

## ГЕТЕРОГЕННОСТЬ ГРУППИРОВКИ ЗИМОВАВШИХ – ОСНОВА ТРАНСГЕНЕРАЦИОННОЙ ТРАНСМИССИИ РАДИАЦИОННО- ИНДУЦИРОВАННЫХ ЭФФЕКТОВ У ГРЫЗУНОВ

© 2012 г. Е. Б. Григоркина, Г. В. Оленев

Представлено академиком В.Н. Большаковым 02.06.2011 г.

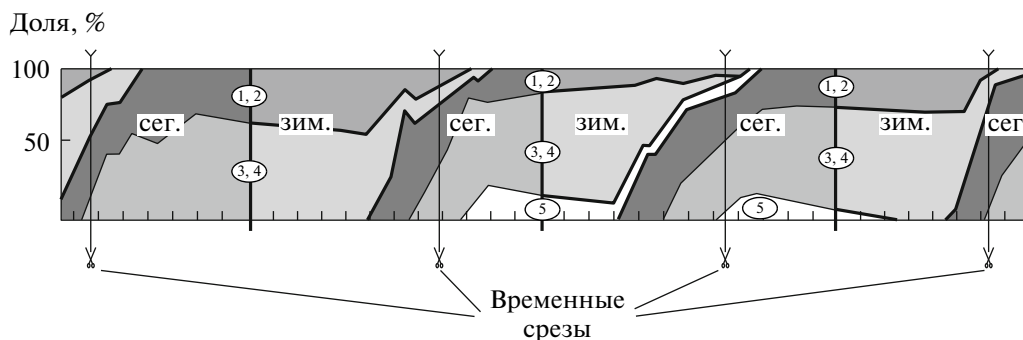
Поступило 29.07.2011 г.

В настоящей работе представлены результаты анализа длительного (10 лет) мониторинга структурно-функционального состава популяции фонового вида грызунов – малой лесной мыши (*Sylvaeus uralensis* Pall.) из зоны Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРСа), образовавшегося в результате Кыштымской радиационной аварии 1957 г. (Челябинская обл., Южный Урал). Цель работы заключалась в изучении динамики тонкой возрастной структуры (элемент демографической структуры), т.е. структуры на уровне элементарных внутрипопуляционных единиц (когорты) надорганизменного уровня, позволяющей проводить детальный анализ внутрипопуляционных событий у грызунов в радиационном биоценозе. Оказалось, что группировка зимовавших мышей характеризуется значительной разнородностью благодаря ежегодному присутствию в ней представителей всех поколений предыдущего года рождения, несмотря на то что доли этих животных в разные годы меняются. Впервые на основе функционально-онтогенетического подхода [1] показана возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений, но и напрямую от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года рождения (трансгенерационная передача). Это относится к отдаленным радиационно-индуцированным генетическим и эпигенетическим эффектам у животных из зоны радиоактивного загрязнения.

Сформулированная задача логически вытекает из результатов исследований, проведенных нами ранее [1–3]. Для анализа динамики ведущих популяционных параметров использован функционально-онтогенетический подход [1, 2], основанный на бивариантности онтогенетического развития, суть которого состоит в том, что при выделении внутрипопуляционных структурных

единиц основным критерием является функциональное единство особей в группировках, соответствующих двум типам онтогенеза. За основу принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также синхронность его изменений во времени. Каждую группировку составляют особи, как правило, выходцы из нескольких когорт, связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции. Термин когорты широко используется в зарубежной [4] и отечественной [5] литературе. Под когортами у грызунов и других животных, дающих несколько пометов подряд, обычно понимают очередные массовые пометы, считая с начала весеннего размножения. Мы полагаем, что когорты вполне обоснованно можно рассматривать в качестве элементарных структурно-возрастных единиц популяции при анализе тонкой возрастной структуры. Выделение когорт значительно упрощается при использовании функционально-онтогенетического подхода, а также при наличии четко работающего возрастного маркера. Возраст лесных мышей определен по степени абразивного износа жевательной поверхности верхних моляров [6].

В настоящей работе установлено, что группировка зимовавших в популяции *S. uralensis*, отловленных в разные годы в зоне Восточно-Уральского радиационного заповедника, высоко гетерогенна (рис. 1). В ней всегда имеются особи из первых когорт прошлого года (первое поколение – дети зимовавших), доля которых варьируется от 10 до 30% в обычные годы и достигает до 100% в экстремальных условиях [1, 2]. Основную часть группировки зимовавших составляют особи 3-й и 4-й когорт (дети и внуки зимовавших прошлого года – второе поколение). Пятая когорта – самая малочисленная (в основном правнуки зимовавших – третье поколение) – наличествует в популяции не каждый год. Стоит отметить высокую разнородность (степень которой существенно колеблется по годам) собственно отдельных когорт по происхождению, так как родителями любой



**Рис. 1.** Тонкая возрастная структура популяции мышевидных грызунов. 1–5 – когорты (зим. – зимовавшие, сег. – сеголетки). Представлены временные срезы разных лет.

когорты часто являются особи из разных поколений. Кроме того, разнородность возрастает за счет “возрастного кросса” [2, 7]. На временных срезах в разные годы (рис. 1) продемонстрировано единовременное наличие десяти когорт: пяти когорт предыдущего года рождения и пяти когорт следующего. Полученные результаты вполне согласуются с опубликованными ранее [1, 2], в которых на более широком материале (30-летний мониторинг) на индивидуально помеченных рыжих полевках из Ильменского заповедника (эталонный биоценоз, Челябинская обл.) показана высокая разнородность группировки зимовавших по происхождению. Важно помнить, что при переходе популяции через зиму сохраняется сформированная к осени соотношение когорт и не наблюдается избирательной элиминации животных в течение осенне-зимне-весеннего периода [2]. При этом вся информация, приобретенная популяцией к осени, переносится через зиму. Благодаря наличию в зимующей группировке животных разных поколений предыдущего года рождения создается возможность передачи генетической информации не только через последовательную смену поколений, но и непосредственно от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года – трансгенерационный путь передачи.

Известно [8], что изменение возрастной структуры популяции влечет за собой изменение ее генетического состава. Знание этих аспектов представляется важным в практике эколого-генетических исследований на грызунах, поскольку, несмотря на морфофизиологическое и иное сходство, зимовавшие особи имеют разное происхождение и в разные годы могут качественно различаться по соотношению частот аллелей. Между тем, как показано в работе [9], аллозимная гетерозиготность определяет высокую интенсивность обменных процессов, скорость полового созревания, возраст первой репродукции и другие жизненно важные характеристики животных.

Разнородность группировки зимовавших является своеобразным буфером, наличие которого имеет принципиальное значение в экстремальных ситуациях, когда за счет действия неблагоприятных факторов различной природы, в том числе и антропогенной, размножение сеголеток нарушается или отсутствует вовсе, например, при засухах [1, 2]. В предыдущем исследовании [3] было показано, что в весенне-летний период доля зимовавших мышей в зоне ВУРСа составляет в разные годы 60–80%. Логично предположить, что чем она выше, тем больше потенциальные возможности для трансгенерационной передачи генетической информации.

Действительно, проведенное нами сопряженное изучение нестабильности генома и удельной активности стронция-90 (основной радионуклид в зоне ВУРСа) в костной ткани лесных и полевых мышей свидетельствует об интенсивном мутационном процессе [10]. Обнаружены увеличение хромосомной нестабильности, проявляющееся в повышении частоты клеток с хромосомными aberrациями в костном мозге, и значимая положительная корреляция последних с удельной активностью <sup>90</sup>Sr в костной ткани грызунов. Заметим, что данное цитогенетическое исследование выполнено на незрелых в год рождения сеголетках (второй тип онтогенеза), которые весной будущего года перейдут в категорию зимовавших и станут основой для возобновления популяции, в которую и перенесут имеющийся мутационный груз в виде целого спектра генетических и эпигенетических нарушений. Согласно современным представлениям, процессы реагирования на облучение в малых дозах могут оперировать на расстоянии, превышающем размер клетки; они контролируются сигнальными системами клетки; для повреждения клеток не обязательно прямое попадание [11]. При этом в необлученных клетках возникают радиационно-индуцированная нестабильность генома, изменение экспрессии генов, репарации ДНК, мутации, гибель; описаны немишенные эффекты: адаптивный ответ, эф-

фект свидетеля, гормезис, нестабильность генома, на уровне организма — кластогенный эффект. Обнаружено возрастание частоты минисателлитных мутаций в соматических и половых клетках млекопитающих [12]. Поскольку группировка зимовавших, несмотря на морфофизиологическое и функциональное сходство является разнородной по происхождению (рис. 1), накопленный генетический и эпигенетический груз будет передаваться трансгенерационно. Такой путь наследования радиационно-индуцированных хромосомных повреждений продемонстрирован в экспериментах на рыжих полевках, доставленных из зоны Чернобыльской АЭС [13, 14]. У беременных самок, выведенных из зоны действия радиационного фактора и содержащихся на чистых кормах, а также их потомков, рожденных в виварии, отсутствует значимое снижение частоты хромосомных aberrаций в соматических клетках. Длительное сохранение хромосомной нестабильности (свыше 24 мес), вызванной дозами высокой и низкой интенсивности, описано в поколениях репопулирующих стволовых гемопоэтических клеток мышей [15].

Таким образом, совершенно новым результатом при анализе тонкой возрастной структуры мышевидных грызунов из зоны радиоактивного загрязнения является впервые показанная реализующаяся возможность трансгенерационной передачи радиационно-индуцированных генетических последствий не только через последовательную смену поколений, но напрямую — от первого поколения одного года рождения к первому поколению следующего года рождения. В основе трансгенерационной трансмиссии генетических и эпигенетических эффектов лежит разнородность группировки зимовавших. В свою очередь базой для формирования функциональной разнородности популяции является бивариантность онтогенетического развития мелких млекопита-

ющих — мощный механизм (резерв) поддержания ее разнокачественности особенно на антропогенно нарушенных, в том числе на радиоактивно загрязненных территориях.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Оленев Г.В. // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
2. Оленев Г.В. Функционально-онтогенетический подход в изучении популяций цикломорфных млекопитающих. Автореф. дис. д-ра биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2004. 47 с.
3. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Модоров М.В. // Экология. 2008. № 4. С. 299–306.
4. Gliwicz J. // Polish Ecol. Stud. 1995. V. 20. № 3/4. P. 335–341.
5. Шилов И.А. Структура популяций млекопитающих. М.: Наука, 1991. 151 с.
6. Колчева Н.Е. // Вестн. Оренбург. ун-та. 2009. Ч. 1. С. 77–80.
7. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. // Зоол. журн. 2011. Т. 90. № 1. С. 45–58.
8. Шварц С.С. Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1969. В. 65. 200 с.
9. Алтухов Ю.П., Москалейчик Ф.Ф. // ДАН. 2006. Т. 410. № 6. С. 842–846.
10. Ялковская Л.Э., Григоркина Е.Б., Тарасов О. В. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2010. Т. 50. № 4. С. 466–471.
11. Пелевина И.И., Афанасьев Г.Г., Алещенко А.В. и др. // Радиационная биология. Радиоэкология. 2011. Т. 51. № 1. С. 154–161.
12. Dubrova Y.E. // Mutat. Res. 2003. V. 544. № 2/3. P. 433–439.
13. Ryabokon N.I., Goncharova R.I. // Radiat. Environ. Biophys. 2006. V. 45. P. 167–177.
14. Ryabokon N.I. // Human and Soc. Dyn. 2010. V. 73. P. 277–289.
15. Watson G.E., Pocock D.A., Parworth D., et al. // Intern. J. Radiat. Biol. 2001. V. 77. P. 409–417.