

О.В. Пивоварова¹,
Л.А. Васильева^{1,2}

¹Институт цитологии и генетики СО РАН, г. Новосибирск;

²Новосибирский государственный университет

❖ В работе исследовано влияние теплового (ТШ) и холодового (ХШ) шока на индукцию транспозиций МГЭ *mdg1* на разных стадиях сперматогенеза самцов изогенных линий № 2-2 и № 16 *D. melanogaster*. Было показано, что все стадии сперматогенеза отклинулись на температурные воздействия множественными транспозициями, однако при действии ХШ наиболее «чувствительной» оказалась стадия мейоза, а при действии ТШ наибольшие скорости транспозиций наблюдали на стадии мейоза и спермиогенеза.

❖ Ключевые слова: мобильный генетический элемент *mdg1*, стрессовое воздействие, сперматогенез.

СТРЕССОВАЯ ИНДУКЦИЯ ТРАНСПОЗИЦИЙ РЕТРОТРАНСПОЗОНА *MDG1* НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ СПЕРМАТОГЕНЕЗА У САМЦОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

ВВЕДЕНИЕ

Предпосылкой к открытию феномена индукции транспозиций МГЭ в результате стрессовых воздействий, а именно в результате действия теплового шока, послужило исследование Т. Стренда и МакДональда. Еще в 80-е годы XX века авторы продемонстрировали наличие транскриптов полноразмерной РНК мобильного генетического элемента *copia*, что является промежуточной стадией транспозиции [18].

Позднее Юнакович и сотрудники показали наличие транспозиций ряда мобильных элементов у самцов *Drosophila* в результате действия теплового шока [19].

Направленный характер транспозиций МГЭ и неслучайную их локализацию в геноме отмечали Л.З. Кайданов с коллегами, которые посвятили целый цикл работ исследованию генетических изменений, возникающих в инбредных линиях *Drosophila* при длительном отборе по адаптивно важным признакам [10].

Также была проведена серия работ, продемонстрировавших индукцию транспозиций ретротранспозонов у дрозофилы при помощи различных стрессовых воздействий, таких как температурный шок, тяжелый температурный шок, γ -облучение и пары этанола [1, 7, 11, 12, 15].

Авторы выдвинули предположение о том, что многие стрессовые факторы, как внешние (температурный шок, γ -облучение, пары этанола и любые детергенты), так и внутригеномные факторы (изогенизация, аутбридинг и инбридинг), могут выступать индукторами транспозиций МГЭ. Кроме того, селекционные эксперименты давали основание предположить, что МГЭ непосредственно или опосредованно через полигенную систему принимают участие в ответе популяции на селекционное давление. В связи с этим был осуществлен селекционный эксперимент, в котором геном дрозофилы был маркирован 200 сайтами локализации по шести МГЭ. Анализ показал, что некоторые сайты МГЭ в финальных выборках разнонаправленного отбора формируют стабильный измененный рисунок: в одном направлении эти сайты элиминировали, а в другом фиксировались. Такие сайты были названы адаптивными. Требовалось новые доказательства участия МГЭ в изменениях генома, т. к. ранее проведенные исследования были выполнены на гетерогенном материале, т. е. на линиях, в паттернах МГЭ которых имелось большое число полиморфных сайтов, и, следовательно, все события можно было объяснить простым генетическим дрейфом.

Более того, Бьемон и сотрудники на своих инбредных линиях не получили результатов, подтверждающих феномен индукции транспозиций МГЭ ни тепловым, ни холодовым шоком [17], тем самым поставив под сомнение данные предыдущих работ.

Возникла необходимость в безупречной демонстрации феномена индукции транспозиций МГЭ и, в частности, в результате температурного стрессового воздействия. Необходимо было иметь гомоген-

ный экспериментальный материал. Для этих целей в лаборатории была сначала выведена «балансерная линия», несущая запиратели кроссинговера по трем большим хромосомам. Затем с помощью балансерной линии (M^3 ; $Cy Pm$; $D Sb$) были получены многочисленные изогенные линии, представляющие собой удвоенный гаплоидный набор хромосом одного самца или одной самки [14].

Благодаря наличию изогенных линий, феномен индукции транспозиций был многократно воспроизведен. В роли индуцирующих факторов выступали:

- а) легкий тепловой шок (ЛТШ) [2, 13];
- б) тяжелый тепловой шок (ТТШ) [5, 9, 11];
- в) γ -облучение при разных дозах — 300R, 800R и 1300R [12];
- г) различные дозы паров этанола [7];
- д) изогенизация [6, 8, 14].

Позже был проведен эксперимент на изогенной линии № 51 *Drosophila melanogaster* по индукции транспозиций МГЭ на разных стадиях сперматогенеза в результате теплового и холодового шока [2].

Однако во всех перечисленных экспериментах был проанализирован рисунок одного ретротранспозона, а именно *Dm412*. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть полученные ранее результаты, решено было продолжить цикл работ на других изогенных линиях и проанализировать поведение другого мобильного элемента.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Экспериментальный материал был представлен изогенными линиями № 2-2 и № 16, выведенными из гетерогенной линии *riC*, несущей ген *radius incompletus* (*ri*) с использованием балансерных хромосом.

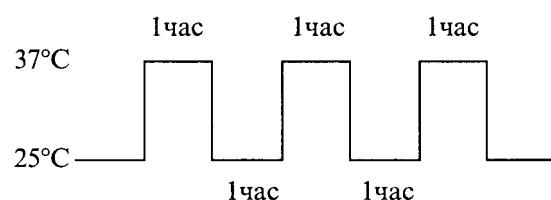
Контроль

Из массовых культур изогенных линий № 2-2 и № 16, развивающихся при температуре 25°C, отбирали молодых самцов и виргинных самок и рассаживали в индивидуальные пробирки в соотношении

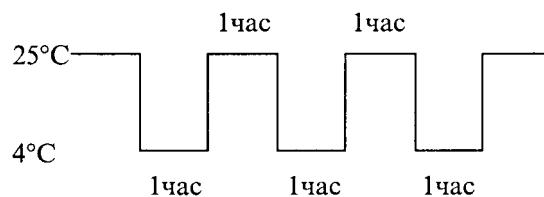
$1\sigma \times 4\varphi$ на сутки. Полученное потомство использовали в качестве контроля.

Процедура температурной обработки и последующих скрещиваний

Из изогенных линий № 2-2 отбирали самцов трехдневного возраста. Затем самцов помещали в термостат при температуре 37°C на 1 час, после чего их перемещали в термостат при 25°C на 1 час. Такая процедура выполнялась трижды, как показано на приведенной ниже схеме:



Аналогичным образом отбирали самцов из изогенной линии № 16, но подвергали их холодовому шоку по следующей схеме:



Далее обработанных самцов индивидуально рассаживали с четырьмя виргинными нестressedированными самками той же изогенной линии на одни сутки. На следующие сутки самцов пересаживали к другим виргинным самкам в том же соотношении. Такая процедура скрещивания повторялась в течение 10 дней после температурной обработки. Учитывая, что процесс формирования зрелых спермиев из стволовой клетки продолжается ~ 250 часов (более 10 суток) при температуре 25°C [20], причем все шесть делений происходят в первые 150 часов, тогда как оставшиеся 100 часов занимает процесс формирования

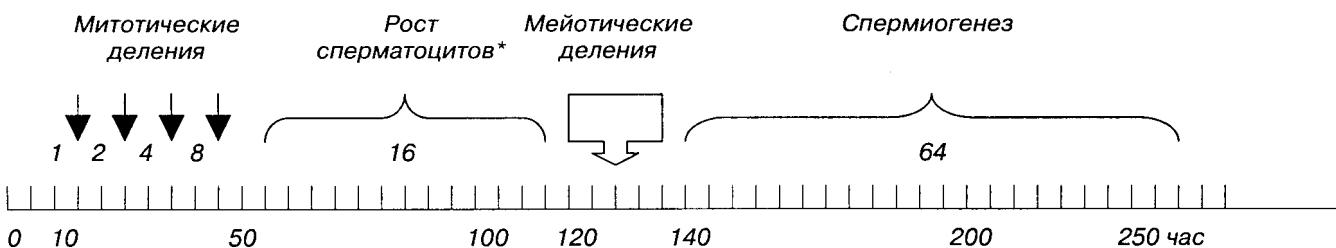


Рис. 1. Хронология этапов сперматогенеза дрозофилы при 25°C: простыми стрелками указаны моменты митотических делений, фигурной стрелкой обозначены два мейотических деления; *стадия роста сперматоцитов представляет собой профазу мейоза до нахлына включительно [20]

Таблица 1

**Индукция транспозиций МГЭ *mdg1* в результате действия теплового шока (ТШ)
на разных стадиях сперматогенеза самцов в изогенной линии № 2-2**

Сайт	Контроль	Митотические деления	Рост сперматоцитов	Мейотические деления	Спермиогенез
	N=9	N=9	N=8	N=7	N=10
X	2BC	—	(1)	—	(1)
	3C	—	(1)	(1)	(2)
	8C	+	+	+	+
	19A	—	—	—	(1)
2L	21F	—	—	—	(1)
	24C	+	+	+	+
	25A	+	+	+	+
	28B	—	—	—	(1)
	33B	+	+	+	+
	33D	+	+	+	+
	36D	—	(1)	—	(1)
2R	49CD	+	+	+	+
	51D	—	(2)	(2)	(3)
	52A	—	(1)	(2)	(2)
	53D	—	(3)	(1)	(1)
	57B	+	+	+	+
	59A	+	+	+	+
3L	62A	—	(2)	—	—
	66C	+	+	+	+
	67DE	+	+	+	+
	69E	—	—	—	(1)
	71B	+	+	+	+
	75A	+	+	+	+
	76A	—	—	—	(2)
	79C	—	—	(2)	—
3R	84E	+	+	+	+
	85E	+	+	+	+
	89A	+	+	+	+
	91B	+	+	+	+
	96A	—	(2)	(2)	(2)
	97D	+	+	+	+
	98C	+	+	+	+
	99A	—	—	—	—
Число транспозиций	0	13	10	17	18
Число новых сайтов	0	8	6	10	12

Примечание: N — размер выборки на каждой стадии сперматогенеза и в контрольной выборке; «+» — присутствие МГЭ *mdg1* в данной позиции у всех личинок выборки; «—» — отсутствие МГЭ *mdg1* в данной позиции у всех личинок выборки.

зрелых спермииев (см. рис. 1), давленные препараты слюнных желез приготавливали из личинок-потомков F1 от 2, 5, 8, 10-го дней скрещиваний.

Личинок выбирали таким образом, чтобы температурное воздействие приходилось на каждую из четырех стадий сперматогенеза. Таким образом, 2-й день скрещивания соответствовал стадии спермиогенеза, 5-й день — стадии мейотических делений, 8-й — стадии роста сперматоцитов и 10-й — стадии митотических делений.

Гибридизация *in situ* зондов, содержащих ДНК МГЭ *mdg1*, относящегося к надсемейству *Ty3* элементов подкласса LTR-ретротранспозонов, с политечными хромосомами клеток слюнных желез, выделенных

из личинок дрозофилы, была выполнена по стандартной методике [16]. ³Н-ДНК клона SB257 имела встроенную полноразмерную копию *mdg1* в векторе pBR322 (клон получен от K. O'Hare). Сайты включения радиоактивной метки в политечные хромосомы локализовали согласно цитологической карте Бриджеса [20]. В F1 таким способом удается обнаружить только новые инсерции. Выявление случаев появления экскизий в спермиях самцов, подвергшихся температурному шоку, в F1 затруднено, поскольку в гомологичной хромосоме, полученной от матери, не подвергавшейся стрессовому воздействию, присутствуют все исходные сайты МГЭ.

Скорости индуцированных транспозиций в опыте и контроле, λ , оценивали согласно формуле [14]:

Таблица 2

**Индукция транспозиций МГЭ *mdg1* в результате действия теплового шока (ТШ)
на разных стадиях сперматогенеза самцов в изогенной линии № 16**

Сайт	Контроль N=9	Mитотические деления N=7	Рост сперматоцитов N=8	Mейотические деления N=10	Спермиогенез N=10
		N=7	N=8	N=10	N=10
X	3C	—	—	(4)	—
	6F	—	(1)	—	—
	8C	+	+	+	+
2L	22A	—	—	(4)	—
	24B	+	+	+	+
	25A	+	+	+	+
	28A	—	—	—	(1)
	28B	—	—	(1)	—
	31A	—	—	—	—
	34B	+	+	+	+
	34D	+	+	+	+
	39C	—	—	—	(1)
2R	49CD	+	+	+	+
	51D	—	(2)	(2)	(2)
	52A	—	(2)	(2)	(4)
	53D	—	(2)	(3)	—
	56A	—	—	(1)	—
	56E	—	—	(1)	—
	59D	+	+	+	+
	60B	—	—	(1)	—
3L	64A	—	—	(2)	—
	65B	—	(1)	—	—
	66C	+	+	+	+
	67DE	+	+	—	+
	68DE	—	—	—	(1)
	71B	+	+	+	+
	75C	+	+	+	+
	76A	—	—	(1)	—
	76B	—	—	—	—
3R	79C	—	(1)	(2)	(2)
	84DE	+	+	+	+
	85DE	+	+	+	+
	89A	+	+	+	+
	91B	+	+	+	+
	96A	—	—	1)	(2)
	96F	+	+	+	+
	98A	+	+	+	+
	98C	+	+	+	+
Число транспозиций	0	9	13	23	14
	0	6	6	12	8

Примечание: N — размер выборки на каждой стадии сперматогенеза и в контрольной выборке; «+» — присутствие МГЭ *mdg1* в данной позиции у всех личинок выборки; «—» — отсутствие МГЭ *mdg1* в данной позиции у всех личинок выборки.

$$\lambda = \frac{\Delta n \times m}{n \times (m - n)},$$

где Δn — среднее число транспозиций на спермий за сутки подсчитывали отдельно для каждой стадии; n — число сайтов, занятых копиями МГЭ в исходной изогенной линии, не подвергавшейся стрессовому воздействию, в данном случае $n = 18$ и для линии № 2-2, и для линии № 16; m — общее число сайтов *mdg1*, обнаруженное во всех экспериментах на линии *riC* и ее

производных и равно 84; $(m-n)$ — число вакантных сайтов в данной изогенной линии для данного МГЭ; λ — искомая скорость транспозиций (событий) на сайт, на геном, за поколение.

Важно отметить, что таким способом можно оценить только нижнюю границу скорости индуцированных транспозиций, поскольку в качестве m принято число позиций в геноме, которые оказывались занятыми данным МГЭ, хотя бы в одном из предыдущих

Таблица 3

Скорости индуцированных транспозиций *mdg1* после ТШ и ХШ воздействия на самцов из изогенных линий № 2-2 и № 16 *D. melanogaster*

Скорость транспозиций	Митотические деления	Рост сперматоцитов	Мейотические деления	Спермиогенез
ТШ	Δn 1,4	1,25	2,4	1,8
	λ $1,03 \times 10^{-1}$	$8,88 \times 10^{-2}$	$1,72 \times 10^{-1}$	$1,28 \times 10^{-1}$
ХШ	Δn 1,3	1,6	2,3	1,4
	λ $8,9 \times 10^{-2}$	$1,10 \times 10^{-1}$	$1,58 \times 10^{-1}$	$9,62 \times 10^{-2}$
Контроль				
	λ		$<7,8 \times 10^{-3}$	

Примечание: Δn — число транспозиций на спермий за поколение; λ — скорость индуцированных транспозиций, т. е. число событий на сайт на геном за поколение.

экспериментов, но их потенциальное число может быть и большим.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Действию теплового и холодового шока подвергали 15 самцов 3-дневного возраста из изогенных линий № 2-2 и № 16. Гибель самцов после температурной обработки отсутствовала. Исходные изогенные линии характеризовались стабильностью рисунка локализации МГЭ *mdg1*, причем 11 сайтов в линиях были общими, а по остальным 7-ми сайтам линии различались. В контрольной выборке не было обнаружено ни одного полиморфного сайта и ни одной транспозиции.

Исходная изогенная линия № 2-2 содержала 18 сайтов включения радиоактивной метки. В результате индукции транспозиций тепловым шоком на стадии митотических делений (столбец 3 табл. 1) было найдено 13 транспозиций в 8-ми новых геномных сайтах: 2BC, 3C, 36D, 51D, 52A, 53D, 62A и 96A на стадии роста сперматоцитов (столбец 4 табл. 1) обнаружено 6 новых сайтов инсерций (3C, 51D, 52A, 53D, 79C и 96A), содержащих 10 транспозиций МГЭ *mdg1*. Индукция транспозиций *mdg1* на стадиях мейотических делений и спермиогенеза (5 и 6 столбцы табл. 1 соответственно) была наиболее значительна. На стадии мейотических делений выявлено 17 транспозиций в 10-ми сайтах генома (3C, 36D, 51D, 52A, 53D, 69E, 76A, 79C, 96A и 99A). На стадии спермиогенеза было обнаружено 12 новых геномных сайтов, которые включали практически все сайты, выявленные на стадии мейотических делений, за исключением двух, 99C и 99A, и плюс еще 4 дополнительных сайта (2BC, 19A, 21F и 28B).

Всего в результате теплового стресса было обнаружено 58 транспозиций в 15 сегментах генома. В пяти из них, а именно в 3C, 51D, 52A, 53D и 96A (в табл. 1 выделены жирным шрифтом), транспозиции отмечены на всех этапах сперматогенеза.

В исходной изогенной линии № 16 также, как и в линии № 2-2, было зафиксировано 18 стабильных сайтов локализации *mdg1* (столбец 2 табл. 2). После обработки самцов холодовым шоком на стадии митотических делений у личинок поколения F1 обнаружено 9 дополнительных транспозиций в 6-ти геномных позициях: 6F, 51D, 52A, 53D, 65B и 79C (столбец 3 табл. 2). На стадии роста сперматоцитов индуцировано 13 новых транспозиций в 6-ти позициях генома: 31A, 51D, 52A, 53D, 76B и 79C (столбец 4 таблицы 2). На стадии мейотических делений обнаружено 23 транспозиции в 18-ти участках генома: 3C, 22A, 28B, 51D, 52A, 53D, 56A, 56E, 60B, 64A, 76A и 96A (столбец 5 табл. 2). На стадии спермиогенеза выявлено 14 новых сайтов локализации *mdg1* в 8-ми геномных позициях: 28A, 39C, 51D, 52A, 68DE, 79C, 96A и 99A (столбец 6 табл. 2).

Всего в результате холодового шока было зафиксировано 59 транспозиций в 21-м сегменте генома. В двух из них, а именно в 51D и 52A (в табл. 2 выделены жирным шрифтом) транспозиции отмечены на всех этапах сперматогенеза.

На основе данных, приведенных в табл. 1 и 2, были оценены скорости спонтанных и индуцированных транспозиций, λ (табл. 3).

В контроле, где не наблюдали ни одной транспозиции, оценена максимальная скорость спонтанных транспозиций, λ, равная $7,86 \times 10^{-3}$, исходя из вероятности появления в контроле хотя бы одной спонтанной транспозиции. Скорости индуцированных транспозиций на всех стадиях сперматогенеза имели порядок величин 10^{-2} – 10^{-1} и, следовательно, на 1–2 порядка превышали скорость спонтанных транспозиций в контроле. Однако наиболее «восприимчивой» при действии ХШ оказалась стадия мейоза, где скорость транспозиций, λ, составила $1,58 \times 10^{-1}$ событий на сайт, на спермий, за сутки. Тогда как при действии ТШ на самцов изогенной линии № 2-2 наибольшую скорость транспозиций наблюдали на стадии мейоза ($\lambda=1,72 \times 10^{-1}$) и спермиогенеза ($\lambda=1,28 \times 10^{-1}$).

Таким образом, наши данные подтвердили результаты, полученные ранее на изогенной линии № 51 с *Dm412* [2], где также было показано, что все стадии сперматогенеза откликались множественными транспозициями *Dm412* в ответ и на холодовое, и на тепловое воздействие. Но наиболее «чувствительными» оказались стадия мейотического деления ($\lambda=1,00\times10^{-1}$) и спермиогенеза ($\lambda=1,16\times10^{-1}$) при холодовом шоке, а при тепловом шоке стадия мейотического деления ($\lambda=4,79\times10^{-1}$).

Представленные данные хорошо согласуются с ранее полученными результатами по индукции транспозиций МГЭ *Dm412*. На двух различных изогенных линиях дрозофилы получено доказательство появления с высокой частотой инсерций мобильного генетического элемента *mdg1* на всех стадиях сперматогенеза самцов, подвергнутых температурному стрессу.

Работа поддержана грантом РФФИ №03-04-49609, грантом Минобразования РФ по фундаментальным исследованиям в области естественных наук № Е02-6.0-48 и грантом № 24 по Программе «Фундаментальные исследования» Президиума РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека».

Литература

- Аникеева Н.В., Забанов С.А., Васильева Л.А. и др. Влияние теплового шока на транспозиции МГЭ *Dm412* в трех изогенных линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 1994. — Т. 30. — № 2. — С. 212–217.
- Бубеницкова Е.В., Антоненко О.В., Васильева Л.А. и др. Индукция транспозиций МГЭ 412 раздельно тепловым и холодовым шоком в сперматогенезе у самцов дрозофилы // Генетика. — 2002. — Т. 38. — С. 46–55.
- Васильева Л.А., Бубеницкова Е.В., Ратнер В.А. Новое подтверждение явления индукции транспозиций МГЭ тяжелым тепловым шоком // Генетика. — 1998. — Т. 34. — № 9. — С. 1243–1250.
- Васильева Л.А., Забанов С.А., Ратнер В.А. и др. Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение I. Мобильные генетические элементы *Dm412* // Генетика. — 1987б. — Т. 23. — № 1. — С. 81–92.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А. Тяжелый тепловой шок (ГТШ) индуцирует изменчивость полигенной системы количественного признака у дрозофилы // Генетика. — 2000. — Т. 36. — № 4. — С. 496–502.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А. Сравнительный анализ паттернов МГЭ 412 в 18 изогенных линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 2003. — Т. 39. — № 3. — С. 349–356.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Антоненко О.В. и др. Индукция транспозиций МГЭ 412 различными дозами паров этанола в изогенной линии *Drosophila melanogaster*. // Генетика. — 2003. — Т. 39. — № 5. — С. 1–4.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Бубеницкова Е.В. Сравнительные вклады генетических факторов в индукцию транспозиций МГЭ при изогенизации // Генетика. — 1998. — Т. 34, № 11. — С. 1484–1492.
- Васильева Л.А., Ратнер В.А., Забанов С.А. Экспрессия количественного признака *radius incompletus*, температурные эффекты и локализация мобильных элементов у дрозофилы. Сообщение I. Свойства исследуемых субпопуляций // Генетика. — 1987. — Т. 23, № 1. — С. 71–80.
- Гвоздев В.А., Кайданов Л.З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов, и приспособленность особей *Drosophila melanogaster* // Журн. Общ. Биол. — 1986. — Т. 47, № 1. — С. 51–63.
- Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Множественная индукция транспозиций МГЭ у дрозофилы тяжелым тепловым шоком // Генетика. — 1994. — Т. 30, № 2. — С. 218–224.
- Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ *Dm412* при помощи γ -облучения в изогенной линии *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 1995. — Т. 31, № 6. — С. 798–803.
- Колесникова О.В., Забанов С.А., Васильева Л.А., Ратнер В.А. Индукция транспозиций МГЭ *Dm412* в геноме дрозофилы при помощи теплового шока // Генетика. — 1991. — Т. 27, № 9. — С. 1547–1555.
- Ратнер В.А., Васильева Л.А. Индукция транспозиций и эксцизий мобильных генетических элементов (МГЭ) у дрозофилы в процессе изогенизации // Генетика. — 1996. — Т. 32, № 7. — С. 933–944.
- Ратнер В.А., Забанов С.А., Колесникова О.В. и др. Анализ множественных транспозиций МГЭ *Dm412*, индуцированных тяжелым тепловым шоком у дрозофилы // Генетика. — 1992. — Т. 28, № 3. — С. 68–86.
- Ashburner M. *Drosophila: A Laboratory Handbook*. N.Y.: Cold Spring Harbor Lab. Press. — 1989. — P. 1331.
- Arnault C., Biemont C. Heat shock do not mobilize mobile elements in genomes of *Drosophila melanogaster* // J. Mol. Evol. — 1989. — Vol. 28. — P. 388–390.
- Strand D.J., McDonald J.F. Copia is transcriptionally responsive to environmental stress // Nucl. Acids Res. — 1985. — Vol. 13, N 12. — P. 4401–4410.
- Junakovic N., Di Franco C., Barsanti P. et al. Transposition of copia-like nomadic elements can be induced by heat shock // J. Mol. Evol. — 1986. — Vol. 24, N 1. — P. 89–93. 80.
- Lindsley D.L., Tokuyasu K.T. Spermatogenesis // The genetics and Biology of *Drosophila* / Eds Ashburner M., Wright T.R.F. L.; N.Y.; Acad. Press, 1980. — Vol. 1a. — P. 225–294.

Stress induction of retrotransposons *mdg1* at the different spermatogenesis stages of *Drosophila melanogaster* males

O.V. Pivovarova¹, L.A. Vasilyeva^{1,2}

¹Institute of Cytology and Genetics, Russian Academy of Science, Novosibirsk; ²Novosibirsk State University

SUMMARY: The induction of transposition of TE *mdg1* has been analysed at the different stages of spermatogenesis in isogenic lines of males № 2-2 и № 16 of *Drosophila melanogaster* exposed to Cold Shock (CSh) and Heat Shock (HSh). We found that in response to CSh and HSh multiple transpositions of mobile elements *mdg1* occur in each stage of spermatogenesis. It was found that meiosis was the most sensitive stage to CSh. Exposure to HSh caused the highest rate of transpositions in the meiosis and spermatogenesis stages.

KEY WORDS: mobile genetic element *mdg1*, stress induction, spermatogenesis.