

УДК: 595.773.4:591.5

**РОЛЬ ОТДЕЛЬНЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ МУТАЦИЙ В ФОРМИРОВАНИИ
ПОВЕДЕНЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *DROSOPHILA MELANOGASTER***

Н.Н.Кулабухова, Л.И.Воробьева

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)

У мутантных линий и линии дикого типа *Canton-S* изучали половую, локомоторную и фотоактивность. Установлено негативное влияние изученных мутаций на половую активность самцов, однако их влияния на половую рецептивность самок не выявлено, за исключением самок линии *ebony*. У всех мутантных линий локомоторная активность самок превышает локомоторную активность самок линии *Canton-S*, за исключением линии *ebony*. У самцов локомоторная активность у мутантных линий превышает локомоторную активность линии дикого типа только у линий *brown* и *black*. Установлено негативное влияние мутации *white* на исследованные поведенческие признаки. Показано, что изученные мутации цвета тела негативно влияют на фотоактивность самок; их влияния на фотоактивность самцов не выявлено.

Ключевые слова: *Drosophila melanogaster*, локомоторная активность, половая активность самцов, половая рецептивность самок, фотореакция, мутация.

Введение

Поведение особи – это, с одной стороны, генетически детерминированная видоспецифическая программа, с другой – лабильная система адаптаций к меняющимся факторам внешней среды.

Локомоторная активность – элемент поведения, выступающий как самостоятельный признак, а также составляющая часть других, более сложных признаков, таких как геотаксис, фотоактивность.

Репродуктивное поведение – адаптивный комплекс признаков, который является важным компонентом приспособленности для большинства организмов.

Линии с пигментными и другими морфологическими мутациями из мировой коллекции *D. melanogaster* являются важным источником генетического материала для разработки генетики поведения и нейрогенетики.

Исследования плейотропного эффекта мутаций, влияющих на цвет тела и глаз, были первыми в области генетики поведения дрозофилы. Опыты Стертеванта (Sturtevant, 1915) по изучению влияния на половую активность и избирательность спаривания рецессивных мутаций, нарушающих пигментацию глаз (*white*, *vermillion*), тела (*yellow*) и изменяющих форму крыльев (*curved*) показали достоверное снижение способности к ухаживанию мутантных самцов по сравнению с самцами дикого типа. В то же время самки с желтой окраской тела отличались повышенной половой рецептивностью.

Последующие исследования Бэсток (Bastock, 1956) по сравнению брачного поведения самцов *yellow*, полученных в результате серии насыщающих скрещиваний и самцов дикого типа показали, что самцы *yellow* спаривались с самками дикого типа менее успешно, чем самцы дикого типа.

Мазинг (Мазинг, 1943) было проведено изучение влияния мутаций, уменьшающих число фасеток (*Bar*, *eyeless*), изменяющих пигментацию глаз (*white*, *sepia*) и редуцирующих поверхность крыловой пластинки (*vestigial*, *dumpy*), на характер фотореакции. У мух всех мутантных линий фототаксис оказался ослабленным. Проведенная процедура возвратных скрещиваний почти во всех случаях приводила к полному восстановлению фотореакции у гибридного потомства, имеющего мутантный фенотип. Таким образом была доказана решающая роль генотипического окружения в контроле фототаксиса.

Пигментные мутации представляют особый интерес для генетики поведения, т. к. некоторые предшественники образования пигментов служат одновременно источником синтеза нейроактивных веществ. Пигмент меланин в кутикуле образуется в результате обмена тирозина, являющегося предшественником катехоламинов – дофамина и норадреналина. Коричневые глазные пигменты оммохромы образуются в результате одной из ветвей кинуренинового пути обмена триптофана, который служит предшественником серотонина и мелатонина. Изучение связи двигательной активности с изменением пигментации глаз показало снижение уровня суточной двигательной активности, а также увеличение длительности эфирного наркоза и снижение возбудимости нервно-мышечного аппарата у мух мутантных линий *vermillion*, *cinnabar* и *cardinal* (Пономаренко и др., 1975). В связи с этим можно предположить, что пигментные мутации (мутации цвета тела, цвета глаз и т. п.) также будут оказывать влияние на поведенческие признаки *Drosophila melanogaster* и на другие компоненты приспособленности.

Целью данной работы было выяснение роли мутаций цвета тела и цвета глаз дрозофилы в формировании признаков поведения: половой, локомоторной и фотоактивности.

Объекты и методы исследования

Использовали линию дикого типа *Canton-S* (C-S) и мутантные линии: *white* (*w*) – белые глаза, *brown* (*bw*) – коричневые глаза, *st ri* (*scarlet radius incompletus*) – ярко-красные глаза, прерванная радиальная жилка крыла, *yellow* (*y*) – желтое тело, *black* (*b*) – темное тело, *ebony* (*e*) – черное тело, содержащиеся в коллекции кафедры генетики и цитологии ХНУ имени В.Н.Каразина.

Линии содержали в культуральных сосудах на стандартной сахарно-дрожжевой среде при температуре 23°C.

Половую активность самцов и половую рецептивность самок оценивали по стандартной методике по проценту особей, спарившихся в течение 1 часа при соотношении тестируемых имаго 1 : 2 (Полэ, 1979; Субочева и др., 2003).

Локомоторную активность имаго дрозофилы оценивали индивидуально по методике открытого поля (Connolly, 1967).

При оценке фототаксиса использовали прибор, состоящий из стеклянной цилиндрической трубки, разделенной на три отсека съемными перегородками. Один из боковых отсеков заключен в черный футляр, другой – дополнительно освещен лампой 150W. Исследования проводили в одно время суток – в 20⁰⁰ – 22⁰⁰. Фотоактивность оценивали по количеству мух, реагирующих на свет (как фотоположительных, так и фотоотрицательных).

Разделение имаго по полу проводили в течение первых суток после выхода из пупариума. В эксперимент брали только виргинных особей 3-5 дневного возраста. Поведенческие тесты проводили без предварительной наркотизации животных.

Эксперименты проведены в трех повторностях. Полученные данные статистически обработаны, достоверность различий оценивали с помощью критерия Стьюдента (Рокицкий, 1973).

Результаты исследования

Анализ половой активности самцов (рис. 1) показал, что самцы линии *yellow* демонстрируют наиболее высокую половую активность, хотя и не отличающуюся достоверно от таковой у самцов линии дикого типа *Canton-S*. Низкие значения половой активности выявлены для самцов линий *white* и *ebony*. Самцы линий *brown*, *scarlet radius incompletus* и *black* обладают относительно высокой половой активностью.

Результаты анализа половой рецептивности самок представлены на рис. 2. Установлено, что высокие значения данного показателя характерны для самок линии *scarlet radius incompletus*. Самки линии *ebony* демонстрируют самую низкую половую рецептивность по сравнению со всеми изученными мутантными линиями, хотя и не отличающуюся достоверно от линии *Canton-S*. Для линии *black* также характерны низкие значения показателя половой рецептивности, достоверно не отличающиеся от соответствующих значений линии *Canton-S*. Самок мутантных линий *brown* и *yellow* можно считать сравнительно высоко рецептивными, а самок линии *white* – низко рецептивными.

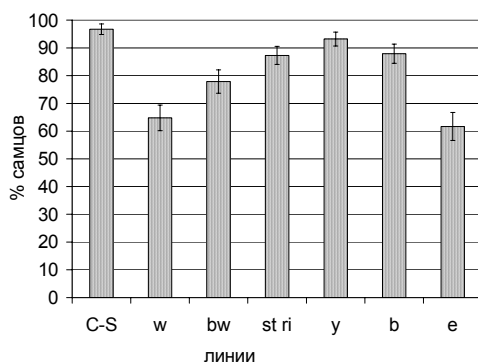


Рис. 1. Половая активность самцов мутантных линий *D. melanogaster*

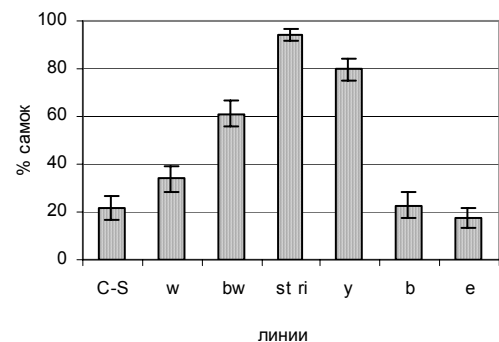


Рис. 2. Половая рецептивность самок мутантных линий *D. melanogaster*

При анализе локомоторной активности (рис. 3) установлено, что у всех мутантных линий локомоторная активность самок превышает локомоторную активность самок линии дикого типа *Canton-S*. Исключение составляет линия *ebony*. У самцов локомоторная активность мутантных линий превышает локомоторную активность самцов линии *Canton-S* у линий *brown* и *black*.

Результати дослідження фотореакції самців (рис. 4) показали, що найбільше фотоактивні самці лінії *ebony*, а найменше – лінії *white*. Самці ліній *brown*, *scarlet radius incompletus*, *yellow* і *black* демонструють проміжні значення показателя фотоактивності (по порівнянню з самцями дикого типу *Canton-S* і найбільше фотоактивними самцями лінії *ebony*).

Аналіз вивчення фотореакції самок (рис. 5) виявив, що для ліній *brown* і *scarlet radius incompletus* характерні високі значення фотоактивності, достовірно не відрізняються від відповідних значень лінії *Canton-S*. Низькою фотоактивністю володіють самки лінії *white*. Самок ліній *yellow*, *black* і *ebony* можна вважати відносно високо фотоактивними.

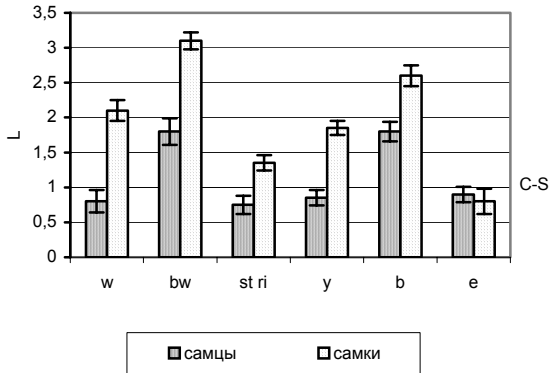


Рис. 3. Локомоторная активность имаго дрозофилы

Примечание. Средняя длина пробега имаго линии дикого типа *Canton-S* принята за 1

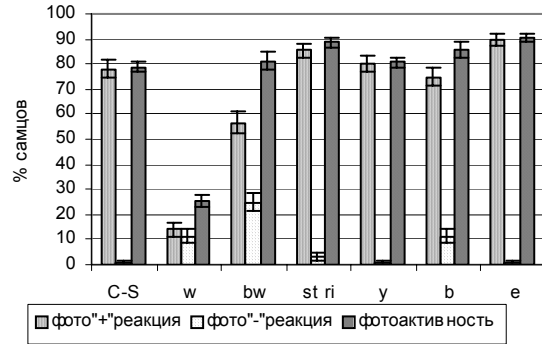


Рис. 4 Фотореакция самцов мутантных линий *D. melanogaster*

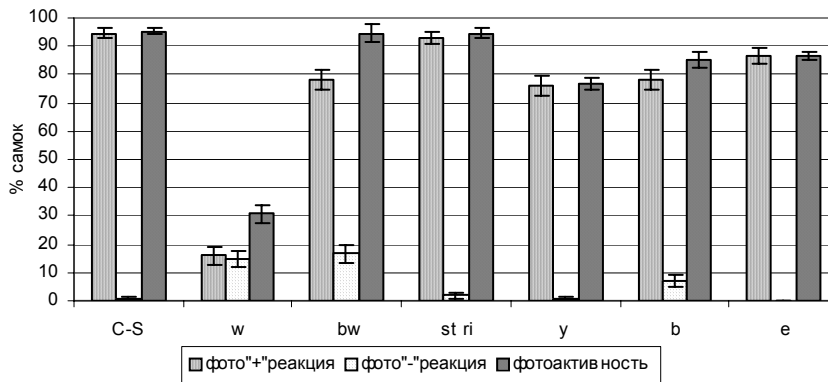


Рис. 5. Фотореакция самок мутантных линий *D. melanogaster*

Во всех изученных линиях доля фотоположительных особей (как самок, так и самцов) достоверно выше, за исключением линии *white*, где разница между долей фотоположительных и фотонегативных особей не выявлена.

Обсуждение

Среди изученных мутантных линий особый интерес представляет линия *white*, которая выделяется сравнительно низкими значениями всех исследуемых показателей, что позволяет предположить существенную роль данного гена в общей приспособленности вида. Принимая во внимание тот факт, что мутация *white* сопровождается редукцией количества зрительного пигмента, пониженная половая активность и рецептивность, а также двигательная и фотоактивность особей этой линии может быть объяснена нарушением зрительной функции, что согласуется с данными литературных источников (Эрман, Парсонс, 1984; Бензер, 1975).

Как показывают результаты исследования, половая активность самцов всех изученных мутантных линий ниже таковой для самцов дикого типа. Результаты относительно половой рецептивности самок не столь однозначны. На данном этапе исследований можно говорить лишь о тенденции относительно низких показателей половой рецептивности изученных мутантных линий, что, вероятно, компенсируется высокой половой активностью самцов.

По показателю локомоторной активности самки исследуемых мутантных линий превосходят самок линии *Canton-S*, за исключением линии *ebony*.

У самцов локомоторная активность у мутантных линий превышает локомоторную активность линии дикого типа только у линий *brown* и *black*.

Изученные мутации цвета тела негативно влияют на фотоактивность самок, однако их влияния на фотоактивность самцов не установлено.

Обнаруженный нами факт снижения половой активности, а также локомоторной и фотоактивности линии *ebony* согласуется с полученными ранее данными о плейотропном влиянии этого гена на поведение дрозофилы (Зорина и др., 2002; Richardt et al., 2003). В работе (Richardt et al., 2003) показано что у особей *e* снижен фототаксис и оптомоторный ответ; эти изменения обусловлены присоединением β-аланина продуктом гена *e* к гистамину, выполняющему нейротрансмиттерную функцию при фототрансдукции.

Таким образом, можно полагать, что изученные морфологические мутации дрозофилы влияют одновременно и на поведенческие особенности. Обнаруженная зависимость является не только доказательством плейотропного эффекта таких мутаций, но и расширяет возможности для изучения генетической детерминации физиологических особенностей.

При изучении плейотропного эффекта морфологических мутаций на поведение важно разграничить возможное влияние генотипической среды и, особенно, генов, тесно сцепленных с анализируемым геном, от его собственного действия.

В связи с этим, в настоящее время проводятся исследования влияния морфологических мутаций на поведенческие признаки линий с выравненными генотипами.

Список литературы

- Бензер С. От гена к поведению // Актуальные проблемы генетики поведения. – Л., 1975. – С. 5–21.
- Зорина З.А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. Учебник. 2-е изд. – М.: Изд-во МГУ: Изд-во «Высшая школа», 2002. – 383с.
- Мазинг Р. А. Фотореакция у мух *Drosophila melanogaster* // Общая биология. – 1943. – Т.4. – С. 208–229.
- Полэ И. Р. Анализ генетической детерминации половой активности *Drosophila melanogaster*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1979. – 20с.
- Пономаренко В. В., Лопатина Н. Г., Маршин В. Г. и др. О реализации генетической информации, детерминирующей деятельность нервной системы и поведение животных различных филогенетических уровней // Актуальные проблемы генетики поведения. – Л., 1975. – С. 195–217.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика // Минск: Высшейш. школа, 1973. – 320с.
- Субочева Е. А., Романова Н. И., Карпова Н. Н. и др. Репродуктивное поведение самцов в линиях *Drosophila melanogaster*, отличающихся по аллелям гена *flamenco* // Генетика. – 2003. – Т.39, №5. – С. 675–681.
- Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. – М: Мир, 1984. – 568с.
- Bastock M. A gene mutation which changes a behavior pattern // Evolution. – 1956. – Vol.10. – P. 421–439.
- Connolly K. Locomotor activity in *Drosophila* // Anim. Behav. – 1967. – Vol.14. – P. 444–449.
- Richardt A., Kemme T., Wagner S. et.al. Ebony, a novel nonribosomal peptide synthetase for β-alanine conjugation with biogenic amines in *Drosophila* // J. of Biol. Chemistry. – 2003. – Vol.278, №42. – P. 41160–41166.
- Sturtevant A.H. Experiments on sex recognition and the problem of sexual selection in *Drosophila* // Anim. Behav. – 1915. – Vol.5. – P. 351–366.

РОЛЬ ОКРЕМИХ МОРФОЛОГІЧНИХ МУТАЦІЙ У ФОРМУВАННІ ОЗНАК ПОВЕДІНКИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Н.М.Кулабухова, Л.І.Воробйова

У мутантних ліній і лінії дикого типу *Canton-S* вивчали статеву, локомоторну та фотоактивність. Установлено негативний вплив мутацій, що вивчали, на статеву активність самців, але їх впливу на статеву рецептивність самиць не виявлено, за винятком самиць лінії *ebony*. У всіх мутантних ліній локомоторна активність самиць перевищує локомоторну активність самиць лінії *Canton-S*, за винятком лінії *ebony*. У самців локомоторна активність у мутантних ліній перевищує локомоторну активність лінії дикого типу лише у ліній *brown* і *black*. Встановлено негативний вплив мутації *white* на ознаки поведінки, що вивчали. Показано, що вивчені мутації кольору тіла негативно впливають на фотоактивність самиць; їх впливу на фотоактивність самців не виявлено.

Ключові слова: *Drosophila melanogaster*, локомоторна активність, статева активність самців, статева рецетивність самиць, фотореакція, мутація.

ROLE OF SEPARATE MORPHOLOGICAL MUTATIONS IN FORMATION OF BEHAVIOURAL FEATURES OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

N.N.Kulabuhova, L.I.Vorobyova

Sexual, locomotive and photoactivity were studied in mutant strains and wild type strain *Canton-S*. Negative influence of the investigated mutations on males' sexual activity was established, however their influence on females' sexual receptivity was not revealed, with the exception of females of strain *ebony*. In all mutant strains females' locomotive activity exceeded females' locomotive activity of strain *Canton-S*, with the exception of strain *ebony*. Males' locomotive activity in mutant strains exceeded males' locomotive activity of wild type strain only in strains *brown* and *black*. Mutation *white* negative influence was established on the investigated behavioural features. It is shown that the investigated mutations of body color negatively influence photoactivity of females; their influence on photoactivity of males was not revealed.

Key words: *Drosophila melanogaster*, locomotive activity, males' sexual activity, females' sexual receptivity, photoreaction, mutation.

Матеріали наукової конференції біологічного факультету Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна, присвяченої 100-річчю з дня народження Г.І.Семененка
Рекомендовано до друку Н.В.Багацькою