

## СЕЛЕКЦИЯ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ В ЛАБОРАТОРНЫХ ЛИНИЯХ КОМНАТНОЙ МУХИ *MUSCA DOMESTICA*

Никоноров Ю.М., Беньковская Г.В.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биохимии и генетики  
Уфимского научного центра РАН, Уфа, Россия

### Резюме

В лабораторной линии *S* комнатной мухи *M. domestica*, производной от линии *Cooper*, было обнаружено сосуществование двух групп особей, различающихся как субпопуляции по признаку продолжительности жизни и срокам массовой репродукции. Отбор на раннее и позднее репродуктивное усилие и последующий отбор потомства виргинных пар из этих групп особей на укороченный и продленный период имагинальной жизни позволили создать путем тесного инбридинга линии *Sh28* (продолжительность жизни в среднем 23-25 сут) и *L2* (средняя продолжительность жизни имаго 47-52 сут). В статье обсуждаются проблемы, связанные с селекцией по полигенным признакам, а также возможные молекулярные механизмы, влияющие на ее скорость и определяющие конечный результат.

**Ключевые слова:** селекционный процесс, продолжительность жизни

Средняя продолжительность жизни (ПЖ) – один из стабильных количественных признаков вида, приобретенных им в процессе его эволюции. ПЖ вносит, наравне с репродукцией, основной вклад в приспособленность вида [Москалев, 2009]. В пределах, ограниченных ее верхней и нижней границами, каждая особь должна успеть развить все основные видовые признаки и довести своё потомство до его самостоятельного существования. Наличие полиморфизма по этому признаку у отдельных особей в популяциях позволяет предполагать возможность расширения диапазона изменчивости, т.е. сдвига нижней и верхней границ посредством воздействия на генофонд популяции в процессе селекции. Полигенный характер наследования признака создает, однако, на ее пути серьезные проблемы, связанные, прежде всего, с обеспечением быстрой сменяемости поколений и высокой численности популяции. Виды с короткой продолжительностью жизни и высоким репродуктивным потенциалом, реализуемым в лабораторных условиях, к которым относится и комнатная муха *M. domestica*, представляют собой модельные объекты, наиболее полно отвечающие соответствующим требованиям.

На первом этапе селекции из исходной лабораторной линии *S* (производной от линии *Cooper*, любезно предоставленной проф. С.А.Рославцевой, НИИ дезинфектологии, Москва) методом массового отбора на раннее и позднее репродуктивное усилие были выделены массовые линии *Shgen* и *Lgen*, достоверно различающиеся по показателю средней минимальной ПЖ имаго, составившему, соответственно, 22 и 54 сут.

При создании линии *Shgen* из исходной линии *S* на протяжении трех поколений отбирали кладки в течение первых двух недель со дня вылета имаго. При формировании линии *Lgen* использовали яйца, отложенные не ранее, чем через 25-28 сут со дня вылета имаго [Беньковская, 2010]. На следующем этапе из обеих линий было взято по 30 и 25 виргинных пар имаго, содержащихся изолированно одна от другой. Потомство от этих пар послужило основой для создания, соответственно, инбредных линий *Sh28* и *L2*. Максимальная продолжительность жизни в 30-м поколении для них составила соответственно 38 и 68 суток. Внутри исходной линии *S* ранее было обнаружено существование двух субпопуляций, с коротким и длинным периодом жизни имаго,

различающихся к тому же и сроками наступления репродуктивного периода [Беньковская, 2008]. Видимо, этот факт и определил успех альтернативной селекции, выразившийся в получении двух линий с почти двукратно различающейся ПЖ. На рис 1. показаны динамика

плодовитости мух в исходной популяции и инбредных линиях. Отбор яиц, отложенных в течение первых 14 дней со дня вылета имаго, а в другой выборке – с 25-28 суток со дня вылета, позволил сформировать сначала массовые линии, а потом и вести селекцию в инбредных линиях.

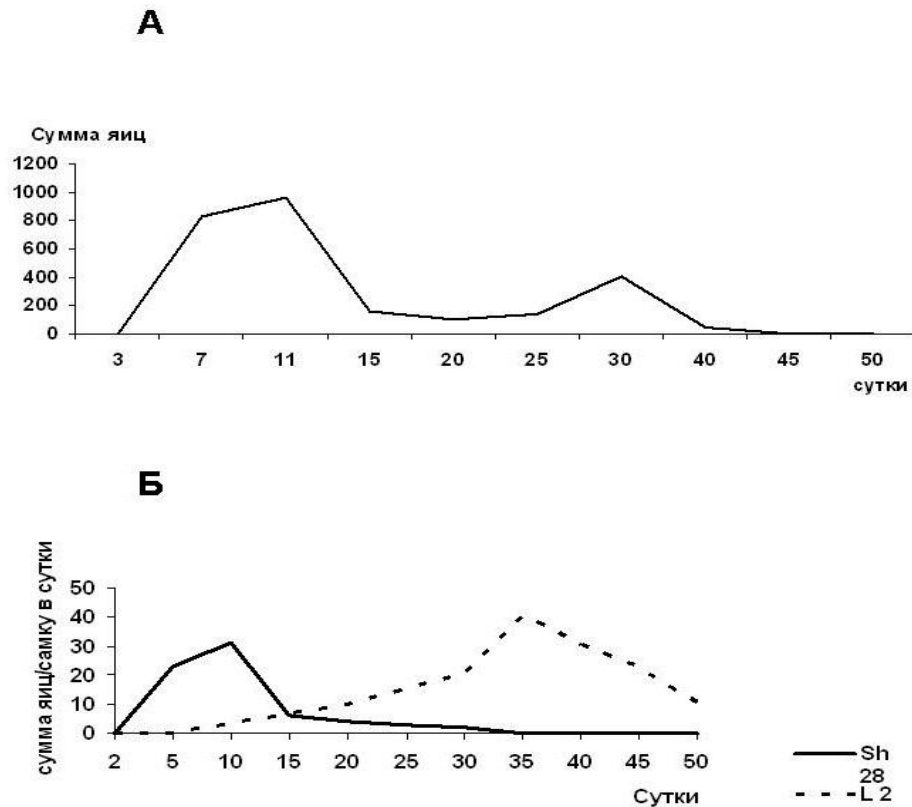


Рис.1. Динамика плодовитости в исходной S (А) и инбредных линиях *Sh28* и *L2* (Б) комнатной мухи *M. domestica*.

Таблица 1. Потери потомства инбредных линий при селекции по продолжительности жизни имаго

Исходная линия	Количество пар	Не отложившие яиц	Потомство погибло до вылета имаго	Гибель имаго в поколениях		
				F1	F2	F3-F15
<i>Sh<sub>gen</sub></i>	30	11	2	4	1	11
<i>L<sub>gen</sub></i>	25	6	2	3	-	12

В процессе селекции основной проблемой стала низкая выживаемость потомства изолированных пар самка-самец или даже полное его отсутствие ввиду бесплодности некоторых из них (Табл. 1). Более трети из изолированно содержащихся пар не отложили яиц или их потомство погибло еще до вылета имаго или уже в первом поколении оно оказалось бесплодным. Большая часть культивируемых отдельно линий, полученных от остальных пар, прекратила свое существование на протяжении 3-15 поколений селекции. Причиной подобных результатов, особенно на ранних стадиях селекции, по всей видимости, являются несовместимость родителей и нежизнеспособность потомства, обусловленных высоким уровнем гетерозиготности популяции, отягощенной «генетическим грузом». Гибель потомства в последующих поколениях большинства пар можно объяснить тем, что при инбредном размножении выявляется эффект как присутствия скрытых до того полуплетальных мутаций, так и индуцируется появление новых мутаций вследствие повышения неустойчивости генома, проявляющегося в увеличении частоты внутри- и межхромосомных обменов и всплесках размножения мобильных элементов [Коваленко и др., 2006].

Другой важной проблемой оказалось то, что полученные инбредные линии не являются вполне гомогенными – в них присутствует доля особей с альтернативными фенотипами. В линии *L2* выявляются особи с ранней репродукцией и сокращенной ПЖ, а в линии *Sh28*, наоборот, часть особей проживает дольше, чем в среднем основная часть популяции (Рис. 1). Эта особенность устойчиво наследуется в обеих инбредных линиях и, по всей видимости, имеет генетическую или эпигенетическую природу. В пользу этого предположения свидетельствуют результаты экспериментов по реципральному скрещиванию между этими двумя линиями (Табл. 2).

Как видно из результатов эксперимента 1, когда для скрещивания подбирались мухи, по возрасту соответствующие пику продуктивности для каждой из линий, выявляется эффект материнского влияния на ПЖ у потомства. Если в качестве материнской выступала линия *L2*, то ПЖ у гибридного потомства превышала таковую у имаго в обеих родительских линиях. В альтернативном варианте, когда в качестве материнской была выбрана линия *Sh28*, продолжительность жизни потомства оказалась ниже, чем в родительских линиях.

Таблица 2. Наследуемость признаков продолжительности жизни и плодовитости при реципральном скрещивании имаго комнатной мухи из инбредных линий *Sh28* и *L2*.

Варианты	Продолжительность жизни в F1 (эксперимент 1)		Продолжительность жизни в F1 (эксперимент 2)	
	Female (самки)	Male (самцы)	Female (самки)	Male (самцы)
<i>Sh28</i> × <i>Sh28</i>	25.0 ± 1.1	25.0 ± 8.5	30.0 ± 3.51	30.0 ± 4.78
<i>L2</i> × <i>L2</i>	36.0 ± 4.0	36.0 ± 12.5	46.0 ± 5.69	38.0 ± 3.4
<i>Sh28</i> × <i>L2</i>	15.0 ± 2.0	10.5 ± 1.5	28.0 ± 3.93	38 ± 7.93
<i>L2</i> × <i>Sh28</i>	42.0 ± 9.0	45.0 ± 7.5	20.0 ± 4.2	30.0 ± 3.7

В эксперименте 2 для скрещивания у линии *L2* были взяты только рано вылетевшие особи, сроки репродукции которых соответствовали таковым у линии *Sh28*. Несомненный негативный эффект на ПЖ у самок в гибридном потомстве в варианте *L2* × *Sh28*, свидетельствует в пользу предположения о несбалансированности экспрессионных профилей генов, находящихся на X-хромосомах.

Сохранение в популяции сбалансированного полиморфизма по продолжительности жизни может являться адаптивным признаком, приобретенным видом в процессе его эволюции. Генетические механизмы, обеспечивающие его проявление, могут иметь

различную природу. Конкретно для комнатной мухи *M. domestica* нами предложен механизм, реализующийся посредством контроля над транспозиционной активностью мобильного элемента *Hermes* в соматических тканях [Nikonov, Benkovskaya, 2012]. В любом случае, наличие этого феномена, с одной стороны, облегчило проведение селекции на начальном этапе, а с другой, создало проблемы при получении инбредных линий. Возможно, что именно чрезмерное селективное давление на альтернативные фенотипы, автоматически воспроизводящиеся в ряду поколений, послужило причиной гибели части линий в процессе селекции.

Исследования поддержаны грантами РФФИ 12-04-01450-а and 11-04-97005р\_поволжье\_a.

#### Литература

1. Москалев А.А. (2009). Перспективные направления генетики старения и продолжительности жизни // Успехи геронтол. 22(1) 92-103.
2. Беньковская Г.В. (2010). Возможности и ограничения изменений продолжительности жизни в лабораторном эксперименте // Успехи геронтол. 23(3) 442-446.
3. Беньковская Г.В., Соколянская М.П. (2008). Чувствительность к тепловому стрессу имаго комнатной мухи из лабораторных линий, селектированных инсектицидами и абиотическими факторами // Агрехимия. №3 52-57.
4. Коваленко Л.В., Захаренко Л.П., Волошина М.А., Карамышева Т.В., Рубцов Н.Б., Захаров И.К. (2006). Поведение транспозонов hobo и P в нестабильной линии yellow 2-717 *Drosophila melanogaster* и ее производных после скрещиваний с лабораторной линией // Генетика 42(6) 1-9.
5. Nikonorov Y.M., Benkovskaya G.V. (2012). The life span and overactivity of transposon Hermes in *Musca domestica* strains // Biomics 4(1) 20-23.

### SELECTION BY THE LIFE SPAN IN THE *MUSCA DOMESTICA* LABORATORY STRAINS

Nikonorov Yu.M., Benkovskaya G.V.

#### Summary

In the laboratory strain *S* (susceptible) of housefly *M.domestica* derived from strain *Cooper* co-existence of two groups of individuals was detected, differ from each other as the subpopulations on the basis of life span and periods of mass reproduction. Selection by the early and late reproductive effort followed by the shortened or extended life span selection in the progeny of virgin pairs from these groups allowed to create by means of close inbreeding the strains *Sh28* (average life span of adults 23-25 days) and *L2* (average life span 47-52 days). In the article problems discussed connected with the selection by the polygenic traits and possible molecular mechanisms considered influencing to the rate of selection and determining the final result.

**Key words:** selection process, life span, *Musca domestica*