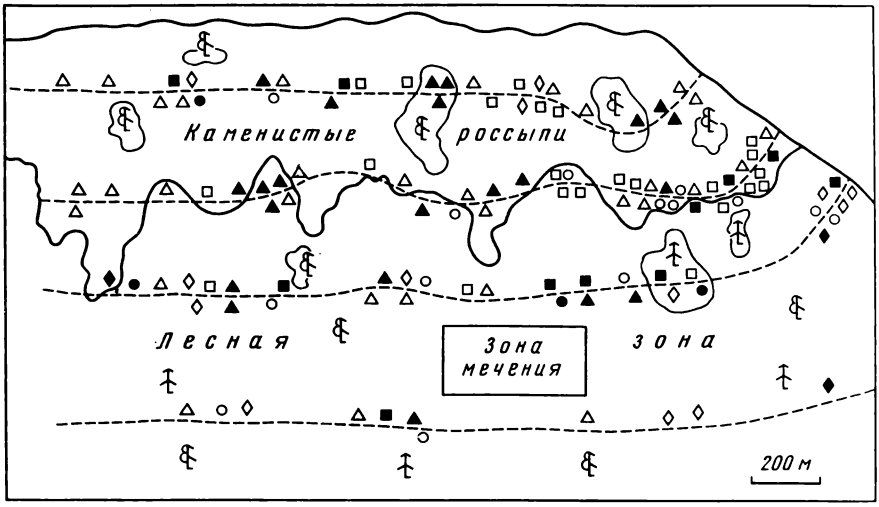


Рис. 15. Схема опыта по мечению в естественных каменистых россыпях
Обозначения те же, что на рис. 14

ной пихтово-еловой тайге. В зоне мечения в лесу (рис. 15) в 200 м ниже россыпей на площади 2 га 12 июля было разложено около 1000 пищевых шариков со ^{90}Sr. С 6 августа отлов производили четырьмя горизонтальными параллельными линиями на расстоянии 150–200 м друг от друга по 100 капканчиков, две из них располагались в каменистых россыпях, две – в лесных стациях. Отработано 1600 ловушко-суток, отловлено 122 экз. мелких млекопитающих, из них 41 животное с меткой.

Результаты мечения мелких млекопитающих в естественных каменистых россыпях представлены на рис. 14, 15 и в табл. 26. Основное население каменистых россыпей представлено красно-серой и красной полевками, т.е. на отловы двумя верхними линиями приходится по три четверти красно-серой (25 : 34) и красной (41 : 54) от всех отловленных к данному виду полевок. Из них зверьки с меткой составляют 45,5% (5 : 11) по красно-серой и 72,7% (16 : 22) по красной полевкам, т.е., как и на Иремельском горном массиве (см. предыдущие разделы), где языки горных россыпей чередуются с участками леса, мелкие млекопитающие широко используют территорию, беспрепятственно перемещаясь как в вертикальном, так и в горизонтальном направлениях.

Простой подсчет показывает, что зона мечения занимает всего 10% площади лесных стаций в двухсотметровой полосе удаления от края включенных в опыт россыпей. Если принять гипотезу равной пригодности для мелких млекопитающих всех граничащих с россыпями лесных участков, то даже вылов в россыпях 10% меченых радиометкой животных от числа всех отловленных можно интерпретировать как результат регулярных выходов практически всех обитающих в россыпях животных на 100–200 м. Доля меченых животных составляет третью часть всех зверьков (41 : 122). Такой результат еще раз подтверждает сделанный вывод в предыдущем

Таблица 26

Данные по мечению мелких млекопитающих в естественных каменистых россыпях на г. Красной, 801 м над ур. моря

Вид	Метка	Самки	Самцы	Сумма	Итого
Полевки					
красная	Меченые	6	16	22	54
	Немеченые	11	21	32	
красно-серая	Меченые	5	6	11	34
	Немеченые	9	14	23	
рыжая	Меченые	1	3	4	16
	Немеченые	8	4	12	
Бурозубки	Меченые	2	2	4	18
	Немеченые	7	7	14	
Всего		49	73	122	122

разделе о том, что обитающие в россыпях мелкие млекопитающие не только регулярно выходят за пределы россыпей, но и широко перемещаются в пределах некаменистых местообитаний.

Иная картина пространственного распределения наблюдается на отвалах. Из 28 отловленных животных на дражных отвалах и на ближайшем экотоне – лес-дражные отвалы, т.е. в 100 м от зоны мечения, только шесть полевок оказались немечеными, на удалении 400–600 м отловлено двадцать полевок и только три из них меченые: две – на дальнем экотоне и одна – на дражных отвалах более позднего происхождения. Не было отловлено ни одного меченого животного в радиусе до 1 км в лесной зоне, окружающем отвалы с двух сторон. Данные по мечению подтвердили результаты отловов мелких млекопитающих: зверьки образуют на отвалах локальные группировки, которые приурочены к очагам растительности. Малая емкость угодий не позволяет животным использовать всю территорию отвалов. Из 76 лесных полевок, отловленных на отвалах и прилегающих к ним лесным биотопах, меченые особи составляют 45% (n = 34). Причем их основная масса была отловлена непосредственно в зоне мечения или вблизи ее. Лишь единичные поимки были отмечены нами на некотором удалении от площадки: на расстоянии 300 м – взрослая самка и прибылой самец красной полевки. В 100 м от зоны мечения – прибылые красные и красно-серые полевки (см. рис. 15). Наибольшее расстояние выноса радиометки с отвалов – 400 м по границе дражных отвалов и леса, где были пойманы молодые самцы красной и красно-серой полевок. Отловы полевок в зоне мечения на отвалах и прилегающих лесных биотопах показали, что на расстоянии 50, 100, 500 м и более от отвалов меченые зверьки не обнаружены.

Население мелких млекопитающих в исследуемых биотопах различается также по характеру подвижности. Обращают на себя внимание большее количество поимок меченых полевок в зоне отвалов и перемещения внутри них (3–5 га) на расстояние в 200–300 м одних и тех же зверьков при индивидуальном мечении. На россыпях, даже вблизи зоны мечения, не имеется четко выраженной территории, где бы концентрировались животные. Это

говорит о локальном и интенсивном использовании территории отвалов животными, в то время как в естественных каменистых россыпях для них более характерен групповой тип использования.

Таким образом, в различных естественных биотопах животные используют пространство, значительно превышающее размеры освоенной на отвалах территории. Зверьки, поселяющиеся в условиях, нарушенных в результате антропогенного вмешательства, образуют локальные, относительно изолированные поселения, для которых характерна значительная оседлость. Перемещения по территории отвалов ограничены и не превышают 200–300 м. Подобные изменения пространственной организации населения мелких млекопитающих являются прямым следствием перестроек в структуре природных биоценозов в результате вмешательства человека [20, 126, 128, 129].

Стабильность и относительная изолированность группировки на отвалах отражают, во-первых, высокую лабильность пространственной структуры популяций неспециализированных лесных видов мелких млекопитающих, включающих в сферу своей жизнедеятельности любые пригодные элементы экологической мозаики, и, во-вторых, наглядно демонстрируют возможность резкого перехода широко распространенных видов к существованию в среде, где они проявляют основные черты стенотопных узкоспециализированных видов в отношении использования территории. Так как на отвалах пригодные для мелких млекопитающих участки занимают малую площадь, то при крайне низкой средней плотности населения на отвалах в целом (не более 1–2% поимок на 100 ловушко-суток) экологическая плотность в пределах заселенных участков достигает многократно больших значений (20–40%). Поскольку на отвалах отсутствует резерв пригодного для образования новых поселений пространства, уже в первую половину лета достигается верхний предел "емкости" среды и вступают в действие плотностно-зависимые механизмы регуляции. Эти механизмы не только ограничивают размножение резидентных обитателей отвалов, но и препятствуют проникновению в отвалы мигрантов из соседних стаций, а также особей, живущих оседло в радиусе нескольких сотен метров от заселенных участков на отвалах и потенциально способных использовать их ресурсы.

Можно заключить, что под влиянием техногенного преобразования среды внутри естественных популяций животных возникают локальные, относительно автономные пространственные группировки, отличающиеся параметрами основных процессов от аналогичных естественных внутрипопуляционных группировок.

РОЛЬ ПРИРУЧЕЙНЫХ ПОЙМ И КАМЕНИСТЫХ РОССЫПЕЙ В ПЕРЕМЕЩЕНИЯХ ЖИВОТНЫХ

Мы уже отмечали, что особую роль в расселении лесных полевок из стаций резерваций в смежные пояса гор играют границы двух хорошо отличающихся местообитаний или сообществ [215]. Так, на пограничные фитоценозы типа криволесье – травяно-моховая тундра приходится 54,9% (7 : 13) меченых животных, расселяющихся в зону тундры, а на пограничные стации типа лес–камни или приручейная пойма, т.е. расселение в

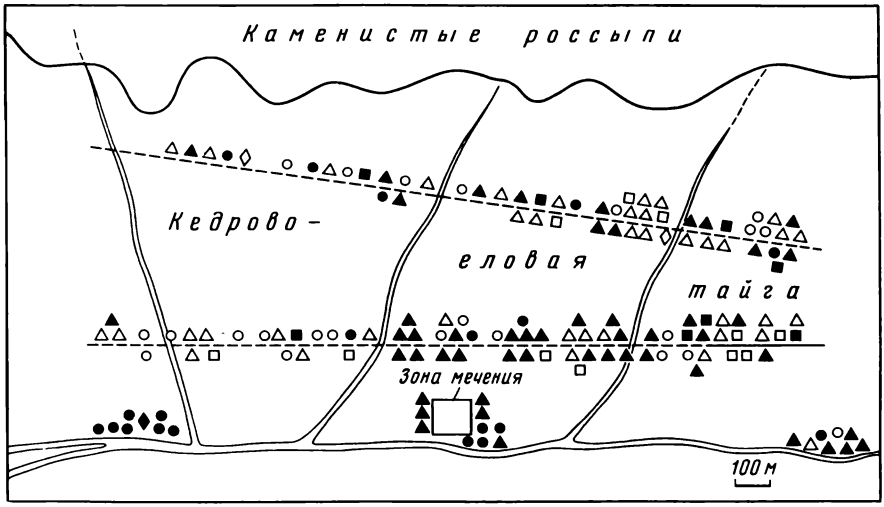


Рис. 16. Схема опыта и точек отлова мелких млекопитающих в естественной пойме реки

Обозначения те же, что на рис. 14

таежную зону, приходится до 42,2% (27 : 64) расселяющихся особей. Контролем при этом служили многолетние и параллельные отловы, проведенные в аналогичных поясах, которые показали очень низкую численность или вообще отсутствие животных по сравнению с местообитаниями вдоль пограничных зон [262, 264].

В условиях гор множество рек и пересыхающих приручейных пойм, "каменные реки", мозаичность местообитаний, вызванная каменистыми россыпями или языками растительности, глубоко вклинивающимися в смежные пояса, или сравнительно узкая ширина отдельных поясов в горах создают контрасты местообитаний или переходные зоны, по которым преимущественно происходит расселение животных. Для скорости расселения и характере использования территории мелкими млекопитающими приручейных пойм показателен следующий эксперимент.

В кедрово-еловой тайге в пойме реки на гектарной площадке 9 августа 1981 г. очень плотно была разложена приманка с ^{22}Na (1000 пищевых шариков). 10 августа выставлено 400 давилок на двух трансектах длиной по 2000 м, расположенных параллельно руслу ручья на удалении от него 200 и 700 м. Отловы также проводили тремя линиями по 50 давилок в зоне мечения и на удалении 1000 м от нее выше и ниже по течению того же ручья (рис. 16). Давилки работали четверо суток, отработано 2200 ловушко-суток, отловлено 165 экз. мелких млекопитающих, из них бурозубок 42 экз., среди которых 20 зверьков оказались мечеными.

Схема точек отлова животных с меткой и без метки (рис. 16) и абсолютные данные по видовому составу, половой и возрастной структуре мелких млекопитающих показывают (табл. 27), что обитающие в пределах изучаемой площади полевки и бурозубки характеризуются высокой подвижностью. За 1 сут экспозиции приманки и за 4 сут отлова, а точнее за

Таблица 27

Абсолютные данные по видовому составу, половой и возрастной структуре лесных полевок, отловленных в пойме реки на Северном Урале. В таблицу включены только те животные, у которых были точно определены пол и возраст

Вид	Пол	Животные без метки			
		неразмножающиеся сеголетки	размножающиеся сеголетки	перезимовавшие	Итого
Полевки					
красная	Самки	0	7	7	14
	Самцы	5	20	1	26
	Всего	5	27	8	40
красно-серая	Самки	0	2	3	5
	Самцы	4	3	1	8
	Всего	4	5	4	13
рыжая	Самки	0	1	0	1
	Самцы	0	1	0	1
	Всего	0	2	0	2

Вид	Пол	Животные с меткой				
		неразмножающиеся сеголетки	размножающиеся сеголетки	перезимовавшие	Итого	Всего
Полевки						
красная	Самки	7	11	9	27	
	Самцы	1	23	0	24	91
	Всего	8	34	9	51	
красно-серая	Самки	0	1	2	3	
	Самцы	0	3	1	4	20
	Всего	0	4	3	7	
рыжая	Самки	0	0	1	1	
	Самцы	0	0	0	0	3
	Всего	0	0	1	1	

2–3 сут (срок, за который была поедена вся разложенная приманка) пометилось 47,3% (78 из 165) зверьков, обитающих на площади 140 га. На долю красной полевки приходится 56,0% (51 из 91) животных с меткой, на долю красно-серой – 35,0% (7 из 20) и на долю бурозубок – 47,6% (20 из 42). Максимально отмеченная скорость выноса радиометки из зоны мечения полевками за сутки в данном эксперименте составляла 1000 м. А доля меченых зверьков, отловленных непосредственно в пределах поймы, оказалась еще выше. Так, более 50% мелких млекопитающих, отловленных в пойме в 1 км вверх и вниз по течению от зоны мечения, оказались мечеными уже на следующие сутки после мечения.

Таким образом, на произвольном участке площадью в 1 га в течение 1–5 сут побывали животные, центры индивидуальной активности кото-

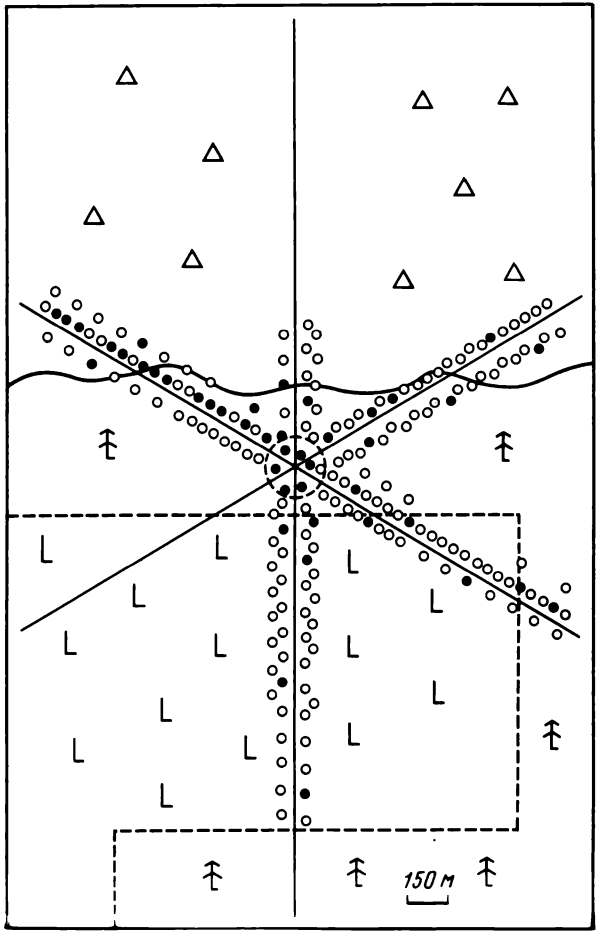
рых распределены на площади в 140 раз бóльшей. Каналами перемещений мелких млекопитающих в пределах данного контрольного участка, по-видимому, является берег ручья; именно вдоль него отловлено наибольшее количество меченых животных уже в первые сутки отловов. Наиболее вероятно, что и частично пересыхающие притоки основного ручья тоже канализируют перемещения животных по поперечным к основному руслу направлениям. Другими словами, основными путями для перемещений животных служат речные поймы, пересыхающие русла ручьев, границы россыпей.

Оценка освоения территории лесными полевками методом пренатального мечения

Метод пренатального мечения позволяет оценить расселение потомства меченых самок. Задача исследования заключалась в сравнительной оценке освоения прилегающих территорий выходцами из зимних резерваций: определить средние и максимальные радиусы и площади расселения животных.

В качестве примера приведем результаты двух экспериментов, проведенных на горном массиве Иремель. В начале июня мечение размножающихся самок проводили ^{90}Sr в коренной пихтово-еловой тайге (1980 г.) и на границе вырубки и леса с курумниками (1982 г.) у подножья г. Жеребчик. Уровень высот в обоих случаях приблизительно 1000 м над ур. моря. Площадь мечения в первом случае 3–4 га, во втором случае площадь мечения в радиусе не более 150 м примерно 6 га. Зоны мечения представляли зимние резервации лесных полевок. В лесной зоне помечено 13 рыжих, 28 красных и 8 красно-серых полевок, у подножья г. Жеребчик – 25 рыжих, 20 красных и 5 красно-серых полевок. Практически все помеченные полевки – перезимовавшие животные. Отлов полевок проводили в 1980 г. 10 радиальными линиями в начале сентября в радиусе 1500 м от центра площадки, на 2-й площадке такой же длины 2 радиальными линиями и четырьмя – по 1000 м в конце августа–начале сентября. Схема отлова животных на данной площадке представлена на рис. 17, 18 и частично повторяет схему отловов в опытах, проведенных в 1980 г. в данном районе, только зоны мечения удалены друг от друга на 500 м (см. разд. "Территориальные связи лесных полевок в зависимости от гетерогенности биотопов"). Отловы проводили давилками по стандартной схеме; отработано на обеих площадках 6800 ловушко-суток, отловлено 525 красных, 128 красно-серых и 494 рыжих полевок. Из 1147 отловленных полевок оказалось 222 меченых.

Прежде чем перейти к обсуждению полученных результатов, коснемся термина "расселение", который мы употребляли в предыдущих главах и который, по нашему мнению, более точно применен в настоящей главе. Проблема мигрантов и резидентов порождает много дискуссий по поводу терминологии и самой сущности возникающих вопросов. Мигрантом обычно называют каждую особь, не имеющую в данный момент индивидуального участка. Миграции подразделяют на микро- и макромиграции в зависимости от того, перемещаются особи в пределах экспериментальной площади, или покидают ее и занимают новый биотоп, или мигрируют на тер-


150 м

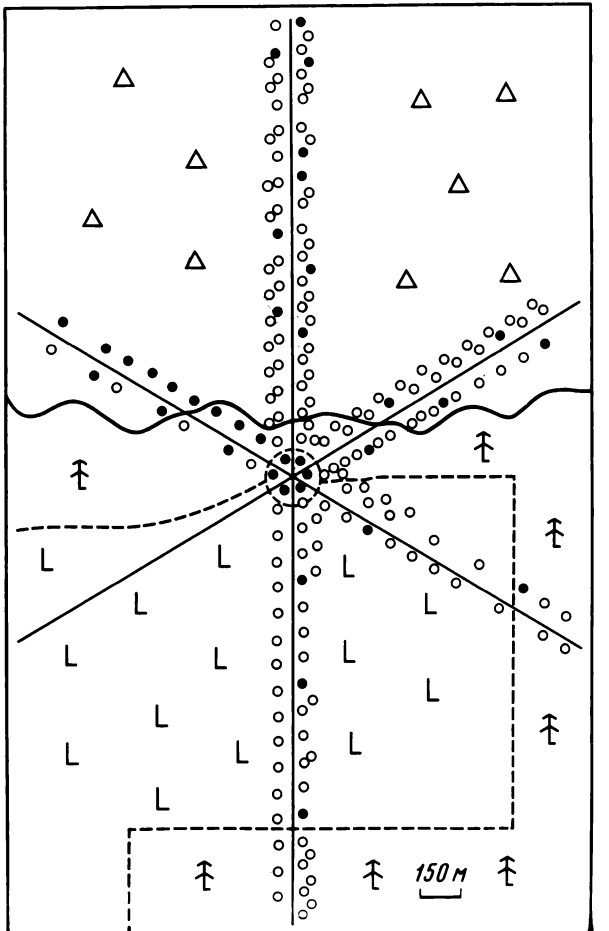

150 м

Таблица 28

Абсолютные данные по отловам пренатально меченных лесных полевок и животных без метки на отдельных отрезках трансект. Указано соотношение этих животных

Вид	Возрастной состав	0–250	251–500	501–750	751–1000	1001–1250	1251–1500	Итого
Полевки								
красная	Сеголетки							
	неполовозрелые	26 : 57	11 : 71	18 : 84	25 : 115	2 : 11	3 : 16	85 : 354
	половозрелые	2 : 5	0 : 10	9 : 16	1 : 18	0 : 3	0 : 5	12 : 57
	Перезимовавшие	3 : 1	2 : 1	1 : 2	1 : 5	0 : 1	0	7 : 10
	Итого	31 : 63	13 : 82	28 : 102	27 : 138	2 : 15	3 : 21	104 : 421
	Всего	94	95	130	165	17	24	525
красно-	Сеголетки							
серая	неполовозрелые	4 : 10	0 : 5	5 : 15	3 : 20	1 : 2	0 : 3	13 : 55
	половозрелые	5 : 1	2 : 5	3 : 10	3 : 17	1 : 3	0 : 1	14 : 37
	Перезимовавшие	4 : 2	0 : 0	0 : 0	1 : 1	0 : 0	0 : 1	5 : 4
	Итого	13 : 13	2 : 10	8 : 25	7 : 38	2 : 5	0 : 5	32 : 96
	Всего	26	12	33	45	7	5	128
рыжая	Сеголетки							
	неполовозрелые	25 : 76	12 : 79	12 : 95	18 : 59	0 : 4	0	67 : 313
	половозрелые	8 : 17	2 : 16	3 : 28	2 : 15	0	0	15 : 76
	Перезимовавшие	3 : 8	0 : 4	1 : 3	0 : 4	0	0	4 : 19
	Итого	36 : 101	14 : 99	16 : 126	20 : 78	0 : 4	0	86 : 408
	Всего	137	113	142	98	4	0	494

риторию, занимаемую другой пространственной группировкой. Многие относят к оседлым животных, попадающих в ловушки более 3–4 раз. Данный метод, как и все методы группового мечения, не позволяет вычленить мигрантов и резидентов. Поэтому мы пользуемся термином "расселение", понимая под этим животных, покинувших зону мечения. Во всех наших экспериментах площадь мечения, как правило, превышает 2–3 га, а зона отлова превосходит ее в десятки раз. Поэтому мечение молодняка и дальнейшая его миграция за пределы материнского индивидуального участка – есть не что иное, как расселение.

Для расчетов радиальные линии давилок были условно разделены на равные по 250 м отрезки, и для каждого из них были просчитаны абсолют-

←

Рис. 17. Схема выноса метки пренатально меченным молодняком рыжей полевки (заштрихованные кружочки) в ходе расселения из резервации. Граница зоны мечения обведена пунктирной линией. В зоне мечения изображены не все особи

Обозначения те же, что на рис. 10

Рис. 18. Схема выноса метки пренатально меченным молодняком красной полевки (заштрихованные кружочки) из зоны мечения, обведенной пунктирной линией. В зоне мечения изображены не все животные

Обозначения те же, что на рис. 10

Таблица 29

Средние радиусы и площади расселения для трех видов лесных полевок и их возрастных группировок

Исследуемая группа	Число меченых животных	Средний радиус расселения и ошибка, м	Площадь расселения, га
Красная полевка	104	541 ± 33	92
перезимовавшие	7	375 ± 109	44
половозрелые сеголетки	12	563 ± 63	99
неполовозрелые сеголетки	85	552 ± 38	96
Красно-серая полевка	32	492 ± 61	76
перезимовавшие	5	275 ± 97	24
половозрелые сеголетки	14	500 ± 94	79
неполовозрелые сеголетки	13	568 ± 94	101
Рыжая полевка	86	433 ± 33	59
перезимовавшие	4	250 ± 125	20
половозрелые сеголетки	15	359 ± 75	40
неполовозрелые сеголетки	67	461 ± 38	67
Род лесные полевки	222	489	75

Таблица 30

Сводные данные по отловам пренатально меченных и немеченых животных рода лесные полевки, красной и рыжей полевок

Исследуемая группа	0–250	251–500	501–750	751–1000	1001–1250	1251–1500	Итого
Род лесные полевки	80:257	29:220	52:305	54:308	4:28	3:29	222:1147
	31,13	13,18	17,05	17,53	14,29	10,34	19,35
Полевки	31 : 94	13 : 95	28 :130	27:165	2 : 17	3 : 24	104:525
красная	32,98	13,68	21,54	16,36	11,76	12,50	19,81
рыжая	36:137	14:113	16:142	20 :98	0 : 4	0	86:494
	26,80	12,39	11,27	20,41	0	0	17,41

Примечание. Первая строка – абсолютное соотношение животных с меткой ко всем отловленным животным на данном отрезке трансекты; вторая строка – доля меченых в процентах.

ные данные по отловам пренатально меченных лесных полевок трех видов и животных без метки в лесной зоне и в районе г. Жеребчик (объединенные данные представлены в табл. 28). По этим данным были вычислены средние радиусы и площади расселения для красной, красно-серой и рыжей полевок и их возрастных группировок, а также усредненный радиус для рода лесные полевки (табл. 29).

Кроме абсолютных данных по меченым животным были вычислены доли меченых особей отдельно для красной и рыжей полевок, а также для рода лесные полевки (табл. 30). Это позволило оценить радиусы максимального расселения животных методом линейной регрессии [251, 301]. Нужно

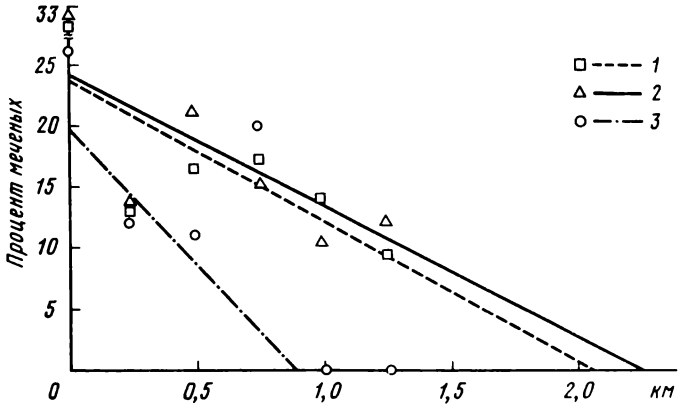


Рис. 19. Линии регрессии расселения лесных полевок
1 – род Clethrionomys; *2* – Cl. rutilus; *3* – Cl. glareolus

учесть, что данный метод не учитывает малой доли расселившихся животных еще на более значительное расстояние. Поэтому приводимые оценки носят скорее качественный, или феноменологический, характер. Тем не менее они позволяют судить о примерном соотношении исходной резервации и сезонно осваиваемых территорий.

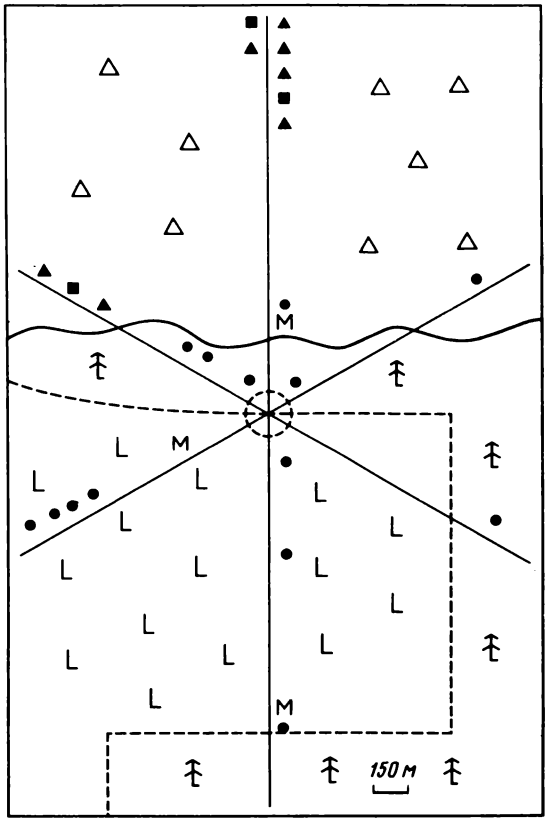
Установлена отрицательная корреляция между долей меченых особей и радиусом расселения (рис. 19). Для лесных полевок коэффициент корреляции и его параметры: $r = -0{,}73$, $t = 2{,}16$, $p = 0{,}05$; для красной полевки – $r = -0{,}70$, $t = 1{,}95$, $p = 0{,}1$; для рыжей полевки – $r = -0{,}71$, $t = 1{,}73$, $p = 0{,}1$. Исходя из радиусов расселения была рассчитана площадь, которую осваивают данные группировки за летний период (табл. 31).

Полученные результаты показывают, что красные полевки расселяются значительно дальше рыжих. Различия по средним радиусам достоверны только для этих видов ($p = 0{,}02$). Наибольшие радиусы для неполовозрелых сеголеток (исключение для красно-серых полевок, но мала выборка, $n = 12$). Половозрелые сеголетки удаляются на меньшее расстояние и еще на меньшее – перезимовавшие особи. Максимальная площадь, которую осваивают выходцы из резервации за два месяца, состав-

Таблица 31

Максимальные радиусы расселения и площади освоения полевками территории за летний репродуктивный период

Исследуемая группа	Уравнение регрессии	Радиус расселения, м	Площадь, га
Род лесные полевки	24,41–0,011	2133	1430
Полевки			
красная	25,95–0,011	2291	1650
рыжая	22,98–0,018	1290	520



△ 1 ⍑ 2 L 3 ■ 4 ▲ 5 ● 6 M 7

Рис. 20. Схема выноса метки перорально меченными зверьками красно-серой (*4*), красной (*5*), рыжей (*6*) и серыми (*7*) полевками за четверо суток из зоны мечения, обведенной пунктирной линией; обозначения *1, 2, 3* – те же, что на рис. 10

ляет: для рода лесные полевки 14,2 км^2, для рыжей полевки 5 км^2 [23–25, 266].

Приведем еще один эксперимент по расселению лесных полевок не за летний репродуктивный период, а за более короткий срок – 4 сут. Данного вопроса мы уже касались в отдельных главах.

Схема опыта практически та же самая, что и для опыта на г. Жеребчик. Разница заключается в том, что за сутки до отловов пренатально меченных животных в зоне мечения были разложены пищевые шарики с ^{32}P (активность шарика примерно 3,7 кБк). На следующие сутки отловы проводили по методике, описанной выше. В течение 4 сут было отловлено 767 полевок, из них 34 экз. меченных фосфором. Поскольку камеральная обработка данных была проведена с некоторым опозданием, а доза фосфора в пищевых шариках была мала, то в значительной части проб метка распалась.

Результаты эксперимента представлены на рис. 20. Так, в радиусе 250 м от центра зоны мечения отловлено семь меченых полевок. На удалениях в

интервале 251–500 м поймано восемь меченых зверьков; 501–750 м – шесть меченых полевок и в интервале 751–1000 м – тоже шесть. На одной линии было поймано семь меченых полевок на удалении 1000–1500 м. В первые сутки было отловлено 16 меченых полевок, из них пять – на расстояниях более 750 м; пять красных полевок и две красно-серые были обнаружены через 3 сут на высоте 1350 м на границе подгольцового и горно-тундрового поясов, куда они переместились из расположенной в горно-лесном поясе зоны мечения, преодолев крутой подъем длиной более 1000 м [221].

Данные по мечению стронцием и фосфором показывают, что красные полевки в условиях гор расселяются в течение лета значительно дальше рыжих. Максимальный радиус расселения отмечается у неполовозрелых животных. Важно отметить, что зафиксированное расселение лесных полевок в летний период оказалось равным радиусу их максимальных суточных перемещений при оседлом образе жизни. Данный феномен был отмечен ранее Л.А. Хляп: сопоставление максимальных переходов мышевидных грызунов при расселении или смене участка с длиной суточного пробега этих же видов при оседлом образе жизни показало, что эти величины соизмеримы друг с другом.

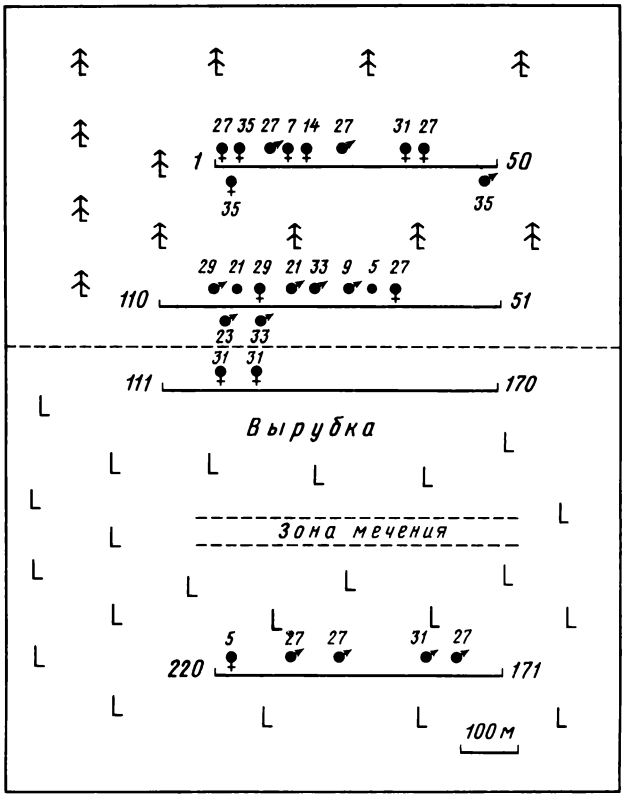
Таким образом, метод пренатального мечения позволил оценить расселение потомства меченых самок лесных полевок. Получены средние и максимальные оценки дальности расселения красной, красно-серой и рыжей полевок для их различных возрастных групп, а также усредненный радиус для рода лесных полевок за летний репродуктивный период из зимней резервации. Установлено, что в течение периода размножения зверьки осваивают территорию, превосходящую по площади исходную резервацию в сотни раз.

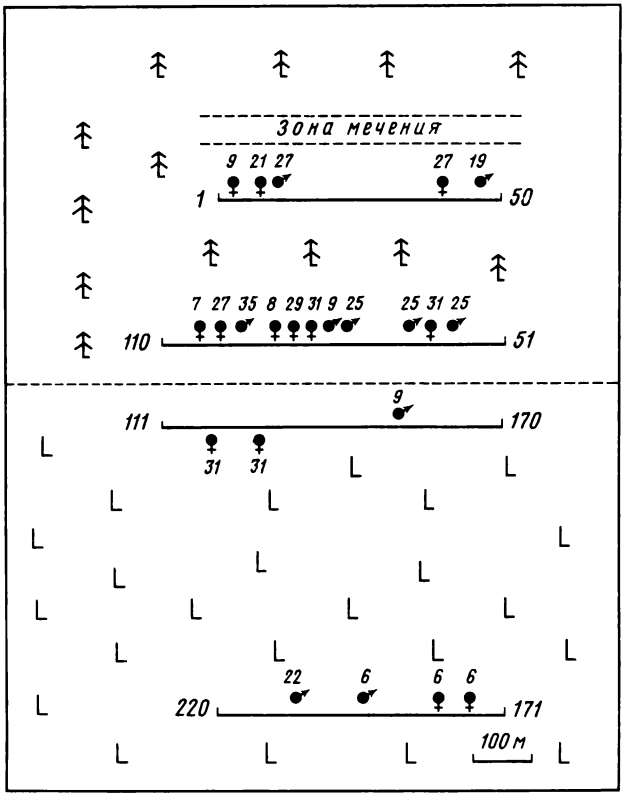
ОСОБЕННОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ ЗЕМЛЕРОЙКАМИ

Предложенный нами метод мечения плотоядных был применен в эксперименте по сравнительному изучению использования бурозубками территории пихтово-еловой тайги и зарастающих вырубок, отличающихся по своим экологическим условиям; а также по характеру использования животными верхних высотных поясов.

Схема опыта, проведенного в лесу и на вырубке, представлена на рис. 21, 22. Первая зона мечения с меткой по ^{45}Ca располагалась в пихтово-еловой тайге на расстоянии 100 м от первой линии конусов без канав (№ 1–50), вторая – со ^{90}Sr – находилась на вырубке 6-летней давности и была удалена на равные расстояния от третьей (№ 111–170) и четвертой (№ 171–220) линий конусов. Расстояние между первой и второй (№ 51–110) линиями в тайге 250 м, между второй и третьей – 150 м, третьей и четвертой, расположенных на вырубке, – 500 м. Длина каждой линии конусов без канав составляет 500 м, кроме того, ко второй и третьей линиям примыкали 100-метровые линии конусов с канавками (№ 101–120). Ранее было показано отсутствие избирательности на видовое соотношение всех видов бурозубок в отловах конусами с канавками и без них [28].

За 7 сут до начала отловов (19 августа) была разложена мясная приманка в лесу и за 2 сут – на вырубке. Приманку в виде пищевых мясных шариков раскладывали с нуклидами в металлические коробки через 5 м


27 35 27 7 14 27 31 27
1
50
35
35
29 21 29 21 33 9 5 27
110
51
23 33
31 31
111
170
Вырубка
Зона мечения
5 27 27 31 27
220
171
100 м


Зона мечения
9 21 27 27 19
1
50
7 27 35 8 29 31 9 25 25 31 25
110
51
9
111
170
31 31
22 6 6 6
220
171
100 м

1 2

Таблица 32

Объединенные данные по отловам бурозубок в лесной зоне и на вырубке

Вид	Лесная зона		Вырубка		Всего
	первая линия	вторая линия	третья линия	четвертая линия	
Бурозубки					
обыкновенная	110	129	51	64	354
равнозубая	32	41	3	9	85
средняя	38	50	12	14	114
малая	5	6	6	4	21
Всего	185	226	72	91	574*

* В таблице не учтены животные, виды которых не были определены.

на двух параллельных канавочных трансектах длиной по 550 м. Коробок защищает приманку от попадания влаги и имеет лимитирующие входные отверстия для ограничения доступа других, более крупных по размерам, животных, включая полевок. Приманку раскладывали рано утром, вечером съеденную приманку обновляли и утром следующего дня коробки и приманку убирали совсем, т.е. срок мечения был ограничен 24 ч, а от мечения до отловов животных прошло 6 сут в лесной зоне и 1 сут на вырубке.

Проверки конусов проводили ежедневно первые 15 сут, а последующие проверки – через день: всего 37 сут с 26 августа вплоть до выпадения снега 1 октября 1982 г. Всего отработано 8140 конусо-суток, отловлено 593 бурозубки четырех видов: обыкновенная (Sorex araneus) – 354 экз., разнозубая (S. isodon) – 85 экз., средняя (S. caecutiens) – 114 экз. и малая (S. minutus) – 21 экз. Объединенные данные по отловам приведены в табл. 32. Данные по видовому и половому составу и точкам отлова меченых животных представлены в табл. 33. Так, из меченых было отловлено 34 обыкновенных, 9 разнозубых и 5 средних бурозубок.

Рассмотрим характер перемещений животных в биотопах (табл. 34). Всего было поймано в лесу и на вырубке меченных кальцием 21 экз., стронцием – 27 экз., т.е. соотношение 1:1,28. Отдельно в лесной зоне удалось поймать меченых 36 экз. в соотношении 1:1,25 (16:20). При равномерном перемешивании из этих 36 зверьков могли бы попасться: меченных кальцием 15,78 экз., стронцием – 20,22 (т.е. в соотношении 1:1,28). Перемешивание животных тщательное.

Рис. 21. Схема выноса метки бурозубками из зоны мечения, расположенной в пихтово-еловой тайге. Цифра над значком означает, на какой день после мечения отловлен зверек. Цифра на концах трансект означает номер конуса

1 – пихтово-еловая тайга; *2* – вырубка

Рис. 22. Схема выноса метки бурозубками из зоны мечения, расположенной на вырубке

Обозначения те же, что на рис. 21; точкой обозначены животные, пол которых не был определен

Таблица 33

Данные по видовому и половому составу меченых животных. Указана точка отлова и на какие сутки были отловлены зверьки после получения метки

Вид	Пол	Номер конуса, где отловлен зверек	На какие сутки отловлен зверек после мечения	Метка
1	2	3	4	5
Бурозубки		Отловлены за первые 19 сут. с 26.08. по 13.09		
обыкновенная	Самка	176	6	Кальций
средняя	”	179	6	”
обыкновенная	”	193	6	”
средняя	Самка	109	7	Кальций
обыкновенная	”	85	8	”
средняя	”	2	9	”
обыкновенная	Самец	80	9	”
средняя	”	80	5	Стронций
обыкновенная	”	149	9	Кальций
”	Самка	219	5	Стронций
средняя	”	9	7	”
обыкновенная	Самец	81	9	”
равнозубая	Самка	11	14	”
обыкновенная	Самец	49	19	Кальций
средняя	Самка	6	21	”
		Отловлены за последующие 18 сут. с 14.09 по 1.10		
обыкновенная	Самец	60	25	Кальций
”	”	65	25	”
равнозубая	”	80	25	”
средняя	”	86	21	Стронций
средняя	–	94	21	”
обыкновенная	Самец	6	27	Кальций
”	Самка	36	27	”
равнозубая	Самец	94	23	Стронций
средняя	Самка	99	27	Кальций
равнозубая	”	80	29	”
обыкновенная	Самец	204	29	”
”	Самка	2	27	Стронций
”	Самец	9	27	”
”	”	19	27	”
”	”	40	27	”
обыкновенная	Самка	63	31	Кальций
”	”	74	27	Стронций
”	Самец	80	31	Кальций
”	”	181	27	Стронций
”	”	194	27	”
”	”	203	27	”
”	Самка	94	29	”
”	Самец	99	29	”
”	”	38	31	”
”	”	95	35	Кальций

Таблица 33 (окончание)

1	2	3	4	5
Отловлены за последующие 18 сут. с 14.09 по 1.10				
обыкновенная	Самка	120	31	Стронций
„	„	121	31	„
„	Самец	181	31	„
„	„	84	33	„
„	Самка	84	33	„
„	„	2	35	„
равнозубая	Самка	2	35	„
обыкновенная	Самец	50	35	„

Примечание. При изъятии животных из конусов за два последовательных дня в таблице указан первый день отловов.

Таблица 34

Абсолютные данные по отловам меченых бурозубок в лесном поясе и на вырубке за первые 19 и последующие 18 сут опыта

Отловлено в биотопе с меткой	Лес		Всего	Вырубка		Всего
	^{45}Ca	^{90}Sr		^{45}Ca	^{90}Sr	
Первые 19 сут	6	4	267	4	1	127
Последующие 18 сут	10	16	160	1	6	39
За весь срок	16	20	427	5	7	166

На вырубке отловили 12 меченых (5:7), а при абсолютном перемешивании, учитывая соотношение 1:1,28, их могло быть 5,26 с кальцием и 6,74 со стронцием. Вывод тот же – равномерное перемешивание. Интенсивное перемешивание животных происходит как в первую, так и во вторую половину отловов; в лесу, исходя из указанного соотношения, теоретически должно быть 4,4 экз. с кальциевой и 5,6 экз. со стронциевой меткой. За первую половину соответственно 11,4 и 14,6 животных за вторую половину отловов. На вырубке с учетом статистической ошибки в эти же сроки аналогичная картина.

Об этом же говорят данные по перемещениям отдельных зверьков. Так, две самки и один самец, получившие метку в лесной зоне, на шестые сутки после мечения были пойманы на удалении 1000 м; на таком же удалении пойман еще один самец через 20 сут; на девятые сутки на расстоянии 500 м был пойман еще один самец. Все остальные меченые кальцием животные (16 экз.) перемещались в лесной зоне не более 250 м.

Рассмотрим схему выноса метки бурозубками из зоны мечения, расположенной на вырубке. Из 27 меченых животных в этой зоне на вырубке остались 7 экз. (26%); основная масса животных переместилась в лесную зону на расстояние 400 м (10 экз.) и на 650 м (также 10 экз.). По-видимому, зверьки покинули вырубку и на зиму переместились в лесную зону. Это предположение подтверждает тот факт, что только три зверька были

отловлены в первые 5–9 сут после мечения; один зверек отловлен через 14 сут, остальные – более чем через 21 сут. Кроме того, за первую половину срока отлова (19 сут) было поймано 15 меченых зверьков, тогда как за вторую половину (18 сут) отловлено 33 экз. Эти данные показывают, что за 5–9 сут в лесу и на вырубке и за 1–5 сут в пойме (данные по Северному Уралу) бурозубки способны перемещаться на расстояние 1000–1500 м.

Высотное распределение и пространственная структура бурозубок пяти видов на г. Иремель исследована Н.А. Тюриной методами группового радионуклидного мечения [305, 306]. Показано, что для каждого из пяти видов бурозубок не отмечена приуроченность к какому-либо поясу. Отмечены перемещения особей как в пределах каждого высотного пояса, так и из одного пояса в другой. Основными путями перемещений являются поймы ручьев и туристские тропы. Зоны популяционной резервации бурозубок приурочены к горно-лесному поясу.

Таким образом, землеройки интенсивно используют территорию обоих биотопов, перемещаясь за короткие сроки на значительные расстояния как с вырубки в лес, так и обратно. Существует определенная часть популяции животных, которая не обнаруживает жесткой привязанности к определенному биотопу, очень подвижна и широко использует в короткие сроки территорию в пределах до 0,5 км^2. Эти данные согласуются с материалами других авторов [411] и с данными Л.А. Хляп [316–319]: бурозубки бóльшую часть своей жизни оседлы, однако они не обитают в пределах неизменных границ, а время от времени выходят за использованную ранее территорию. Перебежки мелких насекомоядных носят в основном случайный характер, зверьки более или менее диффузно расселяются по территории и более активно, чем грызуны, перемещаются внутри биотопа.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Радиоактивные изотопы для мечения впервые были применены около 40 лет назад, сначала на беспозвоночных, а позже – на позвоночных животных. За это время методы радионуклидного мечения заслужили признание, и использование их предоставило большие возможности для постановки экспериментов, проведение которых иным путем зачастую практически невозможно. Однако, если меченые атомы нашли самое широкое распространение в фундаментальных и прикладных исследованиях во многих разделах биологических наук, то применение их в открытом виде в экологических (полевых) исследованиях до сих пор ограничено и воспринимается многими экологами настороженно, несмотря на то, что существующие нормативные документы допускают работу даже с радиотоксичными радионуклидами вне специальных полигонов в количествах, достаточных для проведения работ по массовому мечению животных. Причины разные – и психологического плана, связанные с возможным риском облучения (хотя в стационарных условиях работают сотни тысяч людей с бóльшими дозами радиоактивности), и в основном, на наш взгляд, недостаточная компетентность специалистов-экологов по выбору и практическому использованию радионуклидных меток, организации работ с ними, не всегда правильным пониманием степени возможного радиационного повреждения организма, степени загрязнения окружающей среды, а также возможностей использования радионуклидов в териологии.

В связи с этим в монографии приведены существующие теоретические положения по закономерностям депонирования радионуклидов у животных, по количественной характеристике их выведения с экскрементами, которые позволили сделать практические рекомендации по использованию меток в конкретных экспериментах. Приводятся краткие материалы по организации работ в стационарных и полевых условиях.

На основании литературного материала нами дан анализ влияния ионизирующего излучения на организм, в особенности на критические органы, в первую очередь на скелет и костный мозг, поскольку большинство предлагаемых меток откладывается в конечном счете в скелете. Накопленный огромный фактический материал свидетельствует о том, что даже при ежедневном хроническом поступлении наиболее радиотоксичного ^{90}Sr радиационные повреждения у лабораторных животных возникают при поглощенных дозах в скелете в несколько десятков грей, в то время как при мечении наиболее радиорезистентных мелких млекопитающих в природе поглощенная доза в течение всей жизни у них не превышает малых доз – 0,05–0,5 грей. Радиобиологическое действие других радиометок по данным комплексных физиологических, биохимических, гистоло-

гических, иммунологических и цитологических исследований, а также изучения влияния их на рост, развитие, плодовитость, продолжительность жизни, поведение и другие параметры свидетельствуют о том, что вводимые дозы радионуклидов могут быть увеличены при физиологическом мечении значительно больше.

Возможности радионуклидных методов велики и далеко еще не исчерпаны. Достаточно сказать, что в настоящее время используется более 30 меток, обладающих различными биологическими и физическими характеристиками, позволивших метить практически представителей всех отрядов млекопитающих – от мелких насекомоядных до крупных хищных животных. Стали разнообразны и методы мечения, включающие маркирование млекопитающих от индивидуальной автономной метки до группового мечения с применением одновременно нескольких меток с последующим автоматическим разделением каждой из них в одной биопробе. Перспективны методы группового перорального мечения, обеспечивающие менее трудоемкую, но наиболее эффективную, массовую и неизбирательную самомаркировку животных на больших площадях и, что очень важно, в кратчайшие сроки. Необходимо подчеркнуть, что эти методы обеспечивают мечение внутрипопуляционных группировок за короткое время и без изменения их популяционных параметров, возникающих в связи с рождением, гибелью или вселением и выселением части животных, что неизбежно при работе на больших площадях при мечении в течение более длительного времени. Другими словами, методы позволяют проводить исследования в адекватных задачам масштабах пространства и времени, что является ведущим признаком планирования полевых исследований в популяционной экологии. В последние годы получили развитие принципиально новые методы пренатального мечения млекопитающих, которые позволяют преодолеть многие ограничения всех прежних способов, основанных на принципе постнатального мечения. Наличие одной серии мечения размножающихся самок обеспечивает надежное, длительное и массовое мечение молодняка на протяжении репродуктивного периода самки, что позволяет исследователю в дальнейшем не вмешиваться в жизнь контролируемой популяции животных. Одновременно достигается тотальное мечение потомства конкретных самок на определенных участках, что открывает возможность для установления родственных отношений и изучения связей животных в популяции. Метод позволяет учитывать площади расселения животных известной территориальной группировкой и ее границы. Перспективны и другие методы мечения (например, метод мечения животных в простату для оценки успеха размножения самцов).

Многогранны и задачи, решаемые методами. Помимо специальных задач, перечисленных выше, методы позволяют исследовать следующие вопросы экологии животных: подвижность и постоянство популяции; способность животных к миграциям; половые, возрастные и сезонные различия в использовании животными территории; внутривидовые и межвидовые контактные связи; возможности и закономерности передачи инфекций среди животных; моделирование эпидемиологических процессов природных зооценозов; оценку численности и др. Кроме того, методы устраняют недостатки, характерные для традиционных методов мечения.

В целом радионуклидные методы заслуживают самого пристального внимания и применения в практике популяционных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Агеев В.С., Байтанаев О.А.* Паразитарные связи грызунов на стыке речных долин и пустынных ландшафтов и их количественная оценка с помощью радиоактивных индикаторов // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 173–174.

2. Активность и использование убежищ обыкновенной бурозубкой (по наблюдением за зверьками, меченными радиоактивным кобальтом) / Карулин Б.Е., Хляп Л.А., Никитина Н.А. и др. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 65–72.

3. Активность, подвижность и суточный участок полевки-экономки (наблюдения за зверьками, меченными ^{60}Co) / Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Никитина Н.А. и др. // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 8. С. 1233–1240.

4. *Алексахин Р.М.* Ядерная энергия и биосфера. М.: Энергоиздат, 1982. 215 с.

5. *Алексеева Л.В., Солонина Е.Д.* Реакция организма животных на длительное облучение малыми дозами // Всесоюз. конф. по действию малых доз ионизирующей радиации: Тез. докл. (Севастополь, окт. 1984 г.). Киев, 1984. С. 39–42.

6. *Альбов С.А.* Радионуклидное мечение и использование убежищ некоторыми видами мелких млекопитающих // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 174–175.

7. *Альбов С.А., Голубев М.В., Сушкин Н.Д.* Изучение мелких млекопитающих в стогах и ометах // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977, С. 192–194.

8. *Альбов С.А., Карулин Б.Е., Хляп Л.А.* Использование убежищ рыжей полевкой по данным радиоизотопного мечения // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 2. С. 241–247.

9. *Андреева Л.П.* Состояние костномозгового кроветворения при хроническом поступлении ^{90}Sr // Радиоактивные изотопы во внешней среде и организме. М., 1970. С. 116–119.

10. *Андреева Л.П.* Изменение качественного состава эритроцитов при хроническом воздействии ^{90}Sr // Радиоактивные изотопы во внешней среде и организме. М., 1970. С. 119–124.

11. *Бабенко Л.В.* Применение радиоактивных изотопов для мечения клещей // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1960. Т. 29, № 3. С. 320–324.

12. *Бабенко Л.В., Арумова Е.А.* Применение радиоактивного мечения Ixodes persulcatus при изучении его биологии // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). 1977. С. 176–177.

13. *Баженов А.В.* О перспективах радиоизотопного мечения грызунов в природе // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных. Свердловск, 1980. С. 3–4.

14. *Баженов А.В.* Применение радионуклидов для массового мечения мелких млекопитающих в природных условиях // Применение радионуклидов и ионизирующих излучений в научных исследованиях и народном хозяйстве: Тез. докл. н.-т. конф. 15–17 июня. Свердловск, 1983. С. 121–122.

15. *Баженов А.В.* Радионуклидные методы мечения мелких млекопитающих // Экология и проблемы рационального использования природных комплексов Южного Урала. Свердловск, 1985. С. 20–29.

16. *Баженов А.В.* Характер использования территории лесными полевками в горах // Горные экосистемы Урала и проблемы рационального природопользования. Свердловск, 1986. С. 4.

17. *Баженов А.В.* Методы массового радионуклидного мечения // IV Съезд Всесоюз. териол. о-ва: Тез. докл. Т. 1. (Москва, 27–31 янв. 1986 г.). М., 1986. С. 158–159.

18. *Баженов А.В., Большаков В.Н., Садыков О.Ф.* Новый метод мечения мелких млекопитающих и опыт его использования // Экология. 1984. № 2. С. 64–66.

19. *Баженов А.В., Большаков В.Н., Садыков О.Ф.* Усовершенствованный метод массового мечения плотоядных животных и опыт его использования // Биол. науки. 1985. № 9. С. 103–107.

20. *Баженов А.В., Куликова И.Л., Лукьянов О.А.* Характер подвижности лесных полевок в естественных каменистых россыпях и на дражных отвалах // Экология горных млекопитающих: Информ. материалы. Свердловск, 1982. С. 9.

21. *Баженов А.В., Куликова И.Л., Садыков О.Ф.* Радионуклидные методы группового мечения // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 25–38.

22. *Баженов А.В., Меньшикова Г.А.* Зависимость величины выведения иттрия-91 из организма от дозы и срока применения СаЭДТА // Метаболизм радиоизотопов в животном организме. Свердловск, 1974. С. 37–42.

23. *Баженов А.В., Потапова Ж.А.* Оценка средних радиусов расселения рыжих полевок // Исследование мелких млекопитающих на Урале. Свердловск, 1985. С. 3–4.

24. *Баженов А.В., Потапова Ж.А.* К оценке плотности населения мелких млекопитающих // Всесоюз. совещ. по пробл. кадастра и учета животного мира: Тез. докл. Ч. 1. М., 1986. С. 98–100.

25. *Баженов А.В., Потапова Ж.А., Гопашная А.В.* Количественная оценка расселения лесных полевок // Животный мир Южного Урала и Северного Прикаспия. Оренбург, 1984. С. 27–28.

26. *Баженов А.В., Трегубенко И.П.* Эффективность комплексона в мобилизации иттрия из печеночной ткани // II Радиобиологическая конф. соц. стран, 9–14 окт. 1978 г. Варна, 1978. С. 20.

27. *Баженов А.В., Тюрина Н.А.* Возможность применения радионуклидов для самомаркировки землероек и задачи, решаемые методами массового мечения // Применение радионуклидов и ионизирующих излучений в научных исследованиях и народном хозяйстве: Тез. докл. н.-т. конф. 15–17 июня. 1983. Свердловск, 1983. С. 130–131.

28. *Баженов А.В., Тюрина Н.А.* Влияние способа отлова на видовое и половое соотношения и относительное обилие бурозубок // Исследование актуальных проблем териологии: Информ. материалы. Свердловск, 1983. С. 7–10.

29. *Байракова А., Баев И., Калина И.* Значение мощности дозы облучения для выхода хромосомных аберраций в половых клетках мыши // II Радиобиологическая конф. соц. стран, 9–14 окт. 1978 г. Варна, 1978. С. 23.

30. *Балабуха В.С., Фрадкин Г.Е.* Накопление радиоактивных элементов в организме и их выведение. М.: Медгиз, 1958. 183 с.

31. *Балахонов В.С., Большаков В.Н.* Размещение мелких млекопитающих по высотным поясам Полярного Урала и аналогичным ландшафтным зонам // Исследование актуальных пробл. териологии. Свердловск, 1983, 183. С. 5–7.

32. *Башенина Н.В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. – М.: Наука, 1977. 355 с.

33. *Безель В.С., Вознесенская Г.И., Трейгер С.И.* Содержание некоторых элементов осколочной радиоактивности в пробах снега // Материалы IV научно-практической конф. Свердловской областной и городской санитарно-эпидемиологических станций. Свердловск, 1969. С. 334–336.

34. *Бердюгин К.И.* К фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Фауна, морфология и изменчивость животных. Свердловск, 1976. С. 32–35.

35. *Бердюгин К.И.* Материалы по фауне грызунов каменистых россыпей Урала // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск, 1979. С. 64–77.

36. *Бердюгин К.И., Дороватовский С.А.* Вертикальное распределение грызунов в горах Урала // Млекопитающие Уральских Гор. Свердловск, 1979. С. 4–5.

37. *Бердюгин К.И., Садыков О.Ф.* Опыт использования прижизненных красителей для мечения грызунов // Экология. 1981. № 5. С. 63–66.

38. *Большаков В.Н.* Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 200 с.

39. *Большаков В.Н.* Высотное распределение мелких млекопитающих Уральских Гор и отличия биопродуктивности // III Всесоюз. совещ. "Вид и его продуктивность в ареале" (Паланга, 18–19 сент. 1980 г.). Вильнюс, 1980. С. 117–118.

40. *Большаков В.Н.* История и современное состояние экологии млекопитающих в СССР // Териология в СССР. М., 1984. С. 131–156.

41. *Большаков В.Н., Балахонов В.С.* Мелкие грызуны Полярного Урала и аналогичных ландшафтных зон // Грызуны: Материалы 5-го Всесоюз. совещ. (Саратов, 3–5 дек. 1980 г.). М., 1980. С. 162–163.

42. *Большаков В.Н., Васильев А.Г.* Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала // Популяционная изменчивость животных. Свердловск, 1975. Вып. 96. С. 3–31.

43. *Большаков В.Н., Куликова И.Л.* Вопросы изучения населения и популяционной структуры млекопитающих техногенных территорий // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. IV Экологический контроль наземных экосистем. Иркутск, 1982. С. 110–111.

44. *Булавинцев В.И.* Формирование населения мелких позвоночных на территориях, нарушенных открытыми разработками полезных ископаемых // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 3. С. 386–392.

45. *Булдаков Л.А., Москалев Ю.И.* Проблемы распределения и экспериментальной оценки допустимых уровней ^{137}Cs, ^{90}Sr, ^{106}Ru. М.: Атомиздат, 1968. 295 с.

46. *Бурыкина Л.Н.* ^{90}Sr, переход от матери к потомству через плаценту и с молоком // Метаболизм стронция. М., 1971. С. 102–124.

47. *Быковский В.А.* Применение радиоактивного фосфора для самомаркировки теплокровных биоценоза // Материалы по применению биофизики в области защиты растений. Л., 1961. С. 32–33.

48. *Верховская И.Н.* Методы радиоэкологических исследований: Сб. статей/ Отв. ред. И.Н. Верховская. М.: Атомиздат, 1971. 258 с.

49. *Ветух В.А.* Относительная генетическая радиочувствительность половых клеток разного возраста в условиях внутреннего облучения ^{45}Ca // Всесоюз. конф. по действию малых доз ионизирующей радиации: Тез. докл. (Севастополь, окт. 1984 г.). Киев, 1984. С. 49.

50. Выведение изотопов из организма при помощи комплексных соединений, а также их прохождение через плацентарный барьер / Жилич Е., Заболотна Р., Шот З., Гайзлер Я. // I радиобиологическая конф. соц. стран. Шпиндлерув Млын Бедржихов (ЧССР), 1974. С. 125.

51. Гамма-спектрометрическая установка для определения содержания радионуклидов. в объектах сельскохозяйственных исследований / Ершов Э.Б., Иванов Ю.А., Лебедев О.В. и др. // Вторая Всесоюз. конф. по с.-х. радиологии. Т. Ш. Обнинск, 1984. С. 7–8.

52. Генетические эффекты инкорпорированных радионуклидов у млекопитающих / Померанцева М.Д., Балонов М.И., Василенко И.Я. и др. // Биологические эффекты малых доз радиации. М., 1983. С. 137–141.

53. *Гладкина Т.С., Кожевников В.С.* Тетрациклин в качестве маркера для изучения расселения обыкновенной полевки // Экология. 1986. № 4. С. 84–86.

54. *Голодушко Б.З.* Материалы по кольцеванию лесной сони в заповеднике "Беловежская пуща" // Миграции животных. М., 1959. Вып. 1. С. 186–189.

55. *Голощапов П.В.* Репродуктивная способность крыс в зависимости от интенсивности и длительности облучения // Биологические эффекты малых доз радиации. М., 1983. С. 135–137.

56. *Голощапов П.В., Никифорова В.А.* Изменение некоторых биохимических и иммунологических показателей у мышей при хроническом поступлении ^{90}Sr // Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 334–340.

57. *Голутвина М.М., Кононыкина И.Н., Борисова И.Е.* Кинетика поглощения стронция-85 костной тканью в опытах in virto и in vivo // Биол. науки. 1972. № 10. С. 49–52.

58. *Голутвина М.М., Львова М.А.* О приготовлении образцов для измерения активности по бета-излучению // Техника измерения радиоактивных препаратов. М., 1962. С. 72–82.

59. *Гольдман М., Делла Роза Р.* Исследования динамики метаболизма стронция в зависимости от возраста при непрерывном поступлении радиоактивного изтопа с диетой // Метаболизм стронция. М., 1971. С. 175–191.

60. *Горчаковский П.Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 281 с.

61. *Горшков Ю.А., Пудовкин А.В.* Оценка численности и планирование промысла ондатры на Нижнекамском водохранилище // Всесоюз. совещ. по

проблеме кадастра и учета животного мира. М. Ч. II. С. 261–262.

62. *Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Устьянцева Э.Г.* Влияние тотального облучения на выживание и кроветворную ткань грызунов // Проблемы экологического мониторинга и научные основы охраны природы на Урале. Свердловск, 1985. С. 61–62.

63. Грызуны каменистых россыпей Урала / Бердюгин К.М., Киселева Е.М., Садыков О.Ф. и др. // Экология, методы изучения и организация млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977. С. 76–78.

64. *Гусев Н.Г.* Справочник по радиоактивным излучениям и защите. М.: Медгиз, 1956. 127 с.

65. *Дементьев В.А.* Измерение малых активностей радиоактивных препаратов. М.: Атомиздат, 1967. 140 с.

66. Динамика пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в горах по данным радионуклидного мечения / Баженов А.В., Садыков О.Ф., Куликова И.Л. и др. // Популяционная экология и морфология млекопитающих. Свердловск, 1984. С. 71–86.

67. *Дубровина З.В., Соков Л.А.* О количественной связи некоторых параметров обмена радиоактивных изотопов в организме с рядом их физико-химических свойств // Биологическое действие внешних и внутренних источников радиации. М., 1972. С. 59–64.

68. Европейская рыжая полевка / Аристова А.А., Башенина Н.В., Бернштейн А.Д. и др.; Ред. колл. Башенина Н.В. и др. М.: Наука, 1981. 351 с.

69. *Ермолаева-Маковская А.П., Рамзаев П.В., Троицкая М.Н.* Влияние на потомство хронического внутреннего облучения экспериментальных животных // Биологические эффекты малых доз радиации. М., 1983. С. 147–148.

70. *Жирнов Л.В.* Опыт применения массового мечения при изучении размещения и кочевок сайгаков в Западном Прикаспии // Миграции животных. М., 1962. Вып. 3. С. 40–61.

71. *Закутинский Д.И.* Вопросы токсикологии радиоактивных веществ. М.: Медгиз, 1959. 152 с.

72. *Закутинский Д.И.* Влияние радиоактивных веществ на половую функцию и потомство. М.: Медгиз, 1963. 242 с.

73. *Закутинский Д.И., Парфенов Ю.Д., Селиванов Л.Н.* Справочник по токсикологии радиоактивных изотопов. М.: Медгиз, 1962. 116 с.

74. *Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Лобкова М.П.* О питании землероек-бурозубок (Sorex L.) Карелии // Научн. конф. биологов Карелии. Петрозаводск, 1972. С. 182–183.

75. *Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Д.* Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.

76. Изучение активности, подвижности и суточного участка обыкновенной полевки путем мечения зверьков радиоактивным кобальтом / Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Никитина Н.А. и др. // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 7. С. 1070–1078.

77. Изучение активности, подвижности, суточного участка полевки-экономки Microtus oeconomus на полуострове Ямал с помощью мечения радиоактивным кобальтом / Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Никитина Н.А. и др. // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып. 7. С. 1052–1060.

78. Изучение зимних биоценотических связей в природном очаге туляремии с применением мечения животных радиоактивными изотопами /Кондрашкин Г.А., Калязина И.М., Кондрашкина К.И. и др. // Туляремия и сопутствующие инфекции. Омск, 1965. С. 92–97.

79. Изучение контактов через блох в поселениях горного суслика / Старожитская Г.С., Губарева Н.П., Борисова С.П., Козлова А.И. // Экология, методы изучения и организация охраны млекопитающих горных областей. Свердловск, 1977. С. 21–22.

80. Изучение мелких млекопитающих в стогах и ометах с помощью радионуклидного мечения / Охотский Ю.В., Литвин В.Ю., Карулин Б.Е. и др. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 192–194.

81. Изучение миграции грызунов путем мечения их радиоактивными изотопами / Полежаев В.Г., Тощагин Ю.В., Кирин Л.А. и др. // Тр. ЦНИДИ. М., 1962. Вып. 15. С. 295–299.

82. Изучение подвижности мелких млекопитающих путем радионуклидного мечения / Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Никитина Н.А. и др. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 199–200.

83. *Ильенко А.И.* Влияние загрязне-

ния участка местности стронцием-90 на изменчивость в популяции мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1968. Т. 57, вып. 9. С. 90–97.

84. *Ильенко А.И.* Результаты группового мечения птиц и млекопитающих // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 177–178.

85. *Ильенко А.И.* Взаимоотношения популяций позвоночных животных с биогеоценозом, загрязненным радиоактивными веществами // Радиоэкология позвоночных животных. М., 1978. С. 24–32.

86. *Ильенко А.И.* Изучение передвижений в популяциях грызунов методом радиоактивного мечения // Радиоэкология позвоночных животных. М., 1978. С. 224–234.

87. *Ильенко А.И.* Результаты применения радионуклидов для мечения позвоночных животных в СССР // Проблемы и задачи радиоэкологии животных. М., 1980. С. 212–253.

88. *Ильенко А.И., Мажейките Р.Б., Рябцев И.А.* К радиочувствительности рыжей полевки // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 152.

89. *Ильенко А.И., Рябцев И.А.* Результаты изучения территориальных связей перелетных птиц методом радиоактивного мечения // Материалы Всесоюз. конф. по миграциям птиц. М., 1975. С. 132–134.

90. Итоги мечения млекопитающих. М.: Наука, 1980. 302 с.

91. К вопросу о нейро-эндокринных нарушениях в организме собак при хроническом воздействии ^{90}Sr / Бурыкина Л.Н., Рынкова Н.Н., Титова Л.А. и др. // Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 294–301.

92. К оценке динамики численности лесных полевок мозаичных биотопов гор Южного Урала / Садыков О.Ф., Жигальский О.А., Зильберт Л.Е. и др. // Грызуны: Материалы 5-го Всесоюз. совещ. (Саратов, 1980). М., 1980. С. 266–268.

93. К фауне мелких млекопитающих Приполярного Урала / Бердюгин К.И., Большаков В.Н., Евдокимов Н.Г., Смирнов Н.Г. // Фауна, экология и изменчивость животных. Информ. материалы зоол. музея ИЭРиЖ. Свердловск, 1978. С. 5–6.

94. *Калабухов Н., Раевский В.* Изучение передвижений сусликов в степных районах Северного Кавказа методом кольцевания // Вопросы экологии и биогеоценологии. Л., 1935. Т. 2. С. 170–195.

95. *Карасева Е.В.* Мечение наземных млекопитающих в СССР // Бюл. МОИП. Отд. Биол. 1955. Т. 60, вып. 5. С. 32–44.

96. *Карасева Е.В.* Изучение с помощью мечения особенностей использования территории обыкновенным хомяком в Алтайском крае // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 2. С. 275–285.

97. *Карасева Е.В., Литвин Б.Ю.* Новый метод мечения природной очаговости лептоспирозов: Мечение животных радиоактивным фосфором // Зоол. журн. 1968. Т. 47, вып. 3. С. 444–450.

98. *Карулин Б.Е.* К методике применения изотопов для изучения подвижности и активности мелких млекопитающих // Зоол.журн. 1970. Т. 49, вып. 3. С. 444–450.

99. *Карулин Б.Е.* Крот // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 58–65.

100. *Карулин Б.Е., Дубровский Ю.А., Комарова Л.В.* О местах отдыха больших песчанок внутри норы: (Опыт использования радиоактивных меток) // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 9. С. 1395–1400.

101. *Карулин Б.Е., Литвин В.Б., Никитина Н.А.* Изучение экологии и особенностей эпизоотического процесса у мелких млекопитающих радиоизотопным методом // Бюл. МОИП. Отдел. биол. 1976. Т. 81, вып. 2. С. 20–31.

102. *Клевезаль Г.А.* О сезонных ритмах роста у зимоспящих млекопитающих // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 1. С. 95–103.

103. *Клевезаль Г.А.* Изучение с помощью тетрациклина динамики потребления грызунами запасенного корма // Млекопитающие СССР. III съезд ВТО: Тез.докл. (Москва, 1–5 февр. 1982 г.). М., 1982. Т. 1. С. 218.

104. *Клевезаль Г.А., Мина М.В.* Методика группового мечения грызунов с помощью тетрациклина и возможности ее использования в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 6. С. 936–941.

105. *Клевезаль Г.А., Мина М.В.* Выявление грызунов-резидентов и иммигрантов посредством группового мечения тетрациклином // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. (Ленинград, 25–28 янв. 1984). Л., 1983. С. 582–584.

106. *Коваль Ю.Ф.* Радиоактивные

нуклиды в медико-биологических исследованиях. М.: Атомиздат, 1977. 88 с.

107. *Коли Г.* Анализ популяций позвоночных / Пер. с англ. Е.П. Крюковой // М.: Мир, 1979. 362 с.

108. Количественная характеристика условия развития эпизоотии чумы в поселениях больших песчанок / Солдаткин И.С., Руденчик Ю.В., Островский И.Б. и др. // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 4. С. 481–487.

109. Контакт через блох между желтым сусликом, большой и краснохвостой песчанками / Новокрещенова Н.С., Загнибородова Е.Н., Сагеев М.Т. и др. // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1969. Вып. 4. С. 83–87.

110. Концепция биологического риска воздействия ионизирующего излучения / Москалев Ю.И., Дибобес И.К., Журавлев В.Ф. и др. М.: Атомиздат, 1973. 68 с.

111. *Коробков В.И., Лукьянов В.Б.* Методы приготовления препаратов и обработка результатов измерения радиоактивности. М.: Атомиздат, 1973. 216 с.

112. *Крылова Т.В., Опарина М.Л., Бердюгин К.И.* Применение флуоресцентного красителя для мечения грызунов // Биол. науки. 1981. № 12. С. 95–99.

113. *Кубанцев Б.С., Дьяконов В.Н.* О роли некоторых форм антропогенного воздействия в популяционной регуляции у мелких млекопитающих // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1980. С. 3–31.

114. *Кудрицкая О.Ю.* Особенности влияния излучений различного качества на генеративную функцию самцов мышей // Всесоюз. конф. по действию малых доз ионизирующей радиации: Тез. докл. (Севастополь, окт. 1984 г.). Киев, 1984. С. 66–67.

115. *Кузин А.М.* Стимулирующее действие ионизирующего излучения на биологические процессы (к проблеме биологического действия малых доз). М.: Атомиздат, 1977. 133 с.

116. *Кузин А.М.* Проблема малых доз в радиобиологии в свете структурно-метаболической теории // Всесоюз. конф. по действию малых доз ионизирующей радиации: Тез.докл. (Севастополь, окт. 1984 г.). Киев, 1984. С. 17–18.

117. *Кузин А.М., Каушанский Д.А.* Прикладная радиобиология: (Теорет. и техн. основы). М.: Энергоиздат, 1981. 222 с.

118. *Кулик И.Л.* Применение радиоактивных изотопов в экологических и биоценотических исследованиях наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 8. С. 1234–1246.

119. *Кулик И.Л., Карасева Е.В., Литвин В.Ю.* Новое в методике изучения индивидуальных участков у мелких млекопитающих // Зоол. журн. 1967. Т. 46. Вып. 2. С. 264–271.

120. *Кулик И.Л., Карулин Б.Е.* Опыт использования радионуклидной метки для наблюдения активности и поведения мохноногого тушканчика (Dipus saggita) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 10. С. 1559–1565.

121. *Кулик И.Л., Фатеева М.В.* Характер использования территории полевками-экономками, установленный методами учета распределения окрашенной мочи // Зоол. журн. 1969. Т. 48, вып. 3. С. 436–442.

122. *Куликова В.Г.* Проникновение радиоизотопов через плацентарный и молочный барьеры из организма матери в потомство у млекопитающих: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 23 с.

123. *Куликова В.Г.* Переход радиоактивных изотопов от матери к потомству // Теоретические вопросы минерального обмена. Свердловск, 1970. Вып. 68. С. 55–61.

124. *Куликова В.Г., Тимофеев-Ресовский Н.В.* О передаче радиостронция самками крыс детенышам // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 45. С. 127–136.

125. *Куликова И.Л.* Данные по фауне млекопитающих техногенных ландшафтов Урала // Грызуны: Материалы 5-го Всесоюз. совещ. (Саратов, 1980 г.). М., 1980. С. 418–419.

126. *Куликова И.Л.* Некоторые данные по фауне млекопитающих техногенных ландшафтов Урала // Млекопитающие СССР. III съезд ВТО: Тез. докл. (Москва, 1–5 февр. 1982 г.). М., 1982. Т. 1. С. 121–122.

127. *Куликова И.Л.* Население и экологические особенности мелких млекопитающих техногенных территорий: Автореф. дис. канд. биол. наук. Свердловск, 1982. 22 с.

128. *Куликова И.Л.* Биотопические комплексы мелких млекопитающих дражных отвалов и окружающих биотопов гор Северного Урала // Исследование актуальных проблем териологии: Информ. материалы. Свердловск, 1983. С. 46–48.

129. *Куликова И.Л.* Экологические особенности населения красной полевки на дражных отвалах и окружающих биотопах гор Северного Урала // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. (Ленинград, 25–28 янв. 1984 г.). Л., 1983. С. 540–542.

130. *Куликова И.Л., Баженов А.В., Садыков О.Ф.* Опыт использования радиоактивных изотопов для изучения пространственной структуры мелких млекопитающих на дражных отвалах // Структура и динамика биогеоценозов Урала. Свердловск, 1985. С. 122–131.

131. *Кучерук В.В., Никитина Н.А.* Основные задачи и итоги мечения млекопитающих в СССР // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 3–9.

132. *Лабунец Н.Ф., Петров П.А., Юндин Е.В.* Количественная оценка некоторых элементов эпизоотического процесса при чуме полевок Джавахетско-Армянского нагорья // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 8. С. 1241–1246.

133. *Левченко М.А., Парфенов Ю.Д.* Переход ^{90}Sr к потомству у крыс после однократного внутрибрюшинного введения // Мед. радиол. 1962. Т. 7, № 8. С. 74–78.

134. *Литвин В.Ю.* Об оптимальных дозах ^{32}P для изотопного мечения в природе серых полевок // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 7. С. 1088–1093.

135. *Литвин В.Ю.* Материалы по экологии полевки-экономки, полученные методы мечения зверьков // Фауна и экология грызунов. М., 1975. Вып. 1. С. 98–123.

136. *Литвин В.Ю.* Серые и горные полевки // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 220–247.

137. *Литвин В.Ю., Красева Е.В.* Опыт изучения суточной подвижности полевок-экономок методом изотопного мечения // Зоол. журн. 1968. Т. 47. вып. 11. С. 1701–1706.

138. *Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Никитина Н.А.* Повторные отловы и радиоактивное мечение в изучении использования территории грызунами (на примере серых полевок) // Зоол. журн. 1975. Т. 52, вып. 6. С. 531–538.

139. *Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Никитина Н.А.* Применение радионуклидов в эпизоотологии природно-очаговых инфекций // Радиобиология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 183–185.

140. *Литвин В.Ю., Кулик И.Л.* Поиски красителей, выводящихся из организма с фекалиями, для мечения мышей и полевок // Зоол. журн. 1969. Т. 18, вып. 6. С. 920–924.

141. *Литвин В.Ю., Прошина Т.Ф.* Разработка методов и опыт изучения контактов полевок-экономок с зараженными точками территории в природном очаге лептоспирозов // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 4. С. 572–580.

142. *Литвинов Н.Н.* Радиационные повреждения костной ткани. М., Медицина, 1964. 235 с.

143. *Лихачев Г.Н.* Структура популяции орешниковых сонь // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 21. вып. 5. С. 18–29.

144. *Лихачев Г.Н.* Территориальное размещение орешниковых сонь // Экология млекопитающих и птиц. М., 1967. С. 79–90.

145. *Лобачев В.С.* Особенности использования нор-колоний большими песчанками // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72, вып. 1. С. 21–28.

146. *Лобачев В.С.* О дальних миграциях большой песчанки и особенностях их изучения // Вестн. МГУ. 1973. Вып. 5. С. 29–43.

147. *Лобачев В.С., Лапин И.С.* Опыт применения радиоактивных изотопов для выяснения поедания грызунами отравленной приманки // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1972. Вып. 4. С. 151–152.

148. *Лобков А.В.* Применение тетрациклина для группового маркирования молодых крапчатых сусликов // Областная научно-практическая конференция молодых ученых и специалистов "Экология, человек и проблемы охраны природы: Тез. докл. Свердловск, 1983. С. 47–48.

149. *Лобков В.А.* Опыт группового мечения тетрациклином молодых крапчатых сусликов для изучения их расселения // Зоол. журн. 1984. Т. 63, вып. 2. С. 309–311.

150. *Лукьянов В.Б., Симонов Е.Ф.* Измерение и идентификация бета-радиоактивных препаратов. М.: Энергоатомиздат, 1982. 135 с.

151. *Лукьянов О.А.* О статистических методах при исследовании пространственного распределения мелких млекопитающих // Вопросы экологии животных. Свердловск, 1982. С. 50.

152. *Лукьянов О.А.* Исследование относительного обилия и демографической структуры полевок рода Clethrionomys по результатам многодневного вылова: Автор. дис.... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.

153. *Лукьянов О.А., Куликова И.Л., Баженов А.В.* Оценка некоторых параметров мышевидных грызунов // Материалы Всесоюз. совещ. по экологии горных млекопитающих. Свердловск, 1982. С. 65–66.

154. *Лукьянов О.А., Садыков О.Ф.* Применение статистического анализа при изучении пространственного распределения мелких млекопитающих // Млекопитающие в СССР. III Съезд ВТО: Тез.докл. (Москва, 1–5 февр. 1982 г.). М., 1982. Т. 1. С. 243–244.

155. *Лукьянов О.А., Садыков О.Ф.* Статистический анализ пространственной структуры // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 9–24.

156. *Львова М.А.* Экспериментальная оценка точности метода измерения бета-излучателей с помощью торцевых счетчиков // Техника измерений радиоактивных препаратов. М., 1962. С. 56–62.

157. *Любашевский Н.М.* Влияние связывания радиоизотопов стронция, иттрия и цезия белками сыворотки крови на накопление их в тканях // Радиобиология. 1968. Т. 8, № 5. С. 754–755.

158. *Любашевский Н.М.* Метаболизм радиоизотопов в скелете позвоночных. М.: Наука, 1980. 255 с.

159. *Любашевский Н.М., Пучкова С.М.* Об оценке физико-химического состояния радиоизотопов в тканях организма // Мед. радиология. 1968. № 3. С. 69–70.

160. *Любчанский Э.Р.* О биологическом периоде полувыведения остеотропных радионуклидов из скелета экспериментальных животных и человека // От радиобиологического эксперимента к человеку. М., 1976. С. 70–78.

161. *Лягинская А.М.* Актуальные проблемы действия ионизирующей радиации на плод // Биологические эффекты малых доз радиации. М., 1983. С. 122–123.

162. *Лягинская А.М., Смирнова Е.И.* Влияние ^{90}Sr на внутриутробное развитие плода // Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 417–426.

163. Материалы по токсикологии радиоактивных веществ: Сб. / Ред.: Летавет А.А., Курдлянская Э.Б. Вып. 1. М.: Медгиз, 1957. 103 с.

164. Материалы по токсикологии радиоактивных веществ: Сб. / Ред.: Летавет А.А., Курдлянская Э.Б. Вып. 2. М.: Медгиз, 1960. 171 с.

165. Материалы по токсикологии радиоактивных веществ: Сб. / Ред.: Летавет А.А., Курдлянская Э.Б. Вып. 3. М.: Медгиз, 1962. 175 с.

166. Материалы по токсикологии радиоактивных веществ: Сб. / Ред.: Летавет А.А., Курдлянская Э.Б. Вып. 6. М.: Медгиз, 1968. 167 с.

167. Материалы по токсикологии радиоактивных веществ: Сб. / Ред.: А.А. Летавет, Л.Н. Бурыкина. Вып. 7. М.: Медгиз, 1969. 168 с.

168. Материалы по токсикологии радиоактивных веществ: Сб. / Ред. А.А. Летавет, Л.Н. Бурыкина. Вып. 8. М.: Медгиз, 1972. 248 с.

169. *Мажейките Р.Б.* Результаты изучения радиочувствительности животных // Радиоэкология позвоночных животных. М., 1978. С. 171–182.

170. *Малафеева Е.Ф.* Об использовании тетрациклина в экологических исследованиях. // Экология. 1984. № 3. С. 79–81.

171. *Машнева Н.И.* Влияние инкорпорированных радионуклидов на воспроизводство животных // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 229.

172. Метаболизм ^{3}H у беременных крыс и биологическое действие его на плод при длительном поступлении с питьевой водой // Лягинская А.М., Истомина А.Г., Москалев Ю.И., Синицина С.Н. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 208–209.

173. Метод идентификации красителей в экспериментах и его применение для изучения подвижности серых крыс на рисовых полях Краснодарского края / Рыльников В.А., Карасева Е.В., Дубинина Н.В. и др. // Млекопитающие в СССР. III Съезд ВТО: Тез. докл. (Москва, 1–5 февр. 1982 г.). М., 1982. С. 281–282.

174. Методики применения радионуклидов в экологических и эпизоотологических исследованиях / Карулин Б.Е., Литвин В.Ю., Никитина Н.А. и др. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 179–180.

175. Методики радиоизотопного мечения грызунов в скирдах, ометах и стогах при экологических и эпизоотологических исследованиях / Карулин Б.Е., Лит-

вин В.Ю., Никитина Н.А. и др. // Зоол. журн. 1974. Т. 53, вып. 3. С. 1401–1406.

176. *Миллимяки А., Паасикаллио А.* Растаскивание семян сосны мелкими млекопитающими в районах искусственного лесоразведения в Южной Финляндии // Первый международный териологический конгресс по млекопитающим. М., 1974. Т 2. С 34.

177. *Милютин Н.Г.* Кольцевание выхухоли на Украине // Выхухоль. М., 1936. С. 121–122.

178. *Моисеев А.А., Иванов В.И.* Справочник по дозиметрии и радиационной гигиене. М.: Атомиздат, 293 с.

179. *Моисеев А.А.* Цезий-137 в биосфере. М.: Атомиздат, 1985. 121 с.

180. *Монахов Г.И., Тимофеев В.В.* Итоги первых опытов по мечению соболей радиоактивными изотопами // Сб. н.-т. информации Всесоюз. н.-и. ин-та животного сырья и пушнины. 1965. № 13. С. 15–21.

181. *Морозов Ю.А., Рапопорт Л.П.* Радионуклидное изучение паразитарных эпизоотологических контактов среди больших песчанок в разные периоды чумного эпизоотического процесса // Радиоэкология животных: Матер. I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 187–188.

182. *Москалев Ю.И.* Распределение бария-140 в организме животного // Распределение, биологическое действие и миграция радиоактивных изотопов. М., 1961. С. 27–40.

183. *Москалев Ю.И.* Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов // Мед. радиология. М., 1965. Т. 10, № 4. С. 53–59.

184. *Москалев Ю.И.* Минеральный обмен. М.: Медицина, 1985. 288 с.

185. *Москалев Ю.И., Журавлев В.Ф.* Уровни риска при различных условиях лучевого воздействия. М.: Энергоиздат, 1983. 108 с.

186. *Москалев Ю.И., Стрельцова В.Н.* Лучевой канцерогенез в проблеме радиационной защиты. М.: Энергоиздат, 1982. 120 с.

187. *Москалев Ю.И., Стрельцова В.Н., Лемберг В.К.* Отдаленные последствия лучевых поражений // Радиоактивные изотопы и организм. М., 1969. С. 370–388.

188. *Мутовкина Н.Л.* Влияние хронического поступления ^{90}Sr на сперматогенез белых крыс // Радиоактивные изотопы во внешней среде и организме. М., 1970. С. 165–170.

189. *Наумов Н.П.* Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов // Фауна и экология грызунов. М., 1951. Вып. 4. С. 3–21.

190. *Наумов Н.П.* Мечение млекопитающих и изучение их внутривидовых связей // Зоол. журн. 1956. Т. 35, вып. 1. С. 3–15.

191. *Наумов Н.П.* Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. 1970. Т. 50, вып. 7. С. 965–980.

192. *Наумов Р.Л.* Экология горной пищухи (Ochotona alpina) в Западном Саяне // Зоол.журн. 1974. Т. 53, вып. 10. С. 1524–1529.

193. *Наумов Р.Л., Лабзин В.В.* // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 98–107.

194. *Наумов Р.Л., Лурье А.А.* Мечение горной пищухи радиоактивным кобальтом // Зоол.журн. 1971. Т. 50, вып. 11. С. 1728–1731.

195. Некоторые итоги и дальнейшие перспективы применения радиоактивных изотопов для изучения мелких млекопитающих – носителей инфекций / Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Хляп Л.А. и др. // Териология. Новосибирск, 1974. Т. 2. С. 218–226.

196. Неорганическая биохимия. М., 1978. Т. 2. 736 с.

197. *Никитина Н.А.* Результаты мечения мелких млекопитающих в Коми АССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 2. С. 15–25.

198. *Никитина Н.А.* О постоянстве использования территории грызунами // Фауна и экология грызунов. М., 1970. Вып. 9. С. 110–113.

199. *Никитина Н.А.* Итоги изучения перемещений грызунов фауны СССР // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 3. С. 408–421.

200. *Никитина Н.А.* Способы мечения млекопитающих // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 10–22.

201. *Никитина Н.А.* Мыши // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 157–175.

202. *Никитина Н.А.* Рыжие полевки // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 189–219.

203. *Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Зенкович Н.С.* Суточная активность обыкновенной полевки и ее территория // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 5. С. 55–64.

204. *Никитина Н.А., Корчагина Л.Д.* Характеристика использования территории землеройками-бурозубками с по-

мощью мечения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т. 71, вып. 1. С. 26–31.

205. *Никитина Н.А., Меркова М.А.* Использование территории мышами и полевками по данным мечения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, вып. 5. С. 15–21.

206. *Новикова А.П.* К характеристике потомства трех поколений от крыс, подвергающихся воздействию ^{90}Sr // Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 426–434.

207. Нормы радиационной безопасности (НРБ–76): Утв. 7.06.76. М.: Атомиздат, 1981. 56 с.

208. *Ньюмен У., Ньюмен М.* Минеральный обмен кости / Пер. с англ. О.Я. Терещенко и Л.Т. Туточкиной. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 270 с.

209. О депонировании ^{90}Sr костной тканью / Запольская Н.А., Борисова В.В., Федорова А.В. и др. // Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 55–56.

210. О пригодности некоторых радиоактивных изотопов для мечения мелких млекопитающих / Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Хоробрых В.В. и др. // Биол. науки. 1975. Т. 9. С. 52–60.

211. О размерах суточной территории и вероятном характере строения индивидуальных участков у некоторых видов грызунов / Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Литвин В.Ю. и др. // Зоол. журн. 1977. Т. 56, вып. 12. С. 1860–1869.

212. *Овчаренко Е.П.* Поступление радионуклидов к потомству с молоком матери // Мед. радиология. 1982. Т. 27, № 1. С. 71–78.

213. *Оганесян Н.М.* Поведение радиоактивной серы в организме крысы при ее однократном и хроническом поступлении // Материалы по токсикологии радиоактивных веществ. М.: Медицина, 1968. Вып. 6. С. 11–17.

214. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

215. *Одум Ю.* Экология. Т. 2. Пер. с англ. М.: Мир, 1986. 376 с.

216. Опыт изучения внутрипопуляционных контактов у серого сурка методом радиоактивного мечения / Берендяева З.Л., Бибиков Д.И., Рапопорт Л.П. и др. // Зоол. журн. 1966. Т. 45, вып. 3. С. 40–45.

217. Опыты по изучению активности питания блох обыкновенной полевки в высокогорных условиях Армении с применением радиоактивных изотопов /Аветисян Г.А., Новокрещенова Н.С., Юндин Е.В., Иаркарян Л.Г. // Изв. АН Арм. ССР. Биол. науки. 1965. Т. 18, № 9. С. 102–106.

218. Основные санитарные правила работы с радиоактивными веществами и другими источниками ионизирующих излучений. ОСП-72: (Утв. 10.04.1972 г.). Минздрав СССР. М.: Атомиздат, 1973. 55 с.

219. Особенности использования лесными полевками территории мозаичных биотопов верхних поясов гор Южного Урала / Садыков О.Ф., Баженов А.В., Жигальский О.А., Лукьянов О.А. // Териология на Урале: Информ. материалы. Свердловск, 1981. С. 84–86.

220. Оценка влияния истребления чумы на уровень обмена блохами с помощью радиоактивного мечения / Куницкий В.Н., Волков В.М., Леликова З.Ф., Панченко А.Н. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 182–183.

221. Оценка подвижности лесных полевок с меткой ^{32}P / Садыков О.Ф., Любченко В.Ф., Потапова Ж.А., Никифоров С.Г. // Областная научно-практическая конф. молодых ученых и специалистов "Экология, человек и проблемы охраны природы: Тез. докл. " Свердловск, 1983. С. 53.

222. *Павлинин В.Н.* Материалы по кольцеванию крота (Talpa europea L.) на Урале // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 6. С. 555–562.

223. *Панченко И.Я., Гребенюк Н.Г.* Морфологические и цитологические изменения клеток периферической крови и костного мозга у мышей, хронически затравленных ^{90}Sr / Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 322–330.

224. *Парфенов Ю.Д.* Переход стронция от матери к потомству // Мед. радиология. 1960. Т. 5, № 10. С. 75–78.

225. Патологическая анатомия лучевых поражений при хроническом поступлении ^{90}Sr /Тужилкова Т.Н., Шведов В.Л., Андреева Л.П. и др. // Биологическое действие внешних и внутренних источников радиации. М., 1972. С. 166–176.

226. Перемещение блох в поселениях большой песчанки в местах постоянных эпизоотий чумы / Новокрещенова Н.С., Варшавский Б.С., Кузне-

цова К.А. и др. // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 3. С. 227–232.

227. *Перепелкин С.Р.* Биологическое действие радиоактивного натрия. М.: Атомиздат, 1979. 140 с.

228. Повторные отловы и радиоактивное мечение в изучении использования территории грызунами (на примере серых полевок) / Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Никитина Н.А. и др. // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 6. С. 931–938.

229. *Покровский В.С., Шадилов Ю.М.* К развитию мечения млекопитающих в СССР // Миграции животных. М., 1962. Вып. 3. С. 5–9.

230. *Полевой Р.М., Пчелин В.А.* Измерение бета-активных препаратов с активностью 5×10^{-13} кюри // Приборы и техника эксперимента. 1961. № 1. С. 82–85.

231. *Попов В.А.* Млекопитающие Волжско-Камского края / Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. Казань, 1960. 466 с.

232. Правила безопасности при транспортировании радиоактивных веществ (ПБТРВ-73): Утв. 27 дек. 1973 г. М.: Атомиздат, 1974. 104 с.

233. Применение радиоактивного углерода для изучения интенсивности обмена блохами между полуденными и большими песчанками / Солдаткин Н.С., Новокрещенова Н.С., Руденчик Ю.В. и др. // Докл. АН СССР. 1962. Т. 146, № 6. С. 1462–1463.

234. Проблемы выведения из организма долгоживущих радиоактивных изотопов / Балабуха В.С., Разбитная Л.М., Разумовский Н.О., Тихонова Л.И. М.: Госатомиздат, 1962. – 168 с.

235. Правила работы с радиоактивными веществами и другими источниками ионизирующих излучений в учреждениях, организациях и на предприятиях АН СССР // Отв. ред. Ю.А. Золотов и др. М.: Наука, 1984. 303 с.

236. *Пучкова С.М.* Физико-химическое состояние натрия, цезия, кальция, стронция, иттрия в сыворотке крови // Радиоактивные изотопы и организм. М., 1969. С. 223–228.

237. Радиационная медицина (Пособие для врачей и студентов). / Ред.: А.И. Бурназян, А.В. Лебединский. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Атомиздат, 1960. 314 с.

238. Радиоактивные выпадения в Вильнюсе /Гарбаляускас Ч.А., Гедеонов Л.И., Стыро Б.И. и др. // Исследование процессов очищения атмосферы от радиоактивных изотопов. Вильнюс, 1968. С. 157–166.

239. Радиоизотопное моделирование эпизоотийных ситуаций и стохастическая модель эпизоотии туляремии в омете / Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Водоморин Н.А., Охотский В.Ю. // Фауна и экология грызунов. 1980. Вып. 14. С. 63–84.

240. Радионуклидный экспресс-метод мечения и обнаружения мелких млекопитающих / Баженов А.В., Садыков О.Ф., Куликова И.Л., Лукьянов О.А. // Материалы VI Всесоюз. конф. по экологической физиологии: Общие проблемы экологической физиологии. Т. 1. Сыктывкар, 1982. С. 73.

241. *Разбитная Л.М., Балабуха В.С.* Характеристика состояния радиоактивных изотопов ^{90}Sr, ^{91}Y, ^{144}Ce в крови // Химическая защита организма от ионизирующих излучений. М., 1960. С. 117–125.

242. *Разумовский Н.О., Торчинская О.Л.* Распределение и прочность связи ^{144}Ce в костной ткани // Мед. радиология. 1960. Т. 5, № 11. С. 46–49.

243. *Разумовский Н.О., Торчинская О.Л., Балабуха В.С.* Характер и прочность связей иттрия-91 в костной ткани // Химическая защита организма от ионизирующего излучения. М., 1960. С. 130–135.

244. *Рандольф С.Е.* Изучение индивидуальных участков диких грызунов с применением мечения радиоизотопами // Первый международный конгресс по млекопитающим. М., 1974. С. 149.

245. Растительность Южного Урала на участке между Ильменским заповедником и горой Иремель (путеводитель ботанической экскурсии.). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1982. 58 с.

246. *Рашек В.Л.* Мечение сайгаков в заповеднике Барса-Кельмес // Миграции птиц и млекопитающих. М., 1965. С. 153–159.

247. Результаты радиомечения монгольских пищух в горно-алтайском очаге чумы /Олькова Н.В., Феоктистов А.З., Васильев Г.И., Елистратова Н.П. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 190–191.

248. *Репин В.С.* Установка для раздельной радиометрии радионуклидов в биопробах // Радиационная гигиена. Л., 1980. С. 29–30.

249. *Реформатский И.А.* Лаборатории для работ с радиоактивными веществами. М.: Госатомиздат, 1963. 128 с.

250. *Ройтруб Б.А.* К изучению связывания с белками радиоактивного изотопа кобальта в различных его соединениях // Действие ионизирующего излучения на живой организм. Киев, 1960. С. 405–407.

251. *Рокитцкий П.Ф.* Биологическая статистика: (Учеб. для биол. фак. ун-тов). Минск.: Высш. школа, 1973. 320 с.

252. *Руденчик Ю.В.* Применение радиоактивных индикаторов для изучения внутрипопуляционных связей как эпизоотологического фактора в поселениях больших песчанок // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 12. С. 1849–1856.

253. *Руденчик Ю.В.* Изучение подвижности большой песчанки с помощью радиоактивных индикаторов // Материалы науч. конф. по природной очаговости и профилактике чумы. Алма-Ата, 1963. С. 198–200.

254. *Руденчик Ю.В., Солдаткин И.С.* Сезонные изменения подвижности больших песчанок и распространение эпизоотий чумы в Северных Кызылкумах // Проблемы особо опасных инфекций. Саратов, 1969. Вып. 1, № 5. С. 34–39.

255. *Рыльников В.А.* Экология серых крыс и меры ограничения их численности в природных очагах лептоспироза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983. 28 с.

256. *Рыльников В.А., Беленький В.А., Волынская Е.М.* Метод идентификации красителей в экспериментах грызунов и его применение для изучения подвижности серых крыс в природе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, вып. 4. С. 77–84.

257. *Рыльников В.А., Карасева Е.В., Дубинина Н.В.* Изучение подвижности серых крыс на рисовых полях Краснодарского края с помощью мечения костей тетрациклином // Грызуны: Тез. докл. 5-го Всесоюз. совещ. по грызунам (Саратов, 3–5 дек. 1980 г.) М., 1980. С. 264–265.

258. *Рыльников В.А., Карасева Е.В., Дубинина Е.В.* Применение гистологических красителей и тетрациклина для изучения подвижности серых крыс на рисовых полях Краснодарского края // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 6. С. 919–926.

259. *Рыльников В.А., Николаев Г.И., Ушакова Т.А.* Метод мечения костей серых крыс путем комбинирования четырех антибиотиков группы тетрациклина и его применение // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 9. С. 1411–1414.

260. *Рябова Э.З.* Распределение радиоактивного цезия (^{134}Cs) по органам и тканям и выведение его из организма // Выведение из организма некоторых радиоактивных веществ. Киев, 1959. С. 154–184.

261. *Садыков О.Ф.* О зимних стациях переживания мышевидных грызунов в горах Южного Урала // Фауна, экология и изменчивость животных. Информ. материалы зоол. музея Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1978. С. 8–9.

262. *Садыков О.Ф.* Дифференциация населения мелких млекопитающих высотных поясов гор (на примере Южного Урала): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1981. 23 с.

263. *Садыков О.Ф.* Значение исследований пространственной структуры популяций // Методы исследований пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах: (Препр.). Свердловск, 1983. С. 3–8.

264. *Садыков О.Ф., Баженов А.В.* Пространственная структура популяций грызунов в горах Урала // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. (Ленинград, 25–28 янв. 1984 г.). Л., 1983. С. 432–433.

265. *Садыков О.Ф., Баженов А.В.* К вопросу об элементарной единице исследований по проблеме "Вид и его продуктивность в ареале" // Вид и его продуктивность в ареале: Материалы IV Всесоюз. совещ. Свердловск, 1984. Ч. 2. С. 41.

266. *Садыков О.Ф., Баженов А.В.* Очерк экологии лесных полевок Уральских гор // Экология лесных полевок (Эколого-биохимические особенности мелких млекопитающих). Свердловск, 1984. С. 3–31.

267. *Садыков О.Ф., Большаков В.Н., Баженов А.В.* Пространственная структура горных популяций лесных полевок // Экология. 1984. № 4. С. 58–64.

268. *Сафронов Е.И.* Лучевая болезнь от внутреннего облучения. Л.: Медицина, 1972. 136 с.

269. *Свиридов Г.Г.* Применение радиоактивных изотопов в изучении некоторых вопросов экологии блох // Зоол. журн. 1963. Т. 42, вып. 6. С. 947–953.

270. *Селинов Н.П.* Изотопы. В 3-х т. М., Наука, 1970. Т. I. Справочные таблицы Z 1–62. 623 с.; Т. II. Справочные таблицы Z – 62–105. 624–1232 с.; Т. III. Библиография. Справочные таблицы. 256 с.

271. *Семенов Д.И., Трегубенко И.П.* О механизмах минерального обмена и роли биокомплексов в животном организме // Комплексоны (синтез, свойства, применение в биологии и медицине). Свердловск, 1958. С. 75–88.

272. *Семенов Д.И., Трегубенко И.П.* Комплексоны в биологии и медицине. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 280 с.

273. *Семенова В.П.* Морфологические изменения костной ткани при длительном введении ^{90}Sr // Радиоактивные изотопы во внешней среде и организме. М., 1970. С. 182–186.

274. Слепыши и слепушонка / Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Альбов С.А., Никитина Н.А. // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 154–156.

275. *Смирнов В.С.* Мечение животных с помощью самокольцующих петель // Тр. Ин-та биологии УФАН. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 21–29.

276. *Скребицкий Г.А., Шапошников Л.В., Шестаков Г.А.* О способах кольцевания выхухоли // Выхухоль. М., 1936. С. 118.

277. *Слудский А.А., Морозкина Е.А.* Изучение интенсивности обмена блохами в поселениях арчевой полевки с применением ^{32}P // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 194–195.

278. Соединения и изделия с радиоактивными изотопами: Каталог. М.: В/О "Изотоп", 1972. 100 с.

279. *Соколов В.Е., Ильенко А.И.* Радиоэкология животных, ее основные направления // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 3–8.

280. *Соколов В.Е., Ильенко А.И.* Развитие исследований по радиоэкологии животных в СССР // Радиоэкология позвоночных животных. 1978. С. 3–9.

281. *Соколов В.Е., Ильенко А.И.* Проблемы и задачи радиоэкологии животных // Проблемы и задачи радиоэкологии животных. М., 1980. С. 3–13.

282. *Солдатова А.И.* Применение различных способов мечения грызунов в экологических исследованиях // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 2. С. 266–277.

283. Способ мечения мелких млекопитающих: А.с. 1015301 СССР, МКИ³ G01 № 33/58; А 01 К 11/00 / Баженов А.В., Большаков В.Н., Садыков О.Ф. и др. // Ин-т экологии растений и животных УНЦ АН СССР. № 3330974/30-15; Заявл. 27.01.81; Опубл. 30.04.83. Бюл. № 16. 4 с.

284. *Старожитская Г.С., Загниборода Е.Н., Сагеев М.Т.* Экологические особенности блох большой, краснохвостой песчанок и желтого суслика, изученные с применением радиоактивного мечения // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 194–196.

285. *Стрельцова В.Н., Москалев Ю.И.* Бластомогенное действие ионизирующей радиации. М.: Медицина, 1964. 383 с.

286. *Субботин Л.А., Меньшикова Г.А., Баженов А.В.* Влияние комплексонов на поведение смеси радиоактивных изотопов марганца-54, железа-59, цинка-65, иттрия-91 в организме // Комплексообразование и метаболизм радиоактивных изотопов. Свердловск, 1976. С. 67–71.

287. *Судейкин В.А., Харламов В.И., Судейкин М.В.* Опыт изучения миграции серых крыс в условиях большого города методом радиоактивной маркировки // Зоол. журн. 1962. Т. 41, вып. 9. С. 1409–1412.

288. *Судейкин В.А.* Миграция серых крыс в условиях большого города // Фауна и экология грызунов. М., 1977. Вып. 13. С. 41–85.

289. Суточная активность и использование территории лесной мышью (Apodemus sylvaticus) по наблюдениям за зверьками, меченными ^{60}Co / Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Хляп Л.А. и др. // Зоол. журн. 1976. Т. 50, вып. 1. С. 112–121.

290. Суточная активность и использование территории рыжей полевкой зимой по наблюдениям за зверьками, меченными радиоактивным кобальтом / Карулин Б.Е., Шилов И.А., Никитина Н.А. и др. // Зоол. журн. 1973. Т. 52, вып. 5. С. 743–750.

291. Суточная активность и территория гребенщиковой песчинки (Meriones tamariscinus) / Карулин Б.Е., Никитина Н.А., Литвин В.Ю. и др. // Зоол. журн. 1979. Т. 58, вып. 8. С. 1195–1201.

292. Суточная активность мелких млекопитающих по данным мечения ^{60}Co / Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Литвин В.Ю. и др. // Радиоэкология жи-

вотных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 197–199.

293. Суточные колебания мелких млекопитающих по наблюдениям за зверьками, меченными кобальтом-60 / Никитина Н.А., Карулин Б.Е., Хляп Л.А. и др. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 189–190.

294. *Сухачева Е.И., Трегубенко И.П., Семенов Д.И.* Влияние весовой дозы носителя на поведение радиоактивных металлов в организме // Комплексообразование и метаболизм радиоактивных изотопов. Свердловск, 1976. С. 82–98.

295. *Терновская Ю.Г., Ворсин А.Н.* Опыт использования радиоактивных индикаторов для мечения водяной крысы // Водяная крыса и борьба с ней в Западной Сибири. Новосибирск, 1959. С. 210–216.

296. *Тимофеев В.И.* Аэровизуальная оценка пространственного распределения обыкновенной полевки в агроценозах // Методы исследования пространственной структуры популяций мелких млекопитающих в естественной среде и агроценозах. Свердловск, 1983. С. 39–72.

297. *Тихвинский В.И., Сухарников А.А.* Материалы по кольцеванию выхухоли // Науч. метод. записки главного управ. по заповедникам. 1947. Т. 9. С. 23.

298. *Трегубенко И.П.* О некоторых закономерностях в поведении радиоактивных элементов в животном организме // Бюл. Урал. отд. МОИП. Свердловск, 1958. Вып. 1. С. 3–17.

299. *Трегубенко И.П.* Закономерности поведения радиоактивных излучений в организме // Сб. работ лаборатории биофизики Ин-та биологии УФАН СССР. Свердловск, 1960. Вып. 13. С. 49–56.

300. *Трегубенко И.П., Семенов Д.И.* О логарифмической зависимости величины выведения металлов с мочой и под воздействием позднего применения комплексонов // Тез. докл. I Всесоюз. съезда биохимиков. Л., 1964. Вып. 3. С. 245.

301. *Урбах В.Ю.* Биометрические методы (стат. обработка опыт. данных в биологии, сел. хозяйстве и медицине). М.: Наука, 1964. 415 с.

302. Устойчивость диких грызунов к некоторым радионуклидам / Хоробрых В.В., Литвин В.Ю., Карулин Б.Е., Сушкин Н.Д. // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 169–171.

303. *Тупикова Н.В.* Питание и характер суточной активности землероек средней полосы СССР // Зоол. журн. 1949. Т. 28, вып. 6. С. 567–572.

304. *Тупикова Н.В., Кучерук В.В., Лаврова М.Я.* Опыт мечения мелких грызунов в лесополосах и байрачном лесу // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1956. Т. 61, вып. 2. С. 21–23.

305. *Тюрина Н.А.* Пространственная структура популяций бурозубок Южного Урала // Четвертый съезд Всесоюз. териол. о-ва. Т. 1. М., 1986. С. 361–362.

306. *Тюрина Н.А., Садыков О.Ф.* К оценке продуктивности обыкновенной бурозубки в горах Урала // Вид и его продуктивность в ареале. Ч. I. Свердловск, 1984. С. 77–78.

307. *Файтельберг Р.О.* Всасывание в желудочно-кишечном тракте. М.: Медицина, 1976. 264 с.

308. Физиология всасывания / Кулик В.П., Шалыгина Н.Б., Лисочкин Б.Г. и др.; Отв. ред. А.М. Уголев и др. Л.: Наука, 1977. 667 с.

309. *Флинт В.Е.* Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183. с.

310. Формирование тканевых доз в различных органах и тканях крыс при хроническом поступлении в организм ^{90}Sr /Сарапульцев И.А., Голощапова Ж.А., Шведов В.Л., Тужилкова Т.Н. // Биологическое действие внешних и внутренних источников радиации. М.: Медицина, 1972. С. 155–159.

311. Функция распределения стронция-90 и некоторых реакций организма при однократном и хроническом его поступлении / Пантелеев Л.Н., Шведов В.Л., Панченко И.Я. и др. // Радиоактивные изотопы и организм. М.: Медицина, 1969. С. 238–243.

312. *Хамар М., Шутец Г., Шутова М.* Применение радиоактивных изотопов в исследованиях по экологии грызунов-вредителей сельского хозяйства // Использование изотопов и излучений в исследованиях по сельскому хозяйству. М., 1967. С. 35–39.

313. *Харламов В.П., Судейкин В.А.* Метод маркировки грызунов двумя радиоизотопами при изучении вопросов миграции // Тез. докл. научн. конф. ЦНИДИ. М., 1963. С. 167–168.

314. *Хомутовский О.А.* Распределение радиоактивного стронция (^{86}Sr)

по органам и тканям и выведение его из организма // Выведение из организма некоторых радиоактивных веществ. Киев, 1959. С. 73–116.

315. *Хомутовский О.А.* Распределение радиоактивного кальция (^{45}Ca) по органам и тканям и выведение его из организма // Выведение из организма некоторых радиоактивных веществ. Киев, 1959. С. 117–150.

316. *Хляп Л.А.* Основные проблемы изучения связей мелких млекопитающих с территорией // Фауна и экология грызунов. 1980. Вып. 14. С. 44–62.

317. *Хляп Л.А.* Землеройки // Итоги мечения млекопитающих. М., 1980. С. 66–76.

318. *Хляп Л.А.* Особенности использовния и структура участков обитания бурозубок и лесных полевок // Фауна и экология грызунов. М., 1983. Вып. 15. С. 162–203.

319. *Хляп Л.А.* Фактор расстояния в жизни мелких лесных грызунов // Грызуны: Материалы VI Всесоюз. совещ. (Ленинград. 25–28 янв. 1984 г.). Л., 1984. С. 465–466.

320. *Хляп Л.А., Карулин Б.Е., Никитина Н.А.* Суточный участок обыкновенных бурозубок // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 1. С. 41–49.

321. *Шамов В.П.* Физико-математические аспекты метаболизма и нормирования радиоактивных изотопов из группы щелочноземельных элементов // Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 112–122.

322. *Шварц С.С.* Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 65. 200 с.

323. *Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277с.

324. *Шведов В.Л.* Сравнительная чувствительность генетически различных линий мышей к ^{90}Sr / Мед. радиология. 1965. № 2. С. 48–51.

325. *Шведов В.Л.* Динамика накопления и выведения стронция-90 из скелета крыс в зависимости от их возраста в хроническом эксперименте // Радиобиология. 1968. Т. 8, вып. 4. С. 632–635.

326. *Шведов В.Л.* Токсичность стронция-90 в зависимости от путей его поступления в организм животных // Радиобиология. 1978. Т. 18, вып. 5. С. 763–766.

327. *Шведов В.Л.* Некоторые закономерности развития у крыс остеосарком, индуцированных стронцием-90 при многократном и хроническом его введении // Биологические эффекты малых доз радиации. М., 1983. С. 56–63.

328. *Шведов В.Л., Корытный В.С.* Развитие потомства мышей при хроническом воздействии ^{90}Sr / Распределение и биологическое действие радиоактивных изотопов. М., 1966. С. 408–416.

329. *Шведов В.Л., Панченко И.Я.* Накопление радиоактивного стронция в организме мышей и их потомства при длительном его поступлении // Радиоактивные изотопы и организм. М., 1969. С. 51–57.

330. *Швыдко Н.С., Попов Д.К., Ильин Л.А.* Роль крови в транспорте некоторых осколочных радиоизотопов // Мед. радиология. 1973. Т. 18, № 3. С. 65–66.

331. *Швыдко Н.С., Рушоник С.Н., Ворожцова Л.Н.* Формы нахождения ^{239}Ри и ^{241}Ам в тканях и органах животных // Радиоэкология животных: Материалы I Всесоюз. конф. (Москва, 1977 г.). М., 1977. С. 213–214.

332. *Шилов И.А.* Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 261 с.

333. *Штильмарк Ф.Р.* Изучение динамики заселения и подвижности бурундука (Eutamias sibiricus Lax.) путем длительных наблюдений за меченными зверьками // Экология млекопитающих и птиц. М., 1967.

334. *Шульц В., Уикер Ф.* Радиоэкологические методы // Пер. с англ. Д.А. Спирана, С.А. Фирсаковой; под ред. Р.М. Алексахина. М.: Мир, 1985. 312 с.

335. *Шура-Бура Б.Л., Тарарин Р.А., Мельников Б.К.* К методике радиоактивной маркировки серых крыс с целью изучения вопросов миграции // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 11. С. 1700–1706.

336. *Шура-Бура Б.Л., Тарарин Р.А., Ключник Н.С.* Опыт изучения миграции серых крыс методом мечения атомов // Журн. микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. 1961. № 12. С. 76–81.

337. *Шура-Бура Б.Л., Харламов В.П.* Радиоавтография как метод выявления меченых грызунов и их эктопаразитов при изучении вопросов миграции //

Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 2. С. 258–263.

338. *Эйбл В., Сикора И., Мертл Ф.* К прохождению цинка, кадмия, ртути и хелатов этих металлов через плацентарный барьер // Гигиена труда и проф. забол. в Чехословакии: Реф. сб. 1967. Т. 11. С. 52.

339. *Юдин Б.С.* Экология бурозубок (род Sorex) Западной Сибири // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1962. Вып. 8. С. 33–134.

340. *Яковлева В.П., Богатов Л.В.* Влияние длительного воздействия радиоактивного стронция на костную ткань растущего организма // Вторая Всесоюз. конф. по с.-х. радиологии. Обнинск, 1984. Т. 2. С. 138–139.

341. *Яблоков А.В., Остроумов С.А.* Уровни охраны живой природы. М.: Наука, 1985. 175 с.

342. A device for automatically detecting the presence of small animals carrying radioactive tags / J.M. Inglis, L.J. Post, C.W. Lahser, D.V. Gibson // Ecology. Vol. 49, N 2. P. 361–363.

343. *Ambrose H.W.* A comparison of Microtus pennsylvanicus home ranges as determined by isotope and live trap method// Amer. Midland Natur. 1969. Vol. 81. P. 535–555.

344. *Ambrose H.W.* An experimental study of some factors affecting the spatial and temporal activity of Microtus pennsylvanicus // J. Mammal. 1973. Vol. 54. P. 79–110.

345. *Andrew J.D.* A comparative assessment of methods of individual tracking within a population of Microtus agrestis (Mammalia: Muridae) // J. Zool. 1979. Vol. 189, N 3. P. 333–338.

346. *Bayley G.N.A., Linn I.J., Walker P.J.* Radioactive marking of small mammals // Mammal Rev. 1973. Vol. 3, N 1. P. 11–23.

347. *Baker C.E., Dunaway P.B.* Elimination of ^{137}Cs and ^{59}Fe and its relationship to metabolic rates of wild small rodents // J. Exp. Zool. 1975. Vol. 192. P. 223–236.

348. *Barbour R.W.* Microtus: A simple method of recording time spent in the nest // Science. 1963. Vol. 141, N 3582. P. 41.

349. *Barbour R.W., Harvey M.J.* The effect of radioactive tags on the activity of rodents // Amer. Midland Natur. 1968. Vol. 79, N 2. P. 519–522.

350. *Bolshakov V.N., Kulikova I.L.* Investigations on pupulations of small mammals in technogenic landscapes // Animals in urban environment: Proc. of symp. (Warsaw–Jablonna, 22–24 Oct. 1979). Wroclaw, 1982. P. 17–25.

351. *Bolshakov V.N., Kulikova I.L.* Researches on the micromammalia populations in technogenic landscapes // Animals in urban environment: Proc. of symp. (Warsaw–Jablonna, 22–24 Oct. 1979). Wroclaw, 1982.

352. *Brown L.N., Conaway C.* Day excretion as a method for determination of small mammal home ranges // Amer. Midland Natur. 1961. Vol. 66, N 1. P. 128–137.

353. *Burch G.E., Walch J.J.* The excretion and biologic delay rates of ^{115}Cd with a consideration of space, mass and distribution in dogs // J. Lab. and Clin. Med. 1959. Vol. 54, N 66. P. 372.

354. *Burns F.J., Albert R.E., Heinbach R.D.* The PBE for skin tumors and hair follicle damage in the rat following irradiation with alpha particles and electrons // Radiat. Res. 1968. Vol. 36. P. 225–241.

355. *Constantine D.G., Jensen J.A., Tierkel E.S.* The use of radiolabelling in determining prey-predator relationships // J. Mammal. 1959. Vol. 40, N 2. P. 240–242.

356. *Comar C.L., Wasserman R.H., Twardock A.R.* Secretion of calcium and stronium into milk // Health Physiol. 1961. Vol. 7, N 1/2. P. 69–80.

357. *Conner M.C.* Determination of bobcat (Lynx rufus) and racoon (Procvon lotor) population abundance by radioisotope tagging: M.S. Thesis / Univ. Fla. Gainesville, 1982. 55 p.

358. *Conner M., Labisky F.* Fvaluation of radioisotope tagging for estimating abundance of raccoon populations // J. Wildlife Manag. 1985. Vol. 49, N 2. P. 326–332.

359. *Cope J.B., Churchwell E., Koontz K.* A method of tagging bats with radioactive gold–198 in homing experiments // Proc. Ind. Acad. Sci. 1961. Vol. 70. P. 267–269.

360. *Cosgrove G.E., Dunaway P.B., Story J.D.* Malignanat tumours associated with subcutaneously implanted ^{60}Co radioactive wires in Peromyscus maniculatus // Bull. Wildlife Dis. Assoc. 1969. Vol. 5, N 3. P. 311–314.

361. *Cowan R.L., Hartsook E.W., Whelan J.B.* Calcium-stroncium metabolism in white-tailed deer as related to age and antler growth // Proc. Soc. Exp. Biol.

and Med. 1968. Vol. 129, N 3. P. 733–737.

362. *Crier J.K.* Tetracyclines as a fluorescent marker in bones and teeth of rodents // J. Wildlife Manag. 1970. Vol. 34, N 4. P. 829–834.

363. *Davis D.E., Elmen J.T., Stokes A.W.* Studies on home range in the brown rat // J. Mammal. 1948. Vol. 29, N 3. P. 207–225.

364. *Davis W.H., Barbour R.W., Hassel M.D.* Colonial behaviour of Eptesicus fuscus // J. Mammal. 1968. Vol. 49, N 1. P. 44–50.

365. *Davison R.P.* The effect of exploitation on some parameters of coyote populations: Ph.D. Thesis / Uthah State Univ. Logan, 1981. 153 p.

366. Determination of the structure and use of underground galleries of Arvicola terrestrial scherman Schaw and Pitymys subterraneus de S.L. by ^{60}Co labelling / M. Hamar, G. Suteu, M. Sutova, A. Tuta // EPPO. Publ. Ser. A. 1970. N 58. P. 129–135.

367. *Di Gregorio D., Kitchings T., Voris P. van.* Radionuclide transfer in terrestrial animals // Health Phys. 1978. Vol. 34. P. 3–31.

368. *Douglass R.J.* Spatial interactions and microhabitat selections of two locally sympatric voles Microtus montanus and Microtus pennsylvanicus // Ecology. 1976. Vol. 57, N 2. P. 346–352.

369. *Douglass R.J.* Population dynamics, home ranges and habitat associations of the yellow-checked vole Microtus xanthognathus in the northwest territories // Canad. Field-Natur. 1977. Vol. 91. P. 237–247.

370. *Faires R.A., Parcs B.H.* Radioactive isotope laboratory techniques. 3rd ed. N.Y.: Halsted, 1973. 312 p.

371. *Fincel M.R.* The transmission of radiostronium and plutonium from mother to offspring in laboratory animals // Physiol. Zool. 1947. Vol. 20. P. 405.

372. *Flowerdew J.R.* Ecological methods // Mammal. Rev. 1976. Vol. 6, N 4. P. 123–159.

373. *Ford R.G., Krumme D.W.* The analysis of space use patterns // J. Theor. Biol. 1979. Vol. 76. P. 125–155.

374. *Frigerio N.A., Eisler W.J.* Low cost, automatic, nest and burrow monitor using radioactive tagging // Ecology. 1968. Vol. 49, N 4. P. 788–791.

375. *Gentry J.B., Smith M.H., Beyers R.G.* Use of radioactively tagged bait to study movement patterns in small mammal populations // Ann. Zool. Fenn. 1971. Vol. 8, N 1. P. 17–21.

376. *Gerrard M.* Tagging of small animals with radioisotopes for tracing purposes: a literature review // J. Appl. Radiat. and Isotopes. 1969. Vol. 20. N 9. P. 671–676.

377. *Gifford C.E., Griffin D.R.* Notes on homing and migratory behaviour of bats // Ecology. 1960. Vol. 41, N 2. P. 378–381.

378. *Godfrey G.K.* A technique for finding Microtus nests // J. Mammal. 1953. Vol. 34. P. 503–505.

379. *Godfrey G.K.* Use of radioactive isotopes in small mammal ecology // Nature. 1954. Vol. 174. P. 951–952.

380. *Godfrey G.K.* Tracing field voles (Microtus agrestis) with a Geiger–Muller counter // Ecology. 1954. Vol. 35, N 1. P. 5–10.

381. *Godfrey G.K.* A field study of the activity of the mole (Talpa europaea) // Ecology. 1955. Vol. 36, N 4. P. 678–685. publ. Amer. Soc. Mammal., vol. 8).

382. *Godfrey G.K.* Observations of the movements of moles (Talpa europaea) after weaning // Proc. Zool. Soc. London. 1957. Vol. 128, N 2. P. 287–295.

383. *Golley F.B., Wiegert R.G., Walter R.W.* Excretion of orally administered zinc-65 by wild small mammals // Health Phys. 1965. Vol. 11, N 8. P. 719–722.

384. *Graham W.L., Ambrose H.W.* A technique for continuously locating small mammals in field enclosures // J. Mammal. 1967. Vol. 48, N 4. P. 639–642.

385. *Griffin D.R.* Radioactive tagging of animals under natural conditions // Ecology. 1952. Vol. 33, N 3. P. 329–335.

386. *Haber A.H.* Lonizing radiations as research tools // Annu. Rev. Plant Physiol. 1968. P. 463–489.

387. *Hakkinen A., Myllymäki A., Passikallio A.* Radiation risks and avoidance of hazards in connection with mass marking of small rodents with radio-isotopes // EPPO Publ. Ser. A. 1970. N 58. P. 237–248.

388. *Halford D., Markham D.* Radiation dosimetry of small mammals inhabiting a liquid radioactive waste dispersal area // Ecology. 1978. Vol. 59, N 4. P. 1047–1054.

389. *Hamar M., Sutova-Hamar M.* Estimation of rodent home ranges in different agrosystems // Energy flow through small mammals populations. Warsaw, 1969/70. P. 99–109.

390. *Hamar M., Suteu G., Sutova M.* "Home range" studies in rodents by marking with ^{32}P // Rev. biol. 1963. Vol. 8, N 4. P. 131–136.

391. *Hamar M., Suteu G., Sutova M.* "Home range" and activity study of the mole rat (Spalax leucodon Nordm) by ^{60}Co marking // Rev. biol. Ser. zool. 1964. T. 9, N 6.

392. *Harvey M.J., Barbour R.W.* Home range of Microtus ochrogaster as determined by a modified minimum area method // J. Mammal. 1965. Vol. 46. P. 398–402.

393. *Holisova V.* Results of experimental baiting of small mammals with a marking bait // Zool. listy. 1968. Vol. 17. P. 311–325.

394. *Holisova V.* A new method of marking small mammals with special coloured bait in IBR investigations // Energy flow through small mammal populations. Warsaw, 1969/1970. P. 63–70.

395. Identification of the filial relationships of free-living small mammals by sulfur-35 / C.R. Dickman, D.H. King, D.C.D. Happold, M.J. Howell // Austral. J. Zool. 1983. N 31. P. 467–474.

396. International Comission on Radiological Protection. Report on permissible dose for internal radiation. Elmsford: Pergamon press, 1959. 233 p. (Intern. Commiss. Radiol. Protect. Rep.; Vol. 2, N 4).

397. *Jannet F.J.(Jr.).* The density-dependent formation on extended maternal families of the mountain vole, Microtus montanus nanus // Behav. Ecol. and Sociobiol. 1978. Vol. 3. P. 245–263.

398. *Jannet F.J.(Jr.).* Social dynamics of the mountain vole, Microtus montanus, as a paradigm // Biologist. 1980. Vol. 62. P. 3–19.

399. *Jenkins D.W.* Advances in medical entomology using radioisotopes // Exp. Parasitol. 1954. Vol. 3. P. 474–490.

400. *Johanningsmeier A.G., Goodnight C.J.* Use of iodine-131 to measure movements of small animals // Science. 1962. Vol. 138, N 3537. P. 147–148.

401. *Kaye S.V.* Gold-198 wire used to study movements of small mammals // Science. 1960. Vol. 131, N 3403. P. 824.

402. *Kaye S.V.* Movements of harvest mice tagged with gold-198 // J. Mammal. 1961. Vol. 42, N 3. P. 323–337.

403. *Kaye S.V.* Use of miniature glass rod dosimeters in radiation ecology // Ecology. 1965. Vol. 46, N 1/2. P. 201–206.

404. *Kruuk H., Gorman M., Parris T.* The use of ^{65}Zn for estimating populations of carnivores // Oykos. 1980. Vol. 34. P. 206–208.

405. *Kruuk H., Parish T.* Factors affecting population density group size and territory size of the European balger (Meles meles) // J. Zool. 1982. Vol. 196, N 1. P. 31–39.

406. *Kinningham M.J., Pelton M.R., Flynn D.C.* Use of the pellet count technique for determining densities of deer in the southern Appalachians // Proc. Southeast. Assoc. Fish and Wildlife Agencies. 1980. Vol. 34. P. 508–514.

407. *Lawrence W.H., Rediske J.H.* Radiotracer technique for determining the fate of broadcast Douglas-fire seed // Proc. Soc. Amer. 1960. P. 99–101.

408. *Lindsen G.D., Nass R.D., Hood G.* An evaluation of bait stations for controlling rats in sugarcane // J. Wildlife Manag. 1971. Vol. 35, N 3. P. 440–444.

409. *Linn I.J.* Radioactive technique for small mammal marking // Animal marking: Recognition marking of animals in research. L.: MacMillan, 1978. P. 177–191.

410. *Linn I., Shillito J.* Rings for marking very small mammals // Proc. Zool. Soc. London, 1960. Vol. 134, N 3. P. 489–495.

411. *Madison D.M.* Activity rhythms and spacing // Biology of New World Microtus / Ed. R.H. Tamarin. 1985. P. 373–419. (Spec. publ. Amer. Soc. Mammal.; Vol. 8).

412. *Mateva M.H., Yaneva V.A., Georgiev G.V.* Study on the migration activity of rodents by labelling leptospirosis // Ecologia. 1979. Vol. 5. P. 87–90.

413. *Mautz W.W., Petrides G.A.* The usefulness of chromium-51 in digestive studies of the white-tailed deer // Trans. North. Amer. Wildlife and Natur. Resour. Conf. 1967. Vol. 32. P. 420–429.

414. *McCabe R.A., Le Page G.A.* Identifying progeny from pheasant hens given radioactive calcium (^{45}Ca) // J. Wildlife Manag. 1958. Vol. 22, N 2. P. 134–141.

415. *Meslow F.C., Keith L.B.* Demographic parameters of a snowhoe hare populations // J. Wildlife Manag. 1968. Vol. 32, N 4. P. 812–834.

416. *Miller L.S.* Tracing vole movements

by radioactive excretory products// Ecology. 1957. N 1. P. 132–136.

417. Movement of ricefield rat, Rattus rattus mindansis, in response to flooding and plowing as shown by fluorescent bone labeline / G.K. Lavoie, G.C. Atweel, F.N. Swink et al. // Philipp. Agr. 1971. Vol. 54, N 7/8. P. 325–330.

418. *Myllymäki A.* Trapping experiments on the water vole Arvicola terrestris (L.) with the aid of the isotope technique // Energy through small mammal populations. Warsaw, 1969/1970. P. 39–55.

419. *Myllymäki A., Paasikallio A.* The detection of seedeating small mammals by means of ^{32}P treatment of spruce seed // Aquilo. Ser. Zool. 1972. Vol. 13. P. 21–24.

420. *Myllymaki A., Paasikallio A.* Scots pine seed depredation by small mammals as revealed by radioactive tagging of the seeds // Ann. Agr. Fenn. 1976. Vol. 15. P. 89–96.

421. *Myllymäki A., Paasikalio A., Hakkinen U.* Analysis of astandart traping of Microtus agrestis (L.) with triple isotope marking outside the quadrat // Ann. Zool. Fenn. 1971. Vol. 8. P. 22–34.

422. *Myton B.* Utilization of space by Peromyscus leucopus and other small mammals // Ecology. 1974. Vol. 55, N 2. P. 277–290.

423. *Nellis D.W., Jenkins J.H., Marshall A.D.* Radioactive zink as a feces tag in rabbits, foxes and bobcats // Proc. Conf. South. Assoc. Game and Fish Commis. 1967. Vol. 21. P. 205–207.

424. *Neumann G.K.* Über die Mobilisierung von incorporienten Radiostrontium bei Ratten während der Laktation // Atompraxis. 1962. Bd. 8, N 2. S. 31–42.

425. *New J.G.* Dyes for studying the movements of small mammals // J. Mammal. 1958. Vol. 39, N 3. P. 416–429.

426. *Pelton M.R.* Potential use of radioisotopes for determining densities of bobcats // Bobcat. Res. Conf. Nat. Wildlife Fed. Sci. Techn. Ser. 1979. Vol. 6, N 97, P. 100.

427. *Pelton M.R., Marcum L.C.* The potential use of radioisotopes for determining densities of black bears and other carnivores // Proc. of Predator symp., 1975: Montane forest and conserv. exp. station. Missoula, 1977. P. 221–236.

428. *Pendelton R.C.* Labeling animals with radioisotopes // Ecology. 1956. Vol. 37, N 4. P. 686–689.

429. *Peterle T.J.* Radioisotopes and their use in wildlife research // Wildlife techniques mammal. 4th ed. Wash. (D.C.), 1980. P. 521–530.

430. *Platt R.B.* Ecological effects of ionizing radiation on organisms, communities and ecosystems // Radioecology. N.Y., 1963. P. 243–255.

431. *Punt A., van Nieuwenhoven P.J.* The use of radioactive bands in tracing hibernating bats // Experientia. 1957. Vol. 13, N 1. P. 51–54.

432. *Quay W.B.* A technique for the automatic color marking of shrews // J. Mammal. 1948. Vol. 29, N 3. P. 225–234.

433. *Radvanyi A.* Destruction of radiotagged seeds of white spruce by small mammals during summer months // Forest. Sci. 1966. Vol. 12. P. 307–315.

434. *Randolph S.E.* A pacting technique for comparing individual home ranges of small mammals // J. Zool. 1975. Vol. 70, N 48. P. 509–520.

435. *Roberts E.F., Snyder D.P.* Use of iodine-125 for identifying mother-offspring relationships in the eastern chipmunk Tamias striatus // Radionuclides in ecosystems. 1973. P. 274–281.

436. *Rongstag O.J.* Calcium-45 labelling of mammals for use in population studies // Health Phys. 1965. Vol. 11, N 12. P. 1543–1556.

437. *Scott M.R., Tan T.N.* A radiotracer technique for the determination of male mating success in natural populations// Behav. Ecol. and Sociobiol. 1985. Vol. 17, N 1. P. 29–33.

438. *Southwood T.R.E.* Chap. 3. Absolute populations estimates using marking techniques: Methods of marking animals // Ecological methods. L., 1966. P. 57–75.

439. *Stehn R.A., Johnson E.A., Richmond M.E.* Anabiotic rodenticide for pine voles in orchards // J. Wildlife Manag. 1980. Vol. 44, N 1. P. 275–280.

440. *Stoddart D.M.* Individual range, dispersion and dispersal in a population of water voles (Arvicola terrestris L.)// J. Anim. Ecol. 1970. Vol. 39, N 2. P. 403–425.

441. *Tamarin R.H., Sheridan M., Levy C.K.* Determining matrilineal kinship in natural populations of rodents using radionuclides // Canad. J. Zool. 1983. Vol. 61, N 1. P. 271–274.

422. *Tester J.K.* Techniques for studying movements of vertebrates in the field // Radioecology. N.Y., 1963. P. 445–450.

443. *Titus E.D., Loo T.L., Rall D.R.* Identification of the bone fluorofore in tetracyclins-treated rabbits // Medical encyclopedia antibiotics annual. N.Y., 1958. P. 949–953.

444. *Twigg G.I.* Marking mammals // Mammal. Rev. 1975. Vol. 51, N 3. P. 101–116.

445. *Twigg G.I., Miller H.* The use of calcium-45 as an agent for labeling rat populations // J. Mammal. 1963. Vol. 44, N 3. P. 335–337.

446. *Wiens J.A.* Population responses to patchy environments // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1976. N 7. P. 81–120.

447. *Wolf J., Holleman D.* Use of radioisotope labels to establish genetic relationships in free-ranging small mammals // J. Mammal. 1978. Vol. 59. P. 859–860.

448. *Woods J.A., Mead-Briggs A.R.* The daily cycle of activity in the mole (Talpe europea) and its seasonal changes, as revealed by radioactive monitoring of the nests // J. Zool. 1978. Vol. 184, N 4. P. 563–572.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение 3

Глава 1

Проблемы использования радионуклидов в экологии млекопитающих 5

Метаболизм радионуклидных меток в организме 5
Радиобиологическое действие инкорпорированных меток на организм 13
Организация работ и правовые аспекты использования радионуклидов 31

Глава 2

Краткая характеристика традиционных методов мечения млекопитающих. Особенности радионуклидных меток 36

Краткая характеристика традиционных методов мечения 36
Физические и биологические характеристики радионуклидных меток 38

Глава 3

Методы радионуклидного мечения 44

Краткая характеристика методов мечения 44
Мечение инертными жесткими γ-излучателями 54
Методы индивидуального мечения путем инъекции радионуклидов 70
Методы группового перорального мечения 74
Методы мечения потомства животных 89

Глава 4

Опыт применения радионуклидов в популяционной экологии мелких млекопитающих 96

Характер использования лесными полевками территории смежных высотных поясов 99
Территориальные связи лесных полевок в зависимости от гетерогенности биотопов 107
Особенности использования мелкими млекопитающими территорий, нарушенных промышленными разработками 116
Роль приручейных пойм и каменистых россыпей в перемещениях животных . . 120
Особенности использования территории землеройками 129

Заключение 135

Литература 137

Научное издание

Большаков Владимир Николаевич,
Баженов Анатолий Васильевич

РАДИОНУКЛИДНЫЕ МЕТОДЫ МЕЧЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Утверждено к печати
Институтом экологии растений и животных
Уральского научного центра
Академии наук СССР

Редактор издательства *Р.Л. Цыбульская*
Художник *Н.И. Казаков*
Художественный редактор *В.В. Алексеев*
Технический редактор *В.В. Лебедева*
Корректор *Г.В. Дубовицкая*

Набор выполнен в издательстве
на наборно-печатающих автоматах

ИБ № 37477

Подписано к печати 11.12.87. Т – 21394
Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная № 1
Гарнитура Пресс-Роман. Печать офсетная
Усл.печ.л. 10,0. Усл.кр.-отт. 10,4. Уч.-изд.л. 12,3
Тираж 700 экз. Тип. зак. 2151
Цена 1р. 80к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12