

УДК 599.323.4+591.1+577.39

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРИРОВАННОСТЬ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (РАДИОБИОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТ)

© 1998 г. Г. В. Оленев, Е. В. Григоркина

Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 02.12.97 г.

Анализируются два альтернативных типа онтогенетического развития, регулярно реализующиеся в популяциях мелких млекопитающих как проявление поливариантности развития. Это отражено в используемом нами функциональном подходе на уровне физиологических функциональных группировок (ФФГ). На примере рыжей полевки показаны достоверные различия в радиорезистентности грызунов, относящихся к двум типам онтогенеза, по выживаемости и реакции гемопозитической системы после острого тотального облучения, рассматриваемого нами как повреждающий фактор антропогенной природы. Делается прогноз о возможной реакции популяции, уже находящейся под воздействием повреждающего фактора и имеющей соответствующие адаптивные структурные преобразования, в ответ на “наложение” другого повреждающего фактора.

Изучение структурно-функциональной организации популяций имеет непреходящий теоретический и практический интерес. С одной стороны, неоднозначность ответа популяции в связи с ее гетерогенностью на действие неблагоприятных факторов рассматривалась многими авторами, с другой – показано, что радиочувствительность животных зависит от возраста, пола, а также определяется биохимическими и другими особенностями организма (Граевская, 1972). Однако реакция природных популяций грызунов с учетом функционального состояния особей в ответ на ионизирующее излучение не изучалась. Для анализа динамики ведущих популяционных параметров нами был предложен и опробован функциональный подход (Оленев, 1981, 1989), первоначально предназначенный для использования в зоологических исследованиях. Этот подход положил начало работам, связанным с анализом тонкой возрастной структуры (Оленев, 1982) и, как продолжение, различным аспектам изучения популяций на основе их структурированности (Кряжимский, 1989; Безель, Оленев, 1989; Тестов, 1993; Лукьянов, 1997).

Суть функционального подхода состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах, соответствующих двум типам онтогенеза. При этом за основу выделения группировок принимается функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, репродуктивного состояния), а также синхронность его изменений во времени. Для удобства было предложено выделять три физиологические функциональные группировки (ФФГ). Каждую группировку составляют

особи, выходцы, как правило, из нескольких смежных когорт (рис. 1), связанные функциональным единством в воспроизводстве популяции (подробно см. Оленев, 1989).

Необходимо отметить, что первыми исследованиями, заложившими предпосылки к представлению о функциональной структурированности популяций, следует считать работы, касающиеся специфики так называемых “сезонных генераций” (Шварц, 1969). Наши исследования можно считать их продолжением и творческим развитием.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДВУХ ПУТЕЙ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ

Первый путь онтогенетического развития (соответствующий 3 ФФГ). Сеголетки, размножающиеся в год рождения. Основную массу составляют представители первых когорт (обычно 70–90%), быстро растут, достигая массы тела перезимовавших (в среднем 25 г), и приступают к размножению (рис. 1). Характерен монофазный рост (рис. 2) и высокий уровень метаболизма, быстро стареют, продолжительность жизни от 3 до 5 мес. Начальная стадия формирования корней зубов регистрируется в возрасте 65–75 дней. Функция животных этой группировки – наращивание численности популяции в год своего рождения.

Второй путь онтогенетического развития (соответствующий 2 ФФГ → 1 ФФГ). Сеголетки, не размножающиеся в год своего рождения. Основная масса – представители последних когорт (рис. 1), но всегда имеются и нерождающиеся в год рождения представители первых когорт (обычно 10–30%). Характеризуются бифазным ростом (рис. 2) и низким уровнем метаболических процессов. Приблизительно в месячном возрасте

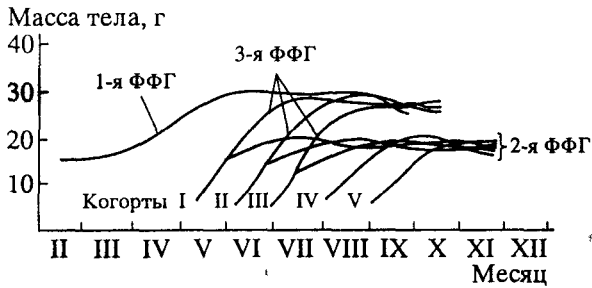


Рис. 1. Динамика массы особей отдельных когорты. Природная популяция (индивидуально помеченные животные).

при массе тела 16–18 г независимо от сезона рост прекращается, и таким образом первая фаза онтогенеза завершается. Начальная стадия формирования корней зубов отмечается в возрасте 120–130 дней. Скорость процессов старения почти в два раза ниже по сравнению с животными 3 ФФГ, продолжительность жизни этих животных (с учетом пребывания в 1 ФФГ) – 13–14 мес. Весной следующего года период “консервации” завершается кратковременным ростом и созреванием в течение двух-трех недель. Особи достигают дефинитивных размеров при массе тела 24–27 г. Практически все животные, которые перезимовали (1 ФФГ), созревают. Активность процессов метаболизма сходна по уровню с таковым у зверьков 3 ФФГ, хотя по абсолютному возрасту эти перезимовавшие животные намного старше. Животные 2 ФФГ служат резервом популяции, начиная весной (став 1 ФФГ) цикл ее обновления. Причины и схема расхождения особей по двум путям развития, “триггер механизм”, обсуждены нами ранее (Olenev, 1994).

ВОЗМОЖНОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО ПОДХОДА И ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ДВУХ ТИПОВ ОНТОГЕНЕЗА

Функциональный подход оказался весьма перспективным для более глубокого анализа широкого спектра общепринятых биологических показателей. На примере цикломорфных животных (грызуны), реализующих в онтогенезе два альтернативных пути роста и развития (однофазный и двухфазный рост), показана четкая функциональная детерминированность динамики многих биологических показателей.

На организменном уровне выявлены: существенные различия в интенсивности метаболизма (по морфофизиологическим показателям), скорости старения (по возрастным маркерам) и продолжительности жизни (Оленев, 1981, 1991); достоверные отличия по митотическому индексу (Оленев и др., 1983); биохимические различия (специфические изменения электрофоретической картины трансферринов) (Гуляева, Оленев,

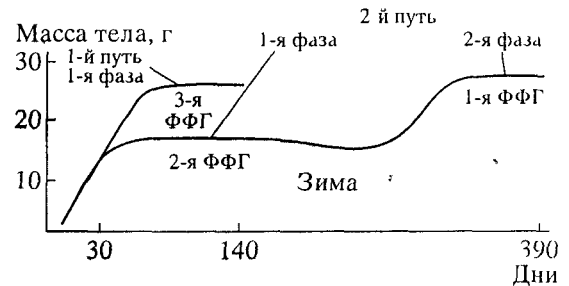


Рис. 2. Схема двух онтогенетических путей развития 3-й ФФГ — однофазный рост, 2-я ФФГ → 1-я ФФГ — двухфазный рост.

1979); различия в аккумуляции тяжелых металлов в костной ткани (Безель, Оленев, 1989); изменения в скорости клеточного деления (по эпителию роговицы) в условиях техногенного загрязнения (Гатиятулина и др., 1988). Скорость изменений возрастных маркеров (возрастные изменения зубов) также жестко детерминирована принадлежностью особей к типам онтогенеза, что, в частности, позволило практически в два раза повысить точность определения возраста корневых полевков (Оленев, 1989).

На популяционном уровне обнаружено, что на фоне универсальной адаптивной реакции индивидуумов на широкий спектр неблагоприятных воздействий как естественной (засуха, высокая плотность) (Оленев, 1981; Оленев, Колчева, 1987), так и антропогенной природы в популяции происходят существенные изменения соотношения особей первого и второго типов онтогенеза.

Данная работа посвящена радиобиологическому аспекту функциональной структурированности популяций. При этом радиационное воздействие рассматривается нами как один из мощных повреждающих факторов антропогенной природы, с которым в последнее время все чаще сталкиваются природные комплексы и человек. Ранее эта тема уже обсуждалась нами кратко (Григоркина, Оленев, 1987; Grigorikina, Olenev, 1996). Цель исследования — оценка радиорезистентности животных разного функционального статуса (2 ФФГ и 3 ФФГ) по критериям средней полулетальной дозы ($LD_{50/30}$) и реакции системы кроветворения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Лабораторные эксперименты были проведены на животных из природной популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), отловленных в Ильменском заповеднике (Южный Урал). После предварительного 10-дневного выдерживания в условиях вивария животных облучали гамма-лучами ^{137}Cs дозами от 9.0 до 15.0 Гр с интервалом 0.5 Гр для построения кривой “доза-эффект” для каждой ФФГ, из которой определяли $LD_{50/30}$. Использовали две группы зверьков,

относящихся к двум типам онтогенеза: размножающиеся сеголетки из первых, весенне-летних когорт (3 ФФГ) и неразмножающиеся сеголетки в основном из последних, осенних когорт (2 ФФГ). Облученных животных содержали на стандартном режиме кормления и наблюдали ежедневно в течение 30 дней.

С целью исключения возможного влияния условий вивария и рациона на радиочувствительность определяли $LD_{50/30}$ для полевых виварной колонии (на примере 2 ФФГ). При дозе 12.7 Гр оценивали летальность, среднюю продолжительность жизни и реакцию системы кроветворения, используя по семь особей на каждую временную точку для той и другой анализируемой функциональной группировки. Контролем служили необлученные зверьки соответствующих ФФГ из той же природной выборки. Всего использовано 177 животных из 2 ФФГ, 130 – из 3 ФФГ и 63 особи из 2 ФФГ лабораторного разведения. Результаты гибели животных от дозы облучения обработаны пробит-методом, а также использованы традиционные статистические процедуры.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее распространенным интегральным показателем радиорезистентности, применяемым к организмам разного уровня сложности, служит степень выживаемости. При этом наиболее обосновано использование в качестве такого показателя дозы, вызывающей гибель 50% особей в облученной популяции, поскольку при этом нивелируется индивидуальный разброс значений данного показателя в популяции.

Средняя полулетальная доза и выживаемость. Установлено, что животные из 2 ФФГ являются достоверно более радиорезистентными ($LD_{50/30} = 13.2 \pm 0.1$ Гр) по сравнению с полевками из 3 ФФГ ($LD_{50/30} = 12.7 \pm 0.2$ Гр, $p \leq 0.05$). Сравнительное изучение толерантности к излучению полевых 2 ФФГ из природной популяции и лабораторной колонии (родившихся в виварии в конце августа–начале сентября того же года и взятых в работу одновременно с животными, привезенными из природы) не выявило достоверных различий по их средним полулетальным дозам. Так, для животных лабораторной колонии $LD_{50/30}$ составила 13.1 ± 0.1 Гр при 13.2 ± 0.1 Гр для животных того же функционального статуса из природной популяции. В литературе имеются (Огрызов, 1970) сведения о том, что радиочувствительность больших и монгольских песчанок существенно повышается при переводе их на лабораторный рацион, что связано с присутствием в их рационе растений, обладающих выраженным радиопрофилактическим действием.

В процессе определения средней полулетальной дозы представилась возможность сопоста-

Смертность и средняя продолжительность жизни погибших животных разных функциональных группировок, облученных дозой 12.7 Гр

Показатели	Группа животных	
	2 ФФГ	3 ФФГ
Количество животных, экз.	34	41
Число погибших животных, экз.	6	22
Смертность, %	17.6	53.7
Средняя продолжительность жизни, дни	9.8 ± 1.0	13.5 ± 0.7

вить смертность зверьков разного функционального статуса при дозе 12.7 Гр. Так, показатель гибели сеголеток, размножающихся в год рождения (3 ФФГ), почти в 3 раза превысил (см. таблицу) таковой у зимующих сеголеток (2 ФФГ).

Средняя продолжительность жизни животных с момента облучения в течение заданного срока наблюдения является также критерием оценки радиационного воздействия и находится в обратной пропорциональной зависимости от дозы облучения (Лучник, 1957). При сравнительном анализе (доза 12.7 Гр) получены достоверные различия между исследуемыми группировками по продолжительности жизни (см. таблицу), а также срокам гибели животных (рис. 3).

Особенности реакции полевых разных ФФГ проявились и в течение острой лучевой болезни при этой дозе облучения. Внешние клинические проявления – диспепсические расстройства, отказ от питания, снижение двигательной активности, конъюнктивит – были выражены сильнее у грызунов 3 ФФГ. Причем интенсивность этих признаков варьировала в широких пределах – от частичного присутствия каких-либо симптомов до ярко выраженных проявлений лучевого поражения. У зверьков 2 ФФГ лучевая симптоматика была довольно скудной.

Реакция гемопозитической системы. Радиорезистентность млекопитающих зависит от радиационного поражения радиочувствительных систем, к которым относится система кроветворения. Активно пролиферирующие клетки костного мозга

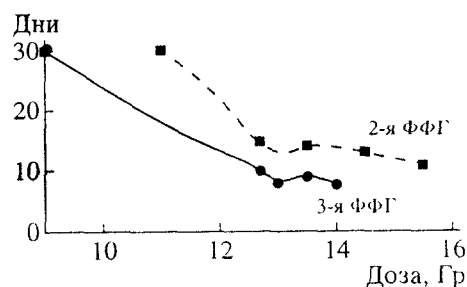


Рис. 3. Сроки гибели полевых животных двух ФФГ, облученных разными дозами.

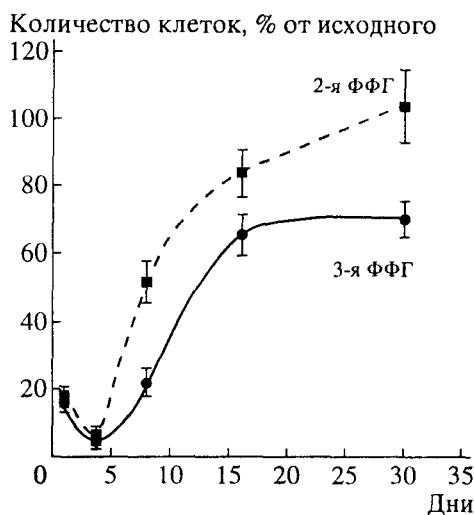


Рис. 4. Кинетика элементов костного мозга у полевок разного функционального статуса, облученных дозой 12,7 Гр.

являются наиболее радиопоражаемыми и обуславливают гибель организма от костномозгового синдрома ("Effects...", 1992). Одним из ведущих показателей в оценке тяжести лучевого поражения и полноты восстановления в системе гемопоза является общее содержание лейкоцитов крови. Выявлены существенные различия в кинетике кроветворных элементов у животных разного функционального статуса. Глубина падения количества лейкоцитов после облучения у зверьков 2 ФФГ достоверно меньше, а уровень и степень восстановления — значительно выше, чем у представителей 3 ФФГ. Существенный интерес, на наш взгляд, представляют изменения, происходящие в костном мозге облученных грызунов, где направленность и глубина поражения существенно не различалась между представителями разных внутрипопуляционных группировок (рис. 4). Однако темпы восстановления количества клеток костного мозга были неодинаковыми. К концу срока наблюдения у зверьков 3 ФФГ количество клеток костного мозга достигает 70% от исходного уровня при полном восстановлении этого показателя у животных 2 ФФГ.

Выявлена сходная картина кинетики клеток селезенки и костного мозга по уровню убывания количества клеточных элементов, а также скорости их восстановления. Однако в целом этот показатель оказался неудобным для характеристики лучевого поражения у диких грызунов в силу высокой вариабельности как веса органа, так и количества клеток. Показано, что у диких грызунов селезенка является одним из самых изменчивых интерьерных признаков, своеобразным индикатором состояния популяции (Ивантер и др., 1985).

Таким образом, в результате изучения кинетических характеристик кроветворной ткани, явля-

ющейся радиочувствительной и критической системой организма, обнаружены существенные различия в ее реакции на острое тотальное облучение у животных разных типов онтогенеза, выражающиеся в большей резистентности грызунов 2 ФФГ, составляющих резерв для будущего возобновления популяции. Размножающиеся сеголетки (3 ФФГ) характеризуются высокой напряженностью обменных процессов по сравнению с сеголетками 2 ФФГ, имеют более высокий (в 2 раза) митотический индекс — показатель активности тканевых процессов (Оленев и др., 1983). В радиобиологии широко известно, что делящиеся клетки активно пролиферирующих тканей, каковой, несомненно, является кроветворная система, наиболее чувствительны к поражающему действию радиации (особенно во время митоза). Все это позволяет предполагать, что большую устойчивость к радиации неразмножающейся в год рождения части популяции обуславливает минимизация процессов обмена и снижение энергозатрат. Это можно рассматривать как общую адаптивную реакцию популяции, подобную адаптационному синдрому Г. Селье, не только на такие неблагоприятные воздействия естественной природы, как засуха (Оленев, 1981), повышенная плотность популяции (Шилов, 1977; Оленев, Колчева, 1987), но и на повреждающие воздействия антропогенного происхождения. Впервые это предположение было обосновано и высказано одним из авторов (Оленев, 1981), а впоследствии подтверждено экспериментально в натуральных исследованиях при поражающем действии тяжелых металлов (Безель, Оленев, 1989).

Используемая в работе концепция двух альтернативных путей онтогенетического развития однозначно применима к мелким млекопитающим, относящимся к цикломорфным животным (грызуны). В полной мере она справедлива для обитателей регионов с достаточно четко выраженной сменой зимних и летних условий (например, отмечена не только для жестких условий Урала, но и для достаточно мягких на Украине).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ предшествующих литературных и полученных нами экспериментальных данных позволяет подтвердить вывод о том, что адаптивный ответ популяции на широкий спектр воздействий, в том числе и повреждающих антропогенной природы, к которым относится ионизирующая радиация, зависит не только от характера и силы этого воздействия, а также неизбежно преломляется через ее функциональную структурированность (в данном случае через специфику двух альтернативных типов онтогенетического развития грызунов). Особи одного абсолютного возраста, но разного функционального статуса достоверно

различаются по показателю смертности при одних и тех же дозовых нагрузках: 53.6% – первый тип онтогенеза (3 ФФГ) и 17.6% – второй тип онтогенеза (2 ФФГ), а также по реакции системы кроветворения. В природных популяциях это может влиять на соотношение размножающейся и неразмножающейся частей популяции и в итоге на ее численность. Отсутствие различий в радиочувствительности, изученной на примере группировки неразмножающихся сеголеток (2 ФФГ) из природной популяции и лабораторной колонии, позволяет говорить об отсутствии в спектре питания рыжей полевки кормов, содержащих природные радиопротекторы.

Представляется уместным применение функционального подхода не только в практике радиэкологических исследований. Это позволит существенно уменьшить погрешности и обеспечить более точную методологическую основу при оценке последствий широкого спектра повреждающих воздействий. Общее повреждающее действие радиации или иных факторов на популяцию определяется различиями в чувствительности к ним внутривидовых группировок. В связи с тем, что соотношение особей разных типов онтогенеза существенно отличается как по сезонам, так и по годам, разным будет и общее повреждающее воздействие на популяцию. Как было показано (Оленев, 1981), популяция, находящаяся в неблагоприятных условиях, адаптивно реагирует на них снижением количества особей первого типа онтогенеза (3 ФФГ) – наиболее чувствительных и соответственно увеличением доли особей второго типа онтогенеза (2 ФФГ) – более резистентных. Если эти структурные изменения (увеличение доли резистентных особей) считать преадаптивными, логично предположить, что в случае воздействия (наложения) в это время другого повреждающего фактора (например, радиационного) суммарный повреждающий эффект должен быть существенно ниже.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Безель В.С., Оленев Г.В. Внутривидовая структура грызунов в условиях техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 1989. № 3. С. 40–45.
 Гатиятуллина Э.З., Оленев Г.В., Пястолова О.А. Исследование цитогенетического эффекта техногенного загрязнения среды в популяциях обыкновенной полевки // Тезисы докл. Всесоз. совещ. "Экология популяций". М., 1988. С. 91–93.
 Граевская Б.М. Некоторые итоги изучения радиочувствительности млекопитающих // Радиобиология. 1972. Т. 12. Вып. 3. С. 323–335.
 Григоркина Е.Б., Оленев Г.В. Особенности некоторых механизмов радиорезистентности внутривидовых группировок грызунов // Экологические механизмы преобразования популяций животных при антропогенных воздействиях. Свердловск, 1987. С. 22–23.

Гуляева И.П., Оленев Г.В. Об изменении электрофоретической картины трансферринов сыворотки крови рыжей полевки // Экология. 1979. № 6. С. 47–52.
 Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
 Кражимский Ф.В. Механизм формирования альтернативных типов роста и выживаемость грызунов // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50. Вып. 4. С. 481–490.
 Лукьянов О.А. Феноменология и анализ миграций в популяциях мелких млекопитающих. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1997. 46 с.
 Лучник Н.В. Зависимость смертности облученных мышей и крыс от их штамма, пола, веса, дозы облучения и распределение этой смертности во времени // Труды Ин-та биологии УФАН СССР. 1957. Вып. 9. С. 70–106.
 Огрызов Н.К. О сравнительной устойчивости млекопитающих к действию ионизирующей радиации и некоторых токсических веществ. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 20 с.
 Оленев Г.В. Популяционные механизмы приспособлений к экстремальным факторам среды // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. № 4. С. 506–511.
 Оленев Г.В. Особенности возрастной структуры, ее изменения и их роль в динамике численности некоторых видов грызунов (на примере рыжей полевки) // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. Свердловск, 1982. С. 9–22.
 Оленев Г.В., Колчева Н.Е., Гуляева И.П., Гатиятуллина Э.З., Чумакова Э.Ю. Некоторые характеристики физиологических функциональных группировок (ФФГ) грызунов // Экология, человек и проблемы охраны природы. Свердловск, 1983. С. 99–100.
 Оленев Г.В., Колчева Н.Е. Явление блокировки полового созревания молодняка в симпатрических популяциях грызунов в зависимости от высокой плотности // Экологические системы Урала: изучение, охрана, эксплуатация. Свердловск, 1987. С. 38.
 Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях // Экология. 1989. № 2. С. 19–31.
 Оленев Г.В. Роль структурно-функциональных группировок грызунов в динамике ведущих популяционных параметров // Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии. М.: Наука, 1991. С. 92–108.
 Тестов Б.В. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Екатеринбург, 1993. 35 с.
 Шварц С.С. Эволюционная экология животных. Свердловск: Урал. фил. АН СССР, 1969. Вып. 66. 199 с.
 Шилов И.А., Калецкая М.Л., Ивашкина И.Н., Солдатова А.Н. Динамика численности полевки-экономки (*Microtus oeconomus* Pall.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 10–20.
 Effects of Radiation on the Natural Environment. United Nations scientific committee on the effects of atomic radiation. Vienna, 1992. 53 p.
 Grigorkina E., Olenov G. Functional approach to the study of animals populations (Rodents – adaptations to harmful factors) // IRPA 9. Int. Cong. on Radiation Protection. Proceedings. Vienna Austria, 1996. V. 4. P. 124–126.
 Olenov G. Nonspecific trigger mechanism of two types of growth and development of cyclomorphic rodents // Pol. ecol. stud. 1994. V. 20. № 3–4. P. 423–426.