

## Динамика элементов приспособленности экспериментальных популяций дрозофилы в условиях хронического низкоинтенсивного облучения

© 2019. И. Н. Юранёва<sup>1</sup>, к. б. н., директор,  
В. Г. Зайнуллин<sup>1,2</sup>, д. б. н., профессор, зав. лабораторией,  
<sup>1</sup>Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина,  
167001, Россия, Сыктывкар, Октябрьский проспект, 55,  
<sup>2</sup>Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН,  
167982, Россия, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,  
e-mail: yuraneva@mail.ru, zainullin@frc.komisc.ru

Изучены последствия хронического облучения в малых дозах для экспериментальных (перекрывающихся) популяций дрозофилы, полученных от линий дикого типа *Canton-S* и *Oregon-R*, различающихся по содержанию мобильных генетических элементов. Показано, что хроническое облучение (0,25 мГр/ч) на протяжении 30 поколений приводит к дестабилизации генома, проявляющейся в изменении показателей приспособленности и мутабельности популяций, а именно, в достоверном повышении уровня эмбриональной смертности, снижении уровня жизнеспособности, повышении частоты доминантных летальных мутаций, понижении плодовитости в облучаемых популяциях. Поскольку у изучаемых популяций реакция на хроническое облучение в малых дозах отличалась, можно предположить, что в основе дифференциальной чувствительности к облучению лежат особенности самих линий *Drosophila melanogaster*, а именно их различия в генотипе и цитотипе.

**Ключевые слова:** *Drosophila melanogaster*, экспериментальные популяции, хроническое облучение.

## The dynamics of the elements of fitness of experimental populations of *Drosophila* under conditions of chronic low-intensity exposure

© 2019. I. N. Yuraneva<sup>1</sup> ORCID: 0000-0001-8287-81005<sup>†</sup>  
V. G. Zainullin<sup>1,2</sup> ORCID: 0000-0003-3343-9012<sup>†</sup>  
<sup>1</sup>Pitirim Sorokin Syktyvkar State University,  
55, Oktyabrskiy Prospekt, Syktyvkar, Russia, 167001,  
<sup>2</sup>Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch of RAS,  
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,  
e-mail: yuraneva@mail.ru, zainullin@frc.komisc.ru

One of the main issues of radiobiology is the study not only of the sensitivity of cellular structures and individual systems of the body under chronic irradiation, but also the study of genetic variability of populations. Chronic exposure increases mutations in the population and stabilizes the number of mutations after several generations. It is shown that as a result of low-dose exposure to natural populations, the genetic load has been growing for many generations until the level of mutation load stabilizes.

The study of the dynamics of genetic variability of populations, which is characterized by indicators of adaptation of individuals (fertility, viability) to environmental conditions and mutation load (dominant lethal mutations) allows not only to assess the sensitivity of populations to the effects of adverse factors, but also to determine the mechanisms of maintaining homeosis populations in changing conditions. The effects of low-dose chronic radiation on experimental populations of *Drosophila* derived from wild-type lines that differ in the content of mobile genetic elements are studied. It is shown that chronic irradiation (0.25 mGy/h, Ra-226) for 30 generations leads to destabilization of the genome, manifested in changes in the indicators of adaptability and mutability of populations, namely, in a significant increase in the level of embryonic mortality, reducing the level of viability, increasing the frequency of dominant lethals, reducing fertility in irradiated populations.

**Keywords:** *Drosophila melanogaster*, experimental populations, chronic low irradiation.

Разработка концепции защиты природы от радиационных воздействий, обеспечивающей одновременно охрану здоровья человека, стабильное функционирование экосистем и предотвращение снижения биологического разнообразия, является на современном этапе одной из основных задач современной радиэкологии [1]. Полученная на сегодня информация о последствиях «радиационных» аварий, привела к осознанию необходимости развития системы оценки экологического риска радиационных воздействий. Приложены значительные усилия к обоснованию фундаментальных принципов радиационной безопасности окружающей среды [2–4]. Одновременно большое внимание уделяется развитию методологии оценки экологического риска радиационных воздействий. Были получены первые количественные оценки уровней радиационного воздействия, превышение которых может привести к негативным эффектам в экосистемах [5]. В этой связи крайне необходимым является изучение последствий хронического облучения низкой интенсивности для популяций. Удобной моделью в таких исследованиях является дрозофила (*Drosophila melanogaster*).

### Материалы и методы исследования

В эксперименте использовали перекрывающиеся популяции линий дикого типа *D. melanogaster*, различающихся по цитотипу. *Oregon-R* характеризуется наличием копий полноразмерного *hobo* элемента, линия *Canton-S* имеет в геноме I-элемент [6]. Исходные «перекрывающиеся» модельные популяции *Canton-S* и *Oregon-R* были получены от пары особей соответствующих линий на 20 поколении (одно поколение 14 дней). На 20 поколении популяции разделены на «контрольные» и «облучаемые» по три каждого варианта. Размер каждого популяционного ящика составляет 25 x 21 x 21 см ( $V = 11025 \text{ см}^3$ ). Питательная среда находилась в 15 стаканчиках Вьеля, общий объём среды составлял около 200 мл; каждые три дня менялась питательная среда с тремя стаканчиками.

Контрольные и опытные популяции дрозофилы поддерживали в одинаковых условиях при температуре  $25,0 \pm 0,1 \text{ }^\circ\text{C}$  и 12-часовом режиме освещения на дрожжевой изюмной среде. Анализ плодовитости, жизнеспособности, уровня смертности на эмбриональной стадии (ЭС), на стадиях личинки и куколки, учёт доминантных летальных мутаций (ДЛМ)

проводили в пенициллиновых флакончиках (объём питательной среды – 4 мл) по стандартным методикам [7].

Опытные популяции подвергались хроническому гамма-излучению от источника  $^{226}\text{Ra}$  (5,6 сГр/ч) при мощности экспозиционной дозы 0,25 мГр/ч на протяжении всего эксперимента. Режим облучения был определён нами ранее [8]. Поглощённая доза за одно поколение составила 8 сГр. В работе использовали стандартные методы статистики и обрабатывали с использованием пакета Statistica v.8.

### Результаты и обсуждение

При хроническом облучении происходит увеличение уровня мутаций в популяции и через несколько поколений число мутаций стабилизируется. Таким образом, в результате облучения в малых дозах на природные популяции наблюдается рост генетического «груза» на протяжении многих поколений до тех пор, пока уровень мутационного «груза» не стабилизируется [9–17].

Из литературы известно, что спонтанный уровень ЭС для линий дикого типа *D. melanogaster* не превышает 15% [8, 18]. Нами показано, что уровень ЭС в контрольных популяциях *Canton-S* и *Oregon-R* со второго по седьмое поколение, изменялся в пределах 14,3–36,1 и 12,8–19,8% соответственно (табл. 1). Варьирование уровня ДЛМ отмечено в течение первых десяти поколений в контрольной популяции *Canton-S* и 15-ти – *Oregon-R* (рис. 1). Итак, стабилизация динамики изменчивости генотипа этих популяций по показателю ЭС происходит одновременно. Тогда как по уровню ДЛМ популяция *Canton-S* восстанавливается быстрее.

При хроническом облучении 28-ми поколений популяции *Canton-S* отмечено достоверное превышение частоты ЭС (табл. 1) и уровня ДЛМ (рис. 1) до восьмого поколения и снижение величин этих показателей до контрольных значений в последующих поколениях. Иная динамика прослеживается в облучаемой популяции *Oregon-R*: достоверное увеличение частоты ЭС в сравнении с контрольным уровнем выявлено на втором поколении и сохраняется в течение 28-ми (табл. 1); превышение уровня ДЛМ показано на протяжении всего периода облучения (рис. 1). Можно заключить, что популяции *Canton-S* и *Oregon-R*, различающиеся по генотипу, по-разному реагируют на действие хронического гамма-излучения по показателям «эмбриональная смертность» и «доминантные летали».

Таблица 1 / Table 1

Динамика частоты эмбриональной смертности *Drosophila melanogaster* в условиях хронического облучения (%) / The dynamics of the frequency of embryo mortality of *Drosophila melanogaster* under conditions of chronic irradiation (%)

Поколение Generations	<i>Canton-S</i>		<i>Oregon-R</i>	
	контроль control	облучение irradiation	контроль control	облучение irradiation
1	10,7±1,0	18,1±1,8*	12,2±1,2	13,3±1,2
2	23,9±2,1	44,9±3,6*	16,0±2,0	24,9±2,7*
3	19,8±2,6	28,5±2,5*	18,3±2,2	28,1±3,0*
4	36,1±2,6	55,2±3,0*	13,5±1,6	54,7±2,6*
5	18,2±1,9	24,5±2,0*	16,3±1,8	24,0±2,3*
6	14,3±1,9	33,4±2,7*	12,8±1,7	22,4±2,2*
7	17,1±2,2	25,7±2,5*	19,8±2,1	29,4±2,8*
8	9,9±1,6	18,4±2,5*	11,2±1,7	22,6±2,4*
9	13,3±2,0	15,2±1,9	13,4±2,2	24,9±2,2*
10	11,2±2,1	14,8±2,0	13,0±2,5	25,5±2,5*
15	11,1±1,8	9,1±1,5	9,6±1,4	18,1±2,1*
20	7,4±1,7	9,4±1,5	8,1±1,8	6,1±1,4
21	8,9±1,2	9,9±1,4	11,5±1,6	17,6±1,8*
23	8,2±1,3	14,2±1,9*	8,2±1,4	16,4±1,7*
25	10,7±1,4	7,8±1,2	7,4±1,2	16,9±1,7*
28	5,2±0,8	6,6±1,0	7,6±1,1	14,7±1,4*

Примечание: \* – данные достоверно отличаются от контроля при  $p \leq 0,05$ .  
 Note: \* – the data are significantly different from the control at  $p \leq 0,05$ .

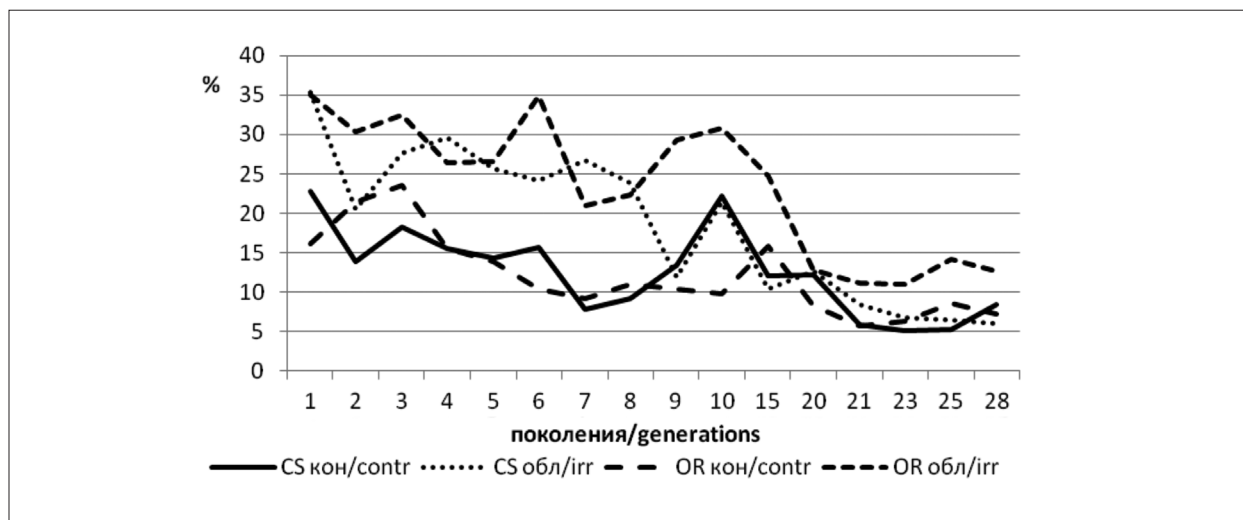


Рис. 1. Динамика частоты доминантных леталей в экспериментальных популяциях дрозофилы (%): CS кон, OR кон – контрольные популяции; CS обл, OR обл – облучаемые популяции  
 Fig. 1. Dynamics of frequency of dominant letals in experimental populations of *Drosophila* (%): CS contr, OR contr – control populations; CS irr, OR irr – irradiated populations

В первом поколении в контроле уровень жизнеспособности имаго для популяции *Canton-S* составляет 82,7%, а для *Oregon-R* – 76,2% (табл. 2). При облучении популяций *Canton-S* в первом поколении после закладки популяции наблюдали достоверное ( $p < 0,05$ ) снижение уровня жизнеспособности имаго (72,6%), в то время как этот показатель в популяции *Oregon-R* не изменялся (77,5%).

С 20-го по 30-е поколения облучения уровень жизнеспособности в популяциях *Canton-S* и *Oregon-R* ниже ( $p < 0,05$ ), чем в контроле (табл. 2). При изучении экспериментальных популяций дрозофилы в условиях длительного рентгеновского облучения (в поколениях) было показано, что уровень жизнеспособности имаго к 30-му поколению оставался повышенным, по сравнению с уровнем

жизнеспособности контрольных популяций [19–21], что несколько противоречит полученным нами результатам.

Известно, что при снижении жизнеспособности численность популяций уменьшается и в этот момент наиболее выгодной адаптивной стратегией будет увеличение доли самок [22].

Соотношение по полу незначительно смещалось в сторону увеличения доли вылетевших самок в облучённых популяциях *Canton-S* и *Oregon-R* с 20-го по 30-е поколение. Максимальное увеличение доли вылетевших самок после облучения зафиксировано в популяции *Canton-S* на 23-м (52,0%,  $F_{\phi} = 2,5$ ), в популяции *Oregon-R* на 20-м (53,0%,  $F_{\phi} = 3,0$ ) и 23-м (52,6%,  $F_{\phi} = 3,0$ ) поколениях. К 30-му поколению доля вылетевших самок в данных популяциях восстанавливается до контрольных значений.

Плотность населения в облучаемых популяциях *Canton-S* и *Oregon-R* понижена и составляет в среднем до 296 и 302 мух/популяционное поколение, тогда как в контрольных популяций равна соответственно 312 и 352 мух/популяционное поколение. В оптимальных условиях плотность популяций поддерживается на высоком уровне за счёт большей численности самцов в популяции [9], а при облучении плотность снижается за счёт уменьшения доли самцов [23].

В облучаемых популяциях *Canton-S* и *Oregon-R* за период с 20-го по 30-е поколение выявлена тенденция к снижению плодовитости облученных самок на 20-м поколении с 17 до 7 яиц/на самку и с 15 до 7 яиц/на самку соответственно (табл. 3). К 30-му поколению плодовитость в данных популяциях восстанавливается до нормы.

Таблица 2 / Table 2

Динамика жизнеспособности (%) особей контрольных и хронически облучаемых популяций *Canton-S* и *Oregon-R* / Dynamics of viability (%) individuals of the control and chronically irradiated populations of *Canton-S* and *Oregon-R*

Поколение Generations	<i>Canton-S</i>		<i>Oregon-R</i>	
	контроль control	облучение irradiation	контроль control	облучение irradiation
1	82,7±2,7	72,6±3,1*	76,2±2,8	77,5±2,9
20	88,5±0,6	81,0±1,0*	88,1±0,7	88,7±0,8
21	83,0±0,4	71,8±0,9*	83,8±0,4	72,2±0,8*
23	84,0±0,7	58,0±0,9*	85,6±0,7	59,5±0,9*
25	85,6±0,9	70,0±1,0*	86,1±0,6	75,1±0,9*
28	85,1±1,3	68,1±1,2*	87,4±1,0	74,8±1,2*
30	87,9±1,2	75,8±0,6*	86,1±1,2	78,3±0,6*

Примечание: \* – данные достоверно отличаются от контроля при  $p \leq 0,05$ .

Note: \* – the data are significantly different from the control at  $p \leq 0,05$ .

Таблица 3 / Table 3

Плодовитость (число яиц на одну самку в день) мух из контрольных и облучаемых популяций линии *Canton-S* и *Oregon-R* / Fertility (number of eggs per female per day) flies from the control and irradiated populations of *Canton-S* and *Oregon-R*

Поколение Generations	<i>Canton-S</i>		<i>Oregon-R</i>	
	контроль control	облучение irradiation	контроль control	облучение irradiation
0	17,0±6,9	15,0±6,4	6,0±2,4	6,0±2,6
1	17,0±7,0	20,0±8,3	5,0±2,3	11,0±4,7
3	18,0±7,8	19,0±8,5	18,0±8,6	14,0±5,7
5	17,0±6,9	15,0±6,4	8,0±3,1	8,0±3,1
10	13,0±5,6	15,0±7,1	10,0±3,9	11,0±4,7
20	16,0±6,9	15,0±6,4	7,0±2,8	6,0±2,7
21	17,0±6,9	20,0±8,3	13,0±6,0	15,0±7,0
23	18,0±7,8	19,0±8,5	17,0±7,4	19,0±7,9
25	13,0±5,6	15,0±5,5	14,0±5,7	13,0±5,1
28	6,0±2,5	5,0±1,9	6,0±2,5	4,0±1,7
30	10,0±4,1	12,0±5,1	13,0±6,5	13,0±5,9

Таким образом, степень проявления генетической нестабильности популяций *D. melanogaster* в ответ на хроническое облучение зависит от генотипа. На это указывает большая чувствительность к облучению популяции *Oregon-R*, у которой достоверное ( $p < 0,05$ ) превышение частоты ДЛМ и ЭС отмечено на протяжении всего периода облучения (28 поколений), а в популяции *Canton-S* – до восьмого поколения.

Нами показано, что хроническое облучение популяций *D. melanogaster* в малых дозах приводит к дестабилизации генома, проявляющейся в изменении показателей приспособленности и мутабельности популяций, а именно, в достоверном повышении уровня ЭС и смертности на стадии куколки, снижении уровня жизнеспособности, повышении частоты ДЛМ, понижении плотности в облучаемых популяциях. Поскольку изучаемые популяции содержали одновременно и в одинаковых условиях, а динамика частоты ЭС, уровней жизнеспособности, ДЛМ в популяциях линий *Canton-S* и *Oregon-R* в условиях хронического облучения оказалась различной, можно предположить, что в основе дифференциальной чувствительности к радиации лежат особенности самих линий *D. melanogaster*, а именно их различия в генотипе и цитотипе.

### References

1. Aleksakhin R.M., Geras'kin S.A., Udalova A.A. Recent results of research in the field of radioecology // Herald of the Russian Academy of Sciences. 2015. V. 85. No. 4. P. 373–376 (in Russian).
2. IAEA. Effects of ionizing radiation on plants and animals at levels implied by current radiation protection standards // Tech. Rep. Ser. No. 332. Vienna, Austria. 1992.
3. ICRP. 2009. Environmental protection: the concept and use of reference animals and plants // ICRP Pub. 108. Annals of the ICRP. V. 38. No. 4–6. 242 p.
4. Garnier-Laplace J., Della-Vedova C., Andersson P., Copplestone D., Cailes C., Beresford N.A., Howard B.J., Howe P., Whitehouse P.A. A multi-criteria weight of evidence approach for deriving ecological benchmarks for radioactive substances // J. Radiol. Protection. 2010. V. 30. P. 215–233. doi: 10.1088/0952-4746/30/2/S02.
5. Hebert P., Chikhi L., Bickham J.W., Sandhu S., Athwal R. Effects of chemical contaminants on genetic diversity in natural populations: implications for biomonitoring and ecotoxicology // Mutat. Res. 2000. V. 463. P. 33–51.
6. Yushkova E.A., Zainullin V.G. Specificity of formation of radiation effects in inbred individuals of *Drosophila melanogaster*, differing in the cytotype // Radiation biology. Radioecology. 2014. V. 54. No. 1. P. 27–34 (in Russian).
7. Tikhomirova M.M. Genetic analysis. Leningrad: LSU, 1990. 280 p. (in Russian).
8. Zainullin V.G. Genetic effects of chronic exposure to low doses of ionizing radiation. Sankt-Peterburg: Science, 1998. 100 p. (in Russian).
9. Ryabokon N.I., Smolich I.I., Goncharova R.I. Genetic processes in chronically irradiated populations of small mammals // Environmental Management and Health. 2000. V. 11. No. 5. P. 433–446.
10. Cordiero A.R., Marques E.K., Veiga-Neto A.J. Radioresistance of natural population of *Drosophila willistoni* living in a radioactive environment // Mutat. Res. 1973. V. 19. P. 325–329.
11. Kratz F.L. Radioresistance in natural populations of *Drosophila nebulosa* from a Brazilian area of high background radiation // Mutat. Res. 1975. V. 27. P. 347–355.
12. Nothel H. Investigations on radiosensitive and radioresistant populations of *Drosophila melanogaster*. I. Decreased radiosensitivity in stage-7 oocytes of irradiated population Ro-1 // Mutat. Res. 1970. V. 10. P. 463–474.
13. Nothel H. Investigations on radiosensitive and radioresistant populations of *Drosophila melanogaster*. II. Restriction of the decrease in radiosensitivity of the irradiated population Ro-1 to stage-7 oocytes // Mutat. Res. 1972. V. 15. P. 277–286.
14. Nothel H. Investigations on radiosensitive and radioresistant populations of *Drosophila melanogaster*. VII. High relative radioresistant to the induction of sex-linked recessive lethal in stage-7 oocytes of Ro-1 // Mutat. Res. 1976. V. 36. P. 245–248.
15. Nothel H. Adaptation of *Drosophila melanogaster* populations to high mutation pressure: evolutionary adjustment of mutation rates // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. V. 84. No. 4. P. 245–248.
16. Wallace B., King J.C. Genetic changes in populations under irradiation // Am. Naturalist. 1951. V. 85. P. 209–223.
17. Wallace B., King J.C. A genetic analysis of the adaptive values of populations // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1958. No. 38. P. 706.
18. Woodruff R.C., Slatko B.E. Factor affecting mutation rates in natural populations // Genetics and Biology of *Drosophila* / Eds. M. Ashburner, H.L. Carson, J.N.L. Thompson. N.Y.: Acad. Press, 1983. V. 3c. P. 37–61.
19. Wallace B. Genetic changes within populations after X-irradiations // Genetics. 1951. V. 51. P. 612–618.
20. Wallace B. Studies of populations exposed to radiation // Science. 1952. No. 115. P. 487–492.
21. Wallace B. Polymorphism population size and genetic load // Population Biology and Evolution / Ed. R.C. Levontin. 1986. P. 87–108.
22. Grechanny G.V., Pogodaeva M.V. Changes in the sexual composition of the population of *Drosophila* in the dynamics of population // Genetics (Genetika). 1996. V. 32. No. 10. P. 1349–1353 (in Russian).
23. Mosse I.B., Savchenko V.K., Lyakh I.P. The genetic monitoring of experimental populations of *Drosophila* irradiation and effects of a reverse mutator melanin. The dynamics of the elements of adaptation of populations // Radiobiology. 1986. V. 36. V. 1. P. 41–46 (in Russian).