

УДК: 575.117.2.575.165.57.022

**Связь экспрессивности признака *radius incompletus* и жизнеспособности *Drosophila melanogaster***

**Н.С.Филипоненко, В.В.Навроцкая, Я.С.Шеховцова, Л.И.Воробьева**

*Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)*

Изложены результаты исследования экспрессивности признака *radius incompletus* дрозофилы и некоторых показателей жизнеспособности при изменении генетического фона и условий содержания родительских особей. Изменение генетического фона мутантной линии приводит к повышению степени проявления признака. Обнаружена положительная связь между экспрессивностью признака *radius incompletus* у особей родительского поколения и жизнеспособностью их потомков. Воздействие красного света на материнские особи приводит к усилению проявления признака и повышению степени предимагинальной жизнеспособности у потомков. При воздействии зеленого света на материнские особи жизнеспособность потомков повышается, экспрессивность мутации у самцов возрастает, у самок снижается.

Ключевые слова: *дрозофила, radius incompletus, экспрессивность, жизнеспособность, родительские особи, генетический фон, свет с разной длиной волны.*

**Введение**

Исследованию экспрессивности признаков с неполным проявлением посвящено большое количество работ, но только в некоторых из них ставился вопрос о связи степени проявления таких признаков с уровнем приспособленности организма (Воробьева, 1988; Парог и др., 1998; Навроцька, 2006). Еще Н.В.Тимофеев-Ресовский отмечал, что существуют признаки, фенотипическое проявление которых полное и абсолютное, и признаки, проявление которых зависит от действия определенных внешних факторов и влияния других генов (Timofeeff-Ressovsky, 1927). Один и тот же мутантный ген может проявлять свой эффект различным образом у разных организмов. Это обусловлено генотипом и условиями внешней среды, в которых протекает онтогенез (Лобашев и др., 1979). Для признаков с неполным проявлением характерна также онтогенетическая или реализационная изменчивость, обусловленная ошибками или альтернативными путями в ходе реализации генотипа (Астауров, 1974; Воробьева, Гогадзе, 2001), которые могут быть обусловлены, в частности, стохастическими вариациями уровня экспрессии генов при постоянных условиях внешней среды (Raser, O'Shea, 2005).

Вопрос о связи неполно проявляющихся морфологических признаков родительских особей со значениями количественных признаков их потомков интересен не только в теоретическом отношении, но также и в практическом. Результаты таких исследований можно было бы применять в селекции, подбирая для скрещивания особи с такой экспрессивностью определенного признака, чтобы их потомки были максимально жизнеспособны. Важность параллельного изучения изменений проявления какого-либо морфологического признака и компонент приспособленности при определенных воздействиях обусловлена тем, что нахождение связей между этими изменениями дает возможность предсказывать стимуляцию или угнетение жизнеспособности при действии какого-либо фактора, проводя оценку экспрессивности мутации.

В связи с этим целью данной работы было исследование на модельном объекте – *Drosophila melanogaster* – возможной зависимости между степенью проявления морфологического признака *radius incompletus* (прерванная радиальная жилка крыла) у родительских особей и жизнеспособностью их потомков, а также влияния изменения генетического фона, условий содержания особей родительского поколения на экспрессивность признака и жизнеспособность данного организма.

**Объект и методы исследования**

Неполное развитие радиальной жилки крыла обусловлено рецессивным геном *radius incompletus* (*ri*). Нормальный аллель этого гена обеспечивает формирование полноценной радиальной жилки, а мутация *ri* прерывает жилку, разделяя ее на два фрагмента – проксимальный и дистальный (Ратнер, Васильева, 1987; Васильева, 2005). Ген обладает 100%-ной пенетрантностью и имеет сильно варьирующую экспрессивность, которая, по-видимому, контролируется несколькими системами генов-модификаторов (Васильева, 1984).

В работе использованы следующие линии дрозофилы. 1) Лабораторная линия *scarlet radius incompletus* (*st ri*), содержащаяся в коллекции кафедры генетики и цитологии ХНУ; обе мутации

находяться в хромосоме 3: *ri* – 3–47,0; *st ri* (ярко-красная окраска глаз) – 3–44,0 (Lindsley, Grell, 1968). 2) Линия *ri*, полученная нами из исходной линии *st ri* в результате кроссинговера. 3) Линии с замещёнными генотипами, в которых мутации *st ri* путём насыщающих скрещиваний были переведены на генетический фон линий дикого типа *Canton-S* и *Oregon* (обозначены *st ri* (C-S) и *st ri* (Or)).

Культуры дрозофилы содержали на сахарно-дрожжевой среде при температуре 23°C.

Экспрессивность мутации *ri* оценивали по доле мух в фенотипических классах, соответствующих разной степени проявления радиальной жилки: 100% (класс 1), 75% (класс 2), 50% (класс 3), 25% (класс 4), 0 (класс 5) (рис. 1). Особи с полным отсутствием радиальной жилки (класс 5) в наших исследованиях не обнаружены. Таким образом, мухи, относящиеся к классу 4, – это особи, обладающие максимальной экспрессивностью признака. Ранее нами было показано отсутствие статистических различий в экспрессивности признака на левой и правой половинах тела мух (Филипоненко, Навроцкая, 2006). Поэтому в данной работе оценивали только степень проявления признака на левом крыле. В каждом варианте опыта экспрессивность признака определяли, анализируя не менее 500 особей.

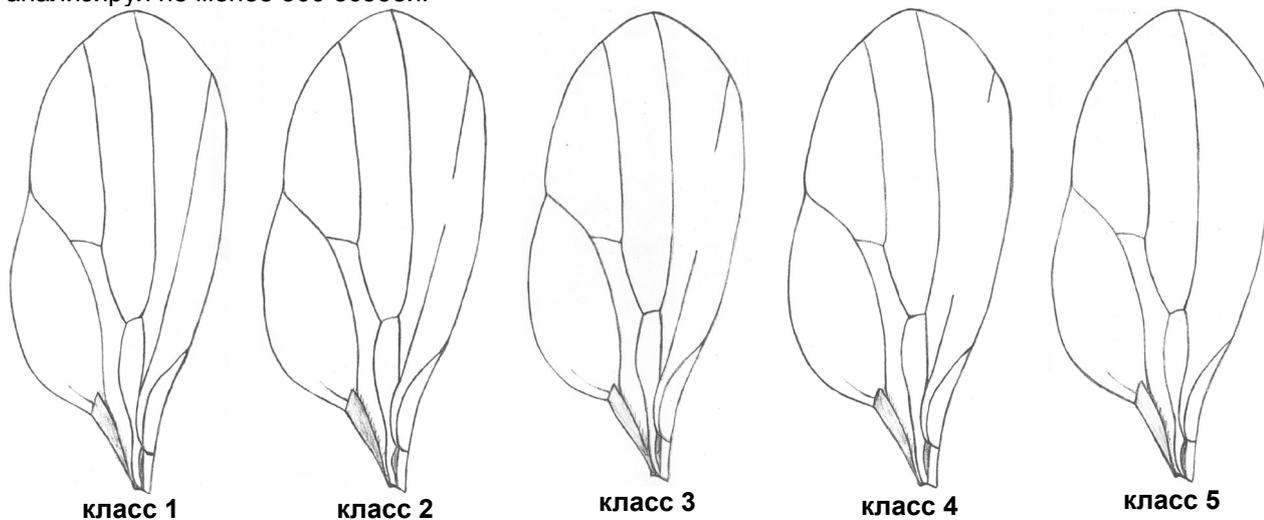


Рис. 1. Фенотипические классы, соответствующие разной степени проявления признака *ri*

Теплоустойчивость (ТУ) имаго оценивали по выживанию особей через 18 часов после точно дозированного теплового воздействия (температура 41°C, 20 мин) (Шахбазов, 1966, 2005). В каждом варианте опыта исследовали не менее 500 особей. Также произведена оценка количества потомков (выход имаго), полученных от одной пары мух. Данный признак зависит от плодовитости родительского поколения и выживаемости потомков на предимагинальных стадиях развития. Отметим, что изменения количества потомков после какого-либо воздействия на родительское поколение характеризуют изменения жизнеспособности на предимагинальных стадиях развития, при условии, что данный фактор не изменяет плодовитость материнских особей. В каждом варианте исследовали не менее 30 семей.

Для оценки экспрессивности мутации и жизнеспособности потомков при воздействии света с разной длиной волны на особей родительского поколения виргинных самок и самцов дрозофилы содержали отдельно в течение двух суток при красном (кр),  $\lambda=660$  нм, или зелёном (з),  $\lambda=565$  нм, свете, затем скрещивали в следующих комбинациях: кр × к, з × к. В качестве источников света были использованы фотонные матрицы Коробова. В качестве контроля (к) использовали особей, находившихся в обычных условиях.

Статистическую обработку проводили общепринятыми методами. Достоверность разницы оценивали с помощью критерия Стьюдента (Рокицкий, 1978; Лакин, 1990).

### Результаты и обсуждение

Зависимость проявления признака *ri* дрозофилы от генотипа. На рис. 2 и 3 показано распределение особей линий *st ri* и *ri* по классам, соответствующим разной степени проявления признака. Мухи с генотипом *ri* характеризуются большей экспрессивностью признака, чем мухи с генотипом *st ri*. Доля особей класса 4 (класс, соответствующий максимальной степени проявления признака) составляет для самок 3,8% у линии *st ri* и 40,7% у линии *ri* (различия достоверны,  $p>0,999$ );

для самцов 29,7% и 94,8% (различия достоверны,  $p>0,999$ ) соответственно. Доля особей класса 1 (класс, соответствующий минимальной степени проявления признака) составляет для самок 4,4% у линии *st ri* и 0,8% у линии *ri* (различия достоверны,  $p>0,999$ ); самцы класса 1 не обнаружены у обеих линий.

Нами установлены половые различия в экспрессивности признака *ri*. Доля самцов с наибольшим проявлением признака *ri* (4 класс) достоверно выше, чем доля самок этого класса, у обеих линий ( $p>0,999$ ). Большая экспрессивность признака *ri* у самцов мух *Drosophila funebris* была отмечена еще Н.В.Тимофеевым-Ресовским (цит. по Астауров, 1974). Ученый предполагал, что самки обладают каким-то фактором, препятствующим фенотипическому проявлению признака *ri*.

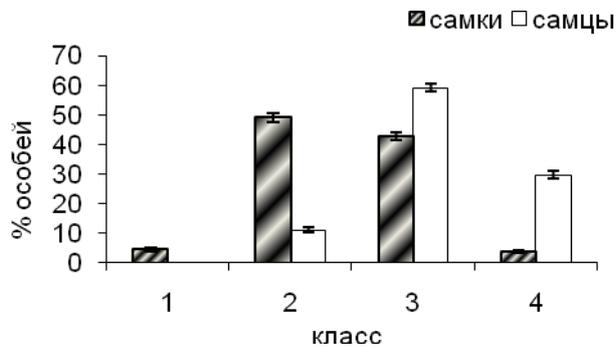


Рис. 2. Проявление признака *ri* у линии *st ri*

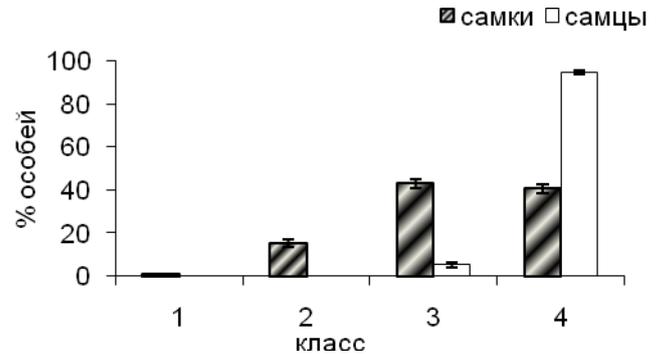


Рис. 3. Проявление признака *ri* у линии *ri*

Н.В.Тимофеев-Ресовский отмечал, что признак *ri* у *Drosophila funebris* может проявляться асимметрично на двух крыльях (различия касаются степени и формы проявления) (Timofeeff-Ressovsky, 1927). В наших исследованиях также отмечены мухи, левое крыло которых можно отнести к одному классу, а правое – к другому. Более того, можно предположить, что если бы мы измеряли длину проксимального и дистального фрагментов радиальной жилки на левом и правом крыле, то, вероятно, редко можно было бы встретить особей с идентичной длиной этой жилки. Однако, нами ранее было показано отсутствие статистических различий в экспрессивности признака на левой и правой половинах тела (Филипоненко, Навроцькая, 2006).

Можно предположить несколько причин различий проявления признака у сравниваемых линий: наличие или отсутствие гена *st*, разные наборы полигенов у этих линий (полигены могли быть разделены в результате кроссинговера). «Один и тот же ген будет проявлять себя различно в зависимости от того комплекса других генов, которым он окружен» (Четвериков, 1968, с.164) – это положение, сформулированное С.С.Четвериковым, справедливо и для результатов наших исследований.

Наиболее вероятным представляется следующее объяснение. При получении одиночного мутанта *ri* из линии *st ri* с помощью кроссинговера в скрещиваниях была использована линия дикого типа C-S. В результате генотип линии *ri* является частично замещенным, т.е. содержит определенное количество полигенов, полученных от линии дикого типа, которые могут модифицировать проявление мутации. Это предположение было проверено нами при оценке экспрессивности исследуемого признака у линий с замещенными генотипами.

Исследование экспрессивности мутации *ri* у линий *st ri* (C-S) и *st ri* (Or) показало, что проявление данного признака при изменении генетического фона увеличивается, особенно у линии *st ri* (C-S) (табл. 1). По-видимому, такой эффект обусловлен разными полигенными комплексами линий C-S и Or, которые модифицируют проявление мутации *ri*.

Таблица 1.  
Экспрессивность признака *ri* (доля особей с максимальным проявлением признака) у линий *st ri*, *st ri* (C-S) и *st ri* (Or)

Экспрессивность мутации <i>ri</i>	Генотип		
	<i>st ri</i>	<i>st ri</i> (C-S)	<i>st ri</i> (Or)
Самки	3,8±0,5	96,4±0,8*	26,3±2,0*
Самцы	29,7±1,2	100,0±0,2*	64,6±2,1*

\* – степень отличий от линии *st ri* –  $p>0,999$ .

Жизнеспособность дрозифилы в зависимости от экспрессивности признака *ri* у особей родительского поколения.

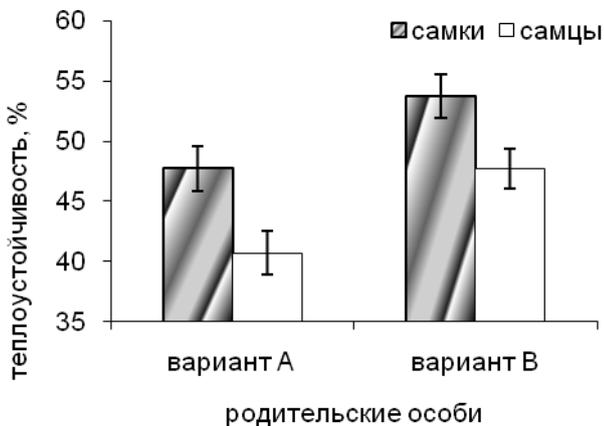
В результате изучения проявления признака *ri* у линий *ri* и *st ri* для данного исследования была выбрана линия *st ri*, у которой в достаточном количестве встречаются особи с контрастной экспрессивностью признака, что соответствует цели эксперимента – выяснению возможной связи между экспрессивностью признака *ri* у родительских особей и количеством их потомков, а также их ТУ. Проводили скрещивания особей дрозифилы, в которых самки принадлежали к классу 2, самцы – к классу 2 или 3 (вариант опыта А), и в которых самцы принадлежали к классу 4, а самки – к классу 4 или 3 (вариант опыта В). Для скрещиваний подбирали особей, проявление признака у которых на обеих сторонах тела можно отнести к одному классу.

На рис. 4 представлены результаты оценки ТУ потомков особей с максимальной и минимальной экспрессивностью признака *ri*. ТУ самок, полученных при скрещивании родительских особей с максимальной экспрессивностью признака *ri*, превышает ТУ самок, полученных при скрещивании родительских особей с минимальной экспрессивностью признака, на 12,6% ( $p > 0,95$ ). ТУ самцов-потомков особей с максимальной экспрессивностью признака *ri* выше ТУ самцов-потомков особей с минимальной экспрессивностью признака на 17,2% ( $p > 0,95$ ).

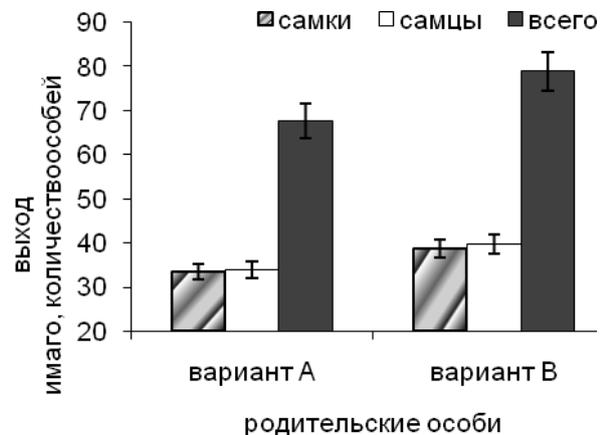
Отмечены достоверные половые различия в теплоустойчивости. Самки в обоих вариантах опыта характеризуются большими значениями показателя, чем самцы ( $p > 0,99$ ).

Ранее при исследовании теплоустойчивости самок и самцов у организмов с противоположным типом определения пола (дрозофила, шелкопряд) была показана большая теплоустойчивость гомогаметного пола (самок у дрозифилы, самцов у тутового шелкопряда), т.е. связь устойчивости с полом в значительной мере определяется гомо- и гетерогаметностью (Никольченко, 1988). Однако в некоторых других работах эта закономерность обнаруживалась не всегда: половые различия отсутствовали или более теплоустойчивыми были самцы дрозифилы (Страшнюк и др., 1985; Котенко, Шахбазов, 1984).

Из данных рис. 5 ясно, что количество потомков также оказывается более высоким, если скрещивать родительские особи с максимальной экспрессивностью признака *ri*.



**Рис. 4.** ТУ имаго линии *st ri* в зависимости от экспрессивности признака *ri* у особей родительского поколения



**Рис. 5.** Выход имаго у линии *st ri* в зависимости от экспрессивности признака *ri* у особей родительского поколения

Количество потомков, полученных при скрещивании особей с максимальной экспрессивностью признака *ri*, превышает количество потомков, полученных при скрещивании особей с минимальной экспрессивностью признака (самок – на 15,4%, самцов – на 17,3% ( $p > 0,95$ )). Для решения вопроса о том, чем обусловлено повышение выхода имаго в варианте опыта В – повышенной жизнеспособностью потомков особей с высокой экспрессивностью признака *ri* и/или повышенной плодовитостью родительских особей, необходимо дополнительное исследование.

Половые различия по выходу имаго не отмечены. Количество потомков-самок достоверно не отличается от количества потомков-самцов в обоих вариантах опыта.

Таким образом, в результате данного исследования установлено, что потомки особей с максимальной экспрессивностью признака *ri* более теплоустойчивы и жизнеспособны, чем потомки особей с минимальной экспрессивностью признака. Подобная связь экспрессивности признака с неполным проявлением с приспособленностью потомков показана, например, в экспериментах с

использованием мутации *eyeless* – в работах Л.И.Воробьевой и соавторов, которые показали, что потомки особей с максимальной экспрессивностью признака характеризуются повышенной приспособленностью (Воробьева и др., 1991).

Система экспрессии гена *ri* – это классическая полигенная система. Она содержит гены главного эффекта (ген *ri*) и большое количество генов-модификаторов (полигенов), каждый из которых вносит малый вклад в экспрессивность признака. Вариация размеров двух фрагментов жилки (проксимального и дистального) зависит именно от действия генов-модификаторов (Васильева, Ратнер, 2000). Согласно работам Л.А.Васильевой и сотрудников, более 50% генома дрозофилы являются генами-модификаторами данного количественного признака (Васильева и др., 1995). Особи, которых мы относим к тому или иному классу, имеют разный набор генов-модификаторов. Этот набор не только влияет на экспрессивность признака *ri* у родительских особей, но, как свидетельствуют данные этой работы, может влиять и на значения количественных признаков, характеризующих жизнеспособность, у их потомков.

Влияние световых условий содержания особей родительского поколения на проявление признака *ri* и жизнеспособность дрозофилы.

При исследовании роли световых условий содержания особей родительского поколения в проявлении ряда количественных признаков дрозофилы было показано, что свет с разной длиной волны способен вызывать изменения показателей жизнеспособности потомства. Установлено, что потомство от скрещивания особей, находившихся в разных световых условиях, в основном более жизнеспособно, чем потомство, родительские особи которого подвергались одинаковому воздействию. Также был поставлен вопрос о возможных изменениях адаптивно нейтральных признаков в таких экспериментах. Результаты параллельного исследования изменений жизнеспособности и степени проявления мутантного признака *forked* после действия света на родительские особи позволили сделать вывод о том, что максимальные изменения обоих признаков происходят в одних и тех же вариантах (Навроцька, 2006).

При влиянии красного света на материнские особи в их потомстве наблюдали повышение доли мух с максимальным проявлением признака *ri* (табл. 2).

Таблица 2.

**Экспрессивность признака *ri* (доля особей с максимальным проявлением признака – 3 и 4 классы) и выход имаго у линии *st ri* при содержании родительских особей в условиях красного и зеленого освещения**

Вариант	Экспрессивность признака <i>ri</i> , %		Выход имаго, количество особей
	самки	самцы	
красный свет	72,7±2,0*	97,0±0,8*	93,5±3,6*
зеленый свет	33,1±2,1*	100,0±0,2*	129,3±5,9*
контроль	46,6±1,3	89,0±0,8	55,0±2,5

\* – степень отличий от контроля –  $p > 0,999$ .

Воздействие зелёного света на материнские особи привело к снижению экспрессивности признака *ri* у самок. Экспрессивность признака у самцов в данном варианте эксперимента повышается; все самцы-потомки особей, содержащихся в условиях зеленого освещения, относятся к классам 3 и 4 (табл. 2).

Как видно из табл. 2, при содержании материнских особей в условиях красного или зеленого освещения количество их потомков увеличивается. Изменения количества потомков у особей, содержащихся до скрещивания в условиях красного или зелёного света, как показано ранее в подобных экспериментах, связаны с изменениями степени предимагинальной жизнеспособности, а не с изменениями количества отложенных яиц (Навроцька, 2006).

Таким образом, внешнее воздействие, примененное на «проэмбриональной» стадии онтогенеза, то есть в период гаметогенеза у материнских особей, вызывает при действии красного света параллельное повышение жизнеспособности и степени проявления мутации; при действии зеленого света стимулирует предимагинальную жизнеспособность, а в отношении влияния этого фактора на проявление признака отмечены половые различия.

Подобные эффекты были показаны ранее другими исследователями. В частности, было отмечено, что условия среды, в которых развивался материнский организм, влияют на проявление

генов у потомков дрозофили (Светлов, Корсакова, 1962; Хесин, Башкиров, 1979). Изменение жизнеспособности различных объектов после действия некоторых физических факторов на родительское поколение установлено в ряде работ кафедры генетики и цитологии ХНУ (Чепель, 1990; Ронкіна, 2001; Шахбазов и др., 2003 и другие).

В основе эффектов, полученных при действии внешних факторов на родительское поколение, могут быть как генетические изменения, если допустить, что применяемые факторы способны их вызвать, так и пролонгированные, эпигенетические изменения, связанные с регуляцией генной активности. Эти изменения модифицируют и проявление изучаемого признака, и жизнеспособность потомков. Одним из возможных механизмов, обуславливающим данные изменения, могут быть перемещения мобильных элементов генома и модифицирующее влияние МГЭ на полигены. После температурного воздействия на линию *ri* были обнаружены наследуемые изменения фрагментов радиальной жилки, эти индуцированные фенотипы дали начало «температурным» линиям, у которых паттерн локализации МГЭ оказался измененным по сравнению с исходной линией (Ратнер, Васильева, 2000). Можно предположить, что и световое воздействие способно приводить к таким изменениям.

Полученные данные можно объяснить, используя представление о том, что фактор окружающей среды может вызвать возникновение длительных модификаций хроматина, способных индуцировать адаптивный ответ на действие фактора (Monk, 1995). Возможно, действие света в «проэмбриональный» период онтогенеза (т.е. на родительское поколение) способно вызвать появление пролонгированных (эпигенетических) изменений, которые проявятся у взрослых организмов. В пользу этого предложения говорят, например, данные о том, что условия среды (температура, свет), которые воздействуют на определенных стадиях развития, могут вызывать наследуемые изменения генной экспрессии (Mikula, 1995).

Возможность наследования и природа обнаруженных эффектов будут исследованы в наших дальнейших работах.

### Выводы

1. Установлено, что экспрессивность мутации *ri* выше у линии *ri*, по сравнению с экспрессивностью данного признака у линии *st ri*. Обнаружены половые различия в проявлении признака: самцы обеих линий, *ri* и *st ri*, характеризуются большей экспрессивностью признака.
2. Исследование экспрессивности мутации *ri* у линий *st ri (C-S)* и *st ri (Or)* показало, что проявление данного признака при изменении генетического фона увеличивается, особенно у линии *st ri (C-S)*.
3. Обнаружена положительная связь между экспрессивностью признака *ri* у особей родительского поколения и значениями некоторых количественных признаков их потомков: жизнеспособность и теплоустойчивость потомков выше, если скрещивать особи с максимальным проявлением признака.
4. Экзогенное воздействие (двухсуточное содержание материнских особей в условиях красного и зеленого освещения) влияет на экспрессивность признака и жизнеспособность их потомков. Воздействие красного света на материнские особи приводит к усилению проявления признака у потомков и повышению жизнеспособности. Зеленый свет также стимулирует предимагинальную жизнеспособность, однако по-разному воздействует на экспрессивность признака у самок (проявление гена ослабляется) и самцов (проявление гена усиливается).

### Список литературы

- Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. – М.: Изд-во «Наука», 1974. – 359с.
- Васильева Л.А. Анализ системы генов, экспрессирующей неполную радиальную жилку крыла *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1984. – Т.20, №4. – С. 599–604.
- Васильева Л.А. Изменение системы жилкования крыла *Drosophila melanogaster* под действием температурного шока и селекции // Журнал общей биологии. – 2005. – Т.66, №1. – С. 68–74.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А. Влияние генетической среды на характер фенотипического проявления мутации *radius incompletus* у *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 2000. – Т.36, №2. – С. 182–190.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А., Юданин А.Я. Сравнительный анализ паттернов локализации мобильных генетических элементов в селекционно-генетических экспериментах на *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1995. – Т.31, №7. – С. 920–931.
- Воробйова Л.І., Гогодзе Н.В. Зв'язок експресивності ознаки *eyeless* із зміною вмісту нуклеїнових кислот у *Drosophila melanogaster* // Генетика і селекція в Україні на межі тисячоліть. – К.: Логос, 2001. – С. 436–439.
- Воробьева Л.И. Зависимость эффекта гетерозиса от уровня гетерозиготности исходных линий. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Харьк. гос. ун-т. – Х., 1988. – 17с.

- Воробйова Л.И., Богославский А.М., Коваль С.Б. Изменения экспрессивности признака *eyeless* при старении гамет и имаго *Drosophila melanogaster* // Материалы первой Всесоюзн. конф. по генетике насекомых. – М., 1991. – С.26.
- Котенко Л.В., Шахбазов В.Г. Особенности теплоустойчивости линейных мух *Drosophila melanogaster* в связи с гетерозисом у гибридов // Генетика. – 1984. – Т.20, №6. – С. 984–988.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352с.
- Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. Генетика с основами селекции. – М., 1979. – 432с.
- Навроцька В.В. Прояв кількісних ознак при внутрішньолінійних схрещуваннях у залежності від умов утримання батьківських особин *Drosophila melanogaster* Meig. і *Bombyx mori* L. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 / ХНУ. – Х., 2006. – 20с.
- Никольченко З.Т. Связь проявлений гетерозиса и устойчивости с полом при разных типах гетерогаметности. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Харьк. гос. ун-т. – Х., 1988. – 16с.
- Рарог М.А., Воробйова Л.И., Кирпиченко Т.В. Динамика изменения некоторых компонентов приспособленности в онтогенезе дрозофилы // Онтогенез. – 1998. – Т.29, №1. – С. 52–56.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Индукция транспозиций мобильных генетических элементов стрессовыми воздействиями // Соросовский образовательный журнал. – 2000. – Т.6, №6. – С. 14–20.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Количественный признак у дрозофилы: генетические, онтогенетические, цитогенетические и популяционные аспекты // Генетика. – 1987. – Т.23, №6. – С. 1070–1081.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: «Вышэйш. школа», 1978. – 448с.
- Ронкіна Н.І. Генетичні відмінності в мінливості кількісних ознак шовковичного шовкопряда і дрозофіли під впливом фізичних факторів. Автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.15 / ХНУ. – Харків, 2001. – 19с.
- Светлов П.Г., Корсакова Г.Ф. Действие кратковременного повышения температуры среды мутантов «forked» *Drosophila melanogaster* на признаки их потомства // ДАН СССР. – 1962. – Т.143, №4. – С. 961–964.
- Страшнюк В.Ю., Воробйова Л.И., Шахбазов В.Г. Вклад гетерозиготности по хромосоме 2 в эффект гетерозиса у *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1985. – Т.21, №11. – С. 1828–1833.
- Филипоненко Н.С., Навроцька В.В. Роль генотипа в экспрессивности признака *radius incompletus* дрозофилы // Матер. I Межд. конф. молодых ученых «Биология: от молекулы до биосферы». – Харьков, 2006. – С.115.
- Хесин Р.Б., Башкиров В.Н. Влияние направления скрещиваний, дополнительного гетерохроматина в геноме родителей и температуры их развития на эффект положения гена *white* у потомства *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1979. – Т.15, №2. – С. 261–272.
- Чепель Л.М. Экспериментальные изменения проявлений инбредной депрессии, гетерозиса, а также эндо- и экзогамии у некоторых сельскохозяйственных растений. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.15 / Харьк. гос. ун-т. – Харьков, 1990. – 17с.
- Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Классики современной генетики. – Л.: Наука, 1968. – С. 133–170.
- Шахбазов В.Г. Гетерозис и теплоустойчивость // Докл. МОИП. Отд. биол. – 1966. – Т.71, №6. – С. 120–127.
- Шахбазов В.Г. Количественное наследование и значение энергии генома // Вестник Харьковского национального университета имени В.Н.Каразина. Серия: биология. – 2005. – Вып. 1–2, №709. – С. 7–12.
- Шахбазов В.Г., Суханов С.В., Шаламова О.А и др. Реакция тутового и дубового шелкопрядов на действие физических факторов // Сб. статей «Труды по фундаментальной и прикладной генетике». – 2003. – Вып.2. – С. 240–249.
- Lindsley D.L., Grell E.H. Genetic variations of *Drosophila melanogaster*. – Carnegie Inst. Wash. Publ., 1968. – 627p.
- Mikula B.C. Environmental programming of heritable epigenetic changes in paramutant r-gene expression using temperature and light at a specific stage of early development in maize seedlings // Genetics. – 1995. – Vol.140, №4. – P. 1379–1387.
- Monk M. Epigenetic programming of differential gene expression in development and evolution // Dev. Genet. – 1995. – Vol.17. – P. 188–197.
- Raser J.M., O'Shea E.K. Noise in gene expression: origins, consequences, and control // Science. – 2005. – Vol.309, №5743. – P. 2010–2013.
- Timofeeff-Ressovsky N.W. Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors. I. On the phenotypic manifestation of the genovariation *radius incompletus* in *Drosophila funebris* // Genetics. – 1927. – Vol.12. – P. 128–198.

**Зв'язок експресивності ознаки *radius incompletus* та життєздатності *Drosophila melanogaster*****Н.С.Філіпоненко, В.В.Навроцька, Я.С.Шеховцова, Л.І.Воробйова**

Викладено результати дослідження експресивності ознаки *radius incompletus* дрозофіли та деяких показників життєздатності при зміні генетичного фону та умов утримання батьківських особин. Зміна генетичного фону мутантної лінії спричинює підвищення ступеня прояву ознаки. Виявлений позитивний зв'язок між експресивністю ознаки *radius incompletus* у особин батьківського покоління та життєздатністю їх потомків. Вплив червоного світла на материнські особини приводить до посилення прояву ознаки і підвищення ступеня передімагінальної життєздатності у потомків. При впливі зеленого світла на материнські особини життєздатність потомків підвищується, експресивність мутації у самців збільшується, у самок зменшується.

Ключові слова: *дрозофіла*, *radius incompletus*, експресивність, життєздатність, батьківські особини, генетичний фон, світло з різною довжиною хвилі.

**Connection between the expressiveness of trait *radius incompletus* and viability of *Drosophila melanogaster*****N.S.Philiponenko, V.V.Navrotskaya, Ya.S.Shehovtsova, L.I.Vorobyova**

The results of study of the expressiveness of drosophila trait *radius incompletus* and some viability features under the change of genetic background and keeping conditions of parent individuals are presented. Change of genetic background of mutant strain results in the trait expressiveness increase. The positive connection between the expressiveness of trait *radius incompletus* in parent individuals and viability of their offspring has been revealed. The influence of red light on maternal individuals leads to the increase of the trait manifestation and preimaginal viability of the offspring. At the impact of green light on maternal individuals viability of the offspring increases, the expressiveness of the trait increases among males and decreases among females.

Key words: *drosophila*, *radius incompletus*, expressiveness, viability, parent individuals, genetic background, light of different wavelength.

---

Представлено: П.Ю.Монтвідом

Рекомендовано до друку: А.В.Некрасовою