научный электронный журнал
ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

Издатель
ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

https://ecopri.ru

№ 2 (27). Июнь, 2018

Главный редактор
А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
B. Krasnov
A. Gugołek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции
185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Ленина, 33.
E-mail: ecopri@petrsu.ru
https://ecopri.ru

12+

© ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»

научный электронный журнал ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

https://ecopri.ru **https://petrsu.ru**

УДК 599.323.43:577.125:539.16.04

ВЗАИМОСВЯЗИ МЕЖДУ ОТДЕЛЬНЫМИ ПОКАЗАТЕЛЯМИ СОСТАВА ФОСФОЛИПИДОВ ПЕЧЕНИ ПОЛЕВКИ-ЭКОНОМКИ (ALEXANDROMYS OECONOMUS PALL.), ОБИТАЮЩЕЙ В УСЛОВИЯХ ПОВЫШЕННОГО УРОВНЯ ЕСТЕСТВЕННОЙ РАДИОАКТИВНОСТИ

КУДЯШЕВА Алевтина Григорьевна	*д. б. н., ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28), kud@ib.komisc.ru*
ЗАГОРСКАЯ Надежда Гавриловна	*ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН (167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28), zagorskya@ib.komisc.ru*

Ключевые слова: повышенный уровень радиоактивности, фазы численности, полевка-экономка, печень, взаимосвязи между фракциями фосфолипидов

Получена: 21 июля 2017 года
Подписана к печати: 30 июня 2018 года

Аннотация. Важную роль в процессах адаптации животных к загрязнению окружающей среды радионуклидами занимают процессы перекисного окисления липидов. Изучены некоторые механизмы регуляции клеточного метаболизма у полевки-экономки, обитающей в условиях радиоактивного загрязнения среды (Республика Коми, Ухтинский р-н) в разные периоды численности популяции (фазы пика и спада). Сравнительный биохимический анализ позволил установить зависимость характера и направленности взаимосвязей между основными и минорными фракциями фосфолипидов, обобщенными показателями состава фосфолипидов печени полевок-экономок от физико-химических характеристик липидов. Эти различия зависели от фазы популяционного цикла, радиоактивности участка обитания полевок, выраженность которых обусловлена исходным состоянием параметров перекисного окисления липидов и степенью ненасыщенности липидов в исследуемой ткани. Увеличение коэффициента корреляции между сравниваемыми фракциями фосфолипидов происходит по мере загрязненности участка, наблюдаемой в обе фазы численности (пика и спада). Техногенное радиоактивное загрязнение среды обитания у полевок радиевого участка способствует модификации свойств липидного бислоя клеточных мембран печени, изменяет их физико-химические свойства, нарушает в некоторых случаях взаимосвязь между скоординированными в норме показателями и обеспечивает на клеточном уровне процессы адаптации. Внутрипопуляционные факторы оказывают модифицирующее действие на интенсивность отдельных звеньев процессов перекисного окисления липидов печени полевок-экономок. Отмеченные особенности системы регуляции перекисного окисления липидов в печени полевок-экономок не являются специфичными и характерными для воздействия только радиационной природы. Они могут проявляться и при действии факторов физической и химической природы низкой интенсивности.

© Петрозаводский государственный университет

Введение

Определение механизмов регуляции клеточного метаболизма у мышевидных грызунов к повышенному уровню радиоактивного загрязнения среды имеет большое значение с точки зрения развития адаптивных реакций в разные периоды численности популяции. Популяции животных представляют собой сложные саморегулирующие системы открытого типа, способные приспосабливаться к антропогенному загрязнению среды их обитания (Шилова, 1999) на разных уровнях организации, в том числе на мембранном, клеточном и тканевом уровнях. Экспериментально доказанное в многочисленных исследованиях участие процессов перекисного окисления липидов (ПОЛ) в регуляции метаболизма в норме и при действии повреждающих стрессовых факторов разной природы (Бурлакова и др., 1975; Зенков и др., 2001; Шишкина и др., 2014) позволяет объяснить их важную роль в процессах адаптации животных к загрязнению окружающей среды радионуклидами. В настоящее время общепризнано, что избыточное образование активных форм кислорода вызывает не только нарушения мембранных структур клеток, но и является естественным, необходимым физиологическим процессом в организме для индукции защитных систем организма (Жукова, 2005; Stuart et al., 2014). Как известно, фосфолипиды являются не только одними из основных структурных компонентов мембран, но и главными субстратами ПОЛ в биологических системах. Способность липидов принимать участие в реакциях

автоокисления при физиологических температурах на стадиях зарождения радикалов и продолжения цепи окисления (Shiskina et al., 1996; Шишкина, Хрустова, 2006; Хрустова и др., 2011) свидетельствует о влиянии физико-химических свойств липидов на координацию взаимосвязей между отдельными показателями в тканях, различающимися интенсивностью процессов ПОЛ, и рекомендовать их при оценке биологических последствий воздействия повреждающих факторов разной природы на организм животных (Шишкина и др., 2014). Установлено, что приобретение на клеточном уровне устойчивости к действию неблагоприятных факторов среды, выживаемость клетки при их воздействии обусловлены не только изменением количественных соотношений в структурах клеток индивидуальных фосфолипидов (ФЛ), играющих важную адаптивную роль в их функционировании, повышением активности и емкости различных антиоксидантных систем (Меньщикова и др., 2006), но и доказано использование нового подхода к оценке животных при биологических последствиях воздействия слабых повреждающих факторов разной природы по изменению масштаба и направленности тесно взаимосвязанных в норме показателей физико-химической системы регуляции ПОЛ (Шишкина и др., 2014). Цель данной работы – изучение влияния повышенного уровня естественной радиоактивности на взаимосвязи между показателями состава фосфолипидов печени полевок-экономок, отловленных в фазы спада и пика численности и обитавших в разных радиоэкологических условиях.

Материалы

Объектом исследования была полевка-экономка (*Alexandromys oeconomus* Pallas), типичный представитель пойменных биотопов в зоне северной тайги, являющаяся наиболее многочисленным и доминирующим видом на участках с повышенным уровнем естественной радиоактивности в Республике Коми (Ухтинский район), расположенных на территории бывшего радиевого производства. По данным В. И. Маслова, полевки-экономки относятся к радиоэкологической группе животных тесного контакта с радиоактивными элементами (Маслов, 1972). Время действия техногенного радиоактивного загрязнения длится уже более 50 лет. Исследуемые территории характеризуются повышенным содержанием тяжелых естественных радионуклидов (ТЕРН) в почве, подземных водах, растительности. В период исследования γ-фон на радиевом участке составлял 1.5 ± 0.4 мкЗв/ч, на урано-радиевом участке 1.6 ± 0.1 мкзв/ч, для контрольных участков характерно среднее кларковое содержание естественных радиоактивных элементов в почве: ^{226}Ra – 8×10–13 г/г, ^{232}Th – 6×10–6 г/г, ^{238}U – 1×10–6 г/г, мощность дозы γ-облучения находилась в пределах 0.10–0.14 мкЗв/ч, что соответствует фоновым значениям. Количество инкорпорированного ^{226}Ra у полевок, отловленных на радиоактивных участках, в 4.6–5 раз выше, чем на контрольных участках. Животные подвергались одновременному действию внешнего и внутреннего альфа-, бета- и гамма-излучения от ^{226}Ra, ^{228}Ra, ^{232}Th и ^{238}U и продуктов их распада. Кроме того, эти продукты действовали и как химические токсиканты. Повышенный в 50–100 раз уровень гамма-излучения и увеличенное содержание радионуклидов уранового и ториевого рядов, поступающих в организм зверьков с пищей, водой и при дыхании, обусловливают среднепопуляционные дозовые нагрузки, рассчитанные на организм половозрелых и перезимовавших животных: от внешнего облучения 3–30 мГр/год, от внутреннего облучения 12–40 мГр/год и от эксхаляции ^{222}Rn–^{220}Rn в среднем около 13 мГр/год (Тестов, Таскаев, 1971; Кудяшева и др., 2004). Отлов животных проводили в один и тот же летний сезон (июль – август) на двух контрольных и двух опытных (радиевом, урано-радиевом) участках, по площади каждый от 1.5 до 3 га и одинаковых по экологическим условиям. Удаленность контрольных участков от загрязненных радионуклидами территорий составляет: от радиевого – 15 км, от урано-радиевого – 8 км. Отлов полевок производили живоловушками (ежесуточно), использовали расстановку ловушек в линии на расстоянии друг от друга не менее 5 м. Численность полевок определяли как

количество отловленных зверьков на 100 ловушко-суток. Учет численности полевок-экономок, обитающих на контрольных и радиоактивных стационарах, позволил выявить наличие популяционных циклов у данного вида как при проведении многолетних работ в 1950–1960-е гг. (Алексахин и др., 1990), так и в последующие периоды исследований в 1990–2016 гг., причем колебания численности на контрольных и радиевом участках, как правило, синхронны, фазы пика, депрессии, подъема совпадают. В год высокой численности животных на контрольных и радиевом участках численность полевок колебалась от 14 до 15.7 зверька, рассчитанных на 100 ловушко-суток, лишь на урано-радиевом участке численность животных была низкой и достигала 4 особей на 100 ловушко-суток, что было показано в более ранние периоды исследований на этих территориях (Кудяшева и др., 2004). В год спада на контрольных участках численность полевок составляла в среднем 4.8 зверька/100 ловушко-суток, на урано-радиевом участке снизилась до 3.5 особи/100 ловушко-суток. На радиевом участке фазу спада наблюдали в течение двух лет, численность полевок составила в среднем от 12.4 до 9.7 зверька на 100 ловушко-суток. Ранними исследованиями было отмечено, что в отличие от контрольных (фоновых) участков на радиоактивных участках периоды спада численности могут продолжаться несколько лет (Алексахин и др., 1990). В связи с низкой численностью полевок на урано-радиевом участке в оба года исследования не удалось получить статистически достоверные результаты показателей ПОЛ. Поэтому в работе представлены данные биохимического анализа полевок, отловленных на двух контрольных участках и на одном опытном (радиевом) участке. Согласно представлениям о различных типах онтогенеза и структурно-функциональных перестройках в популяциях мелких млекопитающих в разные сезоны года (Оленев, 2009), которых мы придерживаемся в своих исследованиях, в биохимическом анализе также учитывали возраст и время отлова животных. Известно, что у неполовозрелых полевок более высокий антиоксидантный статус, чем у взрослых животных (Кудяшева и др., 2004). В анализе была использована только летняя генерация половозрелых полевок-экономок (отлов животных: середина июля – начало августа). В предыдущих исследованиях было установлено, что в связи с высокой изменчивостью функциональных показателей у полевки-экономки не наблюдали значимых различий между самцами и самками по показателям системы регуляции ПОЛ, активности ферментов антиоксидантной защиты и энергетического обмена (Кудяшева и др., 2004). Проведенный нами статистический анализ отдельных фракций фосфолипидов фракций в печени между самцами и самками подтвердил эти данные: у полевок не отмечено значимых различий по полу. При этом по каждому животному был проведен трехкратный анализ состава фосфолипидов, что позволило зверьков обоего пола объединить в один вариационный ряд. Из-за малочисленности в отловах перезимовавшие животные в работе не были рассмотрены. Всего было проанализировано по разным показателям в фазы пика и спада численности 144 животных, из них 51 половозрелое. Животных до начала биохимических анализов содержали в виварии Института биологии Коми НЦ УрО РАН в «Научной коллекции экспериментальных животных», зарегистрированной на сайте http://www.ckp-rf.ru/usu/471933. Выбор печени в качестве органа исследований обусловлен ее ведущей ролью в метаболизме липидов всего организма, а также достаточно высокой чувствительностью гепатоцитов к действию неблагоприятных факторов (Дроговоз, Деримедведь, 1995).

Методы

Для выделения липидов из гомогената печени использовали метод Блая и Дайера в модификации Кейтса (Кейтс, 1975). Разделение фосфолипидов (ФЛ) на отдельные фракции осуществляли методом тонкослойной хроматографии. Количественный анализ отдельных фракций ФЛ проводили на спектрофотометре «Спекол»-211 при длине волны 800 нм по образованию фосфорномолибденового комплекса в присутствии аскорбиновой кислоты (Хиггинс, 1990). Кроме анализа количественного соотношения отдельных фракций ФЛ, оценивали обобщенные

показатели состава липидов: содержание ФЛ в составе общих липидов (% ФЛ); отношение фосфатидилхолина к фосфатидилэтаноламину (ФХ/ФЭ), отражающее структурное состояние мембранной системы органа; отношение сумм более легкоокисляемых к более трудноокисляемым фракциям ФЛ (∑ЛОФЛ/∑ТОФЛ), характеризующее способность липидов к окислению. Последнее соотношение вычисляли по формуле:

∑ЛОФЛ/∑ТОФЛ= (ФИ + ФС + ФЭ + КЛ + ФК)/ (ЛФХ + СМ + ФХ),

где ФИ – фосфатидилинозит, ФС – фосфатидилсерин, КЛ – кардиолипин, ФК – фосфатидная кислота, ЛФХ – лизофосфатидилхолин, СМ – сфингомиелин.

Содержание пероксидов в липидах определяли йодометрически. Определение содержания пероксидов и/или наличия пероксидной активности в ткани подробно описаны в методике, приведенной в работе (Шевченко и др., 2010).

Экспериментальные данные обрабатывалиобщепринятыми методами вариационной статистики (Лакин, 1990) с помощью программ Microsoft Office Excel 2007 (Брин, Травин, 1991). Для оценки взаимосвязи между отдельными параметрами использовали корреляционный и регрессионный анализ, рассчитывали коэффициент корреляции Спирмена (r), коэффициент регрессии (y) и уровень значимости различий (p).

Результаты

Прежде всего следует отметить особенности антиоксидантного статуса липидов печени диких грызунов в отличие от лабораторных животных. У полевок-экономок, отловленных на контрольных (фоновых) территориях, он в целом ниже, чем соответствующие величины антиокислительной активности (АОА) липидов у лабораторных животных. У диких грызунов установлена высокая вариабельность данного показателя. В печени полевок-экономок контрольного участка в фазах пика и депрессии численности животных величины АОА липидов, как правило, могут иметь положительные значения, изменчивость данного показателя может варьировать от 8.7 до 170 ч·мл /г. У полевок радиевого участка в обе фазы численности исходный уровень АОА в печени достигал уже отрицательных значений и имел предел колебаний от –207 до – 800 ч·мл/г, что связано с обеднением липидов антиоксидантами. Это свидетельствует об уменьшении обеспеченности ткани антиоксидантами и увеличении степени ненасыщенности липидов печени у полевок, находящихся в фазе низкой численности животных (Кудяшева и др., 2004). В год высокой численности зверьков содержание пероксидов обнаружено в липидах печени полевок всех исследуемых участков, самое высокое отмечено у полевок радиевого участка (рис. 1).

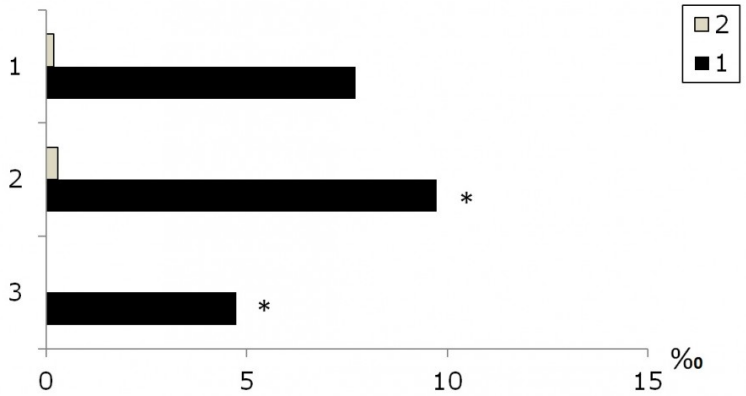

Рис. 1. Содержание пероксидов (микромолли) в липидах печени половозрелых полевок-экономок из разных мест обитания в фазы пика и спада численности животных.

1 – пик численности (черный), 2 – спад численности (серый). По оси абсцисс: микромолли. По оси ординат: 1 – контрольный участок, 2 – радиевый участок, 3 –

урано-радиевый участок. * – достоверные различия между животными контрольного и радиоактивного участков

Fig. 1. The concent of peroxides (micromole) in the lipids of the liver of sexually Mature voles-housekeepers from different habitats in the peak and decline phase of animal numbers.

1 – peak of abundance (black), 2 – decline (gray). X-axis: micromole. Y-axis: 1 – control plot, 2 – radium plot, 3 – uranium-radium plot, * – significant differences between animal of control and radioactive sites

Следует отметить, что в липидах печени полевок с радиевого участка в отличие от животных контрольных участков обнаружено значимое повышение содержания антипероксидной активности (рис. 2). В год спада численности количественное содержание пероксидов в липидах печени достаточно низкое у грызунов со всех исследуемых участков, что связано с обеднением липидов антиоксидантами и высокой степенью ненасыщенности липидов. Пероксидная активность липидов печени у полевок радиевого участка превышает аналогичный показатель у полевок с контрольных участков в 2.8 раза (см. рис. 2). Можно отметить, что повышенным содержанием начального количества пероксидов обладали также органы мышевидных грызунов из зоны аварии на Чернобыльской АЭС, зарегистрированные в первые годы после аварии (1987–1992 гг.), у которых эти показатели превышали в десятки раз аналогичные показатели у грызунов с чистых территорий Киевской популяции (Шишкина и др., 2011).

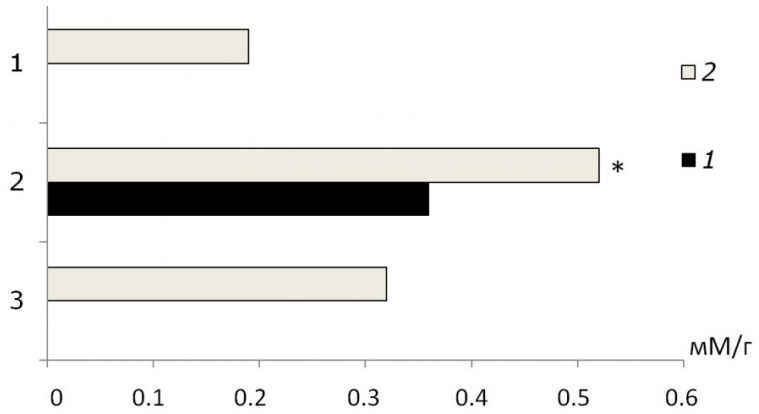

Рис. 2. Содержание антипероксидной активности в липидах печени половозрелых полевок-экономок из разных мест обитания в фазы пика и спада численности животных.

1 – пик численности (черный), 2 – спад численности (серый). По оси абсцисс: мМ/г липидов. По оси ординат: 1 – контрольный участок, 2 – радиевый участок, 3 – урано-радиевый участок, * – достоверные различия между животными контрольного и радиоактивного участков

Fig. 2. The content antiperoxide activity of lipids in the liver of sexually Mature voles-housekeepers from different habitats in the peak and decline phase of animal numbers.

1 – peak of abundance (black), 2 – decline (gray). X-axis: mm/g of lipids. Y-axis: 1 – control plot, 2 – radium plot, 3 – uranium-radium plot, * – significant differences between animal of control and radioactive sites

Известно, что соотношения между обобщенными показателями липидного обмена ЛОФЛ/ТОФЛ и ФХ/ФЭ являются определяющими в структурном состоянии мембранной системы органа и способности липидов к окислению (Грибанов, 1991). Корреляционный анализ, проведенный между обобщенными показателями состава фосфолипидов печени полевок-экономок, обитающих на участках с различным уровнем гамма-фона, обнаружил у полевок радиевого участка наличие высокой отрицательной связи данных показателей как в фазе пика численности, так и спада, о чем свидетельствуют коэффициенты корреляции (таблица). Подобная обратная зависимость между данными величинами существует и у животных контрольных участков, что указывает на наличие в липидах печени пероксидов у всех полевок

исследуемых участков. Ранее на разных видах лабораторных животных доказано, что если липиды содержат пероксиды, то корреляция между обобщенными показателями состава ФЛ имеет отрицательную направленность, а в тех случаях, когда липиды печени обладают антипероксидной активностью, корреляция положительная (Козлов и др., 2007). Сравнение коэффициента корреляции данной взаимосвязи у полевок контрольных и радиевого участков выявило наличие более высоких уровней значимости показателя у полевок на опытном участке независимо от фазы численности. Если судить по значениям коэффициентов линейной регрессии, то масштаб взаимосвязи между обобщенными показателями состава ФЛ изменяется в разные фазы численности, что, вероятно, связано с разным уровнем содержания пероксидов и антипероксидной активности у полевок сравниваемых участков. Так, при спаде численности рост коэффициента корреляции по мере загрязненности участка сопровождается увеличением коэффициента линейной регрессии в 2.2 раза, в то время как на пике происходит обратное: коэффициент линейной регрессии на радиевом участке становится ниже в 1.8 раза (см. таблицу).

Коэффициенты корреляции и линейной регрессии между сравниваемыми параметрами в печени половозрелых полевок-экономок, обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности в разные фазы численности

Сравниваемые показатели	Пик численности		Спад численности	
	Контрольный участок	Радиевый участок	Контрольный участок	Радиевый участок
∑ЛОФЛ/∑ТОФЛ — ФХ/ФЭ	r = –0.72 ± 0.19* y = −0.39x + 1.33	r = −0.91 ± 0.12* y = −0.21x + 1.10	r = – 0.89 ± 0.23* y = −0.25x + 1.21	r = −0.92 ± 0.18* y =-−0.55x + 1.68
ФХ — ЛФХ	r =−0.69 ± 0.20* y = −0.68x ± 49.86	r = −0.74 ± 0.20* y = −0.51x + 49.22	r = −0.427 ± 0.45 y = −0.77x + 51.62	r = −0.76 ± 0.29* y = −1.51x + 56.61
ФХ — СМ	r =−0.69 ± 0.20* y =−0.68x ± 49.86	r = −0.74 ± 0.20* y = −1.50x + 55.12	r =−0.486 ± 0.44 y =−0.60x + 51.16	r = −0.68 ± 0.33 y = −5.43x + 68.61

Примечание. Количество проанализированных животных в группах составляло от 12 до 15 половозрелых полевок (самцы и самки), повторность биохимического анализа – трехкратная; * – уровень значимости коэффициента корреляции при p = 0.05; r – коэффициент корреляции, y – коэффициент линейной регрессии.

Степень ненасыщенности липидов оказывает влияние и на взаимосвязь между основными и минорными фракциями фосфолипидов печени полевок-экономок. Анализ корреляционных взаимосвязей между отдельными фракциями состава фосфолипидов печени полевок показал также устойчивые обратные корреляционные зависимости между ФХ – ЛФХ и ФХ – СМ (см. таблицу), определяющие функциональную активность печени и структурное состояние ее липидного компонента. Обращает внимание, что на пике численности эти взаимосвязи, как правило, носят более выраженный характер (уровни значимости коэффициентов корреляции выше) у полевок как контрольного, так и радиевого участка. Следует отметить увеличение коэффициента линейной регрессии взаимосвязей между ФХ – ЛФХ, ФХ – СМ в среднем в 3–3.6 раза в липидах печени полевок с радиевого участка в фазе спада численности по сравнению с годом высокой численности, что свидетельствует об изменении масштаба исследуемых взаимосвязей. Увеличение коэффициента корреляции между сравниваемыми

фракциями фосфолипидов происходит по мере загрязненности участка, наблюдаемое в обе фазы численности (пика и спада). При этом более высокие значения коэффициентов корреляции найдены в печени полевок радиевого стационара.

Обсуждение

Полученные данные свидетельствуют о высокой чувствительности параметров состава фосфолипидов печени полевок-экономок к повышенному уровню естественной радиоактивности в среде их обитания, которая зависит от функционального состояния животных в разных фазах численности. Следствием разной чувствительности показателей состава фосфолипидов в печени полевок радиевого и контрольных участков является неодинаковый антиоксидантный статус, в том числе более высокое содержание пероксидов и антипероксидной активности у полевок радиевого участка, особенно в фазу спада численности (см. рис. 1, 2), высокая ненасыщенность липидов печени антиоксидантами, а также значимое изменение масштаба взаимосвязей между отдельными фракциями фосфолипидов (см. таблицу). Результаты исследований показали, что уровень степени ненасыщенности липидов печени полевок оказывает влияние на взаимосвязь между обобщенными показателями состава ФЛ и отдельными фракциями ФЛ. Способность биологической системы нормально функционировать во многом обусловлена координацией взаимосвязей между показателями физико-химической системы регуляции ПОЛ и процессов энергетического обмена, что было ранее показано как в экспериментах у лабораторных животных при воздействии факторов физической и химической природы низкой интенсивности (Козлов и др., 2007, 2008; Хрустова и др., 2011), так и у разных видов мышевидных грызунов, обитающих в районах с техногенным радиоактивным загрязнением в Республике Коми, в 30-километровой зоне отчуждения Чернобыльской АЭС (Kudyasheva et al., 2007; Шишкина и др., 2011). Существование механизмов регуляции ПОЛ на клеточном и органном уровнях обусловливает наличие однотипных корреляционных закономерностей между параметрами этой системы в органах животных (Шишкина и др., 2014). Аналогичные данные получены у интактных мышей SHK, у которых были отмечены различия взаимосвязей между показателями состава липидов печени от физико-химических характеристик липидов, как антиокислительная активность липидов, прооксидантные свойства, наличие в липидах пероксидов или антипероксидной активности (Хрустова и др., 2011). Можно утверждать, что физико-химические характеристики липидов оказывают влияние на процессы биосинтеза и деградации фосфолипидов в печени не только у лабораторных животных, но и у мышевидных грызунов природных популяций. Анализ корреляционных связей между обобщенными показателями липидного обмена и отдельными фракциями фосфолипидов позволил сделать несколько выводов. Для липидов печени полевок-экономок как контрольного, так и радиевого участка обнаружены как в фазу пика, так и спада численности обратные корреляции между сравниваемыми показателями, что свидетельствует о наличии в липидах пероксидов и высокой ненасыщенности липидов печени у животных природных популяций (см. таблицу). Наши данные согласуются с результатами экспериментов, проведенных на разных видах лабораторных мышей (беспородные, SHK, линии *Balb*), характеризующихся разной обеспеченностью органов антиоксидантами, у которых доказано влияние физико-химических характеристик липидов печени в системе регуляции метаболизма, а также обнаружены обратные корреляции взаимосвязей биохимических и морфологических показателей (Климович и др., 2010). Анализ соотношения обобщенных показателей липидного обмена: ∑ЛОФЛ/∑ТОФЛ – ФХ/ФЭ показал значимые взаимосвязи как у полевок контрольного, так и радиевого участков в обе фазы численности, однако более высокие значения коэффициентов корреляции найдены у полевок радиевого участка, что указывает на обедненность липидов печени антиоксидантами и характеризуется более низким уровнем антиокислительной активности. Об этом свидетельствуют данные, указывающие на увеличение коэффициента линейной регрессии в 2 раза у полевок радиевого участка в фазу спада

численности. Результаты согласуются с данными предыдущих исследований, проведенных в 1990-е гг. (Kudyasheva et al., 2007), когда отмечали достаточно низкую антиокислительную активность липидов печени у мышевидных грызунов именно в фазы спада и депрессии численности животных. Наличие обратной корреляции и увеличение коэффициента линейной регрессии взаимосвязи между ФХ и ЛФХ, отмеченное в липидах печени полевок радиевого участка в фазе спада численности, указывает на более выраженные процессы образования лизоформ фосфолипидов, преимущественно за счет снижения доли ФХ и нарушения процесса его синтеза, то есть при достаточно высокой ненасыщенности липидов и изменении масштаба этих взаимосвязей. Это подтверждается данными литературы, где показано, что пероксиды ФЛ являются активаторами фосфолипазы A_2 (Ивашкин и др., 2012). Образующиеся пероксиды и лизоформы фосфолипидов в процессе окисления, обладая детергентными свойствами, способны вызвать дезорганизацию липидного бислоя, могут приводить к лизису клеток (Меньщикова и др., 2006). Следовательно, степень ненасыщенности липидов может оказывать влияние на взаимосвязь между отдельными показателями фосфолипидов, влияя на процессы деградации и биосинтеза фосфолипидов в печени полевок.

Заключение

Установлена зависимость характера и направленности взаимосвязей между различными параметрами состава фосфолипидов от физико-химических характеристик липидов печени полевок. Эти различия могут зависеть от радиоактивности участка обитания полевок, фазы популяционного цикла, выраженность которых обусловлена исходным состоянием параметров ПОЛ и степенью ненасыщенности липидов в исследуемой ткани. Техногенное радиоактивное загрязнение среды обитания у полевок радиевого участка способствует модификации свойств липидного бислоя клеточных мембран печени, изменяет их физико-химические свойства, нарушает в некоторых случаях взаимосвязь между скоординированными в норме показателями и обеспечивает на клеточном уровне процессы адаптации. Выявленные особенности системы регуляции ПОЛ и взаимосвязей между отдельными показателями состава фосфолипидов в печени половозрелых полевок-экономок, обитающих в условиях хронического действия повышенного уровня естественной радиоактивности, не являются строго специфичными и характерными для воздействия только радиационной природы. Более значительные изменения масштаба взаимосвязей между обобщенными показателями липидного обмена и фракциями фосфолипидов в печени полевок отмечали в год низкой численности животных, что подтверждается также их различным гормональным статусом и структурно-функциональными изменениями щитовидной железы. В фазу спада численности (по сравнению с пиком) щитовидная железа полевок-экономок находится в менее активном состоянии, что сочетается с пониженным содержанием в сыворотке крови гормона Т4 и компенсаторным подъемом уровня Т3 (Раскоша, Ермакова, 2013). Следовательно, эффективность техногенного радиоактивного загрязнения на показатели антиоксидантного статуса в печени полевок-экономок была выше в фазу спада численности популяции.

Библиография

Алексахин Р. М., Архипов Н. П., Бархударов Р. М., Василенко И. Я., Дричко В. Ф., Иванов Ю. А., Маслов В. И., Маслова К. И., Никифоров В. С., Поликарпов Г. Г., Попова О. Н., Сироткин А. Н., Таскаев А. И., Тестов Б. В., Титаева Н. А., Февралева Л. Т. Тяжелые естественные радионуклиды в биосфере: Миграция и биологическое действие на популяции и биогеоценозы . М.: Наука, 1990. 368 с.

Брин Э. Ф., Травин С. О. Моделирование механизмов химических реакций // Химическая физика. 1991. Т. 10. С. 830–837.

Бурлакова Е. Б., Алесенко А. В., Молочкина Е. М., Пальмина Н. П., Храпова Н. Г. Биоантиоксиданты в лучевом поражении и злокачественном росте . М.: Наука, 1975.

211 с.

Грибанов Г. А. Особенности структуры и биологическая роль лизофосфолипидов // Вопросы медицинской химии. 1991. Т. 37. № 4. С. 2–10.

Дроговоз С. М., Деримедведь Л. В. Изучение влияния экзогенной супероксиддисмутазы на течение модельной патологии печени // Вестник научных исследований. 1995. № 5. С. 1–5.

Жукова А. Г. Свободнорадикальное окисление и механизмы внутриклеточной защиты при адаптации к изменению уровня кислорода: Экспериментальное исследование: Автореф. дис. … д-ра биол. наук / Научно-исслед. ин-т общ. патологии и патофизиологии РАМН. М., 2005. 47 с.

Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньшикова Е. Б. Окислительный стресс. Биохимические и патофизиологические аспекты . М., 2001. 343 с.

Ивашкин В. Т., Драпкина О. М., Корнеева О. Н. Клинические варианты метаболического синдрома . М.: ООО Изд-во «Медицинское информационное агентство», 2012. 216 с.

Кейтс М. Техника липидологии . М.: Мир, 1975. 322 с.

Климович М. А., Козлов М. В., Хрустова Н. В., Шишкина Л. Н. Влияние характеристик липидов на возрастные изменения взаимосвязей в системе регуляции метаболизма в тканях лабораторных животных // Успехи геронтологии. 2010. Т. 23. № 3. С. 427–429.

Козлов М. В., Кушнирева Е. В., Урнышева В. В., Таран Ю. П., Шишкина Л. Н. Влияние характеристик липидов на регуляцию биохимических процессов в печени и крови животных // Биофизика. 2007. Т. 52. № 4. С. 693–699.

Козлов М. В., Шишкина Л. Н. Влияние повреждающих факторов разной природы на состав липидов печени мышей // Радиационная биология. Радиоэкология. 2008. Т. 48. № 3. С. 349–355.

Кудяшева А. Г., Шишкина Л. Н., Шевченко О. Г., Башлыкова Л. А., Загорская Н. Г. Биологические эффекты радиоактивного загрязнения в популяциях мышевидных грызунов . Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 214 с.

Лакин Г. Ф. Биометрия . М., 1990. 352 с.

Маслов В. И. Радиационная обстановка жилищ и убежищ мышевидных грызунов в условиях биогеоценозов повышенной естественной радиоактивности // Радиоэкологические исследования в природных биогеоценозах. М.: Наука, 1972. С. 216–226.

Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Прооксиданты и антиоксиданты . М.: Фирма «Слово», 2006. 556 с.

Оленев Г. В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология. 2009. № 2. С. 103–115.

Раскоша О. В., Ермакова О. В. Морфологическое состояние щитовидной железы полевок-экономок, обитающих в условиях повышенного уровня естественной радиоактивности // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 55–61.

Тестов Б. В., Таскаев А. И. Концентрация радиоактивных эманаций в норках мышевидных грызунов на участках с повышенной естественной радиоактивностью // Материалы радиоэкологических исследований в природных биогеоценозах. Сыктывкар, 1971. С. 65–76.

Хиггинс Дж. А. Биологические мембраны. Методы . М.: Мир, 1990. 339 с.

Хрустова Н. В., Козлов М. В., Шишкина Л. Н. Влияние физико-химических свойств липидов печени мышей на взаимосвязь между показателями их состава // Биофизика. 2011. Т. 56. № 4. С. 668–672.

Шевченко О. Г., Загорская Н. Г., Шишкина Л. Н. Взаимосвязь состава фосфолипидов и физико-химических характеристик в тканях полевки-экономки *Microtus oeconomus* Pall. разного возраста // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2010. Т. 43. С. 297–303.

Шилова С. А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Успехи современной биологии. 1999. Т. 119. № 5. С. 487–503.

Шишкина Л. Н., Климович М. А., Козлов М. В. Новый подход к анализу участия окислительных процессов в регуляции метаболизма в тканях животных // Биофизика. 2014. Т. 59. Вып. 2. С. 380–386.

Шишкина Л. Н., Кудяшева А. Г., Загорская Н. Г., Шевченко О. Г., Таскаев А. И. Участие процессов перекисного окисления липидов в механизме адаптации мышевидных грызунов к радиоактивному загрязнению зоны Чернобыльской АЭС // Радиационная биология. Радиоэкология. 2011. Т. 51. № 1. С. 185–200.

Kudyasheva A. G., Shishkina L. N., Shevchenko O. G. et al. Biological conseguences of increased natural radiation background for *Microtus oeconomus* Pall. Populations // J. Environ. Radioactivity. 2007. Vol. 97. P. 30–41.

Shishkina L., Men'shov V., Brin E. Prospects of utilization of the model system of methyloleate oxidation for studies of kinetic properties of lipids // Biology Bulletin. 1996. Vol. 23. № 3. P. 240–244.

Stuart J. A., Maddalena L. A., Merilovich M., Robb E.L. A midlife crisis for the mitochondrial free radical theory of aging // Longev. Healthspan. 2014. Apr. 1. Vol. 3 (1). P. 4. Doi: 10.1186/2046-2395-3-4.

Благодарности

Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Механизмы биогенной миграции радионуклидов и закономерности возникновения отдаленных последствий, индуцированных у растений и животных в условиях хронического радиационного и химического воздействия». Регистрационный номер: АААА-А18-118011190102-7.

THE RELATIONSHIP BETWEEN INDIVIDUAL INDICATORS OF PHOSPHOLIPIDS COMPOSITION IN THE LIVER OF TUNDRA VOLES LIVING IN THE CONDITIONS OF INCREASED RADIOACIVITY

KUDYASHEVA Alevtina Grigor	*D.Sc., Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division RAS (167982,Syktyvkar, Kommunisticheskay, 28), kud@ib.komisc.ru*
ZAGORSKAYA Nadezhda Gavrilovna	*Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Division RAS (167982 Syktyvkar, Kommunisticheskay, 28), zagorskya@ib.komisc.ru*

Keywords:
Increased level of radioactivity, population phase, Microtus Oeconomus, liver, relationship between phospholipid fractions

Received on:
21 July 2017
Published on:
30 June 2018

Summary: Lipid peroxidation plays an important role in the adaptation of animals to environmental pollution with radionuclides. We studied some mechanisms of cellular metabolism regulation in in tunra voles living in the conditions of environmental radioactive pollution (the Komi Republic, Ukhta region) in different periods of population size (peak and decline phase). By the comparative biochemical analysis, we established that the character and tendency of interlinks between the major and minor fractions of phospholipids and total composition of liver phospholipids depended on physicochemical parameters of lipids. These differences depended on a population cycle phase and the radioactivity level of a particular plot, the severity of which was due to initial lipid peroxidation parameters and the degree of lipid unsaturation in a study tissue. The correlation coefficient between the compared fractions of phospholipids increased with the enhancement of pollution observed in both phases (pick and decline). Technogenic radioactive pollution of the radium plot provides the modification of lipid bi-layer properties of liver cell membranes, changes their physicochemical properties, in some cases destructed interrelation between normally coordinated parameters, and provides adaptation at the cell level. Intrapopulation factors have a modifying effect on the intensity of some links of the liver lipid peroxygenation in tundra voles. The noted features of the regulation system of lipid peroxidation in the liver of tundra voles are not specific and typical only for the impact of radiation. They can also occur under the influence of low intensity factors of physical and chemical nature.