

УДК 577.1:599.323.4:614.876:57.084.2:539.1.047

МИНОРНЫЕ ФРАКЦИИ ФОСФОЛИПИДОВ В МЕХАНИЗМЕ АДАПТАЦИИ ДИКИХ ГРЫЗУНОВ К ПОВЫШЕННОМУ РАДИАЦИОННОМУ ФОНУ

© 2023 г. Л. Н. Шишкина^{1,*}, А. Г. Кудяшева²

¹ Институт биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН, Москва, Россия

² Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, Россия

*E-mail: shishkina@sky.chph.ras.ru

Поступила в редакцию 13.01.2022 г.

После доработки 07.09.2022 г.

Принята к публикации 21.12.2022 г.

Исследована роль минорных фракций фосфолипидов печени в механизме адаптации четырех видов мышевидных грызунов, отловленных в разные годы в зоне аварии на Чернобыльской АЭС на участках с уровнем мощности дозы внешнего γ -излучения в 1987 г. от 0.02 до 200 мР/ч, к повышенному радиационному фону в зависимости от радиорезистентности вида. В первый год после аварии выявлен рост доли лизоформ ФЛ и сфингомиелина, вовлеченных в процессы апоптоза, и увеличение кардиолипина, принимающего участие во взаимодействии ДНК с мембраной. Спустя 5 лет после аварии наблюдается рост суммарной доли фосфатидилинозита и фосфатидилсерина, участвующих в транспорте ионов кальция и в регуляции внутриклеточных процессов. Совокупность полученных данных и анализ литературы позволяют заключить, что изменение соотношения минорных фракций ФЛ в печени мышевидных грызунов, обитающих на территориях с повышенным уровнем радиации, обуславливая адаптивные перестройки клеточного метаболизма, явились основой формирования на этих территориях новых субпопуляций грызунов с отличной от нормы системой регуляции перекисного окисления липидов.

Ключевые слова: зона аварии на ЧАЭС, полевка-экономка, полевая мышь, полевка обыкновенная, рыжая полевка, перекисное окисление липидов, состав фосфолипидов, печень, регуляция

DOI: 10.31857/S0869803123020108, EDN: EPBDGF

Хозяйственная деятельность человека, аварии на АЭС и радиохимических производствах способствовали появлению обширных территорий, биота и население которых существуют в условиях повышенного радиационного фона. Несмотря на прогнозируемую способность природы к самосохранению и самоочищению через механизмы глобального перераспределения, радиэкологическая ситуация на таких территориях, как правило, не нормализуется в течение десятилетий [1–3]. Хотя после аварии на ЧАЭС прошло уже 35 лет и за эти годы произошли существенные изменения биотопов в зоне аварии, на многих территориях сохраняется повышенный радиационный фон [4]. Это обуславливает необходимость детального изучения не только формирования последствий воздействия хронического ионизирующего излучения на организм, но и механизма адаптации биообъектов к существованию в условиях повышенного радиационного фона.

Результаты проведенных ранее комплексных исследований состояния популяций мышевид-

ных грызунов, отловленных как в разные годы в зоне аварии на ЧАЭС, так и обитающих в течение десятилетий на участках с повышенным радиационным фоном в Республике Коми, свидетельствуют о высокой чувствительности параметров системы регуляции перекисного окисления липидов (ПОЛ) в их тканях к изменившимся условиям обитания. Они позволили констатировать, что на радиоактивно загрязненных участках формируются новые субпопуляции грызунов с отличной от нормы системой регуляции ПОЛ [5–8]. Это требует выявления параметров системы регуляции ПОЛ, обуславливающих выживание млекопитающих в условиях повышенного радиационного фона.

Цель работы — изучить роль минорных фракций фосфолипидов печени в механизме адаптации мышевидных грызунов к повышенному радиационному фону в зависимости от радиорезистентности вида.

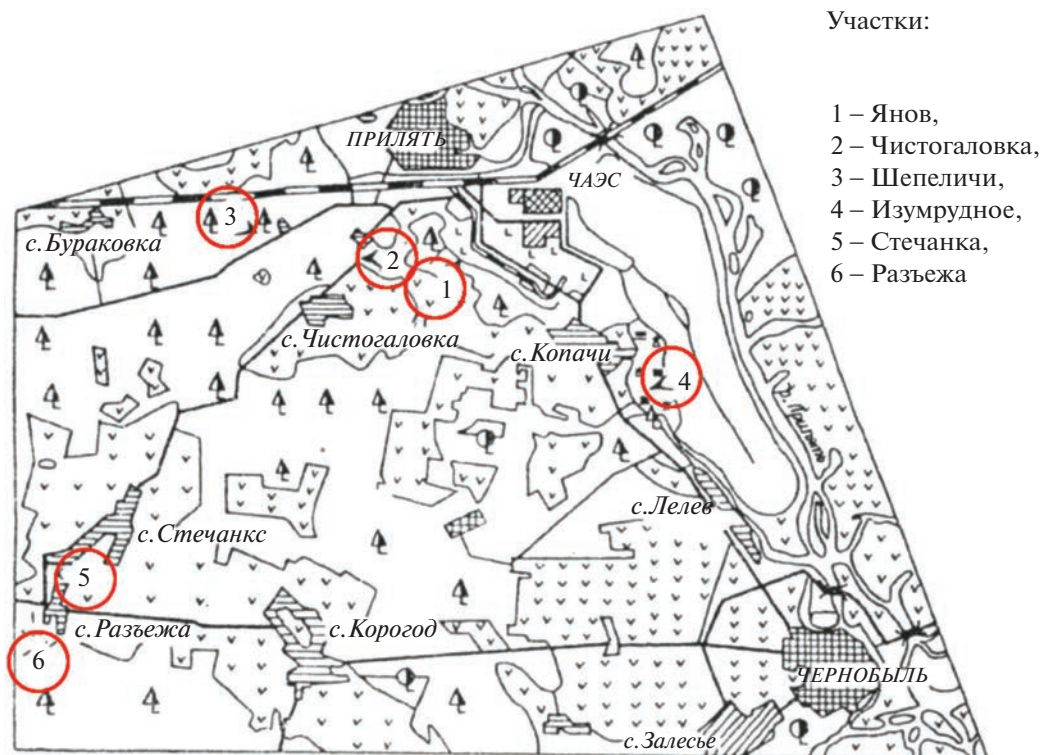


Рис. 1. Схема расположения участков отлова мышевидных грызунов в зоне аварии на Чернобыльской АЭС.
Fig. 1. Schema of location of the caughting areas of wild rodents in the Chernobyl NPP accident zone.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДИКА

Дикие мышевидные грызуны, будучи удобным тест-объектом для радиационного мониторинга [1, 5, 9], являются адекватным биообъектом и для изучения механизма адаптации млекопитающих к повышенному радиационному фону. Отлов грызунов проводили на шести участках в 30-километровой зоне аварии на ЧАЭС в течение 1987–1993 гг. и в 2007 г. Участки отлова грызунов по уровню мощности дозы внешнего γ -излучения в августе 1987 г. условно были разделены на три группы: с низким 0,02–0,1 мР/ч (5 – Стечанка, 6 – Разьежа), средним 2–20 мР/ч (2 – Чистоголовка, 3 – Шепеличи, 4 – Изумрудное) и высоким 150–200 мР/ч (1 – Янов) уровнем γ -фона. Схема расположения участков отлова представлена на рис. 1. В течение первых семи лет после аварии мощность дозы внешнего γ -излучения снизилась в 20–40 раз, однако это изменение происходило неравномерно: в 2007 г. мощность дозы на участке 1 стала ниже, чем на участках 2 и 3. Радиоэкологическая характеристика участков отлова и поглощенные мышевидными грызунами дозы от внешнего и внутреннего излучений представлены в работах [5, 6, 8, 10, 11].

Объектами исследования являлись полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.), полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.), рыжая европей-

ская полевка *Clethrionomys glareolus* Schreb.), полевка обыкновенная (*Apodemus arvalis* Pall.). Отлов животных осуществляли преимущественно в августе-сентябре, а иногда в мае-июне. Помимо перечисленных выше участков, в 1991–1993 гг. отлов грызунов проводили и в окрестностях г. Киева (Теремки, Романков, Безрадици), уровень внешнего радиационного фона на которых практически соответствовал норме. Анализировали показатели от 1000 особей трех возрастных групп: неполовозрелые, половозрелые и перезимовавшие животные. Все работы выполняли в соответствии с Правилами лабораторной практики в Российской Федерации и принятыми Европейской Конвенцией правилами по защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных и иных научных целей [12].

Печень сразу после декапитации грызунов помещали на лед. Липиды из печени выделяли по методу Блая и Дайера в модификации Кейтса [13]. Качественный состав фосфолипидов (ФЛ) определяли методом ТСХ, используя стеклянные пластинки 90 × 120 мм, силикагель типа G (Sigma, США) и смесь растворителей хлороформ: метанол: ледяная уксусная кислота: дистиллированная вода в объемных соотношениях 12.5:7.5:2:1 в качестве мобильной фазы. Проявление хроматограмм проводили в парах йода. Количественный

анализ отдельных фракций ФЛ определяли на спектрометре "Сресол-211" (Германия) при длине волны 800 нм по образованию фосфорномолибденового комплекса в присутствии аскорбиновой кислоты [14]. Для каждой пробы анализировали не менее четырех—пяти хроматографических дорожек. Методика анализа состава липидов подробно изложена в работах [5, 7, 15].

Результаты обрабатывали стандартными методами вариационной статистики, используя Microsoft Office Excel 7, и пакет компьютерных программ KINS [16]. В таблицах и на рисунках результаты представлены в виде средних арифметических значений с указанием их средних квадратичных ошибок ($M \pm m$).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Стационарность процессов ПОЛ, играющих важную роль в регуляции метаболизма в биологических объектах любой сложности, в норме поддерживается физико-химической системой регуляции, однотипно функционирующей на мембранном, клеточном и органном уровнях [15, 17, 18]. Помимо параметров антиоксидантного статуса тканей важную роль в регуляции ПОЛ играет состав липидов, в том числе такой его обобщенный показатель в тканях млекопитающих, как соотношение сумм более легко- и более трудноокисляемых фракций ФЛ, обуславливающий способность липидов к окислению [15].

Поскольку печень характеризуется высокой чувствительностью к радиоактивному загрязнению среды обитания грызунов [5, 19] и является одним из главных органов биосинтеза и деградации ФЛ, то это и определило выбор состава липидов печени как объекта исследования. Необходимо подчеркнуть, что именно ФЛ являются структурными и функциональными компонентами поверхностных монослоев липопротеинов, транспортирующих липиды в ткани с током крови [20]. К минорным фракциям ФЛ относятся лизоформы ФЛ, сфингомиелин (СМ), фосфатидилинозит (ФИ), фосфатидилсерин (ФС), кардиолипид (КЛ) и фосфатидная кислота (ФК). В составе гидрофобного бислоя в мембранах у лизоформ ФЛ и СМ содержатся преимущественно насыщенные жирные кислоты, что определяет их устойчивость к окислению, а в составе жирных кислот остальных минорных фракций ФЛ присутствуют преимущественно ненасыщенные жирные кислоты, что обуславливает их высокую способность к окислению. Очевидно, эти различия в степени ненасыщенности жирных кислот минорных фракций ФЛ обуславливают и их участие в структурной организации мембран и регуляции метаболизма. Так, именно СМ образует со стеринами рафты, т.е. динамические мембранные микродомены, которые вовлечены в апоптоз

и пролиферацию клеток, а ненасыщенные жирные кислоты являются предшественниками биосинтеза эйкозаноидов, лейкотриенов и тромбосанов [20].

Немногочисленные данные литературы, в которых определяли величины ЛД_{50/30} диких грызунов, и анализ обеспеченности липидов их тканей антиоксидантами свидетельствуют, что среди исследованных видов наиболее резистентными к острому облучению являются рыжие полевки и полевые мыши, а полевка-экономка является самым радиочувствительным видом [8]. Безусловно, состояние популяций мышевидных грызунов вследствие изменения биотопов участков их отлова за прошедшие годы существенно изменилось, что также способствовало изменению видового состава грызунов в зоне отчуждения: спустя 21 год после аварии доминирующим видом стала полевая мышь, а единичные особи полевки-экономки встречались лишь на некоторых участках [10, 11]. Однако отсутствие нормализации состава и физико-химических свойств липидов тканей и сохранение частоты клеток костного мозга с микроядрами на уровне показателей первых лет после аварии у полевых мышей, отловленных на слабозагрязненном участке б, не наблюдались даже в 2007 г. [8, 10, 11].

Хроническое низкоинтенсивное излучение вызывает качественные изменения состояния природных популяций грызунов, обуславливая нарушение синхронности смены фаз популяционного цикла, изменения морфофизиологического состояния популяции и динамику возрастных изменений параметров системы регуляции ПОЛ [5–8].

Так, анализ состава ФЛ печени грызунов из зоны отчуждения ЧАЭС в первый год после аварии выявил высокую индивидуальную гетерогенность в количественном соотношении фракций ФЛ в зависимости как от вида и пола зверьков, так и участка их отлова, наиболее выраженную у неполовозрелых грызунов, отловленных на участках со средним уровнем загрязнения [5]. Тем не менее сравнительный анализ динамики относительного содержания отдельных минорных фракций ФЛ позволяет обнаружить ряд закономерностей.

Как известно, КЛ в процессе репарации ДНК участвует в образовании линкеров ДНК с мембраной [21], а ФК является одним из основных предшественников биосинтеза многих ФЛ в печени животных [22]. Осенью 1987 г. в составе ФЛ печени грызунов с разных участков относительное суммарное содержание этих фракций существенно зависело от вида грызунов и участка отлова. Так, более высокая доля этих фракций обнаружена у неполовозрелых радиочувствительных полевок-экономок (рис. 2) по сравнению с

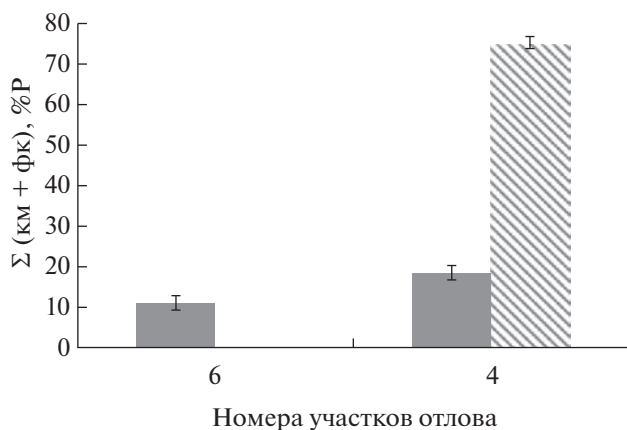


Рис. 2. Суммарная доля кардиолипина и фосфатидной кислоты (КЛ+ФК) в фосфолипидах печени неполовозрелых полевков-экономок (самки), отловленных на участках с разным уровнем мощности дозы внешнего γ -излучения осенью 1987 г.

Fig. 2. Summar share of cardiolipin and phosphatidic acid (CL+PA) in the liver phospholipids of the immature *Microtus oeconomus* Pall. (female) caught at areas with the different level of the dose rate of the external γ -radiation in autumn 1987.

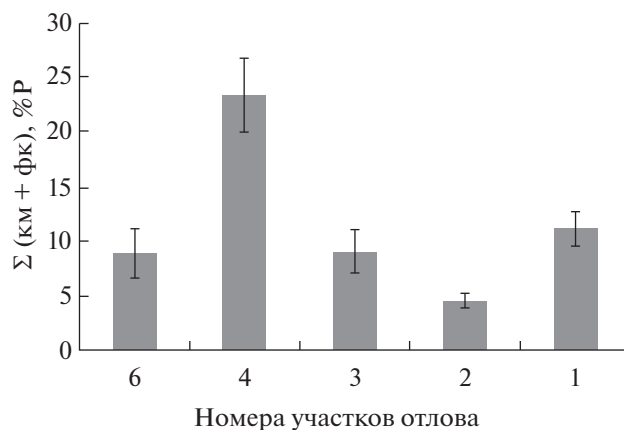


Рис. 3. Суммарная доля кардиолипина и фосфатидной кислоты (КЛ+ФК) в фосфолипидах печени неполовозрелых полевых мышей (самки), отловленных на участках с разным уровнем мощности дозы внешнего γ -излучения осенью 1987 г.

Fig. 3. Summar share of cardiolipin and phosphatidic acid (CL+PA) in the liver phospholipids of the immature *Apodemus agrarius* Pall. (female) caught at areas with the different level of the dose rate of the external γ -radiation in autumn 1987.

долей КЛ+ФК в составе более резистентных неполовозрелых полевых мышей (рис. 3). Осенью 1987 г. в ФЛ печени неполовозрелых самок полевки обыкновенной гетерогенность суммарной доли фракций КЛ+ФЛ выявлена у зверьков, отловленных на участке 2 ($3.20 \pm 0.20\%$, $n = 11$ и $11.7 \pm 2.4\%$, $n = 11$), в то время как этот показатель в ФЛ печени неполовозрелых самок, отловленных на участке 1, оказался равным $13.3 \pm 2.4\%$ ($n = 3$). Отсутствие линейной зависимости доли КЛ+ФК от мощности дозы внешнего γ -излучения на участке отлова обнаружено и у неполовозрелых самок полевых мышей (рис. 3). Осенью 1991 г. повышенное содержание фракций КЛ+ФК сохраняется в ФЛ печени неполовозрелых самок полевки-экономки ($13.0 \pm 1.4\%$, $n = 1$) и рыжих полевков ($12.1 \pm 1.4\%$, $n = 2$), отловленных на участках 5 и 6. Повышенное содержание КЛ+ФК (13.1 – 18.7% , $n = 5$) выявлено и в печени полевых мышей разного возраста, отловленных на участке 1 спустя 7 лет после аварии. Нормализация доли этих фракций в составе ФЛ печени неполовозрелых самцов и самок полевых мышей обнаружена спустя 21 год после аварии ($5.1 \pm 0.6\%$, $n = 15$) [10].

Среди минорных фракций ФЛ, активно участвующих в процессах биосинтеза ДНК, пролиферации и апоптоза клеток и многочисленных аспектах регуляции метаболизма в нормальных и патологических условиях, важную роль играют сфинголипиды, а основным ФЛ в печени является СМ [20, 23, 24]. Обнаружено, что в ФЛ печени неполовозрелых самок полевков-экономок и по-

левых мышей, отловленных осенью 1987 г. на всех участках, кроме участка 4, доля СМ абсолютно одинакова и варьирует в пределах от 7.26 ± 0.76 до $7.43 \pm 0.74\%$. Это вдвое выше аналогичной величины в ФЛ печени лабораторных мышей [25] и почти в 2 раза превышает долю СМ в ФЛ печени неполовозрелых самок полевков-экономок с контрольных территорий в Республике Коми [26]. Однако у грызунов, отловленных в 1987 г. на участке 4 с наиболее низким средним уровнем загрязнения, обнаружена высокая индивидуальная гетерогенность состава ФЛ. Так, среди неполовозрелых самок полевков-экономок, отловленных осенью 1987 г. на участке 4, выявлены две группы животных, состав ФЛ печени которых достоверно отличается и между этими группами (доли СМ $8.35 \pm 0.76\%$, $n = 25$ и $3.01 \pm 0.25\%$, $n = 7$), и от показателей у полевков, одновременно отловленных на других участках [5]. Высокая доля СМ ($15.8 \pm 1.8\%$) выявлена у одной неполовозрелой самки полевой мыши, также отловленной на участке 4, и самок рыжих полевков ($12.2 \pm 2.3\%$, $n = 5$), отловленных на участке 3 со средним уровнем загрязнения. Однако осенью 1991 г. доля СМ в ФЛ печени неполовозрелых рыжих полевков, отловленных на слабозагрязненных участках 5 и 6, равна $3.45 \pm 0.09\%$ ($n = 2$).

Резкий рост доли лизоформ в составе ФЛ печени грызунов всех видов, отловленных на участках с низким уровнем внешнего γ -фона осенью 1987 г. (табл. 1), свидетельствует о существенных нарушениях процесса биосинтеза липидов, вызывающих деструктивные изменения в органе, что под-

Таблица 1. Доля лизоформ (%P) в составе фосфолипидов печени мышевидных грызунов разных видов (самки), отловленных на участках 5 и 6 с низким уровнем внешнего γ -фона осенью 1987 г.

Table 1. The lysoforms share (%P) in the liver phospholipids of wild rodents of the different species (female) caught at areas 5 and 6 with the low level of the external γ -phone in autumn 1987

Вид // Возраст грызунов	Полевки-экономки	Полевые мыши	Рыжие полевки
Неполовозрелые	38.3 ± 1.2 (22)	29.55 ± 0.85 (9)	—
Перезимовавшие	32.8 ± 2.0 (1)	20.8 ± 2.7 (6)	37.50 ± 0.85 (5)

Примечание. В таблицах и тексте в скобках указано число особей.

Таблица 2. Доля лизоформ в составе фосфолипидов печени полевок-экономок (самки), отловленных на участках с разным уровнем внешнего γ -фона осенью 1991 г.

Table 2. The lysoforms share (%P) in the liver phospholipids of *Microtus oeconomus* Pall. (female) caught at areas with the different level of the external γ -phone in autumn 1991

Участок 6, половозрелые животные	Участок 4, неполовозрелые животные	Участок 1, половозрелые животные
11.6 ± 1.2 (2)	9.2 ± 1.1 (2)	31.4 ± 1.6 (3)

твердили морфологические исследования их печени [19]. Наличие деструктивных изменений паренхимы печени закономерно, так как лизоформы ФЛ обладают выраженным литическим действием на мембраны и активно участвуют в процессах апоптоза [25, 26]. Необходимо отметить, что столь существенный рост относительно содержания лизоформ в составе ФЛ печени не наблюдается ни в лабораторных экспериментах при облучении грызунов в малых дозах [13, 27], ни у полевок-экономок разных возрастных групп, длительное время обитающих на территориях с нормальным и повышенным радиационным фоном в Республике Коми или отловленных в

окрестностях г. Киева в 1991 и 1993 г. [7, 28]. Только в мае 1991 г. доля лизоформ в составе ФЛ печени неполовозрелых самок рыжих полевок со слабозагрязненных участков из зоны аварии падает до $7.1 \pm 0.4\%$, $n = 2$.

Одним из ключевых ферментов системы передачи сигнала является протеинкиназа С, в активации которой и ее связывании с мембраной активно участвуют ФИ и ФС [25]. Суммарная доля этих фракций ФЛ в печени лабораторных мышей и полевок-экономок, отловленных на территориях с нормальным радиационным фоном, как правило, варьирует в пределах от 11 до 20% [5, 17, 26, 27]. Осенью 1987 г. в составе ФЛ печени неполовозрелых самок полевок-экономок, отловленных на участке 6, суммарная доля этих фракций составляет $6.7 \pm 0.8\%$ ($n = 22$), а у животных разных групп с участка 4 она падает до 0–4.5%. В целом уменьшение относительного суммарного содержания ФИ+ФС в составе ФЛ печени более радиорезистентных рыжих полевок ($7.5 \pm 0.5\%$, участок 6) и полевых мышей (рис. 4) не столь значительно. Однако отсутствие линейной зависимости доли фракций ФИ+ФС от уровня внешнего γ -фона на участках отлова, что четко видно из данных рис. 4, приводит к тому, что самая низкая доля этих фракций обнаружена в составе ФЛ печени неполовозрелых самок полевых мышей, отловленных на участке 4. Спустя 5 лет после аварии суммарная доля ФИ+ФС возрастает как в составе ФЛ печени неполовозрелых самок полевок-экономок, отловленных на участках 6 ($14.1 \pm 1.3\%$) и 4 ($12.3 \pm 0.6\%$), так и полевых мышей, отловленных на участках со средним и сильным уровнем загрязнения, до 13–15%. При этом их доля в составе ФЛ печени неполовозрелых самок полевых мышей, отловленных на слабозагрязненных участках в 1991 и 2007 г., сохраняется на уровне 11%.

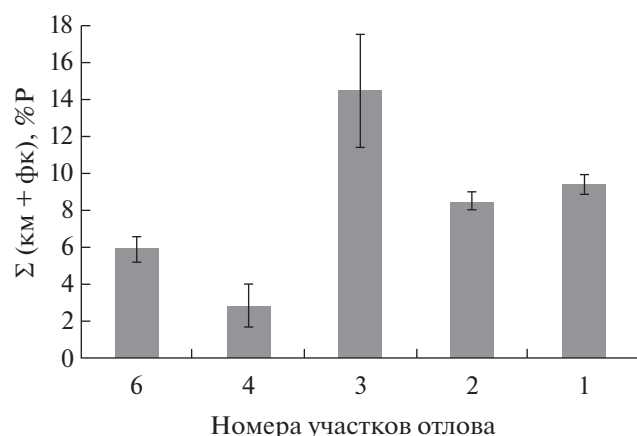


Рис. 4. Суммарная доля фосфатидилинозита и фосфатидилсерина (ФИ+ФС) в фосфолипидах печени неполовозрелых полевых мышей (самки), отловленных на участках с разным уровнем мощности дозы внешнего γ -излучения осенью 1987 г.

Fig. 4. Summar share of phosphatidylinositol and phosphatidylserine (PI+PS) in the liver phospholipids of the immature *Apodemus agrarius* Pall. (female) caught at areas with the different level of the dose rate of the external γ -radiation in autumn 1987.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Совокупность представленных данных свидетельствует о закономерных изменениях количественного соотношения минорных фракций ФЛ в печени грызунов, отловленных в разные годы в зоне отчуждения аварии на ЧАЭС, как в зависимости от радиорезистентности вида, так и от уровня внешнего γ -фона на участках отлова. В составе ФЛ печени в первый год после аварии выявлен существенный рост доли лизоформ ФЛ и СМ, т.е. фракций ФЛ, активно участвующих в процессах апоптоза и пролиферации клеток, и кардиолипина, обеспечивающего связь ДНК с мембраной. При этом в первый год после аварии наблюдается достоверное уменьшение относительного содержания ФИ и ФС, участвующих в передаче сигнала в клетку. Эти изменения сопровождаются деструктивными изменениями паренхимы печени, наиболее выражены у неполовозрелых животных и характеризуются отсутствием линейной зависимости от уровня внешнего радиационного фона. Спустя 5 лет после аварии наблюдаются существенное снижение доли СМ и рост суммарного содержания ФИ+ФС в печени животных практически всех возрастных групп, отловленных на разных участках в зоне аварии. Однако существенное снижение относительного содержания лизоформ ФЛ не во всех случаях наблюдается и спустя 5 лет после аварии (табл. 2). В составе ФЛ печени более резистентных рыжих полевок разного возраста, отловленных в мае и осенью 1991 г. на участках 5 и 6 со слабым уровнем загрязнения, доля лизоформ ФЛ равна 6,7–7,1%.

Таким образом, изучение динамики изменения состава ФЛ печени мышевидных грызунов, отловленных в зоне отчуждения аварии на ЧАЭС на участках с разным уровнем мощности дозы внешнего γ -излучения, и анализ данных литературы об участии ФЛ в регуляции метаболизма в биологических системах позволяют предположить, что минорные фракции ФЛ участвуют в процессах адаптации мышевидных грызунов к изменившимся условиям окружающей среды. Резкий рост доли лизоформ и кардиолипина в составе ФЛ печени в первый год после аварии позволяет организму ликвидировать поврежденные клетки и обеспечить возможность осуществлять репарацию ДНК. Увеличение относительного содержания ФИ и ФС, участвующих в транспорте ионов кальция и регуляции внутриклеточных процессов, способствует восстановлению метаболизма.

Изменение количественного соотношения минорных фракций ФЛ в печени мышевидных грызунов, отловленных в разные годы в зоне аварии на ЧАЭС, обуславливая адаптивные перестройки клеточного метаболизма, очевидно, стало основой формирования на загрязненных радио-

нуклидами территориях новых субпопуляций грызунов с отличной от нормы системой регуляции ПОЛ [6–8]. Это предположение подтверждается как отсутствием корреляционных взаимосвязей между показателями антиоксидантного статуса и составом липидов в печени половозрелых полевых мышей, отловленных на участках 1, 2 и 4 в 1993 г. в зоне аварии на ЧАЭС, при их наличии у отловленных одновременно грызунов в пригородах г. Киева, так и существенным уменьшением взаимосвязанности между соотношением более легко- и более трудноокисляемых фракций ФЛ и отношением основных фракций ФЛ фосфатидилхолин/фосфатидилэтаноламин в печени неполовозрелых полевых мышей, отловленных на участке 1 в зоне аварии в 2007 г. [6, 8].

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института биохимической физики им. Н.М. Эмануэля РАН (№ 44.4 гос. № темы 0084-2019-0014) и Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (гос. № темы 1220406000024-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Алексахин Р.М., Архипов Н.П., Бархударов Р.М. и др.* Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биоценозы. М.: Наука, 1990. 368 с. [*Alexakhin R.M., Arkhipov N.P., Barkhudarov R.M. et al.* Heavy Natural Radionuclides in Biosphere: Migration and Biological Effects on Population and Biogeocenoses. M.: Nauka, 1990. 368 p. (In Russ.)]
2. *Позолотина В.Н., Молчанова И.В., Караваева Е.Н. и др.* Современное состояние наземных экосистем зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа: уровни загрязнения, биологические эффекты. Екатеринбург: Изд-во Гошницкий, 2008. 204 с. [*Pozolotina V.N., Molchanova I.V., Karavaeva E.N. et al.* The Current State of the Terrestrial Ecosystem in the Eastern Ural Radioactive Trace Contamination: Levels and Biological Effects. Goschinskiy: Ekaterinburg, 2008. 204 p. (In Russ.)]
3. *Фесенко С.В., Емлютина Е.С.* Концентрация тория в природных средах: обзор мировых данных // Радиационная биология. Радиоэкология. 2020. Т. 60. № 6. С. 635–648 [*Fesenko S.V., Emlyutina E.S.* Thorium concentration in natural environment // Radiation biology. Radioecology. 2020. V. 60. № 6. P. 635–648 (In Russ.)]
4. Радиэкологические последствия радиационных аварий: к 35-й годовщине аварии на ЧАЭС // Сб. докл. Междунар. науч.-практ. конф., Обнинск, 22–23 апреля 2021г. / Под ред Н.И. Санжаровой, В.М. Шершакова. Обнинск: ФГБНУ ВНИИРАЭ, 2021. 399 с. [Radioecological Consequences of Radiation Accidents: to the 35th anniversary of the Chernobyl Accident: Proc. Int. Research and Practice Conference, Obninsk, April 22–23, 2021 / Eds N.I. San-

- zharova, V.M. Shershakov. Obninsk: RIRAE, 2021. 399 p. (In Russ.)]
5. Кудяшева П.Г., Шишкина Л.Н., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Биохимические механизмы радиационного поражения природных популяций мышевидных грызунов. СПб.: Наука, 1997. 156 с. [Kudyasheva A.G., Shishkina L.N., Zagorskaya N.G., Taskaev A.I. Biochemical Mechanisms of the Radiation Damage in the Natural Populations of Rodent. SPb.: Nauka, 1997. 156 p. (In Russ.)]
 6. Шишкина Л.Н., Кудяшева А.Г., Загорская Н.Г., Таскаев А.И. Регуляция окислительных процессов в тканях мышевидных, грызунов, отловленных в зоне аварии на ЧАЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2006. Т. 46. № 2. С. 216–232. [Shishkina L.N., Kudyasheva A.G., Zagorskaya N.G., Taskaev A.I. The Regulation of the Oxidative Processes in the Tissues of the Wild Rodents Caught in the Chernobyl NPP Accident Zone // Radiat. biologiya. Radioecology. 2006. V. 46. № 2. P. 216–232 (In Russ.)]
 7. Kudyasheva A.G., Shishkina L.N., Shevchenko et al. Biological consequences of increased radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. populations // J. Environ. Radioact. 2007. V. 97. P. 30–41.
 8. Shishkina L.N., Kudyasheva A.G., Zagorskaya N.G. et al. Participation of the Lipid Peroxidation Processes in the Mechanism of the Wild Rodent Adaptation to Radioactive Contamination of the Chernobyl NPP Zone // The Lessons of Chernobyl: 25 Years later / Eds E.B. Burlakova, V.I. Naidich. New York: Nova Science Publishers, 2012. P. 187–208.
 9. Соколов В.Е., Криволицкий Д.Я., Усачев В.Л. Дикие животные в глобальном радиоэкологическом мониторинге. М.: Наука, 1989. 150 с. [Wild animals in the global radioecological monitoring. M.: Nauka, 1989. 150 p. (In Russ.)]
 10. Таскаев А.И., Материй Л.Д., Кудяшева А.Г. и др. Биологические последствия радиоактивного загрязнения для мышевидных грызунов в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Теор. и прикл. экология. 2016. [Taskaev A.I., Matriy L.D., Kudyasheva A.G. et al. Biological consequences of radioactive contamination for rodents in the exclusion zone of the Chernobyl NPP // Theoretical and Applied Ecology. 2016. № 2. P. 55–64. (In Russ.)]
 11. Кудяшева А.Г., Башлыкова Л.А., Гудков И.Н. Отдаленные последствия радиационных аварий для мышевидных грызунов в зоне отчуждения Чернобыльской АЭС // Вестник. Ин-та биологии. 2017. № 4. С. 32–40. [Kudyasheva A.G., Bashlykova L.A., Gudkov I.N. Remote consequences of the radiation accidents for rodents in the exclusion zone of Chernobyl PS // Vestnik Instituta Biologii. 2017. № 4. P. 32–40 (In Russ.)]
 12. Protection of Vertebrate Animals Used for Experimental and other Scientific Purposes (EST 123)m Strasbourg, 1986/ 20.
 13. Кейтс М. Техника липидологии М.: Мир, 1975. 322 с. [Kates M. The Technologist of Lipidology. M: Mir, 1975. 322 p. (Russ. Vers.)]
 14. Биологические мембраны: материалы и методы. М.: Мир, 1990. 424 с. [Biological Membranes: A Practical Approach / Eds J.B.C. Findlay, W.H. Evans. M.: Mir, 1990. 424 p. (Russ. Vers.)]
 15. Шишкина Л.Н., Кушнирева Е.В., Смотряева М.А. Новые подходы к оценке биологических последствий воздействия радиации в малых дозах // Радиационная биология. Радиоэкология. 2004. Т. 44. № 3. С. 289–295. [Shishkina L.N., Kushnirera Ye.V., Smotryaeva M.A. A new approach to assessment of biological consequences of exposure to low-dose radiation // Radiat. biologiya. Radioecology. 2004. V. 44. № 3. P. 289–295. (In Russian)]
 16. Брин Э.Ф., Травин С.О. Моделирование механизмов химических реакций // Химическая физика. 1991 Т. 10. № 6. С. 830–837. [Brin E.F., Travin S.O. Modeling mechanisms of the chemical reactions // Khimicheskaya fizika. 1991. V. 10. № 6. P. 830–837. (In Russ.)]
 17. Burlakova Ye.B., Pal'mina N.P., Mal'tseva Ye.L. // Membrane Lipid Oxidation / Ed. C. Vigo-Pelfrey. V. III. Boston: Boca Raton, Ann Arbor, CRC Press, 1991. P. 209–237.
 18. Shishkina L.N., Klimovich M.A., Kozlov M.V. Functioning Similarity of the Physicochemical Regulatory System on the Membrane and Organs Levels // Pharmaceutical and Medicine Biotechnology. New Perspectives / Eds. New York: Nova Science Publishers, 2013. P. 151–157.
 19. Материй Л.Д., Ермакова О.В., Таскаев А.И. Морфофункциональная оценка состояния организма мелких млекопитающих в радиоэкологических исследованиях (на примере полевки-экономки). Сыктывкар, 2003. 164 с. [Matriy L.D., Ermakova O.V., Taskaev A.I. Morphofunctional Assessment of the State of Organisms of Small Mammals in Radioecological Research (by the example of root vole). Syktyvkar, 2003. 164 p. (In Russ.)]
 20. Lordan R., Tsoupras A., Zabetakis I. Phospholipids of Animal and Marine Origin: Structure, Function, and Anti-Inflammatory Properties // Molecules. 2017. V. 22. № 11. P. 1964–1996. <https://doi.org/10.3390/molecules22111964>
 21. Стручков В.А., Стразевская Н.Б. Структурные и функциональные аспекты ядерных липидов нормальных и опухолевых клеток // Биохимия. 2000. Т. 65. № 5. С. 620–643. [Struchkov V.A., Strazhevskaya N.B. // Biochem. 2000. V. 65. № 5. P. 620–643. (In Russ.)]
 22. Tijbing L.B.M., Geelen M.J.H., van Golde L.M.C. Regulation of the biosynthesis of triacylglycerol, phosphatidylcholine and phosphatidylethanolamine in the liver // Biochim. Biophys. Acta. 1989. V. 1004. P. 1–19.
 23. Merrill Jr.A., Sandhoff K. Sphingolipids: metabolism and cell signaling // Biochemistry of Lipids, Lipoproteins and Membranes (4th Ed.) / Eds D.E. Vance, J.E. Vance. Elsevier, 2002. P. 373–407.
 24. Slotte J.P., Ramstedt B. The functional role of sphingomyelin in cell membranes // Eur. J. Lipid Sci. Technol. 2007. V. 109. P. 977–981. <https://doi.org/10.1002/ejlt.200700024>
 25. Геннис Р. Биомембраны: Молекулярная структура и функцию. М.: Мир, 1997. 624 с. [Gennis R. Biomembranes. Molecular Structure and Function. Moscow: Mir, 1997 (Russ. Vers.)]

26. Торховская Т.И., Инатова О.М., Захарова Т.С. и др. Клеточные рецепторы к лизофосфолипидам как промоторы сигнальных эффектов. Биохимия. 2007. Т. 72. № 2. С. 149–157 [Torkhovskaya T.I., Inatova O.M., Zakharova T.S. et al. // 2007. V. 72. № 2. P. 149–157 (In Russ.)]
27. Климович М.А., Козлов М.В., Шишкина Л.Н. Изменение показателей липидов печени мышей спустя месяц после воздействия на организм низкоинтенсивного рентгеновского излучения в малых дозах переменной мощности // Радиационная биология. Радиоэкология. 2012. Т. 52. № 1. С. 58–65. [Klimovich M.A., Kozlov M.V., Shishkina L.N., Change of the Lipid Parameters in the Murine Liver During One Month after Low Intensity X-Ray Exposure at Low Doses // Radiat. biologiya. Radioekologiya. 2012. V. 52. № 1. P. 58–65. (In Russ.)]
28. Шевченко О.Г., Шишкина Л.Н., Кудяшева А.Г. Влияние популяционных факторов на состав фосфолипидов различных тканей полевки-экономки *Microtus oeconomus* природных популяций // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 2002. Т. 38. № 2. С. 131–135 [Shevchenko O.G., Shishkina L.N., Kudyasheva A.G. Zh. Evoluts. Biochim. Fiziol. V. 38. № 2. P. 131–135 (In Russ.)]

Minor Fractions of Phospholipids in Mechanism of the Wild Rodent Adaptation to Increased Radiation Phone

L. N. Shishkina^{a, #} and A. G. Kudyasheva^b

^a Emanuel Institute of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

^b FRC Komi SC of Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russia

[#] E-mail: shishkina@sky.chph.ras.ru

The participant of the minor fractions of the liver phospholipids in the mechanism of adaptation for four species of wild rodents caught in the different years in the Chernobyl accident zone at the areas with level of the dose rate of the external γ -irradiation from 0.02 to 200 mR/h in 1987 is studied in dependence on the radioresistance of species. At first year after accident the growth of the lysoforms of phospholipids share and sphingomyelin involved in the apoptosis process and the increase of cardiolipin taking part in the interaction of DNA with membrane is revealed. During 5 years after the accident there is the increase of the sum share of phosphatidylinositol and phosphatidylserine taking part in the calcium ion transport and in regulation of the inner cell processes. Data obtained and analysis of literature allow us to conclude that the change of proportion of the minor fractions of phospholipids in liver of the wild rodents living at areas with the increased radiation level causing the adaptive reorganizations in the cell metabolism are the base for formation of the new subpopulations in these territories having the lipid peroxidation regulatory system different from norm.

Keywords: Accident zone on the Chernobyl NPP, *Microtus oeconomus* Pall., *Apodemus agrarius* Pall., *Clethrionomys glareolus* Schreb., *Apodemus arvalis* Pall., lipid peroxidation, phospholipid composition, liver, regulation