

УДК: 612.22: 595.772/773:612.176

О. Чака, канд. біол. наук, Л. Плотнікова, канд. біол. наук, М. Левашов, д-р мед. наук, Р. Янко, канд. біол. наук, І. Літовка, д-р біол. наук, В. Березовський, д-р мед. наук, проф. Інститут фізіології імені О. О. Богомольця НАН України, Київ

ВПЛИВ ГІПЕРКАПНІЇ НА СТІЙКІСТЬ ДО СТРЕСУ ТА СПОНТАННУ РУХОВУ АКТИВНІСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER* РІЗНИХ ЛІНІЙ

Досліджено вплив гіперкапнії на стійкість дрозофіл до гіпертермічного стресу, тривалість життя при аліментарно-водній депривації та спонтанну рухову активність. Дослідних дрозофіл ліній *Canton-S* та *Oregon-R* розділили на низько- та високостійких до впливу вуглекислого газу і тримали в гіперкапнічному газовому середовищі (5 % CO₂) протягом семи поколінь. Під впливом гіперкапнії збільшилась стійкість дрозофіл до гіпертермічного стресу. Середня тривалість життя дрозофіл лінії *Canton-S* високостійких до впливу CO₂ в умовах аліментарно-водної депривації збільшилась на 5 %, а час вимирання половини особин – на 19 % порівняно з контролем. У дрозофіл лінії *Oregon-R* як високо-, так і низькостійких до впливу CO₂, СТЖ мала тенденцію до зниження на 7–8 % порівняно з контролем. Показано, що спонтанна рухова активність у дрозофіл лінії *Canton-S*, високостійких до CO₂, була вище, ніж у низькостійких. Кількість мушок із позитивним фототаксисом після адаптації до гіперкапнії зменшилась у дрозофіл усіх експериментальних груп.

Ключові слова: гіперкапнія, гіпертермічний стрес, аліментарно-водна депривація, фототаксис.

Вступ. Життя на Землі мільярди років розвивалось в умовах високих концентрацій вуглекислого газу. Хоча в сучасному атмосферному повітрі міститься невеликий відсоток CO₂ (0,03–0,05 %), він відіграє важливу роль у життєдіяльності живих істот. Вуглекислий газ грає провідну роль у гуморальному механізмі регуляції дихання, тону судин та підтримці кислотно-лужного балансу, який визначає активність багатьох ферментних систем організму. У ряді досліджень показано, що залежно від концентрації вуглекислий газ може як подовжувати, так і скорочувати тривалість життя комах [1, 2]. Було висловлено припущення, що коли організм перебуває в гіперкапнічному середовищі, у ньому знижується швидкість процесів декарбоксілювання, окислення внаслідок посилення кислотного гідролізу всіх біохімічних субстратів, що може вплинути на темпи старіння та тривалість життя [3].

Тимченко А. Н. зі співробітниками показали, що утримання дрозофіл у газовому середовищі з 5 % CO₂ сприяло зростанню середньої тривалості життя на 45 %. При цьому максимальна тривалість життя збільшувалась лише на 13 %. Середня й максимальна тривалість життя імаго дрозофіл також зростала в середовищі зі вмістом 10 % CO₂ (на 22 і 17 %, відповідно), але цей ефект був відсутній при 15 % CO₂ [1]. У цих дослідженнях показано також зниження швидкості споживання O₂ та виділення CO₂. При використанні вуглекислого газу для наркотизації дрозофіл виявлено його потенційні небажані ефекти, у тому числі на дихальну та м'язову системи, що впливає на рухові функції [2]. У ряді досліджень показано скорочення тривалості життя бджіл, яких у перші години життя піддавали наркозу вуглекислим газом. Показано існування прямого зв'язку між тривалістю гіперкапнічного наркозу і скороченням життя бджіл [4]. Тривалість життя бджіл, яких наркотизували 100 % CO₂ у першу добу життя протягом 5, 10 та 20 хв, скоротилася на 8, 12 та 18 діб, відповідно. Установлено, що самки дрозофіл, яких утримували в газовій суміші з 13 % CO₂, відкладають менше яєць, а при впливі 20 % CO₂ – не відкладають зовсім [5]. Виявлено порушення ембріонального розвитку дрозофіл під впливом газової суміші з 20 % CO₂ [6]. Дорослі мухи, заражені бактеріями, яких піддавали впливу 7 % CO₂ мали підвищену смертність порівняно з мухами, які перебували у звичайному атмосферному повітрі. Існують значні спадкові відмінності у різних ліній дрозофіл за ступенем чутливості до вуглекислого газу, які, як було встановлено, пов'язані зі стійким розмноженням у статевих і соматичних клітинах пулеподібного рабдовирусу сігма, що містить РНК [7]. Було показано, що якщо самки і самців у період гаметогенезу утримувати кілька діб при температурі 30°C, то нащадки таких мух будуть вільні від вірусу та стійкі до CO₂ [7].

Відомо, що обмеження споживання калорій продовжує життя багатьох живих організмів [8,9]. З'ясували, що великий вплив на тривалість життя здійснюють рецептори CO₂. Біологи виростили мутантних дрозофіл, у яких були відсутні ці рецептори (решту нюхову систему залишили в нормі). Операція ніяк не вплинула на тривалість життя самців *D. melanogaster*, а ось самки прожили в середньому на 30 % довше контрольної групи. При цьому самки зберегли більше жирів, мали вищу стійкість до стресів, у них було нормальне потомство. Коли мутантні мухи знову мали цей тип рецепторів, їх тривалість життя повернулася до значень контролю [8,9]. Існуючі в літературі відомості про вплив підвищеного вмісту вуглекислого газу на життєдіяльність дрозофіл досить суперечливі, що пов'язано з використанням різних концентрацій CO₂, різних ліній дрозофіл, тривалістю впливу.

Метою нашої роботи було дослідити вплив довготривалої адаптації до умов гіперкапнії на стійкість до стресу та спонтанну рухову активність *D. melanogaster*.

Матеріали і методи. Дослідження проведено на *D. melanogaster* ліній *Oregon-R* та *Canton-S* у кількості близько 2000 особин. Мух обох ліній розділили на три групи. Контрольну групу дрозофіл (I) утримували в атмосферному повітрі (20,9 % O₂). Для формування дослідних груп визначали стійкість дрозофіл до високого вмісту вуглекислого газу. Для цього дрозофіл розміщували в герметичній камері, у яку з балона подавали 99 % CO₂ зі швидкістю 2,5 см³/с, вміст CO₂ в камері довели до 99 %. Мушок, які утримувалися на вертикальних стінках камери менше 20 с, вважали низькостійкими до гіперкапнії (НГ) – II група. Тих, що зберігали рухливість у таких умовах понад 20 с – високостійкими до гіперкапнії (ВГ) (III група). Перевіряли на стійкість до CO₂ особин кожного наступного покоління. З нащадків ВГ мушок відбирали тільки високостійких особин, із нащадків НГ – тільки низькостійких. Селекційний відбір високо- та низькостійких до гіперкапнії особин проводили протягом семи поколінь. Дрозофіли II та III груп (≈ 1000 шт.) як першого, так і всіх наступних поколінь постійно знаходилися в окремих контейнерах із 5 % CO₂ при нормальному атмосферному тиску. Дрозофіл усіх груп вирощували на стандартному поживному середовищі (агар, цукор, манна крупа, дріжджі та пропіонова кислота) при температурі 24±1 °C.

Для визначення термостійкості дослідних дрозофіл піддавали дозованому термічному стресу при підбраній сублетальній температурі +41°C та тривалості впливу 55 хв, при яких можна оцінити різницю в термостійкості між різними групами дрозофіл. Через 2 год після закінчення тестування в кожній групі визначали кількість живих особин. Стійкість до гіпертермічного стресу ви-

значали як частку особин, що вижили після нагрівання, від загальної кількості дрозозфіл. Для визначення стійкості дрозозфіл до аліментарно-водної депривації їх розсаджували по 10–15 особин у пробірки без корму та води. Визначали кількість живих особин через кожні 3 год. За отриманими даними будували криву вимирання, розраховували середню (СТЖ) і максимальну (МТЖ) тривалість життя, а також час вимирання 50 % дрозозфіл ($t_{1/2}$). Для визначення кількості особин з позитивним фототаксисом дрозозфіл кожної групи розміщували в темній трубці, яка була з'єднана з прозорою трубкою. Через 1 хв, коли дрозозфіли переходили зі стресового стану в спокійний, збоку прозорої трубки вмикали світло. Визначали кількість дрозозфіл, які переходили в освітлену та затемнену частину приладу через 3 хв. Розраховували відсоток мушок з позитивною та негативною реакцією на світло. Для визначення рухової активності проводили тест на геотаксис за методикою, описаною Raegan P. [10].

Статистичний аналіз отриманих даних здійснювали за допомогою пакету статистичних програм STATISTICA 6.0 (Stat-Soft, 2001, США). Для оцінки вірогідності різниці між групами використовували χ -критерій Пірсона.

Результати та їх обговорення. Адаптаційні можливості організму можна оцінювати за результатами дослі-

дження його стійкості до несприятливих впливів оточуючого середовища. Ми провели моделювання такого екзогенного дестабілізуючого фактору як підвищена температура. Вірогідних відмінностей у здатності контрольних комах ліній *Canton-S* та *Oregon-R* виживати в екстремальних умовах підвищеної температури не виявлено. Відсоток особин, які витримали термотест, у контрольних дрозозфіл лінії *Canton-S* становив 54,2 %, лінії *Oregon-R* – 51,43 % від загальної кількості комах. Аналіз результатів термотесту показав, що у дрозозфіл лінії *Canton-S* і *Oregon-R* II та III груп стійкість до підвищеної температури після адаптації до гіперкапнії збільшилась. Розбіжності були статистично значимі за χ -критерієм Пірсона. У дрозозфіл II групи лінії *Canton-S* відсоток особин, які вижили після термотесту, був вище на 35 %, ніж у контрольній групі, а лінії *Oregon-R* – на 26 %. У дрозозфіл III групи лінії *Canton-S* відсоток дрозозфіл, які вижили в умовах термотесту, збільшився на 20 %, а лінії *Oregon-R* – на 14 % порівняно з контролем (табл. 1).

Низькостійкі до CO_2 дрозозфіли обох дослідних ліній краще переносили гіпертермічний стрес, ніж високостійкі особини. Відсоток дрозозфіл, які витримали термотест II групи лінії *Canton-S* та *Oregon-R*, був відповідно на 15 і 13 % більшим, ніж у III групі мушок (табл. 1).

Таблиця 1. Стійкість дрозозфіл різних ліній до підвищеної температури (% живих після термотестування) ($M \pm m$, $n=100$)

Група	Характеристика групи	Лінія дрозозфіл	
		<i>Canton-S</i> , %	<i>Oregon-R</i> , %
I	Контроль	54,20±6,57	51,43±6,68
II	Низька стійкість до гіперкапнії	89,10±2,70*	78,07±2,34*
III	Висока стійкість до гіперкапнії	74,27±5,75*#	65,02±2,36*#

Тут * – статистично значимі розбіжності за χ -критерієм Пірсона між дослідною та контрольною групою,

– статистично значимі розбіжності за χ -критерієм Пірсона між II та III групою

Підвищення стійкості до гіпертермічного стресу дрозозфіл обох ліній можна пояснити ефектом перехресної адаптації, при якій пристосування організму до тривалого впливу одного стресогенного фактору (гіперкапнії) призводить до підвищення його резистентності до іншого шкідливого чинника (гіпертермії). Менш значне підвищення стійкості до гіпертермії високостійких до CO_2 мушок порівняно з низькостійкими можна пов'язати з "детренованістю" систем антиоксидантного захисту внаслідок хронічного зменшення споживання кисню та недостатнього утворення його активних форм, що діють як сигнальні молекули мітохондріального гормезису і мають важливе значення для термостійкості організму [11].

Контрольні дрозозфіли лінії *Oregon-R* мали більшу тривалість життя в умовах аліментарно-водної депривації порівняно з мушками лінії *Canton-S*. Так, МТЖ та СТЖ контрольних дрозозфіл лінії *Oregon-R* були на 9 % більше, ніж у дрозозфіл лінії *Canton-S*. Проведені дослідження показали, що стійкість до аліментарно-водної депривації дрозозфіл лінії *Canton-S* III групи, адаптованих до гіперкапнії протягом семи поколінь, підвищилася порівняно з контрольними мушками. У цій групі дрозозфіл СТЖ збільшилася на 5 % порівняно з контрольною групою, а $t_{1/2}$ – на 19 % (рис. 1). У той самий час МТЖ залишалася на контрольному рівні. Збільшення ТЖ в умовах гіперкапнії можливо відбувається внаслідок гальмування швидкості процесів окислення та утворення супероксидних радикалів [1]. У II групі дрозозфіл лінії *Canton-S* показники тривалості життя залишалися близькими до показників контролю. У дрозозфіл лінії

Oregon-R найбільша максимальна та середня тривалість життя були в контрольних мушок. У дрозозфіл лінії *Oregon-R* II групи СТЖ мала тенденцію до зменшення відносно контролю на 8 %, а $t_{1/2}$ – на 12 % (рис. 1), але МТЖ залишилась на рівні контролю. У дрозозфіл III групи МТЖ мала тенденцію до зменшення на 8 %, СТЖ – на 7, а $t_{1/2}$ – на 13 %. Отримані нами дані свідчать, що внаслідок довготривалої адаптації до гіперкапнії стійкість до аліментарно-водної депривації підвищилася тільки у високостійких до впливу CO_2 дрозозфіл лінії *Canton-S*. Відомо, що зниження рівню кисню в атмосфері уповільнює швидкість процесів окислення в організмі. У багатьох дослідженнях показано існування зворотного кореляційного зв'язку між ТЖ та швидкістю процесів обміну [3,9]. Показано також зниження споживання кисню та виділення CO_2 у дрозозфіл, яких утримували у гіперкапнічному газовому середовищі [3]. В умовах гіперкапнії в клітинах посилюються процеси гліколізу, який є менш ефективним шляхом утворення енергії, ніж аеробне окислення. В умовах аліментарної депривації та відсутності субстратів окислення гліколіз не задовольняє потреби організму, що, можливо, призводить до більш швидкої загибелі дослідних дрозозфіл. У той самий час унаслідок підвищеного вмісту вуглекислого газу в поживному середовищі розвивається ацидоз, що негативно впливає на дрозозфіл. Така суттєва різниця у стійкості до аліментарно-водної депривації дрозозфіл ліній *Canton-S* та *Oregon-R*, адаптованих до умов гіперкапнії, можливо, пов'язана із існуванням генетичних відмінностей між дрозозфілами цих ліній.

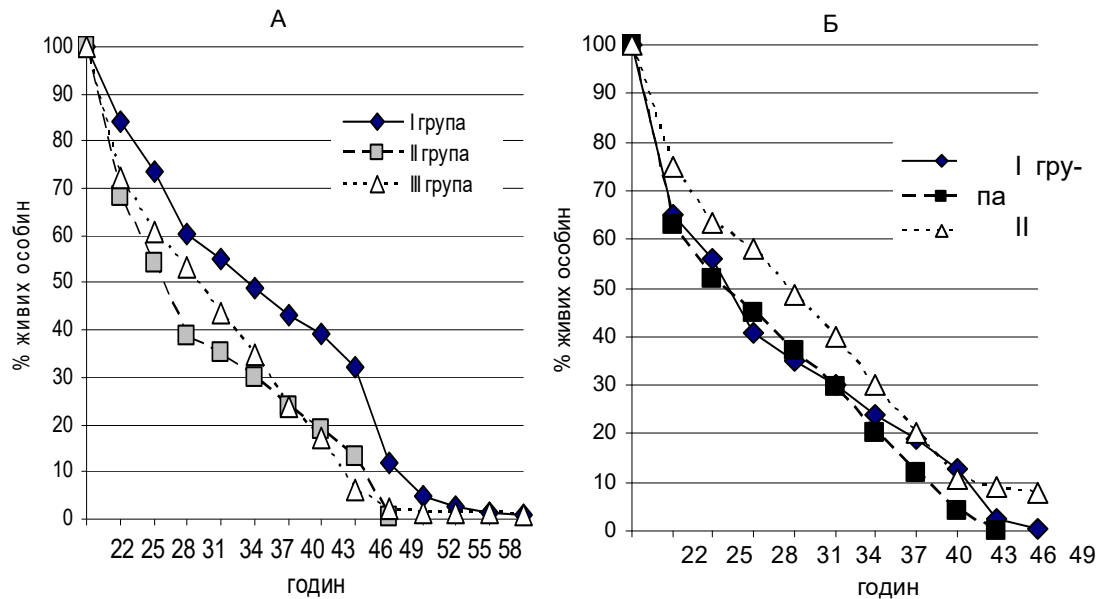


Рис. 1. Тривалість життя *D. melanogaster* при аліментарно-водній депривації лінії *Oregon-R* (А) та *Canton-S* (Б)

Збільшення тривалості життя мух може свідчити про те, що високостійкі до гіперкапнії мушки мають низьку чутливість нюхових CO₂-рецепторів, унаслідок чого мозок отримує недостатньо інтенсивний сигнал про наявність їжі й організм починає економити запаси, готуючись до виживання [9].

Визначення рівня спонтанної рухової активності ми проводили в тесті на геотаксис [10]. Контрольні дрозофіли лінії *Canton-S* та *Oregon-R* мали однаково високий відсоток активних особин за результатами тесту на геотаксис. Унаслідок селекційного відбору на стійкість до CO₂ в групі НГ мушок лінії *Canton-S* кількість активних особин зменшилась на 5 %, а в групі ВГ, навпаки, – збільшилась на 3 % порівняно з першим поколінням з відповідним рівнем стійкості до CO₂. Розбіжності між група-

ми не були вірогідними за χ-критерієм Пірсона. У дрозофіл лінії *Oregon-R* 7-го покоління селекції відсоток активних особин у II групі зменшився на 4 %, а в III групі – на 14 % порівняно з першим поколінням з відповідним рівнем стійкості до CO₂ (відмінності статистично значимі за критерієм Пірсона). Відсоток активних особин у дрозофіл лінії *Canton-S* був більшим у групі ВГ, а лінії *Oregon-R* – у групі НГ. Спонтанна рухова активність дрозофіл II та III груп обох дослідних ліній перевищувала показники контрольної групи. Так, у дрозофіл лінії *Oregon-R* II групи відсоток активних особин був на 11 % більше, ніж у контролі, III групи – на 5 %. У дрозофіл лінії *Canton-S* III групи відсоток активних особин збільшився на 10 %, II групи – залишався на рівні контролю (табл. 2).

Таблиця 2. Спонтанна рухова активність *D. melanogaster* (M±m, n=200)

Група	Покоління	Відсоток дрозофіл з позитивним фототаксисом		Відсоток активних дрозофіл по тесту на геотаксис	
		<i>Canton-S</i>	<i>Oregon-R</i>	<i>Canton-S</i>	<i>Oregon-R</i>
I	1	39,47±4,85	58,81±3,06 [^]	81,01±5,07	79,27±1,84
	7	38,73±5,02	58,07±3,89	80,90±4,85	79,86±1,30
II	1	35,05±4,55	43,65±4,52	88,60±3,23	94,57±1,84
	7	19,16±6,31*	21,53±1,80*	83,33±5,03	90,00±3,05*
III	1	25,45±4,11	38,46±4,61	88,81±2,93	97,13±1,52 [#]
	7	20,76±3,86	18,89±2,76*	91,93±2,12 [#]	83,63±2,65*

Тут * – статистично значимі розбіжності за χ-критерієм Пірсона порівняно з I поколінням із відповідним рівнем стійкості до CO₂,

[#] – статистично значимі розбіжності за χ-критерієм Пірсона порівняно з контролем,

[^] – статистично значимі розбіжності за χ-критерієм Пірсона між лініями

Спонтанна рухова активність є важливою характеристикою функціонального стану мух і пов'язана з рівнем освітлення. У дослідженнях на мутантних лініях *b* та *sl* установлено, що дрозофіли з позитивною фотореакцією мають підвищену локомоторну активність, яка пов'язана зі зростанням їх пристосованості до оточуючого середовища [12]. Відомо, що поведінка особини – це, з одного боку, генетично детермінована видоспецифічна програма, а з іншого – лабільна система адаптації до мінливих умов зовнішнього середовища. Дослідженнями, проведеними на 20 природних лініях дрозофіл різного походження, показано, що фотореакція – це генетично детермінована ознака, на яку впливають

будь-які мутації [13]. Доведено, що внаслідок відбору мушок з позитивною фотореакцією відбувається зміна експресивності ознак, які відповідають за пристосування до негативних факторів оточуючого середовища.

Відсоток особин з позитивним фототаксисом дрозофіл контрольної лінії *Oregon-R* був на 20 % вище (статистично значимі розбіжності за χ-критерієм Пірсона) порівняно з контрольними мушками лінії *Canton-S* (табл. 2). У дрозофіл лінії *Oregon-R* II та III групи кількість особин з позитивним фототаксисом перевищувала показники мушок відповідної групи лінії *Canton-S*. Результати наших досліджень свідчать про те, що у дрозофіл ліній *Canton-S* та *Oregon-R* як високо-, так і низь-

костійких до CO₂, після адаптації до гіперкапнії відсоток особин з позитивною реакцією на світло був меншим відносно першого покоління з такою самою стійкістю до CO₂. У низькостійких дрозофіл розбіжності між сьомим та першим поколінням були статистично вірогідними за χ-критерієм Пірсона. Так, у II групі дрозофіл лінії *Canton-S* відсоток особин з позитивним фототаксисом зменшився на 16 %, а в III – мав тенденцію до зниження на 5 %. У дрозофіл лінії *Oregon-R* цей показник знизився на 22 та 20 %, відповідно. Таким чином, після довготривалої адаптації до гіперкапнії дрозофіл, низькостійких до впливу CO₂ обох дослідних ліній, знизилась їх рухова активність та кількість особин з позитивним фототаксисом.

Висновки

1. Стійкість дрозофіл до підвищеної температури після адаптації до гіперкапнії протягом семи поколінь вірогідно збільшилась. Відсоток живих особин після термотесту зріс на 35–25 %.

2. Після адаптації дрозофіл лінії *Canton-S* та *Oregon-R* до гіперкапнії відносна кількість особин з позитивною реакцією на світло зменшилась.

3. Рухова активність високостійких до CO₂ дрозофіл лінії *Canton-S* була вірогідно вищою, ніж низькостійких мух відповідної лінії. У дрозофіл лінії *Oregon*, навпаки, більша рухова активність була у низькостійких особин.

4. Стійкість до аліментарно-водної депривації дрозофіл лінії *Canton-S* III групи, адаптованих до гіперкапнії протягом семи поколінь, підвищилась порівняно з контрольними мушками, середня тривалість життя збільшилась на 5 %, а час вимирання 50 % дрозофіл – на 19 %. У дрозофіл лінії *Oregon-R*, адаптованих до гіперкапнії, середня тривалість життя при водно-аліментарній депривації мала тенденцію до зменшення.

Список використаних джерел

1. Тимченко А. Н. Повышение содержания кислорода в атмосфере сокращает, а углекислого газа увеличивает продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* / А. Н. Тимченко, Н. А. Утко, Х. К. Мурадян // Пробл. старения и долголетия. – 2008. – Т. 17, 2. – С. 230–239.
2. Bartholomew N. Impaired climbing and flight behaviour in *Drosophila melanogaster* following carbon dioxide anaesthesia / N. Bartholomew, J. Burdett, B.J. Vanden, M. Quinlan, G. Call // Scientific Reports. – 2015. – №5. – P.1–10 Available from: <http://www.nature.com/articles/srep15298>.
3. Тимченко А. Н. Гиперкапническая атмосфера как средство снижения окислительных процессов, предотвращения избыточного метаболизма и продления жизни / А. Н. Тимченко, Д. А. Толстун, В. В. Безруков // Проблемы старения и долголетия. – 2012. – Т.21. – С. 43–44.
4. Еськов Е. К. Микроклимат пчелиного улья и его регулирование / Е. К. Еськов. – М.: Россельхозиздат, 1978. – 80 с.
5. Sharabi K. Sensing, physiological effects and molecular response to elevated CO₂ levels in eukaryotes. / K. Sharabi, E. Lecuona, I. Helenius [et al] // Cell. Mol. Med. – 2009. – Vol.13, № 11-12. м P. 4304–4318.
6. Helenius I.T. Elevated CO₂ suppresses specific *Drosophila* innate immune responses and resistance to bacterial infection / I.T. Helenius,

T. Krupinski, D.W. Turnbull [et al]. // Proc Nat. Acad. Sci USA. – 2009. – Vol.106, № 44. – P. 18710–18715.

7. Чураев П. Н. Об одной неканонической теории наследственности / П. Н. Чураев // Совр. концепции эволюции генетики. – Новосибирск, 2000. – С. 22–32.

8. Pletcher S.D. Flies and their golden apples: the effect of dietary restriction on *Drosophila* aging and age-dependent gene expression. / S.D. Pletcher, S. Libert, D. Skorupa // Ageing Res. Rev. – 2005. – Vol.4, № 4. –P. 451–480.

9. Poon P.C. Carbon dioxide sensing modulates lifespan and physiology in *Drosophila* / P.C. Poon, T.H. Kuo, N.J. Linford [et al] // PLoS Biol. – 2010. – Vol. 8, № 4: e1000356. doi:10.1371/journal.pbio.1000356 Available from: <http://journals.plos.org/plosbiology/article?id=10.1371/journal.pbio.1000356>.

10. Chambers R.P. Nicotine increases lifespan and rescues olfactory and motor deficits in a *Drosophila* model of Parkinson's disease / R.P. Chambers, G.B. Call, D.Meyer // Behavioural Brain Research. – 2013. – Vol. 253, № 15. – P. 95–102.

11. Ristow M. Extending life span by increasing oxidative stress / M. Ristow, S. Schmeisser // Free radical biology and medicine. – 2011. – Vol. 51, № 2. – P. 327–336.

12. Воробйова Л. Роль мутацій *Drosophila melanogaster* у зміні пристосованості в процесі добору за фотореакцією імаго / Л. Воробйова, С. Анопрієва // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип. 35. – С. 110–114.

Reference

1. Timchenko AN., Utko NA., Muradian KH. The higher oxygen content in the atmosphere decreases and carbon dioxide increases the lifespan of *Drosophila melanogaster*. Problems of aging and longevity. 2008; 17(2): 230–239 (in Russian).
2. Bartholomew N, Burdett J, Brooks V, Quinlan M, Call G. Impaired climbing and flight behaviour in *Drosophila melanogaster* following carbon dioxide. Scientific Reports. – 2015; 5: a: 5298. doi:10.1038/srep15298
3. Timchenko AN. Tolstun DA., Bezrukov VV., Muradian KH. Hypercapnic atmosphere as a means of reducing the oxidative processes, preventing excess metabolism and life extension. Problems of aging and longevity. 2012; 21: 43–44 (in Russian).
4. E'skov EK. The microclimate of the beehive and its regulation Moscow: Rosselkhozizdat; 1978: 83 (in Russian).
5. Sharabi K, Lecuona E, Helenius I, Beitel G, Sznajder J, Gruenbaum Y. Sensing, physiological effects and molecular response to elevated CO₂ levels in eukaryotes. J. Cell. Mol. Med. 2009; 13(11-12): 4304–4318.
6. Helenius IT, Krupinski T, Turnbull DW et al. Elevated CO₂ suppresses specific *Drosophila* innate immune responses and resistance to bacterial infection. Proc Nat. Acad. Sci USA. 2009; 106(44): 18710–18715.
7. Churaev PH. About one non-canonical theory of heredity. Modern the concept evolutive genetics. – Novosibirsk, 2000. 22–32 (in Russian).
8. Pletcher SD, Libert S, Skorupa D. Flies and their golden apples: the effect of dietary restriction on *Drosophila* aging and age-dependent gene expression. Ageing Res Rev. 2005; 4: 451–480.
9. Poon PC, Kuo T-H, Linford NJ, Roman G, Pletcher SD. Carbon Dioxide Sensing Modulates Lifespan and Physiology in *Drosophila*. PLoS Biol 2010; 8(4): e1000356. doi:10.1371/journal.pbio.1000356.
10. Chambers R, Call G, Meyer D, Smith J, Techau J, Pearman K, Buhlman L. Nicotine increases lifespan and rescues olfactory and motor deficits in a *Drosophila* model of Parkinson's disease. Behavioural Brain Research. 2013; 253: 95–102: doi: 10.1016.
11. Ristow M, Schmeisser S. Extending life span by increasing oxidative stress. Free radical biology and medicine. 2011; 51(2): 327–336.
12. Vorob'yova L, Anoprieva C. The influence of *Drosophila* *Melanogaster* mutations on the fitness during the selection on imago photoreaction. Visnyk of Lviv Univ. Biology series. 2004; 35: 110–114 (in Ukrainian).

Надійшла до редколегії 19.04.17

Е. Чака, канд. биол. наук, Л. Плотникова, канд. биол. наук, М. Левашов, д-р мед. наук, Р. Янко, канд. биол. наук, И. Литовка, д-р биол. наук, В. Березовский, д-р мед. наук, проф. Институт физиологии имени А. А. Богомольца НАН Украины, Киев, Украина

ВЛИЯНИЕ ГИПЕРКАПНИИ НА СТОЙКОСТЬ К СТРЕССУ И СПОНТАННУЮ ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER* РАЗНЫХ ЛИНИЙ

Исследовано влияние гиперкапнии на стойкость дрозофил к гипертермическому стрессу, продолжительность жизни при алиментарно-водной депривации и спонтанную двигательную активность. Подопытных дрозофил линий *Canton-S* и *Oregon-R* разделили на низко- и высокоустойчивых к действию углекислого газа и содержали в гиперкапнической газовой среде (5 % CO₂) на протяжении семи поколений. Под влиянием гиперкапнии повысилась стойкость дрозофил к гипертермическому стрессу. Средняя продолжительность жизни дрозофил линии *Canton-S*, высокоустойчивых к действию CO₂, в условиях алиментарно-водной депривации увеличилась на 5 %, а время вымирания половины особей – на 19 % по сравнению с контролем. У дрозофил линии *Oregon-R*, высоко- и низкоустойчивых к действию CO₂, СПЖ имела тенденцию к снижению на 7–8 % по сравнению с контролем. Показано, что спонтанная двигательная активность дрозофил обеих линий, высокоустойчивых к CO₂, была выше по сравнению с низкоустойчивыми. Количество мушек с положительным фототаксисом после адаптации к гиперкапнии уменьшилось у дрозофил всех экспериментальных групп.

Ключевые слова: гиперкапния, гипертермический стресс, алиментарно-водная депривация, фототаксис.

E. Chaka, PhD, L. Plotnikova, PhD, M. Levashov, MD, R. Yanko PhD, I. Litovka, MD, V. Beresovskiy MD, prof.
O. O. Bogomoletz Institute of Physiology National Academy of Science of Ukraine, Kyiv, Ukraine

THE INFLUENCE OF HYPERCAPNIA FOR RESISTANCE TO STRESS AND SPONTANEOUS LOCOMOTOR ACTIVITY OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* DIFFERENT LINES

The effect of hypercapnia for resistance to fruit flies hyperthermic stress, life expectancy at alimentary and water deprivation and spontaneous locomotor activity. Canton-S and Oregon-R test Drosophila lines were divided into low and high are resistant to the action of carbon dioxide and contained in hypercapnic gas medium (5 % CO₂) for seven generations. Under the influence of hypercapnia increased resistance to fruit flies hyperthermic stress. Life expectancy line Drosophila Canton-S high are resistant to the action of CO₂ alimentary conditions of water deprivation increased 5 % and time of extinction of a half of individuals to 19 % compared with the control. In Drosophila line Oregon-R low and high are resistant to the action of CO₂ the average life expectancy had a tendency to decrease 7-8 % compared with the control. It is shown that the spontaneous motor activity of both drosophila lines highly resistant to CO₂ was higher compared to the low resistant. The number of flies with a positive phototaxis after adaptation to hypercapnia reduced in Drosophila all the experimental groups.

Keywords: hypercapnia, hyperthermal stress, alimentary and water deprivation, phototaxis.

УДК 612.82/83

А. Шестак, студ., Н. Філімонова, канд. фіз.-мат.наук
Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ

ВПЛИВ БІНАУРАЛЬНОГО РИТМУ 10 ГЦ НА АКТИВНІСТЬ ГОЛОВНОГО МОЗКУ ТА ЕФЕКТИВНІСТЬ ПРОСТОЇ СЕНСОМОТОРНОЇ РЕАКЦІЇ ТА РЕАКЦІЇ ВИБОРУ В ЧОЛОВІКІВ ТА ЖІНОК

У результаті обстеження 20 осіб віком 18–23 роки в чоловіків під впливом бінаурального ритму 10 Гц порівняно з бінауральним звуком при тестуванні простої сенсомоторної реакції було зазначено вищу активність у фронтально-центральної і потиличних зонах обох півкуль та правих скроневій і тім'яній зонах, що може свідчити про активацію системи образного та креативного мислення, потреба в якій була відсутня при здійсненні простої сенсомоторної реакції. Відмінностей у часі як простої сенсомоторної реакції, так і реакції вибору виявлено не було. При тестуванні реакції вибору не було виявлено впливу бінаурального ритму 10 Гц на активність головного мозку чоловіків. У жінок під впливом бінаурального ритму 10 Гц зазначено значуще вищі швидкості як простої сенсомоторної реакції, так і реакції вибору, а також значуще менший розкид латентних періодів простої сенсомоторної реакції. При цьому вищою була міжпівкульна взаємодія, пригнічені нерелевантні зони й вища активність процесів висхідної уваги, що забезпечило високоспецифічну обробку інформації та вищу ефективність виконання завдань порівняно з бінауральним звуком.

Ключові слова: бінауральний ритм, 200 Гц, 10 Гц, ЕЕГ, активність головного мозку, проста сенсомоторна реакція, реакція вибору.

Вступ. Ефект бінауральних ритмів з'являється тоді, коли звук різних, але близьких частот у стереонавушниках або з динаміків надходить ізольовано в праве й ліве вухо. У такому випадку мозок сприймає різницю частот як різницю фаз між сигналами, надаючи інформацію про спрямованість джерела надходження звуку. Як виявив американський дослідник Роберт Монро на початку 50-х рр. минулого сторіччя, постійна різниця між вхідними сигналами викликає бінауральні биття на частоті, що дорівнює різниці частот, які чують праве й ліве вухо. Це биття можливо відчувати, але частота биття перебуває за межами слухового порогу. Взаємодія сигналів від обох вух напевно відбувається у двох просторах слухового шляху – в superior olivary nucleus та colliculus inferior. Далі інформація надходить у ретикулярну формулю середнього мозку, яка вважається активуючою системою, відповідальною за концентрацію уваги [1]. Таким чином, теоретично бінауральні ритми мають можливість впливати як на активацію мозку, так і на саме нав'язування ритму, тому що мозкова активність відбувається саме в спектрі 1–30 Гц [2]. Не звертаючи уваги на мало досліджені механізми впливу бінауральних ритмів, з 1980 р. Інститутом Монро та їх послідовниками активно патентуються і застосовуються різного роду методики, які реалізують бінауральний вплив на психоемоційний стан людини. Наприклад, у роботі [3] стверджується власне, що бінауральні ритми викликають синхронізацію півкуль головного мозку і покращують пам'ять, навчання, увагу, креативність та інші когнітивні функції. Крім цього, було встановлено, що несучі частоти 131, 147 та 165–169 Гц можуть викликати потужну депресію [4]. Тому в наших дослідженнях ми використовували несучу частоту 200 Гц, щоб уникнути несприятливих результатів впливу частот до 200 Гц [7]. Крім

того, у [4] було виявлено, що бінауральні ритми 7, 14 та 21 Гц на несучих частотах 236–250 Гц упродовж 20 хв по 10 сеансів у перший місяць знаходження матросів у підрозділі можуть впливати на адаптацію до нових умов і на компенсацію активації стресових механізмів. У [5] було знайдено, що вплив бінаурального ритму частотою 3 Гц менш виражений, ніж частотами 18 Гц і "резонансною", яка є близькою до 10 Гц. При цьому сеанс впродовж 20 с не призводили до вагомих змін, а сеанс впродовж 10 хв призводили до зниження активності при прослуховуванні ритму із заплученими очима і значуще покращували характеристики операторської роботи в стані інтенсивного неспання. У наших дослідженнях було показано, що бінауральний ритм 10 Гц призводить до змін активності головного мозку після 15 хв прослуховування [6]. Активність мозку в альфа-діапазоні, яка є близькою до 10 Гц, пов'язують зі станом спокою, релаксацією, проте ще й з дієвим виконанням когнітивних завдань [7]. Так, у роботі [8] було показано покращення когнітивних функцій під впливом бінаурального ритму 10,2 Гц протягом 30 хв. Отже, є **актуальним** вивчення впливу бінаурального ритму 10 Гц на когнітивну діяльність людини.

Зазначимо, що при прийнятті рішення вирішальну роль відіграють швидкісні характеристики процесів переробки інформації людиною. Саме швидкість переробки є однією з головних складових у ситуації вибору з великої кількості альтернативних стимулів. Вважалося, що час реакції вибору закономірно збільшується зі збільшенням кількості альтернативних стимулів. Однак уже в класичних дослідженнях було показано, що тренування або життєва практика сприяють тому, що час реакції при багатоальтернативному виборі поступово зменшується, стає майже постійним і перестає залежати