

УДК 574.5:[699.887.3:616-039.3]

М. И. Кузьменко

**РАДИОРЕЗИСТЕНТНОСТЬ, РАДИОАДАПТАЦИЯ,
СОКРАЩЕНИЕ ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ И
ФАКТОРЫ, МОДИФИЦИРУЮЩИЕ РЕАКЦИИ
ВОДНЫХ БИОСИСТЕМ НА ХРОНИЧЕСКОЕ
ИОНИЗИРУЮЩЕЕ ОБЛУЧЕНИЕ**

Изложен анализ реакций радиорезистентности, радиоадаптации и радиационно индуцированного преждевременного старения и сокращения продолжительности жизни водных биосистем в условиях хронического ионизирующего облучения и воздействия модифицирующих факторов. Разнообразные реакции биосистем на облучение, в конечном счете, проявляются в противоположно направленных и взаимосвязанных процессах *поражения ↔ восстановления*. Пострадиационное восстановление биотических компонентов разных иерархических уровней осуществляется на основе их многоуровневой структурно-функциональной организации и механизмов адаптивных реакций.

Ключевые слова: биотические компоненты экосистем, ионизирующее облучение, реакции, радиоадаптация, радиорезистентность, сокращение продолжительности жизни, модифицирующие факторы.

В условиях радионуклидного загрязнения водных экосистем и хронического внешнего и внутреннего ионизирующего облучения в организмах гидробионтов разных таксонов осуществляются ответные каскадные молекулярные, метаболические, физиолого-биохимические и конститутивные изменения, проявляемые в разных типах реакций: чувствительности, стимуляции, поражении, адаптации, устойчивости и сокращении продолжительности жизни. Важнейшую роль в защите жизнедеятельности биосистем выполняют реакции резистентности и адаптации. По мнению А. Н. Михеева [11], реакцию радиоадаптации следует рассматривать не только в связи с повышением радиостойкости (гиперадаптация, адаптивный ответ), но и в форме уменьшения радиостойкости (гипорадиоадаптация) до уровня, при котором еще сохраняется жизнедеятельность. Эффективность реализации реакций радиорезистентности и радиоадаптации в индуцируемых облучением стрессах определяется, с одной стороны, поглощенными дозами, а с другой — эволюционно сформированными генетическими и структурно-метаболическими свойствами компонентов разных иерархических уровней: клеток, органов, организмов, популяций и сообществ. Радиостойкость и радиоадаптация являются основными показателями, отражающими радиоэкологическую валентность и потенциал реализации жизненной стратегии организ-

© М. И. Кузьменко, 2019

мов разных таксонов и их популяций, подверженных стрессовому воздействию хронического ионизирующего облучения в загрязненных техногенными радионуклидами экосистемах.

Радиорезистентность (радиостойкость) — способность клеток, организмов, популяций и сообществ выдерживать определенные дозы ионизирующего облучения и сохранять характерные для них свойства метаболизма, структур и функций. Радиорезистентность определяется эволюционно сформированными свойствами генома, активностью процессов метаболизма и уровнем эффективности неспецифических анатомо-морфологических структур. Устойчивость клеток и организмов к ионизирующему облучению обеспечивается системами репарации ДНК и антиоксидантной защиты, составляющими совокупность механизмов, которые при окислительном стрессе препятствуют развитию патологических изменений. К системе антиоксидантной защиты относятся: вещества, которые ингибируют образование активной формы кислорода (АФК), обезвреживают излишек АФК, препятствуют образованию свободных радикалов, усиливают стойкость биологических структур к действию АФК, а также ферменты, катализирующие репарацию и удаление повреждений супероксиддисмутазы [21]. Радиостойкость могут усиливать и другие вещества, в частности ионы металлов Mg^{2+} и Fe^{3+} [5]. В реализации радиорезистентности клеток и организмов ключевую роль играют индуцируемые ионизирующим облучением радиоадаптации.

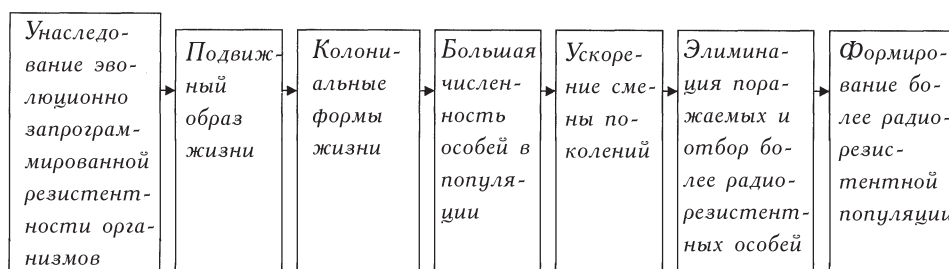
В онтогенезе организмов радиорезистентность значительно изменяется: у ювенильных форм — наименее эффективная; с развитием организмов — усиливается; на поздних стадиях онтогенеза, со снижением активности процессов метаболизма и радиоадаптивного потенциала, нарушением анатомо-морфологических структур радиорезистентность снижается. На реализацию эволюционно запрограммированной радиорезистентности гидробионтов значительное модифицирующее влияние оказывают биотические и абиотические факторы водной среды: температура, содержание кислорода, веществ с радиопротекторными и/или радиосенсибилизирующими свойствами и др. В разные сезоны года, с изменениями активности процессов метаболизма, существенно изменяется и радиорезистентность организмов. Если в весенне-летний период у представителей флоры и фауны активируются процессы метаболизма, особенно связанные с размножением и ростом, и усиливается поражаемость, то в осенне-зимний период, при низких температурах, в результате торможения процессов метаболизма радиорезистентность организмов существенно усиливается. Мерой радиостойкости служит доза ионизирующего облучения, которая вызывает гибель 50% клеток или особей — LD_{50} за определенное время ($LD_{50/30}$ — за 30 сут).

В таблице 1 приведены обобщенные данные о радиорезистентности организмов, жизнедеятельность которых связана с водной средой. Широкие диапазоны величин радиорезистентности организмов объясняются тем, что исследования проводились преимущественно с применением однократного острого ионизирующего облучения несинхронных популяций, организмов на разных стадиях онтогенеза и в разных физико-химических условиях водной среды.

1. Радиорезистентность организмов, жизнедеятельность которых связана с водной средой [2, 8]

Организмы	LD ₅₀ , Гр
Вирусы	62—4600
Бактерии	17—3500
Грибы	47—150
Растения	
водоросли	155—1700
мхи	200—600
Животные	
Беспозвоночные	40—6000
простейшие	100—6000
амебы	1700—6000
инфузории	1500
кишечнополостные	40—300
черви	500—1600
моллюски	120—200
членистоногие	80—2000
Позвоночные	
рыбы	
гамбузия	6—100
карась	37
линь	12—55
гуппи	23,5
амфибии	
лягушка прудовая	5—30
тритон обыкновенный	25—30
рептилии	3—200

Среди биоты пресноводных экосистем наиболее высокая радиостойкость характерна для низкоорганизованных, наименее эволюционно развитых форм — бактерий, микроводорослей, простейших (LD₅₀ — 1700—6000 Гр), которые размножаются преимущественно вегетативно. Для древнейших представителей фотосинтезирующих низших растений — синезеленых водорослей полулетальная доза может превышать: для *Lingbya estuarii* — 15 000 Гр, для *Nostoc muscorum* — 20 000 Гр [20]. В водных экосистемах, подвергшихся загрязнению долгоживущими радионуклидами, устойчивость согласованного функционирования организмов разных таксонов, представ-



1. Общая схема биогенеза радиорезистентной популяции.

ляющих многоуровневые трофические звенья, потоки веществ, энергии и информации, обеспечивается эволюционно сформированной радиорезистентностью представителей первого трофического звена — водорослей и высших водных растений, асинхронностью развития особей в популяциях, сложнейшими механизмами радиоадаптаций, происходящих, начиная от субклеточного уровня до сообществ, и естественным отбором более радиорезистентных особей и популяций. На рисунке 1 в самом общем виде представлена эволюционная стратегия усиления радиорезистентности популяции. Критерием устойчивости биогеоценозов в условиях хронического ионизирующего облучения может служить сохранение эволюционно сформированного биоразнообразия и количественных характеристик продукционно-деструкционных процессов, отражающих эффективность метаболизма и потоков веществ, энергии и информации в водной экосистеме.

В течение многовековой эволюции представители растительного и животного мира украинско-белорусского поleshья развивались в условиях невысокого природного радиационного фона. После аварии на ЧАЭС (1986 г.) интенсивное радионуклидное загрязнение природной среды обусловило тотальное внешнее и внутреннее переоблучение биоты наземных и водных экосистем. В первый послеаварийный период, наряду с гибелью особей наиболее поражаемых видов организмов (представителей *Pianeseae*) и популяций других таксонов, на разных уровнях структурно-функциональной организации активировались радиоадаптивные реакции к надфоновому ионизирующему облучению. Д. М. Гродзинский [3] допускает, что казалось бы чрезмерно высокая радиостойкость растений обеспечивается системами, которые сформировались для защиты клеток от повреждений генома и мембран при воздействии факторов другой природы.

Несмотря на научно-практическую актуальность, радиорезистентность гидробионтов в условиях хронического загрязнения водоемов техногенными радионуклидами до последнего времени остается мало исследованной, что обуславливает необходимость разработки универсальных достоверных методов оценки радиорезистентности гидробионтов разных таксонов в условиях переоблучения и действия многочисленных модифицирующих факторов.

Радиоадаптация — приспособление биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней к надфоновому ионизирующему облучению. Жизнедеятельность гидробионтов в изменяющихся условиях водной среды — света, температуры, солености, содержания биогенных элементов и др. [13], обусловлена эволюционно-генетически. Огромнейшая сложность генома, вариации его структур и функций (10^{50}), особенности метаболизма, совокупность морфологических, физиологических, популяционных, поведенческих и других особенностей обеспечивают экологическую пластичность (валентность) и адаптивный потенциал организмов и их популяций [12]. Радиоадаптация направлена на упреждение возможных нарушений и восстановление поврежденных облучением эволюционно запрограммированных свойственных биосистемам процессов метаболизма и жизненно необходимых структур и функций. Изучение эффективности радиоадаптивного потенциала биосистем в условиях воздействия ионизирующего облучения и влияния многочисленных модифицирующих факторов составляет важнейшую задачу современной радиобиологии и радиоэкологии. Диапазон доз ионизирующего облучения, в пределах которого осуществляется адаптация того или иного биотического компонента, называется адаптивной зоной [11]. Критериями — маркерами адаптированности могут служить показатели метаболических процессов, структур и функций в онтогенезе и филогенезе организмов, популяций и сообществ. В результате дифференцированного выживания и восстановления организмов доминирующую роль приобретают адаптированные к надфоновому облучению особи, которые и обеспечивают популяции более высокую радиорезистентность. Адаптивная перестройка метаболизма, синтез новых метаболитов и нетипичные радиоморфозы обеспечиваются энергетическими процессами, суммарная интенсивность которых составляет цену радиоадаптации.

А. Н. Михеев [11] на основе результатов оригинальных исследований и теоретического анализа механизмов адаптации разработал классификацию, включающую около 70 разных типов адаптаций вообще и радиоадаптаций в частности, и показал многообразные и многоуровневые механизмы ответных реакций биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней на количественно-качественные экзогенные/эндогенные воздействия, внешнее или внутреннее ионизирующее облучение. Радиоадаптивные реакции — это индукция новых, активация и модификация метаболических и конститутивных репарационных систем и механизмов мутагенеза, проявляемых в наследственных изменениях биохимических реакций, физиологических процессов и анатомо-морфологических структур. Одни и те же дозы ионизирующего облучения особей одного и того же вида, но отличающихся разной интенсивностью восстановления нативной структуры ДНК, могут индуцировать не аддитивные реакции. Адаптивные реакции — ответы на уровне субклеточном, клеточном, органов и организмов на действие ионизирующего облучения — развиваются как каскадные процессы, которые проявляются в торможении/активации процессов деления клеток, роста и развития организмов [5,11].

В облучаемых малыми дозами клетках в ответ на первичные радиационно-физические и радиационно-химические преобразования метаболитов активируются направленные на восстановление клеточного метаболизма

радиопротекторные реакции с участием аминокислот, некоторых микро- и макроэлементов и др. В клетках организмов в ходе ответной реакции на ионизирующее облучение индуцируется выработка специальных белков — шаперонов, радиопротекторная роль которых реализуется в защите функциональных звеньев метаболизма и удалении нарушенных молекул белков; активируется синтез металлотионеинов и других веществ, составляющих основу эндогенного радиопротекторного фона; изменяется структура хроматина, происходит экспрессия новых, ранее не задействованных в репарации участков ДНК, ответственных за дополнительный синтез ферментов репарации. В зависимости от интенсивности ионизирующего облучения и благодаря информационному сигналу в виде изменения взаимосвязи между параметрами физико-химической регуляции пероксидного окисления липидов клетки могут осуществлять выбор между «пассивной» и «активной» стратегиями адаптации [1]. Д. М. Гродзинский [3] указывает на два возможных способа радиоадаптации растений в онтогенезе: усиление систем прямой защиты путем синтеза дополнительных генных структур, способных обеспечить репарацию, и избежание или снижение повреждений ДНК путем изменения структуры хроматина.

Адаптация к малым дозам ионизирующего облучения достигается изменениями молекулярно-биохимических процессов, экспрессией определенных генов, синтезом дополнительных к конститутивным ферментов, участвующих в репарации ДНК, усилением интенсивности репарации ДНК от одно- и двуниевых разрывов, выходом хромосомных aberrаций, точковых мутаций, микроядер, изменением гормонального статуса, образованием колоний и клонов [11].

В облучаемых биосистемах могут происходить онтогенетические и филогенетические радиоадаптации. Д. М. Гродзинский [3] указывает на некоторую условность такого деления, поскольку в онтогенетической адаптации реализуются потенции, которые сформировались в филогенезе. Однако очевидно и различие между этими двумя типами радиоадаптации: онтогенетическая радиоадаптация обеспечивается потенциалом устойчивости, который имеется в организме и осуществляется в течение его жизнедеятельности, в то время как филогенетическая адаптация — это изменения и приобретения во многих поколениях новых приспособлений к изменяющимся условиям обитания. В условиях загрязнения природных экосистем долгоживущими радионуклидами и хронического ионизирующего облучения организмов реализуется стратегия наименее изученной филогенетической радиоадаптации, в основе которой лежат процессы микроэволюции, образования субпопуляций сообществ. В результате филогенетической радиоадаптации осуществляется естественный отбор, направленный на преимущественное развитие фенотипов с новыми свойствами более высокой изменчивости, репродуктивной активности и эффективной радиорезистентности.

Деление адаптивных реакций клеток и организмов на специфические и неспецифические является достаточно условным, поскольку их отличия преимущественно определяются лишь механизмом первичного восприятия внешнего сигнала, а дальнейшие физиолого-биохимические реакции-отве-

ты достаточно подобные и не всегда зависят от природы действующего фактора.

Среди немногочисленных работ, посвященных радиоадаптивным реакциям гидробионтов, особый интерес представляют исследования В. Г. Цицугиной и Г. Г. Поликарпова [18], которые через 5 и 15 лет после аварии на ЧАЭС изучали хромосомный мутагенез в популяциях ракообразных *Gammarus lacustris* с четким разделением полов, и малощетинковых червей *Stylaria lacustris*, размножающихся как половым, так и преобладающим бесполом путем. В клетках эмбрионов популяции ракообразных и в соматических клетках делящихся червей, отобранных из водоема вблизи с. Копачи и оз. Азбучин (10-км зона, мощность поглощенной дозы соответственно 10 и 4 мкГр·ч⁻¹), оценивали количество клеток с абберациями хромосом. У исследованных особей хромосомный мутагенез через 5 лет после аварии был практически одинаковым; через 15 лет — у эмбрионов *G. lacustris* существенно снизился, в то время как в соматических клетках червей *S. lacustris* оставался высоким. У двух других видов червей этого же семейства *Nais pseudobytusa* и *N. pardalis* из водоема зоны (мощность дозы — 14 мкГр·ч⁻¹) медленно активировалось половое размножение, и через 9 лет после аварии количество половых клеток составляло 20%. Исследователи пришли к выводу, что в реализации адаптивного потенциала важную роль играет плодовитость. Если низкая плодовитость, при высокой чувствительности половых клеток и эмбрионов и относительно длительном периоде гаметогенеза способствуют накоплению поглощенной дозы ионизирующего облучения и увеличению дисперсии репродуктивного вклада особей в популяции, то высокая плодовитость, частая смена поколений и увеличение количества особей, определяющих наследственную генетическую структуру, способствуют реализации адаптивного потенциала популяции [19]. Следует подчеркнуть, что адаптация организмов к ионизирующему облучению не специфична, поскольку ее могут индуцировать не только предварительное облучение, но и химические вещества, в частности H₂O₂. Адаптивное повышение радиоустойчивости наблюдалось также и у растений в результате действия химических мутагенов и антиоксидантов. Клетки, облучаемые малыми дозами, наряду с повышением адаптивной радиорезистентности, увеличивали чувствительность к химическим мутагенам метилметансульфату и ацетиламинофлуорену [2]. Поэтому в условиях радионуклидного загрязнения водоемов оценку рисков для организмов разных таксонов необходимо осуществлять с учетом возможного влияния модифицирующих факторов, и прежде всего сочетанного хронического действия ионизирующего облучения и химических мутагенов.

Несмотря на научную и практическую актуальность, проблемные вопросы, связанные со способностью организмов разных таксонов проявлять адаптивные реакции в форме повышения радиостойкости к ионизирующему облучению, до последнего времени остаются крайне мало изученными. И хотя отсутствуют системные исследования относительно обратимости радиоадаптации, однако имеются примеры, свидетельствующие о потере приобретенной радиостойкости в онтогенезе растений [3]. В коллекции культур ряда штаммов микромицетов, выделенных из загрязненных черномыльскими

ми радионуклидами почв, адаптивный радиотропизм сохранялся в течение 10—15 лет [14, 15].

Д. М. Гродзинский [2] на основе радиобиологических и радиоэкологических исследований, выполненных на территориях, загрязненных радионуклидами после Чернобыльской катастрофы (1986 г.), пришел к выводу, согласно которому в результате облучения организмов в течение длительного времени в очень малых мощностях поглощенных доз адаптация не только не проявляется, но даже усиливается поражаемость, что особенно в полной мере относится к высокоорганизованным представителям биоты. С течением десятилетий, с продолжающимся радиоактивным распадом радионуклидов, снижением доз ионизирующего облучения и хронического стресса в экосистемах активируются микрорволюционные процессы, происходит элиминация менее устойчивых, пораженных особей и преимущественное развитие популяций видов с более активной радиоадаптацией и жизненной стратегией, определяющих дальнейшее развитие трансформированных биогеоценозов.

Радиоиндуцированное преждевременное старение и сокращение продолжительности жизни — активация ионизирующим облучением закономерно обусловленного природного процесса возрастных метаболических, физиологических и морфологических изменений, которые постепенно проявляются в старении, обуславливают сокращение продолжительности жизни и прекращение существования организма. Облучение, активируя процессы преждевременного старения, ускоряет естественное старение, и, не меняя его сути, сокращает продолжительность жизни особи [9]. Происходящие в результате облучения нарушения процессов метаболизма накладываются на естественный ход генетически и метаболически обусловленного старения, которое начинается на молекулярном уровне, трансформируется на уровень клеток, тканей, органов и организмов, что приводит к физиолого-биохимическим, иммунологическим и морфологическим изменениям и, в конечном счете, к ингибированию основных процессов жизнедеятельности (питания, дыхания, выделения, возбуждения, движения, размножения, роста), потере связи с внешней средой и летальному исходу, прекращению функционирования организма как обособленной целостной системы [4].

В условиях загрязнения водоемов долгоживущими радионуклидами и хронического облучения в малых дозах старение гидробионтов ускоряется и, как правило, в последние периоды онтогенеза реализуется сокращение продолжительности их жизни. В гидробиоценозах реакцией сокращения продолжительности первыми отвечают наиболее поражаемые особи популяций, отличающиеся ослабленной иммунной системой, депрессией и/или испытывающие воздействие патогенных факторов и ксенобиотиков. Исследователи [7, 16] отмечают, что при радиационном гормезисе за повышение интенсивности размножения и общей плодовитости популяция платит сокращением репродуктивного периода и продолжительности жизни. Ионизирующее облучение стареющего организма может не только интенсифицировать ход процессов естественного старения, но и увеличить разнообразие форм радиобиологических эффектов, глубину поражения и вызвать бо-

более значительное сокращение продолжительности жизни организма [9]. Радиационно индуцированная и сопряженная активизация естественных процессов старения особей и их популяций неминуемо ведут к нарушению эволюционно сформированной структурно-функциональной организации био-гидроценозов, возможному появлению видов-вселенцев и экспансии более радиостойчивых видов. Сокращение жизни у гидробионтов, испытывающих ионизирующее облучение, до последнего времени остается практически не изученным.

Факторы, модифицирующие реакции водных биосистем на ионизирующее облучение

Представители биоты в водных и наземных экосистемах осуществляют процессы жизнедеятельности под воздействием самых разнообразных факторов абиогенной и биогенной природы: физических, химических, биогенных (аутогенных, экзогенных). Основную жизнеобеспечивающую роль выполняют фотоактивная радиация и производная от нее температура, которые в тесной взаимосвязи обеспечивают потоки веществ, энергии и информации в экосистемах. Наряду с этим в водной среде в различных концентрациях содержится огромное количество минеральных и органических веществ природного и техногенного происхождения. Среди веществ природного происхождения содержатся практически все биогенные элементы и метаболиты функционирующих клеток и организмов разных таксонов: органические кислоты, аминокислоты, витамины, углеводы, белки и др., которые поступают в водную среду как экзометаболиты в результате процессов жизнедеятельности. Минеральные вещества природных вод представлены практически всеми химическими элементами и их соединениями, которые содержатся в геологических породах, образующих геоморфологию водоемов. В составе природных вод накопилось и продолжает накапливаться колоссальное количество самых разнообразных по составу и действию на биоту веществ техногенного происхождения, среди которых — ксенобиотики, мутагены, биологически и поверхностно-активные вещества и др. Динамика многих химических веществ, содержащихся в природных водах, тесно взаимосвязана с сезонной динамикой жизнедеятельности биоты.

Воздействие в разных количественных сочетаниях энвиронментальных и биогенных факторов (табл. 2) может оказывать существенное влияние на формирование типов и интенсивность ответных реакций на ионизирующее облучение и экологические риски для биотических компонентов разных уровней структурно-функциональной организации. На основе принципа эмерджентности можно предположить, что одновременное действие двух или более ксенобиотиков на одну и ту же или разные метаболические реакции (процессы) лишь ускорит и углубит поражение клеток, организмов в значительно большей степени, чем разрозненное во времени действие каждого из ксенобиотиков. В условиях воздействия сложнейшего комплекса разнонаправленных факторов клетки, организмы включают разноуровневые системы защиты, в которых задействованы эволюционно сформированные генетические и анатомо-морфологические структуры, иммунная и адаптивная системы, физиолого-биохимические процессы, что в результате

2. Факторы, модифицирующие реакции водных биосистем на ионизирующее облучение

Факторы среды	Биогенные факторы
Фотоактивная радиация	Аутогенные
Температура	Эволюционно сформированная генетическая и приобретенная радиостойкость
Химический состав водной среды и субстрата	Филогенетический и онтогенетический адаптивный потенциал
Гидрофизические свойства водной среды	Тип размножения организмов, их плотность, возрастная и половая структура популяций
Содержание радиосенсибилизаторов, радиопротекторов, ксенобиотиков (пестицидов, тяжелых металлов, фенолов, детергентов и др.)	Содержание в организмах радиопротекторов / радиосенсибилизаторов
	Экзогенные
	Влияние патогенов (вирусов, бактерий, грибов), вредителей, паразитов
	Факторы аллелопатии, конкуренции

обеспечивает выбор и реализацию оптимальной жизненной стратегии организмов, популяций и их сообществ.

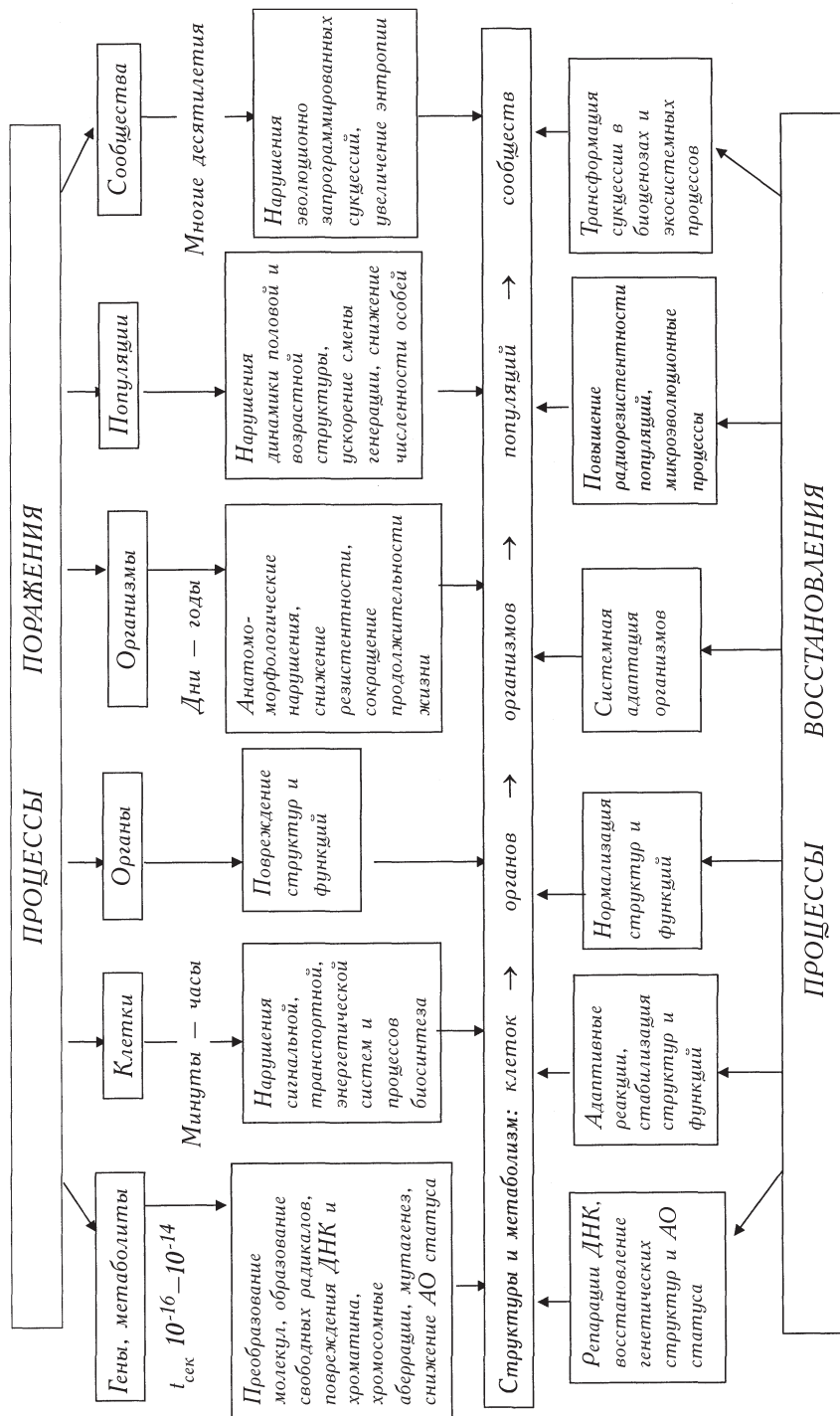
Процессы поражения и восстановления водных биосистем в условиях хронического ионизирующего облучения

В условиях загрязнения водных экосистем техногенными долгоживущими радионуклидами биота испытывает хроническое внешнее и внутреннее ионизирующее облучение и как ответные реакции проявляет самые разнообразные по форме и интенсивности изменения в структурах, процессах и функциях. Все многочисленное разнообразие реакций на облучение в конечном счете интегрируется в два противоположно направленных и тесно взаимосвязанных процесса *поражения* ↔ *восстановления*, определяющих жизнедеятельность клетки, органа, организма, популяции, сообщества. При этом в четко выраженной зоне поражения, в определенном диапазоне доз облучения, пусть даже менее активно, но происходят адаптивные реакции, как и при доминировании адаптогенеза могут происходить отмирания структур и потеря функций. В сложных процессах метаболизма, определяя конкретную реакцию биосистемы на облучение, мы прежде всего исходим из значимости этой реакции и сокращения продолжительности жизни. Одновременное количественное размежевание в метаболизме реакций до последнего времени остается достаточно проблематичным.

Согласно концепции беспорогового действия ионизирующего облучения на биосистемы, любое превышение природного радиоактивного фона вызывает ответные реакции у биосистем, первой из которых является проявление радиочувствительности. От мощности поглощенной дозы и поражаемости (уязвимости) биосистем, особенно высокоорганизованных, зависят формы, глубина и динамичность проявления реакций на облучение. Попытка представить реализацию процессов послерадиационного поражения и восстановления в соответствии с принципом несимметрического взаимодействия, сложения и вычитания субэлементов была бы чрезмерным упрощением сложнейшего комплекса событий, происходящих на основе радиационно-физических, радиационно-химических и биохимических реакций, трансформации и новообразования структур и функций. Для понимания процессов послерадиационного восстановления биосистем принципиально важным является учет многоуровневости иерархической структурно-функциональной организации, обеспечивающей реализацию многоуровневых механизмов адаптивных реакций, составляющих основу процессов восстановления [11, 17]. Следует согласиться с Ю. А. Кутлахмедовым [9], который, анализируя радиобиологические реакции, отмечает, что до последнего времени не установлены основные закономерности формирования радиобиологических эффектов в многоуровневой системе. Радиационно индуцируемые изменения в клетке трансформируются в эффекты на уровне клеточных популяций, тканей, органов, целого организма, популяции, что, в конечном счете, приводит к изменениям эволюционно запрограммированных сукцессий, структуры и функционирования биогидроценозов (рис. 2).

Пострадиационное восстановление в клетках и тканях происходит на основе репарации ДНК, нормализации антиоксидантного статуса, восстановления состава фосфолипидов, нормализации активности дегидрирования и других реакций и процессов [6]. В онтогенезе организмов, даже облученных в одной и той же дозе, соотношение интенсивности процессов поражения и восстановления существенно изменяется. Если на ювенильных стадиях организмам свойственна более высокая поражаемость, то на последующих стадиях развития благодаря достаточно активному метаболизму и мобилизации адаптивных реакций усиливается потенциал процессов восстановления. Степень проявления интенсивности процессов поражения и восстановления, как правило, находится в обратной зависимости: чем интенсивнее поражаемость, тем ниже потенциал процессов восстановления. В многоклеточном организме разные клетки, ткани и органы существенно отличаются как поражаемостью, так и потенциалом восстановительных, адаптивных реакций. Преодоление критических периодов в жизнедеятельности биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней обеспечивается эволюционно сформированными сопряженными и разной ценой приобретенными адаптивными структурами и функциями. В реализации пострадиационной реабилитации функциональная роль отдельных особей ограничена их онтогенезом и подчинена более растянутому во времени процессам, происходящим на популяционном и ценотическом уровнях.

Понятия процессов поражения и восстановления применительно к биотическому компоненту определенного структурно-функционального уровня имеют свое соответствующее содержание. Если применительно к организ-



2. Процессы поражения и восстановления биологических компонентов разных иерархических уровней в результате хронического радионуклидного загрязнения водных экосистем.

му содержание терминов *поражение/восстановление* согласуется непосредственно с особью как биотической единицей, отличающейся анатомо-морфологическими и физиолого-биохимическими признаками, то применительно к сообществу или экосистеме, в соответствии с более высокими уровнями структурно-функциональной организации, возникает очевидная необходимость адекватного расширения и углубления содержания этих понятий.

Так, например, для оценки пострадиационного восстановления организма на определенной стадии онтогенеза необходимы количественные показатели анатомо-морфологических структур, физиолого-биохимических реакций и процессов жизнедеятельности: чувствительности, обмена веществ, размножения, роста и адаптивного потенциала к надфоновому ионизирующему облучению и другим факторам окружающей природной среды. Понятие пострадиационное восстановление водной экосистемы предусматривает оценку тесно взаимодействующих абиотических и биотических процессов: динамики активности радионуклидов в абиотических (вода, донные отложения) и биотических (сестон, водоросли, высшие водные растения, бентос, рыбы) компонентах; дозы облучения; формы и глубина поражений/восстановлений у индикаторных видов гидробионтов, обитающих в разных экологических зонах водоема, и особенно — у рыб высших трофических уровней. По этим критериям, которые характерны для условно контрольных экосистем, объективно оценивается степень пострадиационного восстановления экосистемы. Способность биосистем восстанавливать поврежденные структуры, процессы и функции, и вообще полноценную жизнедеятельность, определяет устойчивость и составляет количественную меру их надежности [9].

Таким образом, интенсивность процессов пострадиационного восстановления (автореабилитации) водных экосистем определяется общим запасом, физико-химическими, миграционными свойствами и периодом полураспада радионуклидов, их извлечением человеком в составе водных и биологических ресурсов, а также адаптивным потенциалом, способностью восстанавливать пораженные структуры, процессы и функции биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней организмов разных таксономических групп, их популяций и биогеоценозов.

Заключение

В процессе многовековой эволюции микробиоты, растительного и животного мира благодаря естественному отбору преимущества для дальнейшего развития приобретали виды и их популяции, отличающиеся пластическим метаболизмом и адаптивным потенциалом, обеспечивающими устойчивость в неблагоприятных условиях и реализацию основных задач жизненной стратегии: расширять ареал, с минимальными потерями переносить критические периоды и давать более жизнеспособное потомство. Жизнедеятельность биоты водных и наземных экосистем осуществляется в условиях природного радиоактивного фона и воздействия многочисленных абиотических и биотических факторов. Техногенно обусловленное прогрессирующее ионизирующее облучение биосферы, ее биотических компонентов разных иерархических уровней и организмов разных таксонов сопровождается проявлением широкого спектра теснейшим образом взаимосвя-

занных радиобиологических реакций: чувствительности, стимуляции, стойкости, адаптации, поражения, ускорения старения и сокращения продолжительности жизни.

Концепция уровней иерархической организации предоставляет возможность анализировать структурные и функциональные изменения в упорядочено взаимодействующих и взаимозависящих биотических компонентах разной сложности, которым свойственна интегрированность, непрерывность и дискретность. Пострадиационные изменения и нарушения в биотических компонентах разных иерархических уровней происходят в цепи событий: радиационно-физические, радиационно-химические и радиационно-биохимические преобразования в клетках → нарушения метаболизма, структур и функций в клетках, тканях, органах и организмах → нарушения онтогенеза организмов, динамики возрастной и половой структуры популяций → изменения в эволюционно запрограммированных сукцессиях биоценозов → нарушения экологического метаболизма, энергетического баланса, увеличение энтропии и степени неупорядоченности экосистем. Реакции биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней на идентичные дозы облучения даже организмов одних и тех же таксонов характеризуются многообразием форм и глубиной изменений и до последнего времени труднопрогнозируемы.

В практике изучения радиобиологических реакций организмов разных таксонов преимущественно использовали острое облучение в больших дозах. В условиях радионуклидного загрязнения водных экосистем, как правило, гидробионты подвергаются хроническому внешнему и внутреннему облучению в малых дозах. Для бактерий, водорослей и других представителей микробиоты при благоприятных условиях вегетационного периода свойственны интенсивное размножение и быстрая смена поколений, что способствует ускоренному отбору радиорезистентных особей. Поэтому установление радиобиологических эффектов в популяциях радиоустойчивых бактерио- и фитопланктона загрязненных радионуклидами водных экосистем до последнего времени в методологическом и методическом отношении остается проблематичным.

К наиболее высокоорганизованным и радиационно поражаемым гидробионтам относятся рыбы, ЛД₅₀ которых регистрируется в пределах поглощенной дозы от 6 до 100 Гр. Рыбы, активно функционируя в водных экосистемах, представляют верхние уровни в трофической цепи и, соответственно, депонировании радионуклидов, кумуляции доз облучения, генетических изменений в онтогенезе и филогенезе и могут служить индикаторами для оценки на популяционном уровне ключевых взаимосвязанных и противоположно направленных процессов *поражения ↔ восстановления*. Окончательный исход в жизнедеятельности биотических компонентов разных структурно-функциональных уровней зависит от глубины лучевого поражения и потенциального ресурса систем пострадиационного восстановления.

В таких техногенных радионуклидных аномалиях, как полигоны испытаний ядерного оружия, зоны крупнейших аварий на АЭС (Чернобыльская, 1986 г.; Фукусима-1, 2011 г. и др.) создаются условия для активации микроэволюционных процессов. Однако среди сложного комплекса реакций биосистем на ионизирующее облучение до последнего времени наименее изученными остаются изме-

нения, которые интегрируются в микроразволюционных процессах, происходящих в биотических компонентах надорганизменного уровня в популяциях и демах и обуславливающих дифференциацию видов — расчленение на внутривидовые группировки.

Дальнейшие исследования форм и интенсивности реакций биосистем на ионизирующее облучение обуславливаются необходимостью изучения многоуровневых процессов и механизмов радиационного поражения и пострadiационного восстановления компонентов разных структурно-функциональных уровней и представителей разных таксонов, популяций и биоценозов, совершенствования методологии и методов биоиндикации и биодиагностики, нормирования уровней радионуклидного загрязнения и разработки фундаментальных принципов решения практических задач стратегической проблемы радиационной защиты биогидросферы планеты Земля в условиях прогрессирующего использования современной цивилизацией ядерных технологий в различных отраслях науки и техники.

**

Радіаційно індуквані зміни і порушення в біотичних компонентах відбуваються у ланцюгу подій: радіаційно-фізичні, радіаційно-хімічні і радіаційно-біохімічні перетворення в клітинах → порушення метаболізму, структур і функцій в клітинах, тканинах, органах і організмах → порушення онтогенезу організмів, динаміки вікової і статеві структури популяцій → зміни в еволюційно запрограмованих сукцесіях біоценозів → порушення екологічного метаболізму, енергетичного балансу, збільшення ентропії і ступеня неупорядкованості екосистеми. Наслідки опромінення біотичних компонентів залежать від глибини променевого ураження і потенційного ресурсу систем після радіаційного відновлення.

На забруднених радіонуклідами полігонах випробувань ядерної зброї, в зонах найбільших аварій на АЕС (Чорнобильська, 1986 р.; Фукусіма-1, 2011 р. та ін.) існують сприятливі умови для активації мікроеволюційних процесів. Проте серед складного комплексу реакцій-відповідей біосистем на йонізувальне опромінення до останнього часу найменш дослідженими залишаються зміни, інтегровані в мікроеволюційних процесах, які відбуваються в біотичних компонентах надорганізмового рівня — в популяціях і демах. Актуальність подальших досліджень форм та перебігу реакцій біосистем на йонізувальне опромінення зумовлюється необхідністю розробки наукових принципів вирішення практичних завдань глобальної стратегічної проблеми радіаційного захисту біогідросфери планети Земля за умов прогресуючого використання сучасною цивілізацією ядерних технологій у різних галузях науки і техніки.

**

The analysis of the reactions of radioresistance, radioadaptation and radiation-induced premature aging and a reduction in the lifespan of aquatic biosystems under conditions of chronic ionizing irradiation and the influence of modifying factors are presented. The diverse reactions of biosystems to irradiation are ultimately manifested in oppositely directed and interrelated damage-recovery processes. Post-radiation restoration of biotic components of different hierarchical levels is carried out on the basis of their multilevel structural and functional organization and mechanisms of adaptive reactions.

**

1. Гераськин С.А., Дикарев В.Г., Угалева А.А. и др. Анализ цитогенических последствий хронического облучения в малых дозах посевов сельскохозяй-

- зайственных культур // Радиационная биология. Радиоэкология. — 1998. — Т. 38, № 3. — С. 367—374.
2. Гродзинський Д.М. Радіобіологія. Друге видання. — К.: Либідь, 2001. — 448 с.
 3. Гродзинский Д.М. Адаптивная стратегия физиологических процессов растений. — Киев: Наук. думка, 2013. — 302 с.
 4. Гудков И.Н., Кудяшева А.Г., Москалев А.А. Радиобиология с основами радиоэкологии. — Сыктывкар: Изд-во Сыкт. гос. ун-та, 2015. — 512 с.
 5. Костюк А.Н., Михеев А.Н. Проблема фенотипического стресса и адаптации у растений // Физиология и биохимия культурных растений. — 1997. — № 2. — С. 81—82.
 6. Кудяшева А.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Воздействие радиоактивного загрязнения в зоне аварии Чернобыльской АЭС на регуляцию метаболизма в тканях мышевидных грызунов // Радиоэкологические исследования в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС. — Тр. Коми науч. центра УрО РАН. — Сыктывкар, 2006. — № 180. — С. 5—33.
 7. Кузин А.М. Идеи радиационного горнезиса в атомном веке. — М.: Наука, 1995. — 158 с.
 8. Кузьменко М.І. Радіонуклідна аномалія. — К.: Академперіодика, 2013. — 394 с.
 9. Кутлахмегов Ю.А. Дорога к теоретической радиоэкологии. — Киев.: Фитосоциоцентр, 2015. — 360 с.
 10. Михеев А.Н. Гиперадаптация. Стимулированная онтогенетическая адаптация растений. — Киев: Фитосоциоцентр, 2015. — 423 с.
 11. Михеев А.Н. Малые «дозы» радиобиологии. Моя маленькая радиобиологическая вера. — Киев: Фитосоциоцентр, 2016. — 371 с.
 12. Мусієнко М.М., Серебряков В.В., Брайон О.В. Екологія. Охорона природи. Словник — довідник. — К.: Т-во «Знання», КОО, 2002. — 550 с.
 13. Романенко В.Д. Основы гидроэкологии: Підручник. — К.: Обереги, 2001. — С. 235—237.
 14. Тугай Т.И., Желтоножский В.А., Желтоножская М.В. и др. Адаптация микроскопических грибов чернобыльского происхождения к хроническому ионизирующему излучению // Двадцять п'ять років Чернобыльської катастрофи. Безпека майбутнього: Тез. доп. Міжнарод. конф. — К., 2011. — С.142—143.
 15. Тугай Т.И., Тугай А.В., Желтоножская М.В. и др. Влияние низких доз облучения на рост *Aspergillus versicolor* и *Raecilomyces lilacinus* // Мікробіол. журн. — 2013. — Т. 75, № 4. — С. 33—40.
 16. Францевич Л.И., Гайченко В.А., Крыжановский В.И. Животные в радиоактивной зоне. — Киев: Наук. думка, 1991. — 124 с.
 17. Хочачка П., Сомеро Дж. Биохимическая адаптация. — М.: Мир, 1988. — 568 с.
 18. Цыцугина В.Г., Поликарпов Г.Г., Егоров В.Н и др. Экологический риск для «критических» популяций (видов) при радиоактивном и нерадиоактивном загрязнении // Радиоэкологический отклик Черного моря на Чер-

- нобыльскую аварию. — Севастополь: НПЦ «ЕКОСИ — Гидрофизика», 2008. — С. 415—427.
19. *Crow I.F., Kimura M.* An introduction to populations genetic theory. — New-York: Harper and Row, 1970. — 430 p.
20. *Kraus M.P.* Resistance of blue — green algae to ^{60}Co gamma radiation // *Radiat. Bot.* — 1969. — Vol. 9, N 6. — P. 481—489.
21. *Scandalios J.G., Molecularata S., Kyozyuka Y. et al.* Overexpressing of a single Ca^{2+} — dependent protein kinase confers both cold and salt/drought tolerance on rice plants // *Plant J.* — 2000. — N 23. — P. 319—327.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев

Поступила 14.12.17