

УДК: 575.21:575.224:595.773.4:539.1.047

Компоненти пристосованості у *Drosophila melanogaster* за впливу мікрохвильового опромінювання Л.Д.Дика, В.Ю.Страшнюк, Ю.Г.Шкорбатов

Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)
lilya_dikaya@ukr.net

В лінії дикого типу Oregon-R *Drosophila melanogaster* досліджували вплив мікрохвильового випромінювання на прояв кількісних ознак і виникнення мутацій. Самців імаго опромінювали у віці двох діб (частота 36,64 ГГц, щільність потужності 0,01; 0,1 і 1 Вт/м², експозиція 10 с) і спарювали з неопроміненими самками. У двох наступних поколіннях досліджували ефекти опромінення за яйцепродукцією самок, часткою незапліднених яєць, частотою домінантних летальних мутацій, смертністю на стадії лялечки, кількістю нащадків імаго. За щільності потужності 0,01 Вт/м² суттєвих ефектів не спостерігали. За 0,1 Вт/м² збільшувалася частка незапліднених яєць. Яйцепродукція самок в поколінні Р була на рівні контролю, а в поколінні F₁ за щільності потужності 1 Вт/м² знижувалася. За кількістю нащадків імаго і лялечковою смертністю не виявлено значущого впливу опромінення у поколіннях F₁ і F₂. У нащадків F₁ за щільності потужності 1 Вт/м² виявлено ефект гормезису за рівнем домінантних леталей та часткою незапліднених яєць. У поколінні F₂ ефект змінювався на протилежний.

Ключові слова: НВЧ-випромінювання, дрозофіла, плодючість, домінантні леталі, лялечкова смертність, пристосованість.

Компоненты приспособленности у *Drosophila melanogaster* при воздействии микроволнового излучения Л.Д.Дикая, В.Ю.Страшнюк, Ю.Г.Шкорбатов

В линии дикого типа Oregon-R *Drosophila melanogaster* исследовали влияние микроволнового излучения на проявление количественных признаков и возникновение мутаций. Самцов имаго облучали в возрасте двух суток (частота 36,64 ГГц, плотность мощности 0,01; 0,1 и 1 Вт/м², экспозиция 10 с) и спаривали с необлученными самками. В двух следующих поколениях исследовали яйцепродукцию самок, долю неоплодотворенных яиц, частоту доминантных летальных мутаций (ДЛМ), смертность на стадии куколки, количество потомков имаго. При плотности мощности 0,01 Вт/м² существенных эффектов не наблюдали. При 0,1 Вт/м² увеличивалась доля неоплодотворенных яиц. Яйцепродукция самок в поколении Р была на уровне контроля, а в поколении F₁ при плотности мощности 1 Вт/м² снижалась. По количеству потомков имаго и куколочной смертности не выявлено значимого влияния облучения в поколениях F₁ и F₂. В потомстве F₁ при плотности мощности 1 Вт/м² обнаружен эффект гормезиса по частоте ДЛМ и доле неоплодотворенных яиц. В поколении F₂ эффект менялся на противоположный.

Ключевые слова: КВЧ-излучение, дрозофила, плодовитость, доминантные летали, куколочная смертность, приспособленность.

Fitness components in *Drosophila melanogaster* after the exposure to microwave radiation

L.D.Dyka, V.Yu.Strashnyuk, Yu.G.Shkorbatov

The effects of microwave radiation on the expression of quantitative traits and mutation emergence in wild type line Oregon-R in *Drosophila melanogaster* were investigated. Two-day-old males were exposed (frequency of 36.64 GHz, the power density of 0.01, 0.1 and 1 W/m², 10 seconds exposure) and then paired with non-irradiated females. The effects of radiation on egg production, portion of unfertilized eggs, frequency of dominant lethal mutations (DLM), pupal mortality and the number of offspring adults in two next generations were investigated. When the power density was 0.01 W/m² no significant effects were observed. When the power density was 0,1 W/m² the portion of unfertilized eggs increased. Egg production of the females in P generation was at the control level, and in the F₁ generation decreased at the power density of 1 W/m². No significant effects of irradiation on the number of offspring adults and pupal mortality were revealed in the F₁ and F₂ generations. At the power density of 1 W/m² hormesis effect was found in the F₁ generation by the frequency of DLM and the portion of unfertilized eggs. In the F₂ generation, the effect was reversed.

Key words: short-wave radiation, *Drosophila*, fertility, dominant lethal mutations, pupal mortality, fitness.

Вступ

Проблема впливу електромагнітних полів (ЕМП) на біологічні об'єкти привертає увагу в зв'язку зі збільшенням «електромагнітного забруднення» навколишнього середовища (Бецкий, 1994; Redlarski et al., 2015; Shckorbatov, 2014). Розвиток радіозв'язку, радіолокації, радіомовлення, телебачення, а також інших спеціалізованих систем передачі інформації та енергії призвів до підвищення загального рівня ЕМП різних частотних діапазонів, інтенсивності та режимів генерації в навколишньому середовищі. Широко впроваджується технологічне обладнання різного призначення, що використовує надвисокочастотне випромінювання, змінні та імпульсні магнітні поля, медичні терапевтичні та діагностичні установки, засоби візуального відображення інформації на електронно-променевих трубках (монітори, комп'ютери, телевізори тощо), промислове обладнання на електроживленні, електропобутові прилади, індивідуальні засоби зв'язку (мобільні телефони) тощо. На сьогодні можна констатувати посилення впливу електромагнітного випромінювання на живі організми. Всесвітня організація охорони здоров'я вважає цю проблему одною з найважливіших для людства (WHO, 1997).

Процеси взаємодії електромагнітних полів з живою клітиною, живим організмом досить складні і на даний час у повній мірі не досліджені. Відомо, що вплив мікрохвильового випромінювання може нести небезпеку для здоров'я. Міжнародне агентство з дослідження раку (IARC) класифікує радіочастотні електромагнітні поля як імовірно канцерогенні для людини (WHO/IARC, 2011). Дослідження на модельному об'єкті, яким є плодова мушка, актуальні з точки зору виявлення біологічної дії ЕМП. З огляду на генетичну безпеку особливий інтерес представляє дослідження наслідків мікрохвильового опромінення в ряду поколінь.

Метою роботи було дослідити вплив мікрохвильового опромінення на прояв кількісних ознак і виникнення мутацій у двох поколіннях *Drosophila melanogaster* Meig. У завдання роботи входило дослідити ефекти мікрохвильового опромінення у дрозофіли за такими компонентами пристосованості, як яйцепродукція самок, частка незапліднених яєць, частота домінантних летальних мутацій, смертність на стадії лялечки, кількість нащадків імаго.

Об'єкти та методи дослідження

У роботі використовували лінію дикого типу Oregon-R *Drosophila melanogaster* з колекції кафедри генетики і цитології Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна.

Мух вирощували на стандартному цукрово-дріжджовому живильному середовищі при температурі $24,0 \pm 0,5^\circ\text{C}$. Культури дрозофіли розвивалися в стаканчиках об'ємом 60 мл. Обсяг живильного середовища в кожному стаканчику становив 10 мл.

Джерелом НВЧ-випромінювання служив випромінювач мікрохвильового діапазону, розроблений і сконструйований на кафедрі теоретичної радіофізики Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна на основі діода Гана (автор і розробник В.Н.Биков). Цей пристрій генерує ЕМП з частотою 36,64 ГГц.

Щільність потужності випромінювання задавали розташуванням об'єкта на певній відстані від джерела. Використовували три варіанти щільності: 0,01; 0,1 і 1 Вт/м², експозиція складала 10 секунд. Опромінювали самців імаго у віці 2-х діб, після чого їх спарювали з неопроміненими віргінними самками того ж віку. Компоненти пристосованості досліджували в потомстві опромінених мух. У контрольних варіантах експериментів опромінення мух не проводили.

Частота, яку застосовували у даній роботі (36,64 ГГц), належить до групи Ka (27–40 ГГц), що використовується в різних радіолокаційних системах (Richards, 2014), зокрема в поліцейських радарах. Згідно Michaelson (1980), мікрохвилі з інтенсивністю нижче 100 Вт/м² не виробляють суттєвого теплового ефекту.

Для визначення яйцепродукції віргінних самок тримали протягом трьох днів на стандартному середовищі, а потім схрещували протягом доби з триденними самцями, які напередодні були опромінені, і поміщали на чашки Петрі, заповнені цукрово-агаровим середовищем (на 100 мл дистильованої води – 3 г агар-агару і 5 г цукру) з тонким шаром дріжджової суспензії на поверхні. Через 8 годин підраховували кількість яєць, відкладених десятьма самками на кожній чашці Петрі.

Кількість нащадків імаго тісно корелює із загальною пристосованістю особин (Yamasaki, 1984). Визначали середній вихід імаго в потомстві однієї пари батьківських особин після семиденної яйцекладки.

Частоту домінантних летальних мутацій (ДЛМ) визначали за стандартною методикою (Тихомирова, 1990). Від самок у віці 4-х діб отримували кладки яєць на чашках Петрі. Через 8 годин

від початку експерименту підраховували число відкладених яєць, а ще через 48 годин враховували число нерозвинутих яєць, класифікуючи при цьому прозорі яйця як незапліднені, світлі матові – як ранні леталі (загибель сталася в перші 9 годин розвитку), темні – як пізні леталі (загибель сталася через 9 годин розвитку). Частоту домінуючих леталей визначали як відсоток нерозвинутих яєць від загальної кількості запліднених яєць. У дослідженні застосовували сліпий метод: варіанти досліду були зашифровані, і експериментатор не знав заздалегідь, який саме варіант він досліджує.

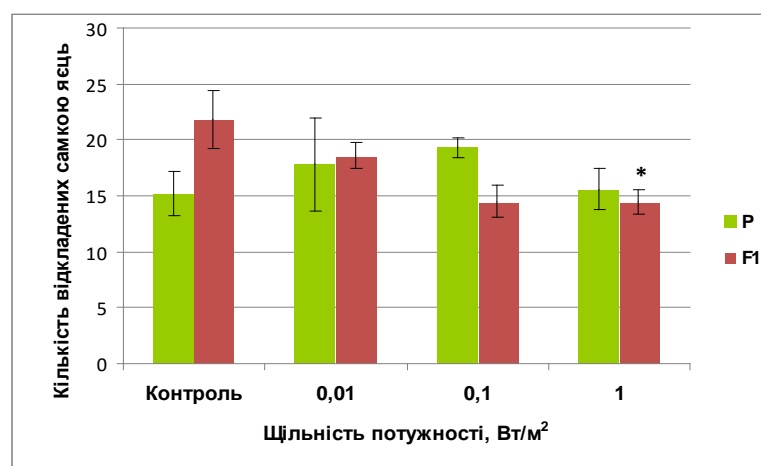
Про рівень постембріональної смертності судили за часткою нерозвинутих лялечок від загального їх числа у нащадків кожної пари мух.

Проведено 3 повторності досліду, результати яких, в основному, відтворювалися.

Проведено статистичний аналіз даних. Перевірку на нормальність розподілів визначали стандартними методами. Для параметричних ознак (яйцепродукція, кількість нащадків імаго) використовували дисперсійний аналіз. Значущість відмінностей оцінювали за t-критерієм Стьюдента. Якісні ознаки (рівень ДЛМ, смертність на стадії лялечки) аналізували методом визначення часток, їх стандартної похибки. Достовірність відмінностей оцінювали за допомогою ф-перетворення і F-критерію Фішера. Силу впливу фактору визначали за допомогою дисперсійного аналізу за методом Плохинського (Атраментова, Утевская, 2008).

Результати

Плодючість організмів є важливою компонентою пристосованості. Результати дослідження впливу КВЧ-опромінення на яйцепродукцію самок дрозофіли при різній інтенсивності фактора (щільності потужності) представлені на рис. 1.



* – $p < 0,05$.

Рис. 1. Яйцепродукція самок в лінії Oregon-R *Drosophila melanogaster* після мікрохвильового опромінення

У самок батьківського покоління (P) не виявлено значущих змін за яйцепродукцією. У поколінні F₁ статистично значимий ефект мав місце після опромінення за щільності потужності 1 Вт/м², яйцепродукція самок знизилася на 33,9% щодо контролю ($p < 0,05$). При 0,01 і 0,1 Вт/м² значущого впливу ЕМП не виявлено.

На рис. 2 представлені дані про частку незапліднених яєць у двох поколіннях дрозофіли після КВЧ-опромінювання самців. У першому поколінні спостерігали двократне збільшення відсотка незапліднених яєць при щільності потужності 0,1 Вт/м², у потомків F₂ ефект не зберігався. За щільності потужності 1 Вт/м² досліджуваний показник у першому поколінні був у п'ять разів нижчий, ніж у контролі, тоді як у другому поколінні спостерігали протилежні зміни: частка незапліднених яєць збільшилася відносно контролю у 2,2 рази.

Отримані дані свідчать про те, що мікрохвильове опромінювання за певної інтенсивності може істотно впливати на відсоток незапліднених яєць, що, в свою чергу, може вносити певний вклад у репродуктивний потенціал дрозофіли.

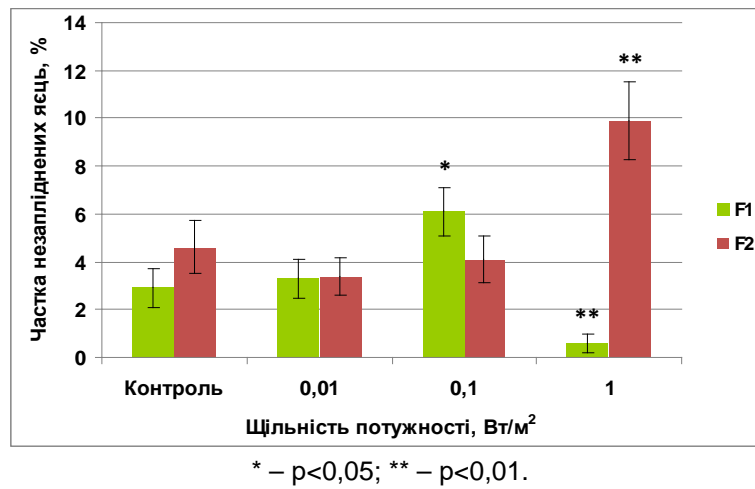


Рис. 2. Частка незапліднених яєць в лінії Oregon-R *Drosophila melanogaster* після мікрохвильового опромінювання

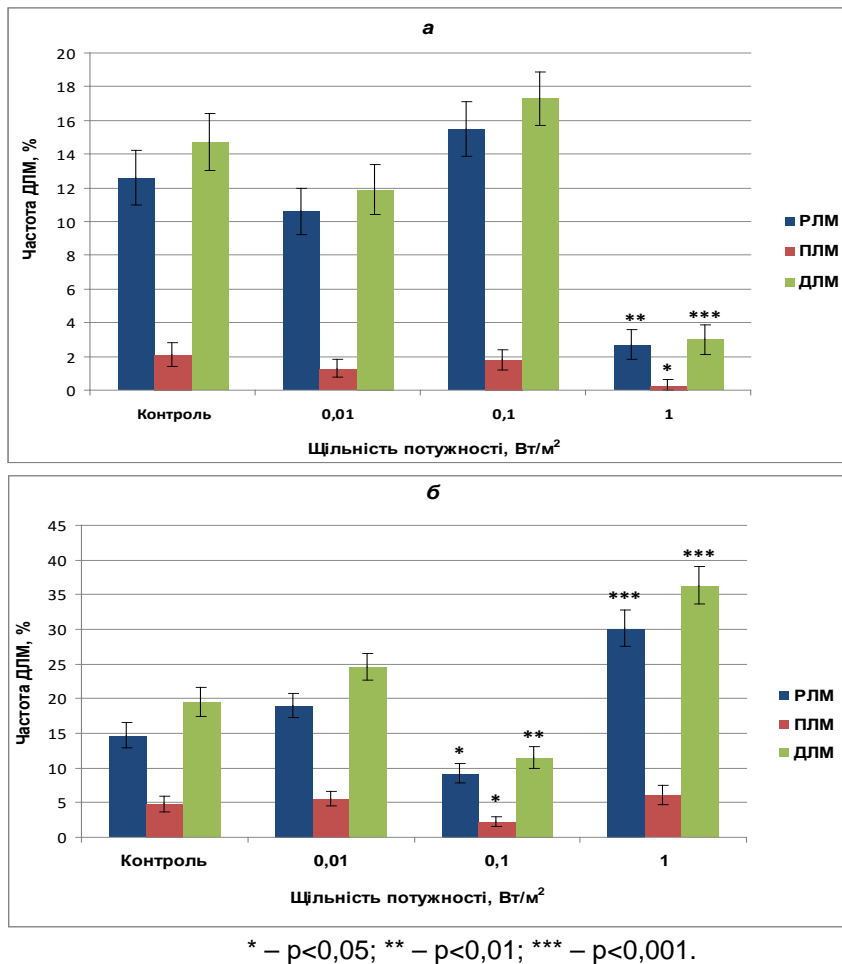


Рис. 3. Частота доміантних летальних мутацій в лінії Oregon-R *Drosophila melanogaster* після мікрохвильового опромінювання: а) у поколінні F₁; б) у поколінні F₂

Домінантні летальні мутації характеризують рівень ембріональної смертності, яка також є важливою компонентою загальної пристосованості. Дані про частоту ДЛМ у потомстві опромінених мух, включаючи ранні (РЛМ) і пізні (ПЛМ) леталі, наведено на рис. 3.

У першому поколінні за щільності потужності 0,01 і 0,1 Вт/м² значущих ефектів не виявлено. При 1 Вт/м² спостерігали істотне зниження рівня ранніх і пізніх леталей, загальний рівень ДЛМ при цьому зменшився в 5 разів ($p < 0,001$). Таким чином, у першому поколінні після мікрохвильового опроміювання за щільності потужності 1 Вт/м² мав місце ефект радіаційного гормезису. Можна говорити про те, що за даної інтенсивності НВЧ-опроміювання має генопротекторну дію.

У другому поколінні ефект не зберігався. Більше того, за щільності потужності 1 Вт/м² спостерігали зростання частоти РЛМ на 51,3% і сумарної ДЛМ на 46,3% ($p < 0,001$) щодо контролю. Вірогідно, це обумовлено зниженням тиску добору в першому поколінні після опромінення.

За щільності потужності 0,1 Вт/м² частота ранніх і пізніх леталей у нащадків F₂ була знижена в порівнянні з контролем, загальний рівень ДЛМ знизився на 40,0% ($p < 0,01$).

Кількість нерозвинених лялечок є показником постембріональної смертності. Дані про лялечкову смертність у двох поколіннях *D. melanogaster* після НВЧ-опроміювання представлені на рис. 4. Значущих змін даного показника відносно контролю не спостерігали ні в першому, ні в другому поколінні після опромінення.

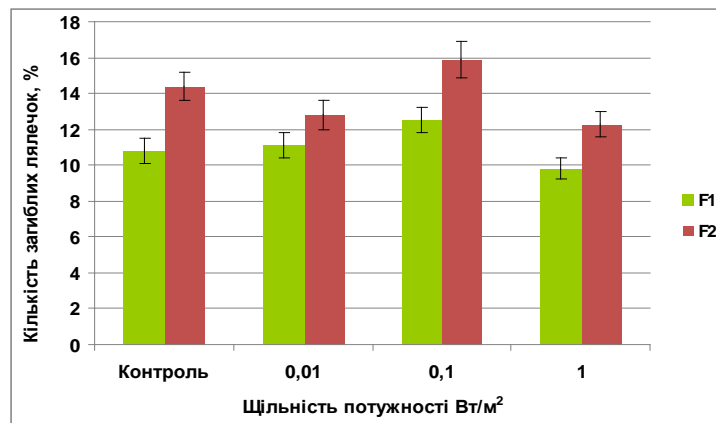


Рис. 4. Смертність на стадії лялечки в лінії Oregon-R *Drosophila melanogaster* після мікрохвильового опроміювання

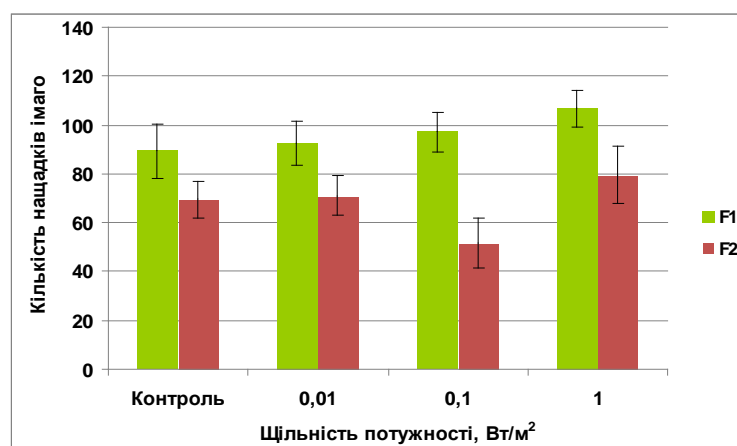


Рис. 5. Кількість нащадків імаго в лінії Oregon-R *Drosophila melanogaster* після мікрохвильового опроміювання

Кількість нащадків імаго залежить від плодючості батьківських особин і виживання нащадків на предімагінальних стадіях розвитку і є одним з інтегральних показників пристосованості (Yamasaki, 1984). Дані про вихід імаго в потомстві дрозофіли після НВЧ-опромінення представлені на рис. 5. Статистично значимого ефекту опромінення у нащадків F_1 і F_2 за даним показником не виявлено.

Таким чином, за щільності потужності $0,01 \text{ Вт/м}^2$ суттєвих ефектів НВЧ-опромінення за дослідженими ознаками не спостерігали. За щільності потужності $0,1 \text{ Вт/м}^2$ у першому поколінні після опромінення ефект було виявлено лише за часткою незапліднених яєць, яка була вища за контрольні значення. За щільності потужності 1 Вт/м^2 у поколінні F_1 за такими ознаками, як частка незапліднених яєць та рівень ембріональної смертності (ДЛМ), виявлено ефект гормезису. У другому поколінні ефект не зберігався, змінювався на протилежний. Яйцепродукція самок в поколінні Р була на рівні контролю, а в поколінні F_1 за щільності потужності 1 Вт/м^2 дещо знижувалася. За кількістю нащадків імаго і лялечковою смертністю не виявлено значущого впливу опромінення у поколіннях F_1 і F_2 .

Для оцінки сили впливу НВЧ-опромінення на досліджувані показники використовували дисперсійний аналіз однофакторних комплексів. Сила впливу фактора визначається як частка факторіальної мінливості в загальній мінливості ознаки (Атраментова, Утевская, 2008). Результати аналізу представлені в таблиці.

Таблиця.

Результати дисперсійного аналізу впливу мікрохвильового опромінювання на компоненти пристосованості у дрозофіли

Ознаки	Покоління після опромінення	Показники дисперсійного аналізу		
		h^2	F ϕ	p
Яйцепродукція самок	Р	14,9%	0,47	> 0,05
	F_1	63,2%	4,6	< 0,05
Частка незапліднених яєць	F_1	1,1%	6,7	< 0,05
	F_2	6,6%	38,3	< 0,001
Частота ДЛМ	F_1	2,1%	13,7	< 0,001
	F_2	4,3%	24,7	< 0,001
Смертність на стадії лялечки	F_1	0,1%	3,2	> 0,05
	F_2	0,2%	3,7	> 0,05
Кількість нащадків імаго	F_1	3,0%	0,7	> 0,05
	F_2	5,9%	1,4	> 0,05

Згідно з проведеними розрахунками, мікрохвильове опромінення не мало значущого впливу на яйцепродукцію самок батьківського покоління, лялечкову смертність та кількість нащадків імаго в обох досліджених поколіннях. У першому поколінні значущий вплив градацій фактору встановлено для яйцепродукції самок: статистична сила впливу становила $h^2=63,2\%$, для частки незапліднених яєць: $h^2=1,1\%$, для частоти ДЛМ: $h^2=2,1\%$. У другому поколінні значущий вплив опромінення виявлено за часткою незапліднених яєць, сила впливу становила – $h^2=6,6\%$, за рівнем ДЛМ: $h^2=4,3\%$.

Обговорення

Існує досить обширний матеріал про вплив ЕМП на різні компоненти пристосованості у дрозофіли, в тому числі про його генетичні наслідки. Треба відзначити, що результати, отримані різними авторами, часто суперечливі. Це можна пояснити різними умовами експериментів: частотними характеристиками поля, щільністю потужності, різною експозицією, стадією розвитку організмів, на якій проводився вплив.

У наших попередніх роботах було показано, що мікрохвильове випромінювання спричиняє значне зниження кількості нащадків у дрозофіли (Shskorbatov et al., 2003, 2004, 2007). Схожі ефекти мікрохвиль на плодючість дрозофіли були продемонстровані у роботах інших авторів (Atli, Unlu, 2006, 2007). За впливу електромагнітного поля з частотою 10 ГГц (3 год експозиції – 30-хвилинний інтервал – 3 год експозиції) середнє число нащадків було значно меншим, ніж у контролі (Atli, Unlu, 2006). Подібним чином, ЕМП з частотою 10 ГГц (9,8 мВт/кг) знижувало плодючість у дрозофіли за показником яйцепродукції (Atli, Unlü, 2007).

Зниження фертильності у дрозозфіли при мікрохвильовому опроміненні з довжиною хвилі близько 7 мм спостерігали у роботі Залюбовської (1973); за довжини хвиль 5,5 і 8 мм ефекти були меншими.

На противагу цьому, згідно з Вайсброт та ін. (Weisbrot et al., 2003), за впливу мікрохвиль (1,900 МГц; 1,4 Вт/кг) протягом 10-денного періоду розвитку від часу відкладки яєць до стадії лялечки (60 хв об 11-й ранку і 60 хв о 4-й вечора щодня) збільшувалась чисельність потомства у дрозозфіли. Слід зазначити, що експериментальні умови в цій роботі були особливими. Зокрема, личинок дрозозфіли опромінювали мікрохвилями, коли вони перебували у живильному середовищі з високим вмістом води. Це, за нашою думкою, призводило до інтенсивного поглинання енергії мікрохвильового випромінювання живильним середовищем. Як наслідок, личинки отримували лише невелику частку від загальної мікрохвильової енергії.

Питання про можливість індукції мутацій у дрозозфіли мікрохвилями в науковій літературі є дискусійним. У нашій попередній роботі (Shkorbatov et al., 2007) було показано зростання частоти домінантних леталей, індукованих мікрохвильовим випромінюванням (35 ГГц, інтенсивність від 30 до 265 мкВт/см², експозиція 10 сек). В іншій роботі (Panagoropoulos et al., 2007) дрозозфіл опромінювали *in vivo* GSM 900 МГц (глобальна система мобільного телекомунікації) та DCS 1800 МГц (цифрова стільникова система) від цифрового мобільного телефону протягом декількох хвилин на день у перші 6 днів життя імаго. У клітинах опромінених мух на всіх етапах раннього та середнього оогенезу була виявлена індукована мікрохвилями фрагментація ДНК. Автори повідомили про зниження плодючості, що було пов'язано з дегенерацією великої кількості яйцевих камер (фолікулярних клітин, що живлять клітини і яйцеклітини).

Але інші дослідницькі групи не зареєстрували суттєвої мутагенної дії мікрохвиль. Марек та ін. (Marek et al., 1985) не виявили істотного впливу мікрохвильового випромінювання (частота 29, 98,5, 146,36 і 2375 МГц, експозиція – 5 хв, інтенсивність в діапазоні 15–25 Вт/см²) на частоту зчеплених зі статтю рецесивних летальних мутацій у дрозозфіли. У роботі (Hamnerius et al., 1985) було показано, що мікрохвилі з частотою 12 МГц та інтенсивністю до 20 Вт/кг не впливають на гени, що контролюють пігментацію очей у дрозозфіли.

Наші дані демонструють зниження ембріональної смертності та частки незапліднених яєць у першому поколінні мух після НВЧ-опромінення за щільності потужності 1 Вт/м², що може бути інтерпретовано як прояв ефекту гормезису. Однак у поколінні F₂ спостерігалось суттєве підвищення цих показників. Отримані результати свідчать про те, що, навіть за стимулюючої дії мікрохвильового опромінення у першому поколінні, його віддалені наслідки можуть мати зворотній характер.

Якщо торкатися механізмів дії ЕМП мікрохвильового діапазону на клітинному та молекулярному рівнях, то, як показано на різних типах клітин, вони здатні спричиняти пошкодження клітинних мембран (Cammaerts et al., 2011; Shkorbatov et al., 2011), викликати стрес-реакцію (Ennamany et al., 2008, Vijayaiahmi et al., 2014), індукувати окислювальний стрес (Yakumenko et al., 2015). Серед різноманітних каналів дії мікрохвиль на клітину важливу роль відіграє їхній вплив на клітинне ядро, про що свідчать дослідження електрокінетичних особливостей клітинних ядер і хроматину (Шахбазов и др., 1992). Зміни експресії генів під впливом мікрохвиль показані у роботах (Karaca et al., 2012; Nylund et al., 2009, Shakina et al., 2011, 2015).

Раніше нами було показано, що мікрохвильове опромінювання на стадії ембріогенезу (частота 36,64 ГГц, щільність потужності 1 Вт/м², експозиція 30 с) мало стимулюючий вплив на ендоредуплікацію в онтогенезі дрозозфіли: в слинних залозах 0-годинних передлялечок ступінь політенії хромосом збільшувалася в середньому на 7,5% (Дука et al., 2016). Цей результат теж можна розглядати як прояв ефекту гормезису, який у даному випадку проявлявся як посилення метаболічного потенціалу клітин.

Гормезис описується як стимуляція низькою дозою діючого фактору, який спричиняє гальмування у вищих дозах. Це загальнобіологічне явище, яке базується на стимуляції певних систем організму, активації захисних і репараційних систем клітин, що індукуються у відповідь на порушення гомеостазу (Mushak, 2007). Аналіз літератури відносно ефекту гормезису демонструє серйозні прогалини в науковому розумінні цього явища. За думкою різних авторів, обґрунтування гормезису залишаються спекулятивними. Емпіричні дані, призначені для тестування гормезису, обмежені. Немає достатніх узагальнень, особливо щодо механізмів, оцінки ризиків і віддалених наслідків подібних впливів. Всі ці питання є суттєвими, зокрема, з точки зору політики у галузі охорони здоров'я (Mushak, 2007; Roger, 1991).

Висновки

1. НВЧ-опромінення самців імаго (частота 36,64 ГГц, щільність потужності 0,01; 0,1 і 1 Вт/м²) не впливало на яйцепродукцію самок батьківського покоління. У поколінні F₁ достовірний ефект мав місце за щільності потужності 1 Вт/м²: яйцепродукція знизилася на 33,9%. Сила впливу фактору була на рівні 63,2%.
2. У поколінні F₁ після НВЧ-опромінення спостерігали двократне збільшення відсотка незапліднених яєць за щільності потужності 0,1 Вт/м², у потомків F₂ ефект не зберігався. За щільності потужності 1 Вт/м² досліджуваний показник у поколінні F₁ був у п'ять разів нижчий, ніж у контролі, тоді як у поколінні F₂ збільшувався відносно контролю у 2,2 рази. Сила впливу градацій фактору у нащадків F₁ становила 1,1%, в F₂ – 6,6%.
3. У поколінні F₁ після КВЧ-опромінювання не виявлено значущих змін рівня домінуючих леталей у дрозофіли за щільності потужності 0,01 і 0,1 Вт/м². При 1 Вт/м² спостерігали істотне зниження рівня ранніх і пізніх леталей, загальний рівень ДЛМ зменшився в 5 разів. У нащадків F₂ за щільності потужності 0,1 Вт/м² частота РЛМ і ПЛМ була нижчою за контрольні значення, загальний рівень ДЛМ знизився на 40,0%. За щільності 1 Вт/м² спостерігали зростання частоти РЛМ на 51,3% і сумарної ДЛМ на 46,3%. Сила впливу фактору в поколінні F₁ становила 2,1%, в F₂ – 4,3%.
4. НВЧ-опромінювання не мало істотного впливу на лялечкову смертність та кількість нащадків імаго у двох поколіннях дрозофіли.

Список літератури

- Атраментова Л.А., Утевская О.М. Статистические методы в биологии: учебник для студ. высш. уч. зав. – Горловка: «Видавництво Ліхтар», 2008. – 248с. /Atramentova L.A., Utevskaia O.M. Statisticheskiye metody v biologii: uchebnyk dlya stud. vyssh. uch. zav. – Gorlovka: «Vydavnytsvo Likhtar», 2008. – 248s./
- Бецкий О.В. Электромагнитные миллиметровые волны и живые организмы // Биологические аспекты низкоинтенсивных миллиметровых волн. – М., 1994. – С. 8–38. /Betskiy O.V. Elektromagnitnyye millimetrovyye volny i zhivyye organizmy // Biologicheskiye aspekty nizkointensivnykh millimetrovykh voln. – M., 1994. – S. 8–38./
- Залюбовская Н.П. Реакция живых организмов на действие электромагнитных миллиметровых волн // Усп. физ. наук. – 1973. – Т.110. – С. 462–464. /Zalyubovskaya N.P. Reaktsiya zhivykh organizmov na deystviye elektromagnitnykh millimetrovykh voln // Usp. Fiz. Nauk. – 1973. – T.110. – S. 462–464./
- Тихомирова М.М. Генетический анализ. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1990. – 280с. /Tikhomirova M.M. Geneticheskiy analiz. – L.: Izd-vo LGU, 1990. – 280s./
- Шахбазов В.Г., Шкорбатов Ю.Г., Грабина В.А. Влияние электромагнитного излучения миллиметрового диапазона на электрокинетические свойства хроматина и клеточных ядер // Молекулярная генетика и биофизика. – 1992. – №16. – С. 30–33. /Shakhbazov V.G., Shkorbatov Yu.G., Grabina V.A. Vliyanie elektromagnitnogo izlucheniya millimetrovogo diapazona na elektrokineticheskiye svoystva khromatina i kletochnykh yader // Molekulyarnaya genetika i biofizika. – 1992. – №16. – S. 30–33./
- Atli E., Ünlü H. The effects of microwave frequency electromagnetic fields on the development of *Drosophila melanogaster* // International Journal of Radiation Biology. – 2006. – Vol.82. – P. 435–441.
- Atli E., Ünlü H. The effects of microwave frequency electromagnetic fields on the fecundity of *Drosophila melanogaster* // Turk. Journ. Biol. – 2007. – Vol.31. – P. 1–5.
- Cammaerts MC, Debeir O, Cammaerts R. Changes in *Paramecium caudatum* (protozoa) near a switched-on GSM telephone // Electromagnetic Biology and Medicine. – 2011. – Vol.30 (1). – P. 57–66.
- Dyka L.D., Shakina L.A., Strashnyuk V.Yu., Shkorbatov Yu.G. Effects of 36,6 GHz and static magnetic field on degree of endoreduplication in *Drosophila melanogaster* polytene chromosomes // International Journal of Radiation Biology. – 2016. – Vol.92, Issue 4. – P. 222–227.
- Ennamany R., Fitoussi R., Vie K. et al. Exposure to electromagnetic radiation induces characteristic stress response in human epidermis // Journal of Investigative Dermatology. – 2008. – Vol.128. – P. 743–746.
- Hamnerius Y., Rasmuson A., Rasmuson B. Biological effects of high frequency electromagnetic fields on *Salmonella typhimurium* and *Drosophila melanogaster* // Bioelectromagnetics. – 1985. – Vol.6. – P. 405–414.
- Karaca E., Durmaz B., Aktug H. et al. The genotoxic effect of radiofrequency waves on mouse brain // Journal of Neurooncology. – 2012. – Vol.106 (1). – P. 53–58.
- Marec F., Ondracek J., Brunnhofer V. The effect of repeated microwave irradiation on the frequency of sex-linked recessive lethal mutations in *Drosophila melanogaster* // Mutation Research. – 1985. – Vol.157. – P. 163–167.

- Michaelson S.M. Microwave biological effects: an overview // Proceedings of the IEEE. – 1980. – Vol.68 (1). – P. 40–49.
- Mushak P. Hormesis and its place in nonmonotonic dose-response relationships: some scientific reality checks // Environmental Health Perspectives. – 2007. – Vol.115 (4). – P. 201–211.
- Nylund R., Tammio H., Kuster N., Leszczynski D. Proteomic analysis of the response of human endothelial cell line EA.hy926 to 1800 GSM mobile phone radiation // Journal of Proteomics & Bioinformatics. – 2009. – Vol.2 (10). – P. 455–462.
- Panagopoulos D.J., Chavdoula E.D., Nezis I.P., Margaritis L.H. Cell death induced by GSM 900-MHz and DCS 1800-MHz mobile telephony radiation // Mutation Research. – 2007. – Vol.626. – P. 69–78.
- Redlarski G., Lewczuk B., Żak A. et al. The Influence of electromagnetic pollution on living organisms: historical trends and forecasting changes // BioMed Research International. – 2015. – Article ID 234098.
- Richards M.A. Fundamentals of radar signal processing. – New-York et al.: McGraw-Hill Education, 2014. – 528p.
- Roger M. Macklis and Beverly Beresford // Radiation Hormesis. – J. Nucl. Med. – 1991. – Vol.32. – P. 350–359.
- Shakina L.A., Pasiuga V.N., Dumin O.M., Shkorbatov Yu.G. Effects of microwaves on the puffing pattern of *D. melanogaster* // Central European Journal of Biology. – 2011. – Vol.6 (4). – P. 524–530.
- Shakina L.A., Kolchigin N.N., Shkorbatov Y.G. Microwave irradiation and magnetic field effects on puffing pattern in *Drosophila melanogaster* // Advances in Cell Biology and Biotechnology. Abstract book. – Lviv, 2015. – P.20.
- Shkorbatov Y. The main approaches of studying the mechanisms of action of artificial electromagnetic fields on cell // Journal of Electrical & Electronic Systems. – 2014. – Vol.3 (2) – P.123.
- Shkorbatov Y.G., Evseeva 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. – P. 823–824.
- Shkorbatov Y.G., Evseeva M.V., Shakhbazov V.G. et al. Transvection effect and viability of *Drosophila* under the influence of the microwave radiation // MSMW'04 Symposium Proceedings. The Fifth International Kharkov Symposium on Physics and Engineering of Microwaves, Millimeter, and Submillimeter Waves. – 2004. – P. 879–880.
- Shkorbatov Y., Pasiuga V., Shakina L. et al. *Drosophila melanogaster* viability and mutability under the influence of low energy microwave monochromatic and ultra wideband impulse field // 6-th International Conference on Antenna Theory and Techniques. – Sevastopol, 2007. – P. 289–291.
- Shkorbatov Y.G., Pasiuga V.N., Kolchigin N.N. et al. Cell nucleus and membrane recovery after exposure to microwaves // Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. – 2011. – Section B, Vol.65 (672/673). – P. 13–20.
- Vijayalaxmi, Cao Y., Scarfi M.R. Adaptive response in mammalian cells exposed to non-ionizing radiofrequency fields: A review and gaps in knowledge // Mutation Research – Review in Mutation Research. – 2014. – Vol.270. – P. 36–45.
- Weisbrot D., Lin H., Ye L. et al. Effects of mobile phone radiation on reproduction and development in *Drosophila melanogaster* // Journal of Cell Biochemistry. – 2003. – Vol.89. – P. 48–55.
- WHO/International Agency for Research on Cancer (IARC). – Press Release. – 2011. – No. 208, 31 May.
- WHO International EMF Project. 1997. (www.who.int/entity/peh-emf/en)
- Yakymenko I., Tsybulin O., Sidorik E. et al. Oxidative mechanisms of biological activity of low-intensity radiofrequency radiation // Electromagnetic Biology and Medicine. – 2015. – Vol.19. – P. 1–16.
- Yamasaki T. Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of *Drosophila melanogaster* // Genetics. – 1984. – Vol.108. – P. 201–211.

Представлено: О.М.Вайсерман / Presented by: A.M.Vaiserman

Рецензент: О.В.Горенська / Reviewer: O.V.Gorenskaya

Подано до редакції / Received: 20.03.2016