

УДК 599.323:591.445 – 026.12:57.04:536.5:539.16

ВЛИЯНИЕ ДЛИТЕЛЬНОГО НИЗКОИНТЕНСИВНОГО ИОНИЗИРУЮЩЕГО ИЗЛУЧЕНИЯ И ХОЛОДОВОГО ФАКТОРА НА МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ КОРЫ НАДПОЧЕЧНИКА МЫШЕВИДНЫХ ГРЫЗУНОВ

О. В. Ермакова

Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук», Сыктывкар, Россия

Надпочечник занимает одно из центральных мест в регуляции и реализации таких жизненно важных процессов, как рост, развитие, репродуктивное поведение и адаптация организма к изменяющимся условиям существования, ему принадлежит важнейшая роль в сохранении сопротивляемости организма к неблагоприятным воздействиям. Морфологические показатели активности коры надпочечника (КН) многие авторы рассматривают как индикаторы функциональной напряженности. Структура КН чувствительна к воздействию различных экологических факторов, и это показано во многих работах, но данные об изменении структуры КН у животных, подвергающихся хроническому воздействию низкоинтенсивного радиационного фактора, немногочисленны. Проблема хронического воздействия радиации на живые организмы в среде обитания имеет особую значимость в связи с многообразием экологических, химических и физических факторов, которые в сочетании с ионизирующим излучением (ИИ) могут вызывать широкий спектр биологических эффектов. Предсказать результаты взаимодействий множества факторов весьма сложно, недостаточно изучены даже эффекты их раздельного влияния. В связи с этим важным становится изучение усиления или ослабления биологического эффекта при одновременном воздействии нескольких факторов. С целью выяснения особенностей морфологического состояния КН при комбинированном действии хронического ИИ в малых дозах и фактора холода у полевки-экономки (*Alexandromys oeconomus* Pall.), обитающей в северотаежной подзоне, проведены эксперименты в виварии Института биологии Коми НЦ УрО РАН на 43 особях – потомках полевок-экономок, отловленных на участках с нормальным радиационным фоном (подзона северной тайги, Ухтинский радиевый стационар Республики Коми). В первом варианте экспериментов полевок подвергали хроническому γ -облучению в течение 4 мес., поглощенная доза за все время эксперимента составляла 5,2–7,3 сГр. Во втором – охлаждению при температурах 0 и -10°C , в третьем варианте осуществляли комбинированное воздействие. Контрольные группы полевок находились в виварии при нормальном радиационном фоне и температуре $+20^{\circ}\text{C}$. Исследование морфологических изменений в КН позволило оценить и структурно-функциональные резервы надпочечников. Установлено, что в динамике изолированного действия фактора хронического облучения и фактора низких температур, а также их комбинированного действия выраженность морфологических показате-

лей активности надпочечника возрастает пропорционально силе и длительности воздействия. Сделан вывод о возможной значимости синергического взаимодействия переохлаждения организма в усилении последствий хронического облучения. Результаты нашего исследования способствуют пониманию клеточных механизмов адаптации полевков-экономок к радиоактивному загрязнению в условиях севера, а также зависимости морфологических показателей от дополнительных воздействий в условиях среды обитания. Важность адаптивных перестроек, комплекса структурных изменений различных систем организма, его адекватное функционирование и выживание при хроническом действии стрессирующих факторов определяет приоритетное направление подобных исследований.

Ключевые слова: кора надпочечника; хроническое низкоинтенсивное облучение; низкие температуры.

O. V. Ermakova. EFFECTS OF CHRONIC LOW-DOSE-RATE IONIZING RADIATION AND COLD ON MORPHOLOGICAL PARAMETERS OF THE ADRENAL CORTEX IN MURIDS

The adrenal gland has a central role in the regulation and implementation of such vital processes as growth, development, reproductive behavior, and adaptation of the body to changes in the environment; it plays an important part in maintaining the body's resistance to adverse impacts. Any change in external conditions that requires intensification of the metabolism has some effect on the functional activity of adrenal glands. So, changes in the morphological parameters of adrenal activity can be viewed as an indicator of functional tension in the body. The structure of adrenal glands is sensitive to the effects of various environmental factors, as has been shown in many studies, but data on changes in the structure of adrenal glands in animals chronically exposed to low-intensity radiation are extremely scarce. The problem of chronic exposure of living organisms to radiation is important also because there is a variety of environmental, chemical and physical factors that, when combined with ionizing radiation, can cause a wide range of biological effects. It is hard to predict the results of such interactions; even their separate effects have not been sufficiently studied. It is therefore important to study the heightening or weakening of the biological effect under simultaneous action of several factors. Our aim was to reveal the histo-functional characteristics of adrenal glands under the combined effect of chronic low-dose ionizing radiation and cold exposure. In the first treatment, voles were chronically exposed to γ -irradiation for 4 months. The absorbed dose was 5.2–7.31 cGy. In the second treatment, voles were exposed to cooling at 0 and $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, after which they were taken out of the experiment. In the third treatment, we combined the two types of exposure. The control groups of voles stayed in the vivarium under normal radiation background and temperature of $+20\text{ }^{\circ}\text{C}$. The study of morphological changes in the adrenal glands allowed us to reveal the structural and functional changes in response to the investigated impacts, and to assess the functional reserves of the adrenal glands. The experiments were carried out with sexually mature males – descendants of voles captured in areas with normal and elevated background radiation (northern taiga subzone, Uhtinskiy radium monitoring station, Komi Republic). Analysis of the experimental data revealed a general pattern, manifested as elevation of the secretory activity of the adrenal cortex. The expression of the morpho-functional parameters of adrenal glands was found to rise in line with the strength and duration of exposure to ionizing radiation and to low temperatures acting separately, as well as to the combination thereof. The conclusion is that the synergistic action of hypothermia may promote the effects of chronic exposure to radiation. The results contribute to the understanding of the cellular mechanisms of adaptation of root voles to radioactive pollution in the north, as well as the dependence of morphological parameters on additional impacts in the environment. The importance of adaptive rearrangements, the set of structural changes in various systems of the body, namely its adequate functioning and survival under chronic stresses define the priority vectors for such studies.

Keywords: adrenal cortex; chronic low-dose irradiation; low temperatures.

Введение

Изучение эффектов хронического низкоинтенсивного излучения на биологические объекты в условиях естественной среды их обитания является одной из наиболее актуальных проблем современной радиоэкологии. Известно, что значительные территории подвергаются повышенному воздействию ионизирующей радиации в результате развития горнодобывающей и перерабатывающей отраслей промышленности, в зонах вокруг предприятий по добыче, переработке и хранению радиоактивных материалов, в районах аварийного радиоактивного загрязнения. Особую актуальность данная проблема имеет для Республики Коми, характеризующейся наличием участков с повышенным радиационным фоном естественного и техногенного происхождения, а также экстремальными климатическими условиями (низкие среднегодовые температуры, повышенная влажность, короткий летний период и др.).

Общеизвестно, что основополагающая роль в формировании защитно-приспособительных и адаптивных реакций организма принадлежит органам эндокринной регуляции, и в первую очередь коре надпочечника. В связи с этим морфофункциональные параметры этого органа давно используются в эколого-физиологических исследованиях. Любое изменение внешних условий, требующее интенсификации метаболизма, определенным образом сказывается на структурно-функциональной активности надпочечника. Доказано, что морфологическое состояние коры надпочечника (КН) отражает ее функциональную активность и может меняться в зависимости от возраста, физиологического состояния животного, сезона года, фазы популяционного цикла [Шварц и др., 1968; Чернявский, Ткачев, 1982; Ермакова, 2008; Djordjevic et al., 2012; Ивантер, 2018; Зольникова, 2021], а также при воздействии многих антропогенных факторов, в том числе и ионизирующего излучения (ИИ). В более ранних наших исследованиях показано, что у полевок-экономок, обитающих на участках с повышенным содержанием тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН) и подвергавшихся в течение многих поколений действию малых доз внутреннего и внешнего облучения, изменяются морфологические показатели активности надпочечника [Ермакова, 2008]. Известно, что при комплексном воздействии влияние одного или нескольких факторов может изменять (усиливать или ослаблять) характер воздействия другого [Петин и др., 1999, 2012; Ермакова, 2008; Liang, 2013]. Также показано, что малые дозы ИИ из-

меняют чувствительность биомолекул, клеток и органов к действию других повреждающих факторов [Бурлакова и др., 1999]. Есть мнение, что клетки, претерпевшие облучение в малых дозах, могут приобретать повышенную чувствительность и к повреждению генетического аппарата, и к некоторым мутагенам, усиливая канцерогенный риск [Бычковская и др., 2002]. Проблема хронического воздействия радиации на живые организмы в среде обитания имеет особую значимость в связи с многообразием экологических, химических и физических факторов, которые в сочетании с ИИ могут вызывать широкий спектр биологических эффектов [Маслов и др., 1980; Тяжелые..., 1990; Taulavuori et al., 2005; Ермакова, 2008; Петин и др., 2012; Liang, 2013; Евсеева и др., 2014]. При совместном действии с другими агентами эффекты радиации могут становиться более опасными и выражаться в усилении многих реакций. Одним из следствий взаимодействия ионизирующей радиации с другими физическими факторами является снижение способности клеток к пострадиационному восстановлению [Петин и др., 1999]. Поэтому проблема оценки одновременного действия на организм нескольких факторов актуальна и своевременна. В природных условиях обитания животных обычно присутствует множество факторов, способных в сочетании вызвать эффекты, которые невозможно оценить на основе однофакторных экспериментов. Повышенный радиационный фон может модифицировать клеточные и тканевые процессы, приводить к нестабильности генома, изменению метаболических процессов, проявляющихся на всех уровнях структурной организации, что в конечном итоге ведет к изменению чувствительности организма к действию дополнительных факторов [Аклеев, 2019]. В связи с вышеизложенным представляется весьма актуальным изучение влияния хронического воздействия ИИ на структуру периферических эндокринных желез именно в тех дозах и интенсивностях, которые реально существуют на загрязненных территориях. В настоящей работе представлены материалы изучения КН мышевидных грызунов (потомков отловленных в природной среде) в лабораторных опытах при комбинированном воздействии длительного ионизирующего излучения (моделирующего антропогенное влияние) и фактора низких температур (один из наиболее распространенных климатических факторов в условиях обитания полевок в северотаежной подзоне). Подобный комплексный подход (природные исследования и лабораторные эксперименты) дает возможность получить более реалистические оценки влияния ИИ

на животных, обитающих в условиях радиоактивного загрязнения, позволяет избежать ошибок, возникающих при анализе изменений, наблюдаемых в природных популяциях.

Проводя эксперименты с дополнительными нагрузками и учитывая существенную роль надпочечника в механизмах адаптации, а также развивающиеся представления об их высокой радиочувствительности, мы придаем большое значение и изучению резервных возможностей этого органа у животных, обитающих в условиях повышенного радиационного фона.

Материалы и методы

Объект исследований – полевка-экономка (*Alexandromys oeconomicus* Pallas), которая является широко распространенным видом мелких грызунов на участках с повышенным содержанием ТЕРН (Ухтинский район Республики Коми). Исследования проводили на половозрелых самцах третьего и четвертого поколения от отловленных на участках с нормальным радиационным фоном (виварий Института биологии Коми НЦ УрО РАН, «Научная коллекция экспериментальных животных» (<http://www.ckp-rf.ru/usu/471933/>)). Всех животных содержали на стандартном рационе. При планировании и постановке эксперимента принимали во внимание возраст, пол, массу тела, половозрелость мышечных грызунов.

В первом варианте экспериментов полевок ($n=16$) подвергали хроническому γ -излучению в течение 4 мес. Общее облучение проводили в «домике хронического облучения». Источником γ -излучения были две ампулы со стальной оболочкой, содержавшие $0,474 \cdot 10^6$ и $0,451 \cdot 10^6$ кБк ^{226}Ra , разнесенные на расстояние 2,5 м. Дозовая нагрузка на организм зверьков определялась мощностью экспозиционной дозы (измерения проводили радиометром ДРГЗ-01Т 1) и сроками содержания животных в условиях облучения. Суммарную поглощенную дозу облучения определяли по показаниям термолюминесцентного дозиметра (ДТУ), который используется в составе ТЛД-систем с загрузкой детекторов в тракт считывания дозиметрического измерителя ДВГ-02ТМ.

Данный уровень облучения имитировал условия внешнего γ -облучения на радиевом участке (бывший завод радиевого промысла, Ухтинский район Республики Коми). Поглощенная доза за все время эксперимента составляла соответственно 5,2–7,3 сГр. В качестве контроля использовали одновозрастных половоз-

релых самцов полевок-экономок, постоянно находившихся в виварии в условиях естественного радиационного фона.

Во втором варианте эксперимента полевок ($n=14$) подвергали общему охлаждению организма (2–3 часа в морозильной камере при температурах 0 и -10 °С), после чего выводили из эксперимента. В третьем варианте осуществляли комбинированное воздействие: после облучения в дозе 5,2–7,3 сГр одну группу животных помещали на 2–3 часа в морозильную камеру с температурой 0 °С, другую – с температурой -10 °С, после чего выводили из эксперимента. Контрольные группы полевок находились в виварии при нормальном радиационном фоне и температуре $+20$ °С.

Зверьков декапитировали в одно и то же время суток (с 8 до 10 часов) для исключения влияния суточной периодичности интенсивности гормонообразовательных процессов на изучаемые показатели. После декапитации животных взвешивали, вскрывали, надпочечники препарировали от окружающих тканей, помещали в фиксирующий раствор и готовили парафиновые срезы. Для оценки функционального состояния коры надпочечников применяли морфометрические методы исследования тканевых компонентов. Морфологические методы располагают широкой информативностью не только при выявлении ранних изменений на уровне клеточно-тканевых и субклеточных структур, но и дают представление о функциональном состоянии исследуемых органов и тканей [Структурные..., 1987; Автандилов, 1990], авторы полагают, что любому уровню функциональной активности соответствует эквивалентное число структур, обеспечивающих данную функцию.

В работе мы применяли гисто-цитоморфологические и морфометрические методы. На препаратах, окрашенных гематоксилин-эозином, измеряли ширину клубочковой, пучковой и сетчатой зон коркового вещества надпочечника. Кариометрию и регистрацию морфометрических показателей надпочечников (в частности, ширины коры надпочечника и отдельных ее зон) проводили с помощью объект-микрометра с измерительной линейкой. Также определяли индекс надпочечника, рассчитывали процентное соотношение зон коры в каждой группе животных. Ядра измеряли в двух взаимно перпендикулярных сечениях в 100–200 клетках пучковой зоны у 4–6 животных в каждой группе [Автандилов, 1990]. Всего в эксперименте использовано 43 полевки.

Оценку значимости различий совокупностей выполняли с помощью t -критерия Стьюдента с учетом степеней свободы. Статис-

тически значимыми считали показатели при $p < 0,05$. Все манипуляции с животными проводили с соблюдением требований международных принципов Хельсинкской декларации о гуманном отношении к животным для экстирпации органов.

Результаты и обсуждение

Результаты эксперимента показали, что хроническое облучение в дозе 5,2–7,3 сГр вызывает морфологические изменения надпочечника, количественные соотношения клубочковой, пучковой и сетчатой зон меняются по сравнению с контролем (8, 82, 10 и 9, 78, 13% соответственно). Исходя из процентного соотношения и размеров зон коры надпочечника было установлено, что в большей степени в адаптивную реакцию вовлекалась пучковая зона (рис. 1).

На воздействие низкой температуры 0 °С надпочечные железы также отвечали повышением размеров пучковой зоны (рис. 1), что, вероятно, связано с повышением ее глюкокортикоидной активности и согласуется с данными литературы, полученными на различных биологических моделях [Обут и др., 2006; Солодкова, 2008; Алябьев и др., 2014; Ленчер, 2016]. Авторы множества работ по функциональной морфологии желез внутренней секреции используют морфологические показатели для характеристики уровня активности изучаемых объектов [Шмурун, 1975; Баранова, 2008; Волков, 2014]. Ими проведены морфометрические исследования органов эндокринной системы и обнаружена корреляция их функциональных и структурных параметров. Показано, что гиперплазия и гипертрофия гормонпродуцирующих клеток и их ядер свидетельствуют об их повышенной секреторной активности [Баранова, 2008; Солодкова, 2008; Каргина, 2013; Суханов, Карманова, 2014; Волков, 2014; Зольникова, 2021] и отражают уровень их функционирования. В более ранних наших исследованиях с применением хроматографического метода [Черкасова, Федоров, 2001] также был проведен анализ содержания гормонов в гомогенатах ткани надпочечников белых беспородных мышей при хроническом облучении в малых дозах (20,0–22,6 сГр при мощности 400 мкГр/ч). Использованный режим облучения вызвал выраженный подъем уровня кортикостерона (с 44 ± 11 нг в контроле до 76 ± 13 нг, $p \leq 0,01$), обнаруженные изменения хорошо коррелируют с результатами морфометрического анализа: показано значительное увеличение толщины пучковой зоны КН за счет гипертрофии эпителиальных клеток и их ядер [Ермакова, 2008].

Учитывая влияние гормонов надпочечника на обменные процессы в организме, активацию пучковой зоны при хроническом облучении и при холодовом воздействии можно объяснить с позиции физиологического действия этих гормонов. Известно, что глюкокортикоиды запускают процессы глюконеогенеза и расщепления триглицеридов, это приводит к повышению уровня глюкозы и свободных жирных кислот в крови и обеспечивает организм энергетическими материалами [Барабой, 2006; Суханов, Карманова, 2014].

У животных, испытывающих влияние температуры –10 °С, наблюдается статистически значимое увеличение толщины коры, пучковой, а также сетчатой зон по сравнению с контролем (рис. 1 и 2). Известно, что сетчатая зона коры надпочечника продуцирует стероид-

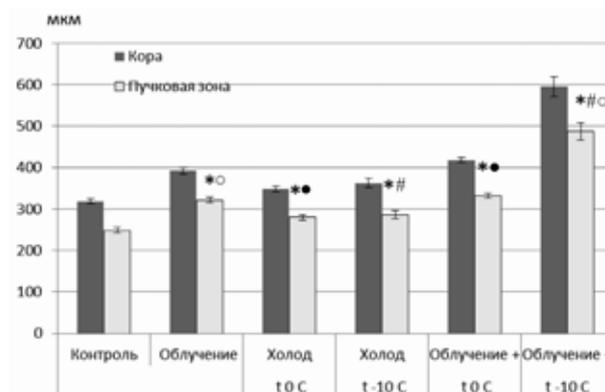


Рис. 1. Толщина коры надпочечника и пучковой зоны при воздействии хронического облучения и низких температур.

Условные обозначения:

* – здесь и на рис. 2 различия с контрольной группой статистически значимы при $p < 0,05$

● – различия статистически значимы при $p < 0,05$ между вариантами «холод 0°» и «облучение + холод 0°»

– различия статистически значимы при $p < 0,05$ между вариантами «холод 10°» и «облучение + холод 10°»

○ – различия статистически значимы при $p < 0,05$ между вариантами «облучение» и «облучение + холод 10°»

Fig. 1. The size of the adrenal cortex and fascicular zone when exposed to chronic irradiation and low temperatures.

Legend:

* – here and in Fig. 2 differences with the control group are statistically significant at $p < 0.05$

● – differences are significant at $p < 0.05$ between the options “cold 0°” and “irradiation + cold 0°”

– differences are significant at $p < 0.05$ between the options “cold 10°” and “irradiation + cold 10°”

○ – differences are significant at $p < 0.05$ between the options “irradiation” and “irradiation + cold 10°”

ные гормоны, основным из которых является дегидроэпиандростерон-сульфат (ДЭАС). Полагают, что назначение ДЭАС состоит в обеспечении оптимального течения адаптационного процесса, который обуславливает стрессоустойчивость организма и предотвращает развитие ряда стресс-индуцируемых патологий [Обут и др., 2006], увеличение размеров этой зоны свидетельствует о резервных возможностях органа.

В природных условиях северотаежной подзоны полевки не испытывают воздействия столь низких температур ($-10\text{ }^{\circ}\text{C}$) – под высоким снежным покровом, где они обитают в зимний период, температура не опускается ниже $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, таким образом, $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ для них, в отличие от $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, не является стрессовым фактором. Принято считать, что чем сильнее стрессовый фактор, тем активнее на него ответная реакция [Алябьев и др., 2014].

Фермент липофусцин, обнаруженный нами в секреторных клетках сетчатой зоны надпочечника после холодового воздействия $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, указывает на развитие напряженного адаптивного ответа, что согласуется с данными, имеющимися в литературе, о прямой взаимосвязи выраженности липофусцина и силы стрессорного воздействия [Рыжавский, 1979; Алябьев и др., 2014].

Особого рассмотрения заслуживает эффект комбинированного действия хронического облучения и низких температур (0 и $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$). При воздействии облучения и последующего охлаждения до $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ наблюдается статистически значимое повышение морфофункциональной активности пучковой зоны по сравнению

с контролем (рис. 1). При охлаждении полевок после облучения до $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ помимо статистически значимого увеличения ширины пучковой и сетчатой зон надпочечника достигают более высоких значений и размеры ядер адренокортикоцитов пучковой зоны, что свидетельствует о нарастании морфофункциональной активности [Волков, 2014]. Из литературы известно, что к повышению размеров ядер в пучковой зоне приводят многие неблагоприятные воздействия, в том числе и низкие температуры [Бонашевская и др., 1984]. Кроме того, в клетках сетчатой зоны обнаруживались признаки вакуолизации цитоплазмы различной степени выраженности. Увеличение размеров пучковой и сетчатой зон коры надпочечника, а также ядер адренокортикоцитов пучковой зоны при комбинированном воздействии убедительно свидетельствует о напряженном функционировании железы по сравнению с контролем и с животными первого и второго вариантов эксперимента (раздельным влиянием хронического облучения и переохлаждения).

Таким образом, исследования показали, что при изолированном действии факторов хронического облучения и общего переохлаждения организма, а также в условиях комбинированного действия облучения и низких температур морфофункциональные изменения коры надпочечника возрастают пропорционально силе и длительности воздействия. Более ранние наши работы с дополнительными нагрузками [Ермакова, 1993] на полевках из природных популяций, испытывающих хроническое облучение в малых дозах в течение многих поколений (в отличие от экспериментальных исследований на потомках этих животных, облученных в лабораторных условиях и представленных в данной работе), показывают, что дополнительное воздействие холодом вызывает понижение резервных возможностей надпочечника по сравнению с таковыми у животных с чистых территорий. Очевидно, что ИИ, как и любое воздействие, имеет определенный дозозависимый эффект. Величина и продолжительность воздействия может приводить к активации и увеличению сопротивления к данному фактору или к снижению устойчивости организма не только к этому фактору, но и к любому другому (как у полевок из природных популяций при дополнительном переохлаждении).

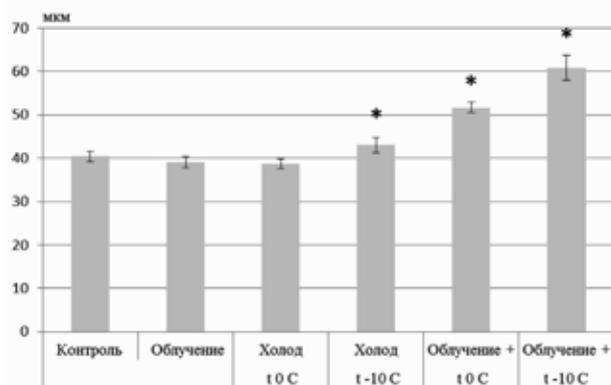


Рис. 2. Толщина сетчатой зоны коры надпочечника при воздействии хронического облучения и низких температур

Fig. 2. The size of the mesh area of the adrenal cortex when exposed to chronic irradiation and low temperatures

Заключение

Наблюдаемые гистологические проявления функциональной активности свидетельствуют о том, что кора надпочечника полевок чувстви-

тельна к действию хронического γ -излучения в дозах 5,2–7,3 сГр, а также низких температур 0 и -10°C . У зверьков, испытывающих комбинированное действие хронического облучения и низкой температуры (-10°C), морфометрические показатели коры надпочечника максимальны. Описанная морфологическая картина состояния коры надпочечника свидетельствует об эффекте синергизма при действии хронического облучения в условиях эксперимента и дополнительного холодого воздействия. Можно предположить значимость синергического взаимодействия переохлаждения организма в усилении последствий хронического облучения. Это еще раз подтверждает тот факт, что хроническое облучение в диапазоне низких доз способно модифицировать клеточные и тканевые процессы, что в конечном итоге может привести к нарушению многих жизненно важных функций организма.

Важность адаптивных перестроек, комплекса структурных изменений различных систем организма, его адекватное функционирование и выживание при хроническом действии стрессующих факторов определяет приоритетное направление подобных исследований [Аклеев, 2019; Когарко и др., 2021].

Работа является частью комплексного исследования, проводимого в отделе радиэкологии Института биологии Коми НЦ УрО РАН, выполнена в рамках государственного задания по теме «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия» (регистрационный номер АААА-А18-118011190102-7).

Литература

Автаңдилов Г. Г. Медицинская морфометрия. М.: Медицина, 1990. 382 с.

Аклеев А. А. Иммунный статус у лиц, подвергшихся хроническому радиационному воздействию, в период реализации отдаленных последствий: Автореф. дис. ... докт. мед. наук. Челябинск, 2019. 46 с.

Алябьев Ф. В., Арбыкин Ю. А., Серебров Т. В., Яушев Т. Р., Вогнерубов Р. Н., Мельникова С. Ю., Воронков С. В., Логвинов С. В. Морфофункциональные изменения внутренних органов и некоторых биохимических показателей в динамике общего переохлаждения организма // Сибирский мед. журн. 2014. Т. 29, № 2. С. 71–74.

Барабой В. А. Стресс: природа, биологическая роль, механизмы, исходы. Киев, 2006. 424 с.

Баранова Т. Ю. Функциональная морфология гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы при остром инфаркте миокарда: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 2008. 22 с.

Бонашевская Т. Н., Беляева Н. Н., Кумпан Н. Б., Панасюк Л. В. Морфофункциональные исследования в гигиене. М.: Медицина, 1984. 160 с.

Бурлакова Е. Б., Голощапов Н. В., Жижина Г. П., Конрадов А. А. Новые аспекты закономерностей действия низкоинтенсивного облучения в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 1999. Т. 39, № 1. С. 26–34.

Бычковская И. Б., Степанов Р. П., Федорцева Р. Ф. Особые долговременные изменения клеток при воздействии радиации в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2002. Т. 42, № 1. С. 20–35.

Волков В. П. Новый подход к оценке морфофункционального состояния эндокринных желез // Universum: медицина и фармакология: электрон. научн. журн. 2014. No. 9 (10). URL: <https://7universum.com/ru/med/archive/item/1589> (дата обращения: 01.03.2021).

Евсеева Т. И., Гераськин С. А., Вахрушева О. М. Оценка вклада факторов радиационной и химической природы в формирование биологических эффектов в популяции горошка мышиноного с территории складирования отходов радиевого производства (пос. Водный, Республика Коми) // Радиационная биология. Радиоэкология. 2014. Т. 54, № 1. С. 85–96.

Ермакова О. В. Структурно-функциональные показатели щитовидной железы и надпочечников полевок-экономок с радиоактивных территорий при дополнительном холодом воздействии // Радиэкологические исследования в 30-километровой зоне аварии на Чернобыльской АЭС. Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 127. Сыктывкар, 1993. С. 20–26.

Ермакова О. В. Структурные перестройки периферических эндокринных желез мышевидных грызунов в условиях хронического облучения в малых дозах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2008. 45 с.

Зольникова И. Ф. Структурно-функциональная оценка адаптации щитовидной железы и надпочечников ондатры в естественных условиях Байкальского региона и при антропогенном воздействии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Благовещенск, 2021. 23 с.

Ивантер Э. В. Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

Каргина М. В. Морфометрические показатели функционального состояния надпочечников белых крыс и их изменение в условиях кадмиевой интоксикации при естественном и измененном фоторежиме: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2013. 24 с.

Когарко И. Н., Аклеев А. В., Петушкова В. В., Нейфах Е. А., Когарко Б. С., Ктиторова О. В., Ганеев И. И. К вопросу о формировании адаптивного ответа под действием природного и профессионального факторов хронического облучения. Обзор литературы // Радиация и риск (Бюллетень национального радиационно-эпидемиологического регистра). 2021. Т. 30, № 3. С. 134–148. doi: 10.21870/0131-3878-2021-30-3-134-148

Ленчер О. С. Состояние гормональных и морфологических показателей активности надпочечников при холодовой адаптации // Научное обозрение. Биологические науки. 2016. № 5. С. 5–11.

Маслов В. И., Маслова К. И., Груздев В. И. Изменение интенсивности размножения полевок-экономок под влиянием радиоэкологических и других природных факторов // Миграция и биологическое действие естественных радионуклидов в условиях северных биогеоценозов. Сыктывкар, 1980. С. 91–100. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 46).

Обут Т. А., Овсякова М. В., Черкасова О. П. Пролонгированный лимитирующий стресс-реактивность эффект дегидроэпиандростеронсульфата // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2006. Т. 141, № 5. С. 507–510.

Петин В. Г., Жураковская Г. П., Пантюхина А. Г., Рассохина А. В. Малые дозы и проблемы синергетического взаимодействия факторов окружающей среды // Радиационная биология. Радиозология. 1999. Т. 39, № 1. С. 113–126.

Петин В. Г., Жураковская Г. П., Комарова Л. Н. Радиобиологические основы синергических взаимодействий в биосфере. М.: ГЕОС, 2012. 219 с.

Рыжавский Б. Я. Изменения коры надпочечников в процессе старения и некоторые способы воздействия на нее: Автореф. дис. ... докт. мед. наук. Новосибирск, 1979. С. 30–31.

Солодкова О. А. Морфофункциональная характеристика надпочечников крыс при холодовом стрессе на фоне приема экстракта и гидролизата из кукумарии японской: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. Владивосток, 2008. 22 с.

Структурные основы адаптации и компенсации нарушенных функций: Руководство АН СССР, АМН СССР / Ред. Д. С. Саркисова. М.: Медицина, 1987. 445 с.

Суханов С. Г., Карманова Л. В. Морфо-физиологические особенности эндокринной системы у жителей арктических регионов Европейского Севера России. Архангельск: Изд-во САФУ, 2014. 107 с.

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

Черкасова О. П., Федоров В. И. Одновременное исследование содержания кортикостерона и 11-дегидрокортикостерона в надпочечниках и плазме крови при остром стрессе // Пробл. эндокринологии. 2001. Т. 47, № 1. С. 37–39. doi: 10.14341/probl11315

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 164 с.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологии индикаторов в экологии наземных позвоночных // Труды Института экологии растений и животных / АН СССР. Уральский филиал. 1968. Вып. 58. 386 с.

Шмурун Р. И. Функциональное состояние надпочечников человека по данным морфологического анализа и некоторые замечания к методике их исследования // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1975. Т. 69, № 9. С. 84–91.

Djordjevic J., Djordjevic A., Adzic M., Radojicic M. B. Effects of chronic social isolation on Wistar rat behavior and brain plasticity markers // Neuropsychobiology. 2012. No. 66. P. 112–119. doi: 10.1159/000338605

Liang H., Wang H. B., Liu H. Z., Wen X. J., Zhou Q. L., Yang Ch. X. The effect of combined treatment with sevoflurane and cisplatin on growth and invasion of human adenocarcinoma cell line A549 // Biomed. Pharmacother. 2013. Vol. 67. P. 503–509. doi: 10.1016/j.biopha.2013.03.005

Taulavuori K., Prasad M. N. V., Taulavuori E., Laine K. Metal stress consequences on frost hardiness of plants at northern high latitudes: a review and hypothesis // Environ. Pollution. 2005. Vol. 135. P. 209–220. doi: 10.1016/j.envpol.2004.11.006

Поступила в редакцию 10.03.2021

References

Avtandilov G. G. Meditsinskaya morfometriya [Medical morphometry]. Moscow: Meditsina, 1990. 382 p.

Akleev A. A. Immunnyi status u lits, podvergshikh-sya khronicheskomu radiatsionnomu vozdeistviyu, v period realizatsii otdalennykh posledstviy [Immune status in persons exposed to chronic radiation exposure during the implementation of long-term consequences]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Chelyabinsk, 2019. 46 p.

Alyab'ev F. V., Arbykin Yu. A., Serebrov T. V., Yaushev T. R., Vognerubov R. N., Mel'nikova S. Yu., Voronkov S. V., Logvinov S. V. Morfofunktsional'nye izmeneniya vnutrennikh organov i nekotorykh biokhimicheskikh pokazatelei v dinamike obshchego pereokhlazhdeniya organizma [Morphological and functional changes in internal organs and some biochemical parameters in the dynamics of general hypothermia]. *Sibirskii med. zhurn.* [Siberian Med. J.]. 2014. Vol. 29, no. 2. P. 71–74.

Baraboi V. A. Stress: priroda, biologicheskaya rol', mekhanizmy, iskhody [Stress: nature, biological role, mechanisms, and outcomes]. Kiev, 2006. 424 p.

Baranova T. Yu. Funktsional'naya morfologiya gipotalamo-gipofizarno-nadpochechnikovoi sistemy pri ostrom infarkte miokarda [Functional morphology of the hypothalamic-pituitary-adrenal system in acute myocardial infarction]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Moscow, 2008. 22 p.

Bonashevskaya T. N., Belyaeva N. N., Kumpan N. B., Panasyuk L. V. Morfofunktsional'nye issledovaniya v gigiene [Morphofunctional research in hygiene]. Moscow: Meditsina, 1984. 160 p.

Burlakova E. B., Goloshchapov N. V., Zhizhina G. P., Konradov A. A. Novye aspekty zakonomernostei deistviya nizkointensivnogo oblucheniya v malykh dozakh [New aspects of low-intensity irradiation patterns]. *Radi-*

atsionnaya biol. Radioekol. [Radiation Biol. Radioecol.]. 1999. Vol. 39, no. 1. P. 26–34.

Bychkovskaya I. B., Stepanov R. P., Fedortseva R. F. Osobyе dolgovremennye izmeneniya kletok pri vozdeistvii radiatsii v malykh dozakh [Special long-term changes in cells when exposed to low dose irradiation]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2002. Vol. 42, no. 1. P. 20–35.

Cherkasova O. P., Fedorov V. I. Odnovremennoe issledovanie sodержaniya kortikosterona i 11-degidrokortikosterona v nadpochechnikakh i plazme krovi pri ostrom stresse [Simultaneous study of the content of corticosterone and 11-dehydrocorticosterone in the adrenal glands and blood plasma in acute stress]. *Probl. endokrinologii* [Probl. Endocrinology]. 2001. Vol. 47, no. 1. P. 37–39.

Chernyavskii F. B., Tkachev A. V. Populyatsionnye tsikly lemmingov v Arktike: ekologicheskie i endokrinnye aspekty [Population cycles of lemmings in the Arctic: ecological and endocrine aspects]. Moscow: Nauka, 1982. 164 p.

Evseeva T. I., Geras'kin S. A., Vakhrusheva O. M. Otsenka vklada faktorov radiatsionnoi i khimicheskoi prirody v formirovanie biologicheskikh effektov v populyatsii goroshka myshinogo s territorii skladirovaniya otkhodov radiyevogo proizvodstva (pos. Vodnyi, Respublika Komi) [Assessment of the contribution of radiation and chemical factors to the formation of biological effects in the tufted vetch population from the territory of storage of radium production waste (Vodny village, Komi Republic)]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 2014. Vol. 54, no. 1. P. 85–96.

Ermakova O. V. Strukturno-funktsional'nye pokazateli shchitovidnoi zhelezy i nadpochechnikov polevok-ekonomok s radioaktivnykh territorii pri dopolnitel'nom kholodovom vozdeistvii [Structural and functional parameters of the thyroid gland and adrenal glands of root voles from radioactive territories under additional cold exposure]. *Radioekol. issled. v 30-kilometrovoy zone avarii na Chernobyl'skoi AES* [Radioecol. studies in the 30-km zone of the accident at the Chernobyl nuclear power plant]. *Tr. Komi NTs UrO RAN*, No. 127. Syktyvkar, 1993. P. 20–26.

Ermakova O. V. Strukturnye perestroiki perifericheskikh endokrinnykh zhelez myshevidnykh gryzunov v usloviyakh khronicheskogo oblucheniya v malykh dozakh [Structural rearrangements of the peripheral endocrine glands of small rodents under chronic low-dose irradiation]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow, 2008. 45 p.

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

Kargina M. V. Morfometricheskie pokazateli funktsional'nogo sostoyaniya nadpochechnikov belykh krysov i ikh izmenenie v usloviyakh kadmievoi intoksikatsii pri estestvennom i izmenennom fotorezhime [Morphometric indicators of the functional state of the adrenal glands of white rats and their change under conditions of cadmium intoxication with natural and altered photoregime]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Astrakhan, 2013. 24 p.

Kogarko I. N., Akleev A. V., Petushkova V. V., Neifakh E. A., Kogarko B. S., Ktitorova O. V., Ganeev I. I.

K voprosu o formirovanii adaptivnogo otveta pod deistviem prirodnogo i professional'nogo faktorov khronicheskogo oblucheniya. Obzor literatury [On the formation of an adaptive response under the influence of natural and occupational factors of chronic exposure. A literature review]. *Radiatsiya i risk (Byull. nats. radiatsionno-epidemiol. registra)* [Radiation and Risk (Bull. National Radiation Epidemiol. Register)]. 2021. Vol. 30, no. 3. P. 134–148. doi: 10.21870/0131-3878-2021-30-3-134-148

Lencher O. S. Sostoyanie gormonal'nykh i morfologicheskikh pokazatelei aktivnosti nadpochechnikov pri kholodovoi adaptatsii [The state of hormonal and morphological indicators of the activity of the adrenal glands during cold adaptation]. *Nauch. obozrenie. Biol. nauki* [Scientific Review. Biol. Sci.]. 2016. No. 5. P. 5–11.

Maslov V. I., Maslova K. I., Gruzdev V. I. Izmenenie intensivnosti razmnozheniya polevok-ekonomok pod vliyaniem radioekologicheskikh i drugikh prirodnykh faktorov [Changes in the breeding intensity of root voles under the influence of radioecological and other natural factors]. *Migratsiya i biol. deistvie estestv. radionuklidov v usloviyakh severnykh biogeotsenozov* [Migration and biol. action of natural radionuclides in the conditions of northern biogeocenoses]. *Tr. Komi fil. AN SSSR, № 46* [Proceed. Komi Br. AS of the USSR, no. 46]. Syktyvkar, 1980. P. 91–100.

Obut T. A., Ovsyukova M. V., Cherkasova O. P. Prolongirovanniy limitiruyushchii stress-reaktivnost' effekt dehidroepiandrosteronsul'fata [Prolonged stress-reactivity-limiting effect of dehydroepiandrosterone sulfate]. *Byull. eksperimental'noi biol. i meditsiny* [Bull. Experimental Biol. and Medicine]. 2006. Vol. 141, no. 5. P. 507–510.

Petin V. G., Zhurakovskaya G. P., Pantyukhina A. G., Rassokhina A. V. Malye dozy i problemy sinergeticheskogo vzaimodeistviya faktorov okruzhayushchei sredy [Low doses and problems of synergistic interaction of environmental factors]. *Radiatsionnaya biol. Radioekol.* [Radiation Biol. Radioecol.]. 1999. Vol. 39, no. 1. P. 113–126.

Petin V. G., Zhurakovskaya G. P., Komarova L. N. Radiobiologicheskie osnovy sinergeticheskikh vzaimodeistvii v biosfere [Radiobiological bases of synergistic interactions in the biosphere]. Moscow: GEOS, 2012. 219 p.

Ryzhavskii B. Ya. Izmeneniya kory nadpochechnikov v protsesse stareniya i nekotorye sposoby vozdeistviya na nee [Changes in the adrenal cortex during aging and some ways of affecting it]: DSc (Dr. of Med.) thesis. Novosibirsk, 1979. P. 30–31.

Solodkova O. A. Morfofunktsional'naya kharakteristika nadpochechnikov krysov pri kholodovom stresse na fone priema ekstrakta i gidrolizata iz kukumarii yaponskoi [Morphofunctional characteristics of the adrenal glands of rats under cold stress while receiving an extract and hydrolyzate from Japanese cucumaria]: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Vladivostok, 2008. 22 p.

Strukturnye osnovy adaptatsii i kompensatsii narushennykh funktsii: Rukovodstvo AN SSSR, AMN SSSR [Structural foundations of adaptation and compensation of impaired functions: Guide of the USSR Academy of Sciences, USSR Academy of Medical Sciences]. Ed. D. S. Sarkisova. Moscow: Meditsina, 1987. 445 p.

Sukhanov S. G., Karmanova L. V. Morfo-fiziolicheskie osobennosti endokrinnoi sistemy u zhitel'ei arkticheskikh regionov Evropeiskogo Severa Rossii [Morpho-physiological features of the endocrine system in residents of the Arctic regions of the European North of Russia]. Arkhangel'sk: SAFU, 2014. 107 p.

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

Shmurun R. I. Funktsional'noe sostoyanie nadpocheknikov cheloveka po dannym morfologicheskogo analiza i nekotorye zamechaniya k metodike ikh issledovaniya [The functional state of the human adrenal glands according to the data of morphological analysis and some comments on the method of their study]. *Arkh. anatomii, gistologii i embriologii* [Arch. Anatomy, Histology and Embryology]. 1975. Vol. 69, no. 9. P. 84–91.

Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskii L. N. Metod morfofiziologii indikatorov v ekologii nazemnykh pozvonochnykh [Method of morphophysiology of indicators in the ecology of terrestrial vertebrates]. *Trudy Inst. ekol. rast. i zhivotnykh*. AN SSSR. Ural'skii fil. [Proceed. Inst. Ecol. Plants Animals. AS of the USSR. Ural Br.]. 1968. Iss. 58. 386 p.

Volkov V. P. Novyi podkhod k otsenke morfofunktsional'nogo sostoyaniya endokrinnykh zhelez [A new approach to assessing the morphofunctional

state of the endocrine glands]: *Elektron. nauchn. zhurn Universum: Meditsina i farmakologiya* [E-journal Universum: medicine and pharmacology]. 2014. No. 9(10). URL: <https://7universum.com/ru/med/archive/item/1589> (accessed: 01.03.2021).

Zol'nikova I. F. Strukturno-funktsional'naya otsenka adaptatsii shchitovidnoi zhelezy i nadpocheknikov ondatry v estestvennykh usloviyakh Baikalskogo regiona i pri antropogennom vozdeystvii [Structural and functional assessment of the adaptation of the thyroid gland and adrenal glands of the muskrat in the natural conditions of the Baikal region and under man-induced impact]: Summary of PhD (Cand. of Biol.). Blagoveshchensk, 2021. 23 p.

Djordjevic J., Djordjevic A., Adzic M., Radojic M. B. Effects of chronic social isolation on Wistar rat behavior and brain plasticity markers. *Neuropsychobiology*. 2012. No. 66. P. 112–119. doi: 10.1159/000338605

Liang H., Wang H. B., Liu H. Z., Wen X. J., Zhou Q. L., Yang Ch. X. The effect of combined treatment with sevoflurane and cisplatin on growth and invasion of human adenocarcinoma cell line A549. *Biomed. Pharmacother.* 2013. Vol. 67. P. 503–509. doi: 10.1016/j.biopha.2013.03.005

Taulavuori K., Prasad M. N. V., Taulavuori E., Laine K. Metal stress consequences on frost hardiness of plants at northern high latitudes: a review and hypothesis. *Environ. Pollution*. 2005. Vol. 135. P. 209–220. doi: 10.1016/j.envpol.2004.11.006

Received March 10, 2021

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Ермакова Ольга Владимировна

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
Федеральный исследовательский центр
«Коми научный центр УрО РАН»
ул. Коммунистическая, 28, ГСП-2, Сыктывкар,
Республика Коми, Россия, 167982
эл. почта: ermakova@ib.komisc.ru
тел.: (8212) 312875

CONTRIBUTOR:

Ermakova, Olga

Institute of Biology, Komi Scientific Centre,
Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
28 Kommunisticheskaya St., 167982 Syktyvkar, Russia
e-mail: ermakova@ib.komisc.ru
tel.: (8212) 312875