=БИОФИЗИКА СЛОЖНЫХ СИСТЕМ =

УДК 539.1.047+591.3

РАЗВИТИЕ ПОТОМСТВА F1 ИЗ ЗРЕЛЫХ ЯЙЦЕКЛЕТОК ПОСЛЕ ТЕРАГЕРЦОВОГО ОБЛУЧЕНИЯ РОДИТЕЛЬСКИХ ДРОЗОФИЛ

© 2017 г. В.И. Федоров* **, Н.Я. Вайсман***

*Институт лазерной физики СО РАН, 630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 13/3 **Санкт-петербургский национальный исследовательский университет информационных технологий, механики и оптики, Санкт-Петербург, Кронверкский просп., 49

***Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН, 630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10

E-mail: weisman@bionet.nsc.ru

Поступила в редакцию 01.09.16 г. После доработки 25.10.16 г.

Исследовано влияние терагерцового излучения (0,1–2,2 ТГц) на динамику достижения стадии имаго дрозофилами потомства F1, полученного от скрещивания облученных и необлученных родительских особей в различных комбинациях. У потомства обоего пола, полученного от облученных самок, обнаружены сдвиг пика максимального вылета на более ранний срок и укорочение периода достижения взрослого состояния. У потомства облученных самцов и необлученных самок развитие до стадии имаго достоверно отличается по целому ряду параметров. Сделано предположение, что воздействие терагерцового излучения на динамику наступления стадии имаго может быть связано с одним или разными механизмами, изменяющими экспрессию генов и сигнальных путей, контролирующих развитие дрозофилы.

Ключевые слова: терагерцовое излучение, биологические эффекты электромагнитных полей, дрозофила, яйцеклетка, развитие потомства.

Терагерцовое излучение (0,1-10 ТГц) обладает различными биологическими эффектами [1-7], в том числе воздействует на состояние и функции генетического аппарата клетки. Это продемонстрировано в разнообразных экспериментах. В опытах in vitro показано инициирование терагерцовым излучением изменения конформации молекул ДНК [8,9]. В культурах клеток почки кенгуровой крысы и яичника китайского хомячка при облучении в S-фазе клеточного цикла наблюдали угнетение синтеза ДНК [10,11]. Показано изменение состояния отдельных хромосом после терагерцового облучения лимфоцитов человека [12], гибридной клеточной линии [13] и эмбриональных стволовых клеток человека [14].

Различными методами обнаружено влияние терагерцового излучения на активность отдельных генов у микроорганизмов [8,15,16], на экспрессию генов в клеточных культурах Т-лимфоцитов [17], фибробластов и кератиноцитов [18,19], на препаратах кожи человека [20,21] и мыши [22], а также в фибробластах плода человека [23] и мезенхимных стволовых клетках мыши [24,25].

Наряду со снижением степени проявления радиационной мутации у дрозофил [26], терагерцовое излучение индуцирует фенотипические изменения признаков у микроорганизмов [8], растений [27-29] и животных [27,30-32]. Обусловленный терагерцовым излучением полиморфизм по целому ряду морфологических и биохимических признаков у растений сохраняется и увеличивается от поколения к поколению [27]. Эффект терагерцового излучения может зависеть от генотипа растений, как в случае воздействия на период раннего прорастания семян пшеницы [29]. Воздействие терагерцового излучения может реализоваться генетическим или эпигенетическим путем. Из приведенного краткого обзора литературы следует, что терагерцовое излучение влияет на генетическую систему на молекулярном, клеточном и организменном уровнях.

В наших предыдущих исследованиях обнаружено влияние терагерцового излучения на продолжительность жизни у взрослых особей [30] и потомства F1 облученных матерей и необлученных самцов [31], а также на длительность развития и соотношение численности потомства F1, полученного от облученных матерей и необлученных самцов [32]. Сделано предположение об эпигенетическом изменении экспрессии генов и сигнальных путей, контролирующих выживаемость и продолжительность жизни дрозофил под воздействием терагерцового излучения. Эпигенетический путь влияния терагерцового излучения на активность генетической системы предполагается и по результатам работы [23].

В данной работе изучали влияние терагерцового излучения на длительность достижения стадии имаго особей потомства F1, полученного при различных комбинациях скрещивания облученных и необлученных родительских мух. Оогенез у самок дрозофилы происходит непрерывно, в каждый момент времени яичники дрозофилы содержат яйцеклетки разной степени зрелости [33]. Ранее наибольший эффект в наших экспериментах проявлялся у особей потомства F1, развившихся из яйцеклеток, достигших зрелого состояния к моменту облучения. В связи с этим исследовали особей потомства F1, развившихся из зрелых яйцеклеток.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В эксперименте использовали дрозофил обоего пола линии Oregon R из фонда Института цитологии и генетики СО РАН, которых отбирали в опыт сразу после вылета имаго. Мух содержали в стандартных условиях в течение двух суток. Самцов и самок содержали раздельно. На третий день мух каждого пола помещали раздельно по 30 особей в контейнеры для облучения (стандартные пробирки типа Эппендорф высотой 50 мм и диаметром 5,5 мм). Диаметр пробирки соответствует диаметру терагерцового луча (5 мм). Отверстия пробирок закрывали пленкой из парафильма, в которой предварительно проделывали иглой отверстия для поступления воздуха. В проверочном эксперименте установлено, что в натянутом состоянии пленка поглощает не более 1% излучения.

В качестве источника терагерцового излучения использовали лазерную систему, созданную в Институте автоматики и электрометрии СО РАН. Система генерирует широкополосное импульсное терагерцовое излучение в диапазоне 0,1–2,2 ТГц с длительностью импульса 1 пс и мощностью в импульсе 8,5 мВт. Частота повторения импульсов 76 МГц, время экспозиции – 30 мин. Подробное описание системы дано в работе [34].

Общее число облученных животных (О) составило по 60 особей каждого пола. В качестве контроля (К) использовали мух, которые во

БИОФИЗИКА том 62 вып. 3 2017

время облучения находились возле терагерцового источника в аналогичных пробирках, но не попадали в зону облучения (по 60 особей каждого пола).

Для оценки вклада облученных особей каждого пола в динамику кривых развития потомства F1 проводили реципрокные скрещивания дрозофил между облученными и интактными (во время опыта культура находилась в стандартных лабораторных условиях) или необлученными (контрольными) и интактными (И) дрозофилами линии Oregon R. Для этого в каждый стандартный стакан с кормом помещали на двое суток по 10 самцов и 10 самок в соответствии со схемой скрещивания. Каждый вариант скрещивания осуществляли в трех повторностях.

Затем родительских мух отсаживали и наблюдали за динамикой достижения стадии имаго потомством F1, полученном от этой двухсуточной кладки яиц при каждом скрещивании. Следует отметить, что кладки от самок в первые два дня после облучения соответствуют зрелым на момент облучения яйцеклеткам [33].

Начиная с первого дня вылета имаго, в потомстве всех групп F1 каждый день регистрировали численность вылетевших мух, их пол и оценивали динамику вылета имаго до последнего дня вылета. Анализировали суммарные данные, полученные от трехкратного повторения каждого варианта скрещивания.

Специфические эффекты влияния терагерцового излучения на изучаемые признаки оценивали статистическими методами, проводя сравнение полученных данных как с данными контрольных групп, так и между экспериментальными группами. Для определения достоверности различий между кривыми динамики вылета в выборках дрозофил применяли логранговый тест [35]. Соответствие экспериментальных расщеплений по признаку пола теоретически ожидаемым оценивали с помощью критерия χ^2 [36].

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Полученные результаты представлены на рис. 1 и 2. Видно, что в потомстве F1, полученном от скрещивания необлученных самок и необлученных самцов ($\Im \Im K \times \Im \Im K$), первые вылеты у особей обоего пола зарегистрированы на одиннадцатые сутки от начала спаривания с незначительной численностью вылетевших мух (0,9% от общего числа вылетевших самцов и 3,6% от общего числа вылетевших самок). На следующие сутки вылет самцов и самок



Рис. 1. Динамика вылета особей мужского пола потомства F1, полученного при различных вариантах скрещивания. По оси абсцисс – время от начала спаривания (сутки). По оси ординат – доля от общего числа вылетевших особей данного пола. Наклонный крест – $\begin{array}{c} & & & \\ & &$



Рис. 2. Динамика вылета особей женского пола потомства F1, полученного при различных вариантах скрещивания. Обозначение те же, что и на рис. 1.

значительно усилился и достиг максимальных значений на тринадцатые сутки от начала скрещивания (36,9 и 44,1% соответственно). Затем численность вылетевших особей обоего пола последовательно уменьшалась (рис. 1, 2). Вылет самцов продолжался до восемнадцатых суток. Затем был небольшой дополнительный вылет (0,9%) на девятнадцатые сутки от начала скрещивания (рис. 1). Вылет самок завершился к шестнадцатым суткам (рис. 2). Несмотря на эти вариации, кривые динамики вылета самцов и самок достоверно не отличались ($\chi^2 = 2,17$). Общее число вылетевших самцов и самок оказалось сходным (по 111 особей). Соответственно, соотношение полов составило 1 : 1.

В потомстве F1 от скрещивания необлученных самок и интактных самцов ($\bigcirc \bigcirc K \times 3 3 U$) первый вылет особей обоего пола состоялся также на одиннадцатые сутки от начала спаривания. Динамика вылета в целом имела ту же тенденцию, что и в первом случае, за исключением того, что на максимальный вылет пришлось около половины всех вылетевших особей (49,8% самцов и 47,5% самок), а общая длительность вылета составила у самцов и самок по десять суток (рис. 1, 2). Кривые вылета самцов и самок при данном варианте скрещивания практически совпали ($\chi^2 = 0,003$). Общее число вылетевших самцов было несколько выше, чем самок (265 и 242 особи соответственно). Соотношение полов составило 1 : 0,9.

В потомстве F1 от скрещивания интактных самок и необлученных самцов ($\bigcirc \bigcirc U \times \bigcirc \bigcirc K$) первый вылет особей обоего пола состоялся на двенадцатые сутки от начала спаривания (рис. 1, 2). На следующие сутки зарегистрирован максимальный вылет, который у самцов и самок составил по 45% от общего числа вылетевших особей каждого пола. После этого у обоих полов отмечено последовательное уменьшение численности вылетающих особей. Вылет продолжался в общей сложности девять суток у самцов (рис. 1) и восемь суток у самок (рис. 2). Несмотря на эти вариации, кривые динамики вылета самцов и самок достоверно не отличались ($\chi^2 = 0,04$). Общее число вылетевших самцов и самок практически совпало (182 и 178 особей соответственно). Соотношение полов составило 1 : 1.

В потомстве F1 от скрещивания $\bigcirc \bigcirc O \times \bigcirc \bigcirc O$ (облученные самки и облученные самцы), вылет имаго как самцов, так и самок начался на одиннадцатые сутки от начала спаривания с незначительной численностью вылетевших мух (5,1 и 0,6% соответственно). На следующие сутки зарегистрировано максимальное по сравнению с другими днями число вылетевших особей обоего пола (44,2% самцов и 56,7% самок). Третьи сутки вылета характеризовались уменьшением численности вылетевших особей, достигающих стадии имаго (до 39,7% самцов и 36,5% самок). Затем относительное число вылетевших особей резко снизилось (рис. 1, 2). Общая длительность вылета составила у самцов пять, у самок – шесть суток. Кривые динамики вылета самцов и самок достоверно не отличались ($\chi^2 = 0,27$). Общее число вылетевших самцов и самок оказалось сходным (по 156 особей). Соотношение полов составило 1 : 1.

В потомстве F1 от скрещивания $Q Q O \times \partial \partial H$ (облученные самки и интактные самцы), динамика достижения стадии имаго у особей обоих полов в целом была сходна с динамикой, характерной для предыдущего варианта скрещивания (рис. 1, 2). Отличие состояло в большем количестве вылетевших в первые сутки особей женского пола (5,6%) (рис. 2), более выраженном максимуме вылета самцов (63,1%) (рис. 1) и длительности периода вылета: у самцов шесть суток, у самок – пять суток с дополнительным минимальным (0,8%) вылетом на восьмые сутки (рис. 2). Достоверных отличий кривых динами-

БИОФИЗИКА том 62 вып. 3 2017

ки вылета самцов и самок не обнаружено ($\chi^2 = 0,15$). Общее число вылетевших самцов было ниже, чем самок (114 и 125 соответственно). Соотношение полов составило 0,9 : 1.

В потомстве F1 от обратного варианта скрещивания $\mathcal{Q}\mathcal{Q}\mathcal{H} \times \mathcal{O}\mathcal{O}$ (интактные самки и облученные самцы) динамика достижения стадии имаго как самцов, так и самок отличалась от других вариантов с облучением смещением максимума вылета на тринадцатые сутки от начала спаривания, как при вариантах скрещивания без облучения (рис. 1, 2). Кривые динамики вылета самцов и самок достоверно отличались $(\chi^2 = 4,86)$. Отличия состояли прежде всего в динамике достижения максимума вылетевших особей. У самцов оно было постепенным (рис. 1). У самок оказалось характерным резкое увеличение относительной численности вылетевших особей к двенадцатым суткам (42,4%) и небольшой прирост численности к тринадцатым суткам (48,6%) (рис. 2). Другое отличие состояло в динамике последующего уменьшения относительной численности созревших мух. У самцов это было почти как в контрольной группе (рис. 1). У самок отмечается резкое уменьшение относительной численности вылета (6,2%) (рис. 2). Этим кривая динамики вылета достоверно отличается от контрольной (χ^2 = 8,41).

Общий период вылета у самцов и самок продолжался семь суток (рис. 1,2). Общее число вылетевших самцов было выше, чем самок (135 и 113 особей соответственно). Соотношение полов составило 1 : 0,83. Здесь следует отметить, что отличие экспериментального расщепления по признаку пола от теоретически ожидаемого было недостоверным по критерию χ^2 как в этом, так и в других случаях, где это имело место.

В таблице представлено сравнение значений χ^2 при сопоставлении кривых вылета особей потомства F1 в подопытных и контрольных группах при различных вариантах скрещивания.

Сопоставляя динамику развития потомства F1 в подопытных и контрольных группах, можно отметить, что кривые вылета как среди самцов, так и среди самок в целом существенно отличались. Отличия были достоверны и в случае, когда облучены оба родителя, и в случаях, когда были облучены только самки или только самцы.

При этом оказалось, что при сопоставлении динамики развития потомства F1 среди подопытных групп кривые вылета самок при всех вариантах скрещивания достоверно не отличались. Кривые вылета самцов были сходны толь-

Сопоставление вариантов	Пол потомства	
скрещивания	Самки	Самцы
$\begin{array}{l} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ \\ & \end{array} \\ \end{array} \\$	3,67**	8,17*
♀♀О×♂♂И ♀♀К×♂♂И	23,61*	27,15*
$\begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ \\ \end{array} \\ \\ & \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \end{array} \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\$	27,8*	8,41*
$\begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ & \begin{array}{c} & \end{array} \\ \\ & \end{array} \\ & \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \\ \end{array} \\$	0,02	0,97
$\begin{array}{c} \begin{array}{c} & & & \\ & & $	0,94	8,17*
♀♀О×♂♂И ♀♀И×♂♂ О	0,82	12,78*

Парное статистическое сравнение значений χ^2 кривых вылета дрозофил при различных вариантах скрещивания

Примечание. * – Достоверные различия, p < 0.05, ** – 0.05 < p < 0.1.

ко в случаях облученных родительских самок. В случае облученных родительских самцов кривые вылета особей мужского пола в потомстве F1 отличались достоверно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследование показало, что терагерцовое излучение вызывает укорочение периода развития до стадии имаго по сравнению с контролем у потомства F1 обоего пола, полученного от скрещивания облученных самок как с облученными, так и с необлученными самцами. Эффект заключается в более раннем наступлении дня вылета максимальной численности имаго и более коротком периоде вылета в целом. Различия между экспериментальными и контрольными данными достоверны. Вместе с тем между этими двумя вариантами скрещиваний не выявлено существенных различий по динамике вылета самок и самцов F1. Результаты настоящей работы подтверждают полученный нами ранее позитивный эффект терагерцового излучения на развитие дрозофил, который выразился в увеличении числа созревших до стадии имаго самцов и самок в первые двое суток вылета по сравнению с контролем [32].

Данные двух скрещиваний с облученными самками и скрещивания необлученной самки с облученным самцом значительно отличаются. В последнем случае в потомстве F1 день вылета максимальной численности самок и самцов совпал с контролем; протяженность периода вылета оказалась длиннее, чем в потомстве облученных самок. В целом динамика достижения стадии имаго у самцов и самок достоверно отличалась. По сравнению с контролем отличия в кривых вылета особей соответствующего пола достоверны. В пределах каждой из подопытных групп достоверных гендерных отличий не обнаружено.

При сравнении кривых вылета между подопытными группами наблюдается любопытная тенденция: достоверных отличий в кривых вылета самок нет при любых сочетаниях сравнения. Кривые вылета самцов совпадают только при сравнении потомков от скрещиваний с участием облученных родительских самок. Кривые вылета самцов в этих потомствах и потомстве от облученных самцов и необлученных самок отличаются достоверно. Следует отметить, что в потомствах от облученных самцов в день максимального вылета особей F1 доля особей женского пола от общего числа вылетевших самок была существенно выше, чем доля особей мужского пола от общего числа вылетевших самцов. В части потомств обнаружены недостоверные отклонения от теоретически ожидаемого соотношения полов: превышение общего числа одного из полов над другим.

Из этих данных следует, что характер отдаленного эффекта терагерцового излучения зависит от пола потомков F1. Возможно, что реакция взрослого родительского организма на терагерцовое излучение отражается на формировании и качестве гамет. Например, облучение самки приводит, возможно, к изменению локализации в яйце материнских белков, которые участвуют в регуляции экспрессии генов и клеточных сигнальных путей раннего развития дрозофилы и тем определяют свойства будущего организма. Ускорение развития до стадии имаго является одним из вновь возникших свойств животных поколения F1 после облучения.

Любой биологический эффект терагерцового излучения является следствием действия электромагнитного поля этого частотного диапазона. Можно полагать, что терагерцовое излучение проникает в организм дрозофилы через хитиновый покров, который является гидрофобным полимером и не содержит воду, поглощающую излучение.

Механизм первичного физического действия терагерцового излучения, приводящего к отклику на уровне целого организма, не установлен до сих пор. Стало лишь ясно, что в основе его необязательно лежит тепловой эффект. Существование нетепловых биологических эффектов электромагнитных полей является на сегодня четко установленным фактом [37]. Для объяснения нетеплового действия электромагнитных полей В.Н. Бинги предложил оригинальную гипотезу интерференции квантовых состояний ионов и молекул [38].

Одним из возможных первичных механизмов биологического эффекта терагерцового излучения может быть перераспределение электрического заряда на мембранах клеток, сопровождающееся изменением внутри- и внеклеточных потоков ионов [39]. В связи с этим уместно вспомнить исследование, проведенное в лаборатории А.Л. Чижевского, показавшее, что положительно заряженные аэроионы ускоряют эмбриональное развитие дрозофил [40].

Еще одним путем влияния может быть изменение под действием высокочастотного терагерцового излучения естественной частоты колебания хитинового покрова, присущего насекомым [41], что может быть стрессовым фактором. Известно, что любое стрессовое воздействие оказывает влияние на функциональное состояние половых клеток [42]. Независимо от того, где происходит рецепция терагерцового излучения, его воздействие на динамику наступления стадии имаго может быть связано с одним или разными механизмами, изменяющими экспрессию генов и сигнальных путей, контролирующих развитие дрозофилы.

Обнаруженный в данной работе эффект влияния терагерцового излучения на родительских особей, проявившийся в изменении динамики развития потомства до взрослого состояния, может иметь отношение к вопросу о возможной биологической опасности терагерцового излучения, на что обращено внимание некоторыми авторами [3,39].

Работа выполнена при государственной финансовой поддержке ведущих университетов Российской Федерации (субсидия 074-U01) и частично поддержана финансированием по бюджетному проекту ИЦиГ СО РАН № 0324-2016-0002.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. V. I. Fedorov, S. S. Popova, and A. N. Pisarchik, J. Infrared, Millimeter and Terahertz Waves 24, 1235 (2003).
- 2. В. И. Федоров, Миллиметровые волны в биологии и медицине, № 3, 5 (2011).
- 3. G. J. Wilmink and J. E. Grundt, J. Infrared, Millimeter and Terahertz Waves **32**, 1074 (2011).
- 4. A. Ramundo Orlando and G.-P. Gallerano, J. Infrared, Millimeter and Terahertz Waves **30**, 1308 (2009).
- 5. H. Hintzsche and H. Stopper, Crit. Rev. Environ. Sci. and Technol. 42, 2408 (2012).

БИОФИЗИКА том 62 вып. 3 2017

- 6. P. Weightman, Phys. Biol. 9, 053001 (2012).
- L. Zhao, Ya.-H. Hao, and R.-Yu. Peng, Mil. Med. Res. 1, 26 (2014).
- В. И. Федоров, Биомед. радиоэлектроника, № 2, 17 (2011).
- 9. B. S. Alexandrov, V. Gelev, A. R. Bishop, et al., Phys. Lett. A **374**, 1214 (2010).
- M. W. Berns and W. Bewley, Photochem. Photobiol. 46, 165 (1988).
- M. W. Berns, W. Bewley, Ch.-H. Sun, and P. Templin, Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 2810 (1990).
- 12. A. Korenstein-Ilan, A. Barbul, P. Hasin, et al., Radiat. Res. **170**, 224 (2008).
- 13. H. Hintzsche, C. Jastrow, T. Kleine-Ostmann, et al., Radiat. Res. 175, 569 (2011).
- 14. A. N. Bogomazova, E. M. Vassina, T. N. Goryachkovskaya, et al., Sci. Rep. 5, 7749, (2015).
- 15. Е. В. Демидова, Е. А. Демидов, В. М. Попик и др., в кн. Тезисы XX Национальной конференции по использованию синхротронного излучения, под ред. Г. Н. Кулипанова (Институт ядерной физики СО РАН, Новосибирск, 2014), сс. 63–64.
- 16. E. V. Demidova, T. N. Goryachkovskaya, T. K. Malup, et al., Bioelectromagnetics **34**, 15 (2013).
- 17. G. J. Wilmink, B. L. Ibey, L. Caleb, et al., Proc. SPIE **7562**, 75620K1 (2010).
- 18. G. J. Wilmink, B. D. Rivest, C. C. Roth, et al., Lasers in Surgery and Medicine 43, 152 (2011).
- I. Echchgadda, C. Z. Cernab, M. A. Sloanb, et al., Proc. SPIE 9321, 93210Q-1 (2015).
- L. V. Titova, A. K. Ayesheshim, A. Golubov, et al., Proc. SPIE 8585, 85850Q-1 (2013).
- L. V. Titova, A. K. Ayesheshim, A. Golubov, et al., Sci. Rep. 3, 2363 (2013).
- 22. K.-T. Kim, J. Park, S. J. Jo, et al., Sci. Rep., **3.** 2296 (2013).
- 23. A. De Amicis, S. De Sanctis, S. Di Cristofaro, et al., Mut. Res. **793**, 150 (2015).
- 24. B. S. Alexandrov, K. Ø. Rasmussen, A. R. Bishop, et al., Biomed. Optics Express 2, 2679 (2011).
- 25. J. Bock, Y. Fukuyo, S. Kang, et al., PLoS One 5, e15806 (2010).
- 26. В. И. Федоров, А. С. Погодин, Т. Д. Дубатолова и др., Биофизика 46, 298 (2001).
- 27. Zh. Mi, Infrared Phys. 29, 631 (1989).
- В. И. Федоров и И. Е. Лихенко, Миллиметровые волны в биологии и медицине, № 3, 62 (2011).
- 29. В. И. Федоров и Г. Ф. Бахарев, Миллиметровые волны в биологии и медицине, № 2, 25 (2010).
- В. И. Федоров, Н. Я. Вайсман, Е. Ф. Немова и др., Биофизика 59 (3), 558 (2014).
- 31. В. И. Федоров и Н. Я. Вайсман, Биофизика **60** (5), 1009 (2015).
- В. И. Федоров, Н. Я. Вайсман, Е. Ф. Немова и др., Биофизика 58 (6), 1043 (2013).
- 33. А. А. Огиенко, С. А. Федорова и Э. М. Баричева, Генетика **43** (10), 1341 (2007).

- 34. В. Д. Анцыгин, А. А. Мамрашев, Н. А. Николаев и др., Автометрия **46** (3), 110 (2010).
- 35. J. M. Bland and D. G. Altman, Br. Med. J. **328**, 1073 (2004).
- 36. П. Ф. Рокицкий, Биологическая статистика (Вышэйшая школа, Минск, 1973).
- 37. В. Н. Бинги, Биофизика 61 (1), 201 (2016).
- В. Н. Бинги, Принципы электромагнитной биофизики (Физматлит, М., 2011).
- В. И. Федоров, Биомед. радиоэлектроника, № 1, 34 (2014).
- 40. А. Л. Чижевский, Аэроионификация в народном хозяйстве (Госпланиздат, М., 1960).
- В. М. Орлов, Насекомые в электрических полях (биологические феномены и механизм восприятия) (Изд-во ТГУ, Томск, 1990).
- 42. Н. Я. Вайсман и М. Д. Голубовский, Докл. РАН **419** (1), 130 (2008).

Development of F1 Offspring from Mature Oocytes after Terahertz Exposure of Parent Drosophila

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

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

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

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

The effect of terahertz radiation (0.1-2.2 THz) on the dynamics of metamorphosing into the adult stage of F1 progeny fruit flies, derived from crosses of exposed and unexposed parental species in various combinations, was studied. In the offspring of both sexes obtained after the irradiation of female flies it was found out that peak emergence of mature individuals was shifted towards the earlier emergence and the period of transition into adults was shortened. Metamorphosis in the offspring of irradiated males and nonirradiated females is distinguished by a number of parameters. It is hypothesized that the effect of terahertz radiation on the dynamics of the onset of the adult stage could be associated with one or more mechanisms by which expression of genes and signaling pathways that control the development of Drosophila is modified.

Key words: terahertz radiation, biological effects of electromagnetic fields, Drosophila, oocyte, development of the offspring