

**АЛЬТЕРНАТИВНЫЕ ТИПЫ ОНТОГЕНЕЗА
МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ:
ВКЛАД В РАДИОБИОЛОГИЮ И РАДИОЭКОЛОГИЮ**

© 2015 г. Е. Б. Григоркина, Г. В. Оленев, О. В. Тарасов

Представлено академиком РАН В.Н. Большаковым 20.05.2014 г.

Поступило 15.09.2014 г.

DOI: 10.7868/S0869565215090285

Для цикломорфных млекопитающих, к которым относится большинство видов мелких грызунов, характерно циклическое изменение большинства биологических характеристик с периодом, примерно равным году, массовое размножение и перекрытие поколений при наличии двух альтернативных типов развития. Они являются основой структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих популяции возможность приспособления к меняющимся условиям среды. Доказано, что каждая особь поливалентна, т.е. на базе одного генотипа унаследованы две альтернативные программы онтогенетического развития, но под воздействием среды реализуется лишь одна из них [1]. Проявление обоих типов онтогенеза наиболее ярко выражено в популяциях грызунов умеренной зоны северного полушария с арктической периферией, отличающихся резко континентальным климатом.

В настоящей работе рассмотрена роль принадлежности особей к альтернативным типам онтогенеза в оценке эффектов радиационного воздействия. Показано, что острое и хроническое радиационное воздействие преломляется через функциональную структурированность популяций мелких млекопитающих. Охарактеризована специфика реакции популяции на острое и хроническое облучение. Сделан вывод о необходимости учета принадлежности особей к типу онтогенеза в широком спектре исследований, при анализе любых биологических параметров у животных в зонах техногенно-го загрязнения.

Цель работы – исследование радиорезистентности и эффектов острого радиационного воздействия (лабораторный эксперимент), а также накопления стронция-90 у мышевидных грызу-

нов, принадлежащих к альтернативным типам онтогенеза, в зоне радиоактивного загрязнения (Восточно-Уральский радиоактивный след – ВУРС).

Использовали функционально-онтогенетический подход [1], суть которого состоит в том, что при выделении внутривидовых структурных единиц в качестве основного критерия принимается функциональное единство особей в группах, соответствующих двум типам онтогенеза. Основой выделения группировок является функциональный статус животных (функциональное состояние, связанное со спецификой роста, развития, участия в репродукции) и синхронность его изменения во времени. Особи первого (I) типа онтогенеза (одна фаза) – созревшие сеголетки, имеют высокий уровень метаболизма и скорость старения, стресс-реакция выражена, поведение агрессивное, продолжительность жизни (ПЖ) – 3–6 мес, функция – наращивание численности популяции. Особи второго (II) типа онтогенеза в фазе 1 – это несозревшие сеголетки. Для них характерен низкий уровень метаболизма и стресс-реактивности, ПЖ составляет 13–15 мес. Они наиболее толерантны к широкому спектру неблагоприятных воздействий, являются экологическим резервом популяции. Скорость старения и физиологический возраст животных почти в два раза ниже по сравнению с животными I типа. Их основная функция – пережить зиму и весной, став группировкой зимовавших (II тип, фаза 2), начать цикл ее обновления. Отдельного рассмотрения заслуживает группа ювенильных молодых особей до их расхождения по типам онтогенеза. На фоне интенсивного метаболизма для них характерна незавершенность процессов роста. Этим животным соответствует временной интервал от первых выходов из гнезда до возраста 30–45 дней. Их масса тела составляет, как правило, менее 12 г.

*Институт экологии растений и животных
Уральского отделения Российской Академии наук,
Екатеринбург
E-mail: grigorkina@ipae.uran.ru*

Материалом для радиобиологического лабораторного эксперимента послужили рыжие полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) альтернативных типов онтогенеза (307 особей), доставленных из Ильменского заповедника (Южный Урал, Челябинская обл.) [2]. Функциональный статус животных определяли по комплексу экстерьерных и интерьерных признаков. Животные были подвергнуты воздействию острого γ -излучения ^{137}Cs на установке "Игур-1" в дозах от 9.0 до 15.0 Гр, с интервалом 0.5 Гр (6–9 особей на дозу). Для особей разных типов онтогенеза регистрировали следующие показатели: радиорезистентность ($\text{ЛД}_{50/30}$ рассчитана пробит-методом), летальность, средняя продолжительность жизни, количественные характеристики крови и костного мозга (подробности приведены в работе [2]).

Накопление радионуклидов (^{90}Sr) исследовали в скелете малых лесных мышей (*Sylviaemus uralensis* Pall.) разных типов онтогенеза (487 особей), отловленных в головной части зоны ВУРСа (2002–2008 гг.). Участок отлова находился на оси радиоактивного следа на расстоянии 13 км от эпицентра взрыва (окрестности оз. Бердениш), плотность исходного загрязнения почвы ^{90}Sr – 18.5 МБк/м² (500 Ки/км²). Основным радиологически значимым радионуклидом в зоне ВУРСа является ^{90}Sr , который избирательно накапливается в скелете позвоночных и служит источником постоянного облучения органов и тканей. Идентификация β -излучателей проб тканей животных с территории ВУРСа методами радиохимического анализа однозначно показала, что удельная β -активность скелета животных на 90–95% обусловлена ^{90}Sr и ^{90}Y с незначительной примесью (до 10%) радионуклидов цепочки ^{210}Pb [3]. Радиометрические исследования выполнены в ЦЗЛ ПО "Маяк". Удельная скорость накопления ^{90}Sr в костной ткани грызунов (бедренная кость) разных группировок была рассчитана как отношение удельной активности ^{90}Sr в скелете (Бк/г) к возрасту животных (дни) по формуле: $^{90}\text{Sr}_v = [^{90}\text{Sr}]/\text{возраст} = [\text{Бк/г} \times \text{день}]$, как описано в [4]. Возраст мышей определяли по степени стертости верхних моляров [5].

Сравнение устойчивости рыжих полевок разных типов онтогенеза к острому γ -излучению ^{137}Cs показало, что особи II типа являются статистически достоверно более радиорезистентными по сравнению с полемками I типа: $\text{ЛД}_{50/30} = 13.2 \pm 0.1$ Гр и 12.7 ± 0.2 Гр ($p < 0.05$, рис. 1) [2]. При одной и той же дозе (12.7 Гр) летальность особей II типа в 3.7 раза ниже, а средняя продолжительность жизни (СПЖ) в течение 30-дневного срока наблюдения, напротив, статистически достоверно выше, чем у зверьков I типа (табл. 1). Динамика количественных гематологических показате-

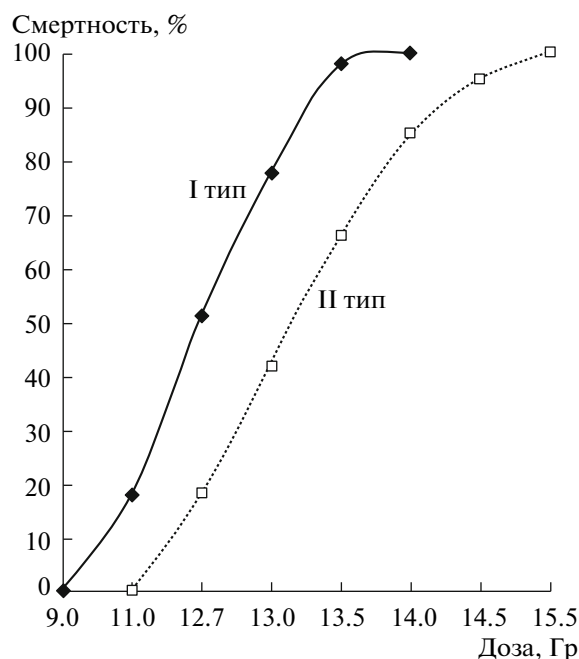


Рис. 1. Зависимость смертности рыжих полевок альтернативных типов онтогенеза от дозы острого γ -излучения.

лей (кровь, костный мозг, селезенка) как по глубине и степени снижения, так по скорости и интенсивности их восстановления до исходного уровня, также свидетельствует о радиостойкости особей II типа (рис. 2), что аналогично данным, полученным в работе [2]. Различия в радиорезистентности животных, реализующих разные демографические и репродуктивные тактики, в первую очередь обусловлены уровнем их метаболизма. Уровень обмена веществ рассматривается в качестве одной из важнейших интегральных характеристик, определяющих темпы индивидуального развития и ПЖ животных [6–8].

Иная закономерность наблюдается при рассмотрении различий в удельной скорости накопления радиоактивного стронция у особей альтернативных типов онтогенеза. В порядке убывания удельная скорость накопления ^{90}Sr ранжирована следующим образом: ювенильные, особи II типа, особи I типа, зимовавшие животные (рис. 3).

Таблица 1. Смертность и средняя продолжительность жизни ($M \pm m$) рыжих полевок альтернативных типов онтогенеза, облученных дозой 12.7 Гр

Показатели	Тип I	Тип II
Количество животных, экз.	41	34
Число погибших животных, экз.	22	6
Смертность, %	53.7	17.6
СПЖ, дни	9.8 ± 1.0	13.5 ± 0.7

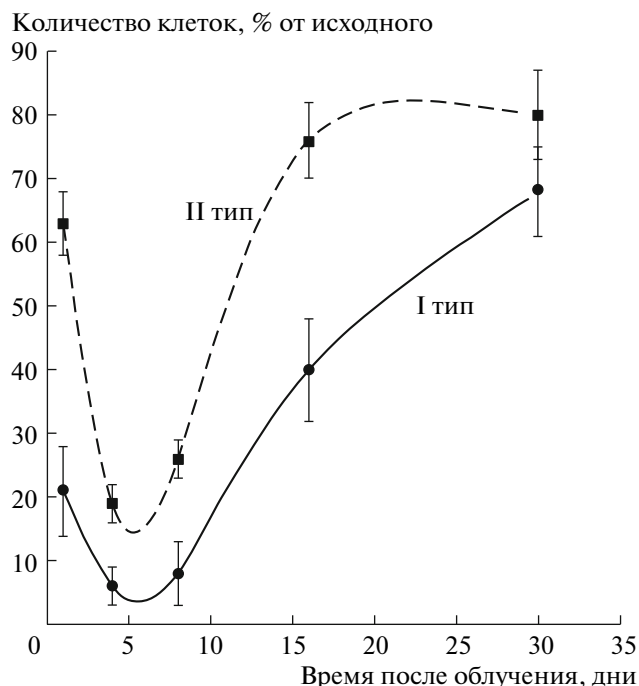


Рис. 2. Динамика лейкоцитов крови ($M \pm m$) у рыжих полевок альтернативных типов онтогенеза, подвергнутых воздействию острого γ -излучения дозой 12.7 Гр.

Установлено, что различия в накоплении остеотропных радионуклидов определяются биоэнергетикой организма, поскольку клеточная активность сложным образом влияет на поведение радионуклидов в скелете позвоночных, в основном через модификацию роста и ремоделирование матрицы костной ткани [9]. Показано более высокое накопление остеотропных радионуклидов слабо минерализованными костными структурами, т.е. не полностью минерализованная кость сильнее удерживает депонированные на ее поверхности радионуклиды [10–12]. Минерализация идет путем отложения кристаллов гидроксиапатита вдоль волокон, между волокнами коллагена и в основное вещество [13]. Рост кости в толщину и перестройка костной ткани, которые наиболее интенсивны у молодых особей, с возрастом замедляются, но не прекращаются полностью, сохраняясь на отдельных участках костей до старости [14]. Анализируемые нами группировки животных существенно различаются степенью завершенности процессов роста и развития костной ткани, что в значительной степени объясняет различия в скорости накопления ими радионуклидов. Высокий уровень метаболизма и низкая степень минеральной насыщенности скелета ювенильных животных приводят к высокой скорости аккумуляции радионуклидов по сравнению с более взрослыми особями. Возможно, что скелет зверьков II типа онтогенеза (1-я фаза), несмотря на низкий уровень их обмена веществ, не-

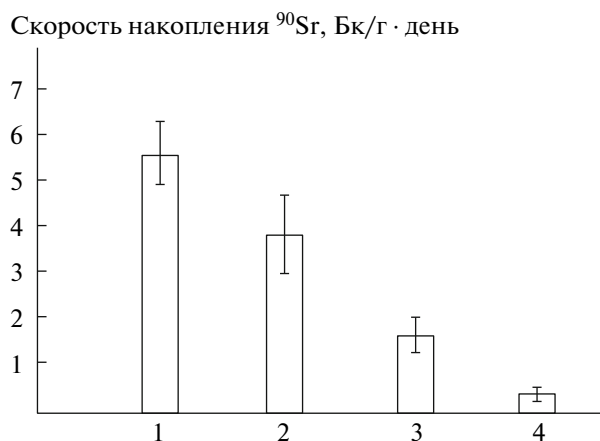


Рис. 3. Удельная скорость накопления ^{90}Sr у малых лесных мышей альтернативных типов онтогенеза: 1 — ювенильные, 2 — особи II типа онтогенеза, 3 — особи I типа онтогенеза, 4 — зимовавшие; $\bar{X} \pm 95\%$ -й доверительный интервал.

достаточно минерализован, поэтому скорость накопления ^{90}Sr у них выше, чем у особей I типа и зимовавших зверьков, у которых завершены процессы роста и развития.

Полученные результаты указывают, что зверьки альтернативных типов онтогенеза существенно различаются по всем анализируемым параметрам. При остром облучении наиболее чувствительными являются особи первого типа онтогенеза с высокой интенсивностью процессов обмена и старения. Напротив, удельная скорость депонирования ^{90}Sr в их костной ткани оказалась в два раза ниже, чем у зверьков второго типа онтогенеза. Отметим, что в зоне ВУРСа увеличение доли особей первого типа онтогенеза может приводить к ускорению микроэволюционных процессов за счет сдвигов в соотношении размножающейся и не размножающейся частей популяции и изменению ее численности [15].

Таким образом, впервые доказано, что радиорезистентность и удельная скорость накопления в организме радионуклидов детерминированы принадлежностью животных к тому или иному типу онтогенеза. При этом бивариантность развития животных является неспецифическим механизмом популяционной регуляции и основой структурно-функциональных перестроек, обеспечивающих популяции возможность адаптивного маневра не только в меняющихся условиях среды, но и на техногенно, в том числе на радиоактивно загрязненных территориях. Функциональный подход следует использовать в радиобиологических и радиоэкологических исследованиях, так как он позволяет работать с однородными выборками грызунов из природных популяций и корректно

оценивать последствия радиационного воздействия.

Работа частично поддержана Программами фундаментальных исследований УрО РАН (№№ 15–4–2–21 и 15–3–4–49).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Оленев Г.В. // Экология. 2002. № 5. С. 341–350.
2. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. // Экология. 1998. № 6. С. 447–451.
3. Бетенеков Н.Д., Ипатов Е.Г., Баушева О.П. и др. Проблемы экологии и охраны окружающей среды. Тез. докл. науч.-практ. семинаров на междунар. выставке “Уралэкология-96”. Екатеринбург, 1996. С. 193–194.
4. Григоркина Е.Б., Оленев Г.В., Тарасов О.В. и др. // Вестн. Урал. мед. акад. науки. 2009. № 2 (25). С. 135–136.
5. Колчева Н.Е. // Вестн. Оренбург. ун-та. 2009. Спецвып. Ч. I. С. 77–80.
6. Kleiber M. The Fire of Life. N.Y., 1961. 454 p.
7. Speakman J.R., Selman C., McLaren J.S., Harper E.J. // J. Nutr. 2002. V. 132. P. 1583–1597.
8. Кряжмский Ф.В., Большаков В.Н. // Экология. 2008. № 6. С. 403–410.
9. Любашевский Н.М. Метаболизм радиоизотопов в скелете позвоночных. М.: Наука, 1980. 255 с.
10. Ньюман У., Ньюман М. Минеральный обмен кости. М.: Мир, 1961.
11. Книжников В.А., Марей А.Н. Метаболизм стронция. М.: Атомиздат, 1971. С. 59–74.
12. Стариченко В.И. Индивидуальные особенности кинетики остеотропных веществ: Автореф. дис. д-ра докт. биол. наук. Челябинск: ЧГПУ, 2007. 50 с.
13. Orban's Oral Histology and Embryology. 9th ed. / Ed. S.N. Bhaskar. St. Louis etc.: Mosby, 1980. 482 p.
14. Клевезаль Г.А. Регистрирующие структуры млечопитающих в зоологических исследованиях. М.: Наука, 1988. 288 с.
15. Grigorkina E.B., Olenov G.V. // Radioprotection. 2011. V. 46. № 6. P. 437–443.