

УДК 577.222:595

**Н. Д. Хаустова**, канд. біол. наук, доц., **В. Н. Тоцький**, д-р біол. наук, проф., зав. каф.

Одеський національний університет ім. І.І. Мечникова, кафедра генетики та молекулярної біології,  
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

## ПРИСТОСОВАНІСТЬ МУТАНТІВ *vg* *Drosophila melanogaster* І ГЕНЕТИЧНА СТРУКТУРА ШТУЧНИХ ПОПУЛЯЦІЙ, ЩО МІСТЯТЬ МАРКЕРНИЙ ГЕН

З метою виявлення впливу мутації *vg* на пристосованість *Drosophila melanogaster* вивчали виживаність лінійних мух за екстремальних умов, їх репродуктивну активність, а також ефективність розмноження мутантів у штучних популяціях. Встановили, що природний добір діє проти мутантних гомозигот, які поступаються мухам дикого типу за основними показниками пристосованості, крім стійкості до голодування. Розглянуто зв'язок між показниками пристосованості лінійних мух та динамікою генетичної структури штучних популяцій.

**Ключові слова:** пристосованість, популяція, генотип, дрозофіла.

Концепція пристосованості організмів до навколишнього середовища є однією із центральних у популяційно-генетичній теорії і теорії еволюції. На прямий зв'язок між пристосованістю та еволюцією вказував Дарвін [1], стверджуючи, що частота адаптивних змін у поколіннях нащадків збільшується за рахунок частоти менш пристосувальних ознак. Саме цей процес диференційованого добору, що здійснюється на рівні популяції, і є природним добром. Завдяки природному добору організми пристосовуються до умов середовища шляхом генотипової (філогенетичної) адаптації. Кількісною мірою природного добору є відносна (дарвінівська) пристосованість або ефективність розмноження генотипів, яка складається із плодючості і життєздатності. Таким чином, між пристосованістю особин і генетичною структурою популяцій існує певна залежність. Чіткі зв'язки мають існувати також між зазначеними показниками та окремими складовими пристосованості, оскільки існування організмів на різних стадіях життєвого циклу може впливати на успішність репродукції, тобто на ефективність розмноження.

Метою даної роботи було дослідження залежності між ефективністю розмноження мутантів *vestigial (vg)*, показниками пристосованості лінійних мух та частотою стривальності різних генотипів у штучних популяціях дрозофіли, що утримують ген *vg*.

### Матеріали та методи дослідження

Об'єктом досліджень слугувала *Drosophila melanogaster*. Використовували мух дикого типу C-S і мутантів *vg*, що характеризуються

редукцією крил і значним плейотропним ефектом гена *vg* [2]. Досліди провадили на лінійних мухах 5-денного віку (визначали їх плодючість та виживаність в екстремальних умовах) і на штучно створених популяціях (визначали генетичну структуру останніх в  $F_1$  і  $F_2$ ).

Вихідні менделівські популяції ( $F_0$ ) створювали в пробірках (20 мл) у співвідношенні генотипів 1:2:1 ( $1\text{♀}++$ ,  $1\text{♂}++$ ,  $2\text{♀}+vg$ ,  $2\text{♂}+vg$ ,  $1\text{♀}vgvg$ ,  $1\text{♂}vgvg$ ). Нащадків  $F_1$  із кожної пробірки переносили у більші за розміром (250 мл) пляшки для отримання  $F_2$ . Усіх мух із  $F_1$  і  $F_2$  аналізували за фенотипом.

Відносну пристосованість мутантів ( $W$ ) і коефіцієнт добору ( $S=1-W$ ) визначали традиційним методом [1], для чого вираховували середню чисельність нащадків  $F_2$ , що приходить на одну особину відповідного класу із  $F_1$ . За одиницю пристосованості ( $W=1$ ) приймали ефективність розмноження генотипів, які залишають найбільшу кількість нащадків.

Частоти генів і генотипів у популяціях розраховували, використовуючи формулу Харді-Вайнберга [3].

Реальну плодючість лінійних мух визначали за кількістю нащадків однієї батьківської пари, що утримувалася в пробірці (20 мл) протягом трьох діб [4].

Вживаність мух за голодування досліджували у самців та самиць (по 10 особин), яких утримували в пробірках без живильного середовища, і визначали у кількості годин, протягом яких виживало 50% мух ( $Lt_{50}$ ) [5].

Вживаність генотипів в умовах гіпертермії досліджували на мухах кожної статі (по 10 особин), прогриваючи їх у водяному термостаті (40 °C, 15 хв). Через добу визначали відсоток мух, що вижили [6].

Математичну обробку результатів провадили методами варіаційної статистики [7]. Достовірність отриманих даних визначали за критерієм Стьюдента ( $p<0,05$ ). Співпадіння очікуваних і отриманих розщеплень оцінювали за методом  $\chi^2$  [8].

### Результати досліджень та їх обговорення

Зважаючи на моногенний контроль досліджуваної ознаки (редукція крил) можна сподіватися, що розщеплення нащадків у поколіннях штучно створених популяцій за фенотипом відповідатиме співвідношенню 3 (домінантний фенотип) : 1 (рецесивний фенотип). Аналізуючи фенотиповий склад досліджуваних популяцій дрозофіли на протязі двох поколінь (табл. 1), встановили, що в  $F_1$  відношення мутантів *vg* до мух з диким фенотипом складало 0,86 : 3,14. В  $F_2$  тих самих популяцій співвідношення між двома фенотиповими класами складало 0,44 і 3,56. Розрахунки за методом  $\chi^2$ , проведені на загальній кількості нащадків кожного покоління, показали, що класичне співвідношення рецесивних і домінантних фенотипів порушується на користь особин дикого типу, як в  $F_2$  ( $\chi^2 = 405,6$ ;  $p<0,05$ ), так і в  $F_1$  ( $\chi^2 = 2,9$ ;  $p<0,05$ ).

Таблиця 1

**Фенотипові класи досліджуваних популяцій і їх відносна пристосованість**

( $M \pm m$  із 10 досліджуваних популяцій)

Фенотиповий клас	Кількість нащадків		Відносна пристосованість (W)
	F <sub>1</sub>	F <sub>2</sub>	
<i>vestigial</i>	9,20±2,13*	42,50±7,29*	0,45
Дикий тип	33,70±5,10	344,50±47,23	1

Примітка: \* — відмінності достовірні у порівнянні з диким фенотипом

Кількісна перевага нащадків з диким фенотипом над мутантами свідчить про меншу ефективність розмноження останніх. Приймаючи ефективність розмноження (W) більш пристосованих генотипів (+ + і + *vg*) за 1 [1], розрахували той самий показник для мутантів (*vg vg*). Його значення дорівнює 0,45, що свідчить про низьку пристосованість рецесивних гомозигот.

Оскільки ефективність розмноження (відносна пристосованість) залежить від плодючості і життєздатності, цілком зрозуміло, що відмінність генотипів за ефективністю розмноження обумовлюється їх відмінностями за окремими складовими пристосованості. Природний добір оцінює лише сумарну пристосованість, таким чином для з'ясування шляхів адаптації необхідним є вивчення окремих компонентів цієї ознаки.

Порівняльна оцінка стану компонентів пристосованості у мух ліній C-S (дикий тип) і *vg* (табл. 2) свідчить, що найкращими за ознаками плодючості та виживання в умовах гіпертермії виявилися мухи дико-го типу. Мутанти поступаються їм в 3,2 рази за репродуктивною активністю і в 1,3 рази за термостабільністю. Відомо також про менш тривалий термін життя та короткі строки репродукції мутантів *vg* у порівнянні з мухами інших ліній [4, 9, 10].

Таблиця 2

**Компоненти пристосованості лінійних мух**

n=20-80

Лінії	Плодючість, кількість нащадків однієї пари	Вживаність за умов	
		гіпертермії, %	голодування, год (Lt <sub>50</sub> )
C-S	52,30±1,98	50,08±1,32	42,98±2,21
<i>vg</i>	16,40±0,46*	37,42±2,04*	58,20±2,22*

Примітка: \* — відмінності достовірні у порівнянні з лінією C-S

В той же час до умов голодування мутанти *vg* виявилися більш стійкими, ніж мухи дико-го типу. 50 % мутантів за відсутності корму

виживали більш тривалий час (на 15,22 год) у порівнянні з мухами лінії C-S. Цей феномен може залежати від різних причин: по-перше, — редукція крил у мутантів обмежує їх рухливість і, по-друге, — мутантам може бути притаманним більш "економний" метаболізм. Обидві причини призводять до економії енергетичних ресурсів і сприяють більшій життєвості мух у відсутність живлення.

Факт високої життєвості мутантів в умовах голодування може бути однією з причин збереження гена *vg* в природних популяціях дрозофіли, незважаючи на його плейотропний ефект, який супроводжується зменшенням плодючості мух за стандартних умов існування. Генетичний поліморфізм популяцій підтримується різними механізмами, найважливішим із яких є збереження гетерозигот. Дані, наведені в таблиці 3, свідчать, що розрахована частота гетерозигот у досліджуваних популяціях залишалася на одному рівні протягом трьох поколінь на відміну від частоти рецесивних гомозигот, яка значно зменшувалася в  $F_2$  у порівнянні з попередніми поколіннями. До того ж розподіл алельних генів за добору свідчить, що частота домінантного алеля (+) в  $F_1$  вдвічі перевищує частоту рецесивного (*vg*), хоч у вихідному стані їхні частоти були однаковими.

Таблиця 3

**Динаміка генетичної структури досліджуваних популяцій дрозофіли**

n=10

Покоління (F)	Частоти алелів		Частоти генотипів		
	+	<i>vg</i>	++	+ <i>vg</i>	<i>vg vg</i>
F <sub>0</sub>	0,50	0,50	0,25	0,50	0,25
F <sub>1</sub>	0,55±0,05	0,45±0,08	0,31±0,07	0,47±0,03	0,22±0,03
F <sub>2</sub>	0,67±0,03	0,33±0,03**	0,44±0,04	0,44±0,03	0,12±0,02*

Примітка: \* — відмінності достовірні у порівнянні з  $F_1$ .

\*\* — відмінності достовірні у порівнянні з частотою домінантного алеля

Оскільки у штучно створених нами популяціях діють ті ж фактори динаміки, що і в природних популяціях, основною причиною змін частот алелів і генотипів у поколіннях можна вважати природний добір. Отримані результати свідчать, що добір діє проти мутантів *vg* (негативний добір) із швидкістю, яка є зворотно пропорційною пристосованості генотипів. Відповідно до величини відносної пристосованості мутантів (0,45) коефіцієнт добору (*S*) дорівнює 0,55, що пояснює факт поступової елімінації мутантних гомозигот.

Отже, вивчення пристосованості, її основних складових і динаміки генетичної структури популяцій приводить до висновку, що мутація *vg*, хоч і сприяє високій стійкості лінійних мух до умов голодування, проявляє разом з тим виразний негативний вплив на ефективність розмноження дрозофіли, внаслідок чого природний добір діє проти мутантних гомозигот.

## Висновки

1. Мутанти *vg* поступаються мухам дикого типу за ознаками плодючості та теплостійкості, але значно краще виживають в умовах голоду.
2. Динаміка генетичної структури досліджуваних популяцій визначається впливом направленої добору, який діє проти слабкоприспособлених мутантів *vg*. Частота гетерозигот при цьому суттєво не змінюється.

## Література

1. Айала Ф., Кайгер Д. Современная генетика — М.: Мир, 1987. — Т. 3. — 335 с.
2. Генотипические основы низкой жизнеспособности мутантов *vestigial Drosophila melanogaster* / Тоцкий В. Н., Хаустова Н. Д., Левчук Л. В., Моргун С. В. / Генетика. — 1998. — Т. 34, № 9. — С. 1233–1238.
3. Тоцкий В. М. Генетика. — Одеса: Астропринт, 2002. — 709 с.
4. Хаустова Н. Д. Локус *Adh Drosophila melanogaster* в условиях отбора на задержку старения // Генетика. — 1995. — Т. 31, № 5. — С. 646–651.
5. Dorado G., Barbancho M. Differential responses in *D. melanogaster* to environmental ethanol: modification of fitness components at *Adh* locus // Heredity. — 1984. — Vol. 53, № 2. — P. 309–320.
6. Некрасова А. В., Шахбазов В. Г. Длительность онтогенеза и возрастные изменения плодовитости и теплоустойчивости *Drosophila melanogaster* в связи с эффектом гетерозиса // Цитология и генетика. — 1981. — Т. 15, № 3. — С. 49–53.
7. Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. — М.: Изд-во МГУ, 1980. — 150 с.
8. Лобашев М. Е. Генетика. — Л.: ЛГУ, 1969. — 750 с.
9. Clark A. G., Gould A. S. Genetic control of adult life span in *D. melanogaster* // Exp. Gerontol. — 1970. — Vol. 5, № 2. — P. 157–162.
10. Williams J. A., Bell J. B., Carrol S. B. Control of *Drosophila melanogaster* wing and halter development the nuclear *vestigial* gene product // Gene and Develop. — 1991. — Vol. 5, № 12 B. — P. 2481–2495.

## Н. Д. Хаустова, В. Н. Тоцкий

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова, кафедра генетики и молекулярной биологии,  
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

## ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ МУТАНТОВ *vg Drosophila melanogaster* И ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ИСКУССТВЕННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ, СОДЕРЖАЩИХ МАРКЕРНЫЙ ГЕН

### Резюме

Изучали динамику генетической структуры экспериментальных популяций дрозофилы, включающих мутантов *vg* и мух дикого типа С-S, и показатели приспособленности линейных мух. Установили, что естественный отбор действует против мутантных гомозигот, уступающих мухам дикого типа по исследованным показателям приспособленности, кроме устойчивости к голоданию.

**Ключевые слова:** приспособленность, популяция, генотип, дрозофила.

**N. D. Khaustova, V. N. Totsky**

Odessa National I. I. Mechnikov University,  
Department of Genetics and Molecular Biology,  
Dvoryanskaya Str., 2, Odessa, 65026, Ukraine.

**THE FITNESS OF *vg* MUTANTS OF *Drosophila melanogaster*  
AND GENOTYPICAL STRUCTURE OF EXPERIMENTAL  
POPULATIONS, CONTAINING MARKER GENE**

**Summary**

The dynamics of genotypical structure of *Drosophila* experimental populations, including *vg* mutants and *C-S* wild phenotype flies, was studied, as well as fitness indexes of the purebread flies. It has been established, that natural selection eliminates mutant homozygotes, which are inferior to the wild type flies in the studied fitness parameters, except resistance to fasting.

**Keywords:** fitness, population, genotype, *Drosophila*.