

КЛАССИФИКАЦИЯ РАДИОБИОЛОГИЧЕСКИХ АДАПТАЦИЙ

А. Н. Михеев

Институт клеточной биологии и генетической инженерии НАН Украины, Киев

Дается принципиально новое определение и классификация адаптивных реакций биологических объектов, в частности предлагается различать адаптивные, гипер- и гипoadaptивные ответы биосистем на влияние стрессоров. Указывается на существование иных наряду с ординарной адаптацией ее форм – эндогенной, обратной и абортивной адаптаций.

Общебиологическая проблема биологических адаптаций представляется особенно актуальной в связи усилением давления на биоту антропогенного пресса в виде экстремально высоких уровней техногенных воздействий физической, химической и биологической природы. Методология радиобиологических исследований обладает рядом преимуществ в исследовании феноменологии и механизмов биологической адаптации, разумеется на примере радиоадаптации. К числу таких приемов следует отнести четкие дозиметрические приемы, возможность количественно учитывать производимые облучением эффекты, разработанную терминологическую базу и т.д.

Радиобиология, изучая явление радиоадаптации, к настоящему времени накопила уже достаточно экспериментального материала, чтобы поставить задачу классификации ее типов. Подобная классификация, как мы полагаем, будет иметь определенное эвристическое значение и позволит ускорить процесс построения единой теории биологической адаптации.

Традиционно под адаптированностью понимают такое состояние биологического объекта, в котором он «демонстрирует» повышенную по сравнению с исходной устойчивостью к действию стрессоров. Однако, очевидно, можно утверждать и следующее: любой биологический объект, если он способен сохранять свою качественную специфичность и/или индивидуальность, то он, таким образом, является приспособленным (адаптированным) к комплексу внешних и внутренних факторов. Иначе говоря, биологический объект в состоянии приспособленности (адаптированности) по устойчивости сохраняет на прежнем (исходном, конститутивном, эндогенном, фоновом, контрольном) уровне значения своих структурно-функциональных показателей (параметров, свойств).

Очевидно также, что исходное состояние объекта может быть изменено под влиянием какого-либо экзогенного или эндогенного фактора и он в конечном итоге или на каком-либо этапе постфакторного периода будет обладать либо неизменным уровнем устойчивости, либо измененным. Таким образом, в конкретный момент времени объект после воздействия какого-либо модифицирующего фактора пребывает в одном из следующих состояний:

1) исходной адаптации (адаптированности, приспособленности) по устойчивости (биологический объект обладает конститутивным, текущим, «контрольным» уровнем адаптированности); исходная адаптированность (как, впрочем, и все другие виды адаптированности) также может быть перекрестной, т.е. проявляться и по отношению к другим факторам;

2) гиперадаптации (сверхприспособленности) по устойчивости (соответствует состоянию эустресса по Г. Селье), при которой в той или иной степени повышена его исходная устойчивость к последующим воздействиям того же или иного (перекрестная гиперадаптация по устойчивости) фактора;

3) гипoadaptации («недоприспособленности») по устойчивости (состояние дистресса по Г. Селье), связанной с понижением его исходной (текущей) устойчивости (аналогично – перекрестная гипoadaptация по устойчивости). В связи с этим в зависимости от типа действующего фактора и типа «приобретенной» адаптированности следует, например, говорить о гиперрадиоадаптированности, гипотермоадаптированности и т.д.

В биологической литературе, посвященной проблеме адаптации, практически не обращают внимания на то, что изменение степени приспособленности объекта некорректно описывать, употребляя лишь понятие «адаптированность», поскольку объект всегда находится (пока жив, специфически функционально активен и структурно индивидуален) в состоянии адаптированности. Мы же, говоря о гипер- или гипoadaptированности, подчеркиваем необходимость характеризовать изменение исходного уровня адаптированности соответствующими терминами.

Особенно важно акцентировать внимание на этом вопросе при рассмотрении радиобиологических феноменов, что позволяет избежать неоднозначности часто употребляемого понятия «адаптивный ответ», которое неадекватно отражает наблюдаемый феномен (повышение уровня исходной адаптированности) в связи с тем, что, фактически, любая реакция объекта на воздействие адаптивна. Другое дело, в каком направлении изменится уровень исходной приспособленности объекта.

Все вышеизложенное относится к видам адаптации, которую мы называем онтогенетической, поскольку она наблюдается в течение онтогенеза одного индивида. Не исключено, что такой подход применим и к генетической (филогенетической) адаптации. Во всяком случае между онтогенетической и генетической адаптациями может быть больше сходства, чем различий. Особенно это относится к связи состояния гипо- или гиперadaptированности с соответствующими фазами перерегулирования (гипо- и гиперкомпенсации) в динамике ответной реакции объекта на стрессирующее воздействие.

Таким образом, онтогенетическую адаптацию (в частном случае гиперadaptацию) следует определить как состояние биологического объекта, фиксируемое (тестируемое, выявляемое) по какому-либо параметру и представляющее собой фазу сверхвосстановления значений этого параметра в переходном процессе, индуцированного надпороговым уровнем воздействия экзогенного или эндогенного фактора (стрессора), т.е. фактора, уровень дозы которого превосходит пороговое значение устойчивости конкретной биологической системы, в которой увеличивается уровень исходной устойчивости объекта к повторному воздействию того же или другого фактора (перекрестная или множественная адаптация). Естественно, что и сам процесс достижения состояния сверхвосстановления представляет собой адаптацию. Аналогичным образом можно определить и другие виды адаптаций.

Имеющаяся сумма биологических знаний и результаты наших собственных радиобиологических экспериментов [1 - 10] позволяют констатировать наличие и других типов радиоадаптивных реакций биологических объектов. В настоящее время имеются основания говорить о существовании четырех фундаментальных адаптационных (радиоадаптивных) процессах, а именно об ординарной, эндогенной, обратной и абортивной адаптациях. Рассмотрим их более подробно, дав определения и приведя экспериментальные данные в качестве иллюстраций.

Ординарная адаптация. Данный тип адаптации является в настоящее время предметом наиболее интенсивного изучения. В рамках этого типа адаптации, как указывалось выше, следует выделять собственно адаптивную реакцию (ответ), при которой исходная приспособленность биологического объекта после модифицирующих влияний не изменяется, гиперadaptивный ответ, когда исходный уровень адаптированности объекта повышается, и гипoadaptивный ответ, при котором приспособленность падает. Наиболее изученными аспектами этого вида адаптации являются ее транзитивность (преходящий характер), связь с фазой гипервосстановления на адаптирующее воздействие, многоуровневый характер механизмов, неспецифичность, а также связь со спонтанными или индуцированными деградационными процессами. На рис. 1. приведены типичные данные, иллюстрирующие проявление данного типа адаптаций. В опытах использовали семена и проростки ослинника двулетнего, которые облучали на гамма-установке «Исследователь» при мощности дозы 0,04 сГр/с. Семена после облучения проращивали по стандартной методике. После облучения проростки

выращивали в условиях водной культуры при постоянном освещении и постоянной температуре 28 °С.

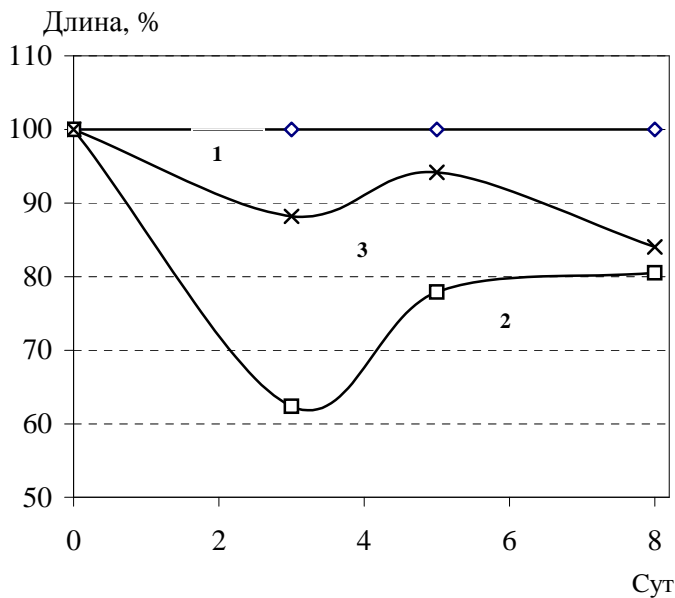


Рис. 1. Динамика гиперрадиоадаптирующего действия предварительного острого гамма-облучения семян ослинника двулетнего на длину первичного корешка: 1 - контроль (длину корешка на всем интервале наблюдения принимали за 100 %); 2 - облучение суточных проростков в дозе 15 Гр; 3 - облучение семян в дозе 2Гр с последующим облучением проростков, полученных из этих семян в дозе 15 Гр.

Анализ данных, представленных на рис. 1, указывает на временный (преходящий, транзитивный) характер гиперрадиоадаптации, который, впрочем, на этапе максимального своего проявления может обеспечить дополнительные преимущества таких растений в экстремальных условиях, например открытого грунта.

Эндогенная адаптация. Представляет собой спонтанный (самопроизвольный) процесс и результат перехода биологического объекта в состояние повышенной устойчивости (в частном случае гиперрадиоадаптированности). Очевидно, что эндогенную адаптацию следует, во-первых, рассматривать как проявление эндогенной ритмики устойчивости и, во-вторых, выделять три типа адаптированности: собственно адаптированность, гипер- и гипoadaptированность. Фактически ординарную адаптацию можно рассматривать как проявление эндогенной адаптации с измененными под влиянием адаптирующего фактора параметрами (периодом, амплитудой) эндогенной ритмики устойчивости. Так, в серии экспериментов с ускоренным старением семян гороха нам удалось продемонстрировать «спонтанный» переход растительного объекта в состояние повышенной радиоустойчивости (рис. 2). Методика проведения эксперимента была идентична описанной выше с той лишь разницей, что в качестве объекта были использованы семена и проростки гороха сорта Комет урожая 2003 г.

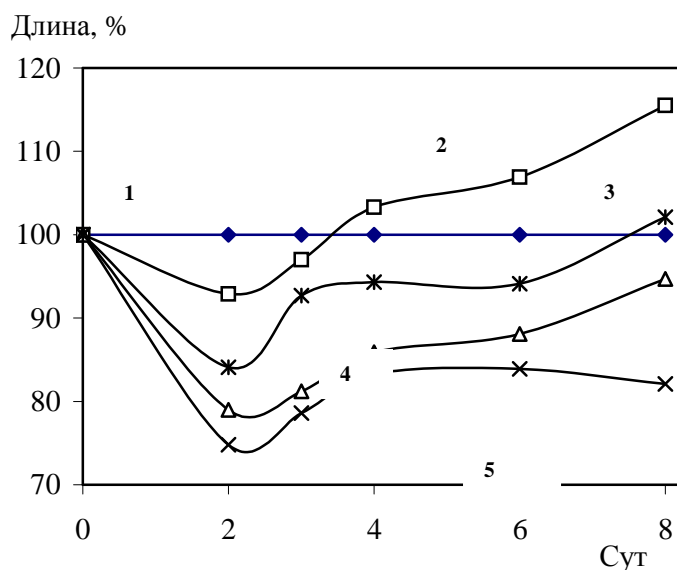


Рис. 2. Динамика влияния прогрева семян гороха сорта Комет при 57 °С на длину главного корня проростков до и после острого гамма-облучения облучения 4-суточных проростков в дозе 15 Гр. Время (сут) предварительного прогрева: 1 - 0; 2 - 1; 3 - 2; 4 - 3; 5 - 4.

Превышение уровня контроля (кривая 1) кривой 2 после 4 сут наблюдения как раз и указывает на факт эндогенной гиперрадиоадаптации, разумеется, изученной в условиях ускоренного старения семян, обусловленного гипертермическим воздействием, параметры которого указаны в подписи к рис. 2. Следует также заметить, что семена (если судить по ростовым параметрам проростков) на определенной стадии экспозиции в гипертермических условиях, переходят в состояние повышенной жизнеспособности, которое следует рассматривать как состояние спонтанной ювенилизации семян в указанных условиях хранения.

Обратная адаптация. Представляет собой способность гиперадаптирующей дозы, которая в случае ординарной гиперадаптации применяется до тестирующего воздействия, уменьшать эффект тестирующей дозы в ситуации, когда гиперадаптирующая доза применяется после тестирующего влияния. Фактически, если в случае ординарной адаптации адаптирующее воздействие выступает в роли профилактического (тренирующего, закаливающего) влияния, то в случае обратной адаптации сравнительно небольшая доза воздействия оказывает терапевтическое (в частном случае, радиотерапевтическое) воздействие. В основе механизма обратной адаптации, вероятно, лежит способность терапевтических влияний обеспечивать восстановление (репарацию) скрытых повреждений, индуцированных или стимулированных стрессирующими воздействиями. Факт существования обратной адаптации указывает на принципиальную незначимость порядка действующих факторов, по крайней мере, в ситуации, когда их влияние максимально сближено во времени. На рис. 3 приведены результаты изучения этого типа адаптации. Методика проведения опытов аналогична вышеописанной.

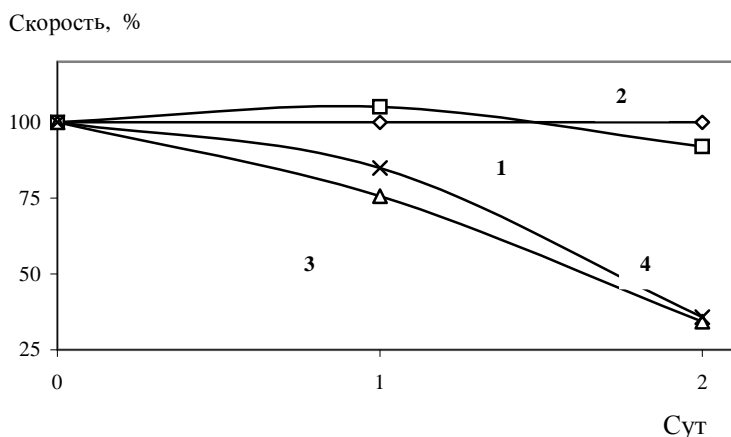


Рис. 3. Динамика влияния острого гамма-облучения на скорость роста первичного корня ослинника двулетнего при разных схемах облучения: 1 – необлученный контроль; 2 – проростки, облученные в дозе 1 Гр; 3 – проростки, облученные в дозе 15 Гр; 4 – проростки, облученные в дозе 15 Гр и спустя 2 ч дополнительно в дозе 1 Гр.

Видно (кривая 4), что дополнительное после основного облучение оказывает некоторый радиозащитный эффект.

Абортивная адаптация. Этот тип адаптации представляет собой своеобразную попытку биологического объекта после стрессирующего влияния к восстановлению как минимум исходной устойчивости (адаптированности). Поскольку реакция биологического объекта на какое-либо влияние стрессора носит динамический и, что особенно важно, ритмический характер, то при определенных дозах стрессора на фоне стойкой или усиливающейся гипoadaptированности наблюдается временное повышение уровня приспособленности, которое не достигает исходного ее уровня. Подтверждение данному положению видим на рис. 4. Видно, что примерно между 11 и 13 сут гипертермической обработки семян происходит некоторое повышение параметров жизнеспособности семян, которые, впрочем, не достигают даже исходного уровня.

Следует заметить, что предположение о существовании абортивного типа адаптации основывается, в свою очередь, на предположении о прямой связи уровня адаптированности с

параметрами фаз переходного процесса, индуцированного экзогенным или эндогенным фактором.



Рис. 4. Влияние гипертермической обработки семян гороха сорта Комет при 62 °С на длину главного корня 3-суточных проростков: 1 – средняя длина по всем проросшим семенам; 2 – средняя длина по всем проращиваемым семенам.

Кроме перечисленных типов адаптации, следует выделить еще два типа адаптации – активную и пассивную, каждая из которых представлена всеми рассмотренными типами адаптации. Они различаются между собой по задействованию энергозависимых механизмов (активная адаптация) или энергонезависимых механизмов. В последнем случае преимущественно имеет место "использование" биологическим объектом фактора времени.

Таким образом, в качестве основного вывода следует констатировать факт существования значительного разнообразия типов адаптивных реакций и вообще радиоадаптивных в частности, которые, в свою очередь, отражают многообразие многоуровневых механизмов реагирования биологических объектов на стрессирующие влияния экзогенной и/или эндогенной природы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Костюк А.Н., Михеев А.Н. Проблема фенотипического стресса и адаптации у растений // Физиол. и биохим. культ. раст. – 1997. – Т. 29, № 2. – С. 81 – 92.
2. Михеев А.Н., Гуца Н.И., Малиновский Ю.Ю., Гродзинский Д.М. Роль пролиферативной активности меристематических клеток в обеспечении радиоадаптивного ответа растений // Доп. НАНУ. – 1998. – № 10. – С. 174 – 177.
3. Михеев А.Н. Механизмы формирования фенотипической адаптации растений // Междунар. конф. «Физиология растений – наука III тысячелетия», Москва, 4 – 9 окт. 1999, т. I, с. 419 – 420.
4. Михеев О.М., Гуца М.И., Шилина Ю.В. Дослідження структури гіпо- і гіперкомпенсаторних фаз відповіді рослинних об'єктів на дію гамма-випромінювання з метою виявлення їх зв'язку зі станом радіоадаптованості // Вісн. Київ. ун-ту. Біологія. – 2000. – Вип. 32. – С. 47 – 11.
5. Mikheyev A. Phylogenetic stress. // Int. conf. "Modern problems of radiobiology, radioecology and evolution", dedicated to centenary of N.W. Timofeeff-Ressovsky, Sept. 6 – 9, 2000, Dubna, p. 130 – 131.
6. Mikheyev O., Guscha M., Shilina Y. Analysis of the hypo- and hypercompensatory phases of plant reaction on gamma-irradiation in the relations with radioadaptation response // 12th Congress of the FESP (21 - 25 Aug. 2000, Budapest): Abst. - 2000. – P. 19 - 128.
7. Михеев О.Н., Гуца М.И., Шилина Ю.В. Эндогенні та екзогенні фактори реалізації фенотипічного адаптаційного потенціалу рослин (теоретичні та експериментальні аспекти) // Фізіологія рослин в Україні на межі тисячоліть. Т. 2. – К., 2002. – С. 82 – 87.

8. *Міхеев О.Н., Гуца М.І., Шиліна Ю.В.* Зв'язок гіпо- і гіперкомпенсаторних фаз відповіді рослин на дію гамма-випромінювання зі станом радіоадаптованості // *Фізіол. і біохім. культ. раст.* – 2002. – Т. 34, № 2. – С. 127 – 131.
9. *Міхеев О.Н., Гуца М.І., Шиліна Ю.В.* Клітинні механізми радіозахисної дії іонів кадмію на проростки гороху // *Цитологія і генетика.* – 2002. – Т. 37, № 4. – С. 26 - 32.
10. *Міхеев А.Н., Гуца Н.И., Шиліна Ю.В.* Состояние радиоадаптированности на разных стадиях индуцированного острым γ -облучением переходного процесса у бактерий *Escherichia coli* JM 101 // *Радиационная биология. Радиозкология.* – 2004. – Т. 44, № 3. – С. 324 – 327.

Поступила в редакцію 06.12.04,
после доработки – 21.02.05.

28 КЛАСИФІКАЦІЯ РАДІОБІОЛОГІЧНИХ АДАПТАЦІЙ

О. М. Міхеєв

Пропонується принципово нова класифікація адаптивних реакцій біологічних об'єктів, зокрема вважається за доцільне розрізняти адаптивні, гіпер- та гіпоадаптивні відповіді біосистем на вплив стресорів різної природи. Вказується на існування інших поряд з ординарною адаптацією її форм – ендогенної, оберненої та абортивної адаптації.

28 CLASSIFICATION OF RADIOBIOLOGICAL ADAPTATIONS

A. N. Mikheyev

In paper the new definition of adaptive reactions of biological objects is given essentially, in particular, it is offered to distinguish adaptive, hiper- and gipoadaptive answers of biosystems to influence of stressors. It is underlined existence others alongside with ordinary adaptation of its (her) forms - endogenic, opposite and abortive adaptations.