

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

ТОМ XXV

№ 6

НОЯБРЬ — ДЕКАБРЬ

1964



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА

УДК 599.32 : 577.7 : 001.5

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ГРЫЗУНОВ

С. С. ШВАРЦ, В. Г. ИЩЕНКО, Н. А. ОВЧИННИКОВА, В. Г. ОЛЕНЕВ,
А. В. ПОКРОВСКИЙ, О. А. ПЯСТОЛОВА

Институт биологии Уральского филиала АН СССР, Свердловск

1. ВВЕДЕНИЕ

Старение — одна из наиболее интересных и важных общебиологических проблем, однако ее изучение проводилось и проводится преимущественно методами физиологии и биохимии. Данные зоологии привлекались для обсуждения общих вопросов проблемы старения почти исключительно в форме межвидовых сравнений. Различия в продолжительности жизни разных видов, отличающихся различными биологическими особенностями, служили основой для построения гипотез, пытающихся связать скорость процесса старения с отдельными особенностями жизнедеятельности различных форм. Наиболее известные из этих гипотез следующие: а) крупные животные живут дольше мелких, продолжительность жизни определяется размерами тела, б) продолжительность жизни обратно пропорциональна скорости роста животного, в) продолжительность жизни обратно пропорциональна скорости полового созревания, г) продолжительность жизни обратно пропорциональна плодовитости.

Каждая из этих гипотез оперирует значительным количеством фактов (анализ их облегчается появлением в последнее время обширных сводок, содержащих сведения по продолжительности жизни большого числа видов — Comfort, 1959; Woltenhohne and O'Connor, 1959), но в целом ни одна из них не может служить удовлетворительной основой для создания общей теории сравнительной геронтологии. Однако, между указанными гипотезами (правилами) ощущается определенная связь. Крупные размеры тела, медленный рост и медленное половое созревание, пониженная плодовитость — все это признаки, характерные для животных с относительно низким уровнем обмена веществ. Поэтому естественно, что вскоре возникла и синтетическая гипотеза, связывающая продолжительность жизни с интенсивностью метаболизма животного. На эту закономерность указывал еще Рубнер, а в новейшее время она послужила основой для создания развернутых теорий (Brody, 1945; Bourliet, 1960). В пользу этих теорий говорит большое число очень разнообразных фактов: виды с относительно низким уровнем метаболизма отличаются большой продолжительностью жизни; у многих видов пойкилотермных (ящерицы *Sceloporus*, колюшки, сардины, американские хариусы *Thymallus signifera* и др.) продолжительность жизни северных, медленно растущих популяций, больше, чем у южных, растущих быстро (Brown, 1943; Miller, 1946 и др.); экспериментальное повышение уровня обмена веществ у членистоногих ведет к сокращению продолжительности их жизни (Peal, 1928; McArthur a. Baillie, 1929 и др.); содержание крыс на калорийно недостаточной, но качественно полноценной диете

способствует увеличению продолжительности их жизни (McCaу, 1952; Никитин, 1961).

Совокупность этих и им подобных данных позволяет видеть в гипотезе, связывающей продолжительность жизни животных с интенсивностью их метаболизма, удовлетворительную основу для создания общей биологической теории старения. Анализ некоторых положений этой теории оказалось удобным провести путем сравнения биологических особенностей и продолжительности жизни сезонных генераций мелких млекопитающих, проходящих свое развитие в разных условиях среды и обладающих в связи с этим разной интенсивностью обмена. Такой подход к проблеме сохраняет все преимущества указанных выше наблюдений, но свободен от возможных ошибок, связанных с генетическими различиями между разными формами (тем более — видами) и специфического влияния лабораторных экспериментов.

В основу настоящей статьи положены данные, полученные при наблюдениях за ростом и развитием полевок в экспериментальных условиях и полевых работах на стационарном участке в течение ряда лет. Таким образом, значительная часть материала получена при исследовании животных точно известного возраста. Что же касается полевого материала, то так как в работах подобного типа определение возраста имеет особое значение, следует подчеркнуть, что используемые нами критерии при одноразовом обследовании популяции могут привести к ошибкам, но при стационарном исследовании, когда популяция находится под непрерывным наблюдением, возможность подобных ошибок сводится к минимуму, особенно когда речь идет о разделении весенних и осенних генераций.

II. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНЕРАЦИЙ ГРЫЗУНОВ

В ряде предыдущих работ (Шварц, 1959, 1963; Шварц, Копейн, Покровский, 1960 и др.) мы уже имели возможность отметить биологические отличия между грызунами различных сезонных генераций. Важнейшие из них сводятся к следующему.

Половое созревание и рост. Грызуны весеннего времени рождения («весенние») быстро достигают половой зрелости, приносят потомство в возрасте 2—3 месяцев. «Осенние» грызуны в громадном большинстве случаев половой зрелости в год своего рождения не достигают и становятся способными к размножению только в возрасте 8—10 месяцев (речь идет, естественно, только о мышах и мелких видах полевок). Уже эти особенности дают основание говорить о своеобразном «чередовании поколений» грызунов. Эти отличия между поколениями настолько бросаются в глаза, что послужили основанием для их специального обозначения. Адамчевская (Adamczewska, 1961), например, говорит о «генеративном» (весеннем) и «вегетативном» (осеннем) поколении грызунов. Эта терминология в общем правильно отражает специфику весенних и осенних поколений, но она не может быть принята, так как, конечно, и «вегетативное» поколение принимает участие в размножении. Правильнее говорить о генеративной и вегетативной фазе в развитии генераций грызунов. Весеннее поколение характеризуется очень короткой вегетативной фазой и относительно продолжительной генеративной. У осенних поколений, наоборот, вегетативная фаза по продолжительности в несколько раз превосходит генеративную. Существенность этих различий несомненна, но она нашла достаточно подробное освещение в литературе, почему и не требует здесь детального обсуждения.

Другая не менее важная особенность различных поколений заключается в скорости их роста. Весенние поколения растут быстро, в воз-

расте около 3 месяцев достигают максимального веса, дальнейшее изменение которого подчиняется уже не столько возрастным, сколько сезонным закономерностям (Покровский, 1961). Осенние поколения в первые месяцы жизни максимального веса не достигают, прекращают рост в возрасте 1,5—2 месяцев (у разных видов в несколько различном возрасте) и начинают расти вновь только ранней весной. Максимальный

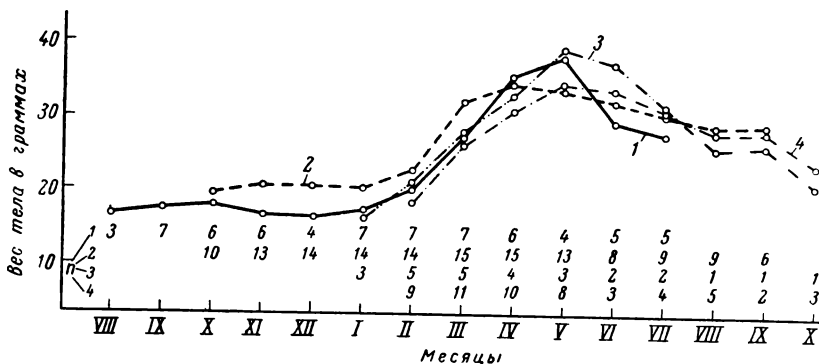


Рис. 1. Сезонные изменения веса тела самцов степной пеструшки различного времени рождения

1 — время рождения VI—VII, 2 — VIII—IX, 3 — XII, 4 — I

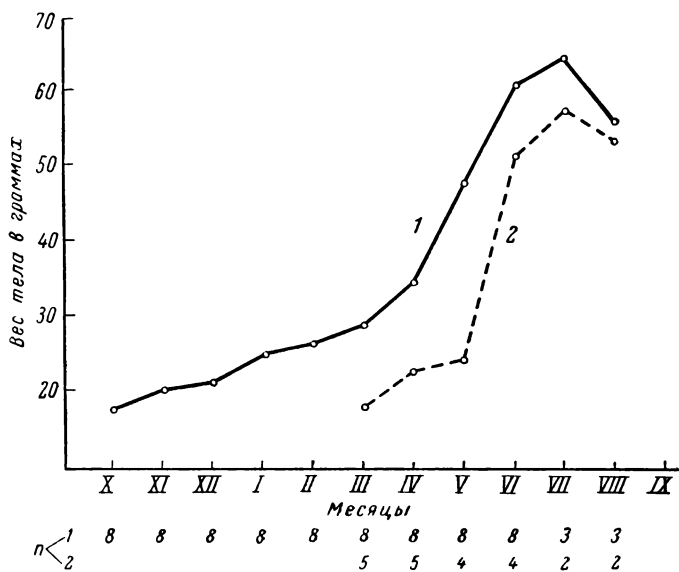


Рис. 2. Сезонные изменения веса тела самцов узкочерепной полевки различного времени рождения

1 — время рождения VIII—IX, 2 — I—II

вес у животных разных поколений практически совпадает по времени (у разных видов период максимального веса несколько различен и приходится на весенние или ранне-летние месяцы), но, как сказано, у весенних грызунов он наблюдается в возрасте около 2 месяцев, у осенних — около 10. Эта закономерность прослежена нами в лабораторных условиях на 4 видах (*Lagurus lagurus*, *Microtus gregalis*, *M. middendorffi*, *M. oeconomus*), в природе также и на *Apodemus agrarius* и *M. arvalis*. Приведенные графики дают представление о конкретном проявлении отмеченной закономерности у разных видов (рис. 1—4). Следует обра-

тить внимание, что ранней весной грызуны осеннего поколения растут примерно с такой же скоростью, что и молодые животные весенних генераций, хотя ни температурный, ни кормовой режим за этот период

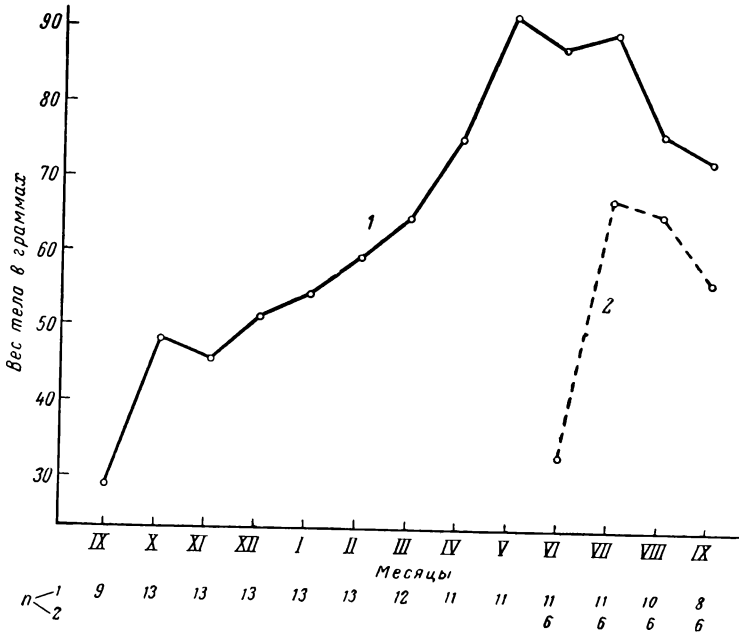


Рис. 3. Сезонные изменения веса тела самцов полевки-экономки различного времени рождения
1 — время рождения VIII, 2 — V

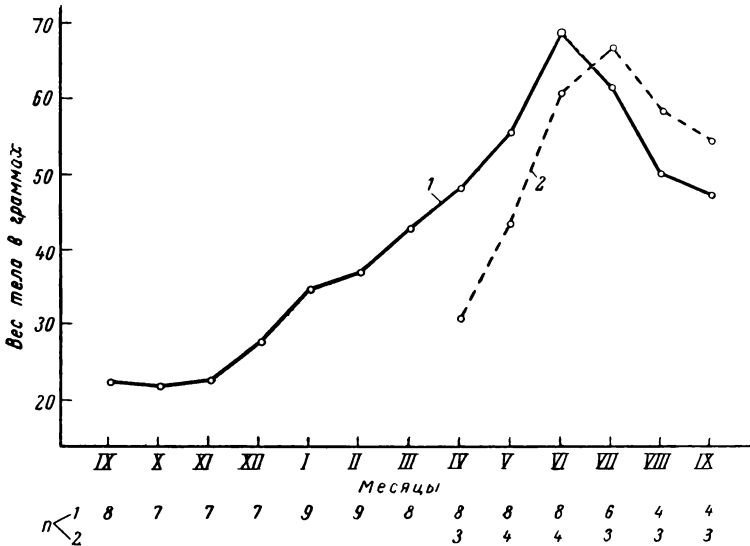


Рис. 4. Рост и сезонные изменения веса тела самцов полевки Миддендорфа различного времени рождения
1 — время рождения VII—VIII, 2 — II—III

в виварии не изменяется. Интенсивный рост и созревание животных начинается у поколений, рожденных и выросших на зимнем рационе еще до перехода на летний, равно как остановка роста и задержка созревания — у животных, рожденных летом, еще до перехода на зимний рацион. Температурный режим в виварии в течение всего года относительно стабилен. Более подробно методика содержания животных опи-

сана в работе одного из авторов (Покровский, 1959). Та же закономерность отчетливо проявляется и при обследовании природных популяций (рис. 5—6).

Трудно сомневаться в том, что отличия в скорости полового созревания и в скорости роста определяются комплексом отличий в более частных физиологических особенностях животных разных поколений.

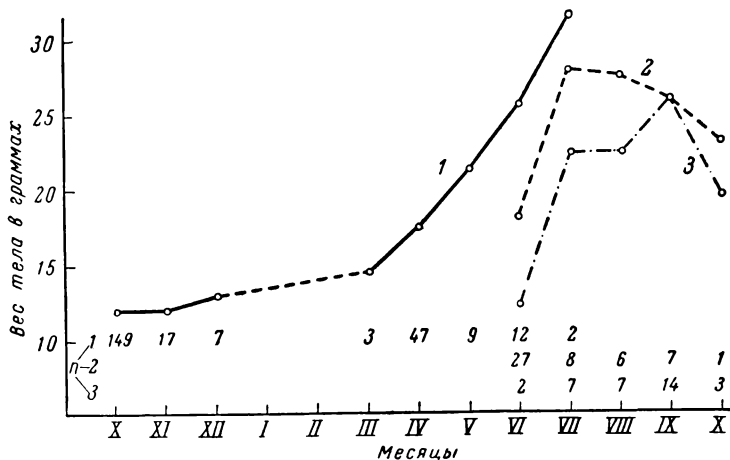


Рис. 5. Изменения веса тела самцов полевой мыши в природных условиях (северная лесостепь)

1 — родились в середине VIII, 2 — родились в середине V, 3 — родились в конце V — начале VI

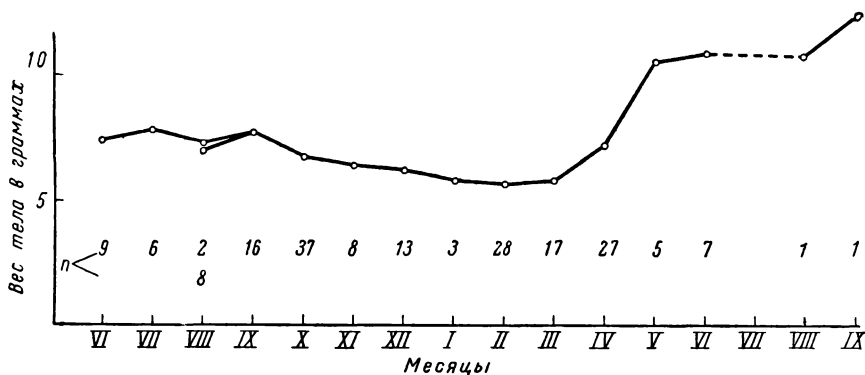


Рис. 6. Сезонные изменения веса тела обыкновенной бурозубки в природных условиях (северная лесостепь)

На некоторые из них мы обращали внимание ранее, на других, в соответствии со специальной задачей настоящей статьи, мы останавливаемся сейчас.

Вес зубной железы. Вес зубной железы, или тимуса, — важнейший показатель хода возрастного развития молодых животных. Мощное развитие тимуса свидетельствует о высокой жизнеспособности молодняка и оказывается связанным с их энергичным ростом и развитием. Это положение подкреплено наблюдениями на самых различных видах, и его физиологический смысл в настоящее время достаточно ясен (Дмитриева, 1939; Делль, 1953; Зубарева и Стипковская, 1958; Георгиевский, 1959; Vaughan, 1956 и др.). У взрослых тимус инволюционирует, практически исчезает (у человека, примерно, к 15 годам). Все это делает изучение изменений веса тимуса особенно удобным средством анализа различий в ходе развития животных различных сезонных генераций.

У весенних поколений грызунов вес тимуса быстро достигает максимальных величин (у полевой мыши примерно до 2000 мг/кг веса тела) и столь же быстро снижается (до 100 мг/кг в сентябре). У весенних грызунов в возрасте около 4 месяцев происходит практически полная инволюция тимуса. Принципиально по иному идет развитие зубной железы у осенней генерации. И у них к осени наблюдается резкое уменьшение размеров тимуса, но весной, параллельно возобновлению роста, происходит и увеличение размеров тимуса. Представленные диаграммы

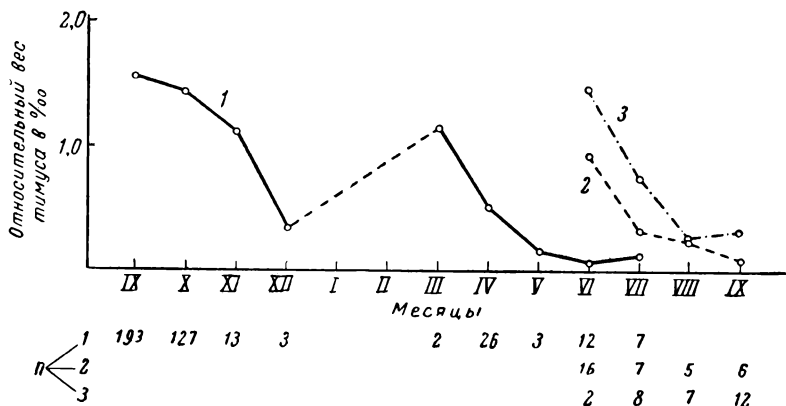


Рис. 7. Сезонные изменения веса вилочковой железы у полевой мыши в природных условиях (северная лесостепь)
1 — осеннее рождение, 2 — I-ое поколение, 3 — II-ое поколение

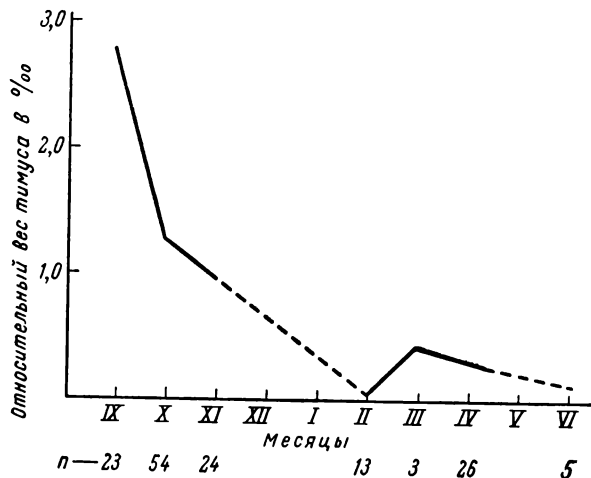


Рис. 8. Изменение веса вилочковой железы рыжей полевки осенних генераций

(рис. 7, 8) хорошо описывают сущность явления, которое наблюдалось нами у полевой и лесной мыши, полевки-экономки, красной полевки и некоторых других видов грызунов. Таким образом, по важнейшему физиологическому признаку осенние грызуны в возрасте 10 месяцев находятся примерно на той же стадии возрастного развития, как весенние в возрасте 2—3 месяцев. Отмечаем, что это явление наблюдалось нами в самых различных условиях среды (от лесостепи до тундры) и является, следовательно, общей особенностью возрастной физиологии мышевидных грызунов.

Изменение интенсивности метаболизма и сопутствующие явления. На большом числе видов показано (сводку дан-

ных см. Marshall's, 1952), что во время беременности уровень обмена веществ возрастает. Очень важно, что в некоторых случаях удалось показать нарастание во время беременности уровня тканевого обмена отдельных органов (Anderson, Rest, Victor, 1937). Во время лактации уровень метаболизма у наилучше изученных видов животных повышался на 25—30%, в отдельных случаях до 60% (Азимов, Криницын, Попов, 1954). Не менее хорошо известно, что активная половая деятельность самцов связана с большими тратами энергии. Уже на основе одних этих данных можно утверждать, что у животных весенних, энергично размножающихся генераций, уровень обмена веществ значительно выше, чем у осенних, не участвующих в размножении. Имеются, однако, и прямые данные, показывающие, что у животных различных видов при прочих равных условиях в весенне-летний период потребление кислорода на 15—25% (у некоторых видов до 50%) больше, чем в осенне-зимний (Соколов, 1949; Слоним, 1961). Помимо прямых данных о повышении метаболизма весенних генераций свидетельствует и серия косвенных показателей, например, значительное увеличение размеров надпочечников и некоторых других органов у весенних поколений грызунов (Шварц, 1959; Смирнов и Шварц, 1959). Использование этих показателей позволяет вскрыть некоторые важные детали, касающиеся физиологических особенностей грызунов, родившихся в разное время года.

Известно, что относительный вес почек является хорошим показателем интенсивности метаболизма, является масштабом интенсивности обмена веществ (Шварц, 1960). Это не значит, конечно, что размерами почек можно измерять интенсивность метаболизма животных; зависимость здесь сложная. Однако в громадном большинстве случаев все условия, требующие интенсификации обмена веществ животных, сопровождаются увеличением относительного веса их почек. Поэтому относительный вес почек (а также некоторых других органов) обратно пропорционален размерам животных.

Зависимость между весом тела и весом отдельных органов выражается аллометрической формулой: $y = vx^a$, где x — вес тела, y — вес органа, a — аллометрический экспонент, отражающий зависимость между весом тела и органа, v — коэффициент, отражающий изменение веса органов под влиянием «прочих» факторов (кроме веса тела). В большинстве случаев « a » не равно 1, рост органов аллометричен. Для органов, рассматриваемых нами, « a » всегда меньше 1, с увеличением веса тела относительный вес органа уменьшается. Однако при сравнении животных разного времени рождения эта закономерность оказывается выраженной различно. Для иллюстрации мы воспользуемся материалом, полученным при изучении лабораторной колонии степных пеструшек.

Зависимость между относительным весом почек и весом тела у пеструшек, родившихся весной и забитых в возрасте около 120 дней, описывается формулой $y = 107,29 x^{-0,893}$. Для пеструшек той же лабораторной колонии и того же возраста, но родившихся зимой, $y = 14,62 x^{-0,254}$. Сопоставление этих формул показывает, что характер зависимостей веса почек от веса тела у сравниваемых групп пеструшек различен. Прежде всего приведенные уравнения показывают, что при прочих равных условиях вес почек весенних пеструшек значительно больше, чем у зимних (фактор « v » почти в 8 раз больше). Этот результат представляет определенный интерес, но он мог бы быть предвиден, так как отражает повышение уровня обмена веществ животных весной. Интереснее другое. Представленные данные показывают, что увеличение размеров тела у весенних грызунов связано со значительно большим снижением относительного веса почек, чем у зимних. Это, естественно, объясняется следующим образом. Весь период жизни весенних грызунов — от рождения до забоя — это период энергичного роста. В этих

условиях зависимость размеров почек от общих размеров тела проявляется очень резко. Иное дело — грызуны, родившиеся зимой. Начало их развития падает на период замедленного роста; ближе к весне часть животных вступает в фазу энергичного весеннего роста. Более крупные

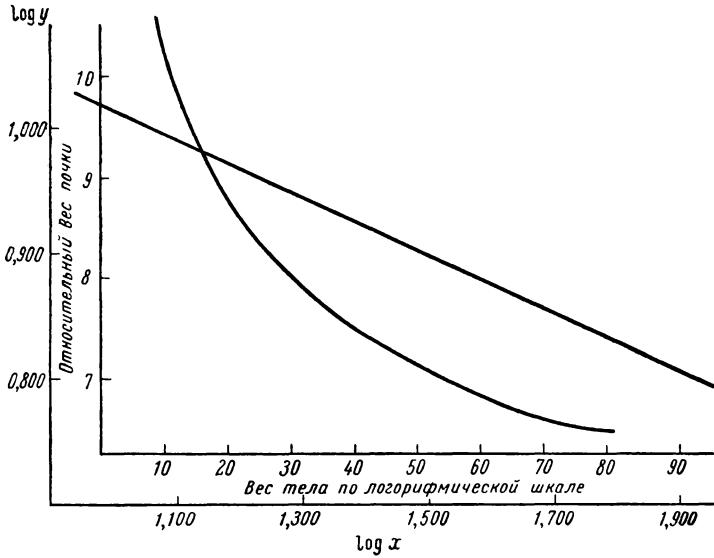


Рис. 9. Изменение относительного веса почек полевки-экономки на Полярном Урале (август 1961 г.)

x — вес тела; y — относительный вес почки; $y = 17,48 x^{-0,230}$

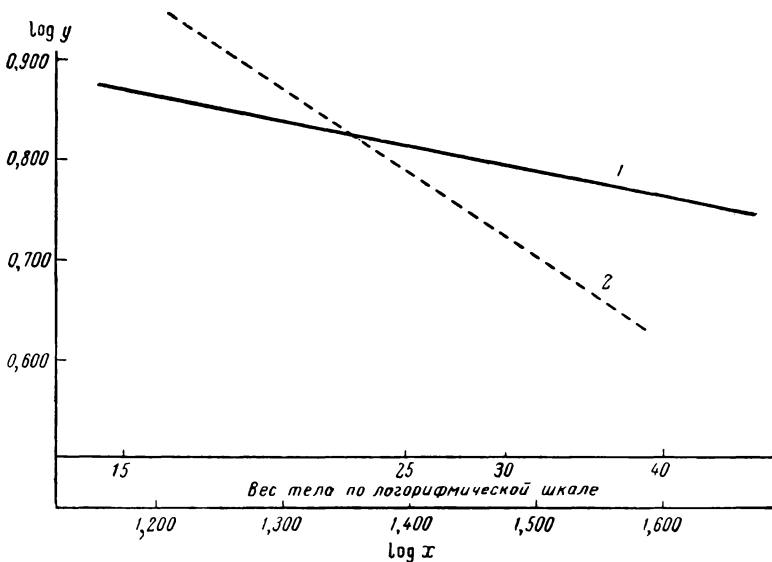


Рис. 10. Изменение относительного веса почки пеструшек различного времени рождения. Обозначения, как на рис. 9

1 — $y = 14,62 x^{-0,254}$ (родились зимой), 2 — $y = 107,29 x^{-0,893}$ (родились весной)

животные — это те, которые раньше других реагируют на сезонные изменения условий среды и начинают расти быстрее. Соответственно с этим обмен веществ этих животных повышается, и они обладают относительно крупными почками: падение относительного веса почек с увели-

чением общих размеров тела становится выраженным менее резко, что отчетливо проявляется на представленных графиках (рис. 9, 10) *.

Аналогичные исследования в большем объеме были проведены нами на полевке-экономке. Полученные результаты отражены на рис. 11.

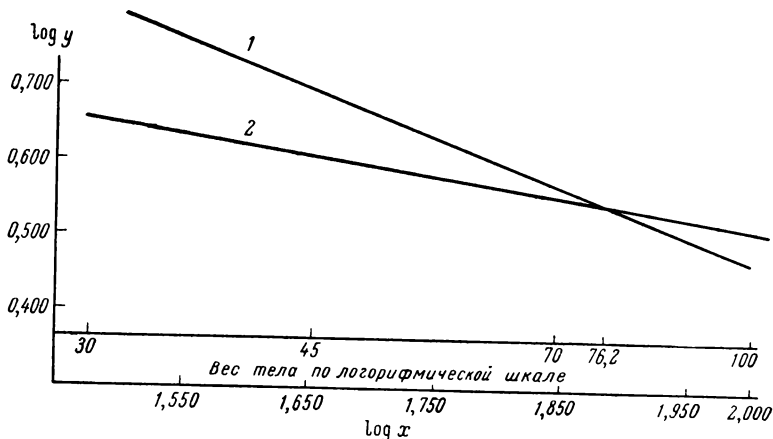


Рис. 11. Зависимость относительного веса почки от общих размеров тела у полевки-экономки разного времени рождения. Обозначения, как на рис. 9

1 — $y = 57,46 x^{-0,644}$ (родились в мае), 2 — $y = 11,25 x^{-0,268}$ (родились в январе — апреле)

У «зимних» грызунов зависимость между весом тела и относительным весом почек выражается формулой $y = 11,25 x^{-0,268}$, у «весенних» $y = 57,46 x^{-0,644}$. Как видно, результат даже в деталях совпал с тем, что наблюдается у пеструшки.

Приведенные исследования показывают, что в ранне-весеннее время происходит переход животных из вегетативной фазы развития в генеративную, что сопровождается резким ускорением роста животных и интенсификацией их обмена веществ.

Рассматриваемый круг вопросов требует анализа еще одного явления. Известно, что у очень многих, если не у большинства, животных половое созревание сопровождается увеличением скорости роста (подробнее см. Шварц, 1962). Особенно отчетливо это проявляется у землероек. Было показано (ор. cit.), что землеройки, достигшие половой зрелости в год своего рождения, значительно превышают по размерам одновозрастных, но неполовозрелых животных. Можно было полагать, что и в рассматриваемом случае мы имеем дело с аналогичным явлением: половое созревание стимулирует рост животных.

Абсолютный вес семенников связан с размерами тела животных отчетливой положительной корреляцией (у полевки-экономки коэффициент корреляции между этими показателями $r = +0,814 \pm 0,091$). Если переход животных из вегетативной в генеративную фазу развития инициируется половым созреванием, то в ранне-весенний период эта зависимость должна быть выражена особенно резко, так как более крупные размеры животных, раньше завершивших вегетативную фазу, должны были бы сопровождаться увеличением размеров семенников. В действительности наблюдается как раз обратное. У трехмесячных полевок-экономок, родившихся в январе, коэффициент корреляции веса тела с весом семенников оказался равным $r = +0,354 \pm 0,178$.

Весеннее увеличение размеров тела и связанное с ним увеличение почек происходят раньше, чем семенники начинают увеличиваться в

* Графическое изображение описываемых зависимостей мы предпочитаем давать в логарифмическом масштабе, так как сопоставление прямых линий нагляднее, чем гипербол.

размерах. На этом основании трудно утверждать, что весеннее увеличение секреции гипофизом гонадотропных гормонов происходит позже, чем соматотропных, так как начальные этапы активизации гонад могут не отразиться на весе семенников, но приведенные данные безусловно свидетельствуют о том, что переход животных из вегетативной фазы развития в генеративную — это комплексный физиологический процесс, интегрирующий повышение скорости роста, интенсификацию обмена и полового созревания животных.

Размеры надпочечников. Предыдущими исследованиями на разных видах грызунов (особенно подробно — на ондатре) было показано (Шварц, 1959; Смирнов и Шварц, 1959), что весенние генерации отличаются от осенних более крупными размерами гипофиза и надпочечников; это, само по себе, говорит о значительных физиологических различиях между сезонными генерациями. Однако вес надпочечника может быть использован и для анализа более тонких различий между ними. Размеры надпочечников по ряду причин можно рассматривать в качестве одного из лучших показателей общего физиологического состояния организма. Существует огромная литература (сводку данных см. Selye, 1950; Christian, 1950; Frank, 1953 и др.), свидетельствующая о том, что любые условия, требующие мобилизации внутренних сил организма в ответ на самые различные раздражители, ведут к гиперфункции надпочечника, которая отражается на его гистологической структуре* и размерах. Физиологический смысл этих изменений в большинстве случаев понятен, но с чисто методической стороны особое значение приобретает увеличение размеров надпочечников у размножающихся самок и у животных обоих полов в процессе приспособления к осеннему похолоданию. При этом чем старше животное, тем резче выражено увеличение размеров надпочечников в указанных случаях.

На примере *M. oeconomus*, собранных нами в июле 1958 г. на Ямале, можно показать, что конкретное проявление этой закономерности определяется не столько календарным, сколько физиологическим возрастом животных. Относительный вес надпочечников самцов в этот период оказался равным: перезимовавшие — $233 \pm 11,4$ мг/кг веса тела, молодые первого поколения — $259 \pm 21,7$, молодые второго поколения — $259 \pm 23,0$ мг/кг. У беременных самок соответствующие показатели оказались равными: $477 \pm 26,1$; $488 \pm 48,4$; $330 \pm 36,4$ мг/кг. (Мы не имели возможности использовать в качестве контроля небеременных самок, так как таковых в природе в этот период не оказалось).

Обращает на себя внимание, что не только у перезимовавших самок, но и у самок первого поколения беременность оказалась связанной с очень резкой гипертрофией надпочечника, отчетливо отличаясь в этом отношении от животных второго поколения, хотя и у них отличие от самцов сохраняется. Эти данные могут служить хотя и косвенным, но очень ярким показателем скорости процесса старения грызунов первого поколения, так как падение способности животных при повышении физиологических нагрузок обходиться без включения компенсаторных механизмов справедливо считается важнейшим показателем старения (Comfort, 1959 и др.).

Здесь следует оговориться. Если в отношении всех других показателей различий в возрастной физиологии разных поколений грызунов можно сказать, что они проявляются у всех изученных нами видов и в любых условиях наблюдений, то наши данные о различиях в реакции эндокринной системы на изменение общего физиологического состояния животных ограничиваются приведенным примером. Развитие желез внутренней секреции подчиняется сложному комплексу факторов, вследствие чего различия между поколениями не всегда могут быть

* Этому вопросу в нашей лаборатории была посвящена специальная работа, проведенная на водяной крысе (Кротова, 1962).

обнаружены. Однако большое значение этого вопроса побудило нас привести имеющиеся по этому вопросу данные.

Что касается общего состояния эндокринных желез (а не их реакции на изменение физиологического состояния животных), то различия в этом отношении между животными разных поколений выражены, как указывалось, очень резко. Однако поскольку этот вопрос уже обсуждался нами ранее (Смирнов и Шварц, 1959, Шварц, 1959), мы ограничимся здесь приведенными указаниями. Для того, чтобы оценить эти различия между сезонными генерациями грызунов, достаточно вспомнить замечательные исследования школы Пархона (Пархон, 1959), показавшие, что повышение функциональной активности гипофиза и надпочечников в молодом возрасте приводит не только к ускорению темпов роста, но и преждевременному созреванию и старению.

Изменение веса хрусталика глаза. В последние годы в качестве одного из ведущих методов определения возраста животных применяется определение веса сухого хрусталика глаза. Этот метод зарекомендовал себя при работе с позвоночными различных классов (Lord, 1959, и др.) и, вероятно, уже в ближайшем будущем получит всеобщее распространение. В связи с другими проблемами он был проверен нами на ондатре, водяной крысе и некоторых видах полевков, песце и горностая, а Л. Я. Топорковой *in litt.* на лягушках. Результаты во всех случаях получились одинаковыми: старение животных сопровождается закономерным увеличением веса хрусталика.

В. В. Попов и А. В. Аль-Сакини (1962), суммируя современные представления о характере роста хрусталика, пишут: «Хрусталик позвоночных животных и человека испытывает в течение чуть ли не всей жизни закономерные гистологические изменения. Они заключаются в постоянном образовании новых хрусталиковых волокон за счет размножения клеток переднего эпителия и попутной дегенерации старых, центрально расположенных волокон, которая приводит к образованию плотного гомогенного ядра волокнистой массы».

Сухой вес хрусталика, как указано, растет всю жизнь животного, но скорость нарастания его веса постепенно падает, почему кривая скорости нарастания веса хрусталика приобретает характер гиперболы. Это указывает на постепенное снижение темпов размножения эпителиальных клеток, т. е. на темп процесса старения на клеточном уровне. Поэтому особый интерес представляют данные, характеризующие развитие этого процесса у животных различных генераций.

Наши исследования в этом направлении проведены на двух видах. Получены следующие данные.

Сухой вес хрусталика узкочерепных полевков (*M. gregalis*), в возрасте 110—149 дней, родившихся в январе, равен $2,16 \pm 0,07$ мг, родившихся в мае (в том же возрасте) — $2,72 \pm 0,06$ мг. На полевке-экономке сравнения были проведены в еще более узких возрастных пределах: 90—100 дней. Сравнивались животные ранне-весеннего (март) и позднелетнего (июль) времени рождения. У весенних грызунов вес хрусталика оказался равным $1,94 \pm 0,081$, летних — $2,54 \pm 0,147$ мг. В обоих случаях различия в весе хрусталика между генерациями статистически абсолютно достоверны. Эти различия полностью сохраняются и в том случае, если сравниваются не абсолютные, а относительные веса хрусталиков (по отношению к весу тела животных).

Приведенные данные показывают, что вегетативная фаза в развитии грызунов характеризуется замедленным темпом клеточного деления. Отсюда можно сделать вывод, что медленно растущие генерации грызунов в равном календарном возрасте физиологически моложе быстро растущих, так как у них сохраняется способность к энергичному росту при изменении условий среды (весна). В заключении мы еще раз вернемся к этому вопросу.

III. ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ РАЗЛИЧНЫХ ГЕНЕРАЦИЙ ГРЫЗУНОВ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Применение комплекса показателей для определения возраста грызунов (степень стертости зубов, скульптура черепа, вес надпочечников и тимуса, развитие генеративных органов, вес хрусталика и некоторые другие признаки) позволяют с необходимой точностью определять возраст животных обследуемых популяций, а следовательно, и их принадлежность к различным поколениям.

Ошибки при определении возраста отдельных особей возможны, но в большинстве случаев они снимаются биометрической обработкой материала, а когда речь идет о грубом подразделении животных по возрастным группам (перезимовавшие — первое поколение — второе поколение), ошибки сводятся к единичным исключениям, не искажающим общей картины динамики возрастной структуры популяции. Это дает возможность определять продолжительность жизни отдельных поколений в природных условиях. Соответствующие данные по 6 видам приведены в табл. 1.

Таблица 1

Продолжительность жизни сезонных поколений грызунов в природных условиях

Вид	Поздне-летняя (осенняя) генерация			Весенняя генерация			Продолжительность жизни в бесснежный период	
	время рождения	время исчезновения из популяции	максимальная продолжительность жизни, мес.	время рождения	время исчезновения из популяции	продолжительность жизни	осенняя генерация	весенняя генерация
<i>Apodemus agrarius</i> (Свердловская обл.)	Август—сентябрь	Июль	11—12	Май—июль	Сентябрь	6	6	6
<i>Clethrionomys rutilus</i> и <i>Cl. glareolus</i> (Удмуртская АССР)	Август	Октябрь	14	Май	Май	12	9	7
<i>Microtus middendorffi</i> (Ямал)	Июль—август	Сентябрь	14	Май—июнь	Октябрь	5	6—7	5
<i>M. gregalis</i> (Ямал)	Июнь—июль	Июль	12—13	Апрель—май	Сентябрь	5	5	5
<i>M. oeconomus</i>	Август	Август	12	Май	Октябрь	5	5	5

Рассмотрение таблицы показывает, что прызуны, родившиеся в конце лета и осенью, отличаются значительно большей продолжительностью жизни, чем животные весенних поколений. Этот вывод в общем совпадает с теми немногими сведениями, которые могут быть почерпнуты по интересующему нас вопросу из литературы. Менее ясны причины установленных различий.

Здесь мы прежде всего должны отвести одно из возможных объяснений. Оно сводится к следующему.

Большая часть жизни осенних поколений прызунов приходится на

зимний период. Зимой защитные условия лучше, грызуны меньше страдают от хищников и, соответственно с этим, продолжительность их жизни больше. Это предположение основано на бесспорных фактах: действительно, зимой смертность грызунов от хищников снижается. Однако рассмотрение табл. 1 показывает, что продолжительность жизни осенних грызунов в бесснежный период не уступает, а у некоторых видов даже превосходит общую продолжительность жизни «весенних».

С другой стороны, если сравнивать смертность (исчезновение из популяции) прызунов различных поколений за тот же отрезок времени, в течение которого сравниваемые группы не отличаются по своему введению, степени общей активности и участия в размножении (в этих условиях различия в смертности от хищников не могут иметь существенного значения), то оказывается, что грызуны старшего возраста отличаются повышенной смертностью. У перезимовавших (осеннего рождения) прызунов это проявляется в возрасте около 10 месяцев, у весенних поколений — около 3. Табл. 2 служит обоснованием сказанному.

Материалы, характеризующие смертность грызунов различных генераций в природных условиях, хорошо согласуются с их морфо-физиологическими особенностями.

IV. ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛОВ И ВЫВОДЫ

Приведенные данные показывают, что между животными разных поколений обнаруживаются существенные биологические различия, которые полностью сохраняются и при разведении животных в неволе.

Таблица 2

Дифференцированная смертность различных генераций
(объяснение в тексте)

Условные обозначения: п/І — процентное соотношение перезимовавших животных к зверькам первого поколения и перезимовавшим, І/ІІ — отношение зверьков первого поколения к общему числу животных первого и второго поколений и т. д.

Вид	Apodemus agrarius, Свердловская обл. (по материалам В. Г. Оленева)		M. oesonomus, Ямал (по материалам В. Н. Бойкова)		M. gregalis, Ямал (по материалам К. И. Копейна)			
	п/І	І/ІІ	п/І	І/ІІ	п/І	І/ІІ	ІІ/ІІІ	ІІІ/ІV
Май	—	—	—	—	33±6,5	—	—	—
Июнь	48±9,0	89±7,4	92±5,4	—	10±2,6	49±3,3	82±3,6	—
Июль	27±13,4	44±11,7	60±2,6	81±9,0	6±3,2	46±4,7	40±3,9	69±4,0
Август	20±17,9	40±15,5	37±11,0	52±12,6	—	46±15,0	22±7,8	28±5,1
Сентябрь	22±13,8	29±9,3	—	38±8,8	—	—	—	11±3,6

В основе этих различий лежат особенности роста, развития и интенсивности обмена веществ сравниваемых групп животных. Весенние грызуны обладают большой скоростью развития, высокой энергией роста и интенсивным обменом веществ. Этому соответствуют и их важнейшие морфо-физиологические особенности (помимо приведенных данных см. также Смирнов и Шварц, 1959; Шварц, 1959). Для осенних грызунов характерен принципиально иной ход возрастного развития. Начальный период роста сменяется у них очень длительной (в масштабе продолжительности жизни грызунов) «вегетативной фазой», в течение которой развитие ряда физиологических систем резко приторможено или приостановлено. В общем виде эта закономерность известна, но новые факты позволяют подойти к ее анализу с новой точки зрения.

Как уже указывалось в введении, ряд разнообразных и хорошо согласованных данных говорят о том, что снижение интенсивности метаболизма ведет к увеличению продолжительности жизни животных. Можно было, следовательно, надеяться обнаружить у осенних грызунов старшего возраста признаки «физиологической молодости». Это предположение подтвердилось. В настоящее время нет общепризнанного единого критерия старости. Исследования процесса старения на молекулярном уровне (Медведев, 1961; С. Оериу, 1962 и др.) дают обнадеживающие результаты, но в целом проблема еще очень далека от разрешения. Характерно мнение автора одной из последних наиболее полных сводок Комфорта (Comfort, 1959), который считает заблуждением сами поиски общего признака «старости». Старение — комплексный биологический процесс, начинающийся уже в эмбриональной жизни, характеризующийся возрастающей дифференцировкой организма и направленным изменением ряда физиологических функций.

Важнейшие проявления этого процесса у осенних грызунов протекают медленнее, чем у весенних, за счет увеличения продолжительности вегетативной фазы развития. При этом особо важным мы считаем следующие.

1. Сложный комплекс биологических особенностей осенних грызунов отражает пониженный уровень их обмена веществ.

2. Осенние грызуны, пережившие период зимнего развития, обладают энергией роста, соизмеримой с энергией роста весенних животных, которые младше их по возрасту в 3—5 раз. Физиологический механизм этого явления, видимо, связан с анаболическим эффектом действия андрогенов и эстрогенов, стимулирующих синтез протеинов. Важно, однако, что организм «старых» животных осенней генерации оказывается способным к столь же высокой скорости роста, как и организм совсем молодых животных. При этом интенсификация синтеза протеинов приостанавливает даже начавшуюся дегенерацию кожи, т. е. резко тормозит и внешние проявления старения.

Осенние грызуны в возрасте около 10 месяцев, в полном смысле слова — молодые животные, так как у них ассимиляционные процессы преобладают над диссимиляционными.

3. У осенних грызунов весной наблюдается резкое нарастание веса тимуса — в том возрасте, в котором у весенних грызунов он резко инволюционирован. Для того чтобы оценить эти наблюдения, необходимо учитывать известную роль тимуса в процессе роста и развития молодых животных, его роль в белковом обмене организма и ставшие классическими опыты Пархона (1959), показавшие, что под влиянием экстрактов тимуса наблюдаются некоторые признаки омоложения у очень старых животных.

Инъекция экстрактов тимуса вызывает активизацию тканевого обмена.

4. Опыты с определением веса хрусталика показывают, что во время вегетативной фазы темп клеточного деления снижается. Можно полагать, что в силу этого и процесс дифференцировки тканевых структур притормаживается, что, в конечном итоге, и ведет к длительному сохранению «физиологической молодости».

Совокупность приведенных данных показывает, что вегетативная фаза в развитии грызунов — это не только период замедленного роста и замедленного генеративного развития, но и период замедленного процесса старения. Этот вывод хорошо согласуется с экспериментальными данными (Mc Cay, 1952; Никитин, 1961; Diskerson, Widdowson, 1960) и современными представлениями о связи продолжительности жизни животных с интенсивностью их обмена веществ.

Материал настоящей статьи показывает, что изменение скорости процесса старения наблюдается в нормальном ходе жизненного цикла

природных популяций животных. Это приводит к тому, что даже 4—5-кратные различия в возрасте могут не отражаться на физиологическом состоянии сравниваемых животных. Это значит, что скорость процесса старения не только не фиксирована строго наследственно, но может варьировать в громадных пределах. Фактически, осенние генерации грызунов более половины максимальной продолжительности жизни вида проводят в состоянии резко замедленного старения.

Естественно, что отмеченное нами явление теснейшим образом связано с конкретными условиями развития отдельных животных. Летние засухи могут приостановить размножение грызунов и резко затормозить скорость их роста значительно раньше наступления осеннего периода. С другой стороны, особо благоприятные условия, складывающиеся осенью, могут продолжить период размножения, со всеми вытекающими отсюда последствиями в динамике численности популяций. Другими словами, конкретные проявления физиологических различий между сезонными генерациями грызунов определяются сочетаниями экологических условий. Однако зависимость сезонной жизнедеятельности животных от экологических условий настолько хорошо изучена, что мы считаем целесообразным обратить внимание на другую сторону проблемы: проявление специфики сезонных генераций грызунов в относительно стабильных условиях эксперимента.

Несомненно, что отмеченная нами закономерность у разных видов выражена в различной степени. Так, например, интересные данные получены при наблюдении на стационаре за обыкновенной полевкой. У обитающих на полях зверьков размножение идет и зимой, причем у этой части особей нами не отмечено торможения роста и задержки в развитии генеративных органов у молодняка. У животных, отловленных в других стациях, наблюдаются все перечисленные выше явления. У других обследованных нами видов, как показано в работе, нам не удалось констатировать существенных отклонений в описанной схеме. Это, однако, не значит, что при расширении объема исследований не будут обнаружены виды (в особенности южного происхождения или синантропы), у которых эта закономерность не будет проявляться вовсе. Важно, однако, что отмеченная закономерность может быть обнаружена у большой группы видов как в природных популяциях, так и в условиях эксперимента.

Конкретный физиологический механизм наблюдаемого явления не вполне ясен. Так как в условиях вивария грызуны в течение года проходят свое развитие в примерно одинаковых условиях температуры и питания (переход громадного большинства животных из вегетативной фазы развития в генеративную происходит до перевода их с зимних кормов на весенние), то единственным пусковым механизмом может быть изменение светового режима. Укороченный световой день ведет к гипофункции гипофиза и тормозит созревание гонад со всеми сопутствующими явлениями (падение интенсивности обмена и скорости роста, гипофункция других эндокринных желез и др.), которые в своей совокупности приводят к торможению процесса старения. Результаты исследований позволяют считать принципиально возможным регуляцию скорости процесса старения направленным воздействием условий среды, без применения таких острых воздействий, как хроническое недокармливание животных. Наблюдения показывают, что принципиально возможно значительное продление жизни животных не за счет увеличения продолжительности поздних стадий развития («активная старость»), а за счет увеличения продолжительности периода юности. По понятным причинам это имеет особое значение. В естественных условиях это наблюдается у громадного числа видов. Если бы осенние грызуны старели с такой же скоростью, как весенние, то к началу возможного размножения они были бы дряхлыми стариками, неспособными поддержать вос-

производство популяций. Поэтому большая продолжительность жизни осенних генераций биологически понятна.

Является ли описанное явление типичным только для грызунов? У нас нет вполне аналогичных данных по другим группам, но отрывочные данные по насекомоядным (бурозубки) и зайцеобразным (пищухи) свидетельствуют о том, что принципиально сходные процессы наблюдаются и в других отрядах млекопитающих. Развитие исследований в настоящее время продолжается в этом направлении. Они будут дополнены попытками разработать методы экспериментальных направленных воздействий на ход процесса старения у животных различных групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Азимов Г. П., Криницын Д. Я., Попов Н. Ф. 1954. Физиология сельскохозяйственных животных. Советская наука, М.
- Георгиевский В. И. 1959. К вопросу о физиологии и биохимии вилочковой железы. Тез. докл. Всесоюз. совещ. по физиол. и биохимии с.-х. животных. Л.
- Делль Т. Р. 1953. Уч. зап. ЛГУ, сер. биохим., вып. 33.
- Дмитриева Е. В. 1939. Бюлл. эксп. биол. и мед., VIII, вып. 1.
- Зубарева Л. А. и Стипковская З. М. 1958. Тр. Ин-та генетики, 24.
- Кротова Л. Г. 1962. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 29, Свердловск.
- Медведев Ж. А. 1961. Успехи соврем. биол., 51, в. 3.
- Никитин В. Н. 1961. Длительное сдерживающее рост питание и процессы онтогенеза. V Междунар. биохим. конгресс, М.
- Оериу С. 1962. Успехи соврем. биол., 54, вып. 2.
- Пархон К. И. 1959. Возрастная биология. Изд. ИЛ., Бухарест.
- Покровский А. В. 1959. Тр. Уральск. отд. Моск. о-ва испыт. природы, 2.—1961. Сезонная цикличность жизнедеятельности некоторых видов полевых в лабораторных условиях. Первое Всесоюз. совещ. по млекопит. Тез. докл., II.
- Попов В. В. и Аль-Сакини А. В. 1962. Ж. общ. биол., XXIII, вып. 5.
- Слоним А. Д. 1961. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л.
- Смирнов В. С. и Шварц С. С. 1959. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 18, Свердловск.
- Соколов Е. А. 1949. Корма и питание промысловых зверей и птиц, М.
- Шварц С. С. 1959. Бюлл. Уральск. отд. Моск. о-ва испыт. природы, вып. 2.—1959а. Там же.—1960. Тр. Ин-та биологии УФАН СССР, вып. 14, Свердловск.—1962. Там же, вып. 29.—1963. Зоол. журн., XLII, вып. 3.
- Шварц С.С., Копейн К. И., Покровский А. В. 1960. Зоол. ж., 39, вып. 6.
- Adamczewska K. A. 1961. Acta theriol., V, Noel.
- Anderson D. H., Rest M. R., Victor J. 1937. Amer. J. Physiol., № 119.
- Bourlier F. 1960. Species differences in potential longevity of vertebrates and their physiological implications. «Biol. of Aging», Washington.
- Brody S. 1945. Bioenergetic and growth, N. Y.
- Brown C. Y. 1943. J. Wildlife Manag., No 7.
- Christian J. J. 1950. J. Mammal., 31, № 3.
- Comfort A. 1959. The biology of senescence. London.
- Frank F. 1953. Zool. Jahrb., Abt. Syst. 82, H¹/₂.
- Lord R. D. 1959. J. Wildlife Manag., 2, № 3.
- Marshall's. 1952. Physiology of Reproduction, 11, London.
- McArthur J. W., Baillie W. H. 1929. J. Exptl. Zool., 53.
- McCay C. M. 1952. In Cowdry's «Problems of aging», Baltimore.
- Miller R. B. 1946. Notes on the Arctic grayling, *Thymallus signifer* Richardson, from Great Bear Lake. Copeia, № 3.
- Pearl R. 1928. The rate of living, N. Y.
- Seley H. 1950. The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal.
- Vaughan P. S. 1956. Federat. Proc., 15, № 1.
- Widdowson E. M., McCance R. A. 1960. Proc. Roy. Entomol. Soc., London, B., 152, № 947.
- Wolterhohne G. E., O. Connor M. 1959. The lifespan of animals, CIBA foundation Colloquia on Ageing, 5.

Статья поступила в редакцию
8.IV.1963

ALTERATION OF GENERATIONS AND LONGEVITY
OF RODENTS

S. S. SCHWARTS, V. G. ISHCENKO, N. A. OVCHINNIKOVA, V. G. OLENYEV,
A. V. POKROVSKY, O. A. PYASTOLOVA

Institute of Biology, Ural Branch of the USSR Academy of Science, Sverdlovsk

S u m m a r y

The study of the complex of biological indicators of rodents (*Microtus gregalis*, *M. oeconomus*, *M. middendorffi*, *M. arvalis*, *L. lagurus*, *Apodemus agrarius*, etc.) under experimental and natural conditions shows essential differences between seasonal generations of various species. Autumn generations of rodents differ from spring ones in a longer vegetative developmental stage, slower growth and sexual maturation, longer maintenance of thymus, hypofunction of adrenals and hypophysis and some other peculiarities indicating their lower metabolic level. In agreement with this animals from autumn generations remain physiologically young for a longer period of time, this being particularly shown by their capability of very rapid growth in the «old» age. The longevity of animals from autumn generations is considerably greater than that of spring ones. The data presented point out the possibility to control over the process of ageing via environmental conditions. The conclusions of the paper are shown to be in good agreement with the majority of data of comparative gerontology.
