
УДК 574.5:[699.887.3:616-039.3]

М. И. Кузьменко

РЕАКЦИИ ГИДРОБИОНТОВ НА ИОНИЗИРУЮЩЕЕ ОБЛУЧЕНИЕ

В условиях радионуклидного загрязнения водных экосистем гидробионты разных таксонов проявляют индуцированные хроническим внешним и внутренним облучением реакции-ответы. Приводятся определения таких реакций на облучение, как чувствительность, стимуляция, поражаемость. Нивелирование понятий «радиочувствительность» и «радиационная поражаемость» и отсутствие сравнительного анализа развития тесно взаимосвязанных реакций биотических компонентов разных иерархических уровней являются препятствием для дальнейшего исследования и познания сверхсложных и многоступенчатых процессов поражения и восстановления облучаемых биосистем.

Ключевые слова: гидробионты, биотические компоненты, ионизирующее облучение, реакции, поражаемость.

Со времени открытия явления радиоактивности А. А. Беккерелем в 1896 г. во многих странах мира выполнены радиобиологические исследования различной направленности и сложности, в результате которых получены многочисленные данные, свидетельствующие о нарушении структур и функций в облучаемых биосистемах разных уровней организации: генах (субклеточных структурах), клетках, органах, организмах, популяциях и сообществах (биоценозах). Современные исследования в области водной, как и общей, радиозологии основываются на триедином подходе: определении активности радионуклидов, содержащихся в среде обитания и депонированных в гидробионтах, установлении поглощенной дозы и изучении последствий облучения организмов разных таксонов. Однако до последнего времени в научных публикациях не в полной мере упорядочены и не даны исчерпывающие определения реакций-ответов, названия которых наиболее часто подменяются лаконичным термином «радиобиологические эффекты» у облучаемых представителей биоты. Недостаточно четкие формулировки названий реакций-ответов облучаемых биосистем, нивелирование понятий «радиочувствительность» и «радиационная поражаемость» и, главное, отсутствие интегрального сравнительного анализа развития тесно взаимосвязанных реакций-ответов составляют существенное препятствие для исследования и познания сверхсложных и многоступенчатых процессов поражения и восстановления биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней.

© М. И. Кузьменко, 2018

Актуальность изучения лучевого поражения и восстановления биосистем обуславливается тем, что расширение использования радиоактивных веществ в различных областях науки и техники, увеличение количества и масштабов техногенных радионуклидных аномалий в биосфере опережают более медленные эволюционно запрограммированные процессы адаптации и восстановления растительных и животных организмов в наземных и водных экосистемах. Стратегическая цель радиобиологии и радиоэкологии на современном этапе развития состоит в познании сформированных в течение многовековой эволюции реакций-ответов, процессов и механизмов поражения и восстановления и разработке научно обоснованных принципов и методов защиты биоразнообразия биосферы от негативного воздействия прогрессирующего радионуклидного загрязнения и переоблучения. В статье на основе имеющихся к настоящему времени литературных сведений и результатов выполненных в отделе водной радиоэкологии Института гидробиологии НАН Украины многолетних оригинальных исследований, а также терминов, представленных в Словаре украинской биологической терминологии [17] приводятся названия и определения реакций-ответов на ионизирующее облучение биотических компонентов разных иерархических уровней: субклеточных структур → клеток → органов → организмов → популяций → сообществ.

Особенности ионизирующего облучения гидробионтов

В практике радиобиологических и радиоэкологических исследований последствий ионизирующего облучения организмов принято различать: *способы облучения* — общее, локальное, внешнее, внутреннее; *вид облучения* — одноразовое или фракционированное, острое или хроническое; *тип облучения* — редкоионизирующее или плотноионизирующее; *пространственное распределение дозы облучения* — равномерное, неравномерное [8].

Такие способы, виды и типы ионизирующих излучений, как локальное, фракционное и неравномерное, обычно применяются в практике экспериментальных радиобиологических и радиоэкологических исследований. В условиях радионуклидного загрязнения водоемов гидробионты подвергаются общему внешнему и внутреннему ионизирующему облучению. У микробиоты за счет депонированных и растворенных в водной среде радионуклидов доза облучения клеток распределяется практически равномерно. В организме гидробионтов с развитым хитиновым покровом (Crustacea) или с достаточно плотными и с высоким содержанием Са раковинами (Mollusca) жизненно важные внутренние органы более защищены от внешнего плотноионизирующего облучения.

Форма и глубина проявления разноотдаленных во времени реакций-ответов организмов разных таксонов на ионизирующее облучение определяются, с одной стороны, особенностями облучения, его способом, видом и типом, а также мощностью и суммарной поглощенной дозой, а с другой — уровнем эволюционного развития, сформированными в филогенезе генетическими и изменяемыми в онтогенезе физиолого-биохимическими и анатомо-морфологическими свойствами, определяющими чувствительность к облучению, радиостимуляцию (гормезис), поражаемость, адаптивность, радиоустойчивость и радиационно индуцируемое сокращение продолжительности жизни организмов, возрастную и половую структуру, динамику чис-

ленности особей в популяции и, в конечном счете, сукцессионные процессы в биоценозах.

В изменчивых природных условиях организмам и их популяциям свойственна функциональная дискретность, асинхронность в развитии не только особей разных таксонов, но и внутривидовая, что играет важнейшую роль в формировании динамического равновесия, процессов, определяющих относительно стабильное и устойчивое функционирование водных экосистем. Особям присущи индивидуальные генетические, метаболические и анатомо-морфологические свойства, интенсивность физиолого-биохимических процессов (питания, дыхания, выделения, движения, размножения, роста) и длительность жизненного цикла, которые интегрируются в общем метаболизме организма и определяют эволюционно сформированную активность и, в различных взаимосочетаниях, — реакции-ответы на воздействие надфоновое ионизирующего облучения и модифицирующее влияние изменчивых абиотических (солнечная радиация, температура, химический состав водной среды, ксенобиотика и др.) и биотических факторов (стадия онтогенеза, активность метаболических процессов, возрастная и половая структура популяции и ее плотность, наличие в среде жизнедеятельности и, особенно, в организмах веществ со свойствами радиосенсибилизаторов или радиопротекторов).

Микробиота, организмы растений и животных не имеют специфических к ионизирующему облучению сенсоров, чувствительных рецепторов, способных после передачи энергии заряженных элементарных частиц, или первичных радиационно-физических взаимодействий и радиационно-химических реакций, мгновенно адекватно отреагировать физическими реакциями защиты или дистанцирования от источника переоблучения. Организмы имеют свои специфические, как независимые, так и сопряженные, эволюционно сформированные механизмы, обеспечивающие последовательную реализацию радиационно индуцируемых метаболических, структурных и функциональных преобразований, которые проявляются в форме чувствительности, стимуляции, поражаемости, адаптивности, устойчивости и/или сокращения онтогенеза. Проблемность познания механизмов реакций многоклеточных организмов и, тем более, надорганизменных систем — популяций и биоценозов — осложняется тем, что несмотря на разную направленность индуцируемых реакций, они (или некоторые из них) могут происходить одновременно, например поражение и адаптация. И даже структуры клетки, отличающиеся структурно-функциональной гетерогенностью, на одни и те же дозы ионизирующего облучения могут отвечать реакциями с разными механизмами и интенсивностью. И только с проявлением более выраженной ответной реакции на облучение представляется возможность ее регистрации, в то время как другие ответные реакции могут быть менее интенсивными и маскироваться в общем метаболизме.

Радиационно индуцируемые нарушения в биотических компонентах разных уровней структурно-функциональной организации

В гидробиологии широко используются синонимические названия биотических составляющих экосистем: биота, организмы, особи, популяции,

сообщества, биотические компоненты. В контексте рассматриваемых нами проблемных вопросов термин «биотические компоненты водных экосистем» можно рассматривать с позиции таксономии — это микробиота, представители разных видов низших и высших растений, беспозвоночных и позвоночных животных, а также исходя из принципа иерархической организации — гены и другие субклеточные структуры, клетки, органы, организмы, популяции, сообщества (биоценозы). Проявление реакций на ионизирующее облучение свойственно биотическим структурам разных уровней иерархической организации, и вполне очевидна приемлемость использования термина «биотические компоненты», который охватывает все доорганизменные и надорганизменные структуры и логически наиболее согласуется с концепцией экосистемы. Если принять во внимание стохастичность взаимодействия заряженных частиц облучения с огромнейшим количеством субклеточных структур — от молекул до органелл, то постановка задачи установления закономерностей трансформации радиационно индуцируемых эффектов от уровня клетки до организма, популяции и биоценоза представляется достаточно проблематичной. Здесь содержится много неопределенностей, среди которых стохастичность нарушений облучаемых субклеточных структур, ответных реакций клеток в популяции, тканей и органов — у многоклеточных организмов и их популяциях, а также неопределенности, связанные с воздействием многочисленных модифицирующих абиотических и биотических факторов водной среды.

В основе организации процессов жизнедеятельности природных биосистем заложены принципы иерархии, структурной и функциональной соподчиненности уровней организации, при которых последующий уровень доминирует над предыдущим [17]. Биотическим компонентам соответствующих уровней свойственны реакции на облучение, которые отличаются стохастичностью и динамичностью. Как справедливо отмечает Ю. А. Кутлахмедов [12], каждому уровню биологической организации присущи свои меры радиобиологических эффектов, свой набор реакций-ответов, которые, образуясь в нижних уровнях, системой «функциональных операторов»-механизмов трансформируются на вышележащий уровень. Реакция-ответ биологических компонентов соответствующих иерархических уровней определяется структурами, функциями и механизмами, обеспечивающими, в зависимости от доз ионизирующего облучения, последовательное во времени формирование разных количественных и качественных радиобиологических эффектов.

Все первичные взаимодействия ионизирующих излучений с биотическими компонентами происходят на субклеточном и клеточном уровнях. Заряженные частицы и/или кванты ионизирующих излучений, передавая энергию атомам и молекулам, взаимодействуют с клеточными метаболитами и структурами и, как следствие, индуцируют реакции, которые сначала проявляются на уровне отдельных клеток — основных структурно-функциональных единиц всех живых одноклеточных и многоклеточных организмов, а затем по принципу конвейера радиационно-химические реакции трансформируются в последующих биотических компонентах более высоких уровней: органах → организмах → популяциях → сообществах. На молекулярно-генетическом, клеточном, органном и организменном уровнях про-

являются радиочувствительность, радистимуляция, поражаемость, радиоадаптация, радиоустойчивость, сокращение продолжительности жизни и летальность; на популяционном — изменение возрастной и половой структуры, динамики численности; на ценоотическом — изменение эволюционно сформированных сукцессий, интегральных потоков вещества, энергии и информации.

В радиобиологии и радиоэкологии известна зависимость времени формирования и проявления реакций на ионизирующее облучение от уровня организации биотических компонентов: с усложнением организации компонентов возрастает время формирования, проявления и увеличивается разнообразие радиобиологических эффектов. На уровне радиационно-физического взаимодействия и радиационно-химических реакций радиобиологические эффекты проявляются через доли секунды, на уровне клеток — через минуты-часы. Последствия ионизирующего облучения биотических компонентов надорганизменного уровня — популяций и биоценозов — проявляются через месяцы, годы, многие десятилетия [5].

В результате выполненных исследований была установлена последовательность реакций организмов рыб в соответствии с увеличением мощности поглощенных доз ионизирующего облучения [24]. Так, в диапазоне доз $1 \cdot 10^{-6}$ — $1 \cdot 10^{-5}$ Гр/сут организмы рыб проявляют чувствительность к облучению и слабую стимуляцию в развитии. Облучение в дозах $5 \cdot 10^{-4}$ — $1 \cdot 10^{-3}$ Гр/сут индуцирует изменения в крови и ингибирует активность иммунной системы; в дозе $< 5 \cdot 10^{-4}$ — наблюдается вероятность адаптации организмов к действию облучения с последующим восстановлением основных биологических показателей. С увеличением доз облучения возрастает глубина и разнообразие поражений: при $2 \cdot 10^{-3}$ — $5 \cdot 10^{-3}$ Гр/сут — происходят структурно-функциональные нарушения в репродуктивной системе, $5 \cdot 10^{-3}$ — $1 \cdot 10^{-2}$ — сокращение продолжительности жизни особей, $1 \cdot 10^{-2}$ — $1 \cdot 10^{-1}$ Гр/сут — развитие стерильности и нарушений эмбрионального развития. Ионизирующее облучение в дозах 0,1—1,0 Гр/сут сопровождается высокой гибелью эмбрионов рыб, а при $> 5,0$ — возрастанием гибели особей половозрелых рыб.

Следует подчеркнуть, что реакции-ответы организмов на ионизирующее облучение отличаются специфичностью на уровне первичных радиационно-химических реакций, а дальнейшие биохимические и структурно-функциональные преобразования могут быть близкими к биологическим последствиям, обусловленным другими, как физическими, так и химическими, факторами. Поэтому в практике радиобиологических и радиоэкологических исследований важное значение имеет выбор меры, количественной оценки интенсивности и значимости для жизнедеятельности реакций, то есть теста на последствия облучения представителей разных таксонов. В зависимости от задач исследований, особенностей облучаемых биотических компонентов и экспериментальной оснащённости наиболее часто качественно и количественно определяются такие первичные продукты радиационно-химических реакций, как $\text{H}\cdot$, $\text{OH}\cdot$ и другие, повреждение биологически важных молекул, например ДНК, хромосомные aberrации, нарушение хроматина, образование микроядер, сокращение продолжительности жизни и другие

изменения в онтогенезе особей, а также в жизнедеятельности популяций и эволюционно сформированных биоценозов.

В соответствии с пуассоновским характером распределения первичных актов вероятность взаимодействия квантов и корпускул излучения с молекулами-мишенями клеток при наименьшей дозе не равна нулю. А. Н. Михеев аргументированно заключает: «Любая поглощенная доза ионизирующего облучения способна вызвать ответную реакцию на молекулярном уровне, и вся проблема сводится к ее обнаружению» [14].

Реакции биосистем на ионизирующее облучение — это сложнейшая цепь событий с последовательными и в разной степени отдаленными во времени нарушениями и восстановлениями структур и функций биотических компонентов разных уровней иерархической организации — от субклеточного до ценотического. Преобразования в облучаемых биотических компонентах происходят в онтогенезе, могут трансформироваться в филогенезе поколений и оцениваются поглощенной дозой ионизирующего облучения.

Типы реакций биотических компонентов разных уровней иерархической организации на ионизирующее облучение

Радиочувствительность — скорость и степень реагирования на минимальные дозы надфоновое ионизирующее облучения биотических компонентов без каких-либо нарушений их структур и функций. Радиочувствительность проявляется в результате происходящих на субклеточном уровне ионизации и радиолиза молекул метаболитов в треке заряженных частиц и первичных радиационно-химических реакций: отщепления-присоединения водорода, образования NH_2 и других фрагментов молекул.

В организме растений и животных радиочувствительность разных клеток, тканей и органов существенно различается. Так, повышенной радиочувствительностью отличаются: у растений — клетки генеративных органов, молодые делящиеся клетки апикальных меристем и проростков; у животных — створовые клетки крови и органов зрения, нервной и репродуктивной систем. В онтогенезе радиочувствительность существенно изменяется: наиболее высокая отмечена на ювенильных стадиях, с дальнейшим развитием, в период климакса, она снижается.

Термины «радиочувствительность» и «радиостойчивость» широко используются в радиобиологии и радиоэкологии как взаимодополняющие в том смысле, что высокая радиочувствительность соответствует низкой радиостойчивости. Д. М. Гродзинский [2] обратил внимание на то, что эти термины могут использоваться и не как синонимы, когда под радиочувствительностью понимают проявление первичных радиационно-физических и радиационно-химических реакций на облучение без нарушения биологических структур и функций, в то время как радиостойчивость — способность биотического компонента сохранять жизнедеятельность после облучения в определенных дозах. Нам представляется, что в терминах «радиочувствительность» и «радиостойчивость» содержится разная смысловая нагрузка и

соответствующие им механизмы вначале имеют общий характер, а с увеличением дозы облучения повышается активность радиационно-химических реакций, с последующим увеличением глубины и разнообразия радиобиологических эффектов.

Радиостимуляция (радиогормезис) — универсальная ответная реакция биотических компонентов на ионизирующее облучение в определенном диапазоне доз, которая проявляется в интенсификации процессов жизнедеятельности. Универсальность реакции радиостимуляции состоит в том, что она может осуществляться у биотических компонентов разных иерархических уровней в активации метаболических процессов, функций, ускорении роста, развития, увеличении линейных размеров, накоплении биомассы, сокращении продолжительности онтогенеза и повышении резистентности к действию ксенобиотиков [9, 14]. Примерами радиостимуляции могут служить результаты наблюдений после аварии на Чернобыльской АЭС (1986 г.) в вегетационные периоды 1986—1988 гг. в интенсивно загрязненном радионуклидами верхнем участке Киевского водохранилища. При мощности поглощенной дозы $3,0 \cdot 10^{-3}$ — $7,1 \cdot 10^{-1}$ мГр/сут за пределами количественных характеристик многолетней динамики массово развивались представители родов *Lemna* и *Nymphaea*, интенсивно цвел *Stratiotes aloides* [1]. Имеются данные, согласно которым у облучаемых растений ускорялось развитие, цветение и созревание, однако их размеры и продуктивность нередко были меньше, чем у растений, которые не облучались [8]. Стимуляция развития половых продуктов и личинок рыб наблюдалась после γ -облучения в дозе 0,1—0,5 Гр.

Как особая реакция радиостимуляции, в культурах микромицетов, выделенных из почвы внутренних помещений объекта «Укрытие» над разрушенным взрывом реактором ЧАЭС, вследствие облучения большими дозами (150—1000 Гр) происходила активация ростовых процессов и направленный рост гиф к источникам облучения — *положительный радиотропизм* [19, 20].

Следует подчеркнуть, что простимулированное ионизирующим облучением развитие популяции того или иного вида не может свидетельствовать о положительных последствиях для жизнедеятельности и развития биоценоза. В стимуляции, как и в депрессии, жизнедеятельности популяций вида(ов) таятся потенциальные нарушения эволюционно сформированных структур и функций всех компонентов ценоза. А. Н. Михеев [13] отмечает, что термин «стимуляция» не указывает на однозначно позитивный эффект для жизнедеятельности биотического компонента, поскольку стимуляция таких катаболических, или деструктивных, процессов, как например, старение, увеличение частоты хромосомных aberrаций, патогенез, может приводить не только к угнетению процессов жизнедеятельности, но и к летальному для организма исходу. С точки зрения адаптивности, стимуляция катаболизма, или апоптоз, может быть полезной на определенной стадии онтогенеза, в то время как стимуляция старения только ускоряет гибель организма.

Радиационная поражаемость — повреждения, неспособность биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней противостоять ионизирующему облучению и сохранять эволюционно сформиро-

ванные структуры и функции. Поражения — наиболее изученные реакции-ответы биотических компонентов и организмов разных таксонов, что объясняется непреходящей актуальностью и большими методическими возможностями для исследований стратегической и многоаспектной научно-практической проблемы радиационной защиты растительного, животного мира и человека.

Биотические компоненты каждого уровня организации имеют свои критические структуры и функции, реакции которых выполняют роль своеобразных пусковых механизмов развития в разных формах трудно прогнозируемых нарушений. Начальные структуры, модифицированные ионизирующим облучением, трансформируются в пораженные структуры более высоких иерархических уровней. Ионизированные атомы и молекулы повреждают макромолекулы, геном, нарушают биохимические реакции, структуры и функции органелл, а те, в свою очередь, — клеток.

На субклеточном уровне в результате радиационно-химических реакций активируются поглощение O_2 , расходование АТФ, процессы гидролиза и образуются активные формы кислорода (АФК) и свободные радикалы: супероксидный радикал O_2^- , супероксидный анион-радикал $\cdot O_2^-$, гидроксидный радикал $\cdot OH$ и перекись водорода H_2O_2 , радикал закиси азота $\cdot NO$. В облучаемых клетках происходит конвариантная редупликация ДНК, проявляется геномная нестабильность, нарушается внутриклеточный перенос генетической информации и активируется мутационный процесс [5, 14]. Особенно опасными и труднопрогнозируемыми являются радиационно индуцируемые мутации, сопровождающиеся изменениями наследственных признаков и свойств организмов и их популяций.

Как свидетельствуют результаты оригинальных исследований [4], в условиях хронического облучения в малых дозах в клетках происходят различные нарушения: блокируется репарация двунитиевых разрывов ДНК, с которыми связаны канцерогенез и различные генетические аномалии; индуцируемая геномная нестабильность передается в поколениях и сопровождается повышением изменчивости видов; происходит кумуляция изменений, индуцируемых облучением; формируются скрытые нарушения и усиливаются радиационные риски. В результате преобразования молекул метаболитов углеводов, аминокислот, белков, ферментов и надмолекулярных ассоциатов нарушается регуляция внутриклеточного метаболизма.

Среди радиобиологов преобладает мнение о беспороговом действии ионизирующего облучения на живые организмы: радиационные поражения, как и послерадиационные восстановления, носят случайный, вероятностный — стохастический характер. Минимальные нарушения в облучаемых субклеточных структурах могут быть не восстановлены. Теоретически, одно попадание кванта, или частицы, ионизирующего облучения в одну из структурно и функционально гетерогенных мишеней живых клеток — молекулу ДНК — достаточно, чтобы вызвать в ней мутацию [8].

Клетки на действие ионизирующего облучения, как и других стрессовых факторов, отвечают универсальными реакциями внутриклеточного ме-

таболизма, в результате которых повышается проницаемость мембран, изменяются физико-химические градиенты плазмалеммы и цитоплазмы [14, 15]. Радиационная поражаемость клеток в значительной мере зависит от их структуры. Так, клеткам с большими ядрами свойственна более высокая поражаемость по сравнению с клетками, содержащими мелкие ядра. В соответствии с законом Бергонье — Трибондо, чем выше пролиферативная активность клеток, тем выше их радиационная поражаемость [5]. У большинства клеток поражаемость возрастает с увеличением содержания ДНК, числа и размеров хромосом и в значительной степени зависит от функциональной активности, химического состава, содержания веществ с радиопротекторными или радиосенсибилизационными свойствами. А. Н. Михеев [14] в обобщенном виде изложил динамику радиационного поражения систем, которые проходят этапы пролиферации: возникновение пораженных молекул, органелл, клеток; одновременно с пролиферацией происходит дифференциация и интеграция пораженных структур и функций.

Реакция клеток на облучение в малых дозах является функцией поглощенной дозы и времени от начала облучения, в течение которого происходит каскад молекулярных взаимодействий [18].

Последствия ионизирующего облучения организмов, в зависимости от поглощенных доз, проявляются в различных патологических изменениях: угнетении иммунной системы; генетических повреждениях и новообразованиях; нарушениях эволюционно запрограммированных физиолого-биохимических процессов и жизненно необходимых функций, обеспечивающих обмен веществ, рост и размножение; снижении адаптивных реакций и устойчивости к патогенным и стрессовым воздействиям и, как интегрированное следствие — в прогрессирующем старении и сокращении продолжительности жизни [21]. У облученных родительских форм, не имеющих визуально заметных радиационно индуцируемых изменений, в последующих поколениях могут проявиться эффекты стимуляции или угнетения процессов метаболизма, снижения иммунитета, анатомо-морфологические аномалии и другие наследственные негативные свойства [6]. Высокой радиационной поражаемостью отличаются генеративные органы и апикальные меристемы побегов и корней растений. У растений, насекомых и лабораторных животных половина всех мутаций реализуется в первом поколении, остальные могут проявиться в последующих 15—20 поколениях и даже позже. Мерой генетического действия ионизирующего облучения является доза, увеличивающая количество мутаций в два раза. По разным оценкам, для радиочувствительных растений ее значения варьируют в пределах 0,1—1,0 Гр [8].

Среди гидробионтов наиболее эволюционно развиты и наиболее радиационно поражаемы, особенно на ранних стадиях онтогенеза, представители ихтиофауны. Если LD_{50} регистрируется для взрослых особей при облучении дозой 6—30 Гр, на стадии органогенеза — 2,50 Гр, то на первых стадиях эмбриогенеза — 0,16 Гр. Установлены дозы ионизирующего облучения, индуцирующие поражение функций у рыб: $5 \cdot 10^{-4}$ — $1 \cdot 10^{-3}$ Гр/сут — кроветворной, $2 \cdot 10^{-3}$ — $5 \cdot 10^{-3}$ — воспроизводительной, $1 \cdot 10^{-3}$ — $1 \cdot 10^{-2}$ — эндокринной и $3 \cdot 10^{-2}$ — $5 \cdot 10^{-2}$ Гр/сут — дыхательной [23].

Типы аномалий в генерациях *Hypophthalmichthys molitrix* [16]

Типы аномалий	Доля аномалий в генерации, %	
	1989 г.	1990 г.
Укорочение челюсти	1,85	0
Укорочение жаберных крышек	0,93	0
Укорочение туловища	0	2,55
Увеличение глаз	0,93	0
Искривление и укорочение плавников	3,70	1,27
Искривление и укорочение хвостового стебля	0,93	5,10
Неправильное расположение или редукция задней камеры плавательного пузыря	3,70	0
Выпячивание соматической ткани вблизи генитального отверстия самок	2,78	0
Асимметрия гонад	5,56	0
Водянистые полости в яичниках	0,93	0
Уродство формы гонад	4,63	3,18
Стерильность гонад	1,85	0
Бисексуальные (гермафродитные) гонады	0,93	0
Всего разных аномалий	28,70	12,10

Ионизирующее облучение производителей рыб индуцирует отдаленные во времени глубокие нарушения в организмах не только первого, но и последующих поколений. В таблице приведены типы аномалий в организмах первого и второго поколений, полученных от производителей *Hypophthalmichthys molitrix*, которые после аварии на ЧАЭС содержались в интенсивно загрязненном радионуклидами водоеме-охладителе.

Многочисленные данные [5, 8, 13, 14] свидетельствуют о том, что от ранних к поздним стадиям развития радиационно индуцируемая поражаемость организмов снижается; с повышением эволюционного развития от низкоорганизованных форм (бактерии, грибы, водоросли) до более эволюционно развитых форм (рыбы, млекопитающие) поражаемость организмов усиливается. В условиях совместного действия ионизирующего облучения, ксенобиотиков, патогенеза, гипоксии (недостатка O_2 в воде, снижения его содержания в органах и тканях) поражаемость организмов усиливается, проявляется радиосенсибилизация.

Воздействие ионизирующего облучения на популяции как совокупность особей одного вида, обладающих общим генофондом и занимающих определенную территорию, вызывает растянутые во времени нарушения генетической, возрастной, половой и размерной структуры, а также изменения

динамики численности. Результаты исследований, выполненных в области морской и пресноводной радиоэкологии [11, 22], свидетельствуют о том, что при радионуклидном загрязнении водоемов крайне важно установить «критические», наиболее поражаемые популяции. Нам представляется, что соотношение количества необратимо пораженных особей с летальным исходом и количества особей, обладающих достаточным потенциалом репарационных систем для восстановления и дальнейшего развития, в итоге определяет жизнедеятельность популяции. Если исходить из закономерно преимущественного концентрирования радионуклидов, особенно ^{137}Cs , и, соответственно, формирования более высоких доз ионизирующего облучения представителями бентоса, по сравнению с другими экологическими группами гидробионтов, то бентос подвержен наибольшему риску радиационного поражения. Вместе с тем вполне очевидно, что среди многочисленных представителей биогидроценозов в качестве потенциально наиболее поражаемых могут быть идентифицированы популяции рыб, численность которых была бы достаточной для отлова и контроля степени радиационного воздействия. По сравнению с другими таксонами гидробионтов ихтиофауна наиболее эволюционно развита, отличается не только высокой радиационной поражаемостью, особенно на ранних стадиях развития, но и накоплением радионуклидов в течение растянутого на годы онтогенеза, сопровождающегося кумуляцией доз внутреннего облучения, генетическими нарушениями и увеличением радиоэкологического риска.

Последствия ионизирующего облучения сообществ гидробионтов (биогидроценозов) — сложнейшие и до последнего времени наименее изученные реакции-ответы. Ионизирующее облучение в соответствующих дозах индуцирует последовательные многоступенчатые изменения в компонентах разных иерархических уровней и таксонов, составляющих ценоз популяций, в результате которых проявляются отдаленные во времени качественные и количественные нарушения эволюционно сформированных структур и функций биогидроценоза. В сообществах, адаптированных к многофакторным природным условиям, функционирующих со сбалансированными структурно-метаболическими связями и отличающихся гомеостазом, на воздействие ионизирующего облучения в надфоновых дозах в первую очередь реагируют особи и популяции наиболее радиочувствительных и наиболее поражаемых видов. Вполне очевидно, что облучение в определенных дозах может стимулировать развитие организмов одних видов, не оказывая сколько-нибудь заметного влияния на организмы других и ингибировать жизнедеятельность третьих видов. В любом случае, как ингибирование, так и стимулирование жизнедеятельности видов — это отклик популяций и сообществ на стрессовое воздействие. С увеличением дозы облучения сообщество приобретает неустойчивое состояние, нарушаются эволюционно сформированные внутривидовые и межвидовые структурно-функциональные связи, сукцессии биогидроценозов и формируются предпосылки для заселения чуждых видов.

Наглядным примером нарушения природной сукцессии является поражение популяции тростника (*Phragmites australis*), который по берегам водоемов, на болотах и болотистых участках Чернобыльской зоны отчуждения образует высокие и плотные заросли. Тростник — широко известный кос-

мополит, который при благоприятных условиях, обеспеченности водой и питательными веществами отличается интенсивным развитием, ростом и размножением [7]. В интенсивно загрязненных радионуклидами (^{90}Sr , ^{137}Cs и др.) водоемах, расположенных в 10-км зоне ЧАЭС, исследовали массовое поражение популяции тростника ранее не известным в регионе клещом семейства Tarsonemidae — *Steneotarsonemus phragmitides*. Вероятно, в условиях хронического ионизирующего облучения, радиационно индуцируемой генетической и иммунной нестабильности у растений тростника существенно снизилась устойчивость, и в результате они стали объектом массового поражения паразитами. Наряду с клещами на растениях паразитировали муха р. *Lipara* и спорынья *Claviceps purpurea*. В пораженных растениях тростника образовались морфозы в виде разветвленных и низкорослых стеблей, высотой не более 160—170 см. Свойственные для тростника соцветия метелки осенью трансформировались в штопорообразные галлы. Последствиями поражения растений были глубокие анатомо-морфологические уродства и потеря функции семенного размножения. В результате исчезновения тростника с ранее эволюционно освоенных биотопов в биоценозах и экосистемах водоемов резко снизился продукционный потенциал.

Следует отметить, что биотическим компонентам разных уровней, как и представителям разных таксонов, свойственны критические периоды наибольшего риска радиационного поражения, которые приходятся на время весеннего и раннелетнего развития, активного деления клеток, массового размножения и прохождения наиболее поражаемых ювенильных стадий в онтогенезе организмов. В результате действия ионизирующего облучения в соответствующих дозах поражение биотических компонентов разных уровней начинается с радиационно-физических и радиационно-химических реакций, происходящих на субклеточном уровне, которые трансформируются на последующие уровни — клеток, органов, организмов, популяций и в конечном счете реализуются на уровне сообществ, изменяя/дезинтегрируя их эволюционно сформированную структурно-функциональную организацию.

Заключение

Особенностью индуцируемого ионизирующим излучением поражения является широкий спектр в разной степени отдаленных во времени и глубине нарушений биотических структур и функций — от субклеточных до биоценологических. Если при малых дозах нарушения молекулярных структур и внутриклеточных процессов с некоторым временным интервалом переходят на более высокие иерархические структуры, то с увеличением доз облучения ускоряется и динамично реализуется поражение структур и функций на всех уровнях иерархии — от субклеточного до биоценологического, что отчетливо проявляется в нарушении метаболизма, формировании радиоморфозов и сокращении продолжительности жизни особей и популяций. В соответствии с закономерностями распределения радионуклидов в водных экосистемах биотопы с заиленными донными отложениями являются активными накопителями радионуклидов, особенно ^{137}Cs , и источником формирования потенциально максимальных доз хронического ионизирующего облучения, что представляет радиэкологический риск для бентосных организмов. Среди гидробионтов высоким уровнем эволюционного развития

и поражаемостью, особенно на ранних стадиях онтогенеза, отличается ихтиофауна.

В следующей подготовленной нами статье будет представлен анализ радиационно индуцируемых реакций-ответов компонентов биосистем надорганизменных уровней.

**

За умов радіонуклідного забруднення водних екосистем і хронічного йонізуючого опромінення біотичні компоненти різних ієрархічних рівнів — субклітинні структури, клітини, органи, організми, популяції, угруповання проявляють реакції-відповіді: чутливість, стимуляцію, уразливість тощо. Форма і глибина рівновіддалених у часі реакцій-відповідей біотичних компонентів різних ієрархічних рівнів на йонізуючому опроміненні визначається, з одного боку, потужністю і сумарною поглиненою дозою, а з іншого — рівнем їхнього еволюційного розвитку, генетичними, біохімічними, анатомо-морфологічними та іншими особливостями. Радіаційно індуковані перетворення в біотичних компонентах відбуваються в онтогенезі, можуть трансформуватися у філогенезі поколінь і оцінюються ефективною дозою йонізуючого опромінення. Біотопи із замуленими донними відкладами є активними накопичувачами радіонуклідів, особливо ^{137}Cs , що спричиняє потенційно максимальні дози опромінення і радіоекологічний ризик для бентосних організмів. Серед гідробіонтів високим рівнем еволюційного розвитку і радіаційною уразливістю, особливо на ранніх стадіях онтогенезу, відзначається їхтиофауна, найбільш уразливий ланцюг в життєдіяльності біогідроценозів.

**

Under conditions of radionuclide contamination of aquatic ecosystems, hydrobionts of different taxa manifest responses induced by chronic external and internal irradiation. The definitions of such reactions on irradiation as sensitivity, stimulation, and damage are given. The leveling of the concepts of radiosensitivity and radiation damage and the absence of a comparative analysis of the development of closely interrelated reactions of biotic components of different hierarchical levels until recently remain an obstacle for further research and knowledge of supercomplex and multistage processes of damage and restoration of irradiated biosystems.

**

1. Горбик В.П. Изменения в растительности Киевского водохранилища после аварии на ЧАЭС // Гидроэкологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС. — Киев: Наук. думка, 1992. — С. 52—64.
2. Гродзинский Д.М. Радиобиология растений. — Киев: Наук. думка, 1989. — 384 с.
3. Гродзинский Д.М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений. — Киев: Наук. думка, 2013. — 302 с.
4. Гродзинский Д.М., Гуца Н.И., Дмитриев А.П. и др. Радиобиологические эффекты хронического облучения растений в зоне Чернобыльской катастрофы / Под. ред. Д. М. Гродзинского. — Киев: Наук. думка, 2008 — 374 с.
5. Гродзинський Д.М. Радіобіологія. — 2-е вид. — К.: Либідь, 2001. — 448 с.

6. Грозинський Д.М., Гудков І.М. Радіобіологічні ефекти у рослин на забрудненій радіонуклідами території // Чорнобиль. Зона відчуження: Зб. наук. праць. — К.: Наук. думка, 2001. — С. 325—377.
7. Гудков Д.И., Ужевская С.Ф., Назаров А.Б. и др. Поражение тростника галлообразующими членистоногими в водоемах зоны отчуждения Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. — 2005. — Т. 41, № 5. — С. 92—99.
8. Гудков И.Н., Кудяшева А.Г., Москалев А.А. Радиобиология с основами радиоэкологии. — Сыктывкар: Изд-во Сыктывкар. ун-та, 2015. — 512 с.
9. Кузин А.М. Идеи радиационного гормезиса в атомном веке. — М.: Наука, 1995. — 158 с.
10. Кузьменко М.І. Радіонуклідна аномалія. — К.: Академперіодика, 2013. — 394 с.
11. Кузьменко М.І., Гудков Д.І., Кірєєв С.І. та ін. Техногенні радіонукліди у прісноводних екосистемах. — К.: Наук. думка, 2010. — 262 с.
12. Кутлахмедов Ю.А. Дорога к теоретической радиоэкологии. — Киев: Фитосоцицентр, 2015. — 360 с.
13. Михеев А.Н. Гиперадаптация. Стимулированная онтогенетическая адаптация растений. — Киев: Фитосоцицентр, 2015. — 423 с.
14. Михеев А.Н. Малые «дозы» радиобиологии. Моя маленькая радиобиологическая вера. — Киев: Фитосоцицентр, 2016. — 371 с.
15. Полевой В.В. Физиология растений. — М.: Высш. шк., 1989. — 416 с.
16. Рябов И.Н. Радиоэкология рыб водоемов в зоне влияния аварии на Чернобыльской АЭС. — М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. — 216 с.
17. Словник української біологічної термінології. — К.: КММ, 2012. — 744 с.
18. Сорочинський Б.В. Цитоскелет і ефекти опромінення. — К.: Наук. думка, 2012. — 189 с.
19. Тугай Т.И., Желтоножский В.А., Желтоножская М.В. и др. Адаптация микроскопических грибов чернобыльского происхождения к хроническому ионизирующему излучению // Двадцять п'ять років Чорнобильської катастрофи. Безпека майбутнього: Тез. доп. Міжнарод. конф. — К., 2011. — С. 142—143.
20. Тугай Т.И., Тугай А.В., Желтоножская М.В. и др. Влияние низких доз облучения на рост *Aspergillus versicolor* и *Paecilomyces lilacinus* // Мікробіол. журн. — 2013. — Т. 75, № 4. — С. 33—40.
21. Францевич Л.И., Гайченко В.А., Крыжановский В.И. Животные в радиоактивной зоне. — Киев: Наук. думка, 1991. — 124 с.
22. Цыцугина В.Г., Поликарпов Г.Г. Экологический риск для «критических» популяций (видов) при радиоактивном и нерадиоактивном загрязнении // Радиоэкологический отклик Черного моря на Чернобыльскую аварию. — Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. — С. 415—427.
23. Шеханова И.А. Радиоэкология рыб. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 208 с.
24. Sazykina T.G, Krishev A.I. EPIC database on the effects of chronic radiation in fish: Russian / FSU // J. Environ Radioactivity. — 2003. — Vol. 68. — P. 65—87.