

УДК 595. 7. 082. 26

ДИНАМИКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ *BOMBYX MORI (LEPIDOPTERA, BOMBYCIDAE)* ПРИ ДЕЙСТВИИ ОТБОРА

© 2009 г. Т. Ю. Маркина

*Харьковский национальный педагогический университет им. Г.С. Сковороды
(Харьков, Украина)*

Исследовано влияние альтернативного отбора по жизнеспособности на биологические показатели и структурные параметры искусственной популяции тутового шелкопряда. В ходе отбора отмечено снижение приспособленности популяции. При этом включаются механизмы, приводящие к восстановлению оптимальных структурных параметров и численности популяции. В варианте отбора в плюс-направлении восстановление гетерогенности популяции происходит за счет увеличения индивидуальной плодовитости самок. Отбор в минус-направлении приводит к изменению соотношения полов в сторону самок.

Ключевые слова: *Bombyx mori* L., искусственные популяции, альтернативный отбор, жизнеспособность, плодовитость, половая структура

Культивирование насекомых сопровождается постоянным воздействием на них направленного отбора со стороны экспериментатора. В то же время, известно, что именно направленный отбор имеет большое значение для выживания природных популяций в экстремальных условиях существования (Артамонова, Махров, 2006). В работах, посвященных изучению полиморфизма природных популяций, указывается на то, что в большинстве случаев популяции сохраняют установившееся равновесие, образуя клинальную изменчивость и возвращаясь к равновесному состоянию за короткий срок после его нарушения (Куликов и др., 2005; Black et al., 1990; Mallet, Barton, 1989). Проводимые нами, а также другими авторами исследования свидетельствуют о возможности существования в искусственных популяциях таких же механизмов самосохранения (Гайдук и др., 2005; Злотин, Головки, 1998; Маркина, Бачинська, 2005; Маркина, Пальчик, 2006). В этой связи искусственные популяции являются удобным объектом для изучения процессов поддержания устойчивости на популяционном уровне. Исследования Л.А. Васильевой (1976), П.Ф.

Рокицкого (1977), В.К. Савченко (1988), проведенные на дрозофиле, показали, что общая приспособленность популяций снижается под действием интенсивного искусственного или жесткого естественного отбора. Однако это может носить временный характер, пока не будет достигнуто новое равновесие. Авторами показано, что снижение генетической приспособленности сопровождается снижением жизнеспособности и плодовитости особей (Васильева, Никоро, 1976). Изучение динамики ответа на отбор по количественным признакам позволяет установить пороговые значения параметров, после которых восстановление не возможно. Отмечено, что ответ на отбор может уменьшаться и увеличиваться во времени и, в конечном итоге, популяция достигает кризисного состояния (Васильева, Никоро, 1976; Савченко и др., 1990). Необходимость своевременного предотвращения кризисных ситуаций обуславливает актуальность данного исследования. По нашему мнению, для эффективного управления искусственными популяциями насекомых при культивировании необходимо контролировать не ответ на отбор, а структурные параметры популяции при отборе.

Целью данных исследований являлось изучение динамики структурных параметров искусственных популяций тутового шелкопряда при альтернативном отборе по жизнеспосо-

Адрес для корреспонденции: Маркина Татьяна Юрьевна, Харьковский национальный педагогический университет имени Г.С. Сковороды, ул. Артема, 29, Харьков, 61002, Украина;
e-mail: tmarkina@yandex.ru

ности, а также его влияние на основные биологические показатели культуры тутового шелкопряда.

МЕТОДИКА

Работа выполнялась на протяжении 2005-2007 гг. Исследования проводили с искусственной популяцией тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.) породы Б-2 улучшенная, поддерживаемой в Институте шелководства УААН. Тутовый шелкопряд является удобным объектом для подобного рода исследований в силу относительной однородности биоматериала по соотношению полов, возрастным, пространственным и другим структурным параметрам. На протяжении шести поколений был проведен альтернативный отбор в плюс («+») и минус («-») направлениях по жизнеспособности. Изучались следующие варианты:

- 1) Контроль – выкормка породы Б-2 улучшенная на протяжении 6-ти поколений без отбора.
- 2) Отбор по жизнеспособности в «+» направлении на протяжении 6-ти поколений на оптимальном фоне (ОПФ).
- 3) Отбор по жизнеспособности в «+» направлении на протяжении 6-ти поколений на пессимальном фоне (ПФ).
- 4) Отбор по жизнеспособности в «-» направлении на протяжении 6-ти поколений на оптимальном фоне (ОПФ).
- 5) Отбор по жизнеспособности в «-» направлении на протяжении 6-ти поколений на пессимальном фоне (ПФ).

Выкормку шелкопряда проводили в соответствии с принятыми в Украине агроправилами (Головка и др., 2001) в весенний и летний периоды. Пессимальный агрофон предполагал снижение температуры содержания насекомых на 2-3°C и уменьшение в 2 раза норм кормления. Каждый вариант включал 3 повторности по 100 мг гусениц-«мурашей» (220 шт.). Учитывали следующие показатели: жизнеспособность гусениц, %; разность между показателем жизнеспособности в контроле и в варианте отбора того же поколения (например $A_{\text{контроль}} - A_{\text{отбор}}$); индивидуальную плодовитость самок, шт; соотношение полов. Статистическую обработку данных выполняли с помощью программного обеспечения Microsoft Excel. На рисунках представлены средние величины и их стандартные ошибки.

Отбор наиболее жизнеспособного материала («+» направление) осуществляли, ис-

пользуя известные в шелководстве методики: отбор высокожизнеспособных особей гусениц-«мурашей» по интенсивности хемотаксиса на традиционный кормовой раздражитель – шелковицу белую (*Morus alba* L.) (Остапенко, Злотин, 2000); отбор первоперелинявших на второй возраст гусениц (Злотин и др., 1974); отбор коконов первых 2-х дней завивки; отбор бабочек первых 3-х дней лёта (Захидов, 1967). Отбор в «-» направлении наименее жизнеспособного материала на стадии гусениц-«мурашей» проводили на нетрадиционный кормовой раздражитель – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale* Webb. ex Wigg.) (Гайдук и др., 2005). Далее использовали выше перечисленные методы, оставляя на выкормку менее жизнеспособный материал.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Одним из ключевых показателей, определяющих успех выживания популяции в целом, является жизнеспособность особей. В результате проведенных экспериментов на повышение жизнеспособности был получен быстрый ответ в первых четырех поколениях на ОПФ. Начиная со второго поколения, наблюдалось достоверное увеличение показателя жизнеспособности (табл. 1) по отношению к родительскому поколению.

В пессимальных условиях культивирования достоверный ответ на отбор наблюдался уже в первом поколении, жизнеспособность увеличилась на 7,19% по сравнению с родительским поколением. Максимально жизнеспособность возросла во втором поколении – на 7,98% по сравнению с родительским поколением. В дальнейшем данный показатель был достоверно выше контроля. Наблюдаемая нами разница в скорости ответа на отбор на ОПФ и ПФ подтверждает положение о том, что относительная приспособленность особей в популяции зависит не только от конкретных генотипов, но и от условий окружающей среды (Васильева, Никоро, 1976). В оптимальных условиях содержания относительная приспособленность данного генотипа оказывалась более высокой, в ПФ – более низкой.

Анализируя полученные результаты, можно говорить о том, что данная популяция обладает достаточной устойчивостью, и условия эксперимента не являются опасными для её существования. Продолжающийся ответ на отбор свидетельствует о сохранении высокой генетической гетерогенности по показателю жиз-

Таблица 1

**Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда (%)
при отборе в «плюс» направлении (2005-2007гг.)**

Поколение отбора	Оптимальный фон		Пессимальный фон	
	контроль	отбор	контроль	отбор
Контроль, A ₀	88,99±1,26	88,99±1,26	87,54±1,62	87,54±1,62
A ₁	88,99±1,26	92,56±1,16	87,54±1,62	94,73±0,73*
A ₂	81,12±1,46	97,69±0,82***	60,18±1,69	95,52±0,67***
A ₃	81,81±1,95	98,67±0,90***	82,77±1,22	91,92±1,04**
A ₄	66,97±1,36	95,57±1,70***	76,79±1,71	86,67±2,40
A ₅	91,32±1,45	98,48±0,76***	89,72±2,00	95,54±1,77***
A ₆	89,26±1,72	96,48±1,61***	86,11±1,27	94,96±0,52**

*p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001 (достоверность различий по отношению к контролю A₀)

неспособности. Однако, по нашему мнению, ответ на отбор, определяемый, как разница между средней признака у потомства и средним значением того же признака у родительского поколения, не может быть эффективным критерием, отражающим процессы, происходящие в популяции. Изучение динамики разности между показателями жизнеспособности особей, не подвергающихся отбору (контроль) и показателями жизнеспособности особей, подвергающихся отбору ($A_{\text{н контроль}} - A_{\text{н отбор}}$), показало прекращение достоверного увеличения жизнеспособности задолго до того, как популяция перестает реагировать на отбор (рис. 1).

Таким образом, за конечный уровень признака, по нашему мнению, необходимо принимать максимальное значение жизнеспособности по отношению к контролю того же

поколения. В наших исследованиях рост показателя жизнеспособности по отношению к контролю на ОПФ прекратился после 4-х поколений отбора, на ПФ – после двух. Близкие данные получены в работе Савченко и др. (1990), где эффективность отбора наблюдалась в течение 3-5 поколений. Таким образом, снижение приспособленности популяции, как ответ на давление отбора, можно фиксировать гораздо раньше, чем наступает кризис. Это подтверждается нашими данными по изучению динамики плодовитости самок на протяжении 6-ти поколений (рис. 2.А).

В ходе «+» отбора на оптимальном фоне наблюдалось достоверное снижение плодовитости в течение трех поколений. В четвертом поколении, когда показатель жизнеспособности достигает наивысшего значения, происходит

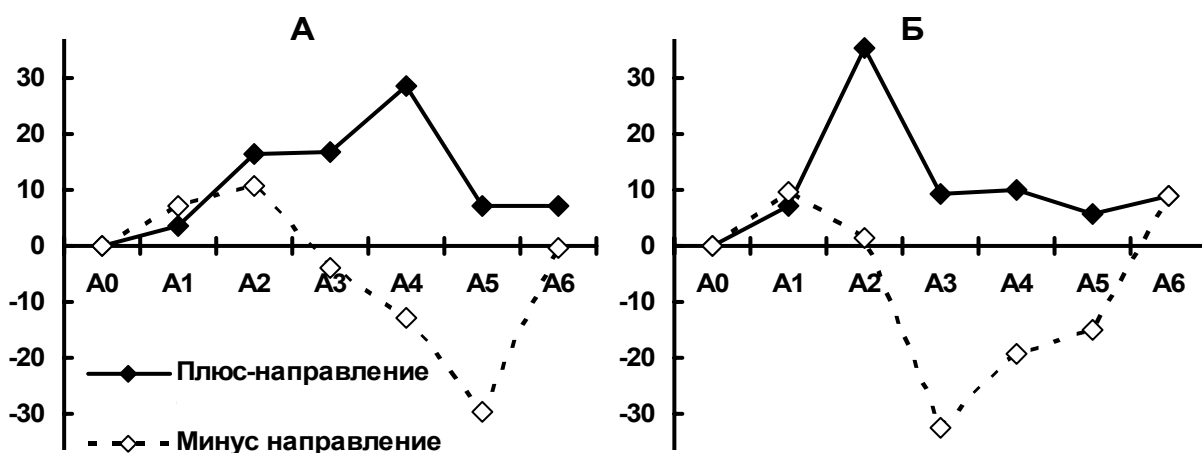


Рис. 1. Динамика ответа на отбор по жизнеспособности в плюс- и минус-направлениях на оптимальном (А) и пессимальном (Б) фоне.

На оси абсцисс – поколения отбора, на оси ординат – разница между жизнеспособностью контроля и отбора.

ДИНАМИКА ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ПОПУЛЯЦИЙ

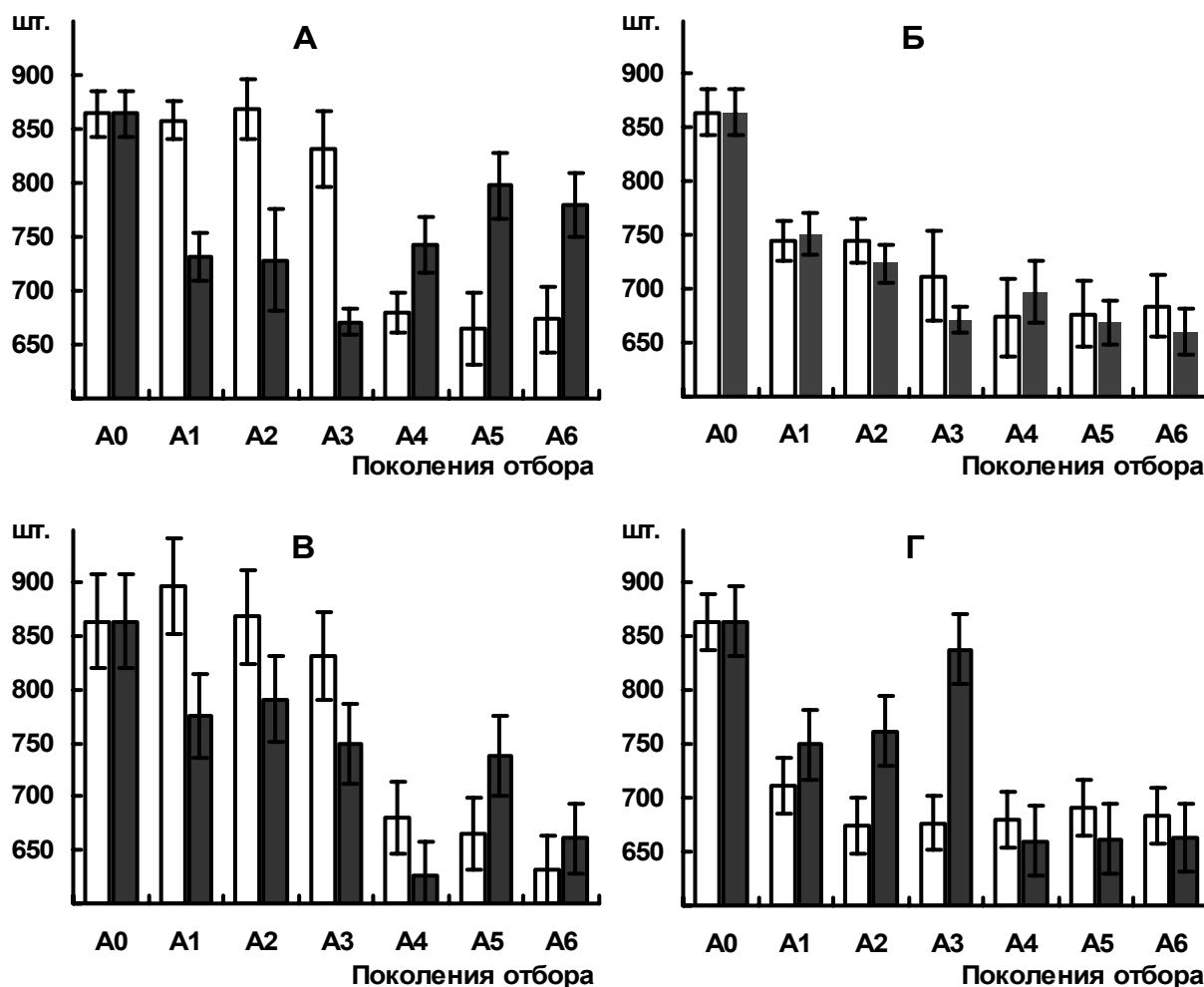


Рис. 2. Динамика индивидуальной плодовитости самок (шт.) в ходе плюс-отбора (А, Б) и минус-отбора (В, Г) на оптимальном (А, В) и пессимальном (Б, Г) фонах.

Светлые столбики – контроль, темные – отбор.

резкое повышение индивидуальной плодовитости самок. По нашему мнению, это приводит к увеличению генетической гетерогенности культуры. Наряду с высокожизнеспособными низкоплодовитыми, появляются низкожизнеспособные высокоплодовитые самки. После этого в А₅ и А₆ наблюдалось достоверное снижение эффективности ответа на отбор по показателю жизнеспособности, сопровождающееся увеличением плодовитости особей. В пессимальных условиях максимальный ответ на отбор фиксируется в А₂, при этом в А₁ наблюдается тенденция к увеличению плодовитости (рис. 2.Б) и снижение эффективности ответа на отбор в А₃. Увеличение индивидуальной плодовитости до уровня контроля в А₄, также привело к снижению ответа на отбор в А₅.

В других поколениях индивидуальная плодовитость особей на ПФ в период отбора оставалась на уровне контроля.

Исследования половой структуры популяции тутового шелкопряда в ходе «+» отбора показали стабильность в соотношении полов. На протяжении шести поколений отбора по жизнеспособности соотношение полов в популяции оставалось в пределах контроля (табл. 2).

Наблюдаемое нами снижение плодовитости свидетельствует о быстрой реакции популяции на действие фактора отбора. Таким образом, на фоне повышения жизнеспособности популяции наблюдается плейотропный антагонизм, являющийся механизмом поддержания генетической изменчивости популяций (Хендрик, 2003). Так как плодовитость является одной из компонент приспособленности, то её снижение может свидетельствовать о снижении приспособленности популяции.

Известно, что эффективность отбора зависит от генетической структуры исходной популяции. Несмотря на достаточную однород-

Таблица 2

**Соотношение полов (самцы/самки, %) в культуре тутового шелкопряда
после шести поколений альтернативного отбора**

Вариант отбора	Контроль	Отбор
Плюс- направление ОПФ	52/48	53/47
Плюс- направление ПФ	56/44	51/49
Минус- направление ОПФ	53/47	29/71
Минус- направление ПФ	54/46	21/79

Таблица 3

**Жизнеспособность гусениц тутового шелкопряда (%)
при отборе в «минус» направлении (2005-2007 гг.)**

Поколения отбора	Оптимальный фон		Пессимальный фон	
	контроль	отбор	контроль	отбор
Контроль, A ₀	88,99±1,26	88,99±1,26	82,77±1,22	82,77±1,22
A ₁	88,99±1,26	96,23±1,90*	82,77±1,22	92,31±2,00*
A ₂	81,12±1,46	91,84±4,47	76,79±1,71	78,26±1,60
A ₃	81,81±1,95	77,78±0,80**	89,72±2,00	57,14±1,70***
A ₄	76,97±1,36	64,29±1,60	90,54±1,63	71,43±1,80**
A ₅	91,32±1,45	61,54±1,50***	86,11±1,27	71,03±2,42**
A ₆	89,26±1,72	88,73±1,41	64,72±1,47	73,75±1,25

*p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001 (достоверность различий по отношению к контролю A₀).

ность исходного материала, наблюдаемый позитивный ответ на отбор свидетельствует о высокой генетической изменчивости по этому признаку.

Одной из существенных особенностей поведения линий в процессе отбора в нашем эксперименте является асимметрия в величине ответа на отбор в «+» и «-» направлениях. Нами показано, что ответ при отборе в «-» направлении более интенсивный по амплитуде, чем ответ на отбор в «+» направлении (рис. 1). Как указывают В.К. Савченко и др. (1990), это связано с различиями в структуре генетической изменчивости исходных популяций. Если реакция на отбор ограничивается относительно небольшим числом поколений в популяциях с невысокой генетической изменчивостью (что характерно для искусственных популяций), то общий ответ в минус направлении превышает общий ответ в плюс направлении.

В наших экспериментах достоверный ответ на отбор в «-» направлении был получен только в третьем поколении на ОПФ и во втором на ПФ (табл. 3). В дальнейшем эффектив-

ность отбора увеличилась до максимального значения в пятом поколении (на 27,45 % ниже родительского поколения) при оптимальных условиях содержания, и в третьем, при пессимальных (на 25,63% ниже родительского поколения).

В дальнейшем, как и в вариантах «+» отбора, его эффективность падала, хотя ответ на отбор продолжался. Анализ разницы между показателями жизнеспособности в контролях и вариантах отбора по поколениям (рис. 1) подтверждает это. Показатель индивидуальной плодовитости на ОПФ незначительно уменьшается в A₁, в дальнейшем достоверных отличий не наблюдается (рис. 2.В). В то же время наблюдается резкое изменение соотношения полов. К пятому поколению, когда жизнеспособность становится максимально низкой, количество самок возрастает до 69% на ОПФ, увеличиваясь в дальнейшем до 71% в шестом поколении (табл. 2).

На пессимальном фоне отбор в «-» направлении сопровождался снижением жизнеспособности в A₃ и достоверным увеличением

индивидуальной плодовитости самок (рис. 2.Г).

По нашему мнению, в основе такого явления лежат механизмы поддержания гомеостаза на популяционном уровне, о чем свидетельствует резкое изменение соотношения полов в данном варианте отбора (табл. 2). В популяции преобладают самки. К шестому поколению их количество на ПФ возрастает до 79 %. Наблюдается стремление популяции выйти из кризисной ситуации за счет изменения соотношения полов и, следовательно, увеличения численности.

Проведённые нами исследования влияния альтернативного отбора по жизнеспособности дают основания утверждать, что в искусственных популяциях тутового шелкопряда происходят процессы саморегуляции. Случаи восстановления плодовитости можно объяснить тем, что генный фонд обладает тонко сбалансированной структурой и его компоненты строго адаптированы. Популяция стремится к новому равновесному состоянию, причем, не только на генетическом уровне, а и на уровне структурной организации. Так, при отборе на повышение жизнеспособности при достижении этим показателем максимального значения наблюдается повышение индивидуальной плодовитости самок, приводящее к увеличению гетерогенности культуры. Соотношение полов при этом не меняется. В ответ на продолжающийся отбор параллельно идут процессы, связанные со стремлением к восстановлению средних параметров. При «—» отборе, когда падает жизнеспособность, индивидуальная плодовитость самок изменяется не стабильно, но резко меняется соотношение полов в сторону увеличения доли самок.

Таким образом, задолго до наступления кризисных ситуаций в популяциях, во-первых, наблюдается снижение компонент приспособленности и, во-вторых, включаются механизмы, приводящие к восстановлению оптимальных структурных параметров и численности популяции.

Понимание механизмов существования искусственных популяций как сложных биологических систем со своей структурной и функциональной организацией позволяет разрабатывать эффективные методы управления, как при реализации программ технической энтомологии, так и в ходе решения природоохранных задач.

Автор благодарит младшего научного сотрудника Н.Н. Коваленко-Рудай за помощь в проведении экспериментальных работ.

ЛИТЕРАТУРА

- Артамонова В.С., Махров А.А. Неконтролируемые генетические процессы в искусственно поддерживаемых популяциях: доказательство ведущей роли отбора в эволюции // Генетика. — 2006. — Т. 42, № 3. — С. 310-324.
- Васильева Л.А., Никоро З.С. Динамика ответов на отбор и анализ причин селекционного плато в популяциях *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 1976. — Т. 12, № 4. — С. 1573-1583.
- Гайдук К.В., Злотин О.З., Маркина Т.Ю. Дифференциация гусениц шовковичного шелкопряда первого віку за реакцією переваги на певний кормовий подразник // Науково-технічний бюлетень. — Харків: Інститут тваринництва УААН, 2003. — № 84. — С. 43-46.
- Захидов Н.А. Некоторые приемы повышения жизнеспособности гусениц с прозрачным покровом // Шелк. — 1967. — № 4. — С. 27-30.
- Злотин А.З., Головки В.О. Экология популяций и культур насекомых. — Харьков: РИП Оригинал, 1998. — 208 с.
- Злотин А.З., Кораблева Е.С., Акименко Л.М. Новый способ отбора высоко жизнеспособного потомства тутового шелкопряда // Докл. ВАСХНИЛ. — 1974. — Т. 3. — С. 31-34.
- Куликов А.М., Марец Ф., Митрофанов В.Г. Влияние плотности популяции на динамику вытеснения рецессивной летальной мутации $L(2)M167^{DTS}$ из экспериментальных популяций *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 2005. — Т. 41, № 3. — С. 326-333.
- Маркина Т.Ю., Бачинська Я.О. Оптимізація генетичної структури популяцій на прикладі лускокрилих комах // Біологія та валеологія. Збірник наукових праць. — Харків: ХДПУ, 2005. — Вип. 7. — С. 83-93.
- Маркина Т.Ю., Пальчик О.А. Методи регулювання статевої структури культури шовковичного шелкопряда // Біологія та валеологія. Збірник наукових праць. — Харків: ХНПУ, 2006. — Вип. 8. — С. 50-61.
- Остапенко Л.Н., Злотин А.З. Новый способ отбора высоко жизнеспособных гусениц тутового шелкопряда по реакции хемотаксиса // Изв. Харьк. энтом. общ-ва. — Т. 8, вып. 1. — 2000. — С. 173-175.
- Рокицкий П.Ф., Савченко В.К., Добина А.И. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе. — Минск: Наука и техника, 1977. — 200 с.

МАРКИНА

- Савченко В.К., Тананко М.В., Добица А.И. Селекционное плато при длительном отборе в экспериментальных популяциях дрозофилы // Генетика. – 1990. – Т. 26, № 10. – С. 1573-1583.
- Хедрик Ф. Генетика популяций. – М.: Техносфера, 2003. – 592 с.
- Шовківництво / Головка В.О., Злотін О.З., Браславський М.Ю. та ін. – Харків: Орігінал, 1998. – 416 с.
- Black W.C., Hatchett J.H., Krchma L.J. Allosyme variation among populations of the Hessian fly (*Mayetiola destructor*) in the United States // J. Hered. – 1990. – V. 81, № 4. – P. 331-337.
- Mallet J., Barton N. Inference from clines stabilized by frequency-dependent election // Genetics. – 1989. – V. 22, № 4. – P. 967-976.

Поступила в редакцію
15.05.2009 з.

DYNAMICS OF VIABILITY OF THE POPULATIONS OF *BOMBYX MORI* (LEPIDOPTERA, BOMBYCIDAE) UNDER SELECTION

T. Yu. Markina

*G.S. Skovoroda Kharkiv National Pedagogical University
(Kharkiv, Ukraine)*

The effect of alternative selection for viability on the biological characteristics and structure parameters of the silkworm artificial population has been investigated. In the course of selection, a decrease of adaptability components has been marked. At the same time, the mechanisms leading to a recovery of optimal structure parameters turn on. In the variant of plus-gradient selection, the recovery of population heterogeneity is going on because of increasing of individual female fertility. Minus-gradient selection results in a dramatic change in sex ratio in favor of females.

Key words: *Bombyx mori* L., artificial population, alternative selection, viability, fertility, sex structure

ДИНАМІКА ЖИТТЄЗДАТНОСТІ ПОПУЛЯЦІЙ *BOMBYX MORI* (LEPIDOPTERA, BOMBYCIDAE) ЗА ДІЇ ДОБОРУ

Т. Ю. Маркіна

*Харківський національний педагогічний університет ім. Г.С. Сковороди
(Харків, Україна)*

Досліджено вплив альтернативного добору за життєздатністю на біологічні показники та структурні параметри штучних популяцій шовковичного шовкопряда. В ході добору виявлено зниження компонент пристосованості популяції. При цьому включаються механізми, що призводять до відновлення оптимальних структурних параметрів та чисельності популяції. У варіанті добору у плюс-напрямі відновлення гетерогенності популяції проходить шляхом збільшення індивідуальної плодючості самок. Добір у мінус-напрямі призводить до змін співвідношення статей у бік самок.

Ключові слова: *Bombyx mori* L., штучні популяції, альтернативний добір, життєздатність, плодючість, статеві структура