

УДК: 575.21:57.042

Особенности адаптивного ответа на кратковременное воздействие крайневисокочастотного облучения линий *Drosophila melanogaster*, несущих мутацию *black*

О.В.Горенская¹, Ю.Г.Шкорбатов¹, А.Б.Гаврилов²

¹Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

²Метрологический центр военных эталонов ВС Украины (Харьков, Украина)
 olgavg@bk.ru

В работе изучалось влияние крайневисокочастотного (КВЧ) излучения на проявление некоторых адаптивно важных признаков у дрозофилы. Использовалась линия дикого типа *Canton-S* (C-S), мутантные линии *black* (*b*) и *black_{Canton-S}* (*bc-s*). Внешнему воздействию с частотой 37,7 ГГц, мощностью 10 мкВт и 100 мкВт подвергались мухи в период раннего эмбриогенеза. Результаты работы показали, что кратковременное воздействие микроволнового излучения увеличивает продолжительность предимагинального развития и снижает устойчивость имаго к голоданию. При этом доля особей, погибших на стадии куколки, достоверно не отличалась от уровня контроля во всех вариантах эксперимента. Скорость предимагинального развития зависит в большей степени от внешнего воздействия ($h^2_{\text{♀}}=13,86\%$, $h^2_{\text{♂}}=18,48\%$). Основным фактором, определяющим продолжительность жизни при голодании особей, подвергшихся воздействию КВЧ на стадии яйца, является генотип ($h^2_{\text{♀}}=43,42\%$, $h^2_{\text{♂}}=59,52\%$).

Ключевые слова: КВЧ, дрозофила, предимагинальное развитие, длительность жизни при голодании.

Особенності адаптивної відповіді на короткочасний вплив надвисокочастотного випромінювання ліній *Drosophila melanogaster*, що несуть мутацію *black*

О.В.Горенська, Ю.Г.Шкорбатов, А.Б.Гаврилов

У роботі вивчався вплив надвисокочастотного (НВЧ) випромінювання на прояв деяких адаптивно важливих ознак у дрозофіли. Використовувалася лінія дикого типу *Canton-S*, мутантні лінії *black* і *black_{Canton-S}*. Зовнішньому впливу з частотою 37,7 ГГц, потужністю 10 мкВт і 100 мкВт піддавалися мухи в період раннього ембріогенезу. Результати роботи показали, що короткочасний вплив мікрохвильового випромінювання збільшує тривалість передімагінального розвитку і знижує стійкість имаго до голодування. При цьому частка особин, які загинули на стадії лялечки, вірогідно не відрізнялися від рівня контролю у всіх варіантах експерименту. Швидкість передімагінального розвитку залежить більшою мірою від зовнішнього впливу ($h^2_{\text{♀}}=13,86\%$, $h^2_{\text{♂}}=18,48\%$). Основним фактором, що визначає тривалість життя при голодуванні особин, які зазнали впливу НВЧ на стадії яйця, є генотип ($h^2_{\text{♀}}=43,42\%$, $h^2_{\text{♂}}=59,52\%$).

Ключові слова: НВЧ, дрозофіла, передімагінальний розвиток, тривалість життя при голодуванні.

Features of the adaptive response to the short-term influence of microwave radiation in *Drosophila melanogaster* stocks with *black* mutation

O.V.Gorenskaya, Y.G.Shckorbatov, A.B.Gavrilov

The influence of extremely high frequency (EHF) radiation with wave frequency 37.7 GHz, power density 10 μ W and 100 μ W on formation of *Drosophila melanogaster* some important adaptive traits has been studied. We used wild type stock *Canton-S*, *black* and *black_{Canton-S}* mutant stocks. It has been shown that short-term exposure of *Drosophila* eggs to the microwave radiation increases the duration of preimaginal stage and reduces the resistance of adults to starvation. The part of larvae died at the pupal stage do not significantly differ from the control level in all experimental variants. The preimaginal development rate depends largely on external influence ($h^2_{\text{♀}}=13,86\%$, $h^2_{\text{♂}}=18,48\%$). The main factor determining the lifespan of flies under starvation after the action of microwaves is genotype ($h^2_{\text{♀}}=43,42\%$, $h^2_{\text{♂}}=59,52\%$).

Key words: EHF, *Drosophila*, preimaginal development, life span during starvation.

Введение

Крайневысокочастотное (КВЧ) излучение – разновидность электромагнитного излучения (ЭМИ), которое включает в себя Ка-диапазон, используемый, в основном, для спутниковой радиосвязи и радиолокации. Этот диапазон простирается от 26,5 до 40 ГГц. Спутники Ка-диапазона идеально подходят для обеспечения доступа в сеть Интернет и открывают новые возможности для развития отрасли спутниковых коммуникаций. В ближайшем будущем планируется более широкое внедрение Ка-диапазона на мобильных платформах, таких как поезда, самолеты и автобусы, транспорт служб экстренного реагирования и вооруженные силы (Рытенкова, 2015). Как очевидное следствие – усиление электромагнитного поля (ЭМП) антропогенного происхождения. Это искусственно созданное ЭМП является новым, не достаточно изученным фактором окружающей среды (Коршунов и др., 2004). В частности, интерес представляет адаптивный ответ на внешнесредовой стрессовый фактор в зависимости от генотипа особей (Шкорбатов, Шахбазов, 2000).

В качестве модели для проведения исследований выбрана плодовая муха *Drosophila melanogaster*. Одна из важных характеристик этого объекта – фенотипическое проявление мутаций, блокирующих основные метаболические пути. Использование дрозофилы оказалось плодотворным при исследовании механизмов влияния на комплекс адаптивно важных признаков различных стрессовых воздействий, таких как экстремальные температуры, ионизирующая радиация, световой режим, окислительный стресс, химические факторы, голодание и др. (Волкова и др., 2013; Горенская, Бугорская, 2008; Навроцкая, 2006). Адаптивный ответ на внешнее воздействие может осуществляться на клеточном уровне и на уровне целого организма *Drosophila melanogaster*. Изменяются такие интегральные количественные показатели, как продолжительность предимагинальной и имагинальной стадий онтогенеза, плодовитости, жизнеспособности и др. Они, в свою очередь, определяются клеточными механизмами стрессоустойчивости, такими как репарация ДНК, контроль клеточного цикла, обезвреживание свободных радикалов и ответ на тепловой шок (Москалев, 2008).

Изменение характера проявлений адаптивно важных признаков у дрозофилы после воздействия микроволн показано многими авторами, но результаты значительно различаются, в зависимости от используемого диапазона длин волн, интенсивности и длительности облучения, фазы развития дрозофилы, на которой проводили облучение, а также других условий эксперимента.

В работе (Panagoroulos, Karabarounis, 2004) показан эффект от действия электромагнитного излучения мобильного телефона на частоте 900 МГц (мухи облучались в ближней зоне телефонной антенны мобильного телефона по 6 минут в день в течение первых 2–5 дней их жизни). Показано, что электромагнитное излучение, модулированное человеческим голосом (телефон в режиме разговора), снижает репродуктивную способность дрозофилы на 50–60 %, в то время как поле, не модулируемое разговором (режим молчания телефона) снижает репродуктивную способность на 15–20 % (Panagoroulos, Karabarounis, 2004). В последующем исследовании тех же авторов показано, что прерывистое воздействие уменьшает репродуктивный потенциал, изменяет актиновый цитоскелет яйцевых камер и вызывает фрагментацию ДНК в клетках. Прерывистые воздействия с 10-минутными интервалами между сеансами облучения оказалось почти столь же эффективным, как длительное воздействие той же общей продолжительности, в то время как более длительные интервалы между экспозициями дают организму время, необходимое для восстановления, чтобы частично преодолеть указанные выше эффекты воздействия GSM (Chavdoula et al., 2010).

При исследовании влияния на плодовитость дрозофилы постоянного излучения мобильного телефона (900/1,900 МГц; SAR=1,4 Вт/кг) в течение 10 дней, от момента откладки яиц до окукливания, было показано увеличение плодовитости дрозофилы по показателю количества потомков и повышение концентрации важных регуляторных белков: hsp70 и SRE, фосфорилирование и увеличение связывания с ДНК транскрипционного фактора ELK-1 (Weisbrot et al., 2003). Интересно, что в нашей работе также было показано увеличение жизнеспособности мух линий *Canton-S*, *black* и *black_{Canton-S}*, которое определялось по показателю реальной плодовитости по сравнению с контролем у мух, развившихся из яиц, облученных микроволнами, $p < 0,01$ (частота – 37,7 ГГц, плотность потока энергии в точке размещения объекта – 10 мкВт/см² и 100 мкВт/см², время облучения – 10 секунд (Горенская и др., 2010а, б).

В наших предыдущих работах было показано снижение доли имаго, развившихся из яиц, подвергнутых облучению микроволнами с частотой 42,25 ГГц при плотности потока мощности излучения 0,2 мВт/см², в течение 10 минут, по сравнению с контролем. Негативный эффект на

плодовитість мух оказывало излучение с различной эллиптической поляризацией. При сравнении линейно поляризованного, правополяризованного и левополяризованного излучений одинаковой мощности показано, что наибольший эффект оказывало левополяризованное излучение (Shckorbatov et al., 2004). Основываясь на данных об усилении эффекта трансинактивации гена *brown^D*, авторы предположили, что наблюдаемый эффект является проявлением повышения степени конъюгации хромосом в интерфазном ядре. Напротив, действие излучения с правой круговой поляризацией связано с уменьшением эффекта трансинактивации, что, в свою очередь, связано с уменьшением степени конъюгации гомологичных хромосом в интерфазном ядре (Shckorbatov et al., 2003). Электромагнитные поля низкой интенсивности вызывали повышение частоты доминантных летальных мутаций в трех поколениях дрозофилы. Наибольшее увеличение частоты доминантных летальных мутаций наблюдали при действии линейнополяризованного электромагнитного поля (Пасюга и др., 2007).

Также изучали воздействие электромагнитного поля на размеры пуфов политенных хромосом слюнных желез дрозофилы, жизнеспособность и плодовитость дрозофил линии дикого типа *Canton-S*. Электромагнитные характеристики поля, используемого в эксперименте: частота – 36,64 ГГц, плотность мощности на поверхности облучаемого объекта – 0,4 Вт/м², время экспозиции – 10 секунд. Облучение проводили на стадии яйца. У личинок, которые развились из облученных яиц, тестируемые экдизонзависимые пуфы (71CE, 82EF и 83E) имели значительно меньшие размеры, чем в контроле. При этом жизнеспособность дрозофилы, которую оценивали по количеству взрослых мух, развившихся из облученных яиц, уменьшилась, а частота доминантных летальных мутаций увеличилась (Shakina et al., 2011).

В работе (Atli, Unlu, 2007) было исследовано влияние микроволн на плодовитость дрозофилы. Самки линии *Oregon* были подвергнуты облучению с частотой 10 ГГц в двух вариантах – непрерывному облучению в течение 3, 4 и 5 ч, а также прерывистому облучению – 3 ч экспозиции и еще 3 ч, с 30 мин интервалом в экспозиции. В группах, облучаемых в течение 4 и 5 ч, было обнаружено статистически значимое снижение средней плодовитости по сравнению с контролем. Отмечено снижение плодовитости в группах мух, облучаемых постоянно 3 часа и прерывистым облучением 3 + 3 ч, но это снижение не было статистически значимым (Atli, Unlu, 2007). Воздействие микроволн в данном режиме вызывает задержку развития дрозофилы (Atli, Unlu, 2006). Продлить срок жизни самок дрозофилы может и облучение микроволнами в разных режимах: 5 ч непрерывного облучения и в режиме 3 + 3 ч с получасовым перерывом (характеристики излучения те же, что и в предыдущих двух работах). Частота рецессивных летальных мутаций у потомков мух после облучения не отличалась от контроля (Memmi, Ünlü, 2007).

Использование в качестве источника облучения FM-радио, телевизионных станций, GSM и UMTS телефонов/базовых станций, сетей Wi-Fi, DECT телефонов, даже при очень низких уровнях интенсивности, значительно ниже рекомендуемых Международной комиссией по защите от неионизирующего излучения (МКЗНИ, ICNIRP), приводило к статистически значимому снижению плодовитости и индукции апоптоза клеток фолликулов дрозофилы (Margaritis et al., 2014; Sagioglou et al., 2016). Margaritis et al. (2014) полагают, что оогенез дрозофилы можно использовать как биомаркер при изучении биологического действия ЭМП. Таким образом, работы многих авторов демонстрируют многообразие генетических эффектов последствия низкоинтенсивного электромагнитного излучения, зачастую противоречивых, что не достаточно для понимания механизмов процесса. И особенный интерес представляют вопросы формирования адаптивного ответа организмов при кратковременном воздействии крайневысокочастотного излучения в зависимости от генотипа.

Целью данной работы было изучение влияния малых доз ЭМИ КВЧ на длительность предимагинального развития и устойчивость к голоданию *Drosophila melanogaster* в зависимости от генотипа.

Методика

В работе использовалась неселектированная линия дикого типа *Canton-S*, мутантная линия *black* (2–48.5, положение на цитологической карте 34E5–35D1) и линия с замещенным генотипом *black^{Canton-S}* (мутация *black* перенесена на генетический фон линии дикого типа *Canton-S* путем возвратных насыщающих скрещиваний *Drosophila melanogaster*) (Воробьева, Калабухова, 2001). Линии взяты из коллекции кафедры генетики и цитологии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина, которая является Национальным достоянием Украины.

Мух выращивали на стандартной сахарно-дрожжевой среде при температуре $23 \pm 0,5^\circ\text{C}$. В качестве объекта воздействия использовали 2-часовые синхронизированные кладки яиц от четырехдневных имаго. Для получения синхронизированных кладок виргинных самок содержали в течение трех дней на стандартной среде, а затем скрещивали в течение суток с трехдневными самцами и помещали в пробирки на два часа.

Для получения электромагнитного излучения с заданными характеристиками использовали генератор высокочастотный Г4-156 и измерительные антенны типа П6-10А и П6-11А. Заданная частота ЭМ колебаний – 37,7 ГГц. В опыте 1 мощность излучения в точке размещения объекта (синхронизированные кладки яиц) составляла 10 мкВт, время воздействия 1 минута. Характеристика внешнего воздействия в опыте 2 – 10 мкВт, экспозиция 5 минут и в опыте 3 – 100 мкВт, экспозиция 1 минута. Мощность излучения, подводимая к объекту, измерялась ваттметром М1-25 (Илларионов, 1998).

Длительность предимагинального развития учитывали в часах от момента начала яйцекладки до выхода имаго. В качестве контроля использовали синхронизированные кладки, полученные от мух линий *C-S*, *b*, *b_{C-S}*, которые развивались на стандартной среде, без внешнего воздействия.

Продолжительность жизни мух при голодании определяли, помещая их в пробирки без корма, отдельно самок и самцов. В условиях голодания мухи контактировали с влажной средой. Учет выживших мух проводили отдельно для самок и самцов каждые два часа до полной гибели всех особей.

Рассчитывалась ошибка среднего значения по методу стандартного отклонения. Достоверность различий, контрольной и опытной группы оценивалась при помощи *t*-критерия Стьюдента для нормального распределения. Оценку достоверности и силы влияния внешнего и генетического фактора на изучаемые показатели проводили при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (по методу Снедекора) (Лакин, 1990).

Результаты и обсуждение

Одной из компонент адаптивной ценности у дрозофилы является скорость предимагинального онтогенеза. Этот показатель обусловлен генетическими факторами у особей с определенным генотипом при определенных условиях среды. Среди таких факторов следует отметить гены, а также локусы количественных признаков, представляющие собой полиморфные гены. Изменения в длительности предимагинального развития при действии малых доз КВЧ облучения в зависимости от генотипа показаны на рис. 1.

Длительность предимагинального развития возрастает в опыте 1 от 4,7 до 9,5 ч и в опыте 2 на 12,65 ч и 3,45 ч (линии *C-S* и *b_{C-S}* соответственно) по сравнению с контролем. Эти данные хорошо согласуются с данными работы (Atli, Unlu, 2006), хотя в указанной работе облучению подвергались не яйца, а личинки мух. Увеличение дозы действующего фактора до 100 мкВт (опыт 3) приводит к сокращению продолжительности развития до стадии куколки в среднем на 44,5 ч. Наиболее чувствительной оказалась линия *black*, где изучаемый показатель снизился на 51 час. Двухфакторный дисперсионный анализ показал зависимость длительности предимагинального развития как от генотипа, $F_{\text{♀}}=18,10$, $F_{\text{♂}}=7,82$, и от длительности воздействия изучаемого физического фактора, $F_{\text{♀}}=78,05$, $F_{\text{♂}}=39,53$, так и от сочетанного действия обоих факторов, $F_{\text{♀}}=9,62$, $F_{\text{♂}}=5,37$ (для самок и самцов соответственно). При этом сила влияния генотипа составила 2,45% и 3,27%, внешнего воздействия – 13,86% и 18,48%, сочетанного действия обоих изучаемых факторов – 4,72% и 6,29% (для самок и самцов соответственно).

Поскольку наиболее контрастные результаты в длительности предимагинального развития оказались в опытах 1 и 3, продолжительность жизни при голодании была изучена у линий дрозофилы при этих характеристиках внешнего воздействия. Результаты работы по изучению показателя продолжительности жизни при голодании при действии малых доз КВЧ излучения у дрозофилы в зависимости от генотипа показаны на рис. 2.

Наиболее чувствительными к действию внешнего фактора оказались самцы мутантной линии и линии с замещенным генотипом. Двухфакторный дисперсионный анализ показал зависимость продолжительности жизни при голодании как от генотипа, $F_{\text{♀}}=131,06$, $F_{\text{♂}}=83,64$ и от длительности воздействия изучаемого физического фактора, $F_{\text{♀}}=15,16$, $F_{\text{♂}}=6,03$, так и от сочетанного действия обоих факторов, $F_{\text{♀}}=3,77$, $F_{\text{♂}}=3,06$. При этом сила влияния генотипа составила 43,42% и 59,52%,

действия ЭМИ – 4,70% и 3,62%, сочетанного действия обоих изучаемых факторов – 3,68% и 4,46% (для самок и самцов соответственно).

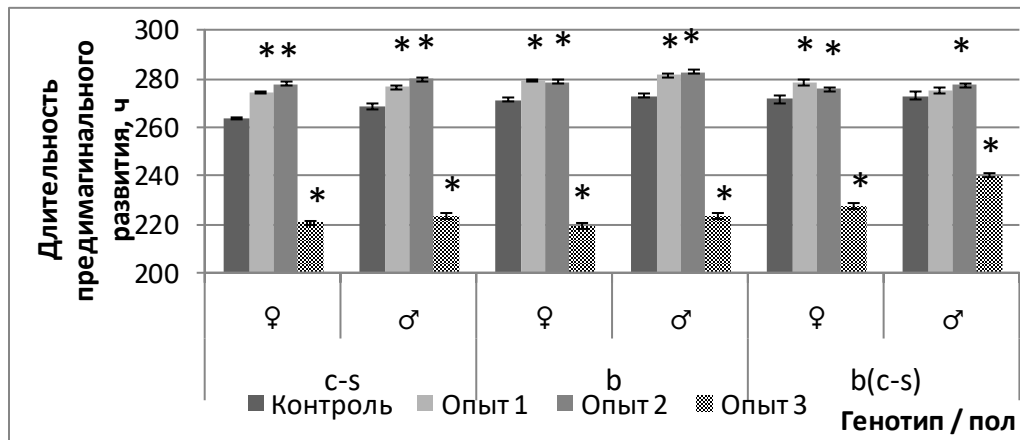


Рис. 1. Изменение длительности предимагинального развития у дрозофилы при воздействии малых доз КВЧ излучения

* Достоверность отличий от контроля $p < 0,05$.

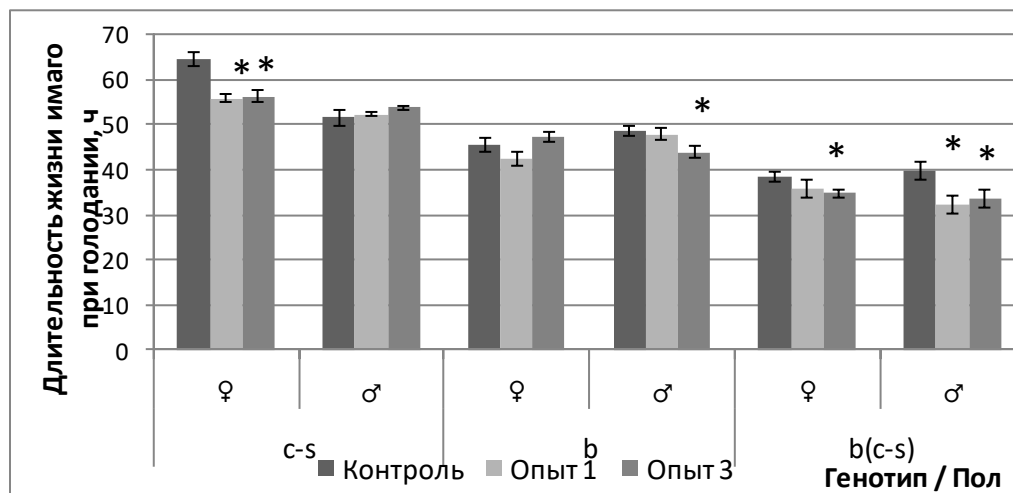


Рис. 2. Изменение продолжительности жизни при голодании при действии малых доз КВЧ излучения у дрозофилы в зависимости от генотипа

* Достоверность отличий от контроля $p < 0,05$.

Механизм действия микроволнового излучения связан, в частности, с изменением структуры хроматина, а именно с повышением уровня гетерохроматинизации (Shckorbatov et al., 2009).

Ранее нами показано, что длительность предимагинального развития дрозофилы может регулироваться кратковременными воздействиями КВЧ и зависит от стадии развития особи, на которой прошло воздействие, и от генотипа (Горенская и др., 2010b). Действие ЭМП КВЧ с частотой 37,7 ГГц приводит к увеличению реальной плодовитости у линий *Canton-S* и *black* по сравнению с контролем. Жизнеспособность возрастает у имаго линии с замещенным генотипом *blackCanton-S* (Горенская и др., 2010b). Таким образом, нашими исследованиями показано, что кратковременное (на протяжении одной минуты) действие ЭМИ КВЧ с частотой 37,7 ГГц на стадии яйца увеличивает длительность предимагинального развития дрозофилы, приводит к возрастанию количества потомков от одной пары особей и снижению устойчивости имаго к голоданию. При этом доля особей, погибших

на стадии куколки, достоверно не отличалась от уровня контроля во всех вариантах эксперимента (табл. 1).

Таблица 1.
Доля особей, погибших на стадии куколки у дрозофилы при действии ЭМИ КВЧ, %

Вариант эксперимента	Генотип		
	<i>Canton-S</i>	<i>black</i>	<i>black_{Canton-S}</i>
Контроль	9,3 ± 2,1	5,4 ± 1,1	18,0 ± 3,7
Опыт 1	8,9 ± 1,4	5,7 ± 1,1	13,4 ± 2,1
Опыт 3	10,6 ± 1,8	5,6 ± 0,9	10,7 ± 2,6

Чрезмерное снижение потребления пищи (голодание) укорачивает жизнь в первую очередь за счет окислительного стресса и дефектов репарации ДНК, однако присутствие в геноме дрозофил дополнительных активных копий генов репарации ухудшает стрессоустойчивость особей к голоданию (Шилова и др., 2014). Умеренное ограничение диеты, напротив, увеличивает продолжительность жизни у многих видов организмов (Partridge et al., 2005). По-видимому, нервная система животных, воспринимая извне сигнал о недостатке пищи, запускает адапционную программу стресс-ответа, приводящую к повышению экономичности метаболизма и стрессоустойчивости, что обуславливает долгожительство (Москалев, 2008) и сокращает расходы энергии на репродукцию (Новосельцев, Новосельцева, 2011; Partridge et al., 2005).

В нашей работе показан половой диморфизм по признаку продолжительности жизни при голодании у линии дикого типа. Это явление было ранее обнаружено у разных видов мух рода *Drosophila* (Service et al., 1985). В условиях голодания выживаемость имаго *Drosophila* зависит от количества углеводов и жиров в составе их тканей (Москалев, 2008). При этом самцы способны использовать имеющиеся энергетические запасы более эффективно, чем самки, так как отношение длительности жизни при голодании (часы) к массе липидов в тканях тела (мг) у них выше, чем у самок.

При мутации *black* в организме дрозофилы не синтезируется бета-аланин, хотя его усвоение возможно. Действие карнозина (бета-аланил-L-гистидина) и его аналогов увеличивает длительность жизни самцов *Drosophila melanogaster* (Stvolinsky et al., 2010). Авторы предполагают, что наблюдаемый эффект карнозина отражает его защитное действие на организм в условиях накопления с возрастом свободнорадикальных соединений. В наших экспериментах линии, несущие мутацию *black*, характеризовались пониженной устойчивостью к голоданию и в контроле, и при действии ЭМИ, что, возможно, связано со сниженным уровнем бета-аланина.

Длительность личиночного развития насекомых зависит от баланса в гемолимфе основных гормонов развития, которые являются одновременно и важнейшими звеньями эволюционно консервативного механизма стресс-реакции (Раушенбах и др., 2005). Биогенные амины (дофамин, октопамин), ювенильный гормон и экдистероиды контролируют центральное звено неспецифической адаптивной гормональной реакции, аналогичной стрессу у млекопитающих. У имаго устойчивость к голоданию, как один из компонентов механизма выживания, в значительной степени контролируется инсулиновой системой регуляции (Москалев, 2008). Потребление мухами дрожжей вызывает выработку инсулиноподобных пептидов нейросекреторными клетками мозга, а эти пептиды необходимы для синтеза вторичных гормонов (ювенильного и экдистероидов). Эти гормоны, наряду с дофамином и октопамином, контролируя энергетический метаболизм насекомых, играют роль в адаптации индивидуумов к неблагоприятным условиям (Москалев, 2008). Взрослые мухи, питающиеся только водой, вырабатывают меньше экдистероидов. У *Drosophila melanogaster* стимулирующей гормональный синтез пищей являются дрожжи.

Действительно, потребление дрожжей именно взрослыми мухами (не личинками) стимулирует синтез ювенильного гормона. Взрослые мухи, питающиеся только сахаром и водой, вырабатывают меньше экдистероидов, а потребление дрожжей самками, перенесшими голодание в течение суток, приводит к усилению выработки экдистероидов их яичниками (Tu et al., 2006).

Удаление медианных нейросекреторных клеток в мозгу дрозофилы, синтезирующих инсулиноподобные пептиды, приводит к увеличению медианной и максимальной продолжительности жизни и устойчивости к оксидативному стрессу и голоданию. Одновременно наблюдается повышение

голодного уровня глюкозы в гемолимфе взрослых животных, наподобие того, как это происходит при диабете у млекопитающих. Такие животные характеризуются повышенным накоплением липидов и углеводов, сниженной плодовитостью и пониженной переносимостью жары и холода (Broughton et al., 2005). В наших экспериментах кратковременное воздействие ЭМИ КВЧ снижает устойчивость к голоданию и, как показано ранее, увеличивает плодовитость и жизнеспособность особей. Можно предположить, что внешнее воздействие нарушает выработку инсулиноподобных пептидов, что влечет за собой нарушение баланса вторичных гормонов, и, как следствие, адаптация организмов к голоданию не столь успешна, как в контроле. Кроме того, как следует из полученных нами результатов, процесс адаптации к неблагоприятным факторам внешней среды затруднен при отсутствии в организме бета-аланина.

Полученные в работе результаты могут быть объяснены и изменением в активности гена *p53* под влиянием малых доз крайневисокочастотного излучения. Этот белок у дрозофилы контролирует в основном стресс-индуцированный апоптоз, и снижение его активности может продлевать жизнь путем снижения апоптоза незамещаемых постмитотических клеток (Bauer et al., 2005). Предположительно, *p53* является компонентом механизма влияния ограничения калорийности на долгожительность (Bauer et al., 2005). У личинок дрозофилы, подвергшиеся радиации, экспрессия доминантно-негативных, не способных связываться с ДНК вариантов *p53* в нейронах взрослых особей дрозофил приводит к увеличению медианной и максимальной продолжительности жизни, но устойчивость к голоданию у таких мух не отличалась от контроля (Москалев, 2008). Одним из ответов на пищевой стресс (голодание) является ухудшение биогенеза рибосом нейросекреторных клеток, синтезирующих инсулиноподобные пептиды. Этот процесс контролируется *p53* и киназой *ERK7*, и приводит, в частности, к увеличению длительности личиночной стадии (Nasygar, Nietakangas, 2014).

Как показано, многочисленные биологические эффекты, связанные с воздействиями ЭМИ на живые организмы, наблюдается вблизи частоты 40 ГГц, что совпадает с резонансной частотой третичной структуры ДНК-спирали (Сапрыка и др., 2014). Предполагается, что поскольку ДНК прикрепляются к мембранам, последние могут служить антеннами, с помощью которых осуществляется возбуждение колебаний в ДНК. Наблюдаемые эффективные частоты совпадают с предсказанными резонансными частотами колебаний клеточных мембран (Бецкий и др., 1988). Вопрос о генетическом значении ядерных потенциалов обсуждался и ранее. В.Г.Шахбазов в своей гипотезе ядрона – ядерного генератора генетических и метаболических функций клетки – изложил представления о своеобразной объемной поляризации нативных структур ДНК и о их функционировании как микроскопических осцилляторов, порождающих электромагнитные и акустические волны в клетке (Шахбазов, 1966).

Выводы

Результаты работы показали, что воздействие кратковременного микроволнового излучения с частотой 37,7 ГГц на стадии яйца у дрозофилы при поверхностной плотности мощности излучения 10 мкВт увеличивает длительность предимагинального развития и снижает устойчивость имаго к голоданию. При воздействии КВЧ излучения при поверхностной плотности мощности излучения 100 мкВт уменьшается длительность предимагинального развития и снижается устойчивость имаго к голоданию. При этом процент особей, погибших на стадии куколки, достоверно не отличался от уровня контроля во всех вариантах эксперимента. Скорость предимагинального развития зависит в большей степени от внешнего воздействия. Основным фактором, определяющим длительность жизни при голодании после действия ЭМИ КВЧ, является генотип.

Список литературы

- Бецкий О.В., Голант М.Б., Девятков Н.Д. Миллиметровые волны в биологии. – М.: Знание, 1988. – 64с. /Betskiy O.V., Golant M.B., Devyatkov N.D. Millimetrovyye volny v biologii. – M.: Znaniye, 1988. – 64s./
- Волкова Н.Е., Филипоненко Н.С., Красовская В.В. и др. Влияние фолиевой кислоты и метионина на приспособленность *Drosophila melanogaster* // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2013. – Вип.17, №1056. – С. 69–83. /Volkova N.Ye., Filiponenko N.S., Krasovskaya V.V. i dr. Vliyanie foliyevoy kisloty i metionina na prispособlennost' *Drosophila melanogaster* // Visnyk Kharkivsk'ogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2013. – Vyp.17, №1056. – S. 69–83./
- Воробьева Л.И., Калабухова Н.Н. Изучение взаимосвязи содержания меланина с адаптивными свойствами некоторых мутантных линий дрозофилы // Биологический вестник. – 2001. – № 1–2. – С. 139–142. /Vorob'yeva L.I., Kalabukhova N.N. Izucheniye vzaimosvyazi soderzhaniya melanina s adaptivnymi svoystvami nekotorykh mutantnykh liniy drozofily // Biologicheskiy vestnik. – 2001. – № 1–2. – S. 139–142./

- Горенская О.В., Бугорская Н.В. Влияние кофеина на некоторые адаптивно важные признаки у *Drosophila melanogaster* Meig. // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2008. – Вип.8 (828). – С. 30–34. /Gorenskaya O.V., Bugorskaya N.V. Vliyaniye kofeina na nekotoryye adaptivno vazhnyye priznaki u *Drosophila melanogaster* Meig. // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2008. – Vyp.8 (828). – S. 30–34./
- Горенская О.В., Гаврилов А.Б., Шкорбатов Ю.Г. и др. Влияние генотипа на приспособленность дрозофилы при воздействии малых доз сверхвысокочастотного электромагнитного излучения // Вісник проблем біології і медицини. – 2010а. – Вип.1. – С. 52–56. /Gorenskaya O.V., Gavrilov A.B., Shkorbatov Yu.G. i dr. Vliyaniye genotipa na prispособlennost' drozofily pri vozdeystvii malykh doz sverkhvysokochastotnogo elektromagnitnogo izlucheniya // Visnyk problem biologiyi i medytsyny. – 2010a. – Vyp.1. – S. 52–56./
- Горенская О.В., Повар М.В., Гаврилов А.Б. Анализ показателя длительности предимагинального развития у дрозофилы при воздействии малых доз сверхвысокочастотного электромагнитного излучения // VI Межд. науч. конф. «Факторы экспериментальной эволюции организмов». Зб. наук. праць. – 2010b. – Т.8. – С. 112–116. /Gorenskaya O.V., Povar M.V., Gavrilov A.B. Analiz pokazatelya dlitel'nosti predimaginal'nogo razvitiya u drozofily pri vozdeystvii malykh doz sverkhvysokochastotnogo elektromagnitnogo izlucheniya // VI Mezhd. nauch. konf. «Faktery eksperymental'noy evolyutsiyi organizmiv». Zb. Nauk. prats'. – 2010b. – T.8. – S. 112–116./
- Илларионов В.Е. Медицинские информационно-волновые технологии. – М.: ВЦ МК «Защита», 1998. – 52с. /Illarionov V.Ye. Meditsinskiye informatsionno-volnovyye tekhnologii. – M.: VTs MK «Zashchita», 1998. – 52s./
- Коршунов В.А., Воронов В.Л., Голуб Д.Н. Метод уменьшения погрешности измерений мощности СВЧ путем электрической подстройки КСВН измерительного преобразователя с помощью изменения сопротивления рабочего термистора // Информационно-измерительные и управляющие системы. – 2004. – №4. – С. 30–32. /Korshunov V.A., Voronov V.L., Golub D.N. Metod umen'sheniya pogreshnosti izmereniy moshchnosti SVCh putem elektricheskoy podstroyki KSVN izmeritel'nogo preobrazovatelya s pomoshch'yu izmeneniya soprotivleniya rabochego termistora // Informatsionno-izmeritel'nyye i upravlyayushchiye sistemy. – 2004. – №4. – S. 30–32./
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352с. /Lakin G.F. Biometriya. – M.: Vysshaya shkola, 1990. – 352s./
- Москалев А.А. Старение и гены. – СПб.: Наука, 2008. – 358с. /Moskalev A.A. Starenie i geny. – SPb.: Nauka, 2008. – 358s./
- Навроцкая В.В. Проявление количественных признаков *Drosophila melanogaster* в зависимости от воздействия света на разные стадии гаметогенеза особей родительского поколения // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія. – 2006. – Вип.3, №729. – С. 113–119. /Navrotskaya V.V. Proyavleniye kolichestvennykh priznakov *Drosophila melanogaster* v zavisimosti ot vozdeystviya sveta na raznyye stadii gametogeneza osobey roditel'skogo pokoleniya // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo universytetu imeni V.N.Karazina. Seriya: biologiya. – 2006. – Vyp.3, №729. – S. 113–119./
- Новосельцев В.Н., Новосельцева Ж.А. Ограничение питания и продолжительность жизни: управление и моделирование // Проблемы управления. – 2011. – №2. – С. 60–69. /Novosel'tsev V.N., Novosel'tseva Zh.A. Ogranicheniye pitaniya i prodolzhitel'nost' zhizni: upravleniye i modelirovaniye // Problemy upravleniya. – 2011. – №2. – S. 60–69./
- Пасюга В.Н., Грабина В.А., Быков В.Н. и др. Долговременные эффекты низкоинтенсивных электромагнитных полей на частоту мутаций у дрозофилы // 17th International Crimean Conference – Microwave & Telecommunication Technology. – 2007. – P. 783–784. /Pasyuga V.N., Grabina V.A., Bykov V.N. i dr. Dolgovremennyye efekty nizkointensivnykh elektromagnitnykh poley na chastotu mutatsiy u drozofily // 17th International Crimean Conference – Microwave & Telecommunication Technology. – 2007. – P. 783–784./
- Раушенбах И.Ю., Груntenко Н.Е., Карпова Е.К. 20-гидроксиэкдизон взаимодействует с ювенильным гормоном и дофамином в контроле плодовитости *Drosophila virilis* // ДАН. – 2005. – Т.400. – С. 847–849. /Raushebakh I.Yu., Gruntenko N.Ye., Karpova Ye.K. 20-gidroksiekdizon vzaimodeystvuyet s yuvenil'nym gormonom i dofaminom v kontrole plodovitosti *Drosophila virilis* // DAN. – 2005. – T.400. – S. 847–849./
- Рытенкова О. Развитие новых трендов в области фиксированной спутниковой связи // Технологии и средства связи. – 2015. – №3. – С. 56–62. /Rytenkova O. Razvitiye novykh trendov v oblasti fiksirovannoy sputnikovoy svyazi // Tekhnologii i sredstva svyazi. – 2015. – №3. – S. 56–62./
- Сапрыка А.В., Артюшенко А.В., Ляшенко Г.А. Методы выбора частоты КВЧ-облучения животных для микроволновой терапии // Вісник Харківського національного технічного університету сільського господарства імені Петра Василенка. – 2014. – Вип.153. – С. 173–174. /Sapryka A.V., Artyushenko A.V., Lyashenko G.A. Metody vybora chastoty KVCh-oblucheniya zhivotnykh dlya mikrovolnovoy terapii // Visnyk Kharkivs'kogo natsional'nogo tekhnichnogo universytetu sil's'kogo gospodarstva imeni Petra Vasylenka. – 2014. – Vyp.153. – S. 173–174./
- Шахбазов В.Г. Новая генетична гіпотеза на основі біофізичних дослідів // Організм як система. – К., 1966. – С. 98–106. /Shakhbazov V.G. Nova genetychna gipoteza na osnovi biofizychnykh doslidiv // Organizm yak systema. – K., 1966. – S. 98–106./
- Шилова Л.А., Плюснина Е.Н., Москалев А.А. Влияние кондиционной повсеместной сверхэкспрессии генов репарации ДНК на устойчивость особей *Drosophila melanogaster* к действию стресс-факторов различной природы (оксидативному стрессу, тепловому шоку, голоданию) // Известия Коми научного центра УРО РАН. – 2014. – №2 (18). – С. 41–45. /Shilova L.A., Plyusnina Ye.N., Moskalev A.A. Vliyaniye konditsionnoy

- povsemestnoy sverkhexpressii genov reparatsii DNK na ustoychivost' osobey *Drosophila melanogaster* k deystviyu stress-faktorov razlichnoy prirody (oksidativnomu stressu, teplovomu shoku, golodaniyu) // Izvestiya Komi nauchnogo tsentra URO RAN. – 2014. – №2 (18). – S. 41–45./
- Шкорбатов Ю.Г., Шахбазов В.Г. Влияние микроволнового облучения на биологические объекты // Радиопизика и электроника. – 2000. – Т.5, №1. – С. 179–185. /Shkorbatov Yu.G., Shakhbazov V.G. Vliyaniye mikrovolnovogo oblucheniya na biologicheskiye ob'yekty // Radiofizika i elektronika. – 2000. – Т.5, №1. – S. 179–185./
- Atli E., Unlu H. The effects of microwave frequency electromagnetic fields on the development of *Drosophila melanogaster* // Int. J. Radiat. Biol. – 2006. – Vol.82, №6. – P. 435–441.
- Atli E., Unlu H. The effects of microwave frequency electromagnetic fields on the fecundity of *Drosophila melanogaster* // Turk. J. Biol. – 2007. – Vol.31. – P. 1–5.
- Bauer J.H., Poon P.C., Glatt-Deeley H. et al. Neuronal expression of p53 dominant-negative proteins in adult *Drosophila melanogaster* extends life span // Current Biol. – 2005. – Vol.15. – P. 2063–2068.
- Broughton S.J., Piper M.D.W., Ikeya T. et al. Longer lifespan, altered metabolism, and stress resistance in *Drosophila* from ablation of cells making insulin-like ligands // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2005. – Vol.102, №8. – P. 3105–3110.
- Chavdoula E.D., Panagopoulos D.J., Margaritis L.H. Comparison of biological effects between continuous and intermittent exposure to GSM-900-MHz mobile phone radiation: Detection of apoptotic cell-death features // Mutation Research. – 2010. – Vol.700. – P. 51–61.
- Hasygar K., Hietakangas V. p53- and ERK7-dependent ribosome surveillance response regulates *Drosophila* insulin-like peptide secretion // PLOS Genetics. – 2014. – Vol.10, №11. – P. 1–12.
- Margaritis L.H., Manta A.K., Kokkiliaris K.D. et al. *Drosophila* oogenesis as a bio-marker responding to EMF sources // Electromagn. Biol. Med. – 2014. – Vol.33, №3. – P. 165–189.
- Memmi B.K., Ünlü H. The effects of short duration microwave exposure on the life span and the induction of sex-linked recessive lethal mutations in *Drosophila melanogaster* // Hacettepe J. Biol. & Chem. – 2007. – Vol.35, №3. – P. 173–179.
- Panagopoulos D. J., Karabarbounis A. Effect of GSM 900-MHz mobile phone radiation on the reproductive capacity of *Drosophila melanogaster* // Electromagnetic biology and medicine. – 2004. – Vol.23, №1. – P. 29–43.
- Partridge L., Gems D., Withers D.J. Sex and death: what is the connection? // Cell. – 2005. – Vol.120. – P. 461–472.
- Sagioglou N.E., Manta A.K., Giannarakis I.K. et al. Apoptotic cell death during *Drosophila* oogenesis is differentially increased by electromagnetic radiation depending on modulation, intensity and duration of exposure // Electromagn. Biol. Med. – 2016. – Vol.35, №1. – P. 40–53.
- Service P.M., Hutchinson E.W., Mackinely M.D. et al. Resistance to environmental stress in *Drosophila melanogaster* selected for postponed senescence // Physiol. Zool. – 1985. – Vol.58, №4. – P. 380–389.
- Shakina L.A., Pasiuga V.N., Dumin O.M. et al. Effects of microwaves on the puffing pattern of *D. melanogaster* // Central European Journal of Biology. – 2011. – Vol.6, №4. – P. 524–530.
- Shkorbatov Y. G., Evsseva M. V., Shakhbazov V. G. et al. Influence of the microwave radiation of different polarization state on transinactivation effect and viability of *Drosophila* // IV International Conference on Antenna Theory and Techniques. – Sevastopol, 2003. – Vol.2. – P. 823–824.
- Shkorbatov Y., Pasiuga V., Kolchigin N. et al. Changes in the human nuclear chromatin induced by ultra wideband pulse irradiation // Central European Journal of Biology. – 2009. – Vol.4, №1. – P. 97–106.
- Shkorbatov Y.G., Trofimov S.V., Shakhbazov V.G. et al. The influence of microwaves with different state of polarization upon the state of chromatin and viability of *Drosophila* // The Second International workshop UWBUSIS'04. – 2004. – P. 246–247.
- Stvolinsky S., Antipin M., Meguro K. et al. Effect of carnosine and its Trolox-modified derivatives on life span of *Drosophila melanogaster* // Rejuvenation Res. – 2010. – Vol.13, №4. – P. 453–457.
- Tu M-P., Flatt T., Tatar M. Juvenile and steroid hormones in *Drosophila melanogaster* longevity // Handbook of the biology of aging. – Amsterdam: Acad. Press, 2006. – P. 407–440.
- Weisbrot D., Lin H., Ye L. et al. Effects of mobile phone radiation on reproduction and development in *Drosophila melanogaster* // Journal of Cellular Biochemistry. – 2003, №89. – P. 48–55.

Представлено: Т.О.Слецька / Presented by: T.O.Yeletska

Рецензент: Н.Є.Волкова / Reviewer: N.Ye.Volkova

Подано до редакції / Received: 30.03.2016