

На правах рукописи

Яковлева Екатерина Юрьевна

**Эволюционные изменения и фенотипическая пластичность
параметров жизненного цикла *Drosophila melanogaster*
под влиянием различных факторов окружающей среды**

Специальность 1.5.14. Энтомология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2026

Диссертация выполнена на кафедре биологической эволюции Биологического факультета Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

Научный руководитель: **Куликов Алексей Михайлович**
доктор биологических наук, заведующий лабораторией эволюционной генетики развития Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова» Российской академии наук

Официальные оппоненты: **Колесникова Татьяна Дмитриевна**
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории молекулярной цитогенетики Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт молекулярной и клеточной биологии» Сибирского отделения Российской академии наук

Кузнецова Наталия Александровна
доктор биологических наук, доцент, профессор кафедры зоологии и экологии Института биологии и химии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Московский педагогический государственный университет»

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» Дальневосточного отделения Российской академии наук, г. Владивосток

Защита состоится «___» декабря 2026 года в _____ часов на заседании диссертационного совета 24.1.119.01 (Д 003.033.01) при Институте систематики и экологии животных СО РАН по адресу:
630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе, д. 11.
Тел. +7(383)217-09-73, e-mail: dis@eco.nsc.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института систематики и экологии животных СО РАН: <http://www.eco.nsc.ru>.

Автореферат разослан: «___» _____ 2026 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук

Петрожицкая
Людмила Владимировна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования и степень разработанности темы. Окружающая среда непрерывно меняется, и организмы адаптируются к ней. Количество плодовитых потомков, произведенных организмом за жизнь, – классический показатель приспособленности – лишь один из параметров жизненного цикла, который меняется в ходе адаптации. Как и за счет каких механизмов в ходе адаптации изменяются другие параметры жизненного цикла, такие как продолжительность жизни и возрастная динамика плодовитости и смертности, остается гораздо менее изученным вопросом.

Адаптация к условиям внешней среды для насекомых тесно связана с изменчивостью параметров жизненного цикла. Выраженная стадийность развития, метаморфоз и способность многих видов переходить в состояние диапаузы создают широкие возможности для пластических и эволюционных изменений темпов размножения и развития, продолжительности жизни и возрастной динамики смертности и плодовитости. Поэтому изучение данных показателей представляет интерес как для эволюционной биологии, так и для энтомологии.

Для изучения эволюции параметров жизненного цикла и приобретения адаптаций в 2014 г. был начат долгосрочный эволюционный эксперимент на мухах *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera, Drosophilidae), взятых из природы. Способность популяций этого двукрылого к быстрым изменениям многих признаков под действием отбора, простота культивирования и хорошая изученность вида с точки зрения генетики и особенностей жизненного цикла обуславливают его широкое использование в эволюционных экспериментах. Кроме того, биологические особенности *D. melanogaster* – эврибионтность, синантропность, жизнь на эфемерных субстратах – делают вид ценным объектом энтомологических и экологических исследований, особенно в контексте изучения адаптаций к условиям среды, жизненных стратегий и взаимодействий с микроорганизмами.

Темпы старения и продолжительность жизни у насекомых чрезвычайно разнообразны и могут существенно различаться даже между особями одного вида, например между репродуктивными и рабочими кастами общественных насекомых (Jemielity et al., 2005; Promislow et al., 2022). *D. melanogaster* является стареющим организмом, то есть вероятность смерти с возрастом растет (Jones et al., 2014; Promislow et al., 2022). Старение дрозофил можно охарактеризовать по возрастной динамике смертности и плодовитости. Факторы отбора, лежащие в основе эволюции продолжительности жизни и старения, остаются по сей день дискуссионными и требуют изучения. Снижение продолжительности жизни может быть интерпретировано как полезная адаптация, повышающая эволюционный потенциал популяции (Weismann, 1889; Скулачев, 1999) и поддерживаемая отбором (Longo et al., 2005; Woods et al., 2011; Марков, 2012; Lohr et al., 2019). С другой стороны, сокращение продолжительности жизни можно рассматривать с позиции комплекса идей классической эволюционной теории старения (Hamilton, 1966; Rose, 1991; Kirkwood, 1977), базирующейся на идеях Медавара о снижении эффективности отбора с возрастом особей (Medawar, 1952) и гипотезе Уильямса (Williams, 1957) о наличии аллелей, повышающих приспособленность в молодости ценой снижения

приспособленности в позднем возрасте.

Согласно проверяемым следствиям из этих идей высокая неизбирательная внешняя (экзогенная) смертность должна приводить к наследуемому сокращению продолжительности жизни и сдвигу репродукции на ранние сроки (Williams, 1957; Stearns et al., 2000); тогда как избирательная экзогенная смертность (зависящая от состояния организма), напротив, может вести к увеличению продолжительности жизни (Williams, Day, 2003; Chen, Maklakov, 2012). В ряде исследований показано, что адаптация к стрессовым условиям имитирует условия избирательной или неизбирательной смертности, и сложившиеся условия отбора могут влиять на параметры жизненного цикла. На проверку идей об эффекте экзогенной смертности нацелены тестирования дрозофил, адаптировавшихся к стрессовым кормам, крахмальному и солёному, в гомогенных условиях, то есть без возможности выбора корма.

Снижая шансы особи на долгую жизнь, высокая смертность должна способствовать эволюции ускоренного снижения отдельных компонент приспособленности с возрастом (старения). Отбор на отложенную репродукцию, напротив, должен способствовать повышению продолжительности жизни. Для проверки этой идеи в настоящем исследовании велся отбор дрозофил на размножение в позднем возрасте и тестировалась продолжительность жизни отбираемых мух от поколения к поколению.

Различные экологические факторы могут модулировать характер смертности и отбор на позднюю и раннюю репродукцию. Однако в природе условия повсюду неоднородны. В связи с этим логичным продолжением исследования стало тестирование параметров жизненного цикла дрозофил, адаптировавшихся к тем же стрессовым кормам, крахмальному и солёному, но в условиях возможности выбора между ними. Предполагается, что гомогенная среда, обеспечивая постоянный однонаправленный отбор, способствует экологической специализации (Lynch, Gabriel, 1987), а в пространственно гетерогенных условиях адаптации могут идти по пути как специализации, так и генерализации, что находит отражение в изменении параметров жизненного цикла мух.

Еще одна причина, по которой эволюцию параметров жизненного цикла целесообразно изучать на дрозофилах, связана с особенностями их микробиоты. Лабораторные линии *D. melanogaster* – организмы с относительно простым микробным сообществом, но связи между его компонентами (дрожжами и бактериями), а также с организмом хозяина аналогичны тем, что складываются в более разнообразных природных сообществах (Erkosar et al., 2013; Erkosar, Leulier, 2014; Newell, Douglas, 2014; Hoang et al., 2015; Trinder et al., 2017; Douglas, 2018).

В ряде исследований показан вклад симбиотической микробиоты в приобретение дрозофилами адаптаций и её влияние на параметры жизненного цикла. Чаще всего акцент сделан на бактериальном компоненте (Cooper, 1960; Begon, 1982; Ren et al., 2007; Anagnostou et al., 2010; Gould et al., 2018), хотя дрожжи также являются неотъемлемой частью микробиоты дрозофил и основным источником пищи личинок и

имаго (Cooper, 1960; Begon, 1982; Anagnostou et al., 2010; Ивницкий и др., 2018). Таким образом, взаимодействие дрозофил с дрожжами представляет собой удобную модель для исследования сразу двух тесно связанных аспектов экологии насекомых — трофических и симбиотических связей. Изменение дрожжевого сообщества способно одновременно изменять качество пищевого ресурса и физиологическое состояние хозяина, что может отражаться на продолжительности жизни, возрастной динамике плодовитости и смертности. В серии тестирований нами изучена модификационная изменчивость по продолжительности жизни и плодовитости мух под влиянием дрожжевой микробиоты и отдельных её компонентов, а также роль микробиоты в эволюционных изменениях продолжительности жизни дрозофил.

Следует подчеркнуть, что фокусом работы было изучение долговременных изменений параметров жизненного цикла *D. melanogaster* на стадии имаго в ходе адаптации к различным условиям среды. Природа этих изменений может быть эволюционной в узком смысле (то есть предполагающей только генетические механизмы наследования), эволюционной в широком смысле (то есть подразумевающей также эпигенетические и поведенческие механизмы наследования) или носить характер долговременных фенотипических сдвигов (Futuyma et al., 2017), но анализ механизмов реализации этих изменений выходит за рамки настоящего исследования. В любом случае наблюдаемые в эксперименте адаптивные изменения — начальный этап эволюционных изменений под действием стрессовых факторов среды.

Объект и предмет исследования. Объектом исследования выступают лабораторные линии плодовой мухи *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera, Drosophilidae), происходящие от природной популяции и длительно культивируемые в различных условиях среды. Предмет исследования — фенотипическая пластичность и эволюционные изменения параметров жизненного цикла *D. melanogaster* на стадии имаго, включая продолжительность жизни, возрастную динамику смертности и плодовитости и эффективность размножения, под влиянием трофических условий, пространственной гетерогенности среды, ассоциированной микробиоты и отбора на отложенную репродукцию.

Цель и задачи исследования. Цель настоящего исследования — выявление закономерностей эволюции параметров жизненного цикла *Drosophila melanogaster* под действием различных факторов отбора и прояснение роли симбиотической микробиоты в эволюционных изменениях и фенотипической пластичности продолжительности жизни и плодовитости.

Для достижения поставленной цели в работе решаются следующие задачи:

1. Протестировать изменения параметров жизненного цикла линий *D. melanogaster*, адаптированных к неблагоприятным трофическим условиям (обеднённому крахмальному корму и корму с повышенным содержанием соли) в гомогенных условиях;
2. Оценить влияние пространственной гетерогенности среды (возможность выбора между крахмальным и солёным кормами) на параметры жизненного цикла в ходе

- адаптации *D. melanogaster* к этим неблагоприятным трофическим условиям;
3. Протестировать влияние дрожжевого симбиотического сообщества и отдельных его компонентов на параметры жизненного цикла дрозофил путем сопоставления линии мух с обеднённой дрожжевой микробиотой и контрольной линии, сохраняющей естественную микробиоту;
 4. Оценить изменение продолжительности жизни имаго в линии мух, отбираемой на позднее размножение, и определить вклад генетического и микробиологического факторов в наблюдаемые изменения по продолжительности жизни.

Методы исследования. В работе применялись методы эволюционных экспериментов на модельном организме плодовой мухе *D. melanogaster*, методы микробиологического посева, статистические методы анализа данных и графические методы их представления.

Научная новизна работы. В настоящем исследовании представлены результаты долгосрочного эволюционного эксперимента по адаптации к неблагоприятным условиям среды лабораторных линий *D. melanogaster*, недавно произведенных от природной популяции (Марков и др., 2015, 2016). Полученные аутбредные линии дрозофил характеризовались генетическим разнообразием, свойственным для диких популяций, что позволяло вести отбор в различных условиях среды или по определенным признакам. Благодаря данному эксперименту прояснен вопрос о характере влияния неизбирательной и избирательной смертности на изменение продолжительности жизни, что сделано на *D. melanogaster* впервые.

В работе впервые изучается влияние пространственной гетерогенности среды на эволюцию параметров жизненного цикла в условиях адаптации к неблагоприятным условиям. Ранее изучалось лишь влияние временной гетерогенности среды на ход адаптационного многоклеточных организмов и не затрагивался вопрос изменения параметров жизненного цикла в подобных условиях.

В исследовании продемонстрированы существенные пластические изменения параметров жизненного цикла макроорганизма под действием неизученных ранее компонентов его дрожжевой микробиоты. Впервые показано, что эволюционные изменения продолжительности жизни могут происходить не только и не столько за счет изменений генетического состава подопытной популяции макроорганизмов (как предполагают классические эволюционные модели), сколько за счет изменений микробиоты, которая также подвергается отбору и может существенно влиять на продолжительность жизни хозяина. Данный результат согласуется с хологеномной теорией эволюции, согласно которой в качестве единицы отбора следует рассматривать не изолированный организм, а многоклеточный организм и ассоциированную с ним микробиоту.

Теоретическая и практическая значимость работы. Продолжительность жизни, плодовитость и эффективность размножения являются показателями приспособленности, поэтому понимание механизмов их эволюции под действием различных факторов отбора проясняет ключевой вопрос эволюционной биологии о

механизмах приобретения адаптаций.

D. melanogaster является одной из наиболее разработанных моделей старения насекомых, поэтому выявленные закономерности позволяют формулировать гипотезы о механизмах эволюции продолжительности жизни и динамики размножения у других насекомых со схожим типом жизненного цикла.

Эскалация климатических изменений, инвазионных процессов, усиливающееся техногенное загрязнение и аккумуляция негативного антропогенного влияния на природную среду, ускоряющаяся потеря биологического разнообразия ведут к резким изменениям условий среды обитания во многих регионах мира, что должно способствовать ускорению эволюционных перестроек. В этих условиях практическая значимость работы состоит в лучшем понимании и умении прогнозировать, какими путями и за счет каких механизмов может происходить быстрая адаптация организмов к меняющимся условиям среды. Симбиотические микроорганизмы имеют более короткий жизненный цикл, чем организм хозяина, и могут первыми приспосабливаться к стрессовым условиям, тем самым определяя вектор адаптации макроорганизма. Исследования на *D. melanogaster* позволяют выявить закономерности этих процессов и сформулировать подходы к их изучению у других насекомых.

Положения, выносимые на защиту:

1. Адаптация мух *D. melanogaster* к двум неблагоприятным кормам (крахмальному и солёному) приводит к разному характеру изменений параметров жизненного цикла: на крахмальном корме сокращается продолжительность жизни, повышается ранняя плодовитость (измерена как количество отложенных самками яиц) и ускоряется репродуктивное старение самок, а на солёном корме – изменений не наблюдается. Это обусловлено разным характером смертности: на солёном корме смертность более избирательная, чем на крахмальном.
2. Пространственная гетерогенность среды с возможностью выбора между двумя неблагоприятными кормами (крахмальным и солёным) вызывает миграционную активность и способствует адаптации дрозофил сразу к обоим кормам (генерализации), что проявляется в увеличении продолжительности жизни и сдвиге репродукции на более поздний возраст по сравнению с мухами контрольной линии и мухами, адаптирующимися к тем же неблагоприятным кормам в гомогенных условиях.
3. Дрожжи вступают в длительную ассоциацию с дрозофилами, и характер их взаимодействия не транзитный. Подавление дрожжевой микробиоты мух ведет к росту средней продолжительности жизни, снижению плодовитости и сдвигу её на более поздний возраст, что не позволяет достичь той же суммарной плодовитости, что и у мух в присутствии дрожжей.
4. Отбор мух *D. melanogaster* на позднее размножение приводит к значительному росту продолжительности жизни в отбираемой популяции не только за счет генетического состава подопытной популяции макроорганизмов, но и вследствие изменения микробиоты, которая также подвергается отбору.

Степень достоверности полученных результатов. Полученные в работе

выводы основываются на результатах долгосрочного эволюционного эксперимента, серии из 14 тестирований лабораторных линий дрозофил, а также анализе обширных литературных данных. В работе применены методы статистического анализа, которые соответствуют задачам и специфике полученных данных, объем данных достаточен для решения поставленных задач. Это позволяет говорить о высокой степени достоверности результатов исследования.

Апробация полученных результатов. Основные положения работы представлены и обсуждены на российских и международных научных конференциях: *Ecology and Evolutionary Biology Symposium* (Стамбул, Турция, 17–19 июля 2023); *IV-я международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции»* (Москва, Россия, 17–20 октября 2022); *XVI съезд Русского энтомологического общества* (Биологический факультет МГУ, Москва, Россия, 22–26 августа 2022 г.); *Ломоносовские чтения 2021, 2022* (МГУ, Москва, Россия, 20–29 апреля 2021 г., 18–20 апреля 2022 г.); *The 2019 Congress of the European Society for Evolutionary Biology (ESEB 2019)* (Турку, Финляндия, 19–24 августа 2019 г.); *22-я и 23-я Международная Пушкинская школа-конференция молодых ученых «Биология – наука XXI века»* (Пушино, Россия, 23–27 апреля 2018 г., 15–19 апреля 2019 г.); *Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2019» и «Ломоносов-2021»* (Москва, Россия, 8–12 апреля 2019 г., 12–23 апреля 2021 г.); *The Jyväskylä Winter School of Ecology. Workshop "Molecular Evolution: Patterns and Causes"* (Йювяскюля, Финляндия, 20–22 февраля 2019 г.).

Публикации. Основные результаты диссертационной работы отражены в 11 печатных работах, в том числе в 4 статьях, опубликованных в рецензируемых научных журналах, входящих в перечень научных журналов ВАК и базы цитирования Scopus и Web of Science.

Структура и объем диссертации. Работа состоит из введения, обзора литературы, материалов и методов, результатов работы и их обсуждения, заключения, выводов, списка литературы из 297 источников и приложения. Работа изложена на 205 страницах, включает в себя 21 рисунок и 8 таблиц.

Личный вклад автора. Автор работы являлся ключевым (а часто и единственным) исполнителем всех этапов исследования. Постановка и дизайн тестирований выполнены автором совместно с Марковым А.В. и Наймарк Е.Б.; линии дрозофил Мбд и Ма выводились и поддерживались автором самостоятельно; линии, содержащиеся на солёном и крахмальном кормах, а также линии из двойного бокса, которые использовались в Тестах 1–7, поддерживались Марковым А.В. и Наймарк Е.Б. и ими предоставлены для тестирований; остальные линии дрозофил поддерживались на кафедре биологической эволюции её сотрудниками к.б.н. Перфильевой К.С., к.б.н. Широковой Н.Г. и Корниловой М.Б. и ими предоставлены для тестирований; Тесты 1–3, 9–10 и 12 проводились лично автором; Тесты 4–7 проводились автором при участии студентов биологического факультета МГУ Горшковой А.А. и Фетисовой Е.С.; Тесты 8 и 11 проводились автором при консультировании микробиолога, к.б.н. Максимовой И.А.; Тест 13 проводился автором при участии студентов биологического факультета

МГУ Мерзликина Д.С. и Мироновой Е.А.; Тест 14 проводился автором при участии студентов биологического факультета МГУ Мерзликина Д.С., Завьялова А.Е. и Маслова А.А.; статистическая обработка всех результатов и их графическое представление проводились автором; интерпретация полученных результатов и их публикация в научных журналах проводились автором совместно с научными консультантами Марковым А.В., Наймарк Е.Б., Максимовой И.А.

Благодарности. Автор работы выражает глубокую благодарность заведующему кафедрой биологической эволюции биологического факультета МГУ с 2014 по 2023 гг., д.б.н. Маркову А.В. за научное руководство, помощь в планировании и проведении тестирований, моральную поддержку; д.б.н., заведующему лабораторией эволюционной генетики развития Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН Куликову Алексею Михайловичу за научное руководство работой на её завершающем этапе и моральную поддержку; ведущему научному сотруднику Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, д.б.н. Наймарк Е.Б. за участие в проведении тестирований, научное консультирование и моральную поддержку; сотрудникам кафедры биологии почв факультета почвоведения МГУ к.б.н. Максимовой И.А., к.б.н. Качалкину А.В., к.б.н. Белову А.А. за научное консультирование и помощь при проведении микробиологической части исследования (идентификации видов дрожжей); сотрудникам кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ к.б.н. Ивницкому С.Б. и к.б.н. Лысенкову С.Н. за научное консультирование при проведении исследования; сотрудникам кафедры биологической эволюции биологического факультета МГУ к.б.н. Перфильевой К.С., к.б.н. Широковой Н.Г. и Корниловой М.Б. за поддержание лабораторных линий дрозофил и помощь в проведении исследования; студентам биологического факультета МГУ Горшковой А.А., Фетисовой Е.С., Мерзликину Д.С., Завьялову А.Е., Маслову А.А., Мироновой Е.А. за участие в проведении тестирований на лабораторных линиях *D. melanogaster*; а также всем сотрудникам кафедры биологической эволюции, кафедры энтомологии биологического факультета МГУ и сотрудникам Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН за ценные советы по улучшению отдельных частей исследования и огромную моральную поддержку.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

1. Экспериментальные популяции *Drosophila melanogaster*

В исследовании использовались линии мух *Drosophila melanogaster* Meig. (Diptera, Drosophilidae), произошедшие от природной популяции, пойманной на юго-западе Москвы осенью 2014 г. (Марков и др., 2015, 2016). Линии являются аутбредными, что позволяет предполагать сохранение в них генетической изменчивости, характерной для диких мух. В поддержку этого свидетельствуют результаты полногеномного секвенирования аутбредных популяций *D. melanogaster*, участвовавших в долгосрочном эволюционном эксперименте Майкла Роуза (Rose, 1984a, 1984b; Rose et al., 2002; Rose et al., 2008). Несмотря на более чем 900 поколений лабораторного содержания (с 1975 по 2010 г.), во всех изученных популяциях

сохранялась генетическая изменчивость, уровень которой превышал предсказанный моделями (Phillips et al., 2016).

Долгосрочный эволюционный эксперимент состоит из популяций *D. melanogaster*, контрольных и находящихся под отбором, далее популяции именуются линиями. Линии непрерывно содержатся в боксах из оргстекла при комнатной температуре и естественном освещении, самцы и самки содержатся вместе, поколения пересекаются. Корм подается в пробирках и еженедельно заменяется его треть (рис. 1, а).

В исследовании используются следующие линии:

- Контрольные линии (обозначаются Мн), содержащиеся на контрольном (стандартном благоприятном) корме (корм Н) и не подвергающиеся направленному экспериментальному отбору;

- Линии, содержащиеся на обеднённом простыми сахарами корме на основе крахмала (линии Мк, корм К);

- Линии, содержащиеся на солёном корме (линии Мс, корм С с добавлением NaCl в концентрации от 4 до 7%);

- Линии, представляющие собой единую, частично подразделенную популяцию, содержащуюся в пространственно гетерогенной среде (в боксе, в одном из отсеков которого находится корм С, а в другом – К). В стенке, разделяющей отсеки, имеется отверстие диаметром 3 мм, допускающее миграцию мух между отсеками (рис. 1, а, двойные боксы). Мсс – мухи из «солёного» отсека, Мкс – мухи из сообщающегося с ним «крахмального» отсека;

- «Нистатиновая» линия мух, полученная от мух из линии Мн путем содержания на контрольном корме с добавлением фунгистатического препарата нистатина. Линия характеризуется обеднённой дрожжевой микробиотой (линия Мбд, корм Бд);

- Линия мух, отбираемых на позднее размножение, представляет собой последовательно сменяющие друг друга одновозрастные когорты, размножающиеся в возрасте от 68 до 85 дней, культивируется на контрольном корме (линия Ма). Линия получена от мух из контрольной линии в возрасте 83–85 дней.

2. Схема тестирования подопытных популяций

Для того, чтобы протестировать представителей экспериментальной линии на продолжительность жизни, эффективность размножения или плодовитость, берется выборка мух из экспериментального бокса (рис. 1, а) и одно поколение выращивается на контрольном корме для снятия материнского эффекта (то есть влияния условий содержания мух) на параметры жизненного цикла (рис. 1, б).

Тестирование мух на эффективность размножения на разных кормах проводится в пробирках (рис. 1, в). Под эффективностью размножения понимается количество потомков, произведенных парой родителей за определенный период времени.

Тестирование мух на продолжительность жизни (далее ПЖ) и плодовитость проводится в одновозрастных когортах. Мухи, вышедшие из куколок в течение трех-пяти дней, выпускаются в стандартный бокс из оргстекла (рис. 1, г). Каждый день, вплоть до гибели последней мухи, производится учет погибших мух и определяется их

пол. На основе этих данных рассчитывается ПЖ и динамика смертности. Корм, на котором проводится тестирование, подается в чашках Петри и заменяется каждые три дня. Через 1 ч после постановки свежего корма в бокс чашки изымаются из бокса для подсчета отложенных яиц, а затем возвращаются обратно (рис. 1, д). На основе полученных данных рассчитывается возрастная динамика плодовитости самок, то есть плодовитость фиксируется каждые три дня на протяжении всей их жизни.

Тестирование всех сопоставляемых линий проводится строго одновременно. Параметры жизненного цикла мух (даже из одной и той же линии), протестированных в разные моменты времени, не следует сопоставлять напрямую, так как на них воздействует множество неконтролируемых или лишь частично контролируемых факторов, таких как атмосферное давление, влажность, освещенность и т. д.

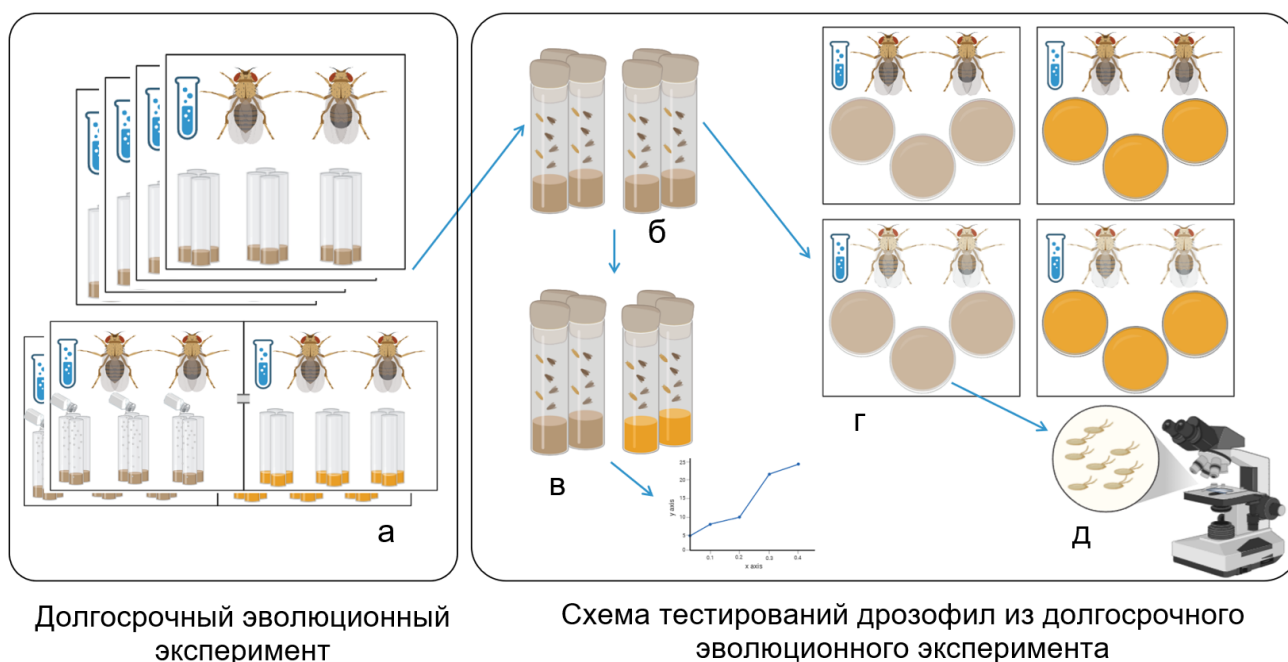


Рисунок 1. Схема долгосрочного эволюционного эксперимента (а) и тестирования мух на параметры жизненного цикла (б-д): б – снятие материнского эффекта в тестируемых линиях на контрольном корме, в – тестирование имаго на эффективность размножения, г – тестирование когорт на продолжительность жизни; д – оценка динамики плодовитости самок.

3. Анализ данных

Данные по возрастной динамике смертности представлены в виде кривых выживания. Оценка влияния различных факторов (линии мух, пола, типа корма и/или подсева дрожжей на корм) на ПЖ, плодовитость и эффективность размножения проведена с помощью дисперсионного анализа и логарифмического рангового критерия. Значимость различий по ПЖ между парами линий оценивалась с помощью теста Тьюки или Ньюмена–Кейлса с поправкой на множественные сравнения. Значимыми считались различия при скорректированном р-значении $< 0,05$.

На основе данных о числе яиц, откладываемых самками, вычислено среднее число яиц на одну самку (абсолютная плодовитость), средний возраст самки, откладывающей яйца (СВС), и суммарный коэффициент плодовитости (СКП).

Расчеты и анализ данных проводились в программе Microsoft Excel и на языках R (R Core Team, 2015, 2021, 2024) и Python. Иллюстрации в работе выполнены в

программах Microsoft Excel, Adobe Photoshop, Adobe Illustrator, GIMP, на языках R и Python и с помощью портала BioRender.com.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Изменение параметров жизненного цикла дрозофил в ходе адаптации к неблагоприятным кормам в гомогенных условиях

1.1. Адаптация к обеднённому корму на основе крахмала

Для оценки изменения параметров жизненного цикла дрозофил в ходе адаптации к крахмальному корму была оценена ПЖ, возрастная динамика смертности и плодовитости мух из данной линии (Мк) и контрольной линии (Мн). Тестирование проводилось на крахмальном (К) и контрольном (Н) кормах. Мухи на момент тестирования адаптировались к соответствующему корму в течение 10 месяцев (что эквивалентно примерно 20-25 поколениям).

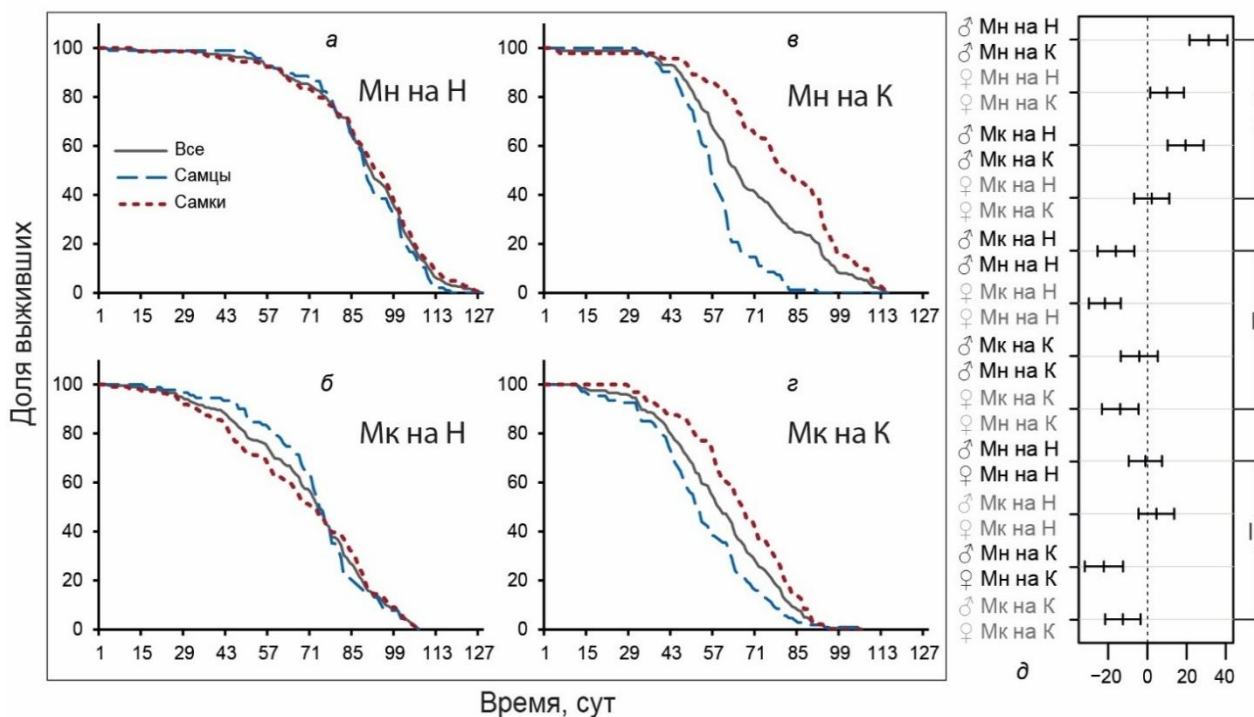


Рисунок 2. Кривые выживания мух *D. melanogaster* и сравнение средней ПЖ в разных линиях: в линии Мн при содержании на стандартном корме Н (а) и крахмальном К (в) (число особей обоих полов в каждой линии на корме Н и К соответственно 239 и 174); в линии Мк на корме Н (б) и К (г) (202 и 203 особи). Показаны кривые для всех особей без разделения по полу, а также отдельно для самцов и самок. На рисунках а-г по горизонтальной оси – возраст имаго (с момента выхода из куколки), сут, по вертикальной – доля выживших особей в %, д – попарные сравнения средних ПЖ на основе теста Тьюки; по горизонтальной оси – разность средних ПЖ для сравниваемых пар (обозначены одним тоном), с 95-процентными доверительными интервалами; I – сравнения, отражающие модификационную изменчивость, II – адаптивные изменения, III – половой диморфизм. Если доверительный интервал пересекает ноль – различия статистически не значимы, в противном случае – значимы.

Особенностью линий мух, адаптирующихся к обеднённому простыми сахарами корму на основе крахмала, является гибель всех имаго в популяционном боксе на 5–7-й день после каждой смены корма (наиболее старая треть корма заменяется еженедельно

на свежий корм), тогда как личинки и куколки выживают. Такую смертность можно считать неизбежной, то есть не зависящей от состояния организма. Напротив, в контрольной линии большинство имаго благополучно доживает до очередной смены корма.

Многофакторный дисперсионный анализ показал, что и корм, и линия, и пол мухи влияют на среднюю ПЖ протестированных мух. Адаптация к крахмальному корму привела к наследуемому сокращению ПЖ у самок и, в меньшей степени, у самцов по сравнению с контрольной линией (рис. 2) (Яковлева и др., 2016). Учет возрастной динамики плодовитости самок показал, что адаптация к крахмальному корму привела к повышению плодовитости мух в молодом возрасте и ускорила их репродуктивное старение, которое проявляется теперь у мух данной линии на обоих кормах.

Выбранные условия эксперимента (крахмальный корм) смоделировали процесс адаптации популяции к неблагоприятной среде обитания. Такие условия могут встречаться и в природе. Эфемерные субстраты, сокращая шансы имаго на долгую жизнь, способствуют отбору на раннюю репродукцию и должны вести к сокращению продолжительности жизни.

1.2. Адаптация к стрессовому корму с высоким содержанием соли

Для оценки изменения параметров жизненного цикла дрозофил в ходе адаптации к солёному корму было проведено тестирование, аналогичное описанному выше. Сопоставлялись мухи из линии, культивируемой на корме с 5% NaCl (Мс), и контрольные мухи (Мн). На момент тестирования мухи адаптировались к солёному корму в течение 21 месяца (около 40 поколений). Тестирование проводилось на солёном (с 4% NaCl) и контрольном (Н) кормах. Мухи тестировались при пониженной солёности корма (4%) по сравнению с той, к которой адаптирована солёная линия (5%), для того, чтобы гибель неадаптированных к соли контрольных мух была чуть более растянутой во времени. Это позволяет получить более надежные статистические оценки при сопоставлении ПЖ в тестируемых линиях.

Жизнь на солёном корме сильно сокращается у самцов и самок как в контрольной линии, так и в линии, адаптированной к нему. Но на обоих кормах ПЖ и самцов, и самок солёной линии значимо не отличается от ПЖ контрольной линии (рис. 3, линии Мн и Мс, значимые различия показаны разными буквами над столбцами на врезках). Иными словами, в отличие от адаптации к крахмальному корму, при адаптации дрозофил к солёному корму наследуемого сокращения ПЖ в линии Мс на благоприятном корме не наблюдается. Также не наблюдается возрастного смещения плодовитости мух из линии, адаптированной к солёному корму, по сравнению с контрольной линией.

Корм с высоким содержанием соли (С) так же, как и крахмальный корм, является стрессовым для дрозофил. Но если в боксах с крахмальным кормом к концу недельного цикла наблюдалась практически тотальная смертность имаго (неизбирательная смертность), то в боксах с солёным кормом никогда не наблюдалось аналогичной тотальной гибели мух, то есть смертность имаго более избирательна.

Полученный результат согласуется с классическими эволюционными идеями Медавары и Уильямса и проверяемыми следствиями из них – разный характер смертности, избирательной в случае солёного корма и неизбирательной в случае крахмального, приводит к разному характеру изменений параметров жизненного цикла мух.

2. Роль пространственной гетерогенности среды в изменениях параметров жизненного цикла дрозофил, адаптирующихся к неблагоприятным кормам

Гомогенная среда, обеспечивая постоянный однонаправленный отбор, способствует экологической специализации и выработке эффективных, но односторонних адаптаций (Lynch, Gabriel, 1987; Cooper, Lenski, 2000; Ostrowski et al., 2007; Remold, 2012; Benjamin et al., 2017), тогда как в естественных условиях среда неоднородна. В условиях пространственной и временной гетерогенности среды эволюция может пойти как по пути дивергенции с последующей экологической специализацией форм, адаптированных к разным условиям (Levene, 1953; Kassen, 2002; Kneitel, Chase, 2004; Legros, Koella, 2010; Long et al., 2013), так и по пути генерализации – выработки комплексных адаптаций, позволяющих успешно выживать и размножаться в разнообразных обстановках (Levene, 1953; Via, Lande, 1985, 1987; Gillespie, Turelli, 1989).

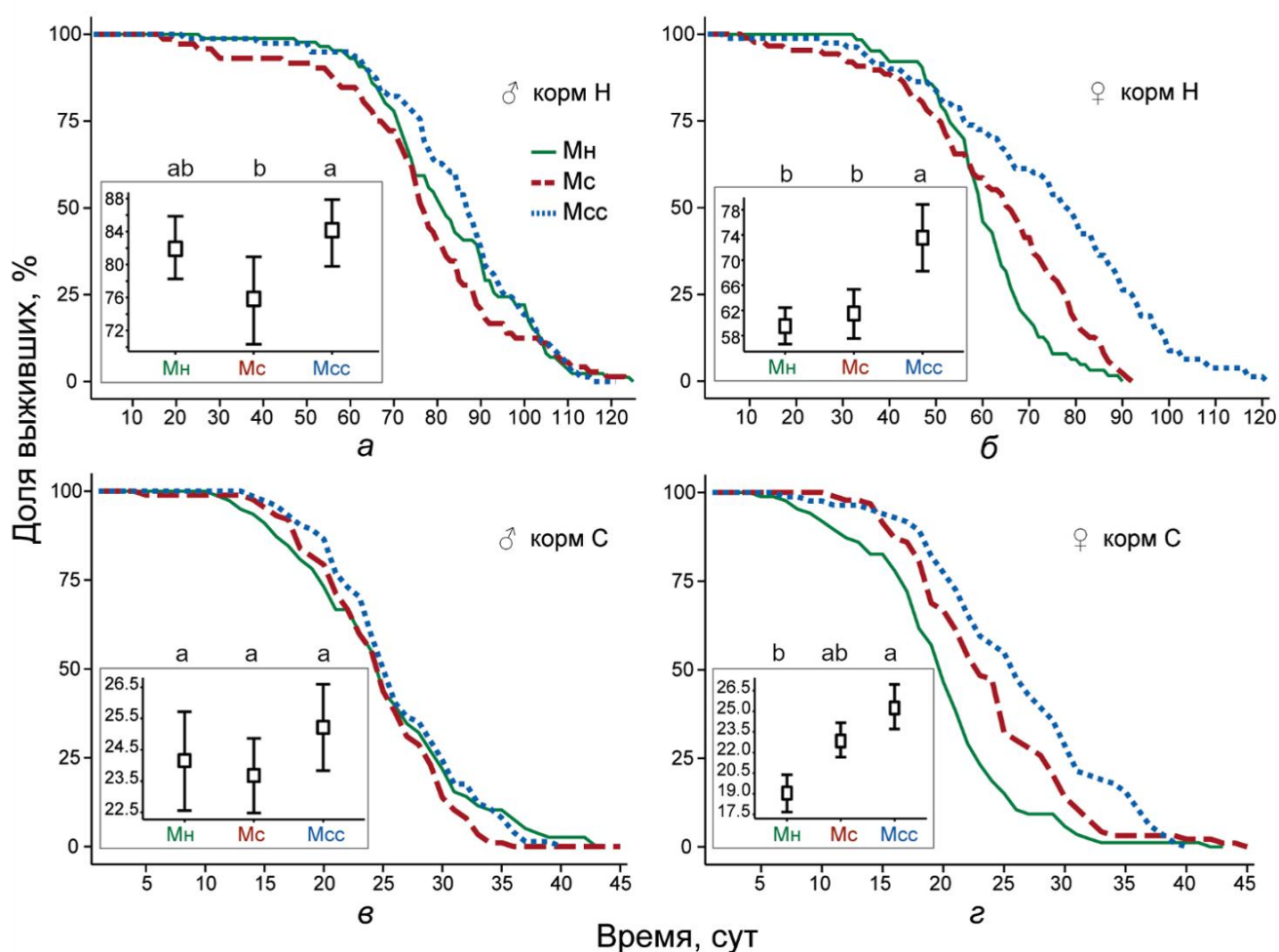


Рисунок 3. Кривые выживания трех экспериментальных линий *D. melanogaster* (Мн, Мс, Мсс) на контрольном (Н) и солёном (С с 4% соли) кормах (число особей Мн, Мс, Мсс без разделения по полу на корме Н: 149, 159, 158; на корме С: 164, 180, 158 соответственно). Основной график:

кривые выживания самцов (а, в) и самок (б, г) на кормах Н (а, б) и С (в, г). Оси как на рис. 2, стоит обратить внимание, что масштаб по оси абсцисс для разных кормов различается. Графики на врезках: средняя ПЖ (сут) и её 95%-ный доверительный интервал, построенный методом бутстрэппинга; по горизонтальной оси – линия мух, по вертикальной – ПЖ в сут. Различные буквы над значениями ПЖ означают значимые различия на 5%-ном уровне значимости согласно тесту Тьюки.

Для выяснения того, к каким эволюционным последствиям может приводить пространственная гетерогенность, нами сравнивались эффективность размножения, ПЖ и плодовитость мух в линиях, культивируемых либо в пространственно гетерогенных условиях (линии Мсс и Мкс из двойного бокса), либо в условиях гомогенной среды (контрольные мухи Мн, линии Мс, Мк, адаптированные соответственно к солёному и крахмальному кормам). На момент тестирования мухи находились под отбором в течение 21 месяца (около 40 поколений).

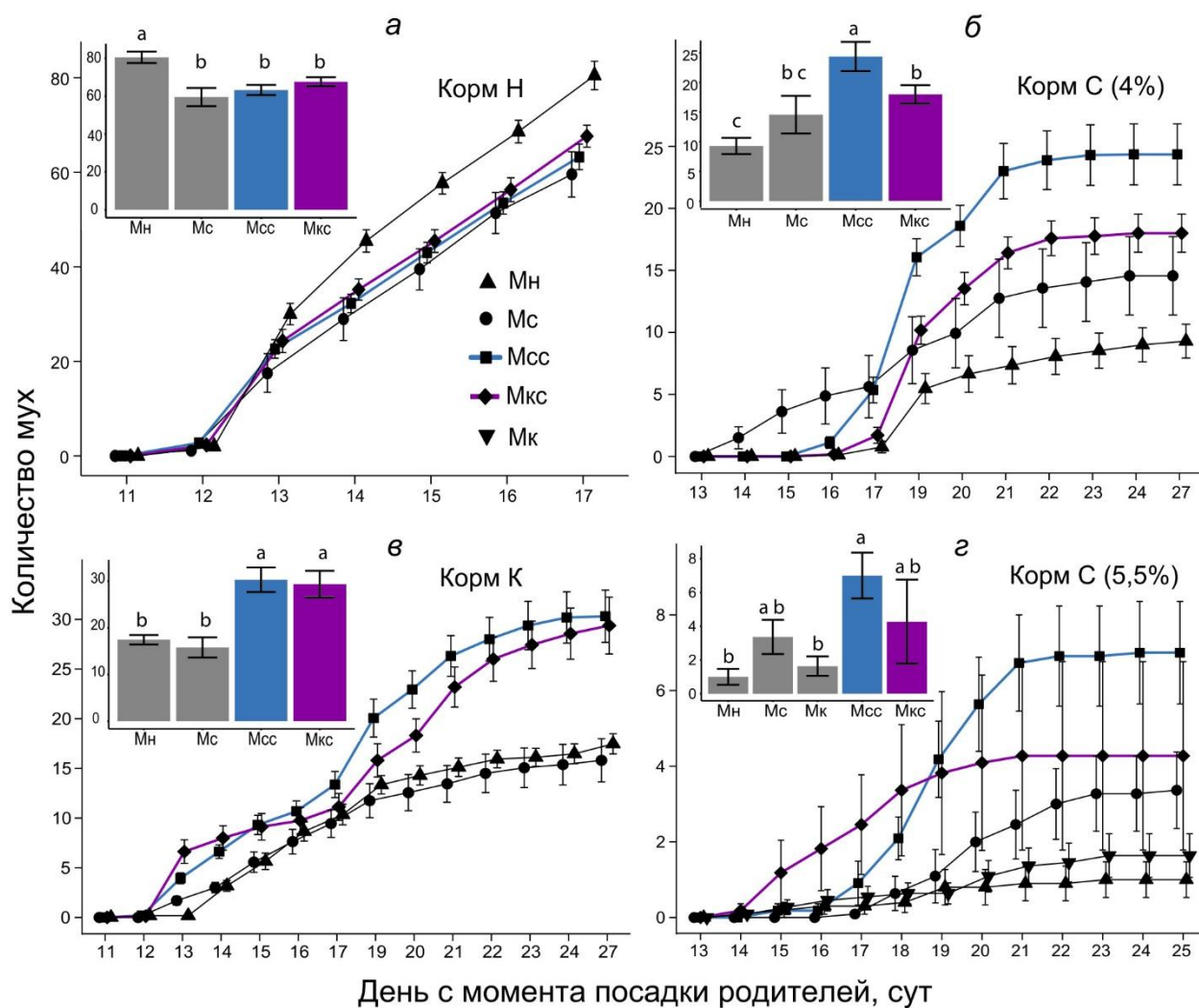


Рисунок 4. Динамика выплода имаго *D. melanogaster* и их суммарное число. Линии Мн, Мс, Мсс и Мкс протестированы на кормах Н ($n = 17$ повторностей) (а), С с 4% соли ($n = 17$) (б), К ($n = 17$) (в) и С с 5,5% соли ($n = 10$) (г). Линия Мк протестирована только на С с 5,5% соли ($n = 25$). Основной график: средний кумулятивный выплод (суммарное число имаго, вылетевших к данному дню) в расчете на одну пробирку; показана стандартная ошибка среднего. По горизонтальной оси – день с момента посадки родителей. Графики на врезках: кумулятивный выплод за период наблюдений и стандартная ошибка среднего; по горизонтальной оси – линия мух, по вертикальной – количество особей. Различные буквы над столбцами означают значимые различия на 5%-ном уровне значимости по результатам критерия Ньюмена–Кейлса.

В большинстве случаев мухи, культивируемые в пространственно гетерогенной среде, то есть с возможностью выбора между крахмальным и солёным кормом (Мсс, Мкс), продемонстрировали более высокую эффективность размножения, чем мухи, культивируемые в гомогенной среде (Мн, Мс, Мк) (рис. 4). Самцы мух Мсс, культивируемые в гетерогенных условиях, живут на контрольном и солёном кормах по крайней мере не меньше, а самки значимо дольше, чем мухи, культивируемые в гомогенных условиях на контрольном или солёном корме (рис. 3). На контрольном корме репродукция в линии Мсс из двойного бокса смещена на более поздний возраст, а репродуктивное старение замедлено по сравнению с контрольной и солёной линиями (Мн и Мс) (Горшкова и др., 2018).

Таким образом, мухи, культивируемые в пространственно гетерогенной среде (Мсс и Мкс), характеризуются более высокой приспособленностью к обоим типам неблагоприятного корма (С и К), а также к благоприятному контрольному корму Н, по сравнению с мухами, содержащимися в гомогенных условиях (Мн, Мс, Мк). Полученные результаты согласуются с предположением о том, что пространственно гетерогенная среда может в определенных условиях способствовать генерализации (Joshi, Thompson, 1997; Remold, 2012; Wang et al., 2019). По-видимому, причины более успешной адаптации мух, культивируемых в пространственно гетерогенной среде, связаны с возможностью выбора между двумя стрессовыми кормами, при которой оптимальной репродуктивной стратегией стала высокая миграционная активность (которая фиксируется в двойном боксе), долгая жизнь и более равномерное распределение репродуктивного усилия во времени. Этот эксперимент наиболее реалистичен с точки зрения условий, с которыми сталкиваются мухи в природе. Похоже, что эврибионтные (и, как следствие, космополитные) виды, такие как *D. melanogaster*, потому и стали эврибионтными, что адаптация к новым условиям часто дается им «дешево», не приводя к побочным эффектам в виде снижения приспособленности в иных условиях, адаптация к которым была выработана ранее.

3. Влияние дрожжевой микробиоты на продолжительность жизни и динамику плодовитости дрозофил

Микробиота дрозофил передается по наследству путем поедания потомками субстрата, обжитого их родителями (Blum et al., 2013). Кроме того, через корм микробиота передается горизонтально, от особи к особи.

В настоящем исследовании влияние дрожжевой микробиоты и отдельных её компонентов на параметры жизненного цикла дрозофил тестировалось на контрольной линии мух Мн (её сложившаяся дрожжевая микробиота, находящаяся на поверхности тела и в кишечнике мух, именуется далее «естественной») и линии Мбд (характеризующейся обеднённой дрожжевой микробиотой). Тестирование проводилось на корме Н без подсева или с подсевом отдельных видов дрожжей: *Starmerella bacillaris* – вид доминирует в дрожжевом сообществе мух, адаптированных к солёному корму, показано, что он способствует адаптации мух к этому корму (Ивницкий и др., 2018; Dmitrieva et al., 2019); *Zygosaccharomyces bailii* – вид доминирует в дрожжевом сообществе контрольных мух; *Saccharomyces cerevisiae* – пекарские дрожжи

используются в качестве контроля, так как не характерны для дрозофил (Hoang et al., 2015), но входят в состав стандартного лабораторного корма в инактивированном виде.

Мы выяснили, что дрожжевая микробиота, как подсеянная на корм, так и естественная, сокращает среднюю ПЖ дрозофил, то есть дольше всех живут мухи из «нистатиновой» линии на корме без живых дрожжей, как самцы, так и самки (рис. 5).

Учет плодовитости самок показал, что дрожжи способствуют, во-первых, более интенсивной откладке яиц на свежий корм, во-вторых, сдвигу репродукции на более ранний возраст и ускоренному репродуктивному старению. Это справедливо как для естественной дрожжевой микробиоты мух, так и для вариантов с подсевами дрожжей на корм. При этом не обнаруживается четкой корреляции между ПЖ и суммарной плодовитостью (СКП) самок ($p = 0,274$). Данный результат показывает, что строгого эволюционного компромисса между ПЖ и плодовитостью в данном случае не наблюдается (результат не согласуется с теорией «одноразовой сомы»).

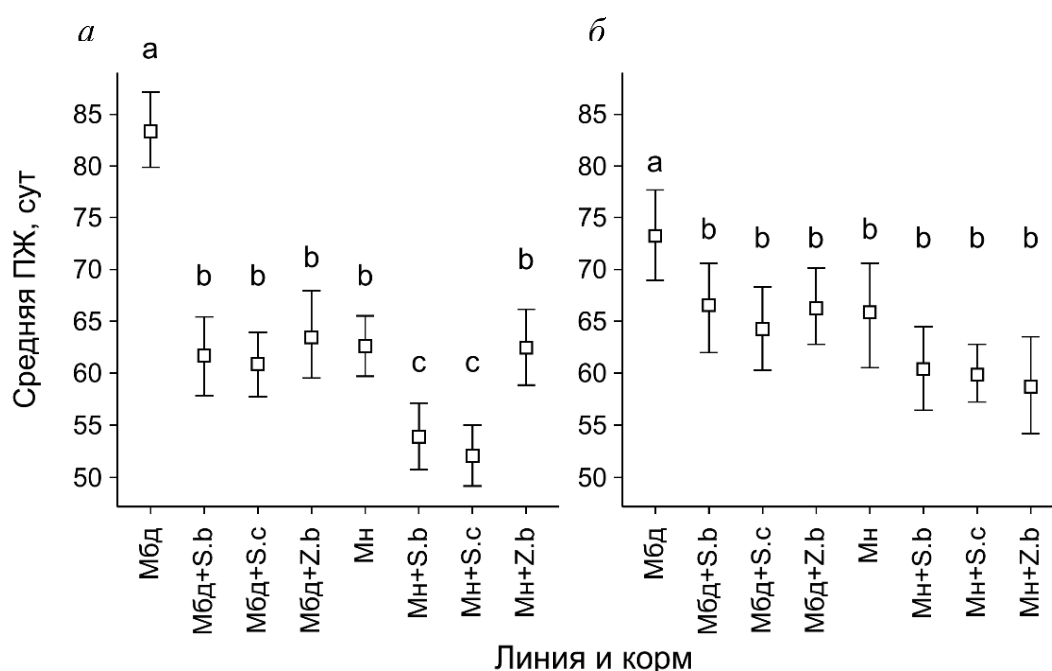


Рисунок 5. Средняя ПЖ (сут) самцов (a), самок (б) *D. melanogaster* из линий Мбд и Мн на корме Н без подсева или на корме Н с подсевом дрожжей S.b – *S. bacillaris*, S.c – *S. cerevisiae*, Z.b – *Z. bailii*. 95%-ный доверительный интервал построен методом бутстрэппинга. Различные буквы означают значимые различия на 5%-ном уровне значимости согласно критерию Ньюмена–Кейлса.

Изучение нами состава дрожжевого сообщества, развивающегося в тестовых боксах, подтверждает, что между дрозофилами и дрожжами могут формироваться устойчивые долгосрочные взаимосвязи (Яковлева и др., 2024; Yakovleva et al., 2024), что согласуется с исследованиями на бактериях (Charroux, Royet, 2012; Erkosar et al., 2013; Obadia et al., 2017; Pais et al., 2018; Sannino et al., 2018; Vandehoef et al., 2020).

Несмотря на более долгую жизнь и замедленное репродуктивное старение «нистатиновых» мух, им не удастся достичь той же суммарной плодовитости, что мухам в присутствии живых дрожжей. То есть приспособленность мух с обеднённой дрожжевой микробиотой снижается, поэтому в природе не встречаются популяции дрозофил, лишённые ассоциации с дрожжами. По-видимому, они отсеиваются отбором.

4. Эволюция продолжительности жизни дрозophil в результате отбора на позднее размножение

Отбор мух на позднюю репродукцию неизменно показывает свою эффективность и приводит к продлению жизни (Rose, Charlesworth, 1981; Luckinbill et al., 1984; Rose, 1984a; Partridge, Fowler, 1992; Stearns et al., 2000). Данный результат, согласующийся с идеями Уильямса, воспроизвелся и в нашем эксперименте, но факторы, вызывающие увеличение ПЖ, были до настоящего момента не изучены.

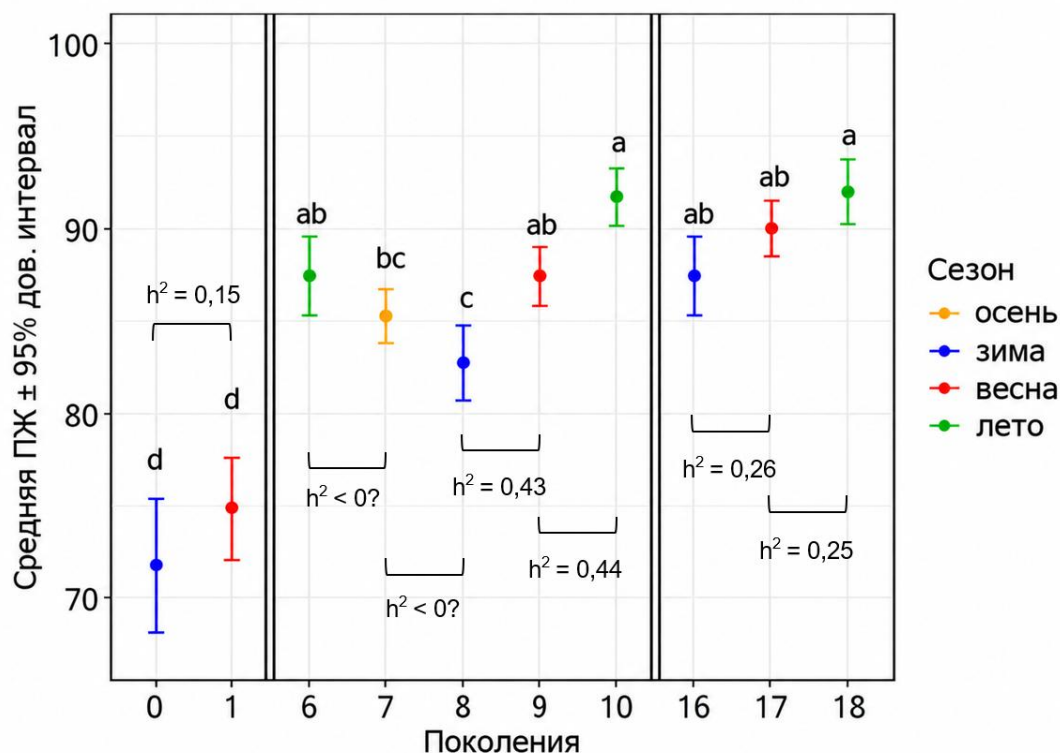


Рисунок 6. Средняя ПЖ (сут) одновозрастных когорт имаго из линии Ма и её 95%-ный доверительный интервал, построенный методом бутстрэппинга. Различные буквы означают значимые различия на 5%-ном уровне значимости, согласно дисперсионному анализу и тесту Ньюмена–Кейлса. h^2 – коэффициент наследуемости в узком смысле (Futuyma, 2005).

Вертикальными линиями помечены поколения 2-5, 11-15, для которых ПЖ мух не представлена.

Мухи из линии, которая в течение девяти поколений размножалась в возрасте 68–85 дней (Ма), живут в 1,5-2 раза дольше, чем мухи из контрольной линии (Мн): 87,2 сут против 58 для самцов и 92,5 против 46,3 для самок. Согласно классическим представлениям об отборе ПЖ выросла, так как в популяции повысилась частота аллелей, связанных с долголетием. Однако расчет коэффициента наследуемости h^2 , который для некоторых пар поколений приобретал недопустимые значения (меньше 0), и выраженные сезонные колебания ПЖ мух наводят на мысль, что рост ПЖ в линии, отбираемой на отложенную репродукцию, нельзя объяснить только генетическими факторами (рис. 6).

Для того, чтобы протестировать вклад микробиоты в наблюдаемые изменения ПЖ, к тестированию контрольных мух (Мн) и мух «долгожителей» (Ма) была добавлена «нистатиновая» линия (Мбд). Выяснилось, что мухи Мбд в присутствии

своей микробиоты и микробиоты мух «долгожителей» живут значительно дольше, чем в присутствии микробиоты контрольной линии Мн (рис. 7, а). Различия по ПЖ мух из «нистатиновой» линии в присутствии своей микробиоты и микробиоты мух «долгожителей» незначимы ($p = 0,1$) (рис. 7, а). Из этого следует, что микробиота контрольных мух сокращает ПЖ мух из всех линий, а микробиота мух «долгожителей» сама по себе жизнь не продлевает.

ПЖ мух из разных линий значительно отличается в присутствии одинаковой микробиоты, следовательно, различия по ПЖ объясняются не только привнесенной микробиотой, но и особенностями мух каждой линии. Поскольку сама микробиота мух «долгожителей» (Ма) не влияет на ПЖ, в её присутствии можно разделить эффект генов и микробиоты на ПЖ самок всех трех линий. Контрольные мухи Мн живут 64 дня, что значительно меньше, чем ПЖ мух в «нистатиновой» линии Мбд (77 сут, различия значимы, $p \ll 0,001$). Эти различия означают значительный вклад фактора микробиоты в эволюцию ПЖ мух. «Нистатиновые» мухи Мбд живут значительно меньше, чем мухи «долгожители» Ма (77 против 80 сут, $p = 0,002$), это различие можно интерпретировать как слабый, но все-таки значимый вклад генов в результаты отбора мух «долгожителей» на позднее размножение (рис. 7, б).

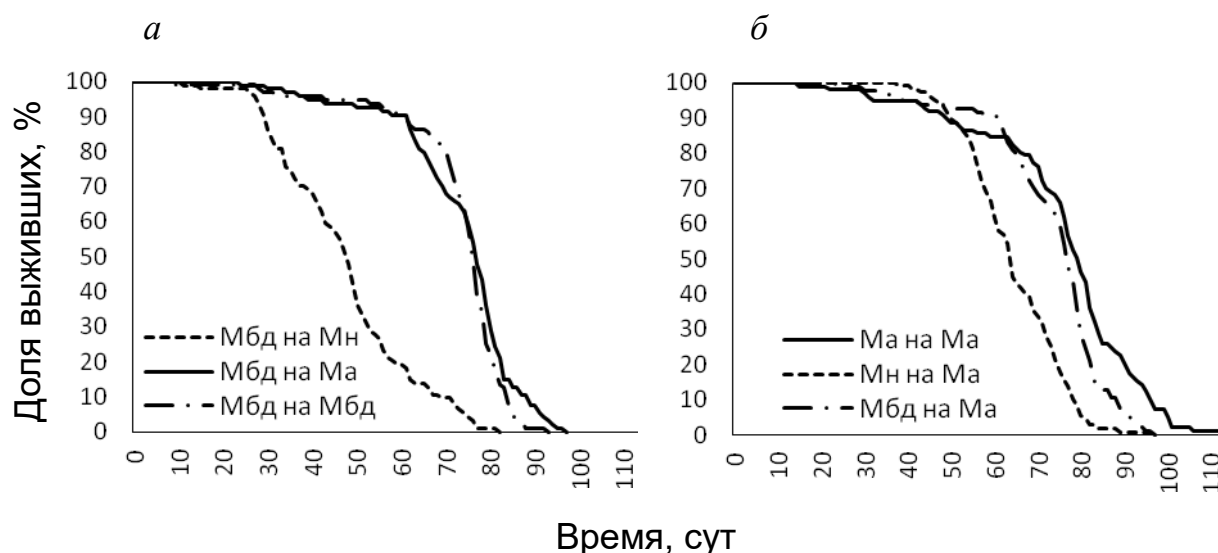


Рисунок 7. Кривые выживания самок *D. melanogaster* из линий Мн, Ма и Мбд, живущих на микробиоте Мн, Ма и Мбд (число особей в когортах: 94, 94, 96 (а); 97, 107, 94 (б)). В обозначениях на первом месте стоит тестируемая линия, а на втором – линия, на чьей микробиоте мухи тестировались. Обозначения как на рис. 2.

Таким образом, результаты отбора на долголетие имеют генетическую компоненту, но сила эффекта оказалась невелика. Рост ПЖ мух «долгожителей» произошел не столько за счет изменений в генофонде подопытной популяции, сколько за счет изменений микробиоты, которая также подвергается отбору и, по-видимому, оказывает существенное влияние на эволюцию продолжительности жизни хозяина.

Возможно, в исходной популяции диких дрозофил не было значительного полиморфизма по аллелям генов, влияющих на ПЖ, так как носители мутантных аллелей этих генов в природе обладают пониженной приспособленностью, а сами эти гены находятся под сильным стабилизирующим отбором.

По нашим предварительным данным, полученным на основе

микробиологических посевов и ДНК-профилирования, микробиота контрольных мух (Мн) и мух «долгожителей» (Ма) существенно различается. В ряде исследований показано, что микробиота дрозофил заметно меняется с возрастом как по обилию, так и по составу (Ren et al., 2007; Erkosar et al., 2013; Lee et al., 2019; Dmitrieva et al., 2021). Можно предположить, что доживают до позднего возраста в основном те мухи, чья микробиота благоприятствует долгой жизни. В этом случае отбор мух на долголетие неизбежно ведет и к отбору соответствующей микробиоты.

Результат, полученный на лабораторных линиях дрозофил, указывает на то, что связь диких дрозофил с микробным сообществом сформировалась в ходе коэволюции, в рамках которой сложились взаимовыгодные взаимодействия: микроорганизмы повышают приспособленность хозяина, а сами получают эффективные механизмы распространения (Ganter, 1988; Guilhot et al., 2023).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный долгосрочный эволюционный эксперимент позволил охарактеризовать фенотипическую пластичность и эволюционные изменения параметров жизненного цикла *D. melanogaster* — представителя двукрылых насекомых — под действием трофических, пространственных и симбиотических факторов среды. Показано, что продолжительность жизни, возрастная динамика смертности и плодовитости и эффективность размножения — взаимосвязанные характеристики, обладающие высокой эволюционной пластичностью.

Адаптация мух к разным стрессовым кормам в гомогенных и пространственно гетерогенных условиях модулирует избирательную или неизбирательную смертность, миграционную активность, то есть разный характер отбора, которому подвергаются организмы в природе при изменении условий окружающей среды. Благодаря этому удалось проверить справедливость ряда классических идей об эволюции параметров жизненного цикла, в частности гипотезу Уильямса об антагонистической плеiotропии аллелей, повышающих приспособленность организмов в молодости ценой снижения приспособленности в позднем возрасте.

Значительное влияние на модификационную изменчивость и эволюционные изменения продолжительности жизни оказывает симбиотическая микробиота, которая выступает не как пассивный компонент, а как активный участник эволюционных изменений. Микробиота подвергается отбору в ходе адаптации организма-хозяина к меняющимся условиям среды и оказывает влияние на его параметры жизненного цикла. Пониженная приспособленность мух с обеднённой дрожжевой микробиотой может объяснять, почему в ходе эволюции дрожжи стали обязательным компонентом ассоциированной с мухами микробиоты. Эти результаты согласуются с хологеномной теорией эволюции, рассматривающей организм и ассоциированную с ним микробиоту в качестве единицы отбора.

Полученные результаты расширяют представления о том, какими путями и за счет каких механизмов может происходить быстрая адаптация организмов к меняющимся условиям среды. Параметры жизненного цикла *D. melanogaster* формируются в системе взаимодействий насекомого с абиотическими и биотическими

компонентами среды. Трофические условия, пространственная неоднородность среды и симбиотические связи способны изменять возрастную динамику размножения, продолжительность жизни и темпы репродуктивного старения. Исследования на *D. melanogaster* позволяют выявлять общие механизмы подобных изменений и формулировать гипотезы для сравнительного изучения старения, жизненных циклов и адаптаций у других групп насекомых.

Перспективы дальнейших исследований связаны с анализом генетических и микробиологических механизмов, обеспечивающих согласованную эволюцию насекомого и его ассоциированной микробиоты, и оценкой их влияния на такие важные показатели приспособленности, как продолжительность жизни, эффективность размножения, динамика смертности и плодовитости.

ВЫВОДЫ

1. Эксперимент на крахмальном корме, приводящем к гибели имаго дрозофил на 5–7-е сутки, позволил смоделировать отбор в условиях высокой неизбирательной смертности (аналог эфемерных субстратов в природе). Адаптация к этому корму привела к наследуемому сокращению продолжительности жизни имаго дрозофил, росту плодовитости в молодом возрасте и ускорению репродуктивного старения. Это подтверждает гипотезу Уильямса об эволюции ускоренного старения под влиянием высокой неизбирательной смертности.

2. В ходе адаптации к неблагоприятному корму с повышенным содержанием соли продолжительность жизни мух не понизилась, а репродукция не сместилась на более молодой возраст. Это, по-видимому, обусловлено тем, что смертность на солёном корме, в отличие от смертности на крахмальном корме, избирательна, то есть зависит от состояния организма.

3. Содержание мух в условиях выбора между двумя неблагоприятными кормами привело к формированию фенотипа генералистов: мухи продемонстрировали увеличенную продолжительность жизни и замедленное репродуктивное старение не только по сравнению с мухами, адаптированными к одному из типов неблагоприятного корма (без возможности выбора), но и по сравнению с контрольными мухами на стандартном корме. Таким образом, подтверждена гипотеза о том, что пространственная гетерогенность среды может способствовать генерализации (выработке разносторонних адаптаций) без потери конкурентоспособности в каждой конкретной среде.

4. Снижение обилия живых дрожжей в симбиотической микробиоте мух ведет к росту средней продолжительности жизни и снижению плодовитости (при культивировании мух на стандартном корме). Однако рост продолжительности жизни не компенсирует снижение плодовитости, то есть приспособленность мух с обеднённой дрожжевой микробиотой понижена по сравнению с контрольной линией, сохраняющей свою естественную микробиоту.

5. Различия по продолжительности жизни между линиями мух, возникающие в ходе эволюционных экспериментов, обусловлены не только изменениями в генофонде популяции, но и изменениями в микробиоте, которая в ходе отбора организма-хозяина

также подвержена адаптивным изменениям. С передачей микробиоты от одной популяции мух к другой такой признак, как продолжительность жизни, тоже может передаваться.

6. Игнорирование или отсутствие контроля микробиоты может приводить к ошибочным выводам в исследованиях, связанных с тестированием дрозофил на продолжительность жизни и другие параметры жизненного цикла. Влияние микробиоты как на фенотипическую пластичность, так и на эволюционные изменения ряда признаков может маскировать эффекты других факторов.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, рекомендованных ВАК и индексируемых в базах данных Scopus и Web of Science:

1. **Яковлева Е.Ю.**, Максимова И.А., Мерзликин Д.С., Качалкин А.В., Марков А.В. Влияние разных видов дрожжей на продолжительность жизни и плодовитость *Drosophila melanogaster* // Журнал общей биологии. — 2024. — Т. 85, № 3. — С. 165–186. DOI: 10.31857/S0044459624030013, EDN: VDKRHE
2. **Яковлева Е.Ю.**, Мерзликин Д.С., Завьялов А.Е., Маслов А.А., Миронова Е.А., Марков А.В. Вклад генов и симбиотической микробиоты в увеличение продолжительности жизни мух *Drosophila melanogaster*, отбираемых на позднее размножение // Журнал общей биологии. — 2022. — Т. 83, № 4. — С. 268–287. DOI: 10.31857/S004445962204008X, EDN: BAJQEN
3. Горшкова А.А., Фетисова Е.С., **Яковлева Е.Ю.**, Наймарк Е.Б., Марков А.В. Влияние пространственной гетерогенности среды на адаптацию *Drosophila melanogaster* к неблагоприятным кормовым субстратам: результаты эволюционного эксперимента // Журнал общей биологии. — 2018. — Т. 79, № 1. — С. 3–17. EDN: YKWEUY
4. **Яковлева Е.Ю.**, Наймарк Е.Б., Марков А.В. Влияние адаптации *Drosophila melanogaster* к неблагоприятному кормовому субстрату на продолжительность жизни и возрастную динамику плодовитости // Биохимия. — 2016. — Т. 81, № 12. — С. 1721–1739. EDN: XGYNVR

Тезисы и материалы конференций:

1. **Яковлева Е.Ю.**, Мерзликин Д.С., Завьялов А.Е., Маслов А.А. Вклад симбиотической микробиоты в изменение продолжительности жизни мух *Drosophila melanogaster*, отбираемых на позднее размножение // Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея. 17–20 октября 2022, г. Москва. — ГДМ Москва: 2022. — С. 95–97.
2. **Яковлева Е.Ю.**, Мерзликин Д.С. Результаты отбора мух *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Diptera: Drosophilidae) на долголетие с точки зрения хологеномной теории эволюции // XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. — М.: Т-во научных изданий КМК, 2022. — С. 56.
3. Мерзликин Д.С., **Яковлева Е.Ю.**, Миронова Е.А. Влияние социальных, микробиотических и генетических факторов на эволюцию продолжительности жизни мух *Drosophila melanogaster* (Diptera, Drosophilidae) // Материалы Международного молодежного научного форума Ломоносов-2021 / Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова. [Электронный ресурс] — М.: МАКС Пресс, 2021.
4. **Яковлева Е.Ю.**, Дмитриева А.С., Максимова И.А., Марков А.В. Роль дрожжевой микробиоты в адаптации двукрылых к субстратам с повышенным содержанием NaCl // XI Всероссийский диптерологический симпозиум (с международным участием), Воронеж, 24–29 августа 2020 г.: сборник материалов. — Санкт-Петербург: Русское энтомологическое общество: ООО Издательство “ЛЕМА”: 2020. — С. 266–270.

5. **Яковлева Е.Ю.** Эволюция жизненного цикла *Drosophila melanogaster* Meig. (Diptera, Drosophilidae) в результате адаптации к неблагоприятным кормовым субстратам // Материалы Международного молодежного научного форума Ломоносов-2019 / Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. [Электронный ресурс]. – М.: МАКС Пресс, 2019.
6. **Яковлева Е.Ю.** Эволюция параметров жизненного цикла *Drosophila melanogaster* в результате отбора на позднее размножение // Сборник тезисов 23-й Международной Пущинской школы-конференции молодых ученых Биология – наука XXI века. — 2019. — С. 68–69.
7. **Яковлева Е.Ю.,** Горшкова А.А., Фетисова Е.С. Адаптация *Drosophila melanogaster* к пространственно гетерогенной среде с неблагоприятными кормовыми субстратами: результаты эволюционного эксперимента // Сборник тезисов 22-й Международной Пущинской школы-конференции молодых ученых Биология – наука XXI века. — г. Пущино: 2018. — С. 408.