

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ПОТОМСТВА F1 САМОК ДРОЗОФИЛ, ПОДВЕРГНУТЫХ ВОЗДЕЙСТВИЮ НИЗКОИНТЕНСИВНОГО ТЕРАГЕРЦОВОГО ИЗЛУЧЕНИЯ

© 2015 г. В.И. Федоров* **, Н.Я. Вайсман***

*Институт лазерной физики Сибирского отделения РАН,
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 13/3;

E-mail: vif41@mail.ru

**Санкт-Петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий,
механики и оптики, Санкт-Петербург, Кронверкский просп., 49;

***Институт цитологии и генетики Сибирского отделения РАН,
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10

E-mail: weisman@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 15.06.15 г.

Девственных самок дрозофил стрессировали помещением в ограниченное пространство без корма на 3 ч. Часть мух в течение 30 мин подвергли терагерцовому облучению в диапазоне частот 0,1–2,2 ТГц. Затем облученных и необлученных мух спаривали с самцами. Исследовали потомство F1 зрелых и незрелых на момент облучения яйцеклеток (кладки на 1–2-е и 9–10-е сутки после облучения). Регистрировали продолжительность жизни отдельных особей. Показано, что терагерцовое излучение не оказывает влияния на среднюю и абсолютную продолжительность жизни потомства F1 обоего пола. В отклике выживаемости на терагерцовое излучение обнаружен половой диморфизм. Кривые выживаемости самцов, развившихся из зрелых и незрелых на момент облучения яйцеклеток, достоверно отличаются от соответствующего контроля, тогда как в случае самок кривые выживаемости сходны с контролем. Сделан вывод о том, что терагерцовое излучение оказывает отдаленное влияние на выживаемость потомства F1 мужского пола.

Ключевые слова: терагерцовое излучение, биологические эффекты электромагнитных полей, дрозофила, стресс, яйцеклетка, продолжительность жизни, выживаемость.

Ранее нами было показано [1], что низкоинтенсивное широкополосное импульсное терагерцовое излучение (0,1–2,2 ТГц) вызывает достоверное увеличение средней продолжительности жизни облученных самок дрозофил. Наряду с этим показано, что абсолютная продолжительность жизни была выше у облученных самцов и самок, особенно в позднем возрасте. Было предположено, что это связано с опосредованным влиянием терагерцового излучения на экспрессию генов и сигнальные пути, контролирующие жизнеспособность и процессы старения. В настоящей работе исследовали влияние терагерцового излучения с аналогичными физическими характеристиками на жизнеспособность и продолжительность жизни потомства первого поколения облученных самок.

Исследование предпринято для выяснения отдаленных последствий влияния терагерцового излучения на целостный организм. Ранее подобные исследования не проводились. Это ис-

следование имеет отношение и к выяснению вопроса о биоопасности терагерцового излучения, в связи с тенденцией развития новых технологий, использующих это излучение [2,3].

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для облучения в эксперименте использовали виргинных самок дрозофил линии Oregon R из фонда Института цитологии и генетики СО РАН, которых отбирали в опыт сразу после вылета имаго и содержали в стандартных условиях отдельно от самцов в течение двух суток. Затем мух помещали по 20 особей в контейнеры для облучения (стандартные пластиковые пробирки Эппендорф высотой 50 мм и диаметром 5,5 мм). Диаметр пробирки соответствует диаметру терагерцового луча (5 мм). Отверстия пробирок закрывали пленкой из парафилма, в которой предварительно проделывали иглой

отверстия для поступления воздуха. В проверочном эксперименте установлено, что в натянутом состоянии пленка поглощает не более 1% излучения.

Общее время пребывания мух в контейнерах составило 3 ч. Это можно расценивать как стресс, так как мухи подвергались комбинации таких факторов, как ограничение пространства, скученность, лишение пищи. Показано, что содержание дрозофил в течение нескольких часов даже на обедненной питательной среде [4] или при повышенной плотности в ограниченном пространстве [5] вызывает неспецифическую стрессовую реакцию.

Общее число стрессированных дрозофил составило 200 особей. 100 из них были подвергнуты терагерцовому облучению в течение последних 30 мин стресса. В качестве источника терагерцового излучения использовали лазерную систему, созданную в Институте автоматики и электрометрии СО РАН, подробное описание которой дано в работе [6]. Система генерирует широкополосное импульсное терагерцовое излучение в диапазоне 0,1–2,2 ТГц с длительностью импульса 1 пс, мощностью в импульсе 8,5 мВт. Частота повторения импульсов 76 МГц. Излучение модулируется с частотой 10 кГц.

Выбор такого режима облучения обусловлен его эффективностью, проявившейся в предыдущих экспериментах при исследовании влияния терагерцового излучения на динамику созревания и соотношение полов у потомков облученных дрозофил, в котором выявлены гендерные особенности отклика оплодотворенных яйцеклеток на излучение [7] и на продолжительность жизни дрозофил [1].

Затем облученных и необлученных самок помещали в стандартные лабораторные условия на свежий корм при температуре 25°C (по 20 особей в отдельный стакан) и сразу же подсаживали самцов той же лабораторной линии. Через двое суток родительских мух пересаживали в другие стаканы. Такие пассажи повторяли каждые двое суток для отделения эффектов влияния излучения на зрелые и незрелые на момент облучения яйцеклетки, поскольку чувствительность яйцеклеток, находящихся на разных этапах развития, к различным внешним воздействиям может быть неодинакова [8].

От последовательных двухсуточных кладок яиц получали потомства. Известно, что оогенез у самок дрозофилы происходит непрерывно, в силу чего в каждый момент времени яичники дрозофилы содержат яйцеклетки разной степени зрелости [8]. Поэтому кладки от самок в первые двое суток после облучения соответст-

вуют зрелым на момент облучения яйцеклеткам. Потомство, полученное из яиц, отложенных на 9–10-е сутки после облучения, развилось из незрелых на момент облучения яйцеклеток, поскольку один цикл оогенеза, начиная со стадии половых стволовых клеток, занимает не более восьми суток [9].

Потомство F1 необлученных стрессированных самок, полученное из яиц, отложенных на 1–2-е и 9–10-е сутки после облучения, рассматривали как внутренний контроль. Внешним контролем служило потомство F1, полученное из яиц, отложенных в те же сроки самками, содержащимися во время опыта в обычных условиях ведения линии на стандартном корме в пяти стаканах по 20 особей в стакане и подвергнутыми затем тем же манипуляциям, что и остальные родительские самки.

Вылетевших имаго содержали при 25°C и через каждые трое суток пересаживали на свежий корм. Вели регистрацию смертности вплоть до завершения жизненного цикла у всех подопытных и необлученных мух.

Для определения уровня статистической значимости различий между средними значениями продолжительности жизни применяли критерий Стьюдента, между кривыми выживаемости – log-rank тест [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Средняя продолжительность жизни. Средняя продолжительность жизни в группе внешнего контроля (потомство необлученных родительских самок, находившихся постоянно в стандартных лабораторных условиях) у особей, развившихся из зрелых на момент облучения яйцеклеток, составила у самцов $48,5 \pm 0,5$ сут, у самок – $54,5 \pm 0,6$ сут. У потомков, развившихся из незрелых на момент облучения яйцеклеток, средняя продолжительность жизни практически не отличалась от первых и составила у самцов $48,8 \pm 0,8$ сут, у самок – $57,4 \pm 0,6$ сут.

Кратковременное пребывание необлученных родительских самок в стрессовом состоянии не отразилось на средней продолжительности жизни их потомства (группа внутреннего контроля). У самцов, развившихся из зрелых на момент облучения яйцеклеток, она составила $48,9 \pm 0,5$ сут, у самок – $54,6 \pm 0,7$ сут. У потомства, развившегося из незрелых на момент облучения яйцеклеток, средняя продолжительность жизни составила у самцов $50,1 \pm 0,5$ сут, у самок – $57,2 \pm 0,5$ сут.

Потомство родительских самок, подвергнутых в стрессированном состоянии терагерцово-

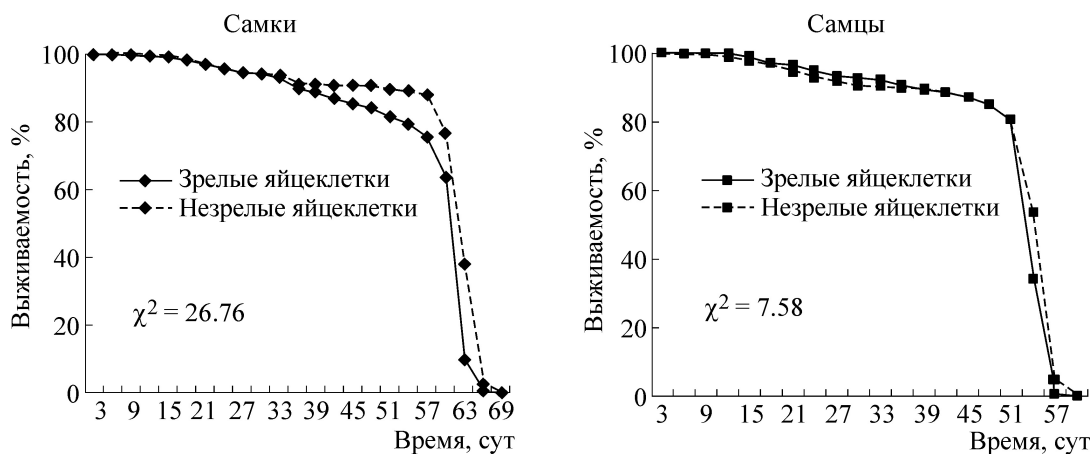


Рис. 1. Сравнение выживаемости самцов и самок внешнего контроля из зрелых и незрелых яйцеклеток.

му облучению (подопытная группа), имело сходную среднюю продолжительность жизни с предыдущей группой как у мух, развившихся из зрелых на момент облучения яйцеклеток (самцы – $48,8 \pm 0,5$ сут, самки – $55,3 \pm 0,6$ сут), так и у мух, развившихся из незрелых на момент облучения яйцеклеток (самцы – $48,8 \pm 0,5$ сут, самки – $57,5 \pm 0,4$ сут).

Динамика смертности и выживаемость. *Группа внешнего контроля.* Для особей обоего пола, развившихся из зрелых и незрелых на момент облучения яйцеклеток, кривые выживаемости в целом достоверно различались в пределах пола по критерию χ^2 (7,58 у самцов и 26,76 у самок, $p = 0,05$) (рис. 1). При этом у самцов в первые 18 суток жизни отличия в динамике смертности между особями, развившимися из зрелых и незрелых яйцеклеток, были незначительны. Затем убыль особей, развившихся из незрелых яйцеклеток, стала выше, чем особей, развившихся из зрелых яйцеклеток. В результате уровень десятипроцентной убыли у первых был достигнут к 30-м суткам жизни, а к 51-м суткам был достигнут двадцатипроцентный уровень. Затем резко возросла смертность у самцов, развившихся из зрелых яйцеклеток. К 54-м суткам жизни их осталось только 34,1%, к 57-м – 0,5%, тогда как среди самцов, развившихся из незрелых яйцеклеток, были живы к 54-м суткам жизни 53,2%, к 57-м – 4,6%. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло у тех и других между 57-ми и 60-ми сутками. Таким образом, для самцов, развившихся из незрелых на момент облучения яйцеклеток, характерна меньшая выживаемость в первой половине жизни, а для самцов, развившихся из зрелых на момент облучения яйцеклеток, – в период старости.

Кривые выживаемости самок имеют несколько иную динамику, нежели у самцов. До 30-х суток жизни у особей, развившихся как из зрелых, так из незрелых яйцеклеток, кривые совпадали. Численность живых особей к этому времени составила 94,4%. Затем убыль среди самок, развившихся из зрелых яйцеклеток, стала преобладать, в силу чего десятипроцентный уровень убыли был достигнут у них к 36-м суткам жизни, тогда как у самок, развившихся из незрелых яйцеклеток, только к 51-м суткам жизни. В это время численность особей, развившихся из зрелых яйцеклеток, составила 81,5%. «Крутое» падение численности тех и других особей наступило к 57-м суткам. При этом численность самок, развившихся из незрелых яйцеклеток, в это время составила 87,9% от всех, достигших стадии имаго, тогда как численность самок, развившихся из зрелых яйцеклеток, только 75,6%. К 63-м суткам жизни осталось в живых среди первых 38,2%, среди вторых – 9,8%, а к 66-м суткам 2,9 и 0,3% соответственно. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло в обоих когортах между 66-ми и 69-ми сутками. Таким образом, выживаемость самок, развившихся из незрелых яйцеклеток, была постоянно выше после достижения возраста 30-ти суток.

Потомство стрессированных самок. Кривые выживаемости самцов из когорт внешнего и внутреннего контроля, развившихся из зрелых яйцеклеток, были практически сходны до 15-х суток жизни (рис. 2а). Затем отмечена большая убыль особей по сравнению с внешним контролем, что наблюдалось до 39-х суток жизни. При этом десятипроцентный уровень убыли был достигнут у первых к 30-м суткам жизни, у вторых – к 36-м. 39-е сутки жизни оказались «точкой перекреста», поскольку после этих су-

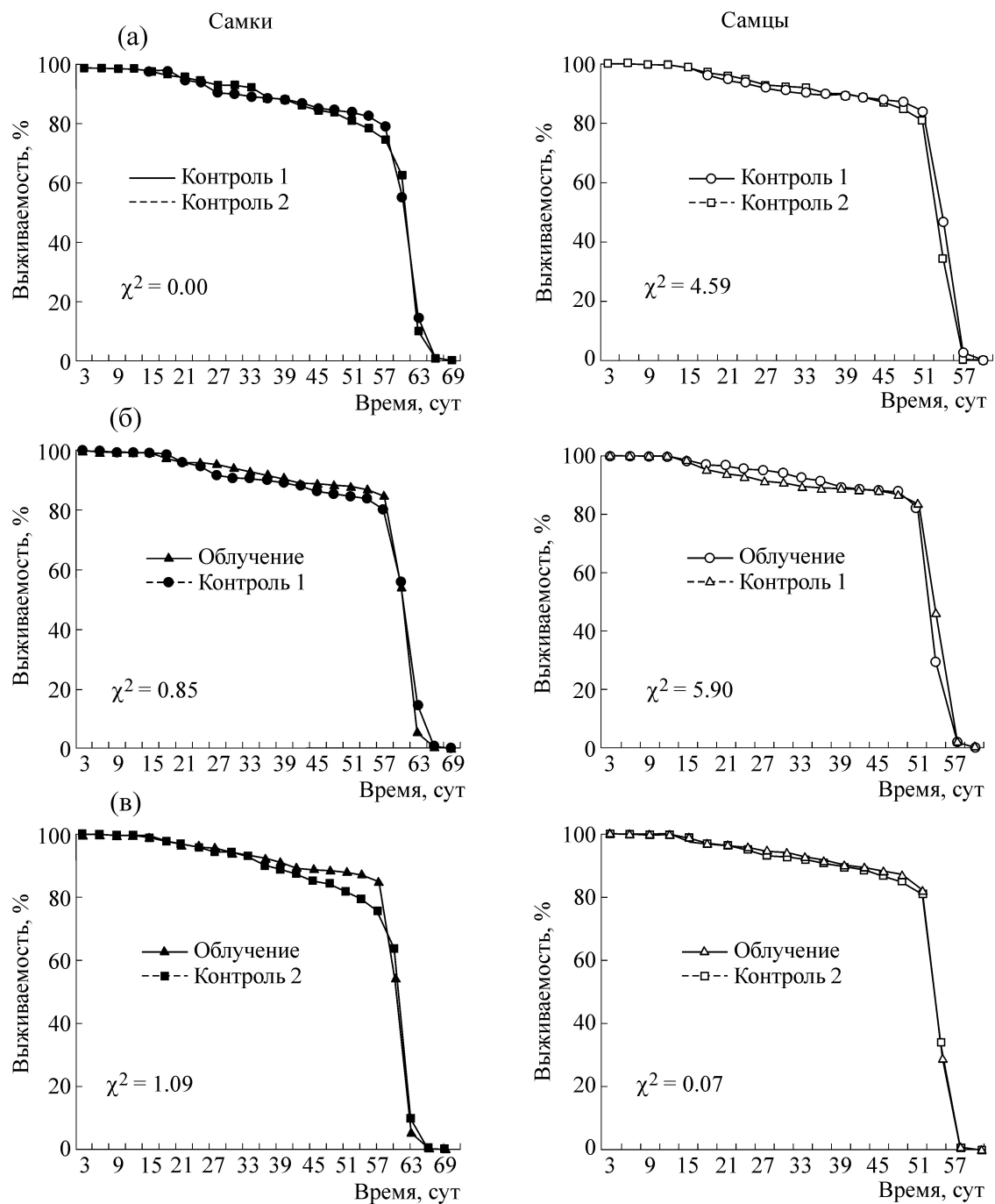


Рис. 2. Выживаемость самок и самцов F1 из зрелых яйцеклеток стрессированных самок, подвергнутых воздействию лазерного облучения, в сравнении с контролем. Контроль: 1 – внутренний, 2 – внешний.

ток численность оставшихся в живых особей из когорты внутреннего контроля стала преобладать, вплоть до последних суток жизни наиболее долгоживущих особей. «Точка крутизны» пришлась на 51-е сутки жизни. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло в обеих когортах между 57-ми и 60-ми сутками.

Иная картина наблюдалась при сравнении кривых выживаемости обеих контрольных групп самцов, развившихся из незрелых на момент облучения яйцеклеток (рис. 3а). До 48-х суток жизни кривые были практически сходны. Затем отмечена значительно меньшая убыль особей из когорты внутреннего контроля, которая наблюдалась вплоть до последних суток жизни наиболее долгоживущих особей. «Точка

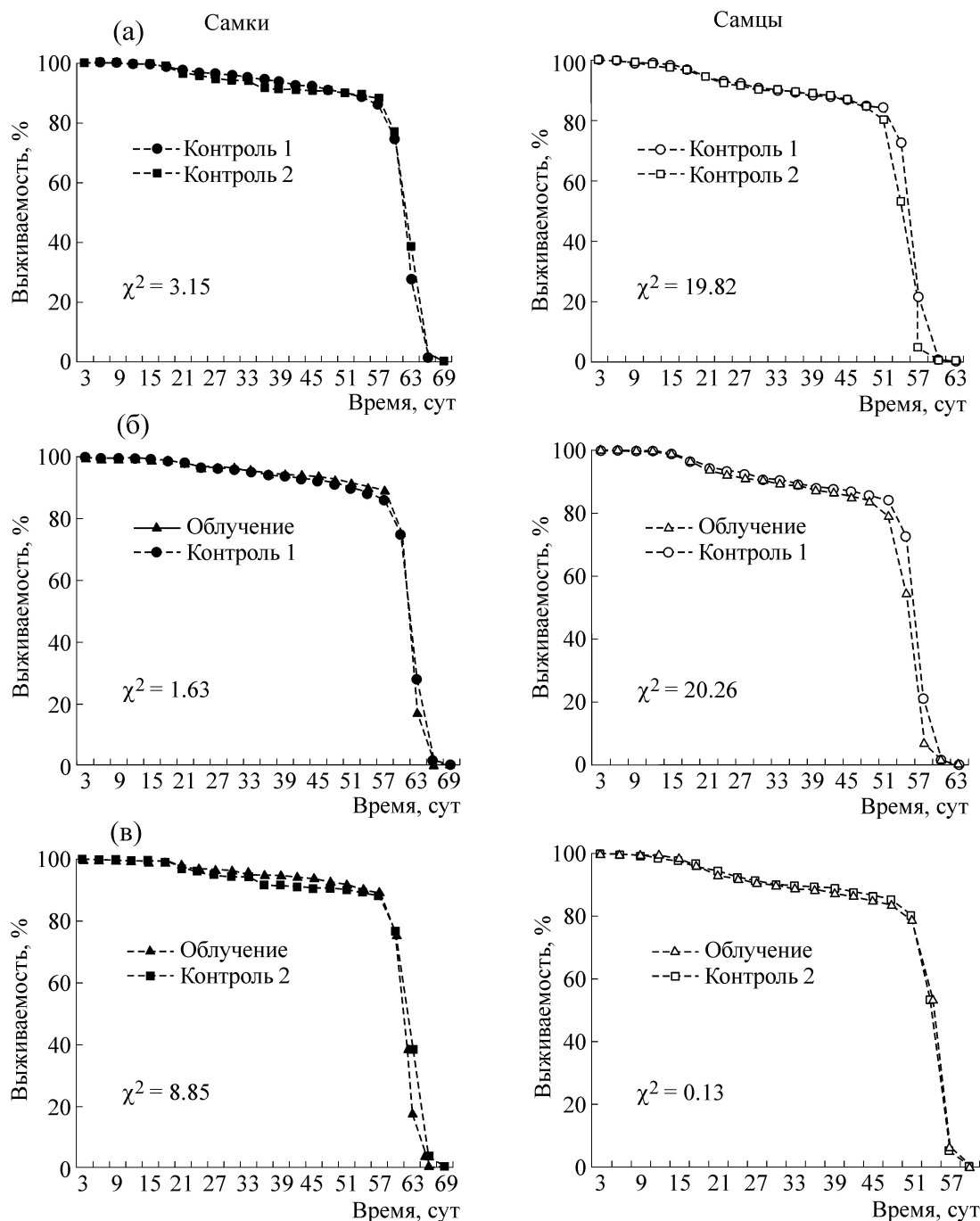


Рис. 3. Выживаемость самок и самцов F1 из незрелых яйцеклеток стрессированных самок, подвергнутых воздействию лазерного облучения, в сравнении с контролем. Контроль: 1 – внутренний, 2 – внешний.

крутизны» в этой когорте достигнута к 54-м суткам жизни, тогда как в когорте внешнего контроля к 51-м. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло в когорте внутреннего контроля между 60-ми и 63-ми сутками, тогда как в когорте внешнего контроля – между 57-ми и 60-ми сутками. В целом в каждой паре кривых различия были достоверны: для потомства, развившегося из

зрелых яйцеклеток $\chi^2 = 4,59$, из незрелых – $\chi^2 = 19,82$ ($p = 0,05$).

Для самок, развившихся из зрелых на момент облучения яйцеклеток, кривая выживаемости до 12-х суток жизни практически совпала с кривой, характерной для внешнего контроля (рис. 2а). Затем отмечены незначительные вариации первой кривой относительно второй,

демонстрирующие то ббльшую, то меньшую убыль особей из группы внутреннего контроля относительно внешнего контроля. Однако разница в выживаемости ни на каком временном отрезке не превышала 5%, в том числе и после достижения «точки крутизны», которая, как и в группе внешнего контроля, пришлась на 57-е сутки жизни. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло также в сходном с внешним контролем возрасте (между 66-ми и 69-ми сутками). В целом в этой паре кривых выживаемости различия были недостоверны ($\chi^2 = 0,00$; $p = 0,05$).

Для самок, развившихся из незрелых на момент облучения яйцеклеток, кривая выживаемости также до 12-х суток жизни не отличалась от внешнего контроля (рис. 3а). Между 12-ми и 51-ми сутками жизни выживаемость особей была чуть выше, чем в когорте внешнего контроля, но не более чем на 4%. После этого срока она стала чуть ниже, чем в когорте внешнего контроля, но не превышала 2%. Лишь между 60-ми и 66-ми сутками жизни разница превысила 10%. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло в сходном с внешним контролем возрасте (между 66-ми и 69-ми сутками). В целом в этой паре кривых выживаемости различия были также недостоверны: ($\chi^2 = 3,15$; $p = 0,05$).

Таким образом, пребывание самок в состоянии кратковременного стресса отразилось на кривых выживаемости потомков мужского пола, происшедших из яйцеклеток как зрелых, так и незрелых на момент облучения, и не повлияло на кривые выживаемости потомков женского пола, происшедших из зрелых и незрелых на момент облучения яйцеклеток.

Потомство облученных самок. Для потомков стрессированных облученных самок кривая выживаемости самцов, развившихся из зрелых яйцеклеток, до 15-х суток не отличалась от кривой внутреннего контроля (рис. 2б). В промежутке между 15-ми и 48-ми сутками выживаемость особей была выше, чем в каждой из контрольных групп с постепенным уменьшением разницы после 30-х суток жизни (рис. 2б,в). Затем выживаемость стала ниже, чем в группе внутреннего контроля и соответствовала группе внешнего контроля. «Точка крутизны» пришлась на 51-е сутки жизни, как и в обеих контрольных группах. К 54-м и 57-м суткам жизни в живых осталось 29,2 и 0,07% особей, тогда как в группе внутреннего контроля 46,7 и 2,6% соответственно. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло в возрасте, сходном с особями внутреннего и внешнего контроля (между 57-ми и 60-ми

сутками). В итоге кривые выживаемости потомков, стрессированных облученных и необлученных мух отличаются достоверно ($\chi^2 = 5,9$; $p = 0,05$). С внешним контролем по динамике смертности достоверных различий не обнаружено ($\chi^2 = 0,07$, $p = 0,05$).

У самцов потомства мух, подвергнутых воздействию терагерцового излучения, происшедшего из незрелых яйцеклеток, в течение 12-х суток жизни выживаемость составляла 100%, тогда как в обеих контрольных группах стопроцентная выживаемость наблюдалась только в течение первых трех суток жизни (рис. 3б). Между 15-ми и 39-ми сутками жизни кривая выживаемости самцов из экспериментальной группы практически совпала с кривой, характерной для внутреннего контроля. Затем выживаемость особей из экспериментальной группы стала ниже, чем в когорте внутреннего контроля. При этом кривая выживаемости самцов из экспериментальной группы не отличалась от кривой, характерной для внешнего контроля ($\chi^2 = 0,13$, $p = 0,05$) (рис. 3в). «Точка крутизны» пришлась на 51-е сутки жизни. Количество оставшихся в живых особей составила к этому сроку 79,2%, тогда как в группе внутреннего контроля выживаемость в этот срок составила 84%, а «точка крутизны» пришлась на 54-е сутки жизни при численности 72,3% живых особей. К 57-м суткам в подопытной группе осталось в живых 6,9%, в группе внутреннего контроля 21%. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло между 57-ми и 60-ми сутками, в группе внутреннего контроля между 60-ми и 63-ми сутками. В итоге кривые выживаемости потомков, происшедших из незрелых яйцеклеток стрессированных облученных и необлученных мух, отличаются достоверно ($\chi^2 = 20,26$; $p = 0,05$). Эти отличия более выражены, чем у потомков, происшедших из зрелых яйцеклеток.

Показатели выживаемости потомства женского пола, развившегося из зрелых яйцеклеток облученных самок, до 15-х суток совпадали с показателями когорты внутреннего контроля (рис. 2б). Затем выживаемость в экспериментальной группе была выше, в силу чего до 33-х суток жизни кривая экспериментальной группы совпадала с кривой внешнего контроля. После этого срока, вплоть до 57-х суток жизни, отмечена более плавная, чем в обеих контрольных группах, убыль особей. «Точка крутизны» пришлась на 57-е сутки жизни. С этого периода и до завершения жизненного цикла у самых долгоживущих особей (во всех группах между 66-ми и 69-ми сутками жизни) кривая выживаемости особей из экспериментальной группы

совпала с контрольными кривыми. В целом отличия кривой выживаемости потомства этих облученных мух от кривых, характерных для внутреннего и внешнего контролей, были не достоверны ($\chi^2 = 0,85$ и $p^2 = 1,09$, соответственно, $p = 0,05$) (рис. 2б,в).

Кривая выживаемости самок, развившихся из незрелых яйцеклеток, до 15-х суток жизни полностью совпадала с кривой внутреннего контроля (рис. 3б). Затем до 60-х суток жизни наблюдалась меньшая убыль численности, чем в каждой из контрольных групп. По сравнению с группой внутреннего контроля отличия были незначительны (в пределах 1–3% для каждого из дней наблюдения). По сравнению с группой внешнего контроля отличия в некоторые сутки доходили до 5% (рис. 3в). «Точка крутизны» пришлась на 60-е сутки жизни. После этого отмечена ббльшая убыль численности, по сравнению с контрольными группами, особенно с группой внешнего контроля (разница в выживаемости составила 21%). К 66-м суткам жизни численность оставшихся в живых составила 0,2%, тогда как в группах внутреннего и внешнего контролей 1,2 и 2,9% соответственно. Завершение жизненного цикла у самых долгоживущих особей произошло, как и в обеих контрольных группах, между 66-ми и 69-ми сутками жизни. В целом отличия кривой выживаемости потомства облученных мух женского пола, развившегося из незрелых на момент облучения яйцеклеток, от кривой выживаемости внутреннего контроля, были недостоверны ($\chi^2 = 1,63$; $p = 0,05$), тогда как по сравнению с кривой выживаемости внешнего контроля отличия были достоверны ($\chi^2 = 8,85$; $p = 0,05$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Во всех контрольных и подопытных группах мух средняя и абсолютная продолжительность жизни самок потомства F1 была достоверно выше, чем у самцов. Этот результат совпадает с представлением о том, что для линии Oregon R характерно некоторое достоверное превышение продолжительности жизни самок по сравнению с самцами [11,12]. По показателям средней продолжительности жизни между опытными и контрольными группами в пределах пола достоверных отличий не было.

Таким образом, терагерцовое излучение в диапазоне 0,1–2,2 ТГц с длительностью импульса 1 пс, мощностью в импульсе 8,5 мВт и частотой повторения импульсов 76 МГц не оказывает влияния на среднюю и абсолютную продолжительность жизни потомства F1, развившегося из зрелых и незрелых на момент

облучения яйцеклеток у облученных родительских самок, подвергнутых кратковременному комбинированному стрессу.

Само по себе стрессовое воздействие не оказало сколько-нибудь значимого влияния на среднюю или абсолютную продолжительность жизни особей потомства F1. В то же время такого рода стресс вызвал увеличение смертности среди взрослых самцов потомства F1, возникшего из зрелых яйцеклеток, в первой половине их жизни и снижение уровня смертности в старости, а также уменьшение смертности взрослых самцов, возникших из незрелых яйцеклеток. Стресс не оказал влияния на выживаемость взрослых самок, развившихся как из зрелых, так и незрелых на момент облучения яйцеклеток.

Такая зависимость ответа на стресс от пола насекомого наблюдалась нами и ранее [1] и была объяснена как результат специфических различий экспрессии генов и клеточных сигнальных путей, контролирующих выживаемость и продолжительность жизни дрозофил.

В отношении влияния облучения самок на потомство F1, так же как и под действием стресса, нами выявлен половой диморфизм. У взрослых особей мужского пола, происшедших из зрелых на момент облучения яйцеклеток, обнаружено, что на этапе 18–45 сут жизни терагерцовое излучение нивелировало отрицательный эффект стресса, что привело к повышению выживаемости. При этом численность дрозофил на каждый срок наблюдения не только вернулась к уровню внешнего контроля, но и превзошла его. Однако в последней четверти жизни выживаемость по сравнению с внутренним контролем (стрессированные дрозофилы) снизилась. Это особенно выразилось в потомстве, происшедшем из незрелых яйцеклеток. То есть позитивный эффект воздействия стрессом, наблюдаемый у старых дрозофил, был погашен. Кривые выживаемости экспериментальной когорты и внешнего контроля практически совпали. Выявленные в данном эксперименте различия в целом кривых выживаемости подопытной и стрессированной групп оказались значительными.

Облучение материнских самок не оказало существенного влияния на выживаемость самок потомства F1 и не зависело от зрелости исходных яйцеклеток. Кривые пар когорт стрессированных и облученных насекомых различались несущественно. В то же время у самок потомства F1, происшедшего из незрелых яйцеклеток, понижение выживаемости оказалось достоверным по сравнению с внешним контролем.

В предыдущем исследовании [1] нами было показано достоверное увеличение средней продолжительности жизни у облученных родительских самок и абсолютной продолжительности жизни у облученных родительских самцов и самок по сравнению с соответствующими контролями при тех же физических характеристиках генерации терагерцового излучения и условиях экспозиции. Было сделано предположение, что терагерцовое излучение замедляет процессы старения у дрозофил и что это связано с опосредованным влиянием излучения на экспрессию генов и соответствующие сигнальные пути, контролирующие выживаемость и продолжительность жизни дрозофил. В качестве возможных путей позитивного воздействия терагерцового излучения на эти признаки предложены усиление генетической системы клеточной репарации и/или изменение активности сигнальных путей апоптоза. Факт замедления процессов старения при действии малых доз радиации также объясняется активизацией внутриклеточных индуцибельных систем репарации [13].

В другом нашем исследовании [7] было показано, что у потомства F1 предварительно облученных самок изменение динамики вылета имаго зависит от пола потомства и стадии развития яйцеклеток на момент облучения. Яйцеклетки, незрелые на момент облучения, оказались нечувствительны к терагерцовому воздействию. В настоящем исследовании эффект излучения также зависел от пола потомства, но проявился независимо от степени зрелости яйцеклеток. От степени зрелости зависела только степень выраженности эффекта.

Сопоставляя результаты наших экспериментов, можно видеть, что терагерцовое излучение влияет на продолжительность жизни не только при непосредственном облучении взрослых особей, но оказывает отдаленное влияние на этот параметр потомства F1 мужского пола. Результат зависит от зрелости яйцеклеток на момент облучения самок до периода оплодотворения.

Характер отклика на терагерцовое воздействие может определяться частотой и интенсивностью излучения, дозой воздействия, а также генетическими особенностями биологических объектов. При других параметрах излучения и участия в опыте других генетических линий дрозофил не исключено выявление более значимых эффектов влияния терагерцового излучения на продолжительность жизни и выживаемость потомства F1 облученных самок.

Что касается объяснения физических аспектов влияния терагерцового излучения на биологические объекты, то оно всеми авторами

сводилось к тепловому механизму (см., например, [3,14,15]). Однако в 2012 г. появилось учебное пособие, изданное в МФТИ [16], в котором признается, что «существуют и иные еще не познанные механизмы, приводящие к разнообразным биологическим эффектам». Автором пособия высказано предположение о том, что низкоинтенсивное воздействие «имеет характер сигнала, узнаваемого объектом, и его отклик определяется не столько энергией воздействия, сколько его информативностью для объекта, а интенсивность эффекта обеспечивается энергией метаболизма живого объекта или другими источниками свободной энергии в термодинамическом неравновесном объекте».

В предыдущих [1,7] и некоторых других статьях [17,18] мы также обращали внимание на то, что биологические эффекты терагерцового излучения нельзя объяснить только тепловым механизмом.

Работа выполнена при государственной финансовой поддержке ведущих университетов Российской Федерации (субсидия 074-U01).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. В. И. Федоров, Н. Я. Вайсман, Е. Ф. Немова и др., *Биофизика* **59** (3), 558 (2014).
2. В. И. Федоров, *Биомед. радиоэлектроника* (1), 34 (2014).
3. G. J. Wilmsink and J. E. Grundt, *J. Infrared, Millimeter and Terahertz Waves*, **32** (10), 1074 (2011).
4. И. Ю. Раушенбах, Н. В. Адоньева, Н. Е. Грунтенко и др., *Онтогенез* **35** (5), 366 (2004).
5. И. Б. Моссэ, И. П. Аношенко, И. В. Глушкова и др., *Радиационная биология. Радиоэкология* **46** (3), 287 (2006).
6. В. Д. Анцыгин, А. А. Мамрашев, Н. А. Николаев и др., *Автоматика* **46** (3), 110 (2010).
7. В. И. Федоров, Н. Я. Вайсман, Е. Ф. Немова и др., *Биофизика* **58** (6), 1043 (2013).
8. Н. Я. Вайсман и М. Д. Голубовский, *Докл. РАН* **419** (1), 130 (2008).
9. П. Г. Светлов и Г. Ф. Корсакова, *Докл. АН СССР* **176** (1), 226 (1967).
10. J. M. Bland and D. G. Altman, *Br. Med. J.* **328** (7447), 1073 (2004).
11. Н. Я. Вайсман, М. Д. Голубовский и Ю. Ю. Илинский, *Успехи геронтологии* **26** (1), 66 (2013).
12. Н. Я. Вайсман и М. Д. Голубовский, *Изв. РАН. Сер. биол.*, № 1, 27 (2009).
13. А. А. Москалев, *Старение и гены* (Наука, Санкт-Петербург, 2008).
14. H. Hintzsche and H. Stoppera, *Critical Rev. in Environ. Sci. and Technol.*, <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/10643389.2011.574206#tabModule>.

15. О. В. Бецкий, А. С. Козьмин, В. В. Файкин и др., Биомед. радиоэлектроника (5), 29 (2014).
 16. Э. М. Трухан, *Введение в биофизику электромагнитных воздействий* (МФТИ, М., 2012).
 17. В. И. Федоров, Биомед. радиоэлектроника, № 2, 17 (2011).
 18. С. С. Попова, Миллиметровые волны в биологии и медицине, № 3, 53 (2011).

Life Span of F1 Progeny of Female *Drosophila* Exposed to Low Intensity Terahertz Irradiation

V.I. Fedorov* ** and N.Ya. Weisman***

**Institute of Laser Physics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. akademika Lavrentyeva 13/3, Novosibirsk, 630090 Russia*

***National Research University of Information Technologies, Mechanics and Optics, Kronverkskiy pr. 49, St. Petersburg, 197101 Russia*

****Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, prosp. akademika Lavrentyeva 10, Novosibirsk, 630090 Russia*

Virgin female fruit flies were stressed by placement into a confined space without food for 3 hours. Some flies were subjected to terahertz irradiation (0,1–2,2 THz) for the last 30 min. Irradiated and nonirradiated females were then copulated with males. We investigated the F1 progeny of fruit flies with mature and immature oocytes at the moment of irradiation (days of oviposition: 1–2 and 9–10 after irradiation). Life span of individual flies was evaluated. It was demonstrated that terahertz radiation does not influence the absolute and average lifespan of the F1 progeny in both sexes. In response to terahertz irradiation the sexual dimorphism was detected. Survival curves of males, developed from mature and immature oocytes at the time of irradiation, differ significantly from the appropriate control, whereas in the case of females the survival curves are similar to the control. It is concluded that terahertz radiation has a remote effect on a survival of the F1 male progeny.

Key words: terahertz radiation, biological effects of electromagnetic fields, drosophila, stress, oocyte, life span, survival