

УДК 599.323.43:577.125:539.16.04

## **ВЗАИМОСВЯЗЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ В ПЕЧЕНИ ПОЛЕВОК-ЭКОНОМОК С ПРИРОДНЫХ УЧАСТКОВ С ПОВЫШЕННЫМ УРОВНЕМ РАДИОАКТИВНОСТИ**

**А. Г. Кудяшева, А. В. Ермакова**

*Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия*

Методом корреляционного анализа определена взаимосвязь морфофизиологических и биохимических показателей в печени полевок-экономок, обитающих в различных экологических условиях Республики Коми на одном контрольном и двух радиоактивных участках. Подтверждена зависимость значений массы тела от фазы популяции: как самцы, так и самки контрольного и радиоактивных участков имеют более высокую массу тела на пике численности животных, чем в фазе спада. У животных всех участков установлена зависимость морфофизиологических показателей от фазы численности. В фазах пика и спада половой диморфизм выражается в показателях массы тела и печеночного индекса. Соотношение между массой печени и массой тела животных в фазе снижения численности растет с увеличением радиоактивности среды обитания. У полевок радиового участка коэффициент линейной регрессии этой зависимости в 8 раз ниже, что свидетельствует об ослаблении участия лизоформ в процессах пролиферативной активности печени. Уровень активности перекисного окисления липидов и степень содержания ненасыщенных жирных кислот в фазах пика и спада влияли на выраженность взаимосвязи между минорными фракциями липидного обмена в печени и морфофизиологическими показателями полевок-экономок. В совокупности результаты нашего исследования способствуют пониманию клеточных механизмов адаптации полевок-экономок к радиоактивному загрязнению, а также зависимости морфофизиологических и биохимических показателей от гетерогенности популяции и фазы численности животных.

**К л ю ч е в ы е с л о в а:** фазы численности; повышенный фон радиации; масса тела; индекс печени; корреляции; минорные фракции; фосфолипиды.

### **A. G. Kudyasheva, A. V. Ermakova. RELATIONSHIP BETWEEN MORPHOPHYSIOLOGICAL AND BIOCHEMICAL INDICES IN THE LIVER OF TUNDRA VOLES FROM AREAS WITH NATURALLY ELEVATED RADIOACTIVITY LEVELS**

Correlation analysis was used to identify the relationship between morphophysiological and biochemical parameters in the liver of tundra voles from areas with different natural radioactivity levels in the Komi Republic. It was revealed that the body mass of both males and females from the control and the radioactive sites was higher at a population peak compared to a population low. During a population low, the liver weight to body weight ratio increased along with growing habitat radioactivity. The linear regression co-

efficient of this relationship was 8 times lower in the high-radium sites, indicating a reduced involvement of lysoforms in the liver proliferative activity. The level of lipid peroxidation activity and the proportion of unsaturated fatty acids during the population peak and decline phases influenced the degree of correlation between minor fractions of lipid metabolism in the liver and the morphophysiological parameters of tundra voles. Taken together, the results of our study contribute to the understanding of the cellular mechanisms of tundra vole adaptation to radioactive pollution, and the dependence of morphophysiological and biochemical parameters on population heterogeneity and the phase of the population cycle.

**Key words:** population cycles; elevated background radiation; body weight; hepatic index; correlations; minor fractions; phospholipids.

## Введение

В настоящее время в системе мониторинга состояния природных экосистем используются популяции мелких млекопитающих [Ивантер и др., 1985; Жигальский, Кшнясев, 2000; Гашев, 2013; Ивантер, 2018], которые являются модельными объектами при исследованиях воздействия факторов разной природы. Поскольку именно популяции живых организмов как единая биологическая система представляют собой непосредственный объект воздействия различных природных и антропогенных факторов, в биоиндикации придается особое значение популяционному подходу [Ивантер и др., 1985; Безель, 1987]. Важным условием для объяснения биологических эффектов при естественных и антропогенных изменениях состояния окружающей среды является анализ состояния популяций мышевидных грызунов, находящихся на разных фазах численности животных [Маслов, Маслова, 1972; Гашев, 2013]. По мнению экологов [Elton, 1942; Chitty, 1960; Шилов, 1977], анализ «циклических» популяций может послужить ключом к пониманию ведущих механизмов популяционной динамики [Жигальский, Кшнясев, 2000]. Полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pallas, 1778, по новой систематике *Alexandromys oeconomus* Pallas [Абрамсон, Лисовский, 2012]) является одним из наиболее оседлых видов мелких грызунов. Участки местообитаний полевки-экономки относительно стабильны, что связано со сравнительно высокой стенобионтностью вида, пониженной миграционной активностью и его привязанностью к норам (повышенный хомминг) [Попова и др., 1978]. Этот вид относится к политипическому виду, занимающему огромный ареал: от северной части Центральной Европы на восток до Аляски и Канады [Абрамсон, Лисовский, 2012], и является представителем пойменных биотопов в зоне северной тайги. Многолетние исследования полевки-экономки, обитающей

на территориях с повышенным уровнем естественной радиоактивности, подтвердили, что данный вид относится к надежным индикаторам загрязнения среды обитания [Маслов, Маслова, 1972; Тяжелые..., 1990; Kudyasheva et al., 2007]. Специфика действия радиоактивного загрязнения заключается в формировании на этих территориях популяций мелких млекопитающих с иными качественными и количественными параметрами, которые в результате воздействия токсичных поллютантов могут привести к различным изменениям, в том числе на тканевом и клеточном уровнях. Приобретение на клеточном уровне устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды обусловлено изменением количественных соотношений в структурах клеток фосфолипидов (ФЛ), играющих адаптивную роль в их функционировании. Выбор минорных фракций ФЛ определен как высокой чувствительностью параметров системы регуляции перекисного окисления липидов (ПОЛ) к действию радиации в малых дозах [Шишкина и др., 2006], так и участием минорных фракций ФЛ в регуляции клеточного метаболизма вследствие наличия у них сигнальных функций [Leonarduzzi et al., 2000; Wang et al., 2006; Торховская и др., 2007]. Гепатоциты печени участвуют в поддержании гомеостаза организма в течение всей его жизни и являются одним из наиболее активных мест биосинтеза, деградаци и взаимопревращения ФЛ [Климов, Никульчева, 1995]. Ранее было доказано использование нового подхода к оценке животных при биологических последствиях воздействия слабых повреждающих факторов разной природы по изменению масштаба и направленности тесно взаимосвязанных в норме показателей физико-химической системы регуляции ПОЛ как в экспериментах на лабораторных животных, так и у мышевидных грызунов природных популяций [Шишкина и др., 2004, 2020; Кудяшева, Загорская, 2018]. Цель работы – определение корреляционных взаимосвязей между морфофизиологически-

ми показателями, а также минорными фракциями состава фосфолипидов и отдельными морфофизиологическими параметрами печени полевков-экономок, отловленных в фазы пика и спада численности, обитавших в разных радиоэкологических условиях.

## Материалы и методы

Исследования проведены на полевке-экономке (*Alexandromys oeconomus* Pallas [Абрамсон, Лисовский, 2012]), отловленной на трех стационарах (контрольном, радиевом и урано-радиевом участках) в Ухтинском районе Республики Коми на территории бывшего радиевого производства в фазы пика (2005 г.) и спада (2006 г.) численности. Опытные участки (радиевый, урано-радиевый) характеризуются повышенным содержанием тяжелых естественных радионуклидов в почве, подземных водах, растительности [Тяжелые..., 1990]. Площадки отлова грызунов располагались в сходных климатических и биотопических условиях: удаленность контрольного участка от радиевого стационара составляет 15 км, от урано-радиевого – 8 км. Все точки сбора материала в разные годы строго совпадают. Радиационная обстановка показала, что мощность экспозиционной дозы  $\gamma$ -излучения на контрольном участке варьировала в пределах от 0,1 до 0,15 мкЗв/ч; в 2005–2006 гг. на радиевом участке составляла в среднем 1,4 мкЗв/ч; на урано-радиевом – 4,5 мкЗв/ч, то есть в 3,2 раза выше, чем на радиевом участке. Среднепопуляционные дозовые нагрузки для половозрелых прибылых и перезимовавших полевков в результате такого  $\gamma$ -излучения на радиоактивных участках составляют 3–30 мГр/год (от внешнего облучения), что соответствует дозовым нагрузкам от внутреннего облучения 12–40 мГр/год и от эксхалляции радона в среднем около 13 мГр/год [Кудяшева и др., 1997, 2004]. Отлов животных проводили стандартными живоловушками в один и тот же период (конец июля – начало августа) в течение 7 дней. На каждом участке устанавливали четыре линии ловушек из 100 штук через пять метров, с интервалом между линиями 25 метров. Относительную численность полевков определяли как количество отловленных зверьков в пересчете на 100 ловушко-суток. За два года исследований на трех участках всего было отловлено 215 животных трех возрастных групп, из них в год пика численности – 135 зверьков, в спад численности – 80 полевков. Возраст животных определяли по комплексу закономерно изменяющихся признаков: масса и длина тела,

степень развития генеративных органов, тимуса, структура черепа [Пястолова, 1967]. Все точки сбора материала в разные годы строго совпадают.

Известно, что у неполовозрелых полевков более высокий антиоксидантный статус, чем у взрослых животных [Кудяшева и др., 1997]. Из-за высокой изменчивости функциональных показателей в морфометрическом и биохимическом анализах использовали только летнюю генерацию половозрелых прибылых и перезимовавших полевков обоюбого пола – 127 животных. Отловленных зверьков декапитировали после предварительного выдерживания в течение одних-двух суток в условиях вивария Научной коллекции экспериментальных животных Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН.

Анализ морфофизиологических показателей (масса тела, индекс печени) и минорных фракций ФЛ (кардиолипин + фосфатидная кислота (КЛ+ФК), лизофосфатидилхолин (ЛФХ)) проводили с учетом пола, возраста зверьков, фазы численности и участка отлова. Выделение липидов из гомогената печени проводили по методу Блая и Дайера в модификации Кейтса [1975], разделение ФЛ на отдельные фракции осуществляли методом тонкослойной хроматографии [Хиггинс, 1990]. Количественный анализ отдельных фракций ФЛ проводили на спектрофотометре «Спекол-211» при длине волны 800 нм по образованию фосфорномолибденового комплекса в присутствии аскорбиновой кислоты. Для анализа физиологического состояния полевков-экономок использовали показатели массы тела и абсолютной и относительной массы печени. Индекс печени выражали в промилле (‰) и рассчитывали как отношение массы органа (мг) к массе тела животного (г). Полученные данные обрабатывали методами вариационной статистики [Лакин, 1990] с помощью программ Microsoft Office Excel 2007 [Брин, Травин, 1991]. Взаимосвязи между сравниваемыми показателями оценивали с помощью корреляционного и регрессионного анализов, рассчитывали коэффициент корреляции ( $r$ ), коэффициент регрессии ( $y$ ) и уровень значимости ( $p$ ). Подробная радиоэкологическая обстановка и методы исследования представлены ранее в работах [Кудяшева и др., 2004; Кудяшева, Загорская, 2018].

## Результаты и обсуждение

При сравнении численности полевков-экономок в исследуемый период (2005–2006 гг.) с данными 1970-х и 1990-х гг. [Маслов, Маслова, 1972, 1990] следует отметить, что на ура-

но-радиевом участке численность полевков находится на низком уровне во все периоды наблюдений. Так, на рис. 1 видно, что в исследуемый период численность полевков на урано-радиевом участке небольшая. Участок отличается высоким уровнем радиоактивного загрязнения и наличием соединений урана, являющегося не только радиоактивным элементом, но и химически токсичным тяжелым металлом, что заметно влияет на структуру популяции и подтверждено предыдущими исследованиями на этих территориях [Маслов, Маслова 1972; Кудяшева и др., 2004]. На этом участке пики численности полевков наблюдали значительно реже, чем на других участках, и по своей амплитуде они были ниже (рис. 1) [Кудяшева, 2009]. В результате продолжительных периодов низкой численности полевков фазы популяционного цикла на данном стационаре не всегда совпадают с соответствующими фазами у зверьков на радиевом и контрольном участках. Аналогичная динамика изменений относительной численности разных видов мышевидных грызунов отмечалась в 30-км зоне Чернобыльской АЭС в первые годы после аварии – вследствие высокой смертности животных в популяциях мелких грызунов в результате высокого радиоактивного загрязнения среды обитания [Таскаев и др., 2011].

В период наших исследований численность полевков в фазу пика (2005 г.) на радиевом участке была несколько выше, чем на контрольном участке, и составляла 14,5 экз. на 100 л/с (рис. 1), на урано-радиевом участке – не более 4 экз. на 100 л/с. Она оставалась все время низкой, что являлось характерным в дальнейшие периоды наблюдений вплоть до консервации этого участка в 2015 г. В фазу спада (2006 г.) на контрольном участке численность полевков была в среднем 4,8 экз. на 100 л/с, на радиевом участке она снижалась и составляла 12,4 экз. на 100 л/с.

Для определения основных закономерностей при анализе взаимосвязей между морфофизиологическими показателями и минорными фракциями ФЛ в печени полевков, обитающих при разном уровне радиационного загрязнения, с учетом состояния животных, обусловленного различными популяционными фазами численности, был использован метод морфофизиологических индикаторов, позволяющий оценить физиологическое состояние организма в условиях постоянного радиоэкологического фактора [Шварц и др., 1968]. Анализ изменчивости массы тела, которая является индикатором степени интенсивности обменных процессов в организме и связана синхронно с колебаниями численности грызунов [Оле-

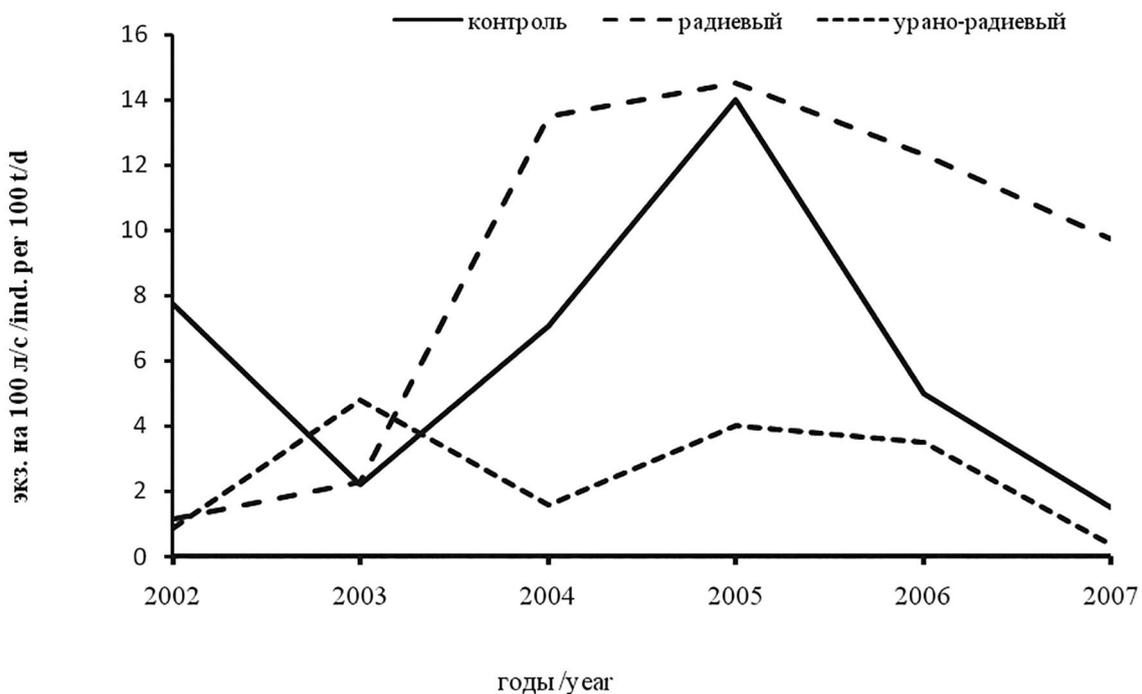


Рис. 1. Динамика численности полевков-экономов, обитающих в разных экологических условиях (период исследований 2005–2006 годы, фазы численности: пик, спад)

Fig. 1. Dynamics of the tundra voles abundance in various environmental conditions (research period 2005–2006, abundance phases: peak, decline)

нев, 1964; Ивантер и др., 1985], показал наличие полового диморфизма: масса тела половозрелых прибылых самцов полевков-экономок контрольного участка в обе фазы численности, как правило, выше массы тела самок (табл. 1). В фазу пика численности перезимовавшие полевки и половозрелые сеголетки со всех трех участков имели тенденцию повышения массы тела по сравнению с фазой спада численности, которая изменялась у самцов от 51,8 до 60,4 г, у самок – от 43,0 до 48,2 г. В фазу спада эти показатели имели более низкие значения (табл. 1), что согласуется с данными литературы [Чернявский, Ткачев, 1982]. Следует отметить, что в обе фазы численности значения массы тела у полевков с опытных участков, как правило, были выше, чем у животных контрольного участка.

Исследования, проведенные на этих же территориях в 1993–1999 годах, указывают, что колебания массы тела синхронны с изменениями численности грызунов. При высокой плотности зверьков в фазах пика численности перезимовавшие и половозрелые прибылые сеголетки контрольного участка имели максимальную массу тела: самки – 48,5 г, самцы – 60,8 г. У зверьков с радиоактивных участков подобное соотношение изменения массы тела и численности не всегда выявляется. В фазы спада и депрессии численности могут наблюдаться максимальные значения этого показателя: половозрелые прибылые самки – от 40,6 до 49,7 г, половозрелые прибылые самцы – от 53,4 до 55,0 г соответственно [Загорская и др., 2003]. При спаде численности полевков

эта закономерность сохранялась. Наши данные также согласуются с предыдущими ранними исследованиями, где доказано, что средние значения массы тела мелких млекопитающих на участках с повышенной естественной или искусственной радиоактивностью выше, чем у животных с нерадиоактивных территорий [Маслова, Маслов, 1990; Ильенко, Крапивко, 1993].

Индекс печени, характеризующий функциональное состояние органа у животных природных популяций [Пястолова и др., 1966], демонстрирует обратную зависимость от уровня численности популяции: у перезимовавших и половозрелых прибылых зверьков обоего пола максимальные значения индекса обнаружены в год, отличающийся слабыми темпами размножения зверьков и низкой их численностью (табл. 1). Индекс печени у полевков всех трех участков в пик численности был ниже по своим значениям, что не противоречит данным других авторов [Ивантер и др., 1985; Загорская и др., 2003].

Изменения массы органов в качестве критерия активности органа возможно использовать при различных экспериментальных условиях. Анализ взаимосвязи между массой тела и печени у полевков всех участков показал прямую линейную корреляцию (на которую указывают положительные значения коэффициента корреляции) (табл. 2), что является характерным для лабораторных мышей [Козлов и др., 2007].

Самый низкий коэффициент данного показателя обнаружен у полевков-экономок контрольного участка в фазе спада ( $r = 0,414 \pm 0,37$ ).

Таблица 1. Изменчивость средних значений массы тела и индекса печени у половозрелых прибылых и перезимовавших полевков-экономок, обитающих в неодинаковых радиоэкологических условиях в фазы спада и пика численности

Table 1. Variability of the medium values of body weight and liver index in mature and overwintered tundra voles in various environmental conditions at different phases of abundance

Фаза численности Abundance phase	Контрольный участок Control site	Радиевый участок Radium site	Урано-радиевый участок Uranium-radium site
Масса тела (г) Body mass (g)			
Спад Decline	46,7 ± 4,5 (6) 36,4 ± 2,1 (4)	50,0 ± 3,6 (5) 42,3 ± 2,3 (7)	40,0 ± 8,0 (4) 37,6 ± 3,4 (5)
Пик Peak	51,8 ± 5,7 (10) 43,0 ± 2,3 (12)	59,7 ± 2,3 (7) 46,2 ± 2,5 (13)	60,4 ± 6,5 (3) 48,2 ± 3,5 (4)
Индекс печени (‰) Liver index (‰)			
Спад Decline	44,9 ± 2,4 (6) 60,9 ± 5,1 (4)	37,5 ± 2,3 (5) 46,7 ± 2,6 (7)	53,8 ± 4,6 (4) 53,6 ± 4,4 (5)
Пик Peak	42,4 ± 2,2 (10) 45,0 ± 1,8 (12)	41,8 ± 2,8 (7) 47,2 ± 4,2 (13)	47,7 ± 4,6 (3) 47,8 ± 4,5 (4)

Примечание. Верхняя строчка в столбцах – самцы, нижняя – самки, в скобках – количество животных.

Note. The top row in the columns are males, the bottom row – females, and in parentheses – the number of animals.

Таблица 2. Взаимосвязи между морфофизиологическими показателями (масса тела – масса печени) у половозрелых прибылых и перезимовавших полевков-экономок в разные фазы популяционного цикла

Table 2. Relationships between morphophysiological parameters (body weight – liver weight) in mature and overwintered voles at different phases of the population cycle

Фазы численности Population phases	Коэффициенты корреляции, регрессии Coefficients of correlation, regression		
	Контрольный участок Control site	Радиевый участок Radium site	Урано-радиевый участок Uranium-radium site
Пик Peak	$r = 0,812^* \pm 0,16$ $y = 30,53 \pm 591,0$	$r = 0,653^{**} \pm 0,22$ $y = 17,18 \pm 811,6$	$r = 0,815^* \pm 0,33$ $y = 33,87 \pm 600,8$
Спад Decline	$r = 0,414 \pm 0,37$ $y = 15,78 \pm 1485$	$r = 0,752^{**} \pm 0,21$ $y = 30,4 \pm 748,3$	$r = 0,871^* \pm 0,17$ $y = 45,64 \pm 262$

Примечание.  $r$  – коэффициент корреляции,  $y$  – уравнение регрессии; коэффициенты достоверны: \* – при  $p \leq 0,05$ , \*\* – при  $p \leq 0,01$  между участками в один и тот же год исследования. Количество животных в каждой группе в зависимости от фазы численности – от 7 до 15 особей обоего пола.

Note.  $r$  is the correlation coefficient,  $y$  – regression equation; coefficients are reliable: \* – at  $p \leq 0.05$ , \*\* – at  $p \leq 0.01$  among the sites in the same year of study. The number of animals in each group, depending on the abundance phase, is from 7 to 15 individuals of both sexes.

В фазу пика численности у полевков контрольного участка эта взаимосвязь была в 1,9 раза выше, чем в год спада (при  $p \leq 0,05$ ) (табл. 2). У полевков опытных участков тесная взаимосвязь между показателями прослеживалась в обе фазы численности. При этом более низкий коэффициент корреляции отмечен у полевков радиевого участка в фазу пика численности. У полевков урано-радиевого участка в обе фазы численности обнаружены высокие коэффициенты корреляции (табл. 2). Достоверное увеличение коэффициента корреляции сопровождалось ростом коэффициента регрессии, что указывает на выраженную пролиферативную активность печени в фазе спада численности у полевков опытных участков при снижении их массы тела по сравнению с данными у полевков контрольного участка (табл. 2). Так, в год спада численности в печени полевков опытных участков по сравнению с данными животных контрольного участка коэффициент регрессии был выше в 1,9 и 2,9 раза (табл. 2). Это могло быть связано с тем, что в год спада численности липиды печени у полевков с радиоактивных участков имели высокую степень ненасыщенности и низкий антиоксидантный статус [Кудяшева, Загорская, 2018]. Наличие взаимосвязи между этими параметрами объясняется с физиологической точки зрения. Известно, что масса тела является одним из индикаторов степени интенсивности обменных процессов, происходящих в организме животных [Оленев, 1964], при этом печень, масса которой связана с обменом веществ, служит энергетическим депо. От характера протекания и надежности осуществляемых в печени процессов в значительной мере зависят полноценное функционирование других органов и систем, а также приспособительная деятельность всего организма [Гичев,

1993]. Полученные данные согласуются с более ранними исследованиями, в которых показано, что в печени полевков-экономок, обитающих на радиоактивных участках (Республика Коми, зона отчуждения ЧАЭС), происходит дисбаланс процессов энергетического обмена и отдельных показателей ПОЛ, которые выражены сильнее в фазы депрессии и подъема численности, исключая экологические стрессы [Кудяшева и др., 1997, 2004].

Проведенный анализ взаимосвязей между индексом печени и минорной фракцией ЛФХ показал, что в год пика численности у полевков со всех участков отмечена низкая корреляционная зависимость (рис. 2). У полевков контрольного участка  $r = 0,325 \pm 0,26$ . Отсутствие данной зависимости между показателями в печени зверьков, отловленных на контрольном участке в год пика численности, может быть обусловлено гетерогенностью физико-химических характеристик липидов их печени, вносящих существенный вклад в выявление данных взаимосвязей. Так, вариабельность сравниваемых параметров в фазу пика численности у самцов всех трех участков имела значения от 28,5 до 37,7 %, а у самок размах колебаний возрастал от 37,2 до 93,6 %. Гетерогенность биохимических показателей рассматривается как один из типичных ответов биологической системы на действие физических и химических факторов в сверхмалых дозах [Burlakova, 2007]. У полевков радиевого стационара на пике численности взаимосвязь между сравниваемыми показателями индекс печени – ЛФХ показала недостоверную низкую обратную корреляционную зависимость ( $r = -0,299 \pm 0,32$ ). Наличие обратной корреляции позволяет предположить, что образование ЛФХ происходит преимущественно за счет распада фос-

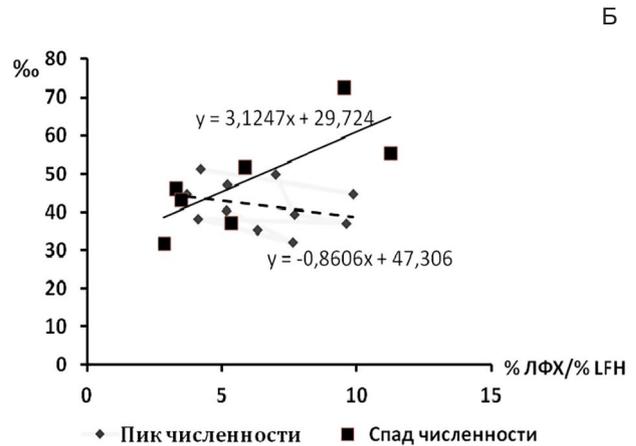
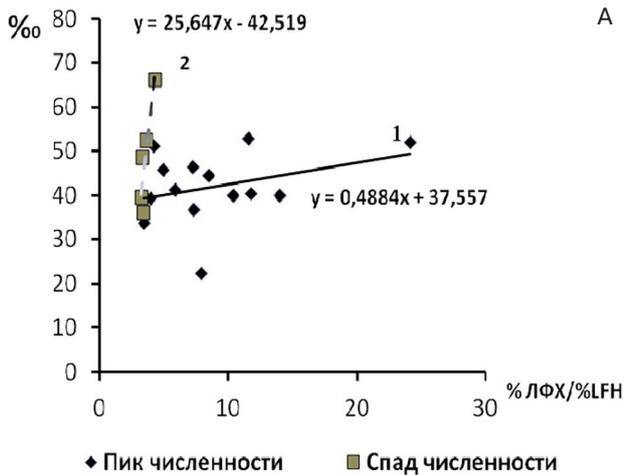


Рис. 2. Взаимосвязь между лизоформами фосфолипидов и индексом печени полевок-экономок контрольного (А) и радиевого (Б) участков в разные фазы численности

Fig. 2. Relationship between the phospholipid lysoforms and the liver index of tundra voles of the control site (A) and radium site (B) at different phases of abundance

фатидилхолина, то есть при достаточно высокой ненасыщенности липидов. Эти результаты подтверждаются данными литературы, где показано, что пероксиды являются активаторами фосфолипазы А2 [Натарова и др., 1996]. Однако на спаде численности в печени полевок всех участков, напротив, обнаружены достоверные высокие значения корреляции: у зверьков контрольного участка она составляла  $0,920 \pm 0,23$ , а у полевок радиевого участка была несколько ниже ( $0,759 \pm 0,29$ ), что свидетельствует о присутствии в липидах печени у полевок обоих участков одновременно пероксидов и антипероксидной активности (рис. 2). При этом более высокий коэффициент корреляции (выше в 8 раз) отмечали в печени полевок контрольного участка (рис. 2, А).

При анализе взаимосвязи между массой тела и содержанием КЛ+ФК корреляция между этими показателями, отмеченная в пик чис-

ленности у полевок контрольного и радиевого стационаров, была неодинакова, при этом меняется ее знак (рис. 3), что свидетельствует о высокой ненасыщенности липидов печени у полевок радиевого участка. На спаде численности у зверьков контрольного участка обнаружена достаточно высокая обратная корреляция:  $r = -0,883 \pm 0,24$ ;  $p \leq 0,05$  (рис. 3, А).

У полевок радиевого участка, напротив, отмечали снижение коэффициента корреляции в два раза:  $r = -0,427 \pm 0,40$  (рис. 3, Б). Изменение знака зависимости корреляции, отмеченное у полевок контрольного и радиевого участков в год спада численности, может быть связано с физико-химическими характеристиками липидов, так как известно [Хрустова и др., 2011], что характер взаимосвязи может изменяться от того, содержат ли липиды печени пероксиды (ROOH) или обладают антипероксидной активностью (АПА). Оказалось, что

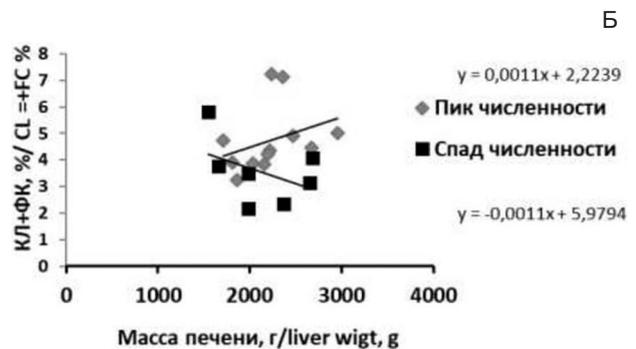
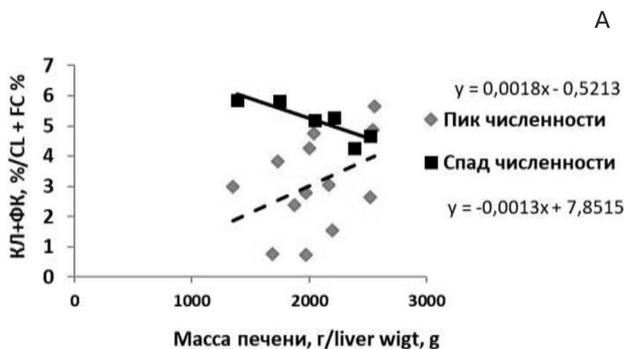


Рис. 3. Взаимосвязь между долей КЛ+ФК и массой печени полевок-экономок контрольного (А) и радиевого (Б) участков в разные фазы численности

Fig. 3. Relationship between CL+FA and liver weight of the tundra voles of the control site (A) and radium site (B) at different phases of abundance

при снижении численности животных (в фазе спада) липиды печени полевок содержат как ROOH, так и АПА, в то время как на пике численности в липидах обнаружены только пероксиды [Кудяшева, Загорская, 2018]. Падение относительного содержания КЛ+ФК происходит при увеличении массы печени. Коэффициент корреляции между сравниваемыми параметрами на радиовом участке в фазу спада численности снижается в два раза (контрольный участок:  $r = -0,883 \pm 0,24$ , радиовый участок:  $r = -0,427 \pm 0,40$ ). Следовательно, состояние животных, находящихся в разных фазах численности и одновременно в неодинаковых радиоэкологических условиях, оказывает влияние на уровень взаимосвязей между отдельными морфофизиологическими показателями и минорными фракциями ФЛ в печени полевок.

## Заключение

В результате наших исследований установлена зависимость характера и масштаба взаимосвязей между сравниваемыми морфофизиологическими показателями (масса тела, масса печени, индекс печени) полевок-экономок, обитающих на участках с повышенным и нормальным уровнем гамма-фона. Подтверждена зависимость значений массы тела от фазы численности: как у самцов, так и у самок контрольного и радиоактивных участков масса тела на пике численности животных выше, чем в фазу депрессии, что согласуется с результатами предыдущих исследований на этих территориях в 1970-е и 1990-е годы. Взаимосвязь между массой печени и массой тела зверьков в фазу спада численности возрастает по мере повышения радиоактивности участка обитания. Уровень активности перекисного окисления липидов и степень содержания ненасыщенных жирных кислот в фазах пика и спада влияли на выраженность взаимосвязи между минорными фракциями липидного обмена в печени и морфофизиологическими показателями полевок-экономок. Повышенный уровень естественной радиоактивности в среде обитания способствует модификации свойств липидного бислоя клеточных мембран печени у полевок-экономок, изменяет их физико-химические свойства, нарушает в некоторых случаях взаимосвязи между скоординированными в норме показателями и обеспечивает на клеточном уровне процессы адаптации. Исследования взаимосвязей между минорными фракциями ФЛ при одновременном использовании метода морфофизиологических индикаторов позволяют получить новые данные о пу-

тях адаптации животных природных популяций к повышенному уровню естественной радиоактивности и более полно проанализировать степень неоднородности популяций полевки-экономки, обитающей в условиях техногенного радиоактивного загрязнения среды в разные фазы численности животных. Найденные взаимосвязи между морфофизиологическими показателями и отдельными минорными фракциями фосфолипидов в печени полевок-экономок природных популяций могут свидетельствовать о функционировании регуляции ПОЛ мембранной системы органа как единого целого.

*Авторы выражают благодарность Н. Г. Загорской за проведение биохимических анализов.*

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (НИОКТР АААА-А18-118011190102-7).*

## Литература

- Абрамсон Н. И., Лисовский А. А. Отряд Rodentia // Млекопитающие России: систематико-географический справочник (Сб. трудов Зоологического музея МГУ. Т. 52) / Ред. И. Я. Павлинов, А. А. Лисовский. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. С. 142–312.
- Безель В. С. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука, 1987. 127 с.
- Брин Э. Ф., Травин С. О. Моделирование механизмов химических реакций // Хим. физика. 1991. Т. 10. С. 830–837.
- Гашев С. Н. Динамика численности мелких млекопитающих и особенности ее прогнозирования в экологическом мониторинге // Вестник ТюмГУ. 2013. № 12. С. 140–150.
- Гичев Ю. П. Печень: адаптация, экология. Новороссийск: Наука, 1993. 150 с.
- Жигальский О. А., Кшнясев И. А. Популяционные циклы европейской рыжей полевки в оптимуме ареала // Экология. 2000. № 5. С. 376–383.
- Загорская Н. Г., Кудяшева А. Г., Башлыкова Л. А. Динамика численности и некоторых морфофизиологических показателей полевок-экономок, обитающих в разных радиоэкологических условиях // Радиоэкологические и биологические последствия низкоинтенсивных воздействий. Труды Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2003. № 172. С. 19–34.
- Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 320 с.
- Ильенко А. И., Крапивко Т. П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих – стронциефоров // Эко-

логические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. М.: Наука, 1993. С. 171–180.

Кейтс М. Техника липидологии. М.: Мир, 1975. 322 с.

Климов А. Н., Никульчева Н. Г. Липиды, липопротеиды и атеросклероз / Под ред. В. С. Усманова. СПб.: Питер Пресс, 1995. 304 с.

Козлов М. В., Кушнирева Е. В., Урнышева В. В., Таран Ю. П., Шишкина Л. Н. Влияние характеристик липидов на регуляцию биохимических процессов в печени животных // Биофизика. 2007. Т. 52, № 4. С. 693–698.

Кудяшева А. Г. Динамика численности популяций полевки-экономки и накопление животными естественных радионуклидов на территориях с повышенным уровнем радиоактивного загрязнения // Радиационная биология. Радиоэкология. 2009. Т. 49, № 2. С. 172–178.

Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г. Взаимосвязи между отдельными показателями состава фосфолипидов в печени полевки-экономки, обитающей в условиях повышенного уровня радиоактивности // Принципы экологии. 2018. № 2(27). С. 75–86. doi: 10.15393/j1.art.2018.6742

Кудяшева А. Г., Шишкина Л. Н., Загорская Н. Г., Таскаев А. И. Биохимические механизмы радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов. СПб.: Наука, 1997. 156 с.

Кудяшева А. Г., Шишкина Л. Н., Шевченко О. Г., Башлыкова Л. А., Загорская Н. Г. Биологические эффекты радиоактивного загрязнения в популяциях мышевидных грызунов. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 214 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.

Маслов В. И., Маслова К. И. Радиоэкологические группы млекопитающих и птиц биогеоценозов районов повышенной естественной радиоактивности // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 161–172.

Маслова К. И., Маслов В. И. Действие ТЕРН на животных (на примере популяции полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pall.) // Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы / Под ред. Р. М. Алексахина. М.: Наука, 1990. С. 234–282.

Натарова Ю. А., Красильникова О. А., Бабенко Н. А. Влияние тироксина на синтез церамида, сфингомиелина и фосфатидилхолина в гепатоцитах крыс // Укр. биохим. журн. 1996. Т. 68, № 5. С. 116–118.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфо-физиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 26 с.

Попова М. Ф., Щербова Е. Н., Груздев Г. П. Сравнительная цитогенетическая чувствительность к рентгеновскому лучам диких и лабораторных грызунов // Радиоэкология позвоночных животных. М.: Наука, 1978. С. 195–199.

Пястолова О. А. Эколого-морфологические особенности субарктических популяций полевки-эко-

номки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1967. 20 с.

Пястолова О. А., Добринский Л. Н., Овчинникова Н. А. К вопросу о специфике накопления и расходования энергетических резервов самками и самцами животных в природных популяциях и в условиях эксперимента // Тр. Института биологии УФАИ СССР. 1966. Вып. 1. С. 87–95.

Таскаев А. И., Кудяшева А. Г., Ермакова О. В., Гащак С. П., Вишневецкий Д. А., Чижевский И. В., Максименко А. М., Башлыкова Л. А., Гурьев Д. В., Загорская Н. Г., Шевченко О. Г. Биологические последствия радиоактивного загрязнения в зоне отчуждения ЧАЭС для популяций мышевидных грызунов // Радиобіологічні та радіоекологічні аспекти Чорнобильської катастрофи. Тези доповідей. Славутич, 2011. С. 97.

Торховская Т. И., Ипатова О. М., Захарова Т. С., Кочетова М. М., Халилов Э. М. Клеточные рецепторы к лизофосфолипидам как промоторы сигнальных эффектов // Биохимия. 2007. Т. 72, № 2. С. 149–157.

Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы / Под ред. Р. М. Алексахина. М.: Наука, 1990. 368 с.

Хиггинс Дж. А. Биологические мембраны. Методы. М.: Мир, 1990. 339 с.

Хрустова Н. В., Козлов М. В., Шишкина Л. Н. Влияние физико-химических свойств липидов печени мышей на взаимосвязь между показателями их состава // Биофизика. 2011. Т. 56, № 4. С. 668–672.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике. Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 162 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. И. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных. Вып. 58. Свердловск, 1968. С. 132–173.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 262 с.

Шишкина Л. Н., Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г., Таскаев А. И. Регуляция окислительных процессов в тканях мышевидных грызунов, отловленных в зоне аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46, № 2. С. 216–232.

Шишкина Л. Н., Кушнирева Е. В., Смотряева М. А. Новые подходы к оценке биологических последствий воздействия радиации в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44, № 1. С. 280–295.

Шишкина Л. Н., Козлов М. В., Мазалецкая Л. И., Повх А. Ю., Швыдкий В. О., Шелудченко Н. И. Система регуляции перекисного окисления липидов как основа экологического тестирования // Химическая физика. 2020. Т. 39, № 6. С. 52–58. doi: 10.31857/S0207401X20060102

Burlakova E. B. 20 years after the Chernobyl accident: past, present and future. New York, 2007. 358 p.

Chitty D. Population processes in voles and their relevance to general theory // Can. J. Zool. 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–113.

Elton C. S. Voles, mice and lemmings. Oxford: Clarendon Press, 1942. 496 p.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G., Zagorskaya N. G., Bashlykova L. A. Biological consequences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. populations // J. Environ. Radioact. 2007. Vol. 97. P. 30–41.

Leonarduzzi G., Arkan M. C., Bacaka H., Chirpotto E., Sevenain A., Poli G. Lipid oxidation products in cell

signaling // Free Radic. Biol. & Med. 2000. Vol. 28, no. 9. P. 1370–1378.

Wang X., Devaiah S. P., Zhang W., Welti R. Signaling functions of phosphatidic acid // Prog. Lipid Res. 2006. Vol. 45. P. 250–278.

Поступила в редакцию 19.01.2021

## References

Abramson N. I., Lissovsky A. A. Otryad Rodentia [Order Rodentia]. *Mlekopitayushchie Rossii: sistematiko-geograficheskii spravochnik (Sb. trudov Zool. muzeya MGU. T. 52)* [Mammals of Russia: A taxonomic and Geographic Reference (Archive of the Zoological Museum of MSU. Vol. 52)]. Eds. I. Ya. Pavlinov, A. A. Lissovsky. Moscow: KMK, 2012. P. 142–312.

Bezel' V. S. Populyatsionnaya ekotoksikologiya mlekopitayushchikh [Population ecotoxicology of mammals]. Moscow: Nauka, 1987. 127 p.

Brin E. F., Travin S. O. Modelirovanie mekhanizmov khimicheskikh reaktsii [Modeling of chemical reactions mechanisms]. *Khim. fizika* [Chem. physics]. 1991. Vol. 10. P. 830–837.

Chernyavskii F. B., Tkachev A. V. Populyatsionnye tsikly lemmingov v Arktike. Ekologicheskie i endokrinnye aspekty [Population cycles of lemmings in the Arctic. Environmental and endocrine aspects]. Moscow: Nauka, 1982. 162 p.

Il'enko A. I., Krapivko T. P. Ekologicheskie posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya dlya populyatsii melkikh mlekopitayushchikh – strontsiferov [Ecological consequences of radioactive contamination for populations of small mammals – strontiumferous]. *Ekol. posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya na Yuzhnom Urale* [Ecol. consequences of radioactive contamination in the Southern Urals]. Moscow: Nauka, 1993. P. 171–180.

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptivnye osobennosti melkikh mlekopitayushchikh [Adaptive characteristics of small mammals]. Leningrad: Nauka, 1985. 320 p.

Ivanter E. V. Ocherki populyatsionnoi ekologii melkikh mlekopitayushchikh na severnoi periferii areala [Essays on the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range]. Moscow: KMK, 2018. 770 p.

Gashev S. N. Dinamika chislennosti melkikh mlekopitayushchikh i osobennosti ee prognozirovaniya v ekologicheskom monitoringe [Dynamics of small mammals number and features of its forecasting in environmental monitoring]. *Vestnik TyumGU* [Tyumen St. Univ. Herald]. 2013. No. 12. P. 140–150.

Gichev Yu. P. Pechen': adaptatsiya, ekologiya [Liver: adaptation, ecology]. Novosibirsk: Nauka, 1993. 150 p.

Keits M. Tekhnika lipidologii [Lipidology technique]. Moscow: Mir, 1975. 322 p.

Khiggins Dzh. A. Biologicheskie membrany. Metody [Biological membranes. Methods]. Moscow: Mir, 1990. 339 p.

Khrustova N. V., Kozlov M. V., Shishkina L. N. Vliyaniye fiziko-khimicheskikh svoystv lipidov pecheni myshei

na vzaimosvyaz' mezhdru pokazatelyami ikh sostava [Impact of physicochemical properties of liver lipids in mice on the relationship between indicators of their composition]. *Biofizika* [Biophysics]. 2011. Vol. 56, no. 4. P. 668–672.

Klimov A. N., Nikul'cheva N. G. Lipidy, lipoproteidy i ateroskleroz [Lipids, lipoproteins and atherosclerosis]. St. Petersburg: Piter Press, 1995. 304 p.

Kozlov M. V., Kushnireva E. V., Urnysheva V. V., Taran Yu. P., Shishkina L. N. Vliyanie kharakteristik lipidov na regulyatsiyu biokhimicheskikh protsessov v pecheni zhivotnykh [Impact of lipid characteristics on the biochemical processes regulation in the liver of animals]. *Biofizika* [Biophysics]. 2007. Vol. 52, no. 4. P. 693–698.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Zagorskaya N. G., Taskaev A. I. Biokhimicheskie mekhanizmy radiatsionnogo porazheniya prirodnykh populyatsii myshevidnykh gryzunov [Biochemical mechanisms of radiation damage to natural populations of murine rodents]. St. Petersburg: Nauka, 1997. 156 p.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G., Bashlykova L. A., Zagorskaya N. G. Biologicheskie efekty radioaktivnogo zagryazneniya v populyatsiyakh myshevidnykh gryzunov [Biological effects of radioactive contamination in populations of murine rodents]. Ekaterinburg: UrO RAN, 2004. 214 p.

Kudyasheva A. G. Dinamika chislennosti populyatsii polevki-ekonomki i nakopleniye zhivotnyimi estestvennykh radionuklidov na territoriyakh s povyshennym urovnem radioaktivnogo zagryazneniya [Population dynamics of the root vole and the accumulation of natural radionuclides by animals in areas with an increased level of radioactive contamination]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2009. Vol. 49, no. 2. P. 172–178.

Kudyasheva A. G., Zagorskaya N. G. Vzaimosvyazi mezhdru ot del'nymi pokazatelyami sostava fosfolipidov v pecheni polevki-ekonomki, obitayushchei v usloviyakh povyshennogo urovnya radioaktivnosti [The relationship between individual indicators of the composition of phospholipids in the liver of the root vole living in conditions of an increased level of radioactivity]. *Printsipy ekol.* [Principles of Ecol.]. 2018. No. 2(27). P. 75–86. doi: 10.15393/j1.art.2018.6742

Lakin G. F. Biometriya [Biometrics]. Moscow: Vyssh. shk., 1990. 352 p.

Maslov V. I., Maslova K. I. Radioekologicheskie gruppy mlekopitayushchikh i ptits biogeotsenozov raionov povyshennoi estestvennoi radioaktivnosti [Radioecological groups of mammals and birds in biogeocenoses of areas with increased natural radioactivity]. *Radio-*

*ekol. issled. v prirod. biogeotsenozakh* [Radioecol. studies in natural biogeocenoses]. Moscow: Nauka, 1972. P. 161–172.

Maslova K. I., Maslov V. I. Deistvie TERN na zhivotnykh (na primere populyatsii polevki-ekonomki *Microtus oeconomus* Pall.) [Impact of heavy natural radionuclides on animals (on the example of the population of the root vole *Microtus oeconomus* Pall.)]. *Tyazhelye estestvennye radionuklidy v biosfere: Migratsiya i biol. deistvie na populyatsii i biogeotsenozy* [Heavy natural radionuclides in the biosphere: Migration and biol. effect on populations and biogeocenoses]. Ed. R. M. Aleksakhin. Moscow: Nauka, 1990. C. 234–282.

Natarova Yu. A., Krasil'nikova O. A., Babenko N. A. Vliyanie tiroksina na sintez tseramida, sfingomyelina i fosfatidilcholina v gepatotsitakh krysa [Impact of thyroxine on the synthesis of ceramide, sphingomyelin, and phosphatidylcholine in rat hepatocytes]. *Ukr. biokhim. zhurn.* [Ukrainian Biochem. J.]. 1996. Vol. 68, no. 5. P. 116–118.

Olenev V. G. Sezonnnye izmeneniya nekotorykh morfo-fiziologicheskikh priznakov gryzunov v svyazi s dinamikoi vozrastnoi struktury populyatsii [Seasonal changes in some morpho-physiological characteristics of rodents in connection with the dynamics of the age structure of populations]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk, 1964. 26 p.

Popova M. F., Shcherbova E. N., Gruzdev G. P. Sravnitel'naya tsitogeneticheskaya chuvstvitel'nost' k rentgenovskim lucham dikikh i laboratornykh gryzunov [Comparative cytogenetic sensitivity to X-rays of wild and laboratory rodents]. *Radioekol. pozvonochnykh zhivotnykh* [Radioecol. of vertebrate animals]. Moscow: Nauka, 1978. P. 195–199.

Pyastolova O. A., Dobrinskii L. N., Ovchinnikova N. A. K voprosu o spetsifike nakopleniya i raskhodovaniya energeticheskikh rezervov samkami i samtsami zhivotnykh v prirodnykh populyatsiyakh i v usloviyakh eksperimenta [On the specificity of the accumulation and consumption of energy reserves by females and males of animals in natural populations and under experimental conditions]. *Tr. Inst. biol. UFAN SSSR* [Proceed. Inst. of Biol., Ural Br. AS USSR]. 1966. No. 1. P. 87–95.

Pyastolova O. A. Ekologo-morfologicheskie osobennosti subarkticheskikh populyatsii polevki-ekonomki [Ecological and morphological features of the subarctic populations of the root vole]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk, 1967. 20 p.

Taskaev A. I., Kudyasheva A. G., Ermakova O. V., Gashchak S. P., Vishnevskii D. A., Chizhevskii I. V., Maksimenko A. M., Bashlykova L. A., Gur'ev D. V., Zagorskaya N. G., Shevchenko O. G. Biologicheskie posledstviya radioaktivnogo zagryazneniya v zone otchuzhdeniya ChAES dlya populyatsii myshevidnykh gryzunov [Biological consequences of radioactive contamination in the exclusion zone of the Chernobyl nuclear power plant for populations of mouse-like rodents]. *Radiobiol. ta radioekologichni aspekti Chornobil'skoi katastrofi: Tezi dopovidei* [Radiobiol. and radioecological aspects of the Chernobyl disaster. Proceed.]. Slavutich, 2011. P. 97.

Torkhovskaya T. I., Ipatova O. M., Zakharova T. S., Kochetova M. M., Khalilov E. M. Kletochnye retseptory

k lizofosfolipidam kak promotory signal'nykh effektov [Lysophospholipid receptors in cell signaling]. *Biokhim.* [Biochem.]. 2007. Vol. 72, no. 2. P. 149–157.

*Tyazhelye estestvennye radionuklidy v biosfere: migratsiya i biologicheskoe deistvie na populyatsii i biogeotsenozy* [Heavy natural radionuclides in the biosphere: migration and biological impact on populations and biogeocenoses]. Ed. R. M. Aleksakhin. Moscow: Nauka, 1990. 368 p.

Shilov I. A. Ekologo-fiziologicheskie osnovy populyatsionnykh otnoshenii u zhivotnykh [Ecological and physiological foundations of population relations in animals]. Moscow: MGU, 1977. 262 p.

Shishkina L. N., Kushnireva E. V., Smotryaeva M. A. Novye podkhody k otsenke biologicheskikh posledstviy vozdeistviya radiatsii v malykh dozakh [New approaches to assessing biological consequences of exposure to low dose radiation]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2004. Vol. 44, no. 1. P. 280–295.

Shishkina L. N., Kudyasheva A. G., Zagorskaya N. G., Taskaev A. I. Regulyatsiya okislitel'nykh protsessov v tkanyakh myshevidnykh gryzunov, otlovlennykh v zone avarii na ChAES [Regulation of oxidative processes in the tissues of murine rodents caught in the Chernobyl accident zone]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2006. Vol. 46, no. 2. P. 216–232.

Shishkina L. N., Kozlov M. V., Mazaletskaia L. I., Povkh A. Yu., Shvydkii V. O., Sheludchenko N. I. Sistema regulyatsii perekisnogo okisleniya lipidov kak osnova ekologicheskogo testirovaniya [Lipid peroxidation regulation system as a basis for environmental testing]. *Khimicheskaya fizika* [Chemical Physics]. 2020. Vol. 39, no. 6. P. 52–58. doi: 10.31857/S0207401X20060102

Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskii L. I. Metod morfofiziologicheskikh indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. *Trudy Inst. ekol. rastenii i zhivotnykh* [Proceed. Inst. Plant and Animal Ecol.]. Sverdlovsk, 1968. No. 58. P. 132–173.

Zagorskaya N. G., Kudyasheva A. G., Bashlykova L. A. Dinamika chislennosti i nekotorykh morfofiziologicheskikh pokazatelei polevok-ekonomok, obitayushchikh v raznykh radioekologicheskikh usloviyakh [Number dynamics and some morphophysiological parameters of root voles living in different radioecological conditions]. *Radioekol. i biol. posledstviya nizkointensivnykh vozdeistviy*. *Trudy Komi nauch. tsentra UrO RAN* [Radioecol. and biol. consequences of low-intensity impacts. Proceed. Komi Sci. Center, Ural Br. RAS]. Syktyvkar, 2003. No. 172. P. 19–34.

Zhigal'skii O. A., Kshnyasev I. A. Populyatsionnye tsikly evropeiskoi ryzhei polevki v optimume areala [Population cycles of the European bank vole in the optimum of the range]. *Ekol.* [Ecol.]. 2000. No. 5. P. 376–383.

Chitty D. Population processes in voles and their relevance to general theory. *Canad. J. Zool.* 1960. Vol. 38, no. 1. P. 99–113.

Elton C. S. Voles, mice and lemmings. Oxford: Clarendon Press, 1942. 496 p.

Higgins J. A. Biological membranes. Methods. Moscow: Mir, 1990. 339 p.

*Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G., Zagorsky N. G., Bashlykova L. A.* Biological consequences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. populations. *J. Environ. Radioactivity*. 2007. Vol. 97. P. 30–41.

*Leonarduzzi G., Arkan M. C., Bacaka H., Chirpotto E., Sevenain A., Poli G.* Lipid Oxidation Products in Cell Signaling. *Free Radic. Biol. Med.* 2000. Vol. 28, no. 9. P. 1370–1378.

*Shilov I. A.* Ecological and physiological foundations of population relations in animals, Moscow: MGU, 1977. 262 p.

*Wang X., Devaiah S. P., Zhang W., Welti R.* Signaling functions of phosphatidic acid. *Prog. Lipid Res.* 2006. Vol. 45. P. 250–278.

*Received January 19, 2021*

## **СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:**

### **Кудяшева Алевтина Григорьевна**

ведущий научный сотрудник, д. б. н.  
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН  
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар,  
Республика Коми, Россия, 167982  
эл. почта: kud@ib.komisc.ru

### **Ермакова Анастасия Владимировна**

лаборант-исследователь  
Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН  
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар,  
Республика Коми, Россия, 167982  
эл. почта: ermakova\_a.v@ib.komisc.ru

## **CONTRIBUTORS:**

### **Kudyasheva, Alevtina**

Institute of Biology, Komi Science Centre,  
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences  
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar,  
Komi Republic, Russia  
e-mail: kud@ib.komisc.ru

### **Ermakova, Anastasia**

Institute of Biology, Komi Science Centre,  
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences  
28 Kommunisticheskaya St., GSP-2, 167982 Syktyvkar,  
Komi Republic, Russia  
e-mail: ermakova\_a.v@ib.komisc.ru