

УДК: 575.22: 576.316.352: 577.171.5

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ СТЕПЕНИ ПОЛИТЕНИИ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ И  
ДЕЙСТВИЕ 20ОН-ЭКДИСТЕРОНА НА ЭНДОРЕДУПЛИКАЦИЮ У *DROSOPHILA  
MELANOGASTER* MEIG.**

**А.Ю.Марченко, В.Ю.Страшнюк**

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)  
Volodymyr.Yu.Strashnyuk@univer.kharkov.ua*

Изучено влияние генотипа и 20ОН-экдистерона (ЭС) на эндоредупликацию политенных хромосом слюнных желез *Drosophila melanogaster*. Установлена значительная генетическая вариабельность степени политении хромосом (СПХ) у линий и межлинейных гибридов дрозофилы. Показано, что действие экдистерона на СПХ зависит от его концентрации и генотипа мух. Выявлен стимулирующий эффект гормона на процесс эндоредупликации при добавлении его в питательную среду в концентрации 0,01 мкг/мл, в то время как концентрация 1 мкг/мл оказывала угнетающее воздействие.

Ключевые слова: *20ОН-экдистерон, политенные хромосомы, степень политении, эндоредупликация, генетическая вариабельность, дрозофила.*

**Введение**

Развитие двукрылых насекомых характеризуется формированием в клетках различных тканей и органов политенных хромосом. Такими являются слюнные железы, мальпигиевы сосуды, жировые тела и др. В соответствии с современными данными у дрозофилы практически все личиночные ткани проходят, по крайней мере, один цикл эндоредупликации (Britton, Edgar, 1998). Особенности строения и функционирования политенных ядер в конечном итоге реализуются в более высокий функциональный уровень органа и приспособленности организма в целом (Бродский, Урываева, 1981; Жимулев, 1992).

Среди современных растений и животных политения встречается у наиболее высокоорганизованных форм: у инфузорий среди одноклеточных, у высших покрытосеменных растений, у высших первичноротых (насекомые) и вторичноротых (млекопитающие) животных. Этот факт свидетельствует о высоком адаптивном значении этого явления (Ильинская, 1987). Согласно Наглю (Nagl, 1976), политения и аналогичные с ней явления, такие как клеточная полиплоидия, эндомитоз, представляют собой стратегию эволюции.

В то же время, несмотря на довольно длительную историю исследований политенных хромосом, существует ряд важных вопросов, которые остаются не изученными. В частности, это касается генетической вариабельности степени политении, а также регуляции эндоредупликации в онтогенезе насекомых.

Ряд работ, опубликованных в последние годы, посвящены молекулярным механизмам регуляции эндоредупликации. В первую очередь они касаются действия циклинов и циклин-зависимых киназ, – факторов, контролирующих различные фазы клеточного цикла (Larkins et al., 2001; Sauer et al., 1995; Hua et al., 1997). Однако вопросы индукции и регуляции эндоредупликации сигналами, получаемыми клеткой извне, в этих работах не рассматриваются.

Одним из ключевых факторов онтогенеза насекомых является участие эндокринной системы в реализации генетической программы развития (Richards, 1997). В этих процессах участвуют два основных гормона – экдизон и ювенильный гормон (ЮГ), которые действуют как неполные антагонисты (Буров, 1983; Жимулев, 1994). Разные стадии развития характеризуются специфическим соотношением концентраций этих гормонов в гемолимфе. Повышение титра экдизона происходит в периоды, предшествующие линькам и метаморфозу. Межлиночные периоды характеризуются высоким уровнем ЮГ.

Известно, что гормоны обладают множественным действием на клетки, влияя как на функции генома, так и на цитофизиологические показатели (Richards, 1997; Буров, 1983; Жимулев, 1994; Раушенбах, 1997). В то же время действие гормонов на эндоредупликацию изучено недостаточно, в частности, весьма противоречивыми являются данные о влиянии экдизона на этот процесс (Жимулев, 1994).

Целью работы было исследовать генетическую изменчивость степени политении гигантских хромосом и влияние различных концентраций 20ОН-экдистерона (ЭС) на эндоредупликацию у дрозофилы.

### Матеріали і методи

Об'єктом дослідження служили лінії дикої типу, інбредні, мутантні лінії і межлинейні гібриди  $F_1$  *Drosophila melanogaster*. Степень інбридинга в лініях *Swedish* і *Oregon-R* складала 40–42 покоління, в лінії *Canton-S* – 60–64 покоління. Високоінбредні лінії НА (низкоактивна) і ВА (високоактивна) були отримані Л.З.Кайдановим і соавт. (Санкт-Петербурзький університет) в результаті тривалого інбридинга в поєднанні з відбором за статеву активність самців. Відбір затронував комплекс адаптивно важливих ознак і привів до масштабним перестройкам генотипу (Кайданов, 1979). До початку досліджень ці лінії пройшли більше 600 поколінь інбридинга і відбору. В лінії *Bar<sub>C-S</sub>* мутація *Bar* перенесена на генетичний фон лінії *Canton-S* в результаті серії насичуючих зворотних схрещувань. Об'єктом дослідження служили також неселекційовані мутантні лінії *eyeless* (*ey*) і *vestigial* (*vg*), а також межлинейні гібриди  $F_1$  *Sw* × *Or*, *Or* × *Sw*, *C-S* × *Or*, *Or* × *C-S*, НА × ВА і ВА × НА.

Личинки розвивалися при температурі 24°C в стандартній цукрово-дріжджовій середі. При вивченні гормонального впливу на ендоредуплікацію в поживну середу додавали ЕС в наступуючих концентраціях: 0,001 мг/мл, 0,01 мг/мл, 0,1 мг/мл і 1 мг/мл.

Степень політенії хромосом (СПХ) досліджували у личинок в кінці 3-го віку. На даному етапі розвитку ініціації нових циклів ендоредуплікації не відбувається, і в слинних залозах дрозофіли виявляються 2–4 класу ядер з рівнями політенії 256С, 512С, 1024С, 2048С (Rodman, 1967). Препарати готували за методикою тиснутих ацетоорсеїнових препаратів слинних залоз (Полуэктова, Євгеньєв, 1974). Різниця за СПХ оцінювали цитоморфометричним методом: хромосоми з різною ступенню політенії відрізняються за шириною хромосом і інтенсивності фарбування ацетоорсеїном (Страшнюк і др., 1995а, 1995б). Визначали відсоткове співвідношення ядер з різною СПХ, а також середні значення СПХ в різних варіантах досвіду. Отримані результати оброблені методами варіаційної статистики (Лакин, 1990).

### Результати

Результати проведених досліджень свідчать про значительну генетичну варіабельність СПХ (табл. 1). Середні значення цього показника у різних ліній і межлинейних гібридів варіюють в межах від 648,9С до 945,9С у самок і від 607,5С до 880,3С у самців, т.е. відрізняються майже в 1,5 рази. Найменші значення цього показника виявлені в лінії НА (Страшнюк і др., 1995б), найбільші – в лінії *Bar<sub>C-S</sub>* (Шакина та ін., 2005). Інтересно той факт, що низкими значеннями СПХ відрізняються лінії з низкою пристосованістю: крім вказаної лінії НА, такими є також інша високоінбредна лінія ВА і мутантна лінія *vestigial*. Дані про низку життєспроможності цих ліній наведені в роботах (Кайданов, 1979; Страшнюк і др., 1995б; Страшнюк і др., 1985). Характерно також, що в лініях НА і ВА в слинних залозах не виявлені ядра з максимальною для даного виду ступенню політенії – 2048С. Такі ядра не виявлені також в лінії *eyeless*.

Гібридизація в окремих випадках призводила до збільшенню СПХ, що мало місце у гібридів НА × ВА і ВА × НА (Страшнюк і др., 1995б). В інших випадках такого переважання гібридів над інбредними лініями не виявлено, наприклад, у гібридів  $F_1$  *Sw* × *Or*, *Or* × *Sw*, *C-S* × *Or*, *Or* × *C-S*. Можливо також, що високі значення СПХ в лінії *Bar<sub>C-S</sub>* також пов'язано з гібридним походженням цієї лінії. Інбридинг в лінії *Sw* не мав помітного впливу на досліджувану ознаку.

У більшості ліній і гібридів слинних залоз переважають ядра з ступенню політенії 1024С, що узгоджується з даними Родмана (Rodman, 1967). Однак в лінії НА у самок вміст ядер 512С і 1024С приблизно рівний, а у самців переважають ядра з ступенню політенії 512С. Лінія *vg* відрізняється найбільшим середі вивчених генотипів кількістю ядер 256С, в особливості самці, у яких також виявлено приблизно рівний вміст ядер 512С і 1024С.

Аналіз статевих відмінностей показав достовірне переважання самок над самцями за СПХ в таких лініях як ВА (на 11,9%,  $P \geq 0,95$ ), *Bar<sub>C-S</sub>* (на 7,4%,  $P \geq 0,99$ ), у гібридів  $F_1$  НА × ВА (на 7,4%,  $P \geq 0,95$ ) і ВА × НА (на 11,6%,  $P \geq 0,99$ ) і в особливості в лінії *vg*, у якій відмінності між статями склали 20,8% ( $P \geq 0,999$ ). У інших вивчених ліній і гібридів статеві відмінності недостовірні.

Ми також відзначаємо різну ступеню варіювання середньої СПХ в лініях, обумовлену індивідуальною змінністю, про що свідчать значення дисперсії ознаки ( $\sigma$ ). Високою варіабельністю середніх значень політенії відрізняються лінії з низкою пристосованістю – НА, ВА, самці *vg*. Ймовірно, такий результат відображає низький гомеостаз у особей цих ліній. З іншої сторони, в лінії *Sw* інбридинг, навпаки, призвів до суттєвого зниження ступеню варіювання СПХ порівняно з неселекційованою лінією *Sw*, що, на наш погляд, відображає зменшення генетичного різноманіття в лінії. Низькі значення дисперсії середніх значень СПХ характерні

также для инбредных линий *C-S*, *Or*, линии *Bar<sub>C-S</sub>*, наименьшими показателями отличались гибриды *F<sub>1</sub> Or × C-S* и *C-S × Or*.

**Таблица 1.**  
Генетическая вариабельность степени политении хромосом в слюнных железах дрозофилы

Линии, гибриды	Пол	Доля ядер с разной СПХ, %				Средние значения СПХ, С	Дисперсия средних значений СПХ, σ
		256С	512С	1024С	2048С		
<i>Swedish (Sw)</i> неселектируемая	♀	13,8±2,6	21,6±2,5	59,0±2,0	5,6±1,2	864,2±20,8	101,9
	♂	12,1±1,4	21,9±2,7	62,2±3,0	3,8±1,4	858,2±28,4	139,1
<i>Oregon-R (Or)</i> инбредная	♀	5,1±0,7	19,4±1,6	75,4±1,9	0,2±0,1	887,4±10,7	40,0
<i>Swedish (Sw)</i> инбредная	♀	3,6±0,5	23,2±2,5	72,6±2,7	0,6±0,2	884,3±13,9	44,0
<i>Canton-S (C-S)</i> инбредная	♀	7,3±0,7	13,6±1,0	78,3±1,4	0,8±0,2	905,9±8,6	32,2
<i>F<sub>1</sub> Or × Sw</i>	♀	4,1±0,4	18,9±2,2	76,4±2,5	0,6±0,2	851,8±15,7	52,1
<i>F<sub>1</sub> Sw × Or</i>	♀	3,2±0,5	21,3±2,6	71,9±3,1	3,6±2,1	866,4±26,0	82,2
<i>F<sub>1</sub> Or × C-S</i>	♀	7,7±0,5	17,6±1,1	73,9±1,2	0,8±0,2	883,1±4,8	18,0
<i>F<sub>1</sub> C-S × Or</i>	♀	8,1±0,6	18,1±1,1	73,4±0,9	0,4±0,2	871,8±5,9	21,3
HA	♀	12,0±1,3	43,5±5,0	44,5±5,8	–	648,9±29,4	101,8
	♂	11,6±1,5	52,9±4,1	35,5±4,2	–	607,5±20,3	67,3
BA	♀	7,4±3,3	28,6±3,2	64,1±3,5	–	764,6±30,0	99,5
	♂	11,0±1,1	37,2±3,7	51,8±4,0	–	683,2±21,9	69,3
<i>F<sub>1</sub> HA × BA</i>	♀	5,3±1,2	17,7±2,0	76,5±2,5	0,5±0,2	847,0±19,8	65,7
	♂	2,8±0,9	32,6±2,9	64,6±3,2	0,04±0,04	788,6±19,9	66,0
<i>F<sub>1</sub> BA × HA</i>	♀	3,4±1,2	22,4±2,8	74,2±2,8	0,03±0,03	838,2±21,2	70,3
	♂	6,3±1,4	33,4±3,4	60,6±3,7	0,2±0,1	751,0±21,8	75,5
<i>eyeless (ey)</i>	♀	4,7±1,2	32,3±2,5	63,0±3,2	–	822,3±19,0	63,0
<i>vestigial (vg)</i>	♀	16,5±1,5	26,0±1,9	56,9±2,8	0,7±0,3	771,2±18,8	75,2
	♂	23,7±2,6	39,9±3,8	36,3±4,3	0,1±0,1	638,3±26,4	102,2
<i>Bar<sub>C-S</sub> (B<sub>C-S</sub>)</i>	♀	5,1±0,6	12,7±1,1	79,8±2,0	2,5±1,3	945,9±12,3	40,8
	♂	8,3±0,9	16,3±2,5	75,1±2,2	0,3±0,2	880,3±12,9	42,8

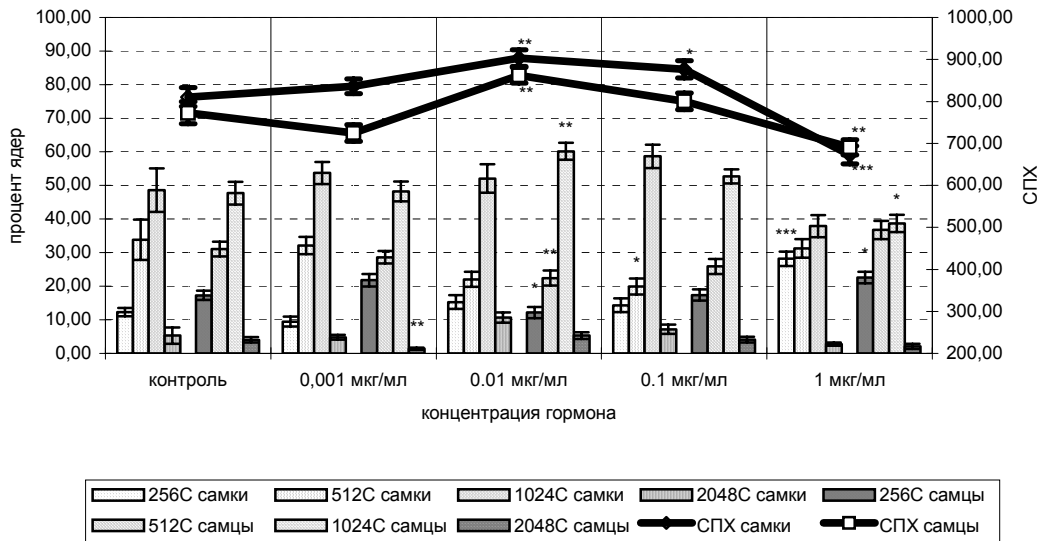
Таким образом, влияние генотипа на степень политении хромосом у дрозофилы проявляется в межлинейных различиях, влиянии гибридизации, пола и разной степени индивидуальной изменчивости признака у линий и гибридов.

Действие экдистерона на эндоредупликацию политенных хромосом исследовали у линий, контрастно различающихся по степени политении: неселектируемой линии *Sw* и мутантной линии *vg*. Данные о влиянии ЭС на распределение классов ядер с разной степенью политении хромосом и средние значения степени политении в этих линиях приведены на рис. 1 и 2.

В контроле самцы *Sw* превосходили самцов *vg* по СПХ в среднем на 15,8 % ( $P \geq 0,99$ ). В линии *Sw* обнаружено достоверное повышение исследуемого показателя на 10,3 % ( $P \geq 0,99$ ) у обоих полов при концентрации ЭС 0,01 мкг/мл, а также повышение этого показателя на 7,5% ( $P \geq 0,95$ ) при концентрации гормона 0,1 мкг/мл у самок, при этом наблюдали снижение доли ядер со степенью политении 512С ( $P \geq 0,95$ ). При концентрации ЭС 1 мкг/мл наблюдали снижение средних значений СПХ на 10,7% у самок ( $P \geq 0,999$ ) и на 17,0% у самцов ( $P \geq 0,99$ ). При этом имело место увеличение доли ядер 256С как у самок, так и у самцов, и снижение количества ядер 1024С у самцов.

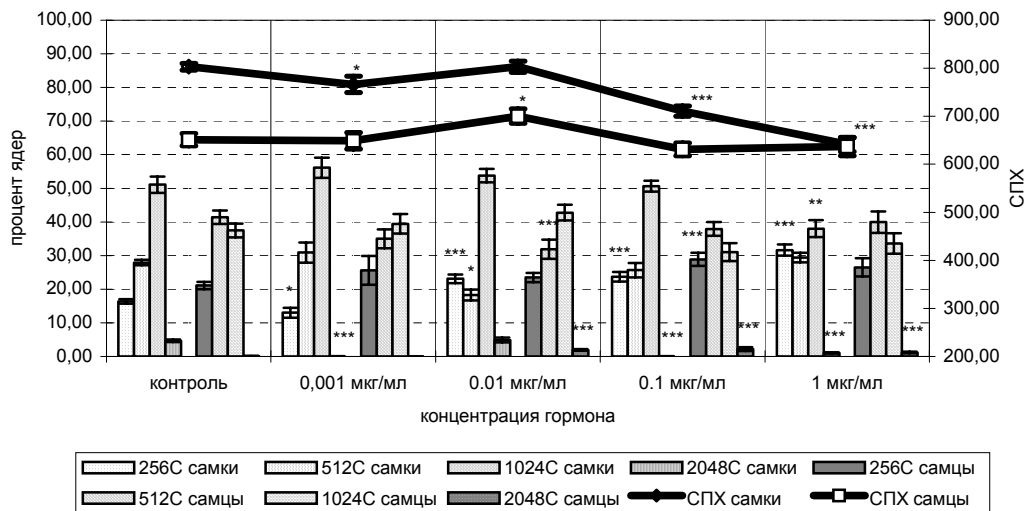
В линии *vg* наблюдали достоверное уменьшение средних значений СПХ на 4,6% у самок ( $P \geq 0,95$ ) при концентрации ЭС 0,001 мкг/мл, что обусловлено повышением доли ядер со степенью политении 256С и снижением количества ядер 2048С. При концентрации гормона 0,1 мкг/мл средние значения СПХ в линии *vg* снижались в среднем на 11,5% у самок ( $P \geq 0,999$ ), а при 1 мкг/мл – на 20,2% ( $P \geq 0,999$ ). При этом доля ядер со степенью политении 256С значительно возрастала, а количество ядер 2048С снижалось. Также у самок наблюдали снижение количества ядер 1024С при концентрации ЭС 1 мкг/мл. У самцов выявлено увеличение содержания ядер 2048С при высоких

концентраціях ЭС, однако на средние значения СПХ данные изменения существенно не повлияли. При концентрации 0,01 мкг/мл у самцов линии *vg*, так же, как и в линии *Sw* наблюдали увеличение средних значений СПХ на 7,0% ( $P \geq 0,95$ ), что связано со снижением доли ядер 512С и повышением количества ядер 2048С.



Достоверность различий: \* –  $P \geq 0,95$ ; \*\* –  $P \geq 0,99$ ; \*\*\* –  $P \geq 0,999$

Рис. 1. Распределение классов ядер с разной степенью политении хромосом и средние значения СПХ в линии *Swedish* при различной концентрации 20ОН-эктистерона в среде



Достоверность различий: \* –  $P \geq 0,95$ ; \*\* –  $P \geq 0,99$ ; \*\*\* –  $P \geq 0,999$

Рис. 2. Распределение классов ядер с разной степенью политении хромосом и средние значения СПХ в линии *vestigial* при различной концентрации 20ОН-эктистерона в среде

### Обсуждение

Уровень политении хромосом характеризует степень умножения генома в клеточном ядре. Многие авторы указывают на адаптивное значение явления политении, которое служит одним из механизмов регуляции количественной экспрессии генов у эукариот и является закономерным результатом клеточной дифференцировки в процессе онтогенеза (Бродский, 1981; Жимулев, 1992).

В литературе есть достаточно материала о том, каких степеней политении достигают клетки в различных тканях у разных видов животных и растений (Бродский, Урываева, 1981; Жимулев, 1992).

Однако данных о внутривидовой изменчивости этого показателя очень немного. Корочкиной (1977) было изучено влияние ряда мутаций, таких как *tumor head* и *giant larvae* на СПХ у дрозофилы. В работе (Larkins et al., 2001) приведены данные о варьировании этого показателя в эндосперме семян у инбредных линий кукурузы. Исследования этого направления важны как в теоретическом, так и в практическом отношении, учитывая, что степень умножения генома в клеточном ядре коррелирует с эффектом гетерозиса, со стрессоустойчивостью, плодовитостью и другими компонентами приспособленности организмов (Страшнюк и др., 1995а, 1995б).

Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о том, что наряду с генетической изменчивостью степень полипloidии хромосом подвержена также весьма значительным модификационным изменениям, например, под влиянием температурных условий или различной плотности культуры (Страшнюк и др., 1995а; Парог и др., 1999). Эти различия, с одной стороны, могут обуславливать дифференциальную жизнеспособность разных генотипов, а с другой стороны, они представляют один из генетических механизмов адаптации организмов к изменяющимся условиям существования.

Ряд работ последних лет посвящен изучению молекулярных механизмов дифференцировки клеток по типу полипloidии. В частности, установлено, что переход от митотического цикла к циклу эндоредупликации связан с утратой митоз-активирующих циклинов А и В и периодической экспрессией циклина Е, активирующего S-фазу (Larkins et al., 2001; Sauer et al., 1995; Hua et al., 1997). Показано также ингибирование M-фазной циклинзависимой киназы и активация S-фазных киназ (Sauer et al., 1995). Однако, механизм, запускающий этот процесс, остается неизученным.

В то же время установлено, что эндоредупликация находится под онтогенетическим контролем (Larkins et al., 2001; Rodman, 1967). В связи с этим высказывается мнение о гормональной регуляции этого процесса. Поскольку гормоны определяют дифференциальную активность генов в онтогенезе, активируя одни локусы и репрессируя другие, можно предположить, что им принадлежит ключевая роль в детерминации процессов, которые ведут к нарушению нормального хода митоза и дифференцировке полипloidных клеток.

Первые пики ЮГ и ЭК у насекомых наблюдаются на эмбриональной стадии развития (Truman, Riddiford, 2002). В это же время происходят первые циклы эндоредупликации (Britton, Edgar, 1998). Остановка процесса полипloidизации хромосом отмечена у дрозофилы в конце личиночной стадии, когда происходит снижение в гемолимфе уровня ЮГ и наблюдается наибольший для личиночной стадии пик экдизона (Rodman, 1967). Это дает возможность предположить участие этих гормонов в контроле эндоредупликации.

Данные о динамике полипloidизации в онтогенезе (Жимулев, 1994) и опыты по экспериментальному влиянию гормонов на геном (Белоусова та ін., 2004; Sinha, Lakhota, 1983) указывают на то, что важную роль в реализации генетической программы, отвечающей за умножение генома, играет ЮГ. В отношении роли ЭС в этих процессах имеющиеся данные весьма противоречивы (Жимулев, 1994). Многие авторы отмечают падение индекса мечения ядер <sup>3</sup>H-тимидином у разных видов двукрылых в периоды личиночных линек (Danieli, Rodino, 1968; Власова, Кикнадзе, 1975). Однако прямые эксперименты по инъекции гормона в гемолимфу личинок (Dagrow, Clever, 1970) и инкубации слюнных желез в присутствии ЭС (Rudkin, 1973) не подтвердили роль этого гормона в контроле эндоредупликации, а в одной из работ (Crouse, 1968) показано стимулирующее действие ЭС.

Результаты, полученные в настоящем исследовании, в определенной мере позволяют объяснить противоречивый характер данных о влиянии ЭС на эндоредупликацию. Стимулирующее, угнетающее или нейтральное действие гормона может зависеть от концентрации гормона. С другой стороны, производимый гормоном эффект может различаться в зависимости от генотипа личинок дрозофилы. Об этом свидетельствуют данные о межлинейных и половых различиях в реакции на ЭС.

Существует также точка зрения, что формирование полипloidных клеток может происходить вследствие конкуренции метаболических путей в процессе клеточной дифференцировки (Бродский, Урываева, 1981). Нельзя также не учитывать возможность опосредованного влияния ЭС и ЮГ на эндоредупликацию, принимая во внимание множественный характер их действия на клетку. Непрямое влияние гормонов на функционирование генетического аппарата клетки обсуждается в литературе в связи с механизмами гормональной индукции генной активности. Они касаются изменений ионного состава цитоплазмы и кариоплазмы и биоэлектрических характеристик клеточных и ядерных мембран (Буров, 1983; Жимулев, 1994). Принимая во внимание такое разнообразие данных, можно сделать вывод, что на уровень полипloidии влияет комплекс факторов, при этом отдельные стадии онтогенеза сопровождаются определенными цитофизиологическими и генетическими изменениями, что создает соответствующие условия для полипloidизации.

### Выводы

Установлена значительная генетическая вариабельность степени политерии хромосом у линий и межлинейных гибридов *Drosophila melanogaster*, что может обуславливать их дифференциальную жизнеспособность. Влияние генотипа проявляется в межлинейных различиях, влиянии гибридизации, пола и разной степени индивидуальной изменчивости признака у разных линий и гибридов.

Показано зависимое от генотипа влияние 20ОН-эктистерона на эндоредупликацию политенных хромосом в слюнных железах дрозофилы при добавлении гормона в питательную среду. Низкие концентрации эктистерона (0,01 мкг/мл) оказывают стимулирующее действие на эндоредупликацию, тогда как высокая концентрация (1 мкг/мл) снижает степень политерии хромосом.

### Список литературы

- Белоусова И.Б., Страшнюк В.Ю., Шахбазов В.Г. Вплив метопрену на ступінь політенії гігантських хромосом і прояви кількісних ознак у *Drosophila melanogaster* Meig. // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип.37. – С. 125–130.
- Бродский В.Я., Урываева И.В. Клеточная полиплоидия. Пролиферация и дифференцировка: – М. Наука, 1981. – 260с.
- Буров Н.В. Механизмы гормональной регуляции линьки и метаморфоза // Тр. Всесоюз. энтомолог. о-ва. – Л.: Наука, 1983. – Т.64. – С. 44–63.
- Власова И.Е., Кикнадзе И.И. Влияние циклогексимида на включение <sup>3</sup>H-тимидина в хромосомы слюнных желез *Chironomus thummi* на разных стадиях развития личинок // Цитология. – 1975. – Т.17, №5. – С. 518–523.
- Рарог М.А., Страшнюк В.Ю., Кондратьева А.О. и др. Влияние плотности культуры на экспрессивность признака *eyeless* и степень политерии гигантских хромосом у *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1999. – Т.35, №7. – С. 898–902.
- Страшнюк В., Горенська О., Непейвода С., Шахбазов В. Вплив віку та аналога ектизону на эндоредуплікацію політенних хромосом і швидкість розвитку *Drosophila melanogaster* Meig. // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип.38. – С. 99–106.
- Жимулев И.Ф. Политенные хромосомы: морфология и структура. – Новосибирск: Наука, 1992. – 480с.
- Жимулёв И.Ф. Хромомерная организация политенных хромосом // Новосибирск: ВО «Наука». Сибирская издательская фирма, 1994. – 565с.
- Ильинская Н.Б. Политенные хромосомы у двукрылых и эволюционное значение политерии // Двукрылые насекомые и их значение в сельском хозяйстве. – Л.:ЗИН АН СССР. – 1987. – С. 123–125.
- Кайданов Л.З. Анализ генетических последствий отбора и инбридинга у *Drosophila melanogaster* // Журн. общ. биол. – 1979. – Т.40, №6. – С. 517–519.
- Корочкина Л.З. Морфология и некоторые функциональные характеристики хромосом рода *Drosophila* // Проблемы генетики в исследованиях на дрозофиле. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 112–151.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352с.
- Полуэктова Е.В., Евгеньев М.Б. Техника изготовления препаратов политенных хромосом // Методы биологии развития. М.: Наука, 1974. – С. 517–519.
- Раушенбах И. Ю. Стресс-реакция насекомых: механизм, генетический контроль, роль в адаптации // Генетика. – 1997. – Т.33, №8. – С. 1110–1118.
- Страшнюк В.Ю., Аль-Хамед С., Шаламов Ю.А., Шахбазов В.Г. Изменение структуры и функции политенных хромосом как механизм температурной адаптации и эффекта гетерозиса у дрозофилы // Доп. НАН України. – 1995. – №5. – С. 139–142. (а).
- Страшнюк В.Ю., Воробьева Л.И., Шахбазов В.Г. Вклад гетерозиготности по хромосоме 2 в эффект гетерозиса у *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1985. – Т.21, №11. – С. 1828–1833.
- Страшнюк В.Ю., Непейвода С.Н., Шахбазов В.Г. Цитоморфометрическое исследование политенных хромосом *Drosophila melanogaster* Meig. в связи с эффектом гетерозиса, отбором по адаптивно важным признакам и полом // Генетика. – 1995. – Т.31, №1. – С. 24–29. (б).
- Шакіна Л., Страшнюк В., Шахбазов В. Вплив ізогенізації на ступінь політенії й активність пуфінгу політенних хромосом у *Drosophila melanogaster* Meig. // Вісник Львів. ун-ту. Серія біологічна. – 2005. – Вип.40. – С. 23–29.
- Britton J.S., Edgar B.A. Environmental control of the cell cycle in *Drosophila*: nutrition activated mitotic and endoreduplicative cells by distinct mechanisms // Development. – 1998. – Vol.125. – P. 2149–2158.
- Crouse H.V. The role of ecdysone in “DNA-puff” formation of *Sciara coprophila* // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1968. – Vol.61. – P. 971–978.
- Danieli G.A., Rodino E. Incubazione in vitro con timidina-<sup>3</sup>H di ghiandole salivari di *Drosophila hydei* St. (Diptera), isolate a vari stadi di sviluppo // Atti. Acad. Naz. Lincei, Cl. Sci. fis. mat. e nature. – 1968. – Vol.44. – P. 123–126.

- Darrow I.M., Clever U. Chromosome activity and cell function in polytenic cells // *Develop. Biol.* – 1970. – Vol.21. – P. 331–348.
- Hua X.H., Yan H., Newport J. A role for cdk2 kinase in negatively regulating DNA replication during S phase of the cell cycle // *Cell Biol.* – 1997. – Vol.137. – P. 183–192.
- Larkins B.A., Dilkes B.P., Dante R.A. et al. Investigating hows and why of DNA endoreduplication // *J. Exp. Bot.* – 2001. – Vol.52, №355. – P. 183–194.
- Nagl W. DNA endoreduplication and polyteny understood as evolutionary strategies // *Nature.* – 1976. – Vol.261. – P. 614–615.
- Richards G. The ecdysone regulatory cascades in *Drosophila* // *Advances in Developmental Biology.* – 1997. – Vol.5. – P. 81–135.
- Rodman T.C. DNA replication in salivary gland nuclei of *Drosophila melanogaster* at successive larval and prepupal stages // *Genetics.* – 1967. – Vol.55. – P. 375–386.
- Rudkin G.T. Cyclic synthesis of DNA in polytene chromosome in development and differentiation / Eds. M. Balls, F. Billet. – London: Cambridge University Press, 1973. – P. 279–292.
- Sauer K., Knoblich J.A., Richardson H., Lerner C.F. Distinct modes of cycling E/cdc2c kinase regulation and S-phase control in mitotic and endoreduplication cycles of *Drosophila* embryogenesis // *Genet. Dev.* – 1995. – Vol.9. – P. 1327–1339.
- Sinha P., Lakhota S.C. Replication in *Drosophila* chromosomes XI. Stimulation of initiation of polytene replication cycles in vitro by juvenile hormone // *Cell Different.* – 1983. – Vol.12. – P. 11–17.
- Truman J.W., Riddiford L.M. Endocrine insights into evolution of metamorphosis in insects // *Annu. Rev. Entomol.* – 2002. – Vol.47. – P. 467–500.

**ГЕНЕТИЧНА ВАРІАБЕЛЬНІСТЬ СТУПЕНЯ ПОЛІТЕНІЇ ГІГАНТСЬКИХ ХРОМОСОМ ТА ВПЛИВ 20ОН-ЕКДИСТЕРОНУ НА ЕНДОРЕДУПЛІКАЦІЮ У *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.  
А.Ю.Марченко, В.Ю.Страшнюк**

Вивчено вплив генотипу та 20ОН-екдистерону на ендоредуплікацію політених хромосом слинних залоз *Drosophila melanogaster*. Встановлена значна генетична варіабельність ступеня політениї хромосом у ліній та міжлінійних гібридів дрозофіли. Показано, що дія екдистерону на СПХ залежить від його концентрації та генотипу мух. Виявлено стимулюючий ефект гормону на процес ендоредуплікації при додаванні його в живильне середовище в концентрації 0,01 мкг/мл, у той час як концентрація 1 мкг/мл мала пригнічуючу дію.

Ключові слова: 20ОН-екдистерон, політениї хромосоми, ступінь політениї, ендоредуплікація, генетична варіабельність, дрозофіла.

**GENETIC VARIABILITY OF GIANT CHROMOSOMES POLYTHENY LEVEL AND EFFECTS OF 20OH-ECDYSTERONE ON ENDOREDUPLICATION IN *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.  
A.Yu.Marchenko, V.Yu.Strashnyuk**

The effect of genotype and 20OH-ecdysterone on reduplication process of giant chromosomes of salivary glands were investigated in *Drosophila melanogaster*. Significant genetic variability of giant chromosomes polyteny level in lines and interlinear hybrids of drosophila was shown. It was found out that the influence of ecdysterone on LPC depends on its concentration and fly genotype. It was found the stimulative effect of the hormone under its addition in medium within 0,01 mkg/ml concentration, whereas 1 mkg/ml concentration has depressive action as well.

Key words: 20OH-ecdysterone, polytene chromosomes, level of polyteny, endoreduplication, genetic variability, drosophila.

---

Представлено І.П.Леженіною  
Рекомендовано до друку А.В.Некрасовою