

УДК 575. 163: 595. 773. 4

ПРИСТОСОВАНІСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ЗА ШТУЧНИХ ЗМІН ГЕНОТИПІВ

Левчук Л. В., Моргун С. В.

Одеський державний університет, кафедра генетики та молекулярної біології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 270026, Україна

Штучні зміни шляхом заміщення хромосом і насичуючих схрещувань призводять до зменшення пристосованості. Головною причиною цього слід вважати введення в генотип мутацій, що несприятливо впливають на життєздатність (наприклад, мутації *vg*). Іншою причиною може бути несумісність хромосом та цитоплазми синтезованих генотипів і порушення генного балансу.

Ключові слова: пристосованість, *Drosophila melanogaster*, заміщення хромосом, насичуючі схрещування.

Відомо, що значні відмінності показників пристосованості особин одного виду обумовлюються генетичними причинами і залежать від ступеня гетерозиготності та інших особливостей генотипу. Сьогодні немає сумнівів у тому, що такі ознаки, як виживання за екстремальних умов, тривалість життя, плодючість та інші складові пристосованості визначаються генетично [7]. При цьому важливе значення мають не тільки гени, що безпосередньо детермінують зазначені ознаки, але й алельний склад інших генних локусів і, врешті, загальний генний баланс [3].

Зрозуміло, що будь-які генноінженерні перетворення, а також заміщення хромосом з метою отримання нового вихідного матеріалу для селекції призводять до істотного порушення генного балансу, а, отже, і до змін пристосованості синтезованих генотипів. Спрогнозувати ці можливі зміни дуже важливо, але дуже складно, бо на сьогодні вплив окремих алельних генів і чужинних хромосом на відносну пристосованість генотипів і її складові залишається мало з'ясованим. У зв'язку з цим метою наших досліджень було з'ясування впливу міжлінійних реципрокних заміщень хромосом та насичуючих схрещувань на складові пристосованості *Drosophila melanogaster*.

Досліди провадили на лінійних та експериментально отриманих формах *Drosophila melanogaster* із заміщеними хромосомами [2] та отриманих шляхом насичуючих схрещувань [4]. Виходячи із мети досліджень, здійснювали штучні зміни генотипів у мух ліній з високою (C-S, *cn*) та низькою (*vg*) пристосованістю. Заміщення хромосом здійснювали за методом Лукінбілла зі співробітниками [5].

Пристосованість (W) вихідних ліній та штучно синтезованих форм визначали за Айяла, Кайгер [1]. Пристосованість мух з найбільш ефективним розмноженням, тобто мух дикого типу лінії C-S, приймали за 1, а пристосованість усіх інших генотипів порівнювали з цим значенням. Окрім відносної пристосованості (W), визначали коефіцієнт добору ($S = 1 - W$).

У таблиці 1, представлено пристосованість (W) і коефіцієнт добору (S) вихідних ліній та форм, експериментально отриманих шляхом заміщення хромосом.

Таблиця 1

Пристосованість та коефіцієнти добору вихідних ліній і форм *D. melanogaster*, експериментально отриманих шляхом заміщення хромосом

Генотип	Кількість батьківських форм у нульовому поколінні	Кількість нащадків F_1	Середня кількість нащадків на одну особину нульового покоління	Пристосованість (W)	Коефіцієнт добору (S)
C-S	40	2534	63,35	1	0
cn	40	2346	58,65	0,93	0,07
vg	40	1636	40,90	0,65*	0,35
cn(1 C-S)	40	2101	52,53	0,83*: **	0,17
cn(2 C-S)	40	2208	55,20	0,87*	0,13
cn(3 C-S)	40	2188	54,70	0,86*	0,14
C-S(1 cn)	40	2374	59,35	0,93	0,07
C-S(2 cn)	40	2212	55,30	0,87*	0,13
C-S(3 cn)	40	2280	57,00	0,90*	0,10
C-S(1 vg)	40	1938	48,45	0,76*: **	0,24
C-S(2 vg)	40	1724	43,10	0,68*	0,32
C-S(3 vg)	40	2024	50,60	0,80*: **	0,20
vg(1 C-S)	40	1618	40,45	0,63*	0,37
vg(2 C-S)	40	2012	50,30	0,79*: **	0,21
vg(3 C-S)	40	1722	43,05	0,68*	0,32

* — достовірно в порівнянні з мухами C-S

** — достовірно в порівнянні з відповідною мутантною лінією

Як видно з таблиці, відносна пристосованість (W) і коефіцієнт добору (S) мух дикого типу лінії C-S і мутантів *cn* майже не відрізняються, в той час як мутанти *vg* поступаються за цими показниками обом вищезгаданим генотипам ($W_{vg} = 0,65$, $S_{vg} = 0,35$). Низька життєздатність мутантів *vg* добре відома [6]. Її пояснюють насамперед плейотропною дією маркерної мутації, яка негативно впливає на пристосованість мутантних мух.

Отже, за досліджуваними показниками мухи лінії C-S і *cn* можуть бути віднесені до групи добре пристосованих генотипів, а мух лінії *vg* можна розглядати як таких, що мають низьку пристосованість.

Вплив міжлінійних заміщень хромосом на пристосованість досліджуваних генотипів ілюструє табл. 1. Із наведених даних видно, що введення в каріотип гомологічної хромосоми іншої лінії (навіть за умови, що ця хромосома не містить відомих мутацій) часто призводить до зниження відносної пристосованості синтезованого генотипу. Так, наприклад, мухи *cn*(1 C-S), хромосома 1 у яких представлена відповідною хромосомою лінії C-S, а інші хромосоми належать лінії *cn*, виявляють значно меншу пристосованість ($W = 0,83$), ніж мухи вихідних ліній C-S і *cn*. Введення хромосоми 2 та хромосоми 3 C-S у каріотип мух лінії *cn* меншою мірою впливають на пристосованість особин, проте вона теж стає значно меншою, ніж у мух лінії C-S.

Реципрокні заміщення, тобто введення хромосом мух *sp* у каріотип мух *C-S*, теж спричиняють зменшення пристосованості синтезованих генотипів у порівнянні з мухами дикого типу. Це зменшення є особливо виразним у випадку заміщення хромосоми 2, яка у мух *sp* містить маркерну мутацію. Таким чином, є підстави вважати, що мутація *sp* може виявляти певний плейотропний ефект в умовах незбалансованості генотипу.

Найбільш виразними є зміни пристосованості мух *C-S* за введення в їх каріотип хромосом мух *vg*. Максимальне зменшення пристосованості спростерігається у генотипів *C-S(2 vg)*, тобто за наявності у мух *C-S* хромосоми 2 лінії *vg*. Цей факт пояснюється тим, що саме в хромосомі 2 локалізується мутація *vg* з відомим плейотропним ефектом. Заслугує на увагу те, що відносна пристосованість мух *C-S* істотно зменшується за наявності в їх каріотипі хромосом 1 і 3 лінії *vg*, хоч ці хромосоми не містять відомих мутацій. Як видно з табл. 1, форми *C-S(1 vg)* і *C-S(3 vg)* мають вищу пристосованість, ніж мухи *vg* та *C-S(2 vg)*, але поступаються за цим показником вихідним мухам *C-S*.

Заміщення хромосом 1 і 3 мух *vg* на гомологічні хромосоми мух *C-S* не призводить до підвищення пристосованості відповідних форм *vg(1 C-S)* і *vg(3 C-S)* у порівнянні з вихідними лінійними мухами *vg*. У протилежність цьому, заміщення хромосоми 2 у мух *vg* з отриманням форми *vg(2 C-S)* супроводжується достовірним підвищенням пристосованості особин. Цей результат — ще один доказ того, що основною причиною низької пристосованості мух *vg* є відповідна маркерна мутація [1]. Разом з тим, слід зазначити, що, незважаючи на відсутність цієї мутації у форми *vg(2 C-S)*, пристосованість останньої значно менша ($W = 0,79$), ніж мух лінії дикого типу *C-S* ($W = 1$). Цей факт можна пояснити тим, що в хромосомах 1 і 3 лінії *vg* утримуються гени, які, подібно маркерній мутації хромосоми 2, негативно впливають на пристосованість особин. З другого боку, дещо менша, в порівнянні з мухами *C-S*, пристосованість форм *vg(2 C-S)*, *cn(1 C-S)*, *C-S(2 cn)*, *cn(3 C-S)* та інших може пояснюватись несумісністю генів хромосом різного походження і незбалансованістю геномів.

У табл. 2 представлена пристосованість та коефіцієнти добору вихідних лінійних мух, та форм *D. melanogaster* з заміщеним генотипом, отриманих шляхом насичуючих схрещувань.

Як видно з таблиці 2, у синтезованих форм *vg (C-S)* по мірі насичення генотипу мутантів *vg* генами мух дикого типу *C-S* пристосованість мух зростає. Генне оточення дикого типу істотно послаблює негативну дію мутації *vg*. Уже після перших десяти бекросів, коли заміщення генів лінії *vg* на гени лінії *C-S* є лише частковим, пристосованість збільшується на 6%, після п'ятнадцяти — на 23%, а при повному заміщенні генотипу — на 27% у порівнянні з вихідною мутантною лінією *vg*. Таким чином, можна припустити, що низька плодючість мутантів *vg* зумовлена не тільки вираженою плейотропною дією мутації [8], але й дією генів інших хромосом.

При заміщенні генотипу *sp* генами дикого типу *C-S*, у потомків п'ятого покоління пристосованість була значно нижчою, ніж у вихідної мутантної лінії *sp*, у подальших схрещуваннях — зростала, а після повного насичення генотипу мух лінії *sp* генами мух лінії *C-S* майже досягла показника вихідної мутантної лінії. Зменшення показника пристосованості у потомків F_{B5} можна пояснити порушенням генного балансу.

Таблиця 2

Пристосованість та коефіцієнти добору вихідних ліній і форм *D. melanogaster*, експериментально отриманих шляхом насичуючих схрещувань

Вихідні лінії та потомки бекросів	Кількість батьківських форм у нульовому поколінні	Кількість нащадків F_1	Середня кількість нащадків на одну особину нульового покоління	Пристосованість (W)	Коефіцієнт добору (S)
C-S	40	3598	44,98	1	0
cn	40	3553	44,42	0,99	0,01
vg	40	2680	30,34	0,67	0,33
vg (C-S)					
FB5	40	2327	29,09	0,65*	0,35
FB10	40	2559	31,99	0,71*	0,29
FB15	40	3131	39,14	0,87* **	0,13
FB20	40	3281	41,02	0,91**	0,09
cn (C-S)					
FB5	40	3128	39,11	0,87*	0,13
FB10	40	3170	39,73	0,88*	0,12
FB15	40	3417	42,72	0,95	0,05
FB20	40	3403	42,54	0,95	0,05

* — достовірно в порівнянні з мухами C-S

** — достовірно в порівнянні з відповідною мутантною лінією

На підставі наведених даних показано, що штучні зміни генотипів (навіть у межах споріднених ліній одного виду) можуть призводити до зменшення пристосованості. Основним чинником зменшення пристосованості мух за заміщення хромосом є введення в генотип мутацій, що негативно впливають на життєздатність мух, наприклад, мутації *vg*. Іншою причиною слугує несумісність хромосом синтезованих генотипів і порушення генного балансу. Ці закономірності слід враховувати за створення нових генотипів шляхом заміщення окремих хромосом і насичуючих схрещувань, а також за генноінженерних перетворень, які використовуються для створення вихідного матеріалу для селекції.

Література

1. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика. — М.: Мир, 1988. — Т. 3. — С. 138.
2. Левчук Л. В., Тоцький В. М. Заміщення хромосом і пристосованість генотипів *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. — 1998. — Т. 32, № 2. — С. 42—48.
3. Тоцький В. М., Хаустова Н. Д. Ген-ензимна система алкогольдегідрогенази і адаптивна здатність *Drosophila melanogaster* // Український біохімічний журнал. — 1996. — Т. 68, № 3. — С. 62—67.
4. Тоцький В. Н., Хаустова Н. Д., Моргун С. В., Левчук Л. В. Ген-ензимная система алкогольдегидрогеназы при замещении хромосом и других изменениях генотипа у *Drosophila melanogaster* // Украинский биохимический журнал. — 1998. — Т. 70, № 5. — С. 42—51.
5. Luckinbill L. S., Graves J. L., Reed A. H. Localizing genes that defer senescence in *Drosophila melanogaster* // Heredity. — 1988. — V. 60, № 3. — P. 367—374.

6. Pessoli C., Laporta D. G., Guerra D., Cavicci S. Fitness components in a vestigial mutant strain of *Drosophila melanogaster* // Bull. Zool. — 1986. — V. 53, № 4. — P. 351—354.
7. Tanaka T., Yamazaki T. Fitness and its components in *Drosophila melanogaster* // Jap. J. Genet. — 1990. — V. 65, № 6. — P. 417—426.
8. Williams J. A., Bell J. B., Carrol S. B. Control of *Drosophila* wing and haltere development the nuclear vestigial gene product // Genes and Dev. — 1991. — V. 5, № 12B. — P. 2481—2495.

ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ *DROSOPHILA MELANOGASTER* ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ИЗМЕНЕНИИ ГЕНОТИПОВ

Левчук Л. В., Моргун С. В.

Одесский государственный университет, кафедра генетики и молекулярной биологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 270100, Украина

Резюме

Искусственные изменения путем замещения хромосом и насыщающих скрещиваний приводят к уменьшению приспособленности. Главной причиной этого следует считать введение в генотип мутаций, неблагоприятно влияющих на жизнеспособность (например, мутации *vg*). Другой причиной может быть несовместимость хромосом и цитоплазмы синтезированных генотипов и нарушения генного баланса.

Ключевые слова: приспособленность, *Drosophila melanogaster*, замещение хромосом, насыщающее скрещивание

FITNESS *DROSOPHILA MELANOGASTER* BY ARTIFICIAL CHANGEMENTS OF GENOTYPES

Levchuk L. V., Morgun S. V.

Odessa State University, Department of Genetics and Molecular Biology,
Dvoranskaya St. 2, Odessa, 270026, Ukraine

Summary

Artificial changements of genotypes by chromosomes replacement and saturating crossing cause fitness decrease. The main reason of this should be mutations input to genotype implementing on viability nonpositively (for instance, *vg* mutation). The other reason may be incompatibility of chromosomes and cytoplasm from syntenized genotypes and gene balance disharmony.

Key words: fitness, *Drosophila melanogaster*, chromosomes replacement, saturating crossing.