

# Экспериментальная оценка эффектов ионизирующего излучения и инбридинга в изменчивости формы крыла дрозофил линии *Canton-S*: геометрическая морфометрия

А.Г. Васильев<sup>1</sup>, А.А. Москалев<sup>2</sup>,  
М.В. Шапошников<sup>2</sup>, Д.С. Сайдмагомедова<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
г. Екатеринбург

<sup>2</sup> Институт биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН,  
г. Сыктывкар

vag@ipae.uran.ru  
amoskalev@ib.komisc.ru

## Аннотация

Методами геометрической морфометрии оценены различия в изменчивости размеров и формы крыла у женского потомства, полученного от облученных родителей инбредных и аутбредных групп дрозофил линии *Canton-S*. Группы содержали в условиях хронического воздействия гамма-излучения при мощности экспозиционной дозы 2,5 мГр/ч. Поглощенная доза за одно поколение (14 сут) составляла 84 сГр. У потомков облученных аутбредных родителей размеры крыла достоверно уменьшены, а их изменчивость повышена. У самок, полученных от инбредных родителей, наоборот, размеры крыла достоверно увеличены, а их дисперсия уменьшена. После облучения родителей выявлены статистически достоверные изменения формы крыла у аутбредных и инбредных самок, причем, если у аутбредных особей наблюдается усиление дестабилизации развития, то у инбредных особей, напротив, возрастает его стабильность. Установлено, что фактор воздействия ионизирующего излучения на родителей влияет на морфогенез крыла дрозофил в меньшей степени, чем инбридинг. Полученные результаты позволяют предполагать активацию компенсаторных эпигенетических механизмов восстановления нарушенного инбридингом нормального морфогенеза при воздействии гамма-излучения низкой интенсивности.

## Ключевые слова:

ионизирующее излучение, инбридинг, дрозофила, изменчивость, форма крыла, геометрическая морфометрия

## Введение

Проблема различной устойчивости фенотипа инбредных и аутбредных животных к облучению родителей в настоящее время еще далеко не решена [1, 2]. При этом неясно, какова специфика морфогенетической реакции у инбредных животных по сравнению с гетерогенными, не инбредными на хроническое воздействие ионизирующего

# Experimental evaluation of the radiation exposure effects and inbreeding in the variability of the wing shape of the drosophila strain *Canton-S*: geometric morphometrics

A.G. Vasil'ev<sup>1</sup>, A.A. Moskalev<sup>2</sup>,  
M.V. Shaposhnikov<sup>2</sup>, D.S. Saidmagomedova<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, RAS,  
Yekaterinburg

<sup>2</sup> Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar

vag@ipae.uran.ru  
amoskalev@ib.komisc.ru

## Abstract

Differences in the size and shape variability of the female offspring wing obtained from irradiated parents of inbred and outbred groups of *Canton-S* strain of *Drosophila melanogaster* were estimated using geometric morphometry methods. The groups were kept under conditions of chronic irradiation at an exposure dose rate of 2,5 mGy/h. The absorbed dose in one generation (14 days) was 84 cGy. In the offspring of irradiated outbred parents, the wing dimensions are significantly reduced, and their variability is increased. In females obtained from irradiated inbred parents, on the contrary, the wing dimensions are significantly increased and their variance is reduced. Statistically significant changes in the shape of the wing in outbred and inbred females were revealed after irradiation of parents. Moreover, if outbred individuals show an increase in destabilization of development, then in inbred individuals, on the contrary, its stability increases. The parental exposure factor is established to affect the wing morphogenesis of *D. melanogaster* to a lesser extent than inbreeding. The results obtained suggest the compensatory epigenetic mechanisms activation for restoring normal morphogenesis disturbed by inbreeding when exposed to low-intensity irradiation.

## Keywords:

radiation exposure, inbreeding, fruit fly, variability, wing shape, geometric morphometrics

излучения в малых дозах [2]. В последнее десятилетие начала широко обсуждаться роль эпигенетических механизмов в преодолении инбредной депрессии [3–6].

Обычно инбредная депрессия определяется как снижение жизнеспособности и фертильности при возрастании гомозиготности особей благодаря самоопылению или в ре-

зультате инбридинга. Традиционная популяционно-генетическая теория рассматривает инбредную депрессию главным образом как следствие усиления влияния рецессивных вредных аллелей, имеющих мутационную природу, и/или как эффект сверхдоминирования аллелей [6, 7]. Однако на сегодняшний день имеются веские доказательства существования эпигенетических механизмов регулирования инбредной депрессии и особой роли эпигенетических модификаций, которые требуют пересмотра традиционных представлений [8]. Установлено, что процесс метилирования может регулироваться как генетическими, так и средовыми факторами [6,8]. Поэтому было высказано предположение, что инбредная депрессия может формироваться, как отклик на положительный отбор аллелей и эпиаллелей, регулирующих геномное метилирование [6]. В свете этих представлений особую актуальность и важность для популяционной генетики, радиобиологии и эволюционной экологии представляет проведение экспериментальных исследований морфологической изменчивости [9, 10] модельных аутбредных и инбредных групп организмов, являющихся потомками облученных родителей.

Геометрическая морфометрия [11–13] позволяет отдельно анализировать размерную компоненту изменчивости и компоненту изменчивости формы объекта. Более того, в ряде исследований показано, что эти методы дают возможность визуализировать изменения формы изучаемых морфологических объектов и допускают морфогенетическую интерпретацию наблюдаемой изменчивости [12,14–16]. Опираясь на методы геометрической морфометрии, можно разграничить влияние факторов инбридинга и облучения на размеры и форму крыла у экспериментальных групп *D. melanogaster*.

Цель работы – анализ морфогенетических эффектов инбридинга и хронического воздействия на родителей низкодозового гамма-излучения на изменчивость размеров и формы крыла у инбредных и аутбредных сублиний дрозофилы на основе методов геометрической морфометрии.

## Материалы и методы

Экспериментальным материалом послужили самки линии *Canton-S*, полученной из Университета штата Индиана (Блумингтон, США). Морфологический анализ проводили на 163 особях, среди которых 36 особей получены от аутбредных необлученных родителей (НИ1), 45 – от аутбредных облученных родителей (НИ1\_обл.род.), 42 – от инбредных необлученных родителей (И1) и 40 особей – от инбредных облученных родителей (И1\_обл.род.). Инбредные группы были поддержаны в условиях инбредного разведения в течение 14 поколений. Воздействию хронического гамма-излучения подвергали родителей на протяжении всех стадий индивидуального развития. Экспериментальные линии содержали в условиях хронического гамма-излуче-

ния при мощности экспозиционной дозы 2.5 мГр/час. Поглощенная доза за одно поколение (14 сут) составила 84 сГр.

Препараты левых крыльев мух, размещенных на предметных стеклах, фотографировали через бинокулярный микроскоп «МБС-10» с помощью цифрового фотоаппарата «Nikon CoolPix 4500» с разрешением 2400. На изображениях с помощью программ tpsUtil [17] и tpsDig2 [18] были отмечены 14 лантмарков, характеризующих изменчивость формы крыла. Метки располагали в гомологичных узлах пересечения крыловых жилок (рис. 1). Вычисление прокрустовых координат выполнено с помощью генерализованного Прокрустова анализа – GPA [11] на основе метода наименьших квадратов. Центроидный размер (centroidsize – CS), косвенно характеризующий размер крыла, вычисляли,

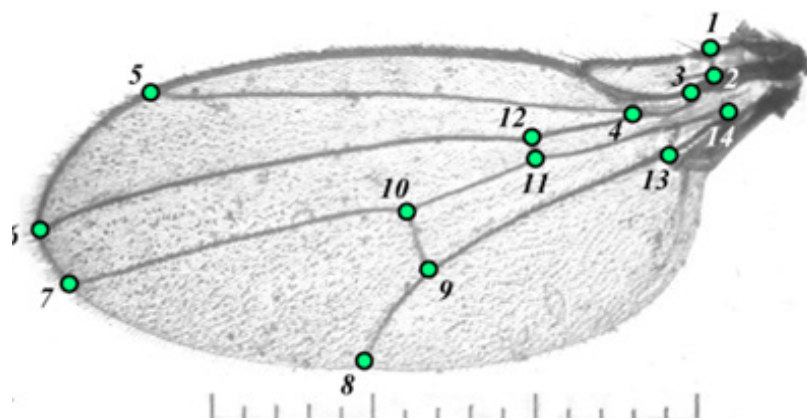


Рисунок 1. Схема размещения меток-лантмарков (1–14) на левом крыле дрозофилы.  
Figure 1. The layout of the landmark labels (1–14) on the left wing of the fruit fly.

как корень квадратный из суммы квадратов дистанций от центра объекта до каждой из меток [11]. Предварительная двукратная повторная расстановка лантмарков не выявила значимых смещений оценок, связанных с влиянием ошибок оператора [12].

Статистическую значимость различий центроидных размеров крыла между сравниваемыми выборками оценили с помощью критерия Уэлча и аналога однофакторного дисперсионного анализа – теста Краскела-Уоллиса. Оценку парных различий провели на основе Q-критерия при апостериорном парном тесте Тьюки.

Межгрупповые различия формы крыла дрозофилы изучили с помощью канонического анализа прокрустовых координат. Для оценки вклада канонических переменных в межгрупповые различия, связанные с факторами облучения родителей и длительного инбридинга, использовали многомерный непараметрический двухфакторный дисперсионный анализ PERMANOVA. Значимость межгрупповых различий оценивали по факторам облучения родителей (P) и инбридинга (I) с учетом их взаимодействия (P x I). Расчет выполнен в программе PAST 4.06 [19] на основе евклидовой метрики и с применением перестановочного теста с расчетом 10 тыс. повторных реплик. Влияние каждого фактора на форму крыла рассчитывали на основе линейного дискриминантного анализа с вычислением его значимости на основе теста  $T^2$  Хотеллинга.

Ранее показано [20, 21], что в неблагоприятных условиях индивидуального развития объем внутригруппового морфопространства возрастает, отражая увеличение веера морфогенетических траекторий. В таких ситуациях изменчивость и внутригрупповое морфообразие существенно возрастают, поскольку большинство особей не способны осуществлять нормальное регулирование развития, это неизбежно приводит к возрастанию объема внутригруппового морфопространства. Поэтому для оценки нестабильности развития были применены величины внутригрупповых объемов морфопространства ( $VM$ ) в выровненных по числу наблюдений ( $n = 20$ ) выборках. Расчеты  $VM$  выполнены по значениям первых трех канонических переменных ( $CV1-CV3$ ). Объем морфопространства, заключенного внутри выпуклой оболочки – 3D convex hull [22], построенной по множеству наружных краевых ординат объектов, вычисляли на основе программного модуля CV (convex hull volume), реализованного в среде программирования MatLab. Величины стандартных ошибок ( $\pm SE$ ) для  $VM$  получили на основе техники бутстрапа [23] со случайным замещением (Bootstrap with replacement).

Статистические расчеты, включая использование методов геометрической морфометрии, выполнили с помощью пакетов программ TPS [17, 18], MorphoJ 1.6d [13] и PAST 4.06 [19].

## Результаты и их обсуждение

Межгрупповые сравнения центроидного размера крыла всех четырех экспериментальных групп выявили достоверные различия как по критерию Уэлча ( $F = 85.67$ ;  $d.f. = 85.93$ ;  $p < 0.0001$ ), так и тесту Краскела-Уоллиса ( $H = 83.9$ ;  $N = 163$ ;  $p < 0.0001$ ) (рис. 2).

В контрольной группе самок, полученных от контрольных аутбредных родителей (НИ1), были зафиксированы наибольшие размеры крыльев. У особей интактной инбредной группы (И1) этот показатель достоверно меньше ( $Q = 12.74$ ;  $p < 0.0001$ ). Потомки облученных аутбредных родителей (НИ1\_обл.род.) отличаются существенно меньшими размерами крыла по сравнению с представителями своей контрольной группы ( $Q = 16.18$ ;  $p < 0.0001$ ). Однако они по величине центроидного размера крыловой пластинки оказались близки (различия статистически недостоверны:  $Q = 3.37$ ;  $p = 0.084$ ) с дрософилами инбредной интактной группы (И1).

При облучении родителей инбредных животных у их потомков (И1\_обл.род.) обнаружена обратная тенденция – они характеризуются значимым увеличением центроидного размера крыла по сравнению с интактной группой ( $Q = 4.22$ ,  $p = 0.017$ ). Такая же структура межгрупповых различий наблюдается и по средним величинам площади крыла, вычисленной в пределах его контура, формируемого линиями, соединяющими ландмарки 1, 12, 5, 6, 7, 8, 9, 13, 14. В этом случае межгрупповые различия тоже высоко значимы как по критерию Уэлча ( $F = 84.8$ ;  $d.f. = 86.67$ ;  $p < 0.0001$ ), так и тесту Краскела-Уоллиса ( $H = 81.82$ ;  $N = 163$ ;  $p < 0.0001$ ).

Для верификации полученных результатов дополнительно провели процедуру рарефакции – случайного вы-

Центроидный размер крыла (CS), пикс.

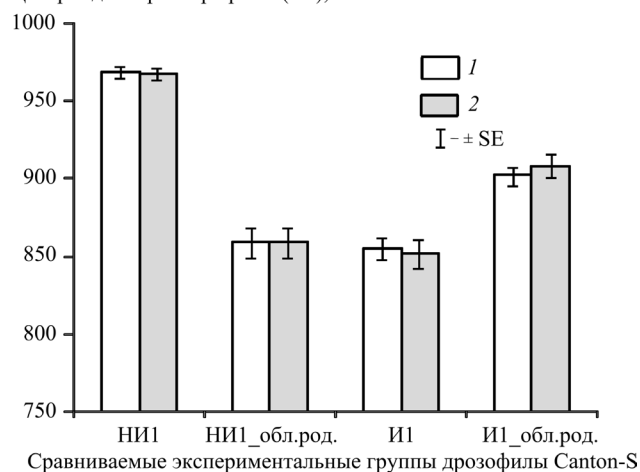


Рисунок 2. Изменчивость центроидного размера крыла самок экспериментальных групп линии *Canton-S*.

Условные обозначения: 1 – значения вычислены для всех особей выборки, 2 – значения получены после случайного выравнивания объемов наблюдений в выборках (процедура рарефакции) при  $n = 20$ . Указаны величины стандартных ошибок ( $\pm SE$ ).

Figure 2. Variability of the wing centroid size of females of experimental groups of the *Canton-S* strain.

1 – values are calculated for all individuals of the sample, 2 – values are obtained after random alignment of the observation volumes in the samples (rarefaction procedure) at  $n = 20$ . Standard errors are noted ( $\pm SE$ ).

равнивания объемов наблюдений с последующим сравнением величин CS на равных минимальных выборках. Структура межгрупповых различий центроидных размеров в обоих случаях оказалась практически идентичной и статистически значимой (критерий Уэлча  $F = 70.95$ ;  $d.f. = 73.41$ ;  $p < 0.0001$ ) (рис. 2).

Дисперсия размеров центроида крыла в разных экспериментальных группах достоверно различается (тест Левене:  $p < 0.0001$ ). Наименьшая дисперсия размеров крыла выявлена у группы НИ1, а наибольшая – у НИ1\_обл.род. У обеих инбредных групп дисперсия близка по величине и имеет промежуточное значение по сравнению с аутбредными группами. Такие же соотношения групповых дисперсий были обнаружены по площади крыла. В частности, значения коэффициентов вариации ( $CV\%$ ) по группам распределены следующим образом: НИ1 – 4.58; НИ1\_обл.род. – 15.43; И1 – 10.31; И1\_обл.род. – 8.43. По критерию Флигнера-Киллина различия  $CV\%$  между облученными и необлученными аутбредными группами статистически значимы ( $T = 8.44$ ;  $E = 33.32$ ;  $z = -4.52$ ;  $p < 0.0001$ ). Напротив, между инбредными группами различия по значениям  $CV\%$  оказались статистически незначимы ( $T = 29.95$ ;  $E = 37.15$ ;  $z = -1.289$ ;  $p = 0.198$ ). Таким образом, в аутбредной группе после облучения родителей не только резко уменьшается размер крыла потомков, указывая на угнетение роста имаго, но и возрастает его изменчивость. У инбредного женского потомства облучение родителей, наоборот, приводит к резкому увеличению размеров крыла у потомков, но его изменчивость не только не возрастает, но и проявляет слабую, хотя и незначимую, тенденцию к снижению. Показатель размера эффекта Козна ( $\omega^2 = 0.467$ ) превысил в данном случае установленный средний уровень [24, 25], т.е. выявленные

межгрупповые различия по центроидным размерам (CS) носят существенный характер.

Представленные результаты согласуются с полученными ранее на инбредных и аутбредных линиях дрозофилы выводами других авторов о специфике фенотипической ростовой реакции аутбредных и инбредных групп на неблагоприятное изменение условий индивидуального развития [6, 26–29].

Другой важный аспект сравнения экспериментальных групп связан с анализом изменчивости формы их крыла. Результаты канонического анализа изменчивости формы крыльев групп дрозофил представлены в табл. 1.

В результате канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы, установлено, что межгрупповые различия вдоль всех канонических переменных статистически значимы (табл. 1). По двум первым каноническим осям дисперсия составила 85.79 %, что позволяет достаточно полно характеризовать межгрупповую изменчивость формы крыла. На первую каноническую переменную (CV1) приходится 59.9 % межгрупповой дисперсии, которая в основном характеризует различия между интактными аутбредными и инбредными группами, с одной стороны, и потомками их облученных родителей – с другой.

Из рис. 3 следует, что наибольшие различия вдоль этой канонической оси выражены между инбредными группами И1 и И1\_обл.род. Примечательно, что полигоны изменчивости этих групп не перекрываются и разобщены друг от друга в плоскости, образованной первой и второй каноническими осями. Между экспериментальными аутбредными группами различия выражены меньше, и их полигоны частично перекрываются. Тем не менее значения центроидов аутбредных групп, как и инбредных, достоверно различаются друг от друга в морфопространстве (табл. 2).

Вдоль второй канонической оси – CV2 (25.89 % межгрупповой дисперсии) проявились различия в форме крыла главным образом между аутбредными и инбредными группами дрозофил. Полигоны изменчивости инбредных групп расположены в верхней, а аутбредных в нижней частях графика (рис. 3). На третью каноническую переменную (CV3) приходится 14.21 % межгрупповой дисперсии. Вдоль этой канонической оси отмечено взаимодействие факторов облучения родителей и инбридинга: межгрупповая изменчивость аутбредных и инбредных групп в плоскости первой и третьей осей по отношению друг другу направлена ортогонально.

Соответствующие полигоны изменчивости аутбредных групп локализованы в морфо-

Таблица 1  
Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла, и значения центроидов в экспериментальных группах аутбредных и инбредных дрозофил с учетом стандартных ошибок ( $\pm$ SE)

Table 1  
Results of the canonical analysis of Procrustes coordinates characterizing the variability of the wing shape and the values of centroids in experimental groups of outbred and inbred fruit flies, taking into account standard errors ( $\pm$  SE)

Выборка и оценка различий	Каноническая переменная		
	CV1	CV2	CV3
Центроиды выборок			
НИ1–контроль (n=36)	-0.813 $\pm$ 0.166	-0.362 $\pm$ 0.153	-1.376 $\pm$ 0.152
НИ1_обл.род. (n=45)	0.188 $\pm$ 0.171	-1.523 $\pm$ 0.138	0.645 $\pm$ 0.159
И1 – F14 (n=42)	-1.960 $\pm$ 0.151	1.092 $\pm$ 0.182	0.547 $\pm$ 0.154
И1_обл.род. (n=40)	2.550 $\pm$ 0.134	0.905 $\pm$ 0.153	-0.008 $\pm$ 0.151
Оценка межгрупповых различий			
Собственное число	2.7984	1.2094	0.6639
Доля дисперсии	59,90	25.89	14.21
$\Lambda$ -критерий Уилкса	0.0716	0.2720	0.6010
Критерий $\chi^2$	395.47	195.29	76.38
Степени свободы, d.f.	60	38	18
Уровень значимости	p < 0.0001	p < 0.0001	p < 0.0001

пространстве CV1 и CV3 в направлении от НИ1 к НИ1\_обл. род. снизу вверх, а инбредных – от И1 к И1\_обл.род. слева направо. Последнее указывает на то, что у потомков облученных аутбредных и инбредных родителей морфогенетическая реакция в виде изменения формы крыла проявляется по-разному. Это косвенно указывает на их генетическую специфику, отражая, вероятно, вдоль CV3 известный эффект взаимодействия «генотип x среда».

Для оценки вклада факторов облучения родителей и инбридинга в изменчивость формы крыла дрозофил провели многомерный двухфакторный дисперсионный непараметрический анализ (PERMANOVA) по трем каноническим переменным (CV1–CV3) с 10 тыс. повторных реплик (табл. 3).

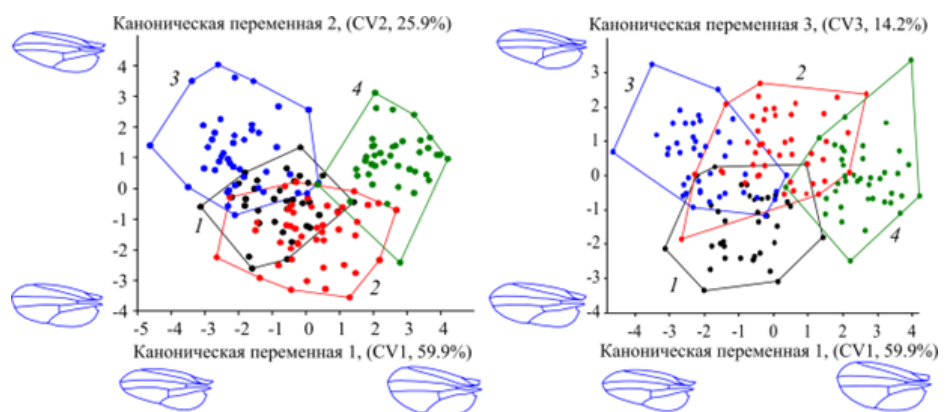


Рисунок 3. Результаты канонического анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла самок экспериментальных групп линии *Canton-S*. Условные обозначения: 1 – НИ1, 2 – НИ1\_обл.род., 3 – И1, 4 – И1\_обл.род. Конфигурации крыла дрозофилы соответствуют минимальным и максимальным значениям соответствующих канонических переменных (CV1–CV3).  
Figure 3. Results of canonical analysis of Procrustes coordinates characterizing the variability of the wing shape of females of experimental groups of the *Canton-S* strain.  
1 – NI1 (descendants of non-irradiated outbred parents), 2 – NI1\_irr.par. (descendants of irradiated outbred parents), 3 – I1 (descendants of non-irradiated inbred parents), 4 – I1\_irr.par. (descendants of irradiated inbred parents). The configurations of the drosophila wing correspond to the minimum and maximum values of the corresponding canonical variables (CV1–CV3).

Таблица 2

Матрица обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между аутбредными (НИ1, НИ1\_обл.род.) и инбредными (И1, И1\_обл.род.) группами линии *Canton-S*

Table 2

Matrix of generalized Mahalanobis distances ( $D$ ) between outbred (NI1, NI1\_irr.par.) and inbred (I1, I1\_irr.par.) groups of the *Canton-S* strain

Группа	НИ1	НИ1_обл.род.	И1	И1_обл.род.
НИ1	0	***	***	***
НИ1_обл.род.	2.577	0	***	***
И1	2.780	3.410	0	***
И1_обл.род.	3.888	3.484	4.569	0

Примечание: \*\*\* –  $p < 0.0001$ .  
Note: \*\*\* –  $p < 0.0001$ .

Результаты многомерного непараметрического двухфакторного дисперсионного анализа (PERMANOVA) облучения родителей (R), инбридинга (I) и их взаимодействия (R x I) на изменчивость формы крыла аутбредных (НИ1) и инбредных (И1) групп дрозофил по трем каноническим переменным (CV1–CV3)

Таблица 3

Table 3

Results of multivariate nonparametric two-way variance analysis (PERMANOVA) of the effect of radiation exposure of parents (R), inbreeding (I) and their interaction (R x I) on the variability of the wing shape of outbred (NI1) and inbred (I1) groups of fruit flies by three canonical variables (CV1–CV3)

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов	Доля дисперсии, %	d.f.	Средний квадрат	F	Уровень значимости (p)
Облучение родителей (R)	200,01	16,07	1	200,01	64,53	0,0001
Инбридинг (I)	348,31	27,98	1	348,31	112,37	0,0001
Взаимодействие (R x I)	203,50	16,35	1	203,50	65,65	0,0001
Остаточная (Residual)	492,84	39,60	159	5,25		
Общая (Total)	1244,66	100,00	162			

Показано, что факторы облучения родителей и инбридинга, а также их взаимодействия оказались статистически значимыми по изменчивости формы крыла дрозофил. Доля суммарной факториальной дисперсии составила при этом 60.4 %. Наибольший вклад в межгрупповую изменчивость вносит эффект инбридинга, на долю дисперсии которого приходится около 28 %. В меньшей степени на изменчивость потомков аутбредных и инбредных групп влияет облучение их родителей (16 %).

При этом следует отметить, что взаимодействие факторов вносит в изменчивость формы крыла у экспериментальных групп примерно такой же вклад (табл. 3). Судя по значительной величине смещения полигона изменчивости у потомков облученных инбредных дрозофил по сравнению с интактной группой, морфогенез крыла инбредных плодовых мух в большей степени, чем у аутбредных, подвержен изменениям после облучения родителей. Форма крыла потомков облученных родителей как в аутбредной, так и инбредной группах приобретает большую округлость, тогда как у интактных групп дрозофил крылья имеют более вытянутую и ланцетовидную конфигурацию.

Для оценки влияния отдельно взятых факторов инбридинга и облучения родителей на стабильность протекания морфогенеза экспериментальных групп плодовых мух были проведены два варианта дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла дрозофил. Результаты анализа выборок аут-

бредных и инбредных дрозофил показали высокий уровень дискриминации особей этих групп (рис. 4).

Обобщенная дистанция Махаланобиса ( $D$ ) между группами составила 2.170 ( $T^2 = 191.87$ ;  $p < 0.0001$ ). Ранее было отмечено, что для инбредных особей характерно формирование крыльев, имеющих относительно вытянутую и ланцетовидную форму (рис. 4). Корректность отнесения особей по форме крыла к собственной группе составила 87 % (после проверочного кросс-валидационного теста корректность дискриминации сохранилась весьма высокой – 77 %).

Такой уровень морфологической дискриминации сопоставим с масштабом подвидовых различий при таксономических сравнениях. Поэтому сформировавшиеся при медленном инбридинге (за 14 поколений) различия в морфогенезе крыльев оказались неожиданно велики. Дискриминантный анализ интактных аутбредной (НИ1) и инбредной (И1) групп выявил еще более высокую надежность дискриминации –  $D = 3.078$ ;  $T^2 = 183.61$ ;  $p < 0.0001$  при уровне корректности индивидуальной диагностики 91 % (после кросс-валидационного теста – 86 %).

Другой вариант дискриминантного анализа был проведен между выборками интакт-

Частота встречаемости, экз.

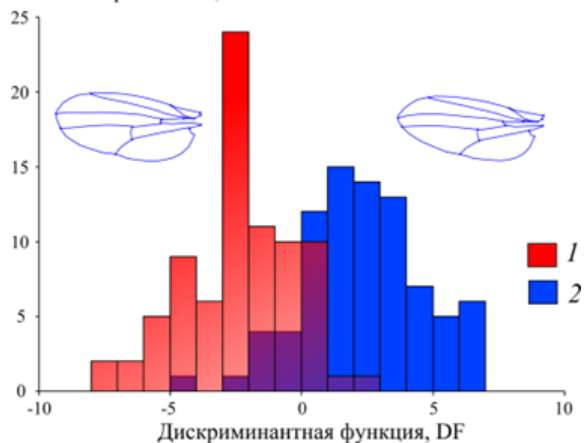


Рисунок 4. Результаты дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла у аутбредных (1) и инбредных (2) групп дрозофил.

Figure 4. Results of discriminant analysis of Procrustes coordinates characterizing the variability of wing shape in outbred (1) and inbred (2) groups of fruit flies.

ных особей и потомков облученных родителей без учета принадлежности к инбредной и аутбредной группам. Результаты дискриминантного анализа приведены на рис. 5. Был выявлен высокий уровень дискриминации особей сравниваемых групп. Обобщенная дистанция Махаланобиса ( $D$ ) между группами при этом составила 2.698 ( $T^2 = 296.04$ ;  $p < 0.0001$ ). Корректность индивидуальной диа-

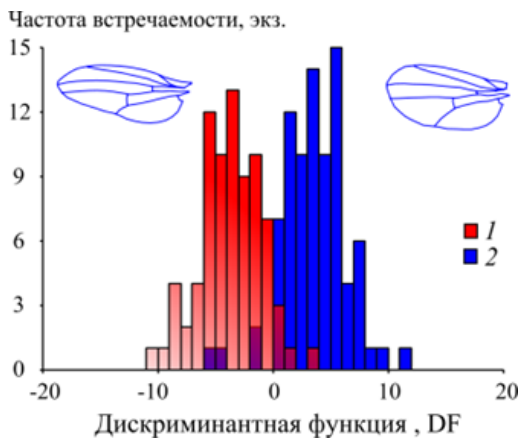


Рисунок 5. Результаты дискриминантного анализа прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы крыла у самок, полученных от необлученных (1) и облученных (2) родителей.  
Figure 5. Results of discriminant analysis of Procrustes coordinates characterizing the variability of the wing shape in females obtained from non-irradiated (1) and irradiated (2) parents.

гностики особей по форме крыла была также высока – 94.5 % (после проверочного кросс-валидационного теста – 87 %).

Сравнение аутбредных и инбредных самок, являющихся потомками облученных родителей, выявило максимальный уровень различий по форме крыла, указывающий на специфику их морфогенетических реакций на фактор облучения родителей ( $D = 4.12$ ;  $T^2 = 359.92$ ;  $p < 0.0001$  при уровне корректности индивидуальной диагностики 98 %, а после перестановочного кросс-валидационного теста – 91 %).

Таким образом, по форме любого случайно взятого крыла с очень высокой вероятностью можно определить подвергали ли родителей данной особи хроническому воздействию гамма-излучения, причем даже независимо от принадлежности к группе аутбредных или инбредных дрозофил.

Особый интерес представляет оценка стабильности развития крыльев в разных экспериментальных группах. Исходно предполагалось, что в обеих аутбредной и инбредной группах потомков облученных родителей изменчивость формы крыла должна была возрасти из-за вероятных кумулятивных мутагенных эффектов и усилить за счет этого нестабильность морфогенеза крыла. Для проверки данного предположения по итогам проведенного канонического анализа, используя координаты особей по всем трем каноническим переменным (CV1–CV3) для каждой группы особей по крайним ординатам вычислили объем ее морфопространства –  $VM$  (3D convex hull) аналогично тому, как это ранее было выполнено Д. Фонтането с соавт. на примере жесткокрылых [30]. Напомним, что предварительно все выборки были случайно за счет рандомизации выровнены по числу наблюдений ( $n = 20$ ). Итоги расчетов показателя  $VM$  для каждой экспериментальной группы самок представлены на рис. 6.

Результат сравнения оказался несколько неожиданным, поскольку, если у аутбредной группы, как и ожидалось, объем группового морфопространства значительно возрос ( $Q = 18.03$ ;  $p = 0.0002$ ), т.е. дестабилизация развития крыла у потомков облученных родителей существенно усилилась, то, напротив, у инбредной группы потомков

Объем морфопространства выборки,  $VM$

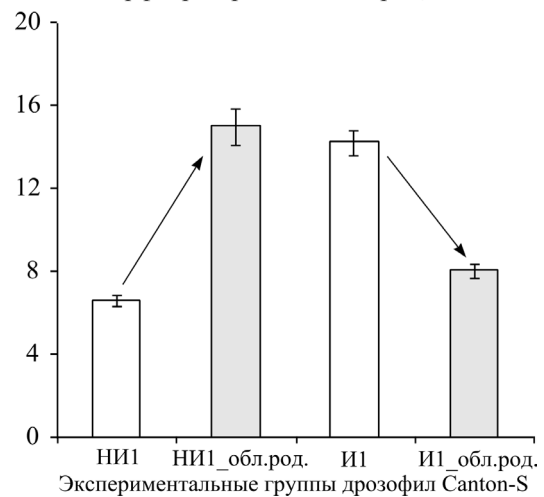


Рисунок 6. Сравнение объемов внутригруппового морфопространства –  $VM$  в рандомизированных и равных по числу наблюдений субвыборках ( $n = 20$ ) из экспериментальных групп дрозофилы (условные обозначения групп – см. рис. 3).

Figure 6. Comparison of intragroup morphospace volumes –  $VM$  in randomized and equal in number of observations sub-samples ( $n = 20$ ) from outbred and inbred experimental groups of the Canton-S strain (the group designations are the same as in Fig. 3).

облученных родителей объем морфопространства значительно уменьшился ( $Q = 11.01$ ;  $p = 0.0002$ ), указывая на возросшую стабилизацию морфогенеза крыла.

Интересно отметить, что у интактной аутбредной группы – НИ1 – значение показателя  $VM$  сблизились с таковым у инбредных потомков облученных родителей – И1\_обл.род. ( $Q = 2.51$ ;  $p = 0.3021$ ). Таким образом, можно заключить, что у инбредной группы за счет гамма-излучения родителей происходит стабилизация морфогенеза крыла у потомков, увеличиваются размеры их особей и, вероятно, наблюдается снятие инбредной депрессии. Возможно, это происходит благодаря вызванной облучением стресс-индуцированной эпигенетической перестройке функционирования генома у родителей и ее дальнейшему трансгенерационному наследованию потомками. Как показывают недавние исследования, перестройки эпигенетического профиля ДНК, включающие его метилирование и/или транслокацию определенных мобильных элементов генома, связанных с особенностями протекания морфогенеза, достаточно широко распространены, в том числе у дрозофилы [26, 29–31]. При сравнении экспериментальных инбредных и аутбредных групп растений установлено [8], что инбредные отличались более высоким уровнем метилирования профиля ДНК, чем аутбредные. При дальнейшем химическом деметилировании с помощью 5-азацитидина у инбредной группы исчезли признаки инбредной депрессии. Показано также, что эффекты выключения генов (gene silencing) с помощью метилирования преобладают при гомозиготизации, подавляя или снижая их неблагоприятное действие [4]. Полученные результаты позволяют предполагать активацию компенсаторных эпигенетических механизмов переключения нарушенного инбридингом нормального морфогенеза при хроническом воздействии гамма-излу-

чения в малых дозах как стресс-индуцирующего фактора. Методы эпигеномики потенциально позволяют проверить эту гипотезу [32]. Если эпигенетические механизмы полного или частичного снятия инбредной депрессии после гамма-излучения родителей низкой интенсивности будут подтверждены и детально изучены, это позволит иначе взглянуть на многие медицинские, экологические и эволюционно-экологические аспекты регулирования проявления инбредной депрессии и инбредной нагрузки с целью прикладного использования.

## Литература

1. Ярмоненко, С. П. Радиобиология человека и животных. – Москва : Высшая школа, 2004. – 549 с.
2. Бурлакова, Е. Б. Влияние малоинтенсивного облучения на возникновение и развитие злокачественных новообразований / Е. Б. Бурлакова, В. Н. Ерохин, В. А. Семенов // Радиационная биология. Радиоэкология. – 2006. – Т. 46, № 5. – С. 527–530.
3. Research on inbreeding in the “omic” era / T. N. Kristensen, K. S. Pedersen, C. J. Vermeulen, V. Loeschcke // Trends of Ecol. Evol. – 2010. – Vol. 25. – P. 44–52.
4. Biémont, C. Inbreeding effects in the epigenetic era / C. Biémont // Nature Rev. Genet. – 2010. – Vol. 11. – P. 234.
5. Inbreeding–stress interactions: evolutionary and conservation consequences / D. H. Reed, C. W. Fox, L. S. Enders, T. N. Kristensen // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 2012. – Vol. 1256. – P. 33–48.
6. Cheptou, P. O. Environment-depend inbreeding depression: its ecological and evolutionary significance / P. O. Cheptou, K. Donohue // New Phytol. – 2011. – Vol. 189. – P. 395–407.
7. Charlesworth, D. The genetics of inbreeding depression / D. Charlesworth, J. H. Willis // Nat. Rev. Genet. – 2009. – Vol. 10. – P. 783–796.
8. Vergeer, Ph. Evidence for an epigenetic role in inbreeding depression / Ph. Vergeer, N. Wagemaker, N. J. Ouborg // Biol. Lett. – 2012. – Vol. 8. – P. 798–801.
9. De Rose, M. A. A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals / M. A. De Rose, D. A. Roff // Evolution. – 1999. – Vol. 53, N 4. – P. 1288–1292.
10. Fox, C. W. Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis / C. W. Fox, D. H. Reed // Evolution. – 2011. – Vol. 65. – P. 246–258.
11. Rohlf, F. J. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks / F. J. Rohlf, D. Slice // Syst. Biol. – 1990. – Vol. 39, N 1. – P. 40–59.
12. Geometric morphometrics for biologists: A primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. – New York : Elsevier Acad. Press., 2004. – 437 p.
13. Klingenberg, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics / C. P. Klingenberg // Mol. Ecol. Resour. – 2011. – Vol. 11. – P. 353–357.
14. Klingenberg, C. P. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data / C. P. Klingenberg // Hystrix, the Italian J. Mammal. – 2013. – Vol. 24, N 1. – P. 43–58.
15. Sheets, H. D. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data / H. D. Sheets, M. L. Zelditch // Hystrix, the Italian Journal of Mammal. – 2013. – Vol. 24, N 1. – P. 67–73.
16. Васильев, А. Г. Геометрическая морфометрия: от теории к практике / А. Г. Васильев, И. А. Васильева, А. О. Шкурин. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2018. – 471 с.
17. Rohlf, F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30 / F. J. Rohlf // Depart. of Ecol. and Evolution, State University of New York at Stony Brook. – 2017a. – (program).
18. Rohlf, F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.74 / F. J. Rohlf // Depart. of Ecol. and Evolution, State University of New York at Stony Brook. – 2017b – (program).
19. Hammer, Q. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / Q. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontol. Electronica. – 2001. – Vol. 4, N 1. – P. 1–9 (program).
20. Глотов, Н. В. Генетическая гетерогенность природных популяций по количественным признакам : автореф. дис. ... докт. биол. наук / Н. В. Глотов. – Ленинград : ЛГУ, 1983. – 33 с.
21. Vasil'ev, A. G. The concept of morphoniche in evolutionary ecology / A. G. Vasil'ev // Russian Journal of Ecology. – 2021. – Vol. 52, N 3. – P. 173–187.
22. Cornwell, W. K. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume / W. K. Cornwell, D. W. Schilck, D. A. Ackerly // Ecology. – 2006. – Vol. 87. – P. 1465–1471.
23. Efron, B. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy / B. Efron, R. Tibshirani // Statistical Science. – 1986. – Vol. 1. – P. 54–77.
24. Hedges, L. V. Statistical methods for Meta-Analysis / L. V. Hedges, I. Olkin. – New-York : Acad. Press, 1985. – 369 p.
25. Cohen, J. A power primer / J. Cohen // Psychol. Bulletin. – 1992. – Vol. 112, N.1. – P. 155–159.
26. Fowler, K. Environmental stress, inbreeding, and the nature of phenotypic and genetic variance in *Drosophila melanogaster* / K. Fowler, M. C. Whitlock // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2002. – Vol. 269. – P. 677–683.
27. Swindell, W. R. Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster* / W. R. Swindell, J. L. Bouzat // Evolution. – 2006. – Vol. 60. – P. 762–766.
28. Hedrick, P. W. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue / P. W. Hedrick, A. García-Dorado // Trends Ecol. Evol. – 2016. – Vol. 31. – P. 940–952.
29. Long-term exhaustion of the inbreeding load in *Drosophila melanogaster* / N. Pérez-Pereira, R. Pouso, A. Rus [et al.] // Heredity. – 2021. – Vol. 127. – P. 373–383.
30. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics

/ D. Fontaneto, M. Panisi, M. Mandrioli [et. al.] // Sci. Nat. – 2017. – Vol. 104, N 55. – P. 1–11. – doi: 10.1007/s00114-017-1475-3

31. Забанов, С. А. Индукция транспозиций МГЭ Dm 412 при помощи гамма-облучения в изогенной линии *Drosophila melanogaster* / С. А. Забанов, Л. А. Васильева, В. А. Патнер // Генетика. – 1995. – Т. 31, № 6. – С. 798–803.
32. Detecting purging of inbreeding depression by a slow rate of inbreeding for various traits: the impact of environmental and experimental conditions / J. Bundgaard, V. Loeschcke, M. F. Schou, R. Bijlsma // Heredity. – 2021. – Vol. 127. – P. 10–20.

## References

1. Yarmonenko, S.P. Radiobiologiya cheloveka i zhivotnykh [Radiobiology of man and animals] / S.P. Yarmonenko. – Moscow: Vysshaya shkola, 2004. – 549 p.
2. Burlakova, E.B. Vliyanie malointensivnogo oblucheniya na vzniknovenie i razvitie zlokachestvennykh novoobrazovaniy [Influence of low-intensity irradiation on appearance and development of malignant neoplasms] / E.B. Burlakova, V.N. Erohin, V.A. Semenov // Radiacionnaya biologiya. Radioekologiya [Radiation Biology. Radioecology]. – 2006. – Vol. 46. – № 5. – P. 527–530.
3. Research on inbreeding in the “omic” era / T. N. Kristensen, K. S. Pedersen, C. J. Vermeulen, V. Loeschcke // Trends of Ecol. Evol. – 2010. – Vol. 25. – P. 44–52.
4. Biémont, C. Inbreeding effects in the epigenetic era / C. Biémont // Nature Rev. Genet. – 2010. – Vol. 11. – P. 234.
5. Inbreeding–stress interactions: evolutionary and conservation consequences / D. H. Reed, C. W. Fox, L. S. Enders, T. N. Kristensen // Ann. N.Y. Acad. Sci. – 2012. – Vol. 1256. – P. 33–48.
6. Cheptou, P. O. Environment-depend inbreeding depression: its ecological and evolutionary significance / P. O. Cheptou, K. Donohue // New Phytol. – 2011. – Vol. 189. – P. 395–407.
7. Charlesworth, D. The genetics of inbreeding depression / D. Charlesworth, J. H. Willis // Nat. Rev. Genet. – 2009. – Vol. 10. – P. 783–796.
8. Vergeer, Ph. Evidence for an epigenetic role in inbreeding depression / Ph. Vergeer, N. Wagemaker, N. J. Ouborg // Biol. Lett. – 2012. – Vol. 8. – P. 798–801.
9. De Rose, M. A. A comparison of inbreeding depression in life-history and morphological traits in animals / M. A. De Rose, D. A. Roff // Evolution. – 1999. – Vol. 53, N 4. – P. 1288–1292.
10. Fox, C. W. Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis / C. W. Fox, D. H. Reed // Evolution. – 2011. – Vol. 65. – P. 246–258.
11. Rohlf, F. J. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks / F. J. Rohlf, D. Slice // Syst. Biol. – 1990. – Vol. 39, N 1. – P. 40–59.
12. Geometric morphometrics for biologists: A primer / M. L. Zelditch, D. L. Swiderski, H. D. Sheets, W. L. Fink. – New York: Elsevier Acad. Press., 2004. – 437 p.
13. Klingenberg, C.P. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics / C. P. Klingenberg // Mol. Ecol. Resour. – 2011. – Vol. 11. – P. 353–357.
14. Klingenberg, C. P. Cranial integration and modularity: insights into evolution and development from morphometric data / C. P. Klingenberg // Hystrix, the Italian J. Mammal. – 2013. – Vol. 24, N 1. – P. 43–58.
15. Sheets, H. D. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data / H. D. Sheets, M. L. Zelditch // Hystrix, the Italian Journal of Mammal. – 2013. – Vol. 24, N 1. – P. 67–73.
16. Vasil'ev, A.G. Geometricheskaya morfometriya: ot teorii k praktike [Geometric morphometrics: from theory to practice] / A.G. Vasil'ev, I.A. Vasil'eva, A.O. Schkurihin. – Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018. – 471 p.
17. Rohlf, F. J. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30 / F. J. Rohlf // Depart. of Ecol. and Evolution, State University of New York at Stony Brook. – 2017a. – (program).
18. Rohlf, F. J. TpsUtil, file utility program, version 1.74 / F. J. Rohlf // Depart. of Ecol. and Evolution, State University of New York at Stony Brook. – 2017b – (program).
19. Hammer, Q. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis / Q. Hammer, D. A. T. Harper, P. D. Ryan // Palaeontol. Electronica. – 2001. – Vol. 4, N 1. – P. 1–9 (program).
20. Glotov, N.V. Geneticheskaya geterogenost' prirodnykh populyacij po kolichestvennym priznakam [Genetical heterogeneity of natural population by quantitative traits]: avtoref. dis. ... dokt. biol. nauk / Glotov Nikolay Vasiljevich Leningrad: Leningradskij gosudarstvennyj universitet, 1983. – 33 p.
21. Vasil'ev, A. G. The concept of morphoniche in evolutionary ecology / A. G. Vasil'ev // Russian Journal of Ecology. – 2021. – Vol. 52, N 3. – P. 173–187.
22. Cornwell, W. K. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume / W. K. Cornwell, D. W. Schilck, D. A. Ackerly // Ecology. – 2006. – Vol. 87. – P. 1465–1471.
23. Efron, B. Bootstrap methods for standard errors. Confidence intervals and other measures of statistical accuracy / B. Efron, R. Tibshirani // Statistical Science. – 1986. – Vol. 1. – P. 54–77.
24. Hedges, L. V. Statistical methods for Meta-Analysis / L. V. Hedges, I. Olkin. – New-York: Acad. Press, 1985. – 369 p.
25. Cohen, J. A power primer / J. Cohen // Psychol. Bulletin. – 1992. – Vol. 112, N.1. – P. 155–159.
26. Fowler, K. Environmental stress, inbreeding, and the nature of phenotypic and genetic variance in *Drosophila melanogaster* / K. Fowler, M. C. Whitlock // Proc. R. Soc. Lond. B. – 2002. – Vol. 269. – P. 677–683.
27. Swindell, W. R. Ancestral inbreeding reduces the magnitude of inbreeding depression in *Drosophila melanogaster* / W. R. Swindell, J. L. Bouzat // Evolution. – 2006. – Vol. 60. – P. 762–766.
28. Hedrick, P. W. Understanding inbreeding depression, purging, and genetic rescue / P. W. Hedrick, A. García-Do-rado // Trends Ecol. Evol. – 2016. – Vol. 31. – P. 940–952.



29. Long-term exhaustion of the inbreeding load in *Drosophila melanogaster* / N. Pérez-Pereira, R. Pouso, A. Rus [et al.] // *Heredity*. – 2021. – Vol. 127. – P. 373–383.
30. Estimating the magnitude of morphoscapes: how to measure the morphological component of biodiversity in relation to habitats using geometric morphometrics / D. Fontaneto, M. Panisi, M. Mandrioli [et al.] // *Sci. Nat.* – 2017. – Vol. 104, N 55. – P. 1–11. – doi: 10.1007/s00114-017-1475-3
31. Zabanov, S.A. Indukciya transpozicij MGE Dm 412 pri pomoshchi gamma-oblucheniya v izogennoj linii *Drosophila melanogaster* [Induction transpositions of MGE Dm 412 by means of gamma-irradiation in isogenous strain *Drosophila melanogaster*] / S.A. Zabanov, L.A. Vasil'eva, V.A. Ratner // *Genetika* [Genetics]. – 1995. – Vol. 31. – № 6. – P. 798–803.
32. Detecting purging of inbreeding depression by a slow rate of inbreeding for various traits: the impact of environmental and experimental conditions / J. Bundgaard, V. Loeschcke, M. F. Schou, R. Bijlsma // *Heredity*. – 2021. – Vol. 127. – P. 10–20.

### Благодарность (госзадание)

*Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2) и государственного задания Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН (№ 122040600022-1).*

### Информация об авторах:

**Васильев Алексей Геннадьевич** – профессор, доктор биологических наук, заведующий лабораторией эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН; Researcher ID: A-4458-2017, Scopus Author ID 7402046776, ORCID 000-0002-5062-7288 (Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: vag@ipae.uran.ru).

**Москалев Алексей Александрович** – профессор, член-корреспондент РАН, доктор биологических наук, заведующий лабораторией геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Researcher ID: H-4856-2013; Scopus Author ID: 7003730453, ORCID 0000-0002-3248-1633 (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

**Шапошников Михаил Вячеславович** – доцент, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории геропротекторных и радиопротекторных технологий Института биологии ФИЦ Коми НЦ УрО РАН; Researcher ID: M-7514-2013, Scopus Author ID: 7004704906, ORCID 0000-0002-4625-6488 (Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук – обособленное подразделение Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук»; Российская Федерация, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28; e-mail: mshaposhnikov@mail.ru).

**Сайдмагомедова Дина Сергеевна** – лаборант-исследователь лаборатории эволюционной экологии Института экологии растений и животных УрО РАН; Researcher ID – нет, Scopus Author – нет, ORCID – нет (Российская Федерация, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202; e-mail: triops@list.ru; ).

### About the authors:

**Alexey G. Vasiliev** – Doctor of Sciences (Biology), professor, Head of the Laboratory of Evolutionary Ecology, Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Researcher ID A-4458-2017, Scopus Author ID 7402046776, <https://orcid.org/0000-0002-5062-7288> (Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202, 8 March St., Yekaterinburg, 620144, e-mail: vag@ipae.uran.ru).

**Aleksey A. Moskalev** – Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Doctor of Sciences (Biology), Head of the Laboratory of geroprotective and radioprotective technologies, Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID:7003730453; <https://orcid.org/0000-0002-3248-1633> (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167982; e-mail: amoskalev@ib.komisc.ru).

**Mikhail V. Shaposhnikov** – Candidate of Sciences (Biology), Leading Researcher, Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences; Scopus Author ID: 7004704906; <https://orcid.org/0000-0002-4625-6488>. (Institute of Biology, Federal Research Centre Komi Science Centre of the Ural Branch of the

Russian Academy of Sciences, 28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, GSP-2, the Komi Republic, Russia, 167982; e-mail: shaposhnikov@ib.komisc.ru).

**Dina S. Saidmagomedova** – Laboratory researcher, Laboratory of evolutionary ecology, Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (Institute of Plant and Animal Ecology Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202, 8 March St., Yekaterinburg, 620144, e-mail: triops@list.ru).

**Для цитирования:**

Васильев, А. Г. Экспериментальная оценка эффектов радиоактивного облучения и инбридинга в изменчивости формы крыла дрозофил линии *Canton-S*: геометрическая морфометрия / А. Г. Васильев, А. А. Москалев, М. В. Шапошников, Д. С. Сайдмагомедова // Известия Коми научного центра Уральского отделения Российской академии наук. Серия «Экспериментальная биология и экология». – 2022. – № 4 (56). – С. 59–68. УДК 575.21:575.222.5:591.499.6. DOI 10.19110/1994-5655-2022-4-59-68

**For citation:**

Vasil'ev, A. G. Jeksperimental'naja ocenka jeffektov radioaktivnogo obluchenija i inbridinga v izmenchivosti formy kryla drozofil linii *Canton-S*: geometricheskaja morfometrija [Experimental evaluation of the radiation exposure effects and inbreeding in the variability of the wing shape of the drosophila strain *Canton-S*: geometric morphometrics] / A. G. Vasil'ev, A. A. Moskalev, M. V. Shaposhnikov, D. S. Saidmagomedova // Proceedings of the Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences. Series "Experimental Biology and Ecology". – 2022. – No. 4 (56). – P. 59–68. UDC 575.21:575.222.5:591.499.6. DOI 10.19110/1994-5655-2022-4-59-68.

Дата поступления рукописи: 21.07.2022

Прошла рецензирование: 22.08.2022

Принято решение о публикации: 05.09.2022

Received: 21.07.2022

Reviewed: 22.08.2022

Accepted: 05.09.2022