

ВАКУЛЕНКО Є. В.[✉], КОПТЕВЦОВА Є. С., ГРИГОР'ЄВ Д. С., СТРАШНЮК В. Ю.

Харківський національний університет імені В.Н. Каразіна,

Україна, 61022, м. Харків, майдан Свободи, 4, e-mail: bk201.1991@gmail.com, ekoptevtsova@gmail.com, grigoryev@karazin.ua, volodymyr.strashnyuk@gmail.com

[✉] volodymyr.strashnyuk@gmail.com, (067) 947-83-50, (066) 935-32-97СЕЗОННІ ПАРАМЕТРИ ПРИСТОСОВАНОСТІ ТА ІНДЕКСИ ДОБОРУ
В ПРИРОДНІЙ ПОПУЛЯЦІЇ *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.

Мета. Метою роботи було вивчити сезонні індекси добору та його компонент у природній популяції *Drosophila melanogaster* Meig.

Методи. Матеріалом для дослідження були лінії *Гайдари-весна* (Гв) і *Гайдари-осінь* (Го), отримані з природної популяції *Гайдари* у різні сезони року. Досліджували показники плодючості та смертності/виживання у дорепродуктивний період розвитку. На основі цих показників розраховували індекси добору за формулою Кроу. **Результати.** За окремими компонентами пристосованості, зокрема такими, як яйцепродукція самок, кількість нащадків імаго, ембріональна та лялечкова смертність, весняна та осіння популяції, *Гайдари* не мали значущих відмінностей. Індекси добору (I_{tot}) в осінній популяції *Гайдари* були вищі, ніж у весняній популяції: в ембріональний період розвитку – на 50,4 %, у постембріональний – на 67,5 %. Відмінності в інтенсивності добору пов'язані з дисперсією плодючості, яка була вища в осінній популяції. **Висновки.** Сезонні зміни інтенсивності добору в різні періоди онтогенезу мають кумулятивний характер, що призводить до посилення тиску добору в популяції *Гайдари* в осінній період у порівнянні з весняним.

Ключові слова: *Drosophila melanogaster* Meig., природна популяція, плодючість, ембріональна смертність, лялечкова смертність, індекси Кроу.

Генетичні процеси, що відбуваються в природних популяціях організмів, тісно пов'язані з дією природного добору [1]. Об'єктом досліджень у генетиці популяцій, зазвичай, є частота виникнення мутацій і закономірності мутаційних процесів [2], поліморфізм хромосом [3], мінливість морфологічних і фізіологічних ознак [4,5], розповсюдженість мобільних генетичних елементів [6], прояв компонент пристосованості [7], дія різноманітних еволю-

ційних факторів, у тому числі екологічних [2, 7]. Природний добір розглядається як диференційне розмноження різних генотипів, що, в свою чергу, є результатом взаємодії численних компонентів пристосованості [1].

Одним із практичних аспектів досліджень природних популяцій є розробка методологічних принципів біоіндикації техногенно трансформованих територій, при цьому одним із важливих об'єктів є дрозофіла [7].

Серед багатьох проблем популяційної генетики мало дослідженими залишаються сезонні зміни структури популяцій плодових мушок. Із небагатьох робіт цього напрямку можна навести дослідження розмірів весняних, літніх і осінніх імаго дрозофіли [4], флуктуючої асиметрії деяких морфологічних ознак [8]. Такі сезонні зміни розмірів мух, як було з'ясовано, мали під собою генотипічну природу і були результатом дії добору. Слід зазначити, що питання про особливості добору в природних популяціях дрозофіли досліджені недостатньо. Це стосується інтенсивності дії добору, його динаміки у часі, зокрема сезонних змін.

Метою роботи було вивчити сезонні індекси добору та його компонент у природній популяції *Drosophila melanogaster* Meig. До завдань роботи входило дослідити плодючість плодових мушок весняної та осінньої популяції *Гайдари* за показниками яйцепродукції самок та кількості нащадків імаго, вивчити у них показники ембріональної та лялечкової смертності, розрахувати і порівняти індекси добору та окремих його компонент.

Матеріали і методи

Матеріалом для дослідження були лінії *Drosophila melanogaster* Meig., отримані з природної популяції на території біостанції ХНУ імені В. Н. Каразіна в селі Гайдари Зміївського району Харківської області у різні сезони року:

- лінія *Гайдарі-весна (Гв)* – лінія, отримана з природної популяції *Гайдарі* навесні 2019 року (відловлені 03–05.06.2019), було відловлено 11 самок і 10 самців;

- лінія *Гайдарі-осінь (Го)* – лінія, отримана з популяції *Гайдарі* восени (21–24.09.2019), було відловлено 50 самок і 50 самців.

Лінії дрозофіли підтримували шляхом масового розведення. Мухи розвивалися на стандартному цукрово-дріжджовому живильному середовищі за температури 24–25 °С у скляних стаканчиках, об'ємом 60 мл, які містили 10 мл живильного середовища.

Яйцепродукцію визначали за середньою кількістю яєць, відкладених самкою у віці 5-ти діб за 8 годин. Для цього по 10 самок після спарювання з самцями поміщали на агарозне середовище у чашки Петрі, через вказаний термін проводили облік відкладених яєць.

Кількість нащадків імаго вивчали, відсаджуючи у стаканчики з живильним середовищем по одній парі мух. Після вильоту вели облік нащадків. У кожній повторності досліджено по 10 пар мух.

Ембріональну смертність досліджували методом доміантних летальних мутацій [9]. Розраховували частоту ранніх та пізніх ембріональних леталей (РЕЛ та ПЕЛ), а також сумарний рівень смертності (ЕЛ), яка є сумою РЕЛ + ПЕЛ.

Лялечкову смертність визначали як частку нерозвинених лялечок від їх загальної кількості в потомстві однієї пари мух.

Експерименти виконані у трьох повторностях із застосуванням сліпого методу.

Проведено статистичний аналіз даних. Перевірку на нормальність розподілів за показниками плодючості досліджували за критерієм Шапіро-Уїлка. Ембріональну та лялечкову смертність аналізували за допомогою визначення часток та їх стандартної похибки. Порівняння ліній за компонентами пристосованості проводили за *t*-критерієм Стьюдента.

Індекси добору розраховували за формулою Кроу [10]. Сукупні індекси добору (I_{tot}) розраховуються на основі показників плодючості, дисперсії плодючості та смертності/виживання у дорепродуктивний період розвитку:

$$I_{tot} = l_m + I_f/p_s.$$

Показник l_m є компонентою диференційної смертності, що розраховується за формулою:

$$l_m = p_d/p_s,$$

де p_d – частка особин, що померли до репродуктивного віку (в наших експериментах – це ембріональна чи лялечкова смертність); p_s – частка особин, що вижили і дожили до репродуктивного віку (у нашому випадку – до стадій личинки та імаго). Показник I_f є компонентою добору, пов'язаною з диференційною плодючістю:

$$I_f = \sigma_k^2/k_{cp}^2,$$

де k_{cp} – середня кількість нащадків у розрахунку на одну самку; σ_k^2 – дисперсія плодючості.

Індекси добору досліджували з урахуванням особливостей онтогенезу досліджуваного об'єкта – окремо для ембріонального та постембріонального періодів розвитку. За розрахунку індексів добору в ембріональний період розвитку використовували дані про яйцепродукцію самок (за винятком частки незапліднених яєць) та ембріональну смертність. За розрахунку індексу добору в постембріональний період використовували дані про кількість нащадків імаго та лялечкову смертність.

Результати та обговорення

Серед компонентів пристосованості досліджували такі показники, як яйцепродукція самок, кількість нащадків імаго, ембріональна та лялечкова смертність.

У ході дослідження яйцепродукції самок між лініями *Гв* і *Го* статистично значущої різниці не спостерігали (рис. 1).

Кількість нащадків імаго залежить від плодючості батьківських особин і виживання нащадків на преімагінальних стадіях розвитку і корелює із загальною пристосованістю організмів [11]. За цим показником також не виявлено статистично значущих відмінностей між досліджуваними лініями (рис. 2).

Таким чином, за двома показниками, що характеризують репродуктивні властивості мух, істотних сезонних змін у популяції *Гайдарі* не виявлено.

Однією з важливих компонент загальної пристосованості організмів у популяціях є рівень ембріональної смертності. Ембріональну смертність часто використовують як показник частоти доміантних летальних мутацій (ДЛМ). Цей показник розраховується як частка яєць, які не розвилися, серед загальної кількості запліднених яєць. Таким чином, у процесі дослідження ембріональної смертності враховується загальна кількість відкладених яєць та яйця, які не розвилися. Серед останніх розрізняють прозорі

незапліднені яйця (рис. 3, *a*), білі ранні ембріональні леталі (РЕЛ, рис. 3, *б*) та жовті або руді пізні ембріональні леталі (ПЕЛ, рис. 3, *в*).

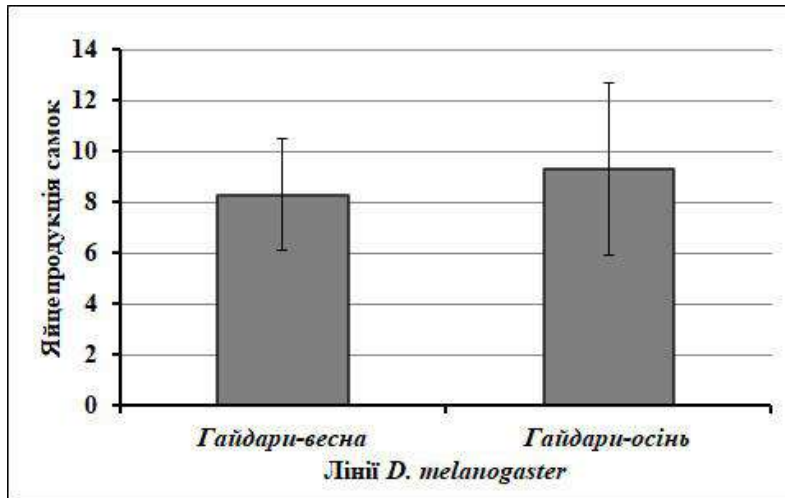


Рис. 1. Яйцепродукція самок у лініях *D. melanogaster*, отриманих із природної популяції *Гайдари* у різні сезони року.

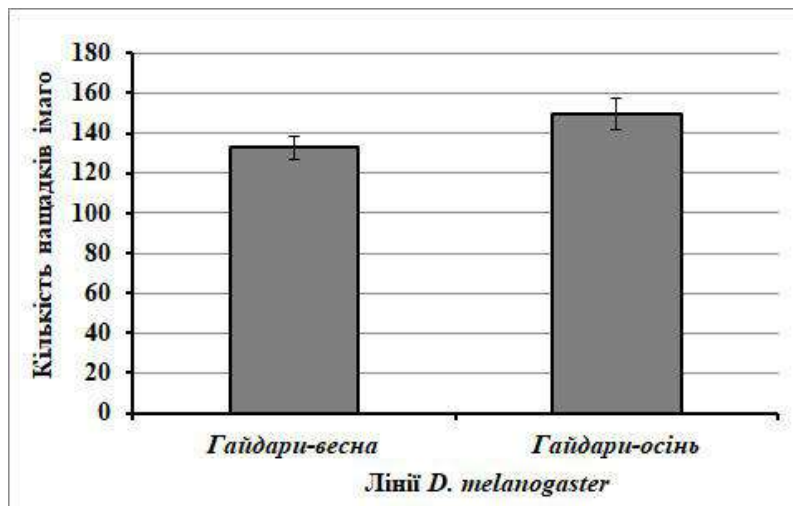


Рис. 2. Кількість нащадків імаго в лініях *D. melanogaster*, отриманих із природної популяції *Гайдари* у різні сезони року.

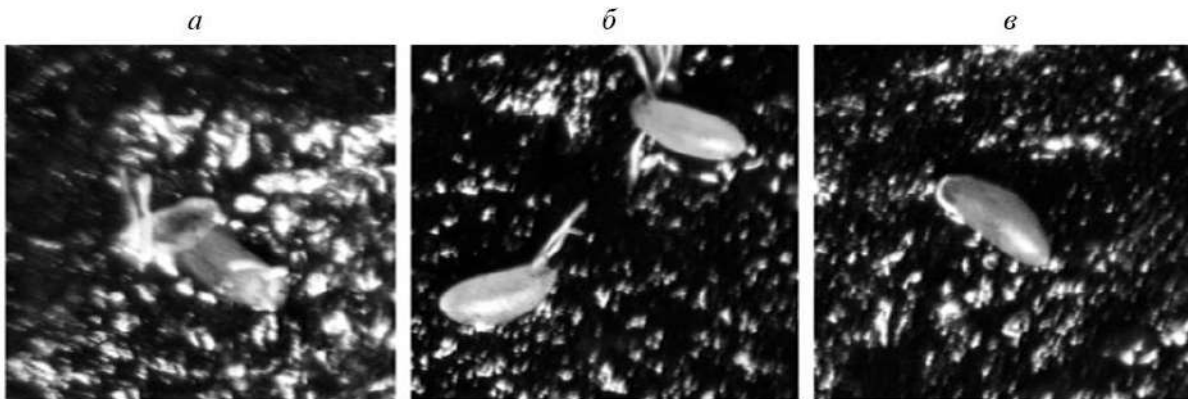


Рис. 3. Яйця *Drosophila melanogaster*, що не розвилися: *a* – незапліднені яйця; *б* – ранні ембріональні леталі (РЕЛ); *в* – пізні ембріональні леталі (ПЕЛ).

Дані про рівень ембріональної смертності в лініях представлені на рис. 4. За часткою ранніх, пізніх леталей та їх загальним рівнем статистично значущих відмінностей між досліджуваними лініями *Г0* і *Гв* не виявлено.

Смертність у постембріональний період розвитку мух визначали за показником лялечкової смертності. Дані про відсоток загиблих лялечок у двох досліджуваних лініях представлені на рис. 5. У лінії *Г0* рівень лялечкової смертності був дещо вищим, ніж у лінії *Гв*, однак статистичний аналіз не підтвердив значущість цієї різниці ($p > 0,05$).

Таким чином, за окремими компонентами добору, зокрема такими, як яйцепродукція самок, кількість нащадків імаго, ембріональна та лялечкова смертність, не виявлено значущих відмінностей у популяції *Гайдару D. melanogaster* у весняний та осінній сезони року.

Результати дослідження компонентів пристосованості були використані для розрахунку інтенсивності добору у весняний та осінній популяціях *Гайдару D. melanogaster*. Індекси добору розраховували окремо для ембріонального та постембріонального періодів розвитку. Дані наведені у таблиці.

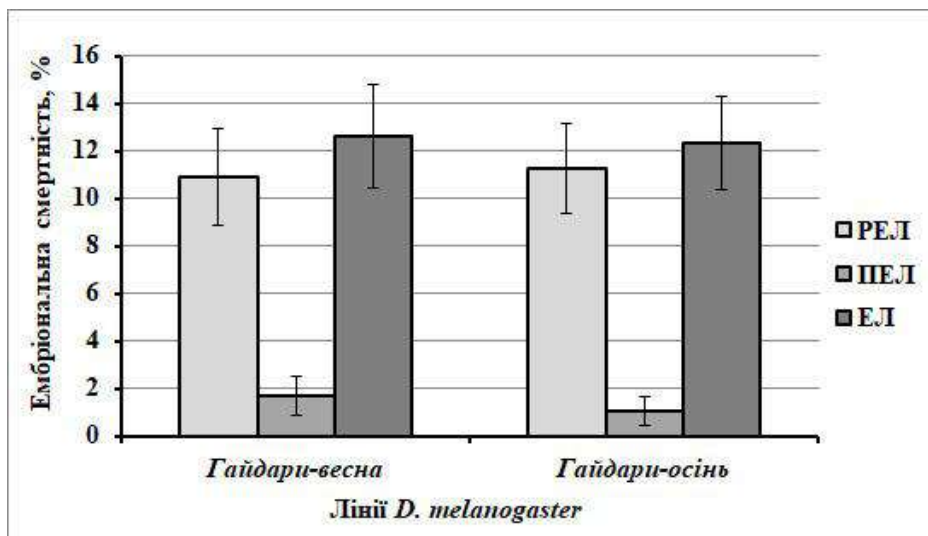


Рис. 4. Ембріональна смертність у лініях *D. melanogaster*, отриманих із природної популяції *Гайдару* у різні сезони року: РЕЛ – ранні ембріональні леталі, ПЕЛ – пізні ембріональні леталі, ЕЛ – сумарний рівень ембріональних леталей.

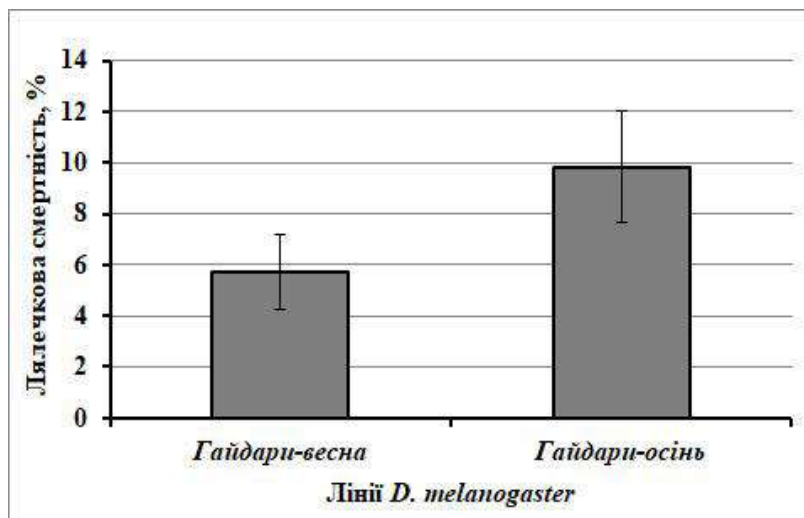


Рис. 5. Лялечкова смертність у лініях *D. melanogaster*, отриманих із природної популяції *Гайдару* у різні сезони року.

Таблиця. Сезонні параметри добору в популяції *Гайдару D. melanogaster*

Показники	Ембріональний період		Постембріональний період	
	<i>Гайдари-весна</i>	<i>Гайдари-осінь</i>	<i>Гайдари-весна</i>	<i>Гайдари-осінь</i>
k_{cp}	8,13	9,30	132,80	149,80
k_{cp}^2	66,10	86,49	17635,84	22440,04
σ_k^2	14,29	33,99	1012,51	1854,16
$I_f = \sigma_k^2 / k_{cp}^2$	0,216	0,393	0,057	0,083
p_s	0,874	0,877	0,943	0,902
p_d	0,126	0,123	0,057	0,098
$I_m = p_d / p_s$	0,144	0,140	0,060	0,109
I_f / p_s	0,247	0,448	0,060	0,092
$I_{tot} = I_m + I_f / p_s$	0,391	0,588	0,120	0,201

Примітки: k_{cp} – середнє число нащадків імаго, σ_k^2 – дисперсія числа нащадків, I_f – диференційна плодючість, p_s – частка особин, що вижили, p_d – частка особин, які загинули, I_m – диференційна смертність, I_{tot} – сукупний індекс добору.

Для розрахунку індексу добору (I_{tot}) в ембріональний період розвитку використовували показники яйцепродукції самок (без урахування числа незапліднених яєць) та дані про ембріональну смертність. Згідно з розрахунками, інтенсивність добору в цей період онтогенезу (I_{tot}) в лінії *Гайдари-осінь* на 50,4 % вища, ніж у лінії *Гайдари-весна*. З таблиці видно, що така різниця зумовлена, у першу чергу, компонентою I_f , яка пов'язана з диференційною плодючістю. В свою чергу, відмінності між лініями за цим показником спричинені різною дисперсією плодючості (σ_k^2), яка в лінії *Гайдари-осінь* у 2,4 раза вища, ніж у лінії *Гайдари-весна*. Водночас за компонентою диференційної смертності (I_m) в ембріональний період розвитку досліджувані лінії суттєво не відрізнялися.

У постембріональний період сукупний індекс добору (I_{tot}) також виявився вищим в осінній популяції *Гайдару* порівняно з весняною популяцією. Різниця становила 67,5 %. При цьому компонента добору I_f , що пов'язана з плодючістю ліній, була вищою в лінії *Гайдари-осінь*, знову ж таки, за рахунок меншої дисперсії ознаки (σ_k^2) в лінії *Гайдари-весна* – на 83,1 %. За компонентою диференційної смертності (I_m) інтенсивність добору в лінії *Гайдари-осінь* також була більшою на 81,7 %, ніж у лінії *Гайдари-весна*.

Таким чином, незважаючи на те, що за окремими показниками пристосованості не виявлено істотних відмінностей у весняній та осінній популяції *Гайдару*, інтенсивність добору є значно вищою в осінній період року. Це зумовлено, в першу чергу, збільшенням в осінній сезон дисперсії плодючості, яка істотно вплинула на компоненту диференційної плодючості (I_f). Це стосується як показника яйцепро-

дукції самок, так і кількості нащадків імаго. Щодо компоненти диференційної смертності (I_m), то сезонні відмінності за цим показником виявлені у постембріональний період розвитку, тобто на стадії лялечки.

Більший рівень дисперсії ознаки плодючості в осінній популяції плодових мушок свідчить про більше генетичне різноманіття особин за цією ознакою восени у порівнянні з весняним періодом. Відомо, що генетична гетерогенність особин у популяції є підґрунтям для дії природного добору. Вочевидь, саме це зумовило відмінності за інтенсивністю добору в різні сезони року.

Отримані дані свідчать про те, що сезонні зміни окремих компонент добору мають, вочевидь, кумулятивний характер: індекси добору в осінній популяції *Гайдару* вищі, ніж у весняній популяції як в ембріональний період розвитку, так і в постембріональний період.

Висновки

1. За окремими компонентами пристосованості, зокрема такими, як яйцепродукція самок, кількість нащадків імаго, ембріональна та лялечкова смертність, весняна та осіння популяції, *Гайдару Drosophila melanogaster* не мають значущих відмінностей.

2. Індекси добору (I_{tot}) в осінній популяції *Гайдару* вищі, ніж у весняній популяції: в ембріональний період розвитку – на 50,4 %, у постембріональний – на 67,5 %. Сезонні зміни інтенсивності добору в різні періоди онтогенезу мають кумулятивний характер.

3. В ембріональному періоді розвитку сезонні відмінності за індексом добору зумовлені компонентою I_f , яка пов'язана з диференційною плодючістю, зокрема різною дисперсією пло-

дючості (σ_k^2). Компонента диференційної смертності (I_m) в ембріогенезі у досліджуваних ліній суттєво не відрізняється. В постембріональному періоді розвитку сезонні відмінності за індексом

добору зумовлені як компонентою плодючості (I_f), так і компонентою диференційної смертності (I_m), сумарна дія яких посилює інтенсивність добору.

References

1. Grant V. Organismic evolution. San Francisco: W.H. Freeman and Co. 1977. 418 p.
2. Kozeretska I.A., Protsenko A.V., Rushkovskyy S.R., Afanasieva K.S., Chuba A.I., Bezrukov V.F., Mousseau T.A., Moller A.P. Mutation processes in the natural populations of *Drosophila* and *Hirundo rustica* from Ukrainian radiation contaminated territories. *Cytology and Genetics*. 2008. Vol. 42 (4). P. 63–68. [in Russian]
3. Banerjee P., Singh B.N. The *Drosophila bipectinata* species complex: phylogenetic relationship among different members based on chromosomal variations. *Journal of Genetics*. 2017. Vol. 96 (1). P. 97–107. doi: 10.1007/s12041-017-0746-2.
4. Grechany G.V., Ermakov E.L., Sosunova I.A. Population structure of *Drosophila* by quantitative dimensional characteristics and its seasonal change. *Journal of General Biology*. 2004. Vol. 65 (1). P. 39–51. [in Russian]
5. Rauschenbach I.Y., Gruntenko N.E., Khlebodarova T.M., Mazurov M.M., Grenback L.G., Sukhanova M.Jh., Shumnaja L.V., Zakharov I.K., Hammock B.D. The role of the degradation system of the juvenile hormone in the reproduction of *Drosophila* under stress. *Journal of Insect Physiology*. 1996. Vol. 42 (8). P. 735–742.
6. Kozeretska I.A. Recombination and dynamics of transposable elements in natural population. A drosophilist view. *Biopolymers and Cell*. 2011. Vol. 27, No. 4. P. 328–333.
7. Rudenko S.S., Leheta U.V., Rudenko V.P., Kostyshyn S.S., Bialyk V.D. Overall *D. melanogaster* cohort viability as a pollution indicator of the atmospheric air of urban landscapes. *Pollution*. 2020. Vol. 6 (2). P. 307–323. doi: 10.22059/poll.2020.291558.703.
8. Gavrikov D.E., Grechany G.V. Seasonal variability of *Drosophila* populations by the level of fluctuating asymmetry of dimensional traits. *Bulletin of the All-Russian Scientific Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Medical Sciences*. 2005. No. 6 (44). P. 133–138. [in Russian]
9. Tikhomirova M.M. Geneticheskii analiz. Leningrad: Izdadelstvo LGU, 1990. 280 p. [in Russian]
10. Skorobagatko D.A., Strashnyuk V.Yu., Mazilov A.A. Selection indexes in *Drosophila melanogaster* Meig. progeny after exposure to acute γ -irradiation. *Factors in Experimental Evolution of Organisms*. 2019. Vol. 25. C. 86–91. [in Ukrainian]
11. Yamasaki T. Measurement of fitness and its components in six laboratory strains of *Drosophila melanogaster*. *Genetics*. 1984. Vol. 108. P. 201–211.

VAKULENKO E.V., KOPTEVTSOVA E.S., GRIGORYEV D.S., STRASHNYUK V.Yu.

V. N. Karazin National University of Kharkiv,

Ukraine, 61022, Kharkiv, Svoboda sq., 4, e-mail: bk201.1991@gmail.com, ekoptevtsova@gmail.com, volodymyr.strashnyuk@gmail.com

SEASONAL FITNESS PARAMETERS AND SELECTION INDICES IN THE NATURAL POPULATION OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* MEIG.

Aim. The purpose of investigation was to study the seasonal selection indices and its components in the natural population of *Drosophila melanogaster* Meig. **Methods.** The material for the study was the *Gaidary-spring* and *Gaidary-autumn* lines, obtained from the natural population of *Gaidary* in different seasons of the year. Fecundity and mortality/survival rates in the pre-reproductive period of development were studied. Based on these indicators, the selection indices were calculated according to the Crow's formula. **Results.** In terms of individual components of fitness, such as egg production of females, the number of adult offspring, embryonic and pupal mortality, the spring and autumn populations of *Gaidary* did not show significant differences. Selection indices (I_{tot}) in the autumn population of *Gaidary* were higher than in the spring population: in the embryonic period of development – by 50.4%, in the postembryonic period – by 67.5%. Differences in the intensity of selection are due to the variance of fertility, which was higher in the autumn population. **Conclusions.** Seasonal changes in the intensity of selection in different periods of ontogenesis are cumulative, which leads to increased selection pressure in the population of *Gaidary* in the autumn compared to spring.

Keywords: *Drosophila melanogaster* Meig., natural population, fecundity, embryonic mortality, pupal mortality, Crow's indices.