

УДК 574:539.16.047+575.826+599.32

## РОЛЬ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ РАЗВИТИЯ ЖИВОТНЫХ В ОЦЕНКЕ ПОСЛЕДСТВИЙ РАДИАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

© 2015 г. Е. Б. Григоркина\*, Г. В. Оленев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

Рассмотрена роль поливариантности развития мелких млекопитающих (принадлежности особей к альтернативным типам онтогенетического развития) в оценке эффектов радиационного воздействия. Показано, что биологические последствия острого (лабораторный эксперимент) и хронического (обитание в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа) радиационного воздействия существенным образом зависят от принадлежности особей к типу онтогенеза. Выявлена специфика реакции популяции на острое и хроническое облучение. Сделан вывод о необходимости учета принадлежности особей к типу онтогенеза в широком спектре исследований, при анализе любых биологических параметров у мелких грызунов в зонах локального техногенного загрязнения.

*Грызуны, Восточно-Уральский радиоактивный след, поливариантность развития (тип онтогенеза), радиорезистентность, аккумуляция радионуклидов.*

DOI: 10.7868/S086980311501004X

Явление поливариантности развития индивидов широко распространено в растительном мире, и в настоящий период описано до пяти типов развития [1]. При общем сходстве поливариантность развития животных имеет существенные отличия. Литература по этой проблеме немногочисленна, касается в основном беспозвоночных животных. Для теплокровных животных (мелких млекопитающих) это явление впервые показано в работах Г.В. Оленева [2, 3]. Для цикломорфных млекопитающих, к которым относится большинство видов мелких грызунов, характерно циклическое изменение большинства биологических характеристик с периодом, примерно равным году, массовое размножение и перекрывание поколений при наличии двух альтернативных путей развития. Проявление обоих типов онтогенеза наиболее ярко выражено в популяциях грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающейся резко континентальным климатом.

Для анализа динамики ведущих популяционных параметров был предложен и успешно апробирован функционально-онтогенетический подход [2, 3], суть которого состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах,

соответствующих двум типам онтогенеза. За основу выделения группировок принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния) а также синхронность его изменения во времени. Исследования, проведенные на основе индивидуального мечения мышевидных грызунов (рыжие полевки) в природе, показали, что каждая особь наследует две альтернативные программы онтогенеза, но под воздействием среды реализуется лишь одна из них [2, 3].

Одним из главных преимуществ функционального подхода является возможность работы с однородными выборками животных из природных популяций, в результате существенно повышается точность исследований и становится логичным проводимый анализ. Альтернативные пути онтогенеза у мелких грызунов рассматриваются как основа структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих популяции возможность адаптивного маневра при изменении условий среды.

Цель работы – продемонстрировать роль альтернативных типов онтогенетического развития в оценке эффектов острого радиационного воздействия (лабораторный эксперимент) и аккумуляции радионуклидов ( $^{90}\text{Sr}$ ) у мышевидных грызунов, доставленных из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа).

\* Адресат для корреспонденции: 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, Ин-т экологии растений и животных УрО РАН; тел.: (343) 210-38-58 (244); факс: (343) 260-65-00; e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

На основе функционально-онтогенетического подхода [2, 3] выделены следующие группировки животных (рис. 1).

*Ювенильные животные* — это молодые особи до их расхождения по типам онтогенеза. На фоне интенсивного метаболизма для них характерна незавершенность процессов роста и развития. Несмотря на то, что морфофизиологические показатели могут свидетельствовать о начале созревания (увеличенные семенники, утолщенная матка), этих зверьков еще нельзя отнести к типу I онтогенеза, ошибочно также их причислять к типу II, которому они формально могут соответствовать, поэтому они рассматриваются отдельно. Этим животным свойственен временной интервал от первых выходов из гнезда до возраста 30–45 дней, масса тела, как правило, менее 12 г.

*Созревшие сеголетки* (тип I онтогенеза, одна фаза развития). Основную массу составляют представители первых когорт (обычно 70–90%). Характерен монофазный рост, высокий уровень метаболизма, зверьки быстро созревают, приступают к размножению, достигая дефинитивных размеров и массы тела, после чего вес стабилизируется, гибнут в год своего рождения. Продолжительность жизни 3–6 мес. Стресс-реакция выражена, увеличены надпочечники, поведение агрессивное. Функция — наращивание численности популяции. Самцы имеют развитые семенники, наполненные эпидидимисы; самки — открытую вагину, вагинальные пробки, утолщенную матку, зародыши, эмбрионы, плацентарные пятна, подсосные пятна, желтые тела.

*Несозревающие сеголетки* (тип II онтогенеза, 1-я фаза) — особи, несозревшие в год рождения. В основном — представители последних когорт, но всегда имеется доля несозревающих в год рождения представителей первых когорт. После выхода из группировки ювенильных масса их тела стабилизируется в интервале 14–20 г, рост приостанавливается. У самцов неразвитые семенники, придатки не выражены, у самок — закрытая вагина, нитевидная матка. Характерен низкий уровень метаболизма, низкая стресс-реактивность. Скорость процессов старения, как и физиологический возраст животных, почти в 2 раза ниже по сравнению с животными типа I онтогенеза. Продолжительность жизни (несозревающие → зимовавшие) — 13–15 мес. Эти животные наиболее толерантны к широкому спектру неблагоприятных воздействий и служат резервом популяции, особенно в критические периоды ее жизни. Функция — с наименьшими потерями сохранить эту часть популяции до весны следующего года.

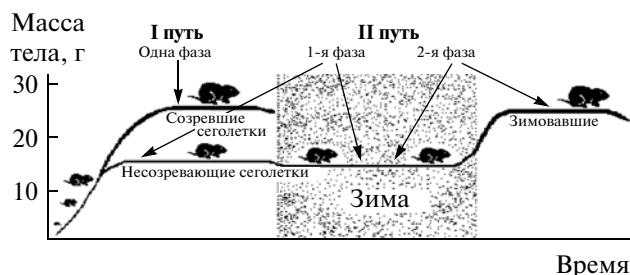


Рис. 1. Схема двух альтернативных путей онтогенетического развития мышевидных грызунов [2, 3].

*Зимовавшие животные* (тип II онтогенеза, 2-я фаза) — до начала весеннего созревания неполовозрелы. Ранней весной период “консервации” завершается быстрым ростом и созреванием практически всех особей, после чего масса тела вновь стабилизируется, достигнув дефинитивного для вида значения 24–27 г. Интенсивность метаболизма, процессов старения, а также генеративные признаки самцов и самок соответствуют таковым у созревших сеголеток, хотя по абсолютному возрасту перезимовавшие животные намного старше. Продолжительность нахождения в этой фазе — 120–200 дней. С момента созревания животные высоко стресс-реактивны, поведение агрессивное, выражено доминирование. Функция — начать цикл обновления популяции.

Все условия экспериментов с животными подробно представлены в работах, ссылки на которые даны в соответствующих разделах методической части работы.

*Радиорезистентность* рыжих полевков (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) альтернативных типов онтогенеза, доставленных с фоновых территорий Урала (Ильменский государственный заповедник), изучена в радиобиологическом эксперименте [4]. Зверьки типа I онтогенеза отловлены в середине лета, особи типа II — осенью, когда популяция представлена в основном несозревающими сеголетками. Животные были подвергнуты воздействию острого  $\gamma$ -излучения ( $^{137}\text{Cs}$ ) на установке “Игур-1” (Россия) дозами от 9.0 до 15.0 Гр (6–9 особей на дозу) с интервалом 0.5 Гр, мощность дозы — 12.4 мГр/мин. Радиорезистентность оценивали по ЛД<sub>50/30</sub>, рассчитанной методом пробит-анализа. Облучение проводили в одно и то же время, чтобы исключить влияние суточных колебаний параметров окислительных процессов в организме животных [5]. Оценены летальность, средняя продолжительность выживания погибающих особей, количественные показатели крови и костного мозга для зверьков разных типов онтогенеза. Использовано 307 рыжих полевков.

Аккумуляцию радионуклидов ( $^{90}\text{Sr}$ ) исследовали в скелете мышевидных грызунов с учетом принадлежности к вышеописанным группировкам на примере малой лесной мыши (*Sylviaemus uralensis* Pall.), отловленных в зоне ВУРСа в период с 2002 по 2008 гг. Импактный участок (окрестности оз. Бердениш) находится на оси следа в 13 км от эпицентра взрыва.  $\gamma$ -Фон на уровне почвы колеблется от 22 до 76 мкР/ч (в среднем – 50 мкР/ч), уровень  $\beta$ -излучения – 90–942 част./мин · см<sup>2</sup> (в среднем – 380 част./мин · см<sup>2</sup>). Плотность исходного загрязнения почвы  $^{90}\text{Sr}$  – 18.5 МБк/м<sup>2</sup> (500 Ки/км<sup>2</sup>). Экспериментальная площадка представлена разными типами биотопов: разнотравно-крапивная ассоциация (отмечено 17 видов растений); березняк разнотравно-вейниковый паркового типа (32 вида), березняк разнотравно-злаковый паркового типа (45 видов), разнотравно-злаковый луг, экотонные местообитания. Мышевидных грызунов отлавливали методом ловушко-линий на стандартную приманку. Функциональный статус животных определен по комплексу экстерьерных и интерьерных признаков, возраст рыжих полевок – по возрастным изменениям зубов [6], лесных мышей – по степени стертости верхних моляров [7].

Следует напомнить, что зона ВУРСа представляет собой узкую протяженную (до 100 км) территорию с резко падающим в обоих поперечных направлениях градиентом радиоактивного загрязнения. Ширина полигона в районе исследований составляет примерно 2 км. Это расстояние сопоставимо с длиной суточного пробега малой лесной мыши [8] – доминант на исследуемой территории. В специальном исследовании феноменологии миграций нами [9] доказано, что в зоне ВУРСа проживает население с меняющимся (за счет мигрантов в обоих направлениях) составом мелких млекопитающих и отсутствует изоляция населения. Для исключения влияния миграционного фактора удельную скорость аккумуляции  $^{90}\text{Sr}$  анализировали в модальных группах грызунов, которые были выделены на основе индивидуальной изменчивости удельной активности радионуклида в каждой внутрипопуляционной группировке [10]. Согласно литературным данным [11], межлинейный размах в накоплении  $^{90}\text{Sr}$  лабораторными мышами составляет 49% (половые различия недостоверны). Исходя из этого, для каждой из четырех группировок были определены характерные для нее максимальные скорости накопления  $^{90}\text{Sr}$ . Все значения ниже межлинейного размаха относительно этой максимальной скорости в анализе не участвовали в предположении, что они принадлежали мигран-

там. Таким образом, внутри анализируемых группировок (рис. 1) были сформированы модальные группы. Удельную скорость накопления  $^{90}\text{Sr}$  в костной ткани грызунов (бедренная кость) разных группировок рассчитывали как отношение удельной активности  $^{90}\text{Sr}$  в скелете (Бк/г) к возрасту животных (в днях) по формуле:

$$V_{\text{Sr}}^{90} = [^{90}\text{Sr}]/\text{возраст} = [\text{Бк/г} \cdot \text{день}].$$

Использовано 487 животных, количество зверьков в модальных группах составляло 20–25 особей. Удельная активность  $^{90}\text{Sr}$  в костной ткани грызунов определена в ЦЗЛ ПО “Маяк” канд. биол. наук О.В. Тарасовым. Пробы приготовлены методом мокрого озоления. Кости высушивали в сушильном шкафу до воздушно-сухого состояния, взвешивали, заливали концентрированной азотной кислотой на 4–5 ч. Полученный раствор перемешивали, нагревали до полного растворения и прозрачности, затем суспензию равномерно распределяли по всей рабочей поверхности мишени, пробу упаривали до полного высыхания. Удельная активность  $^{90}\text{Sr}$  измерена  $\beta$ -спектрометрическим методом на приборе БС-1 (СКБ г. Озёрск, Россия). Ошибка измерений для проб составляла не более 8%), рассчитана на г воздушно-сухой массы вещества (Бк/г).

Статистическая обработка данных проведена с использованием ПСП EXEL 6.0 и STATISTICA 5.0. Данные анализировали после проверки характера их распределения, использовали среднее значение и 95%-ный доверительный интервал. Значимость различий между группировками по аккумуляции радионуклидов оценивали с помощью критерия Краскелла–Уоллиса. Статистический вывод осуществляли на 5%-ном уровне значимости.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### *Острое радиационное воздействие*

Острое радиационное воздействие рассматривается как *краткий по времени действия фактор антропогенной природы*. На рис. 2 представлены результаты изучения гибели рыжих полевок разного функционального статуса в радиобиологическом эксперименте. Видно, что особи типа II онтогенеза являются достоверно более радиорезистентными по сравнению с полевками типа I: ЛД<sub>50/30</sub> – 13.2 ± 0.1 и 12.7 ± 0.2 Гр соответственно ( $p < 0.05$ ) [4]. Кроме того, при одной и той же дозе острого тотального облучения (12.7 Гр) летальность особей типа I была в 3.7 раза выше, чем зверьков типа II (53.7 и 17.6 %).

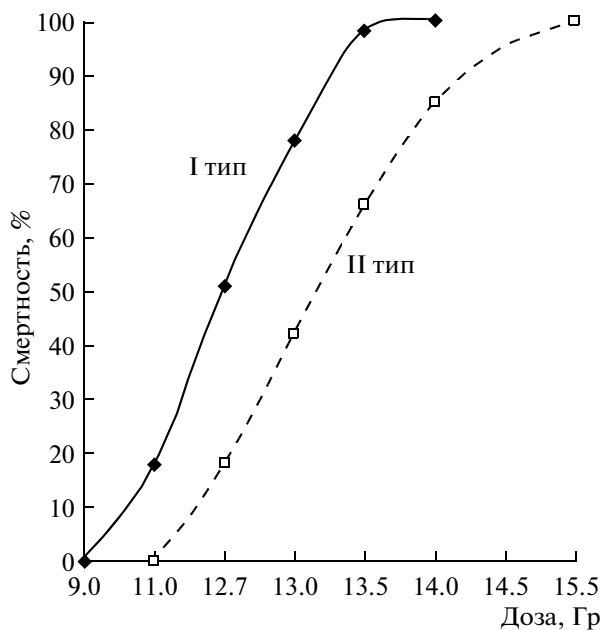


Рис. 2. Зависимость смертности рыжих полевок альтернативных типов онтогенеза от дозы облучения.

Другим критерием оценки радиационного воздействия является средняя продолжительность выживания погибающих особей в течение 30-дневного периода наблюдения [12]. Результаты сравнительного анализа свидетельствуют о более высоких значениях этого показателя у полевок типа II:  $13.5 \pm 0.7$  сут. против  $9.8 \pm 1.0$  сут. (для полевок типа I). Сроки гибели животных разных

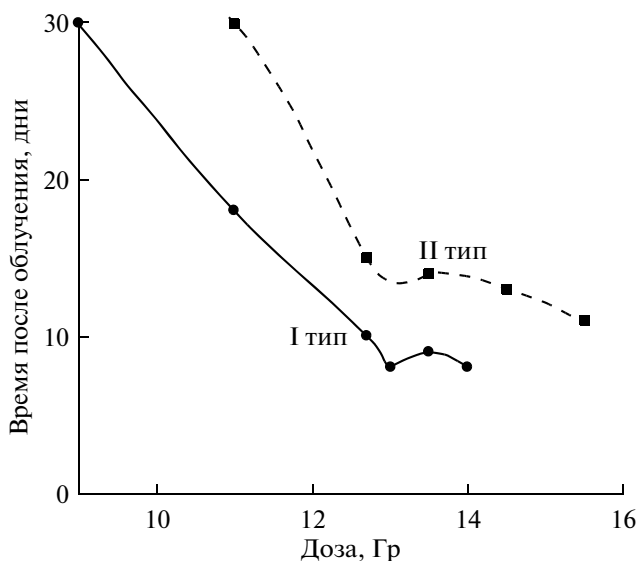


Рис. 3. Сроки гибели рыжих полевок альтернативных типов онтогенеза, облученных разными дозами.

типов онтогенеза во всем диапазоне исследованных доз острого облучения также существенно различаются (рис. 3). По реакции системы гемопоза (количество лейкоцитов и кариоцитов), обуславливающих выживание организма при остром радиационном воздействии [13], установлено, что у зверьков типа II онтогенеза наблюдаются более высокие, чем у полевок типа I, темпы восстановления лейкоцитов крови (рис. 4) и костного мозга [4]. Аналогичную картину наблюдали по кинетике количества клеток селезенки как по глубине поражения, так и по скорости и степени восстановления числа спленоцитов до исходного уровня. Однако этот показатель оказался неудобным для характеристики лучевого поражения у грызунов из природной популяции в силу высокой вариабельности массы органа и, соответственно, количества клеток. Как выяснилось, высокая изменчивость массы селезенки (феномен гипертрофии) связана с наличием возбудителей инфекционных заболеваний, которые локализируются исключительно в организме размножающихся особей (животных типа I) [14].

*Аккумуляция <sup>90</sup>Sr в костной ткани грызунов из зоны ВУРСа*

Основным загрязнителем и дозообразующим радионуклидом в зоне ВУРСа является <sup>90</sup>Sr, который депонируется в костной ткани позвоночных и представляет собой постоянный источник облучения жизненно важных органов и тканей ор-

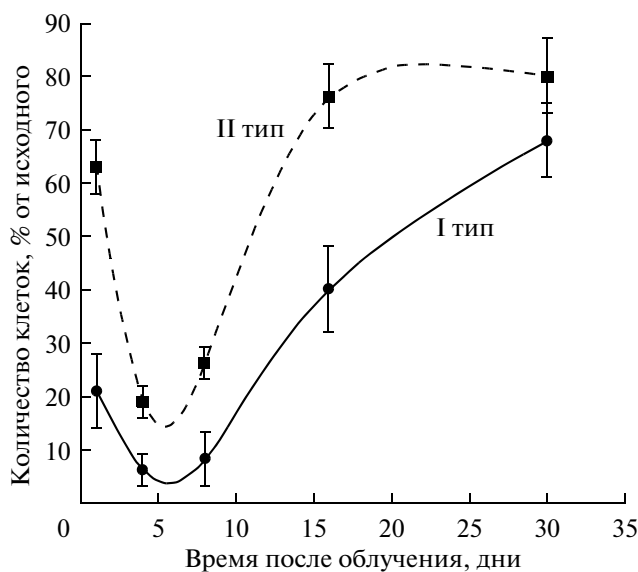
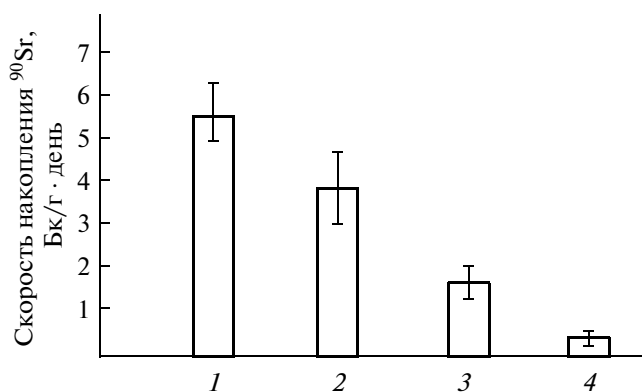


Рис. 4. Кинетика лейкоцитов крови у рыжих полевок альтернативных типов онтогенеза, подвергнутых воздействию острого  $\gamma$ -излучения в дозе 12.7 Гр.



**Рис. 5.** Удельная скорость накопления <sup>90</sup>Sr особями разных внутривидовых группировок малой лесной мыши: 1 – ювенильные, 2 – сеголетки типа II онтогенеза (несозревающие), 3 – сеголетки типа I онтогенеза (созревшие), 4 – зимовавшие;  $X \pm 95\%$ -й доверительный интервал.

ганизма. Результаты радиоэкологических исследований, выполненных на млекопитающих из Восточно-Уральского радиационного заповедника, свидетельствуют о высоких (на два-три порядка величин выше, чем <sup>137</sup>Cs) значениях удельной активности <sup>90</sup>Sr в скелете [15]. Идентификация β-излучателей проб тканей животных с территории ВУРСа методами радиохимического анализа однозначно показала, что удельная β-активность скелета животных на 90–95% обусловлена <sup>90</sup>Sr–<sup>90</sup>Y с незначительной примесью (до 10%) радионуклидов цепочки <sup>210</sup>Pb [16]. Результаты анализа удельной скорости накопления <sup>90</sup>Sr в скелете грызунов разных внутривидовых группировок представлены на рис. 5.

Оказалось, что максимальная скорость накопления <sup>90</sup>Sr в костной ткани наблюдается у ювенильных особей – молодых, интенсивно растущих животных до их расхождения по типам онтогенеза. Следом идут особи типа II онтогенеза, у которых, несмотря на прекращение роста и низкую интенсивность метаболизма, удельная скорость аккумуляции радионуклида значимо (в 1.6 раза) ниже, чем у ювенильных, но в 2 раза выше, чем у зверьков типа I онтогенеза. Зимовавшие животные показывают минимальные величины удельной скорости накопления радионуклида, которые в 5–6 раз ниже, чем у зверьков типа I онтогенеза. Между ювенильными и зимовавшими животными наблюдаются 40-кратные различия. По данным [15] у копытных из зоны ВУРСа удельная активность <sup>90</sup>Sr в скелете молодых животных на 30% выше, чем у взрослых. Максимальные и минимальные значения удельной скорости накопления <sup>90</sup>Sr в модальных группировках различаются в 1.5–2.2 раза, в то время как край-

ние значения (максимум и минимум) для вида различаются в 40 раз [10]. Таким образом, на внутривидовом уровне у малых лесных мышей проиллюстрированы существенные различия в удельной аккумуляции <sup>90</sup>Sr (Kruskal–Wallis test – 30.8;  $p < 0.001$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Функционально-онтогенетический подход оказался перспективным для глубокого анализа широкого спектра общепринятых биологических показателей. На примере грызунов, реализующих в онтогенезе два альтернативных пути роста и развития (однофазный и двухфазный рост), показана четкая функциональная детерминированность динамики многих параметров. На организменном и клеточном уровнях организации выявлены существенные различия в интенсивности метаболизма (по морфофизиологическим показателям), продолжительности жизни, скорости старения (по возрастным маркерам), по митотическому индексу в эпителии роговицы глаза [2, 3]. Убедительно доказано, что скорость возрастных изменений зубов также жестко детерминирована принадлежностью особей к типам онтогенеза, что, в частности, позволило практически в 2 раза повысить точность определения возраста корневых полевков [6]. На популяционном уровне показано, что на фоне универсальной адаптивной реакции индивидуумов на широкий спектр неблагоприятных воздействий как естественной (засуха, высокая плотность) [17, 18], так и антропогенной природы [4, 19] в популяции происходят существенные изменения в соотношении доли особей разных типов онтогенеза.

При остром радиационном воздействии оказалось, что животные разных типов онтогенеза также существенно различаются по радиорезистентности и комплексу других показателей. Особи типа II онтогенеза, составляющие резерв популяции, являются более радиорезистентными. В основе радиочувствительности особей типа I онтогенеза лежит существенно более высокая скорость обмена веществ, свойственная размножающимся сеголеткам. Анализ биоэнергетических характеристик у красных полевков (*Myodes rutilus* Pall.) в зависимости от репродуктивного статуса и типа онтогенетического развития свидетельствует, что особи типа II онтогенеза имеют достоверно более низкий уровень стандартного обмена и потребления кислорода, чем зверьки типа I и зимовавшие особи [20]. В литературе разных лет уровень обмена веществ рассматривается в качестве одного из важнейших факторов, опре-

деляющих темпы индивидуального развития и продолжительность жизни животных [21–23]. Величина аэробного обмена влияет на скорость накопления “побочных продуктов” метаболизма, образующихся в реакциях свободно-радикального окисления [24], неферментативного гликолизирования долгоживущих белков [25, 26], процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ), основными участниками которых в биологических системах являются активные формы кислорода [27]. Радиобиологический ответ на воздействие ионизирующего излучения определяется также функциональным состоянием мембран, составом и физико-химическими свойствами липидов, которые существенно зависят от многих факторов: возраста, сезона, характера питания и др. [5]. Параметры системы регуляции ПОЛ в биологических системах, в частности, состав и антиоксидантная активность липидов, оказывают влияние как на соотношение повреждения ДНК и мембраны, так и на процессы репарации мембран после воздействия ионизирующего излучения в малых дозах [5]. Полученные в эксперименте результаты приводят нас к заключению, что более высокая радиационная устойчивость особей типа II онтогенеза в значительной степени связана с минимизацией процессов метаболизма и снижением энергозатрат.

Иная закономерность наблюдается при рассмотрении различий в *удельной скорости аккумуляции радиостронция* у особей разных внутривидовых группировок. В порядке убывания удельная скорость накопления  $^{90}\text{Sr}$  ранжирована следующим образом: ювенильные, особи типа II, особи типа I, зимовавшие (рис. 5). В радиобиологии известно, что различия в накоплении остеотропных радионуклидов определяются биоэнергетикой организма, поскольку клеточная активность сложным образом влияет на поведение радиоизотопов в скелете позвоночных, главным образом через модификацию роста и ремоделирование матрицы костной ткани. Для объяснения механизмов поведения и метаболизма радионуклидов в скелете позвоночных была предложена концепция лимитирующих морфофизиологических факторов обмена (ЛМФФ) [28]. Выделено десять эндогенных факторов: физиологические процессы, физико-химические реакции и структурные компоненты, которые в совокупности определяют конечные результаты депонирования в скелете, тканевого перераспределения и выведения остеотропных веществ из организма. Через систему ЛМФФ опосредуется влияние других процессов жизнедеятельности и факторов внешней среды (вида, пола, возраста, физиологиче-

ского состояния, экзогенных воздействий). Известен факт повышенного депонирования остеотропных радионуклидов слабо минерализованными костными структурами, т.е. не полностью минерализованная кость сильнее удерживает депонированные на ее поверхности радионуклиды [29, 30]. Анализируемые нами группировки животных существенно различаются степенью завершенности процессов роста и развития костной ткани, что в значительной степени объясняет различия в скорости накопления ими радионуклидов. Высокий уровень метаболизма и низкая степень минеральной насыщенности костной ткани ювенильных животных приводят к максимально высокой скорости аккумуляции радионуклидов в их скелете по сравнению с особями старших возрастных групп. Минерализация идет путем отложения кристаллов гидроксиапатита по волокнам, между волокнами коллагена и в основное вещество [31]. Рост кости в толщину и перестройка костной ткани, которые наиболее интенсивны у молодых особей, с возрастом замедляются, но не прекращаются полностью, сохраняясь на отдельных участках костей до старости [32]. Можно полагать, что скелет зверьков II типа онтогенеза, несмотря на низкий уровень их обмена веществ, характеризуется недостаточной минерализацией, поэтому скорость аккумуляции  $^{90}\text{Sr}$  у них выше, чем у созревших сеголеток и зимовавших особей, у которых завершены процессы роста и развития. В итоге результаты анализа демонстрируют, что удельная скорость накопления  $^{90}\text{Sr}$  детерминирована функциональным статусом животных.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ полученных данных свидетельствует о роли функциональной структурированности в устойчивости систем популяционного ранга к острому и хроническому радиационному воздействию. При *остром облучении* преимущество в популяции имеют более радиорезистентные особи типа II онтогенеза со свойственной им минимизацией процессов жизнедеятельности. При *длительном по времени (хроническом) радиационном воздействии*, напротив, преимущество получают особи типа I онтогенеза (более радиочувствительные) со свойственной им высокой активностью процессов метаболизма, короткой продолжительностью жизни и существенно более низкой скоростью аккумуляции радионуклидов. При этом создаются предпосылки для ускорения эволюционных преобразований в населении мелких млекопитающих, но этот процесс часто сдерживается локальностью (конфигурацией) загряз-

ненных территорий и миграционными процессами, как показано нами на примере зоны ВУРСа [9]. Вследствие этого популяция лишается возможности успешно эволюционировать и приобрести стойкие, генетически закрепленные адаптации.

### ВЫВОДЫ

1. Реакция мышевидных грызунов на острое и хроническое радиационное воздействие существенным образом зависит от принадлежности особей к одному из альтернативных типов онтогенетического развития. Особи разного функционального статуса существенно различаются по радиорезистентности.

2. Удельная скорость аккумуляции остеотропных радионуклидов ( $^{90}\text{Sr}$ ) в костной ткани грызунов также детерминирована принадлежностью животных к типу онтогенеза.

3. Поскольку соотношение особей разных типов онтогенеза варьирует по сезонам и по годам [2], то разными будут и последствия радиационного воздействия для популяции. Различия в радиорезистентности и аккумуляции радионуклидов между особями, выполняющими разную роль в жизни популяции, могут оказать влияние на соотношение размножающейся и не размножающейся ее частей, в итоге — на численность.

4. Функционально-онтогенетический подход следует использовать в практике радиоэкологических исследований, поскольку его применение позволяет работать с однородными выборками особей из природной среды и обеспечивает точную методологическую основу для корректной оценки последствий любого техногенного воздействия у животных.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Жукова Л.А., Комаров А.С. Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений // Журн. общей биологии. 1990. Т. 52. № 4. С. 450–461.
2. Оленев Г.В. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
3. Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2004.
4. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Функциональная структурированность популяций мелких млекопитающих (радиобиологический аспект) // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
5. Шишкина Л.Н., Бурлакова Е.Б. Значения антиоксидантных свойств липидов в лучевом поражении и репарации мембран // Химическая и биологическая кинетика: Новые горизонты. Т. 2. Биологическая кинетика. М.: Химия, 2005. С. 365–395.
6. Оленев Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 103–115.
7. Колчева Н.Е. Стертость зубов как критерий возраста малой лесной мыши при анализе возрастной структуры популяций // Вестн. Оренбургского ун-та. 2009. Спецвыпуск. Ч. I. С. 77–80.
8. Щипанов Н.А. Функциональная организация популяции — возможный подход к изучению популяционной устойчивости. Прикладной аспект (на примере мелких млекопитающих) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 9. С. 1048–1077.
9. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Миграции грызунов в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа (радиобиологический аспект) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2013. № 1. С. 76–83.
10. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Тарасов О.В. и др. Роль физиологического состояния грызунов в накоплении  $^{90}\text{Sr}$  в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Вестн. Уральской мед. акад. науки. 2009. № 2 (25). С. 135–136.
11. Шведов В.Л. Аклеев А.В. Радиобиология стронция-90. Челябинск: УНПЦ РМ, 2001. 303 с.
12. Бонд В., Флиднер Т., Аршамбо Д. Радиационная гибель млекопитающих. М.: Атомиздат, 1971. 320 с.
13. Effects of Radiation on the Natural Environment. United Nations scientific Committee on the effects of atomic radiation. Vienna, 1992. 53 p.
14. Оленев Г.В., Пасичник Н.М. Экологический анализ феномена гипертрофии селезенки с учетом типов онтогенеза цикломорфных грызунов // Экология. 2003. № 3. С. 208–219.
15. Тарасов О. В. Радиоэкология наземных позвоночных Восточно-Уральского радиационного заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2000.
16. Бетенеков Н.Д., Ипатова Е.Г., Баушева О.П. и др. Идентификация бета-излучателей биопроб с территории ВУРСа // Проблемы экологии и охраны окружающей среды: Тез. докл. науч.-практ. семинаров на междунар. выставке “Уралэкология-96”. Екатеринбург, 1996. С. 193–194.
17. Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды: (на примере рыжей полевки) // Журн. общей биологии. 1981. № 4. С. 506–511.
18. Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977. 261 с.
19. Grigorkina E.B., Olenev G.V. East Urals Radioactive Trace: adaptive strategy of rodents' population // Radioprot. 2011. V. 46. № 6. P. 437–443.
20. Новиков Е.А., Кондратюк Е.Ю. Энергообмен, терморегуляция и иммунитет в природной популяции красной полевки (*Myodes rutilus* Pall.) на разных фазах динамики численности // Актуальные про-

- блемы современной териологии: Тез. докл. Всерос. науч. конф. Новосибирск: ООО "Сибрегион Инфо", 2012. С. 106.
21. *Pearl R.* The Rate of Living. University of London Press, UK, 1928. 185 p.
  22. *Kleiber M.* The fire of life. N.- Y., 1961. 454 p.
  23. *Speakman J.R., Selman C., McLaren J.S., Harper E.J.* Living fast, dying when? The link between aging and energetics // *J. Nutr.* 2002. V. 132. P. 1583–1597.
  24. *Harman D.* Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry // *J. Gerontol.* 1956. V. 11. P. 298–300.
  25. *Monnier V.M., Cerami A.* Nonenzymatic browning *in vivo*: possible process for aging of long lived proteins // *Science.* 1981. V. 211. P. 491–493.
  26. *Sell D.R., Lane M.A., Johnson W.A. et al.* Longevity and the genetic determination of collagen glycoxidation kinetics in mammalian senescence // *Proc.Natl. Acad. Sci. USA.* 1996. V. 93. P. 485–490.
  27. *Burlakova Ye.B., Pal'mina N.P., Mal'tseva Ye.L.* In Membrane Lipid Oxidation / Ed. C. Vigo-Pelfrey. Boston: CRP Press, 1991. P. 209–237.
  28. *Любашевский Н. М.* Метаболизм радиоизотопов в скелете позвоночных. М.: Наука, 1980. 255 с.
  29. *Ньюман У., Ньюман М.* Минеральный обмен кости. М.: Иностран. лит-ры, 1961. 270 с.
  30. *Книжников В.А., Марей А.Н.* К метаболизму стронция у человека // *Метаболизм стронция.* М.: Атомиздат, 1971. С. 59–73.
  31. *Orban's oral histology and embryology: 9th ed. / Eds S.N. Bhaskar, St.Louis etc. Mosby, 1980. 482 p.*
  32. *Клевезаль Г.А.* Регистрирующие структуры млекопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.

Поступила в редакцию  
15.04.2014

## Role of Polyalternativeness of Animals' Ontogeny Development in the Estimation of Ionizing Radiation Consequences

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

*Institute of Plant and Animal Ecology, the Urals Division of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, 620144 Russia;  
e-mail: grigorkina@ipae.uran.ru*

The role of polyalternativeness of small mammals' ontogeny development (belongings of individuals to alternative pathways of the ontogeny development) in the estimation of effects of ionizing radiation is considered. It is shown that biological consequences of acute (laboratory experiment) and chronic (inhabiting the Eastern Urals Radioactive Trace zone) ionizing radiation in rodents significantly depend on the belonging of individuals to the pathway of ontogeny. Specificity of the response of the population to acute and chronic irradiation is revealed. It is concluded that it is necessary to take into account the belonging of individuals to the pathway of ontogeny development in a wide spectrum of investigations at the analysis of any biological parameters in small rodents in the zones of local technogenic contamination.