



А.П. Корж

**РЕАКЦИЯ DROSOPHILA MELANOGASTER НА ИЗМЕНЕНИЕ УСЛОВИЙ
ВЫРАЩИВАНИЯ***Запорожский национальный университет*

e-mail: 312922@rambler.ru

Температура окружающей среды $31 \pm 1^\circ \text{C}$ и $8 \pm 2^\circ \text{C}$ является критической для дрозофилы и делает практически невозможным ее нормальное развитие. В оптимальных температурных условиях наибольшее значение для развития мушек имеет качество пищевого субстрата. Переведение дрозофилы со стандартной среды Спенсера на гомогенат фруктов следует рассматривать как стресс на уровне поколения, поскольку происходят изменения плодовитости, выживаемости, скорости развития и других характеристик насекомых.

Ключевые слова: дрозофила, пищевой субстрат, стресс, температура, лимитирующий фактор.

О.П. Корж

**РЕАКЦІЯ DROSOPHILA MELANOGASTER НА ЗМІНИ УМОВ
ВИРОЩУВАННЯ***Запорізький національний університет*

Температура оточуючого середовища $31 \pm 1^\circ \text{C}$ та $8 \pm 2^\circ \text{C}$ є критичною для дрозофіл і робить практично неможливим її нормальний розвиток. У оптимальних температурних умовах найбільше значення для розвитку мушок має якість поживного субстрату. Переведення дрозофіли зі стандартного середовища Спенсера на гомогенат фруктів слід розглядати як стрес на рівні покоління, оскільки відбуваються зміни плодючості, виживаності, швидкості розвитку та інших характеристик комах.

Ключові слова: дрозофіла, поживний субстрат, стрес, температура, лімітуючий фактор.

A.P. Korzh

**DROSOPHILA MELANOGASTER REACTION ON CHANGES IN GROWING
CONDITIONS***Zaporizhzhya National University*

The ambient temperature of $31 \pm 1^\circ \text{C}$ and $8 \pm 2^\circ \text{C}$ is critical for drosophila and makes its development almost impossible. The food quality has the highest influence on insect development in optimum temperature condition. The transition of Drosophila from standard Spenser's environment to fruit homogenate should be considered as stress at generation level

because of the changes in fertility, survival rate, speed of development, and other characteristics.

Key words: drosophila, food substratum, stress, temperature, limiting factor.

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы адаптации организмов к конкретным условиям существования длительное время привлекают внимание многих специалистов. При этом сам термин адаптация трактуется крайне широко, зачастую с противоположных позиций. Так, Э. Лежачус (1986) считает, что разные подходы к пониманию адаптации – от процессов закаливания ребенка и до приобретения во время эволюции новых генетически обусловленных свойств – даже полезны. По его мнению, данный подход способствует синтезу знаний, поскольку в любом случае адаптация предусматривает повышение приспособления организма.

Одной из теорий, объясняющих механизмы адаптации организма человека и животных к изменениям условий существования, является теория Г. Селье (1979) о решающем значении стресса в возникновении адаптации и открытый им неспецифический синдром. На сегодня существует мнение, что стресс является важным инструментом эволюции, совершающейся в экстремальной среде, – он выступает в роли как фактора отбора, так и своеобразного генератора изменчивости (Маркель, 2008). П.К. Анохин (1973) рассматривал процесс адаптации как формирование соответствующих функциональных систем организма.

Однако не ясно, насколько указанные концепции применимы ко всем животным, в частности – к насекомым. Исходя из представлений А.М. Уголева (1985) об общности функциональных блоков практически всех живых организмов, можно предположить наличие схожих закономерностей в одном из наиболее важных жизненных процессов у животных – формировании приспособлений.

Считается, что переводение на новый пищевой субстрат насекомых при создании их искусственных культур составляет отдельную проблему: оно достаточно часто сопровождается развитием общего стресса, значительными изменениями поведения, снижением резистентности, физиологическими и даже морфологическими изменениями (Чернышев, 1996). Исходя из указанного, актуальным является изучение реакции лабораторных культур насекомых на стрессовые влияния, в том числе и связанные с изменением их питания.

В лабораторных условиях при оптимальных температурах (24 – 25°C) цикл развития *Drosophila melanogaster* проходит всего за 9 – 10 дней. Длительность развития составляет: яйцо – 1 день, личинка – 4,5-5 дней, куколка – 3,5-4,5 дней и продолжительность жизни имаго – 25-30 дней. Все это способствует активному использованию данного объекта в качестве модельного вида для



самых разнообразных исследований (Васильев и др. 2007; Зиновьева и др., 2008 Биология..., 2009), сейчас ее также рассматривают как перспективный вид для биоиндикационных исследований (Петухова, 2005; Гарипова, 2009). На наш взгляд, дрозофила может быть приемлемым объектом также и для изучения адаптационных процессов, в частности к изменениям трофики.

В природе личинки дрозофил живут преимущественно в разлагающихся органических остатках, фруктах или грибах (то есть, выступают преимущественно детритофагами). В целом, биология как личинок, так и имаго дрозофил тесно связана с определенными видами дрожжей и грибов. Даже представители одной видовой группы могут отличаться по способности использовать разные виды дрожжей. При этом бактерии неспособны поддерживать нормальное развитие плодовых мушек (Хавинсон и др., 2000). Объясняется подобная зависимость дрозофил от дрожжей их неспособностью самостоятельно вырабатывать экдизон – гормон линьки, без которого полноценное развитие становится невозможным. Источником предшественников экдизона выступает пища, преимущественно дрожжи, которые обязательно используются в кормовых субстратах при искусственном выращивании дрозофил (Инге-Вечтомов, 1997).

Разработаны специальные рецепты пищевых субстратов для разведения дрозофил. Для обычного ведения культур используют преимущественно нестерильные несинтетические и полусинтетические или специальные питательные среды (Захваткин, 1986). Оптимальным для большинства исследований считается среда Спенсера, на которой полный цикл развития мушек занимает около 8 суток при температуре окружающей среды 25°C (Сидорова, 1974).

Ранее нами была показана принципиальная возможность совершения полного цикла выращивания *Drosophila melanogaster* на субстрате с использованием только гомогената вишни или абрикоса без дополнительного использования других компонентов питательной среды (Корж, Крамаренко, 2003). Особый интерес вызывают приспособительные механизмы данных насекомых к резким изменениям пищевого субстрата, которые в природе являются нормальным явлением из-за непостоянства процессов формирования органических остатков.

Целью работы было изучение влияния разных условий выращивания на жизненные процессы дрозофилы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В лабораторных условиях для проведения эксперимента по выявлению влияния питания на плодовитость и жизненные процессы плодовой мушки нами было использовано три линии *Drosophila melanogaster*: дикий тип и мутантные линии *white Bar* (wB) и *black cinnabar* (bcn), которые отличаются

достаточно высокой жизнеспособностью и неприхотливостью к условиям содержания. Мушки линии wB имеют белые полосовидные глаза и неокрашенные мальпигиевы сосуды и семенники. Мушки линии bcp отличаются черным цветом тела, конечностей, очень темными жилками и ярким шарлаховым цветом глаз (Чадов, 1977).

Был проведен анализ возможности выращивания дрозофил с использованием разных температурных условий: $31 \pm 1^\circ\text{C}$; $25 \pm 1^\circ\text{C}$, которые поддерживали в термостате; $8 \pm 2^\circ\text{C}$ – создавали в условиях холодильника.

Для оценки приспособительных свойств мушек в течение одного поколения использовали новый пищевой субстрат в виде гомогената размороженной вишни, абрикоса и их композиции (1 : 1). До этого все группы насекомых содержались на нестерильной среде Спенсера, которая не содержала в качестве компонентов ни абрикоса, ни вишни. Эту же среду использовали для содержания контрольных особей и для последующей оценки плодовитости экспериментальных групп насекомых.

Среду Спенсера готовили по следующему рецепту: на 1 л дистиллированной воды вносили 15 г дрожжей пекарских, 125 г банана, 125 г манной крупы, 5 г агара. После объединения всех компонентов смесь кипятили в течение 15 мин, охлаждали в течение часа и после этого разливали по культуральным емкостям, в качестве которых использовали пробирки (Дрозофила..., 1978). Гомогенат вишни, абрикоса и их смеси готовили из расчета 270 г плодов на 1 л дистиллята. Полученный гомогенат готовили таким же образом, как и среду Спенсера.

На контрольный и экспериментальные пищевые субстраты высаживали по три пары дрозофил всех исследуемых линий. Эксперимент проводили в трех повторностях. Состояние насекомых контролировали ежедневно. Массу имаго определяли на аналитических весах ВЛР-200 с точностью до 5 знака после запятой.

Во время проведения эксперимента оценивали длительность развития отдельных стадий мушек, выживаемость, плодовитость, массу насекомых каждой из трех линий. Для подсчета количества яиц за сутки в емкость с питательной средой Спенсера (чашки Петри) рассаживали по две пары дрозофил каждой экспериментальной группы (осуществляли в трех повторностях). Через сутки мушек пересаживали на новую емкость; поверхность питательной среды иглой расчерчивали на сектора и под бинокляром подсчитывали количество отложенных яиц, рассчитывали плодовитость на одну самку (Рокицкий, 1978). После определения количества яиц для оценки доли выведенных личинок среду с яйцами инкубировали в термостате при температуре $25 \pm 1^\circ\text{C}$; определение плодовитости проводили в течение недели.



Полученные результаты были обработаны статистически по общепринятым методикам (Лакин, 1990) на персональном компьютере с использованием программ Excel, Statistica 10.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Во время проведения исследований было определено, что использование температурного режима $31 \pm 1^\circ\text{C}$ для содержания дрозофил приводит к приостановке их развития и вызывает достаточно быструю гибель как имаго, так и личинок в первые трое суток. Особи мутантных линий при таких температурах даже не откладывали яйца. Также неприемлемой является и низкая температура, которая полностью тормозит развитие и размножение *Drosophila melanogaster*.

Таким образом, полноценное развитие дрозофилы при критических температурах оказывается невозможным – подобное негативное воздействие приводит к гибели соответствующих культур насекомых. При использовании температуры $25 \pm 1^\circ\text{C}$ наибольшее значение для развития плодовой мушки приобретает используемый пищевой субстрат.

Было установлено, что на стандартной среде наблюдается некоторая задержка в развитии личиночных и кукольных фаз мутантов в сравнении с диким типом на 1 – 3 суток. Так же это касается общей продолжительности жизни имаго – wB погибали быстрее в среднем на 4 суток, а bcn – на 3 суток в сравнении с диким типом. То есть, на стандартной среде происходит некоторая задержка развития преимагинальных фаз мутантных линий при достоверном уменьшении продолжительности жизни имаго (табл. 1).

Таблица 1. Длительность развития *Drosophila melanogaster* на разных пищевых субстратах

Группа	Личинки (сутки)	Куколки (сутки)	Имаго (сутки)
Контроль			
Дикий тип	$6,7 \pm 0,4$	$5,0 \pm 0$	$25,0 \pm 0,7$
wB	$7,0 \pm 0,7$	$8,0 \pm 1,9$	$21,3 \pm 1,1$
bcn	$7,0 \pm 0,0$	$6,7 \pm 0,4$	$22,7 \pm 1,1$
Абрикос			
Дикий тип	$6,0 \pm 0,0$	$6,7 \pm 0,4$	$24,0 \pm 1,4$
wB	$5,3 \pm 0,4$	$6,7 \pm 1,1$	$20,7 \pm 1,5$
bcn	$5,0 \pm 0,0$	$7,7 \pm 0,8$	$22,7 \pm 1,5$
Вишня			
Дикий тип	$5,0 \pm 0,0$	$8,0 \pm 1,2$	$25,3 \pm 1,1$
wB	$5,7 \pm 0,8$	$7,7 \pm 0,8$	$22,3 \pm 1,1$
bcn	$4,0 \pm 0,0$	$7,3 \pm 1,6$	$21,7 \pm 1,5$

Абрикос + вишня			
Дикий тип	5,0 ± 0,0	6,7 ± 0,8	26,3 ± 1,1
wB	5,0 ± 0,0	6,0 ± 0,7	21,0 ± 1,4
bcn	5,0 ± 0,0	6,7 ± 1,1	22,0 ± 1,4

При переведении исследуемых линий дрозофилы со стандартной среды на абрикос, вишню и их смесь наблюдалось некоторое сокращение длительности развития преимагинальных стадий мутантных линий в сравнении с диким типом, но продолжительность жизни имаго последнего также оставалась максимальной (на абрикосе наблюдается некоторое уменьшение данного показателя). Наиболее быстро развивались дрозофилы линии bcn на вишне, хотя продолжительность их жизни укорачивалась. Личиночная стадия дикого типа и линии wB наиболее быстро развивались на смеси абрикоса и вишни.

В целом следует отметить, что для всех трех исследуемых линий дрозофил пищевой субстрат с гомогенатом фруктов может рассматриваться как альтернативный среде Спенсера. При этом абрикос оказался менее пригодным для развития всех изученных линий, а вишня лучше всего подходила для bcn и дикого типа.

Анализ выживаемости разных линий дрозофил на изученных субстратах (табл. 2) показал, что на стандартной среде количество куколок всех линий оказалось в 4,5 – 5 раз выше в сравнении с экспериментальными, а имаго – в 3,5 – 5 раз. При этом отличия между разными линиями дрозофил, которые выращивались на одном субстрате, отсутствовали.

Максимальное количество личинок и имаго наблюдалось для bcn, выращенных на стандартной среде. Минимальное количество особей этой линии было получено на абрикосе. Наименьшее количество куколок и имаго наблюдалось для wB, также выращенных на абрикосе. Количество куколок и имаго, полученных в контроле, оказалось достоверно большим в сравнении с опытами, но доля выведенных имаго от куколок была выше на альтернативных субстратах для всех исследуемых линий.

Таблица 2. Количество полученных дрозофил, в зависимости от используемого пищевого субстрата

Группа	Куколки		Имаго	
	$\bar{x} \pm s_x$ (шт.)	C_v (%)	$\bar{x} \pm s_x$ (шт.)	C_v (%)
Контроль				
Дикий тип	134,3 ± 11,9	30,66	99,7 ± 17,4	60,38
wB	133,3 ± 7,8	20,24	115,7 ± 4,3	12,87
bcn	138,0 ± 8,7	21,79	124,0 ± 9,2	25,67
Абрикос				



Дикий тип	30,0 ± 11,8	136,08	27,0 ± 11,1	142,24
wB	26,7 ± 16,5	207,65	22,7 ± 17,1	260,64
bcn	32,0 ± 22,1	240,82	29,0 ± 20,4	243,38
Вишня				
Дикий тип	68,3 ± 7,1	35,98	62,0 ± 8,0	44,63
wB	44,0 ± 16,5	129,75	31,3 ± 14,4	159,51
bcn	49,3 ± 6,3	44,22	44,3 ± 5,2	40,62
Абрикос + вишня				
Дикий тип	36,7 ± 19,7	185,73	32,0 ± 16,6	179,50
wB	42,0 ± 11,7	96,40	38,0 ± 10,0	91,07
bcn	39,0 ± 8,9	78,96	35,3 ± 5,2	50,97

Высокие показатели коэффициента вариации в случае использования фруктов свидетельствуют о том, что оптимальным для развития всех исследуемых линий дрозофил является стандартная среда. По всей видимости, недостаток дрожжей на экспериментальных субстратах выступает лимитирующим фактором общей продуктивности дрозофил независимо от их генетических характеристик. Однако дальнейшее осуществление жизненного цикла этот фактор не сдерживает.

Было установлено существенное влияние субстрата, на котором развивались мушки, на массу имаго (табл. 3). Во всех вариантах наиболее тяжелыми были особи wB, которые имели достоверные отличия по массе тела только от bcn при выращивании на стандартной среде и абрикосе. Наиболее легкими во всех вариантах оказались особи bcn.

Таблица 3. Масса тела имаго *Drosophila melanogaster* на исследуемых пищевых субстратах

Субстрат	Показатель	Дикий тип	wB	bcn
Контроль	$\bar{x} \pm m_x$ (мг)	1,69 ± 0,25	1,81 ± 0,02	1,38 ± 0,04
	C_v (%)	14,8	1,1	2,9
Абрикос	$\bar{x} \pm m_x$ (мг)	1,17 ± 0,03	1,27 ± 0,03	0,79 ± 0,02
	C_v (%)	2,6	2,4	2,5
	t_d	2,08	13,5	14,8
Вишня	$\bar{x} \pm m_x$ (мг)	1,5 ± 0,04	1,32 ± 0,03	1,23 ± 0,03
	C_v (%)	2,7	2,3	2,4
	t_d	0,8	12,3	3,0

Абрикос + вишня	$\bar{x} \pm m_x$ (мг)	1,65 ± 0,04	1,73 ± 0,02	1,38 ± 0,03
	C_v (%)	2,4	1,2	2,2
	t_d	0,2	2,7	0,0

При выращивании мушек исследуемых линий на абрикосе имаго всех линий становились достоверно легче на 29,8 – 42,8 %. При использовании вишни в качестве пищевого субстрата достоверные отличия наблюдались лишь для мутантных линий, а на смеси – только для wB на 5 – 27 %. Таким образом, качество пищевого субстрата сказывается на массе имаго, но проявление этой зависимости связано с генетическими особенностями насекомых.

Оценка плодовитости дрозофил, выращенных на экспериментальных субстратах, показала, что максимальное количество яиц отложено самками всех линий, выращенных на стандартной среде (табл. 4). Достоверное уменьшение количества яиц на 13–28 % наблюдалось для самок, выращенных на абрикосе и смеси абрикоса и вишни.

Таблица 4. Плодовитость дрозофил разных линий в зависимости от пищевого субстрата

Группа	Контроль	Абрикос	t_d	Вишня	t_d	Абрикос + вишня	t_d
Количество яиц за сутки							
Дикий тип	66,0±1,80	49,7±1,50	7	62,0±2,50	1,3	57,0±2,80	2,7
wB	59,0±1,80	44,0±1,80	6	56,0±3,10	0,8	51,0±1,80	3,2
bcn	67,7±1,78	48,7±1,50	8,3	67,0±1,40	0,0	59,0±1,20	4
Количество личинок за сутки							
Дикий тип	58,3±2,50	42,0±1,20	5,8	55,0±3,30	0,8	51,0±1,70	2,4
wB	52,3±3,20	35,0±2,50	4,2	45,0±3,50	1,6	43,0±1,80	2,5
bcn	61,0±1,40	41,7±2,70	6,3	62,0±2,80	0,3	51,0±1,80	4,3

Анализ количества личинок, полученных из этих яиц, свидетельствует о наибольшей жизнеспособности мутантной линии bcn – именно для нее наблюдался максимальный вывод яиц практически во всех вариантах исследований (85,6 – 92,5 %). Минимальное количество выведенных яиц наблюдалось у линии wB (80,0 – 88,6 %).

Для оценки влияния используемого кормового субстрата и наследственности на массу дрозофил и их плодовитость был проведен дисперсионный анализ. Поскольку $F_{эмп} > F_{крит}$, на уровне статистической значимости установлено влияние на массу тела и плодовитость дрозофил как используемого пищевого субстрата, так и наследственности. При этом вклад пищевого субстрата в общую вариацию обоих признаков значительно



превышает наследственную составляющую: масса исследуемых дрозофил на 63,6 % определяется пищевым субстратом, а на 30,7 % – генетическими особенностями; плодовитость – соответственно на 76,2 и 21,8 %.

Таким образом, проведенный эксперимент свидетельствует о возможности приспособления плодовой мушки к резкой смене кормового субстрата. Поскольку смена жизнеспособности, длительности периода развития и некоторые другие признаки в популяции *Drosophila melanogaster* рассматриваются как ответ на действие стресса (Чересиз и др., 2008), осуществленную нами замену кормового субстрата для насекомых можно рассматривать как стресс. Он сказывается на всех жизненных проявлениях: изменение начала откладки яиц, уменьшение плодовитости, повышение смертности, уменьшение длительности жизни имаго и даже ускорение развития отдельных стадий (особенно у мутантов).

Вишня оказалась более пригодной для обеспечения жизненных процессов дрозофил, что может говорить об определенной степени адаптированности насекомых к этому кормовому субстрату. Зарегистрировано отсутствие достоверных отличий плодовитости мушек всех изученных линий, выращенных на гомогенате вишни, от стандартных условий. При этом для абрикоса и смеси этих фруктов подобное явление не наблюдалось.

По всей видимости, исследованные стрессоры (температура и пищевые субстраты) вызывают разные типы ответной реакции, выделенные Г. Селье (1979). Ответ на изменение кормового субстрата подходит под синтоксическую реакцию, направленную на поиск путей сосуществования со стрессором. Воздействия критических температур вызывают кататоксическую реакцию, при которой организм все силы направляет на противостояние губительному воздействию стрессора.

Выводы

Температуры окружающей среды $31 \pm 1^\circ\text{C}$ и $8 \pm 2^\circ\text{C}$ являются критическими для дрозофилы и делают практически невозможным ее нормальное развитие. В оптимальных температурных условиях наибольшее значение для развития мушек имеет качество пищевого субстрата.

Переведение дрозофилы со стандартной среды Спенсера на гомогенат фруктов следует рассматривать как стресс на уровне поколения, поскольку происходят изменения плодовитости, выживаемости, скорости развития и других характеристик насекомых.

Наиболее успешным из экспериментальных сред для выращивания дрозофил оказалось использование гомогената вишни. Ответ дрозофил на изменение кормового субстрата подходит под синтоксическую реакцию, направленную на поиск путей сосуществования со стрессором.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем / П. К. Анохин // Принципы системной организации функций. – М.: Наука, 1973. С. 5 – 61.

Бигон М. Экология. Особи, популяції и сообщества / Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – 667 с.

Биология с основами экологии: курс лекций / Составитель С. В. Долговых. – Горно-Алтайск: РИО ГАГУ, 2009. – 256 с.

Васильев А. Г. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения. Учебное пособие / Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. – Екатеринбург: Изд-во Уральского университета, 2007. – 270 с.

Гарипова Р. Ф. Мутагенность стоков Оренбургского ГХК и растворов солей тяжелых металлов в тестах на дрозофиле / Гарипова Р. Ф. // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2009. – Т.4, № 24 1. – С. 201 – 203.

Дрозофила в экспериментальной генетике / Под ред. В. Хвостова. – Новосибирск: Наука, 1978. – 348 с.

Захваткин Ю. А. Курс общей энтомологии / Ю. А. Захваткин. – М.: Наука, 1986. – 320 с.

Зиновьева Н. А. Современные методы генетического контроля селекционных процессов и сертификация племенного материала в животноводстве: Учеб. Пособие / Зиновьева Н. А., Кленовицкий П. М., Гладырь Е. А., Никишов А. А. – М.: Из-во РУДН, 2008. – 329 с.

Инге-Вечтомов С. Г. Метаболизм стероидов и защита растений / С. Г. Инге-Вечтомов // Соросовский образовательный журнал. – 1997. – № 11. – С. 16–21.

Корж О. П. Вирощування *Drosophila melanogaster* в штучних умовах / О. П. Корж, Г. В. Крамаренко // Питання біоіндикації та екології. – 2003. – Вип. 8, № 2. – С. 152–157.

Лакин Г. Ф. Биометрия / Г. Ф. Лакин. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.

Лежачих Э. Элементы общей теории адаптации / Э. Лежачих. – Вильнюс: Моклас, 1986. – 273 с.

Маркель А.Л. Стресс и эволюция / А.Л. Маркель // Вестник ВОГиС. – 2008, Т. 12, № 1/2. – С. 206 – 215.

Петухова Г. А. Изменение основных показателей жизнедеятельности дрозофил при хроническом нефтяном загрязнении среды / Г. А. Петухова // Вестник Тюменского государственного университета. – 2005. – № 5. – С. 173–178.

Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику / П. Ф. Рокицкий. – Минск: Вышэйшая школа, 1978. – 448 с.

Селье Г. Стресс без дистресса / Г. Селье. – М.: Прогресс, 1979. 122 с.



Сидорова Н. В. Изменение материнского эффекта у гибридов *Drosophila* при пониженной температуре / Н. В. Сидорова // Онтогенез. – 1974. – Т. 5, №3. – С. 297 – 299.

Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций: Элементы современного функционализма / А. М. Уголев. – Л.: Наука, 1985. – 544 с.

Хавинсон В. Х. Влияние тетрапептида эпифиза на состояние антиоксидантной защиты у *Drosophila melanogaster* / В. Х. Хавинсон и др. // Бюл. эксперим. биологии и медицины. – 2000. – Т. 129, №4. – С. 420 – 422.

Чадов Б. Ф. Генетическая символика / Б. Ф. Чадов // Проблемы генетики в исследованиях на дрозофиле. – Новосибирск: Наука, 1977. – С. 90–111.

Чересиз С. В. Мобильные элементы и стресс / Чересиз С. В., Юрченко Н. Н., Иванников А. В., Захаров И. К. // Вестник ВОГиС. – 2008. – Т. 12, № 1 – 2. – С. 216 – 241.

Чернышев В. Б. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. – М.: Из-во МГУ, 1996. – 304 с.

REFERENCES

- Anokhin, P.K. (1973). Principal issues of general theory of functional systems. In Principles of system organization of functions. Moscow: Nauka.
- Begon, M., Harper, J. L., & Townsend, C.R. (1989). Ecology: Individuals, Populations, and Communities. Moscow: Mir.
- Biology with Basic Ecology. Lectures. (2009). Gorno-Altaysk: Gorno-Altaysk State University Press.
- Vasilyev, A.G., Vasilyeva, I.A., & Bolshakov, V.N. (2007). Phenogenetical variability and study methods. Yekaterinburg: Ural University Press.
- Garipova, R.F. (2009). Runoff mutagenicity of Orenburg Chemical Plant and heavy meal salt liquids: results of drosophila tests. Bulletin of Orenburg State Agrarian University. 4(24), 201-203.

- Drosophila* in experimental genetics. (1978). Novosibirsk: Nauka.
- Zakhvatkin, Yu. A. (1986). General Entomology. Moscow: Nauka.
- Zinovyeva, N.A., Klenovitskiy, P.M., Gladyr, Ye. A., & Nikishov, A.A. (2008). Current methods of genetic control of breeding and certification of breeding material in animal husbandry. Moscow: Peoples' Friendship University of Russia Press.
- Inge-Vechtomov, S.G. (1997). Metabolism of sterols and plan protection. *Soros Educational Journal*. 11, 16-21.
- Korzh, O.P., & Kramarenko, G.V. (2003). Cultivation in vitro of *Drosophila melanogaster*. *Issues of Bioindication and Ecology*. 8(2), 152-157.
- Lakin, G.F. (1990). Biometry. Moscow: Vyshaia Shkola.
- Lekiavicus, E. (1986). Elements of general theory of adaptation. Vilnius: Mokslas.
- Markel, A.L. (2008). Stress and evolution. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 12(1-2), 206-215.
- Petukhova, G.A. (2005). Changes in basic indices of *drosophila* vital functions under strong oil pollution of substrate. *Bulletin of Tyumen State University*. 5, 173—178.
- Rokitskiy, P.F. (1978). Introduction into Statistical Genetics. Minsk: Vysheishaia Shkola.
- Selye, H. (1979). Stress without Distress. Moscow: Progress.



- Sidorova, N.V. (1974). Changes of maternal effect in *Drosophila* hybrids under low temperature. *Ontogenesis*. 5(3), 297 – 299.
- Ugolev, A.M. (1985). Evolution of digestion and principles of function evolution: Elements of modern functionality. Leningrad: Nauka.
- Khavinson, V. Kh. (2000). Influence of tetrapeptide epiphysis on the antioxidant protection of *Drosophila melanogaster*. *Bulletin of Experimental Biology and Medicine*. 129(4), 420 – 422.
- Chadov, B.F. (1977). Genetical symbolism. In Problems of genetics in *drosophila* research. Novosibirsk: Nauka.
- Cheresiz, S.V., Yurchenko, N.N., Ivannikov, A.V., & Zakharov, I.K. (2008). Mobile elements an stress. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 12(1-2), 216 – 241.
- Chernishev, V.B. (1996). *Insect Ecology*. Moscow: Moscow University Press.

Поступила в редакцию 12.05.2013

Как цитировать:

А.П. Корж (2013). Реакция *drosophila melanogaster* на изменение условий выращивания. *Биологический вестник Мелитопольского государственного педагогического университета имени Богдана Хмельницкого*, 2 (8), 136-148. **crossref**
[http://dx.doi.org/10.7905/bbmstu.v0i3\(6\).543](http://dx.doi.org/10.7905/bbmstu.v0i3(6).543)

© Корж, 2013

Users are permitted to copy, use, distribute, transmit, and display the work publicly and to make and distribute derivative works, in any digital medium for any responsible purpose, subject to proper attribution of authorship.



This work is licensed under a [Creative Commons Attribution 3.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/3.0/).