

УДК: 575.022.174.015.3

**Анализ показателей приспособленности *Drosophila melanogaster*,  
происходящих из природных популяций Иркутской области в условиях  
разной плотности культуры**

**Л.И.Воробьева, А.И.Романко, О.В.Горенская, И.С.Леонова**

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)  
olgavg@bk.ru*

В работе проанализировано влияние плотности культуры на комплекс адаптивно важных признаков у линий дрозофилы, происходящих из природных популяций Иркутской области. Установлено, что изменение плодовитости, жизнеспособности и гибели особей на стадии куколки в большей степени определяется средовым фактором ( $h^2_{пл.попул.}$ ) и варьирует в пределах от 50 до 73%. Продолжительность жизни при голодании в большей степени зависит от генотипа ( $h^2_{♀}=35$  и  $h^2_{♂}=39\%$ ). Генотип и взаимодействие наследственного и средового факторов являются определяющими при изменении уровня активности алкогольдегидрогеназы ( $h^2_{генотип}=19\%$ ,  $h^2_{среда+наследствен.факторы}=76\%$ ). Самцы оказались более чувствительными к фактору повышенной плотности культуры по сравнению с самками.

**Ключевые слова:** дрозофила, плотность культуры, приспособленность, жизнеспособность, голодание, АДГ.

**Аналіз показників пристосованості *Drosophila melanogaster*, що походять з  
природних популяцій Іркутської області в умовах різної щільності  
культури**

**Л.І.Воробйова, А.І.Романко, О.В.Горенська, І.С.Леонова**

У роботі проаналізовано вплив щільності культури на комплекс адаптивно важливих ознак у ліній дрозофіли, що походять з природних популяцій Іркутської області. Встановлено, що зміна плодючості, життєздатності та загибелі особин на стадії лялечки в більшій мірі визначається фактором середовища і варіює в межах від 50 до 73%. Тривалість життя при голодуванні залежить від генотипу. Генотип і взаємодія спадкового і середовищного факторів є визначальними при зміні рівня активності АДГ. Самці виявилися більш чутливими до чинника підвищеної щільності культури в порівнянні з самицями.

**Ключові слова:** дрозофіла, щільність культури, пристосованість, життєздатність, голодування, АДГ.

**Analysis of adaptability of *Drosophila melanogaster* stocks, originating from  
Irkutsk region natural populations**

**L.I.Vorobyova, A.I.Romanko, O.V.Gorenskaya, I.S.Leonova**

Effects of culture density on manifestation of some quantitative features were studied in *Drosophila melanogaster* stocks, originating from Irkutsk region natural populations. It has been found that increasing culture density results in decrease of flies viability in studied stocks, increase of the individuals death rates at the larval stage for all stocks, life longevity reduction in starvation conditions and alteration of ADH activity level. It has been established that adaptively important features expression is determined by the influence of hereditary factor, culture density and interaction of both factors.

**Key words:** drosophila, culture density, adaptability, viability, starvation, ADH activity.

**Введение**

Плотность популяции, определяемая как число особей на единицу площади или объема местообитания, оказывает влияние на целый комплекс адаптивно важных признаков у организмов, входящих в состав популяции.

Повышенная плотность культуры приводит к нехватке кормовых ресурсов и неблагоприятному воздействию продуктов обмена веществ особей. Это вызывает у дрозофилы снижение целого комплекса жизненно важных показателей, таких как плодовитость, жизнеспособность,

продолжительность жизни, масса тела особей, степень полипloidности гигантских хромосом слюнных желез личинок и др. (Журавльова та ін., 2004; Парог и др., 1999). Кроме того, адаптация к неблагоприятным условиям среды ведет к формированию неспецифической гормональной стресс-реакции, направленной на задержку метаморфоза (Раушенбах, 1997).

В исследованиях генетической гетерогенности популяций дрозофилы дикого типа, в частности при формировании приспособленности к изменяющейся плотности культуры, особый интерес представляет формирование комплекса адаптивных реакций при взаимодействии наследственных и средовых факторов. Недостаточно изученным является и изменение уровня энергетического метаболизма у имаго в стрессовых условиях. Показано адаптивное значение уровня ферментативной активности алкогольдегидрогеназы (АДГ) при тепловом стрессе (Migliani, Ampy, 1991), выявлена зависимость показателей жизнеспособности дрозофилы от присутствия в генотипе мух *Adh<sup>F</sup>* или *Adh<sup>S</sup>* аллелей и от уровня активности соответствующего фермента (Хаустова, Моргун, 1999). Установлено, что увеличение активности АДГ сопровождается увеличением устойчивости к экзогенному этанолу, но при этом не изменяется уровень экспрессии гена *Adh* (Malherbe et al., 2005). Однако не изучена связь повышенной плотности культуры с уровнем активности АДГ.

Таким образом, целью работы был анализ влияния плотности культуры на комплекс адаптивно важных признаков у линий дрозофилы, происходящих из природных популяций Иркутской области.

#### **Объекты и методы исследований**

Материалом для исследования служили линии дикого типа, происходящие из природных популяций *Drosophila melanogaster* Иркутской области Российской Федерации – «Иркутск-09», «Иркутск-05», «БПФ ИГУ», «гора Синюшина», «гора Машук», «М-51». Данные линии были собраны и привезены на кафедру генетики и цитологии Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина в 2008 г., после чего культивировались в лабораторных условиях до начала экспериментов около полугода.

В качестве средового фактора выбрана разная плотность культуры – 2 пары и 7 пар родительских особей.

Плодовитость мух определяли по числу потомков от 2 и 7 пар родительских особей, содержащихся в пробирках на протяжении 5 дней. Для определения жизнеспособности вели учет количества мух (имаго), развившихся из отложенных родительскими особями яиц. Проводили учет куколок, погибших на преимагинальной стадии. Продолжительность жизни мух при голодании определяли, помещая их в пробирки без корма (по 10–15 особей), отдельно самцов и самок. Мухи, для предотвращения гибели от обезвоживания, имели доступ к воде. Подсчет выживших мух проводили через каждые 3 часа до полной гибели особей в каждой пробирке. Подсчитывали время жизни каждой особи во всех пробирках. Определение активности алкогольдегидрогеназы имаго *Drosophila melanogaster* проводили согласно методике Сойфера (Sofer, Ursprung, 1968).

Для выполнения статистического анализа применялась программа «Biostat 2009» (AnalystSoft, США). Статистическая значимость различий при плотности культуры 2 пары и 7 пар родительских особей определялась при помощи двустороннего t-критерия Стьюдента (при  $p \leq 0,05$ ) и U-критерия Манна-Уитни (при  $p \leq 0,05$ ). Оценку статистической значимости и силы влияния экологического и генетического факторов на возникновение различий при плотности культуры 2 пары и 7 пар родительских особей проводили при помощи двухфакторного дисперсионного анализа (по методу Снедекора) (Лакин, 1990).

#### **Результаты и обсуждение**

Результаты исследований плодовитости и жизнеспособности дрозофилы, полученных из природных популяций Иркутской области, при разной плотности культуры показаны на рис. 1 и в табл. 1.

В контроле (при плотности культуры 2 пары родительских особей) превышение плодовитости у линий с максимальными значениями показателя «Иркутск-05» и «гора Машук» по сравнению с линиями «БПФ ИГУ» и «М-51» (минимальные значения плодовитости) составляет в среднем 9,7%.

Повышение плотности культуры приводит к снижению показателя плодовитости у всех исследуемых в работе линий в среднем на 14,2%. Исключением является линия «БПФ ИГУ», где различия статистически не значимы.

Оценка силы влияния экологического и генетического факторов на различия по плодовитости

исследуемых линий *Drosophila melanogaster* показала, что наибольшее влияние оказывает плотность культуры ( $h^2_{\text{среды}}=63,53\%$ ) и сочетанное действие плотности культуры и генотипа ( $h^2_{\text{среда+генотип}}=14,80\%$ ). Генотип оказывает сравнительно меньшее влияние ( $h^2_{\text{генотип}}=5,55\%$ ).

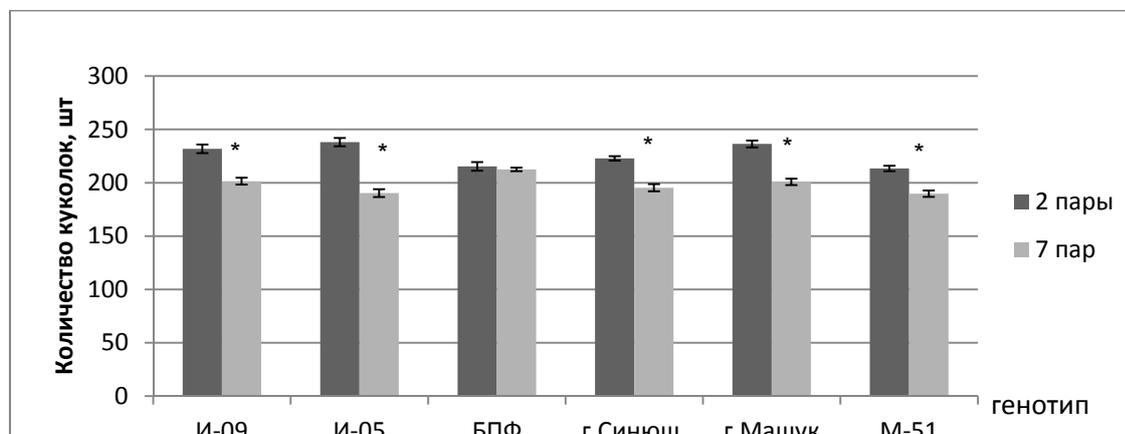


Рис. 1. Показатели плодовитости линий *Drosophila melanogaster* при разной плотности культуры

Примечание: \* – статистическая значимость отличий от контроля,  $p \leq 0,05$ .

Таблица 1.

Показатели жизнеспособности дрозофилы, полученных из природных популяций Иркутской области, при разной плотности культуры

Генотип (линия)	Жизнеспособность, кол-во имаго			
	2 пары		7 пар	
	самки	самцы	самки	самцы
Иркутск-09	115,8 ± 2,13	108,2 ± 2,36	95,5 ± 2,01*	91,2 ± 2,07*
Иркутск-05	116,5 ± 2,41	110,5 ± 1,85	88,6 ± 1,84*	82,4 ± 1,92*
БПФ ИГУ	98,7 ± 1,75	95,3 ± 1,83	91,2 ± 1,23*	90,5 ± 1,44
г. Синюшина	109,0 ± 0,93	105,6 ± 0,86	92,3 ± 1,62*	88,8 ± 1,66*
г. Машук	118,1 ± 1,50	111,6 ± 1,67	94,6 ± 1,62*	91,4 ± 1,40*
М-51	104,8 ± 1,44	100,7 ± 1,10	86,0 ± 1,42*	82,6 ± 1,73*

Примечание: \* – статистическая значимость отличий от контроля,  $p \leq 0,05$ .

Наибольшая жизнеспособность особей обоих полов в контроле характерна для линий «Иркутск-05», «гора Машук»; наименьшая – для линии «БПФ ИГУ». Различие между данными линиями составляет соответственно для самок и самцов 18,8 и 16,5%.

Снижение жизнеспособности, отмеченное у всех исследуемых в работе линий при повышении плотности культуры, в большей степени выражено у самцов – в среднем на 18,6%, за исключением линии «БПФ ИГУ», где статистически значимых различий при разной плотности культуры не выявлено. У самок изучаемый показатель снизился в среднем на 17,2%.

Полиморфизм исследованных линий по изменению жизнеспособности в ответ на разную плотность культуры обусловлен средовым фактором и генотипом. Взаимодействие факторов вносит сравнительно меньший вклад в вариацию признака (табл. 2).

При увеличении плотности культуры конкуренция между особями становится более жесткой, в результате чего показатели смертности на стадии куколки возрастают у всех исследуемых в работе линий. Количество особей, погибших на стадии куколки, увеличивается при плотности культуры 7 пар родительских особей от 32% (в линии «БПФ ИГУ») до 63% (в линии «М-51»). При этом возрастает роль генотипа в различиях по смертности на стадии куколки ( $h^2_{\text{генотип}}=37,23\%$ ). Также очень велико и влияние экологического фактора:  $h^2_{\text{среды}}=48,15\%$ .

Различная плотность популяции изменяет работу генетических регуляторных систем (Chen, Stephan, 2003). Исследования на *Drosophila melanogaster* показали, что эффекты плотности

популяції, такі як вплив на плодовитість, полову і міграційну активність, життєспроможність, тривалість розвитку, знаходяться під генетичним контролем ядерних генів. Особи з високими показателями плодовитості, двигальної активності, потребою в кормі звичайно чутливі до збільшення густоти, а з низкими – стійкі (Гречаний, Корзун, 1988; Гречаний і др., 1996). Збільшення конкуренції внаслідок підвищеної густоти культури вимагає від організмів нових можливостей для виживання, які можуть забезпечуватися завдяки утворенню нових комбінацій визначених генів, а саме підвищенню рівня рекомбінації. Зв'язок генетичної рекомбінації з густотою культури обумовлений диференціальною життєспроможністю і диференціальною швидкістю розвитку особин, рекомбінантних і нерекомбінантних по зв'язаним генам (Хаустова і др., 2003).

Таблиця 2.

Оцінка сили впливу середовищного і спадкового факторів на різниця по життєспроможності досліджуваних ліній *Drosophila melanogaster* (при  $p \leq 0,05$ , результати двохфакторного дисперсійного аналізу)

Источник вариации	Значение $h^2$ , %	
	самки	самцы
Плотность культуры	73,40	70,99
Генотип	9,27	6,26
Сочетанное действие факторов (плотность культуры + генотип)	6,16	9,76

Обсуждая механизмы, лежащие в основе формирования приспособленности у дрозофилы к повышенной плотности культуры, следует отметить изменения в эндокринной системе, поскольку способность оставить потомство и адаптироваться к внешним неблагоприятным факторам контролируется теми же гормонами, которые задействованы и в стресс-реакции насекомых (Раушенбах, 1997).

Формирование адаптивного ответа у мух дикого типа в ответ на изменение плотности культуры связано со смещением баланса основных гормонов развития, а именно ювенильного гормона и экдистерона. В условиях повышенной плотности культуры у личинок дрозофилы развивается неспецифическая адаптивная гормональная реакция: происходит ингибирование секреции экдизона и повышение секреции ювенильного гормона, что вызывает задержку метаморфоза. Таким образом, адаптация к плотности культуры вызывает изменения в гормональном балансе особей *Drosophila melanogaster*, что влечет за собой изменение комплекса адаптивно важных признаков, направленного на поддержание жизнеспособности в неблагоприятных условиях (Лучникова, 1981; Ляпунов, Ляпунова, 2004). Кроме того, показана положительная корреляция плодовитости и уровня 20-ОН-экдизона в гемолимфе личинок *Drosophila melanogaster* (Тоцкий и др., 2002, 2008).

Изучаемые в данной работе количественные признаки – результат работы не одного гена, а генных сетей, которые играют очень важную роль в регуляции количественных адаптивно важных признаков. Генные сети реагируют на воздействие экологических факторов, благодаря чему возможна адаптация организмов к изменяющимся условиям внешней среды (Колчанов и др., 2000; Колчанов, 2003).

На основе различий по динамике численности (Гречаний и др., 1996), линии «Иркутск-09», «Иркутск-05», «гора Синюшина», «гора Машук» и «М-51» оказались более адаптированы к условиям низкой плотности культуры, поскольку имеют большее число потомков. У линии «БПФ ИГУ» приспособленность выше в условиях перенаселения.

Результаты исследования продолжительности жизни в условиях голодания линий дрозофилы, полученных из природных популяций, при разной плотности культуры, представлены в табл. 3.

В контроле продолжительность жизни при голодании самок превышает данный показатель у самцов в среднем на 9,1%. При плотности культуры 7 пар родительских особей половой диморфизм наблюдается у линии «г. Синюшина», где продолжительность жизни самок при голодании выше, чем самцов, на 16%, и у линий «г. Машук» и «М-51», где наблюдается противоположная тенденция – длительность жизни самцов в условиях голодания превосходит данный признак у самок в среднем на 12%.

Таблица 3.

Влияние плотности культуры на продолжительность жизни в условиях голодания изучаемых линий *Drosophila melanogaster*

Генотип (линия)	Продолжительность жизни при голодании, часы			
	2 пары		7 пар	
	самки	самцы	самки	самцы
Иркутск-09	95,0 ± 4,44	77,6 ± 3,97	78,2 ± 3,39*	84,4 ± 3,79
БПФ ИГУ	61,4 ± 2,27	55,7 ± 3,16	64,4 ± 2,65	57,8 ± 2,81
г. Синюшина	43,2 ± 2,17	41,2 ± 1,82	42,9 ± 1,52	36,1 ± 1,24*
г. Машук	96,2 ± 4,04	92,9 ± 3,67	72,5 ± 1,38*	80,5 ± 2,14*
М-51	64,4 ± 2,68	58,1 ± 2,15	70,1 ± 2,14	81,2 ± 4,48*

Примечание: \* – статистическая значимость отличий от контроля ( $p \leq 0,05$ ).

Линиям «Иркутск-09» и «г. Машук» свойственна относительно высокая устойчивость к голоданию в стандартных условиях (при низкой плотности культуры), особи этих линий имеют генотипически обусловленную приспособленность к длительному выживанию в условиях голодания. В условиях высокой плотности культуры для самок линий «Иркутск-09» и «г. Машук» наблюдается снижение устойчивости к голоданию на 18 и 25% соответственно, что можно объяснить негативным воздействием дополнительных стрессовых условий на линию, большинство особей в которой адаптированы к нехватке питания, но, очевидно, менее устойчивы к токсическому воздействию продуктов обмена веществ особей (Zwaan et al., 1991).

Линия «г. Синюшина» характеризуется низкой продолжительностью жизни при голодании, что связано, очевидно, с наследственными особенностями мух этой линии и низкой приспособленностью особей к пищевому стрессу. В частности, отмечено, что данная линия имеет низкую активность АДГ в нормальных условиях, обладая менее эффективным энергетическим метаболизмом (рис. 2). В условиях повышенной плотности культуры наблюдается тенденция к еще большему снижению устойчивости к голоданию, более выраженному у самцов данной линии.

Линии «БПФ ИГУ» и «М-51» имеют относительно среднюю продолжительность жизни в условиях голодания, что можно объяснить гетерогенностью по данному признаку. Интересно отметить, что в линии «М-51», в условиях высокой плотности культивирования, отмечено значительное возрастание продолжительности жизни самцов при голодании.

Наиболее сильное влияние на различия по продолжительности жизни особей *Drosophila melanogaster* обоих полов в условиях голодания оказывают наследственно обусловленные различия между линиями (табл. 4). Также значительное влияние на вариацию данного признака оказывает взаимодействие наследственных особенностей линий со средовыми условиями (разной плотностью культуры). Влияние плотности культуры как самостоятельного фактора на продолжительность жизни при голодании сравнительно невелико.

В контроле активность АДГ варьирует в зависимости от генотипа. Наибольшее значение показателя, характерное для линии «гора Машук», превышает наименьшее («гора Синюшина») в 2,7 раза. Возможно, это связано с разными аллельными вариантами гена *Adh*, которые отличаются по структуре и активности контролируемых аллозимов. Так, особи линий, обладающие АДГ-F аллотипом, достоверно превосходят по активности фермента особи линий, содержащих АДГ-S аллотип (Хаустова, Моргун, 1999; Хаустова и др., 2002). Авторами показана зависимость жизнеспособности дрозофилы от принадлежности мух к тому или иному *Adh*-генотипу и от уровня активности соответствующего фермента. Это подтверждается и в данной работе: для линии «гора Машук» характерны максимальные значения показателя плодовитости и свойственна относительно высокая устойчивость к голоданию при низкой плотности культуры. Однако отмечается, что свойства продуктов аллелей локуса *Adh* могут существенно изменяться в зависимости от генного окружения этого локуса.

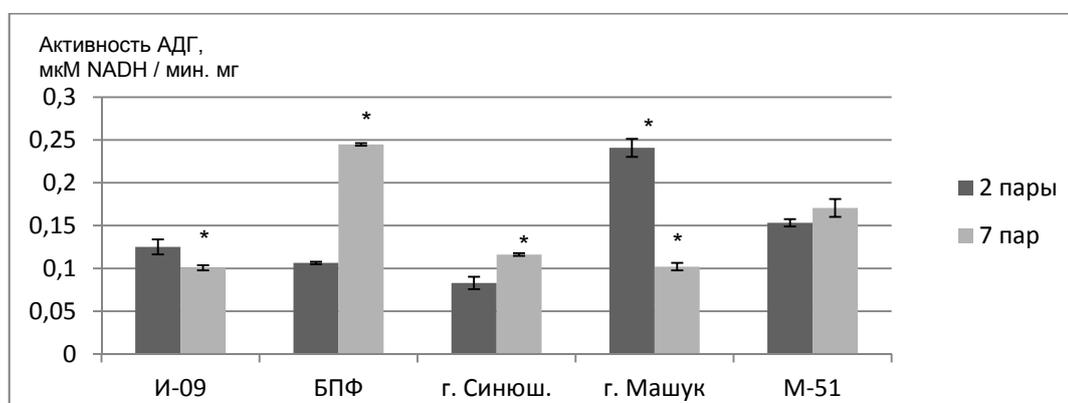
Результаты исследования активности АДГ линий дрозофилы, полученных из природных популяций, при плотности культуры 2 пары и 7 пар представлены на рис. 2.

Повышение плотности культуры приводит к изменению показателя активности АДГ у всех исследуемых в работе линий, за исключением линии «М-51», со средними значениями показателя. У

линий «гора Машук» и «Иркутск-09» активность АДГ при 7 парах родительских особей по сравнению с контролем снижается в 2,3 и 1,2 раза соответственно; у линий «БПФ ИГУ» и «гора Синюшина» изучаемый показатель увеличивается в среднем в 1,8 раз.

**Таблица 4.**  
**Оценка силы влияния средового и наследственного факторов на различия по продолжительности жизни в условиях голодания исследуемых линий *Drosophila melanogaster* (при  $p \leq 0,05$ )**

Источник вариации	Значение $h^2$ , %	
	самки	самцы
Фактор 1 (плотность культуры)	1,14	1,04
Фактор 2 (генотип)	34,60	38,79
Сочетанное действие факторов	10,78	8,65



**Рис. 2. Показатели активности АДГ линий *Drosophila melanogaster* при разной плотности культуры**

Примечания: \* – статистическая значимость отличий от контроля,  $p \leq 0,05$ .

Оценка силы влияния экологического и генетического факторов на различия по активности АДГ исследуемых линий *Drosophila melanogaster* показала, что влияние оказывает сочетанное действие плотности культуры и генотипа ( $h^2_{\text{среда+генотип}}=75,60\%$ ) и генотип ( $h^2_{\text{генотип}}=19,24\%$ ).

При исследовании физико-химических свойства АДГ и показателей приспособленности установлено, что продолжительность жизни, плодовитость и теплоустойчивость у мутантных линий дрозофилы и у мух дикого типа не зависят от активности и электрофоретической подвижности фермента (Хаустова, Моргун, 1999).

Фермент АДГ играет важную роль в метаболизме дрозофилы, осуществляя детоксикацию и утилизацию спиртов, являющихся компонентом среды обитания *Drosophila melanogaster* (Gibson, Wilks, 1988), а также участвуя в синтезе липидов, являющихся запасными веществами, вовлекающимися в энергетический метаболизм при недостатке питания (Broughton et al., 2005).

Осуществляя регуляцию соотношений НАД/НАДН и НАДФ/НАДФН, которые являются коферментами алкогольдегидрогеназы *Drosophila melanogaster*, фермент оказывает значительное влияние на метаболизм дрозофилы, а, значит, и на приспособленность мух к условиям среды и устойчивость к стрессовым факторам (Хаустова и др., 2002; Gibson, Wilks, 1988).

Каталитическая активность фермента определяется, в первую очередь, уровнем экспрессии структурного гена *Adh* (Aquadro et al., 1986). Транскрипция находится под контролем регуляторных участков генома (Laugie et al., 1991) и различных генов-модификаторов (Parsch et al., 1997).

Рассматривая причины вариации энергетического метаболизма при повышении плотности популяции, необходимо отметить, что низкая активность АДГ ассоциирована с устойчивостью к токсическим продуктам метаболизма (Montooth et al., 2003). Это имеет значение при высокой

концентрации в среде третичных спиртов или конечных продуктов метаболизма и показано в данной работе для линий «гора Машук» и «Иркутск-09», где изучаемый показатель в опыте снизился в среднем на 37%. С другой стороны, повышение активности АДГ у линий может способствовать более эффективному использованию пищевых ресурсов. Так, оценка возрастной динамики активности АДГ у линий дикого типа, в том и числе и происходящих из природных популяций, и мутантных линий, показала повышение активности АДГ у стареющих мух (Хаустова и др., 2008). В то же время повышение активности АДГ у линий, имеющих в нормальных условиях низкую активность АДГ, снижает их приспособленность из-за изменения соотношения НАД/НАДН, что отрицательно влияет на другие метаболические процессы (Kerver, Delden, 1986).

Кроме того, полученные результаты можно объяснить формированием определенных совокупностей коадаптированных аллелей под влиянием средовых факторов в генотипах особей исследованных линий, которые и определяют адаптивный ответ на стрессирующий фактор (повышенную плотность культуры) (Тоцкий и др., 2002, 2008), и значительной гетерогенностью природных популяций по способности к успешной адаптации к разной плотности культуры.

Таким образом, в работе проанализировано влияние плотности культуры на комплекс адаптивно важных признаков у линий дрозофилы, происходящих из природных популяций Иркутской области. Установлено, что изменение плодовитости, жизнеспособности и гибели особей на стадии куколки в большей степени определяется средовым фактором ( $h^2_{пл. попул.}$ ) и варьирует в пределах от 50 до 73%. Продолжительность жизни при голодании в большей степени зависит от генотипа ( $h^2_{♀}=35\%$  и  $h^2_{♂}=39\%$ ). Генотип и взаимодействие наследственного и средового факторов являются определяющими при изменении уровня активности АДГ ( $h^2_{генотип}=19\%$ ,  $h^2_{среда+наследствен. факторы}=76\%$ ). Самцы оказались более чувствительны к фактору повышенной плотности культуры по сравнению с самками.

#### Список литературы

- Гречаный Г.В., Корзун В.М. Дифференциальная выживаемость дрозофилы при различной преимагинальной плотности и подвижность личинок // Генетика. – 1988. – Т.24, №11. – С. 1947–1954. /Grechanyy G.V., Korzun V.M. Differentsial'naya vyzhivayemost' drozofily pri razlichnoy preimaginal'noy plotnosti i podvizhnost' lichinok // Genetika. – 1988. – Т.24, №11. – С. 1947–1954./
- Гречаный Г.В., Сосунова И.А., Гордеева И.В. и др. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и ее сезонное изменение // Генетика. – 1996. – Т.32, №10. – С. 1341–1348. /Grechanyy G.V., Sosunova I.A., Gordeyeva I.V. i dr. Fenotipicheskaya i genotipicheskaya struktura prirodnoy populyatsii drozofily po reaksii osobey na uvelicheniye plotnosti i yeye sezonnoye izmeneniye // Genetika. – 1996. – Т.32, №10. – С. 1341–1348./
- Журавльова Л.А., Страшнюк В.Ю., Шахбазов В.Г. Вплив щільності культури на прояв ефекту гетерозису у *Drosophila melanogaster* // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип.35. – С. 102–109. /Zhuravlyova L.A., Strashnyuk V.Yu., Shakhbazov V.G. Vplyv shchil'nosti kul'tury na proyav efektu geterozyisu u *Drosophila melanogaster* // Visnik L'viv. un-tu. Seriya biologichna. – 2004. – Vyp.35. – С. 102–109./
- Колчанов Н.А., Ананько Е.А., Колпаков Ф.А. Генные сети // Мол. биология. – 2000. – Т.34, №4. – С. 533–544. /Kolchanov N.A., Anan'ko Ye.A., Kolpakov F.A. Gennyie seti // Mol. biologiya. – 2000. – Т.34, №4. – С. 533–544./
- Колчанов Н.А. Эволюция регуляторных генетических систем // Палеонтол. журн. – 2003. – №6. – С. 58–71. /Kolchanov N.A. Evolyutsiya regulatorynykh geneticheskikh sistem // Paleontol. zhurn. – 2003. – №6. – С. 58–71./
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352с. /Lakin G.F. Biometriya. – M.: Vysshaya shkola, 1990. – 352s./
- Лучникова Е.М. Роль частотозависимого отбора в микроэволюции и экологические предпосылки его возникновения // Проблемы новейшей истории эволюционного учения. – Л.: Наука, 1981. – С. 95–114. /Luchnikova Ye.M. Rol' chastotozavisimogo otbora v mikroevolyutsii i ekologicheskiye predposylki yego vznikenoviya // Problemy noveyshey istorii evolyutsionnogo ucheniya. – L.: Nauka, 1981. – С. 95–114./
- Ляпунов А.В., Ляпунова Т.В. Алгоритм анализа динамики численности популяций // Наука. Технологии. Инновации. Материалы Всерос. науч. конф. молодых учёных. – Новосибирск: Изд-во НГТУ, 2004. – Ч.1. – С. 174–176. /Lyapunov A.V., Lyapunova T.V. Algoritm analiza dinamiki chislenosti populyatsiy // Nauka. Tekhnologii. Innovatsii. Materialy Vseros. nauch. konf. molodykh uchenykh. – Novosibirsk: Izd-vo NGTU, 2004. – Ch.1. – С. 174–176./
- Рарог М.А., Страшнюк В.Ю., Кондратьева А.О. и др. Влияние плотности культуры на экспрессивность признака eyeless и степень политении гигантских хромосом у *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1999. – Т.35, №7. – С. 898–902. /Rarog M.A., Strashnyuk V.Yu., Kondrat'yeva A.O. i dr. Vliyaniye plotnosti kul'tury na ekspressivnost' priznaka eyeless i stepen' politenii gigantskikh khromosom u *Drosophila melanogaster* // Genetika. – 1999. – Т.35, №7. – С. 898–902./
- Раушенбах И.Ю. Стресс-реакция насекомых: механизм, гормональный контроль, роль в адаптации // Генетика. – 1997. – Т.33, №8. – С. 1110–1118. /Raushebakh I.Yu. Stress-reaktsiya nasekomykh: mekhanizm, gormonal'nyy kontrol', rol' v adaptatsii // Genetika. – 1997. – Т.33, №8. – С. 1110–1118./

- Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Алшибли Н.М., Сечняк А.Л. Генетико-биохимические механизмы онтогенетической и филогенетической адаптации // Цитология и генетика. – 2002. – Т.36, №3. – С. 69–75. /Totskiy V.N., Khaustova N.D., Alshibli N.M., Sechnyak A.L. Genetiko-biokhimicheskiye mekhanizmy ontogeneticheskoy i filogeneticheskoy adaptatsii // Tsitologiya i genetika. – 2002. – Т.36, №3. – С. 69–75./
- Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Белоконь С.В. Генетические механизмы адаптации и генный баланс // Факторы экспериментальной эволюции организмов. – 2008. – Т.4. – С. 261–264. /Totskiy V.N., Khaustova N.D., Belokon' S.V. Geneticheskiye mekhanizmy adaptatsii i genny balans // Faktory eksperimental'noy evolyutsii organizmov. – 2008. – Т.4. – С. 261–264./
- Хаустова Н.Д., Тоцкий В.Н., Алшибли Н.М. и др. Ген-энзимная система АДГ в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Биологические механизмы старения. V Межд. симпозиум. Тезисы докладов. – Харьков, 2002. – С. 70–71. /Khaustova N.D., Totskiy V.N., Alshibli N.M. i dr. Gen-enzimnaya sistema ADG v ontogeneze Drosophila melanogaster // Biologicheskiye mekhanizmy stareniya. V Mezhd. simpozium. Tezisy dokladov. – Khar'kov, 2002. – С. 70–71./
- Хаустова Н.Д., Моргун С.В. Ген-энзимная система АДГ и приспособленность мутантов *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1999. – Т.35, №5. – С. 600–605. /Khaustova N.D., Morgun S.V. Gen-enzimnaya sistema ADG i prisposoblennost' mutantov Drosophila melanogaster // Genetika. – 1999. – Т.35, №5. – С. 600–605./
- Хаустова Н.Д., Белоконь С.В., Тоцкий В.Н. Приспособленность мутантов *Drosophila melanogaster* при искусственном замещении хромосом // Факторы экспериментальной эволюции организмов. – 2008. – Т.4. – С. 264–269. /Khaustova N.D., Belokon' S.V., Totskiy V.N. Prisposoblennost' mutantov Drosophila melanogaster pri iskusstvennom zameshchenii khromosom // Faktory eksperimental'noy evolyutsii organizmov. – 2008. – Т.4. – С. 264–269./
- Хаустова Н.Д., Алшибли Н.М., Тоцкий В.Н., Блажнова Е.В. Частота рекомбинаций как показатель генного баланса и приспособленности дрозофилы // Вестник Одесского национального университета. – 2003. – Т.8. – С. 86–92. /Khaustova N.D., Alshibli N.M., Totskiy V.N., Blazhnova Ye.V. Chastota rekombinatsiy kak pokazatel' gennogo balansa i prisposoblennosti drozofily // Vestnik Odesskogo natsional'nogo universiteta. – 2003. – Т.8. – С. 86–92./
- Aquadro C., Desse S., Bland M., Langley C. Molecular population genetics of the alcohol dehydrogenase gene region of *Drosophila melanogaster* Langley // Genetics. – 1986. – Vol.114. – P. 1165–1190.
- Broughton S., Piper M., Ikeya T. Longer lifespan, altered metabolism, and stress resistance in *Drosophila melanogaster* from ablation of cells making insulin-like ligands // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2005. – Vol.102, №8. – P. 3105–3110.
- Chen Y., Stefan W. Compensatory evolution of a precursor messenger RNA secondary structure in the *Drosophila melanogaster Adh* gene // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2003. – Vol.100. – P. 1499–1504.
- Gibson J., Wilks A. The alcohol dehydrogenase polymorphism of *Drosophila melanogaster* in relation to environmental ethanol, ethanol tolerance and alcohol dehydrogenase activity // Heredity. – 1988. – Vol.60. – P. 403–414.
- Kerver J., Delden W. Development of tolerance to ethanol in relation to the alcohol dehydrogenase locus in *Drosophila melanogaster* // Heredity. – 1986. – Vol.55. – P. 355–367.
- Laurie C., Bridgham J., Choudhary M. Associations between DNA sequence variation and variation in expression of the Adh gene in natural populations of *Drosophila melanogaster* Choudhary // Genetics. – 1991. – Vol.129. – P. 489–499.
- Malherbe Y., Kamping A., van Delden W., van de Zande L. ADH enzyme activity and Adh gene expression in *Drosophila melanogaster* lines differentially selected for increased alcohol tolerance // J. of Evolutionary Biology. – 2005. – Vol.18, №4. – P. 811–819.
- Migliani G., Ampy F.R. Changes in native alcohol dehydrogenase activity of *Drosophila* upon treatment with guanidine hydrochloride, urea and heat // Biosci. – 1991. – Vol.3, №3. – P. 275–284.
- Montooth K., Marden K., Clark A. Mapping determinants of variation in energy metabolism, respiration and flight in *Drosophila melanogaster* // Genetics. – 2003. – Vol.165. – P. 623–635.
- Parsch J., Tanda S., Stephan W. Site-directed mutations reveal long-range compensatory interactions in the Adh gene of *Drosophila melanogaster* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1997. – Vol.94. – P. 928–933.
- Sofer W., Ursprung H. *Drosophila* alcohol dehydrogenase. Purification and partial characterization // J. Biol. Chem. – 1968. – Vol.243. – P. 3110–3115.
- Zwaan B., Bijlsma R., Hoekstra R. Starvation resistance and longevity in *Drosophila melanogaster* in relation to pre-adult breeding conditions // Heredity. – 1991. – Vol.66. – P. 29–39.

Представлено: П.Ю.Монтвід / Presented by: P.Yu.Montvid

Рецензент: А.В.Некрасова / Reviewer: A.V.Nekrasova

Подано до редакції / Received: 27.03.2012