

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen636544>

Историческая статья



Роль генетической коллекции дрозофилы в формировании направлений исследований и в образовательном процессе на кафедре генетики и биотехнологии Санкт-Петербургского государственного университета

Л.В. Барабанова, Д.М. Грудкова, Е.В. Голубкова

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

АННОТАЦИЯ

Генетический анализ как основополагающий метод генетики возможен при обязательном выполнении условия — наличие наследственно различающихся вариантов одних и тех же признаков. Успешность проведения анализа зависит от широты разнообразия наследственных форм, имеющих у исследователя. В этой связи создание и поддержание генетических коллекций представляет собой первый этап осуществления генетического анализа. В настоящее время генетические коллекции, в том числе дрозофилы, не потеряли своей первостепенной значимости даже несмотря на очевидное превосходство молекулярных методов в генетике и смещение исследований на уровень признаков, характеризующих особенности отдельных молекул. Во многом именно коллекционный материал служит отправной точкой в становлении новых направлений исследований в современной генетике. Кроме того, нельзя не отметить, что задача образовательного процесса в университете — это формирование у учащегося способности к анализу, критическому оцениванию результатов эксперимента, понимание студентом логики постановки эксперимента. В этой связи использование генетических коллекций — неотъемлемая часть образовательного процесса, позволяющая стимулировать развитие требуемых качеств.

Ключевые слова: генетические коллекции; *Drosophila melanogaster*; образовательный процесс; научная школа.

Как цитировать

Барабанова Л.В., Грудкова Д.М., Голубкова Е.В. Роль генетической коллекции дрозофилы в формировании направлений исследований и в образовательном процессе на кафедре генетики и биотехнологии Санкт-Петербургского государственного университета // Экологическая генетика. 2025. Т. 23. № 1. С. 99–106. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen636544>

DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen636544>

Historical Article

The role of the *Drosophila* genetic collection in the formation of modern scientific research directions and in the educational process at the Department of Genetics and Biotechnology of Saint Petersburg State University

Larisa V. Barabanova, Daria M. Grudkova, Elena V. Golubkova

Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia

ABSTRACT

Genetic analysis, as a fundamental method of genetics, is possible under the obligatory condition of presence of hereditarily different variants of the same features. Success of the analysis depends on the breadth of diversity of hereditary forms available to the researcher. In this regard, creation and maintenance of genetic collections is the first stage of genetic analysis. At present, genetic collections, including *Drosophila*, have not lost their primary importance even despite the obvious superiority of molecular methods in genetics and shift of research to the level of features characterizing the peculiarities of individual molecules. In many ways, it is the collection material that serves as a starting point in the development of new research directions in modern genetics. In addition, it should be noted that the task of the educational process at the university is to develop the student's ability to analyze, critically evaluate the results of the experiment, and understand the logic of the experiment. In this regard, the use of genetic collections is an integral part of the educational process, allowing to stimulate the development of the required qualities.

Keywords: genetic collections; *Drosophila melanogaster*; educational process; scientific school.

To cite this article

Barabanova LV, Grudkova DM, Golubkova EV. The role of the *Drosophila* genetic collection in the formation of modern scientific research directions and in the educational process at the Department of Genetics and Biotechnology of Saint Petersburg State University. *Ecological genetics*. 2025;23(1):99–106. DOI: <https://doi.org/10.17816/ecogen636544>

Received: 27.09.2024

Accepted: 27.11.2024

Published online: 31.03.2025

Крупнейшие генетические коллекции существуют для одного из ведущих модельных объектов генетики — *Drosophila melanogaster*. Первоначально создание коллекций дрозофилы было связано с рядом университетов США, где были организованы специальные центры поддержания генетического материала, насчитывающие сотни линий дрозофилы. В дальнейшем появились аналогичные европейские центры, в частности, в Швеции, а также и у нас в стране. Современная генетическая коллекция *Drosophila melanogaster* кафедры генетики и биотехнологии Санкт-Петербургского государственного университета формировалась с конца 50-х годов прошлого века, когда появилась возможность реанимировать генетику в нашей стране после периода расцвета лысенковщины. Первые линии привез в апреле 1957 г. на кафедру генетики и селекции Ленинградского государственного университета Илья Артемьевич Захаров благодаря содействию сотрудника Института биофизики АН СССР в Москве Марка Леонидовича Бельговского. В первую очередь появившаяся коллекция линий дрозофилы играла роль учебного материала для проведения практических занятий в рамках читаемого на кафедре курса «Общей генетики», а также служила научным материалом для выполнения студенческих курсовых и дипломных работ. Одновременно линии мух дрозофилы были использованы для проведения широкого круга научных исследований, во многом связанных с одним из направлений научной тематики кафедры, посвященной изучению механизмов мутационного процесса. В этих исследованиях, инициированных заведующим кафедрой генетики и селекции М.Е. Лобашевым, дрозофила служила моделью для доказательства роли физиологического состояния организма в протекании мутационного процесса. Большой вклад в развитие этих исследований внесли ученики М.Е. Лобашева — К.В. Ватти и М.М. Тихомирова. Эти ученые совместно со своими учениками наглядно продемонстрировали влияние пола особи, стадии развития организма и стадии дифференцировки половых клеток на частоту возникновения разного рода мутационных событий. Одним из важнейших результатов данных исследований на дрозофиле стала демонстрация существования предмутационных повреждений, которые могли быть выявлены с помощью оригинального подхода — совместного действия мутагенного и модифицирующего его результат немутагенного факторов. Данные исследования стали возможными благодаря существованию в коллекции линий мух, позволяющих выявлять и оценивать частоту таких мутационных событий, как нерасхождение и потери половых хромосом, сцепленные с полом рецессивные летальные мутации, транслокации и другие типы мутаций, а также линий мух с дефектами в работе различных систем репарации повреждений [1, 2].

Следует отметить, что генетические коллекции дрозофилы являются не статическим поддерживаемым материалом, а постоянно пополняются вновь выявляемыми мутациями и синтетически создаваемыми генетическими

линиями, а также материалом, получаемым в результате длительной селекции. Цели селекции чрезвычайно разнообразны и определяются теми направлениями исследований, которые представляются наиболее актуальными в конкретный период времени. Остановимся на двух примерах, которые наглядно демонстрируют значение генетической коллекции дрозофилы в формировании новых направлений исследований на кафедре генетики и селекции, ныне кафедре генетики и биотехнологии Санкт-Петербургского государственного университета.

В далеком 1966 г. по рекомендации М.Е. Лобашева был начат уникальный по масштабам селекционно-генетический эксперимент, направленный на изучение последствий отбора по адаптивно-важным признакам у дрозофилы. Возглавил эту работу Л.З. Кайданов, под руководством которого студенты, аспиранты и сотрудники кафедры на протяжении более пяти десятилетий вели отбор дрозофилы по признаку низкой половой активности самцов [3]. В результате кропотливой работы удалось получить свыше полутора тысяч поколений линии мух с низкой половой активностью самцов и родственных ей линий инбредного разведения. Таким образом, были созданы многочисленные линии, различающиеся по одному и тому же неадаптивному признаку. Полученный материал далее позволил сделать весьма важные выводы в отношении последствий отбора по данному признаку.

Среди наиболее значимых результатов данной работы следует отметить факт сохранения наследственной гетерогенности в низкоактивной линии, несмотря на десятки поколений инбредного разведения. Оказалось, что искусственный отбор по адаптивно важному признаку в минус-направлении ведет к повышению мутабельности линии, на что указывает накопление понижающих жизнеспособность рецессивных мутаций, причем преимущественно в хромосоме 2 дрозофилы [4]. Возвратный отбор на повышение половой активности (высокоактивная линия) приводил к снижению груза вредных мутаций и, напротив, накоплению супервитаальных мутаций.

С целью выявления источника повышенной скорости мутирования в селектируемых линиях был осуществлен анализ содержания мобильных генетических элементов в геномах низкоактивной линии и родственных ей линий [5]. Показано, что геномы этих линий несут разнообразные ретротранспозоны, распределение которых в пределах отдельных хромосом не меняется на протяжении сотен поколений поддержания линий в коллекции. Последующий анализ коллекции линий, родственных низкоактивной и различающихся по уровню приспособленности, выявил определенные закономерности в перемещениях мобильных генетических элементов по геному, которые были связаны с результатами отбора в разных направлениях. Для уточнения роли мобильных генетических элементов в отборе по адаптивному признаку был проанализирован мобильный генетический элемент *hobo*. Оказалось, что высокоактивные и низкоактивные линии

дрозофилы различаются по качественному и количественному составу копий *hobo*-элемента [6].

Таким образом, созданная Л.З. Кайдановым на кафедре генетики и биотехнологии коллекция высокоинбридных родственных линий дрозофилы, различающихся по репродуктивной функции, стала основой для развития нового направления не только в стенах кафедры генетики и селекции, но и в целом в генетике, связанного с изучением генетических последствий тесного инбридинга и отбора. Дрозофила, в свою очередь, предоставила уникальную модель для практики селекционной работы в силу всеобщности организации и функционирования генетического материала живых организмов.

Вторым уникальным примером создания коллекции генетических линий дрозофилы, послужившими становлению еще одной научной тематики кафедры, является работа М.М. Тихомировой по селекции мух на термоустойчивость. Продолжением ранее проводимых исследований в области мутагенеза стало изучение роли адаптации к высокой температуре в мутационном процессе. С этой целью в 1980 г. была выведена теплоустойчивая линия Т, способная жить и размножаться при температуре 32°C, что выше пороговой температуры для вида *Drosophila melanogaster*. Использование линии Т давало возможность оценить влияние генотипической и онтогенетической адаптации к повышенной температуре в процессе возникновения мутаций. Генотипическая и онтогенетическая адаптации были смоделированы путем стрессового температурного воздействия 37°C на мух линии Т и мух линии дикого типа, развитие которых проходило в разных температурных режимах. В итоге, было показано, что температура 37°C становится шоковой для мух, развивающихся как при 25°C, так и при 32°C. Для термоустойчивых мух более слабое температурное воздействие (33 или 35°C) не являлось стрессовым [7]. Полученные данные по реакции термоустойчивых мух на стрессовое воздействие определили дальнейшее направление исследований в плане изучения роли белков теплового шока в защите организма от повышенной температуры. Для этого была выбрана еще одна линия дрозофилы, характеризующаяся наличием теплочувствительной мутации *l(1)ts403* с нарушением синтеза белков теплового шока [8]. Ранее было показано, что у данного мутанта блок в синтезе белков теплового шока происходит на посттранскрипционном уровне. Теплочувствительная мутация *l(1)ts403* оказалась аллелью гена *sbr* (*small bristles*). Ген *sbr*, в свою очередь, является ортологом эволюционно-консервативного гена *Nxf1*, который отвечает за ядерный экспорт мРНК. На этом основании стало понятным, что нарушение синтеза белков теплового шока связано с дефектом экспорта мРНК генов теплового шока [9]. В настоящее время в коллекции кафедры генетики и биотехнологии имеется восемь линий, несущих мутации разной молекулярной природы в гене *sbr* дрозофилы (*DmNxf1*). Среди них мутантная аллель *sbr*¹²

представляет собой делецию протяженностью 30 нуклеотидов [10], что приводит к летальности в гомозиготе и поддержанию мутации с помощью балансерной хромосомы FM6. Аллель *sbr*⁵ также представляет собой делецию размером в 494 п. о., которая удаляет конец экзона 8, начало экзона 9 и интрон между ними [11]. Она, как и аллель *sbr*¹², летальна в гомозиготе и поддерживается на балансере FM6. Делеция *Df(1)vl⁴* удаляет ген *sbr* и в гомозиготе ее эффект связан с летальностью. Аллель *sbr*¹⁰ является теплочувствительной мутацией *l(1)ts403* и характеризуется серией точковых замен. В частности, замена С на Т в положении 416 нуклеотидной последовательности приводит к замене пролина на лейцин в положении 139 аминокислотной последовательности в РНК-связывающем домене [12]. Эту мутацию можно охарактеризовать как условную теплочувствительную леталь. При секвенировании аллели *sbr*¹ не было выявлено изменений в кодирующей части гена, ее фенотипический эффект проявляется в нарушении структуры скутеллярных щетинок вплоть до их отсутствия. Характеристика мутантных аллелей гена *sbr* дрозофилы (*DmNxf1*) продемонстрировала широкий плейотропный эффект, который проявляется в нарушении расхождения хромосом в мейозе у самок [13], нарушении формы веретена в мейозе [11], цитокинезе, индукции мужской стерильности [14], аномалиях поведения мух [15]. Обнаруженные эффекты свидетельствуют о полифункциональности продуктов данного гена и их участии в фундаментальных клеточных процессах. Далее выяснилось, что экспорт мРНК из ядра в цитоплазму — не единственная функция белка *DmNxf1*. Применение современных молекулярно-цитогенетических методов позволило использовать мутантные по гену *sbr* (*DmNxf1*) линии в качестве модели для изучения роли белка *DmNxf1* не только в ядерно-цитоплазматическом экспорте мРНК, но и в эмбриогенезе, нейрогенезе, контроле расхождения хромосом.

Одно из направлений исследования функций гена *sbr* (*DmNxf1*) касается изучения его влияния на продолжительность жизни имаго. На одном из этапов работы были использованы самки разных генотипов: *sbr*¹²/FM6, *sbr*⁵/FM6, *sbr*^{del}/FM6 (с делецией гена *sbr*), *sbr*¹, стандартные лабораторные линии дикого типа *Oregon-R* и *Canton-S*, а также гибридные самки *C-S*/FM6 (+/FM6) и *sbr*^{del}/*C-S* (*sbr*^{del}/+) (см. рис. 1).

У самок генотипа *sbr*⁵/FM6 отмечена тенденция к снижению максимальной продолжительности жизни. Выявлено различие в максимальной продолжительности жизни самок генотипов *sbr*⁵/FM6 и *sbr*¹²/FM6. Известно, что эти мутации влияют на структуру белка (SBR⁵ — делеция 57 аминокислот, SBR¹² — делеция 10 аминокислот), повреждая NTF2-связывающий домен и влияя на взаимодействие с белками-партнерами. Скорее всего, эффект мутации *sbr*⁵ вызван протяженной делецией, которая значительно изменяет структуру белка и ведет к изменению его функций. Следует отметить значительный эффект

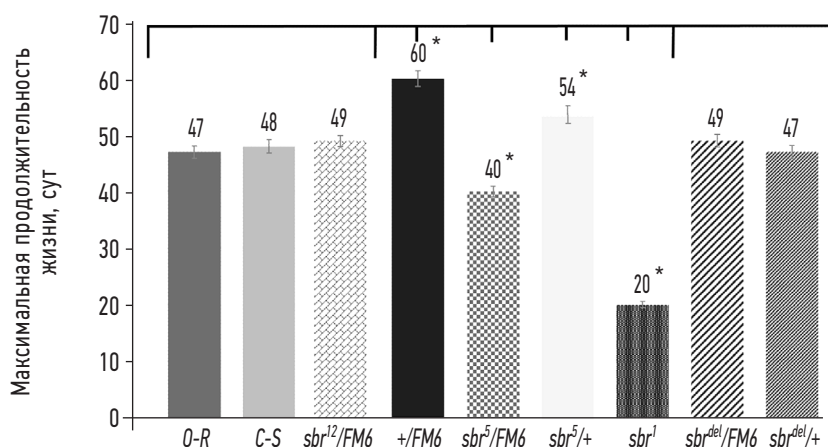


Рис. 1. Максимальная продолжительность жизни самок *Drosophila melanogaster* разных генотипов. * $p < 0,05$ — статистически значимые различия между показателями максимальной продолжительности жизни мух сравниваемых генотипов.

Fig. 1. Maximum lifespan of *Drosophila melanogaster* females of different genotypes. * $p < 0.05$, statistically significant differences between the maximum lifespan indices of flies of the compared genotypes.

аллели *sbr*¹, присутствие которой в гомозиготе приводит к двукратному снижению продолжительности жизни у самок. По-видимому, эта мутация затрагивает регуляторные области гена *sbr* (*DmNxf1*), что может обуславливать изменение экспрессии гена и, в свою очередь, нарушать транспорт мРНК. Очевидно, что нарушение транспорта мРНК сказывается на всех клеточных процессах и может приводить к снижению жизнеспособности.

Таким образом, использование линий, несущих мутации разной молекулярной природы в гене *sbr* дрозофилы (*DmNxf1*), позволяет изучать специализированные цитоплазматические функции белка DmNxf1, по-видимому, связанные с транспортом и сохранением в нетранслируемом состоянии особых мРНК или их деградацией. Одна из ближайших целей наших исследований в этой области — изучение влияния мутаций гена *DmNxf1* на формирование рибонуклеопротеиновых комплексов, а также выявление белков-партнеров и РНК-мишеней, необходимых для правильного протекания нейрогенеза.

Неразрывная цель университетского образования — активное привлечение студентов в научно-исследовательскую работу преподавателей. Данный подход направлен на подготовку будущего ученого, что требует навыков развития у учащихся логики постановки эксперимента, формирования способности к анализу, критическому оцениванию результатов эксперимента. На протяжении долгого времени базовым в генетическом образовании студентов кафедры был курс «Генетический анализ», при этом обязательным условием его проведения наряду с чтением лекций служило логическое дополнение практической частью обучения. Величайшей заслугой в создании курса «Генетический анализ» на кафедре генетики и селекции является неоценимый вклад доцента Василия Сергеевича Федорова во всю систему генетического образования у нас в стране. Он стал первым разработчиком и лектором этого курса, который впервые был прочитан на кафедре генетики и селекции ЛГУ в трудные времена

гонения на генетику в нашей стране. В последующем эстафета была подхвачена талантливыми преподавателями кафедры К.В. Ватти, М.М. Тихомировой, В.С. Михеевым, Л.А. Мамон.

На начальных этапах становления курса его практическая часть включала знакомство с методами генетического анализа с привлечением объектов из разных систематических групп. Ставилась задача продемонстрировать универсальность генетических закономерностей с учетом биологических особенностей экспериментальных объектов и в связи с этим специальных методов проведения анализа. Среди биологических объектов были представлены рожь, томаты, арабидопсис, дрожжи. Таким образом закладывалась база для последующей успешной работы выпускников в самых разных областях генетики.

В связи с бурным развитием генетики в последние десятилетия, особенно ее молекулярно-методического арсенала, значительным образом реформировался и учебный план кафедры. Многие аспекты, обсуждаемые в рамках теоретической и практической составляющих курса генетического анализа, трансформировались в самостоятельные учебные дисциплины. Неизменной осталась та практическая часть курса, которая посвящена дрозофиле.

Данный практикум, наряду с подробным описанием биологии объекта — *Drosophila melanogaster*, характеристиками разнообразия ее мутантных форм, описанием различных методических аспектов, ставит перед обучающимися задачу постановки и проведения экспериментов, иллюстрирующих отдельные разделы генетического анализа. Богатство мутантных линий дрозофилы, которые поддерживаются на кафедре генетики и биотехнологии, позволяет разнообразить учебный материал практикума в соответствии с изменением постановки задач для студентов. В первую очередь студенты на практике осваивают классические методы выявления разного рода

мутационных событий: летальных мутаций в половой X-хромосоме и больших аутозомах дрозофилы, нерасхождение и потери половых хромосом, транслокации между аутозомами. Среди разнообразия экспериментальных задач предлагаются задания по взаимной локализации нескольких летальных мутаций в половой X-хромосоме, а также определение характера наследования нескольких мутаций одновременно в случае их взаимодействия и локализации в половой хромосоме и аутосоме. Решение задач заканчивается оформлением отчета — по сути первой цензовой работы в процессе обучения, которая подготавливает к дальнейшим этапам защиты выпускных квалификационных работ. Оценивая важную роль дрозофилы как объекта в обязательной подготовке специалистов-генетиков в 2019 г. в помощь студентам было выпущено специальное пособие «Генетический анализ у дрозофилы».

В последние годы еще один общий курс базового генетического образования на кафедре претерпел свои изменения. Речь идет о курсе «Цитогенетика». Если первоначально данный предмет рассматривался как исключительно лекционный курс, то в настоящее время он расширился за счет практической части. И в этом случае немаловажную роль сыграла дрозофила, демонстрируя свои первоклассные качества как цитогенетический объект. На примере дрозофилы студенты имеют возможность познакомиться с разными типами хромосом (митотическими, мейотическими, политенными), самостоятельно приготовить прижизненные препараты, проанализировать их на современной микроскопной базе, зафиксировать материал для последующего анализа.

Большая роль коллекции дрозофилы, которую она играет в учебном процессе кафедры, не ограничивается только курсами «Генетический анализ» и «Цитогенетика». Общий курс генетики является базовым в подготовке биологов университета независимо от специализации. В этой связи традиционно в рамках этого курса несколько практических занятий отводится темам классической генетики в рамках разделов «Менделизм» и «Морганизм». В частности, с большим интересом студенты воспринимают занятия, посвященные темам сцепленного с полом наследования и кроссинговера, которые им предлагают на примере наследования у дрозофилы. Генетическая коллекция предоставляет материал для подготовки этих тем, который может меняться в зависимости от потребностей времени.

Реформирование генетического образования поставило задачу создания новых курсов, демонстрирующих прикладные аспекты генетики. На кафедре среди таких новых дисциплин можно назвать курс «Генетическая токсикология», который направлен на ознакомление с подходами по выявлению факторов окружающей среды, обладающих генетической активностью. В данном курсе, так же как и в упомянутых выше, теоретическую часть дополняют и иллюстрируют практические занятия.

В рамках знакомства с различными тест-системами, применяемыми в генетической токсикологии, обязательным тест-объектом выступает дрозофила. Благодаря генетической коллекции кафедры студенты имеют возможность наглядно ознакомиться с рядом гостированных тестов, утвержденных Госпрограммами по тестированию факторов среды. Студенты самостоятельно проводят оценку генотоксического действия предлагаемых факторов, среди которых выступают широко применяемые лекарственные препараты, косметические средства, пищевые компоненты и т. д.

Любое научное исследование на дрозофиле всегда осуществлялось с привлечением студентов и аспирантов кафедры генетики. По материалам данных исследований было защищено 5 докторских диссертаций, 22 кандидатских диссертации, 14 магистерских, 17 бакалаврских выпускных квалификационных работ и более 30 дипломов специалистов. Генетическая коллекция дрозофилы, поддерживаемая на кафедре генетики и биотехнологии СПбГУ, была и остается бесценным материалом для продолжения традиционных и создания новых, современных направлений исследований. Созданная научная база позволяет осуществлять связь между образовательным процессом и исследовательской деятельностью, что является неотъемлемой чертой научной школы кафедры генетики СПбГУ. Материал, созданный и сохраняемый классическими методами генетики, открывает широкие возможности для применения самых современных молекулярно-генетических методов для выяснения тонких механизмов протекания генетических процессов. В свою очередь, столь популярные в последнее время биоинформатические подходы при сравнительной характеристике мутационных нарушений дрозофилы и подобных им у других организмов, включая человека, позволяют открывать пути эволюционных преобразований генетического материала, что имеет большое общеприкладное значение.

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ИНФОРМАЦИЯ

Вклад авторов. Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией. Личный вклад каждого автора: Л.В. Барабанова — написание и редактирование основного текста статьи, обсуждение результатов; Д.М. Грудкова — сбор и обработка материалов, анализ полученных данных, обсуждение результатов; Е.В. Голубкова — общее руководство, обсуждение результатов, написание и редактирование основного текста статьи.

Источник финансирования. Исследование поддержано грантом СПбГУ «Изучение генетических основ внутривидовой изменчивости, надорганизменных взаимодействий и таксономического разнообразия с использованием биоресурсных коллекций» (ID Pure 115624290).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии потенциального конфликта интересов, требующего раскрытия в данной статье.

ADDITIONAL INFO

Authors' contribution. All authors made a substantial contribution to the conception of the study, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the article, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the study. Personal contribution of each author: L.V. Barabanova, writing and editing the main text of the article,

discussing the results; D.M. Grudkova, collection and processing of materials, analysis of obtained data, discussion of results; E.V. Golubkova, general guidance, discussion of results, writing and editing the main text of the article.

Funding source. The study has been supported by Saint-Petersburg State University research grant, project ID Pure 115624290.

Competing interests. The authors declare that they have no competing interests.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ватти К.В., Мамон Л.А., Джапаридзе Л.А., Барабанова Л.В. Сравнительное изучение мутагенеза у особей разных полов. Анализ частоты индуцированных транслокаций // Генетика. 1979. Т. 15, № 11. С. 1989–1995.
2. Ватти К.В., Джапаридзе Л.А., Мамон Л.А. Сравнительное изучение мутабельности особей разных полов: рецессивные сцепленные с полом и доминантные летальные мутации у *Drosophila melanogaster* // Генетика. 1980. Т. 16, № 8. С. 1389–1396.
3. Иовлева О.В. Эксперимент длиною в полвека // Историко-биологические исследования. 2016. Т. 8, № 3. С. 59–77. EDN: WKXVHL
4. Кайданов Л.З. О принципах генетического анализа физиологических признаков. В кн.: Актуальные проблемы генетики поведения / под ред. В.К. Федорова. Ленинград: Наука, 1975. С. 111–118.
5. Беляева Е.С., Пасюкова Е.Г., Гвоздев В.А., и др. Транспозиции мобильных диспергированных генов у *Drosophila melanogaster*, выявляемые с помощью селекции // Генетика. 1981. Т. 17. С. 1566–1580.
6. Pasyukova E.G., Belyaeva E.S., Kogan G.L., et al. The study of mobile genetic elements coupled with fitness changes in *Drosophila melanogaster* // Mol Biol Evol. 1986. Vol. 3, N 4. P. 299–312. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040398
7. Тихомирова М.М. Модифицирующее влияние экстремальной температуры на эффект радиации в зависимости от адаптации организма к теплу. Сообщение II. Анализ потенциальных повреждений хромосом в адаптированной к теплу линии дрозофилы // Генетика. 1980. Т. 16, № 2. С. 290–297.
8. Тихомирова М.М., Мазур Е.Л., Барабанова Л.В., Мамон Л.А. Температурная модификация мутационного процесса и белки теплового шока // Генетика. 1993. Т. 29, № 2. С. 280–287.

9. Golubkova E., Mamon L., Nikulina A., et al. The evolutionarily conserved family of nuclear export factor (NXF) in *Drosophila melanogaster*. В кн.: *Drosophila melanogaster*: Life cycle, genetics and development / M. Spindler-Barth, editor. Nova Science Publishers Inc., 2012. Ch. 3. P. 63–82.
10. Ginanova V., Golubkova E., Kliver S., et al. Testis-specific products of the *Drosophila melanogaster sbr* gene, encoding nuclear export factor 1, are necessary for male fertility // Gene. 2016. Vol. 577, N 2. P. 153–160. doi: 10.1016/j.gene.2015.11.030
11. Golubkova E.V., Markova E.G., Markov A.V., et al. *Dm nxf1/sbr* gene affects the formation of meiotic spindle in female *Drosophila melanogaster* // Chromosome Res. 2009. Vol. 17, N 7. P. 833–845. doi: 10.1007/s10577-009-9046-x
12. Wilkie G.S., Zimyanin V., Kirby R., et al. *Small bristles*, the *Drosophila* ortholog of *NXF-1*, is essential for mRNA export throughout development // RNA. 2001. Vol. 7, N 12. P. 1781–1792.
13. Мамон Л.А., Мазур Е.Л., Чуркина И.В., Барабанова Л.В. Влияние высокой температуры на частоту нерасхождения и потерь половых хромосом у самок *Drosophila melanogaster* линии *l(1)ts403* с дефектом в системе белков теплового шока // Генетика. 1990. Т. 26, № 3. С. 554–556.
14. Голубкова Е.В., Ацапкина А.А., Мамон Л.А. Роль гена *sbr/Dm nxf1* в синцитиальные периоды развития у *Drosophila melanogaster* // Цитология. 2015. Т. 57, № 4. С. 294–304. EDN: TODHUB
15. Якимова А.О., Голубкова У.В., Саранцева С.В., Мамон Л.А. Дефекты структуры эллипсоидного тела и медуллы в нервных ганглиях и нарушения локомоции у мутантов по гену *sbr (small bristles)* *Drosophila melanogaster* // Генетика. 2018. Т. 54, № 6. С. 603–612. EDN: XQKNDV doi: 10.7868/S0016675818060036

REFERENCES

1. Vatti KV, Mamon LA, Japaridze LA, Barabanova LV. Comparative study of mutagenesis in individuals of different sexes. Analysis of the frequency of induced translocations. *Soviet Genetics*. 1979;15(11):1989–1995. (In Russ.)
2. Vatti KV, Japaridze LA, Mamon LA. Comparative study of mutability of individuals of different sexes: sex-linked recessive and dominant lethal mutations in the *Drosophila melanogaster*. *Soviet Genetics*. 1980;16(8):1389–1396. (In Russ.)
3. Iovleva OV. Half-century-long experiment. *Studies in the history of biology*. 2016;8(3):59–77. EDN: WKXVHL
4. Kaidanov LZ. On the principles of genetic analysis of physiological traits. In: Fedorov VK, editor. *Actual problems of genetics of behavior*. Leningrad: Nauka; 1975. P. 111–118. (In Russ.)
5. Belyaeva ES, Pasyukova EG, Gvozdev VA, et al. Transpositions of mobile dispersed genes in *Drosophila melanogaster* detected by selection. *Soviet Genetics*. 1981;17:1566–1580. (In Russ.)
6. Pasyukova EG, Belyaeva ES, Kogan GL, et al. The study of mobile genetic elements coupled with fitness changes in *Drosophila melanogaster*. *Mol Biol Evol*. 1986;3(4):299–312. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040398
7. Tikhomirova MM. Modifying influence of extreme temperature on the effect of radiation depending on the adaptation of the organism to heat. Communication II. Analysis of potential chromosome damage in a heat-adapted *Drosophila* lineage. *Soviet Genetics*. 1980;16(2):290–297. (In Russ.)

8. Tikhomirova MM, Mazur EL, Barabanova LV, Mamon LA. Temperature modification of mutation process and heat shock proteins. *Soviet Genetics*. 1993;29(2):280–287. (In Russ.)
9. Golubkova E, Mamon L, Nikulina A, et al. The evolutionarily conserved family of nuclear export factor (NXF) in *Drosophila melanogaster*. In: Spindler-Barth M, editor. *Drosophila melanogaster: Life cycle, genetics and development*. Nova Science Publishers Inc.; 2012. Ch. 3. P. 63–82.
10. Ginanova V, Golubkova E, Kliver S, et al. Testis-specific products of the *Drosophila melanogaster sbr* gene, encoding nuclear export factor 1, are necessary for male fertility. *Gene*. 2016;577(2):153–160. doi: 10.1016/j.gene.2015.11.030
11. Golubkova EV, Markova EG, Markov AV, et al. *Dm nxf1/sbr* gene affects the formation of meiotic spindle in female *Drosophila melanogaster*. *Chromosome Res*. 2009;17(7):833–845. doi: 10.1007/s10577-009-9046-x
12. Wilkie GS, Zimyanin V, Kirby R, et al. *Small bristles*, the *Drosophila* ortholog of *NXF-1*, is essential for mRNA export throughout development. *RNA*. 2001;7(12):1781–1792.
13. Mamon LA, Mazur EL, Churkina IV, Barabanova LV. Influence of high temperature on the frequency of non-disjunction and loss of sex chromosomes in *Drosophila melanogaster* females of the *l(1)ts403* line with a defect in the heat shock protein system. *Soviet Genetics*. 1990;26(3):554–556. (In Russ.)
14. Golubkova EV, Atsapkina AA, Mamon LA. Role of the *sbr/Dm nxf1* gene in syncytial periods of development in the *Drosophila melanogaster*. *Cell and Tissue Biology*. 2015;57(4):294–304. EDN: TODHUB (In Russ.)
15. Yakimova AO, Golubkova EV, Mamon LA, Sarantseva SV. El-lipsoid body and medulla defects and locomotion disturbances in *sbr* (*small bristles*) mutants of *Drosophila melanogaster*. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(6):603–612. EDN: XQKNDV doi: 10.7868/S0016675818060036

ОБ АВТОРАХ

Лариса Владимировна Барабанова, канд. биол. наук;
ORCID: 0000-0001-9790-031X; eLibrary SPIN: 3251-2823;
e-mail: l.barabanova@spbu.ru

Дарья Максимовна Грудкова; ORCID: 0009-0001-0070-0897;
eLibrary SPIN: 8220-9716; e-mail: st101672@student.spbu.ru

***Елена Валерьевна Голубкова**, канд. биол. наук;
адрес: Россия, 199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7–9;
ORCID: 0000-0002-9528-5760; eLibrary SPIN: 7386-1230;
e-mail: e.golubkova@spbu.ru

AUTHORS' INFO

Larisa V. Barabanova, Cand. Sci. (Biology);
ORCID: 0000-0001-9790-031X; eLibrary SPIN: 3251-2823;
e-mail: l.barabanova@spbu.ru

Daria M. Grudkova; ORCID: 0009-0001-0070-0897;
eLibrary SPIN: 8220-9716; e-mail: st101672@student.spbu.ru

***Elena V. Golubkova**, Cand. Sci. (Biology);
address: 7–9 Universitetskaya emb., Saint Petersburg, 199034, Russia;
ORCID: 0000-0002-9528-5760; eLibrary SPIN: 7386-1230;
e-mail: e.golubkova@spbu.ru

* Автор, ответственный за переписку / Corresponding author