

УДК: 595.773.4:591.5

**ВПЛИВ ОКРЕМИХ МУТАЦІЙ І ГЕТЕРОЗИГОТНОСТІ НА ДЕЯКІ ОСОБЛИВОСТІ ПОВЕДІНКИ
*DROSOPHILA MELANOGASTER***

Н.М.Кулабухова, О.В.Медведєва, Л.І.Воробйова

Харківський національний університет імені В.Н.Каразіна (Харків, Україна)

Вивчали вплив окремих мутацій та гетерозиготності на статеву та локомоторну активність *Drosophila melanogaster*. Встановлено, що досліджені мутації негативно впливають на статеву активність самців, але їх впливу на статеву рецептивність самиць не виявлено, за винятком самиць ліній *ebony* і *black*. Підвищення рівня гетерозиготності приводить до підвищення статевої рецептивності самиць в порівнянні з обома батьківськими формами та призводить до підвищення статевої активності самців в порівнянні з похідною мутантною лінією; у гібридів значення статевої активності самців наближується до значень лінії *Canton-S*. Встановлено, що 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 *Canton-S* лише у лінії *brown* і *black*. Не виявлено материнського і батьківського ефекту відносно ознак, що вивчали.

Ключові слова: *Drosophila melanogaster*, локомоторна активність, статева поведінка, статева активність самців, статева рецептивність самиць, мутація.

Вступ

Поведінка особини – це, з одного боку, генетично детермінована видоспецифічна програма, а з іншого – лабільна система адаптацій до умов, що змінюються. Локомоторна активність – елемент поведінки, який можна оцінювати як самостійну ознаку і як складову частину інших, більш складних ознак (геотаксису, фотоактивності) (Ерман і др., 1984). Репродуктивна функція комах виступає в ролі адаптивного комплексу ознак, вивчення яких необхідно для розкриття процесів, що здійснюються на популяційному рівні, і, отже, для регуляції структури та чисельності популяцій. Тому звернення до генетики статевої поведінки, як компоненту функції репродуктивності, являє собою актуальну задачу. Статеву поведінку тварин – складна фізіолого-біохімічна ознака, яка є важливим компонентом пристосованості для більшості організмів. Ритуали залицяння детально описані для багатьох видів (Трут, 1978), але генетичні аспекти даної проблеми вивчені недостатньо. Модель шлюбної поведінки *Drosophila melanogaster* є найбільш зручною для проведення генетичних досліджень, адже ритуал залицяння даного виду добре вивчений та докладно описаний (Кайданов і др., 1978). Крім того, складені детальні карти хромосом, локалізовано більшість генів, ідентифіковані продукти їх активності та з'ясована функція. Слід також зауважити, що за допомогою різноманітних підходів було виявлено низку генів, які є відповідальними за реалізацію видоспецифічної програми шлюбної поведінки. Частіше за все ці гени активні у клітинах нервової системи, а мутації в цих генах призводять до порушень статевої поведінки. Особини з мутаціями такого типу та аномальною шлюбною поведінкою є стерильними або мають знижену плідність, а, отже, є менш адаптованими (Полетаєва і др., 1990). Однак, враховуючи складність ритуалу залицяння та те, що в процесі залицяння між самицею та самцем має місце обмін сенсорною інформацією різної модальності (зорової, звукової, хімічної, тактильної) (Полэ і др., 1978; Романова і др., 2000), цілком обґрунтованим є припущення, що морфологічні мутації (мутації кольору очей, кольору тіла, морфології крил, та ін.) також впливатимуть на компоненти статевої поведінки *Drosophila melanogaster* та інші компоненти пристосованості. У зв'язку з цим метою даного дослідження є проведення кількісної оцінки внеску генотипу у фенотипічний прояв компонентів статевої поведінки.

Матеріал і методи дослідження

В дослідженні використовували мутантні лінії *Drosophila melanogaster*: *white (w)*, *brown (bw)*, *scarlet radius incompletus (st ri)*, *yellow (y)*, *black (b)*, *ebony (e)*, а також лінію дикого типу *Canton-S (C-S)*. Лінії та отримані прямі і реципрокні гібриди утримували у культуральних посудинах, на стандартному цукорно-дріжджовому середовищі, при температурі 23°C. До експерименту брали лише віргіних особин. Розподіл імаго за статтю проводили впродовж першої доби після виходу з пупаріуму. Статеву активність самців оцінювали як кількість особин чоловічої статі, що здійснили парування протягом однієї години. Для цього самців та самиць поміщали у тестерну камеру у співвідношенні 2п♀♀ : п♂♂, де n=3-5 особин, та фіксували процент особин чоловічої статі, які здійснили копуляцію впродовж однієї години. Аналіз статевої рецептивності самиць проводили

аналогічно. Однак для тестування самиць самців брали у співвідношенні $n_{\text{♀♀}} : 2n_{\text{♂♂}}$ та фіксували процент особин жіночої статі, які здійснили парування протягом однієї години. Оцінку проводили шляхом безпосереднього спостереження. У дослідах використовували віргіних самців та самиць 3-4-денного віку. У якості тестерних використовували хімічно чисті пробірки без кормового середовища. Локомоторну активність імаго дрозофіли оцінювали індивідуально згідно методики відкритого поля (Connolly, 1967). Для цього муху поміщали в чашку Петрі, дно якої було розкреслено на квадрати зі стороною 5мм. Спостереження проводили впродовж 2 хвилин, замірюючи сумарну довжину пробігу кожної особини. Після чого вимірювали середню довжину пробігу та відносну довжину пробігу L (за одиницю була прийнята середня довжина пробігу імаго лінії дикого типу *Canton-S*) особин кожної лінії для самців та самиць окремо. Експерименти проводили у трьох повторах. Достовірність різниці оцінювали за допомогою критерію Фішера, для оцінки корелятивних зв'язків між ознаками використовували коефіцієнт кореляції рангів Спірмена (Рокицкий, 1973).

Результати

Аналіз статевої активності самців (рис.1) виявив, що найбільш низькі значення досліджуваного показника притаманні самцям лінії *black*. Вони достовірно нижчі за показники лінії *Canton-S*. Низькі значення показника властиві також самцям лінії *yellow*. Найвищі значення статевої активності самців демонструють самці лінії *brown*, але вони достовірно не відрізняються від таких в самців відносно високоактивної лінії дикого типу *Canton-S*.

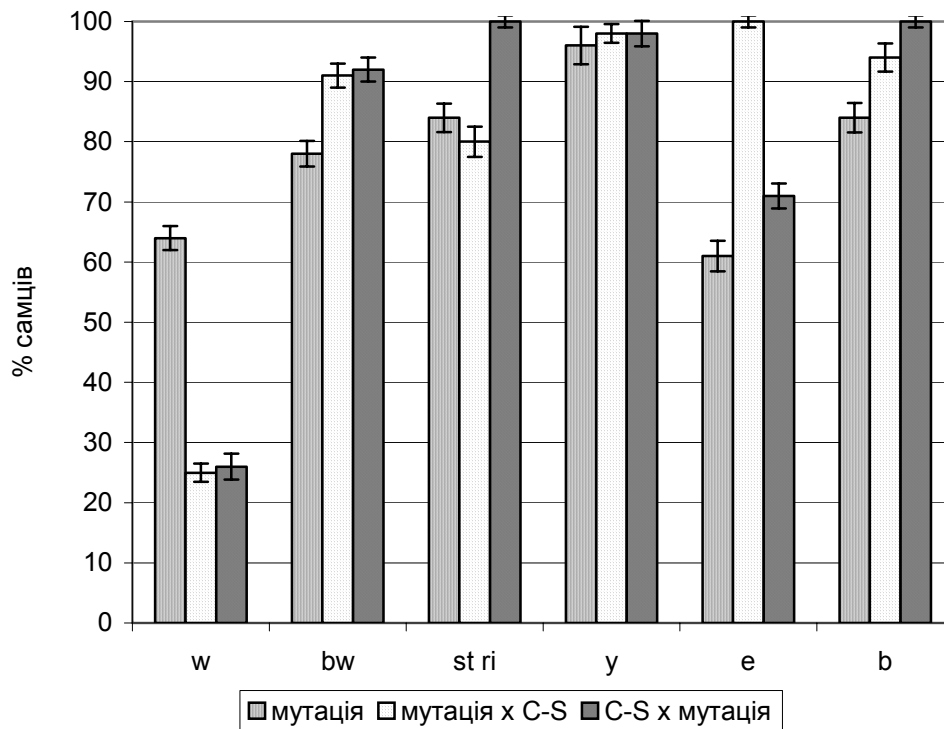


Рис. 1. Статева активність самців (відносно лінії дикого типу *Canton-S*, статева активність самців якої прийнята за 100%)

Результати аналізу статевої рецептивності самиць (рис.2) доводять, що самиці лінії *yellow* демонструють найнижчу статево рецептивність порівняно з усіма вивченими лініями. Для самиць усіх мутантних ліній, які несуть морфологічну мутацію у хромосомі 1, значення показника статевої рецептивності достовірно не відрізняються або є достовірно нижчі від таких для самиць відносно менш рецептивної лінії *Canton-S*. Самицям лінії *black* притаманні середні значення показника.

Підвищення рівня гетерозиготності, як правило, обумовлює підвищення рецептивності самиць в порівнянні з обома батьківськими формами та підвищення статевої активності самців в порівнянні з похідною мутантною лінією; у гібридів значення статевої активності наближуються до значень лінії *Canton-S*.

Не виявлено достовірного материнського і батьківського ефектів на показники, що вивчили. Результати дослідження локомоторної активності імаго дрозофіли представлені на рис. 3.

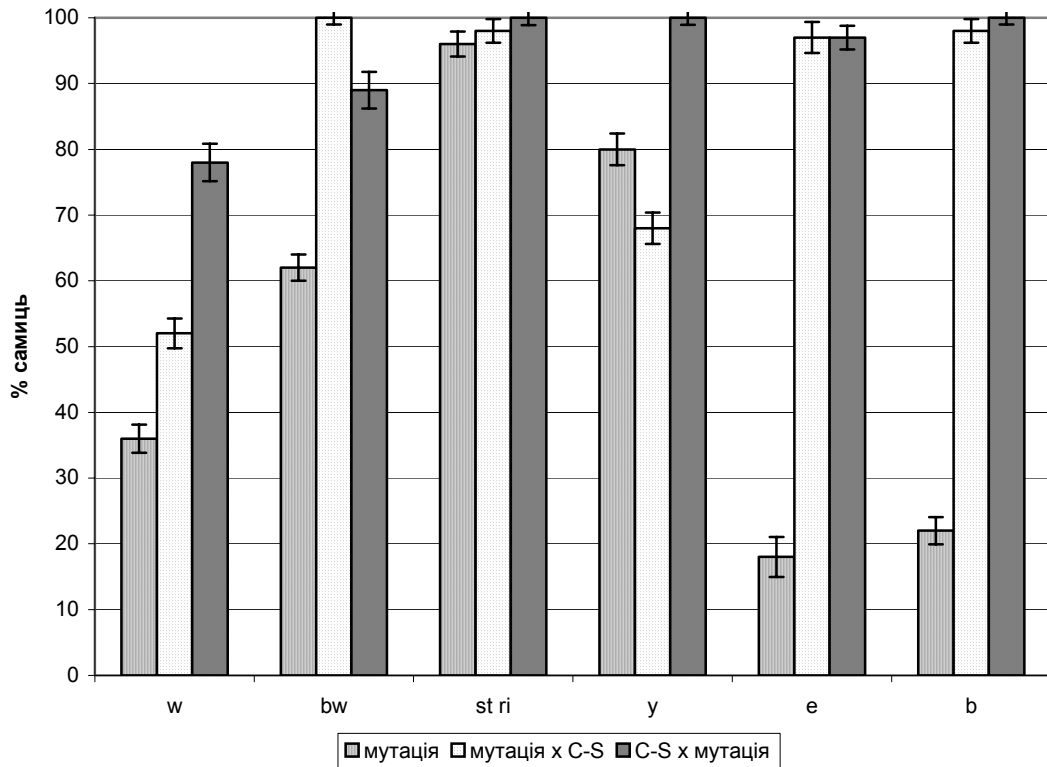


Рис. 2. Статевая рецептивність самиць (відносно лінії дикого типу *Canton-S*, статевая рецептивність самиць якої прийнята за 100%)

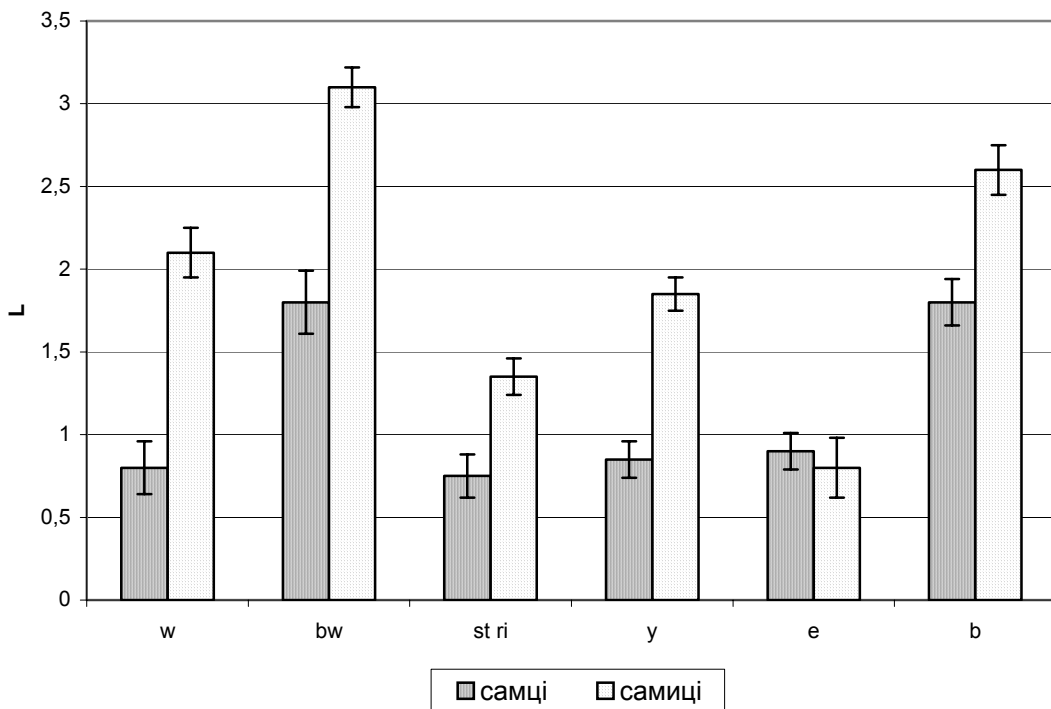


Рис. 3. Локомоторна активність імаго дрозофіли (відносно лінії дикого типу *Canton-S*, середня довжина пробігу імаго якої прийнята за 1)

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 самців лінії *Canton-S* лише у ліній *brown* і *black*.

Аналіз гібридів (рис. 4,5) виявив, що гібридизація не призводить до істотних змін локомоторної активності самиць гібридних ліній, але локомоторна активність самців в середньому підвищується, за винятком гібридів *brown* × *Canton-S*, *Canton-S* × *brown* і *yellow* × *Canton-S*, *Canton-S* × *yellow*.

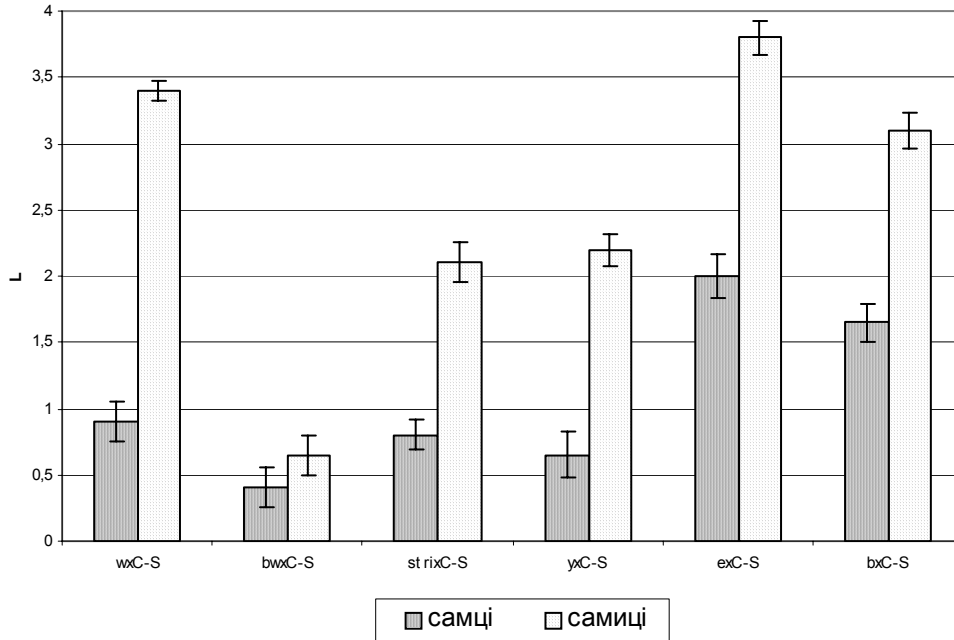


Рис. 4. Локомоторна активність імаго прямих гібридів дрозофіли (відносно лінії дикого типу *Canton-S*, середня довжина пробігу імаго якої прийнята за 1)

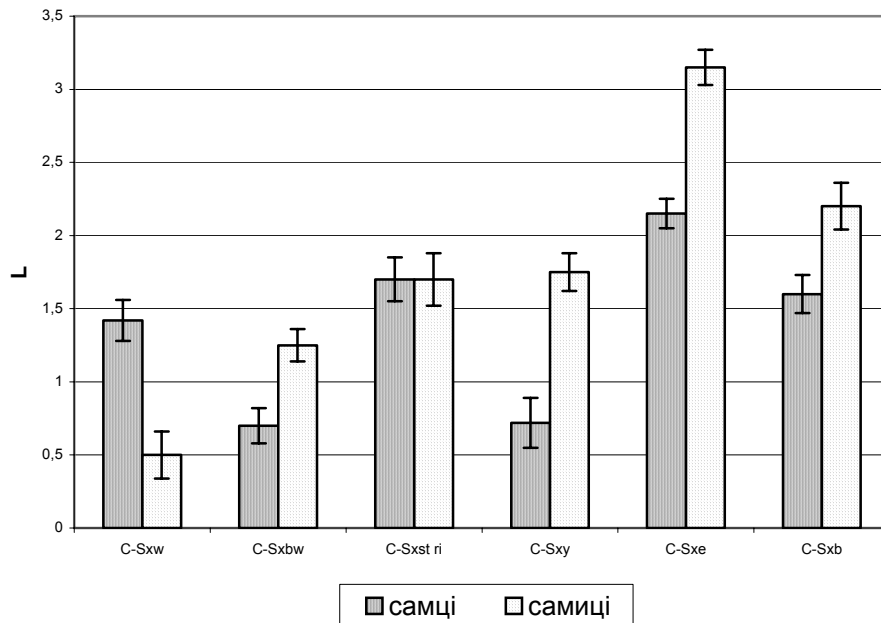


Рис. 5. Локомоторна активність імаго реципрокних гібридів дрозофіли (відносно лінії дикого типу *Canton-S*, середня довжина пробігу імаго якої прийнята за 1)

Обговорення результатів

Серед вивчених мутантних ліній порівняно низькими значеннями усіх вивчених показників виділяється лінія *yellow*, що дає змогу припускати істотне значення даного гену для загальної пристосованості виду. Відомо, що мутація *yellow* порушує ритуал залицяння самців (Зорина и др., 2002). Крім того, продукт активності гену *yellow* не тільки забезпечує специфічну пігментацію кутикули

Drosophila, але й приймає участь у нейрохімічних реакціях (Медведєв, 1969). В цілому, слід відмітити, що для ліній з морфологічною мутацією в Х-хромосомі характерними є більш низькі значення як статевої активності самців, так і статевої рецептивності самиць. Беручи до уваги той факт, що мутація *white* супроводжується редукцією кількості екрануючого пігменту ока, знижена статевая активність та рецептивність особин може бути пояснена порушенням зорової функції (Ерман и др., 1984).

Самці лінії *black* демонструють низьку статеву активність, яка, імовірно, компенсується за рахунок високої статевої рецептивності самиць (протилежний ефект спостерігається для лінії *brown*). Виявлені відмінності, вірогідно, забезпечуються комплексною дією усіх генетичних факторів: типом мутації, її локалізацією, а також загальним генетичним фоном. Крім того, як свідчать результати проведеного дослідження, статевая активність самців, мутантних за кольором тіла, нижча за таку як у самців лінії *Canton-S*, так і у самців з морфологічно зміненими крилами, незважаючи на те, що стадія "вібрації" ритуалу залицяння забезпечується саме морфологією та функціональним станом крилової пластини (Крушинский и др., 1983; McKean et al., 2001; Anand et al., 2001).

Інформації щодо ролі пігментів кутикули у статевої поведінці вивчених мутантних ліній *Drosophila* не було виявлено. Поки що можливо лише припустити, що у складній шлюбній поведінці має значення пігментація покривів тіла. Так, молекулярний аналіз функціональної активності локусу *yellow* у *Drosophila melanogaster* виявив, що транскрипт гену приймає участь не тільки у синтезі та/чи накопиченні меланіну, але й у реалізації функцій нервової системи (Baker et al., 2001). Цілком імовірним є також припущення, що мутантні за кольором тіла особини мають загальні дефекти метаболізму, на відміну від інших ліній (Крушинский и др., 1983).

Адаптивна значущість статевої рецептивності самиць нижча. Вірогідно, дана ознака менш пластична. Це, однак, обґрунтовано з точки зору еволюції статі (Ерман и др., 1984). Оскільки рецептивність самиць після першого парування істотно знижується (Paallysaho et al., 2003; Roeder et al., 1967; Ashburner et al., 1983), імовірність репродуктивного успіху самця підвищується зі зростанням його статевої активності (Carvalho et al., 2001).

Дане дослідження виявило гетерозисний ефект за ознаками статевої активності самців та статевої рецептивності самиць (при схрещуванні контрастних за даними ознаками мутантних ліній з похідною лінією *Canton-S*). Це дозволяє говорити про складний характер успадкування компонентів статевої поведінки, адже гетерозис найчастіше є свідченням полігенності, а материнський ефект – цитоплазматичної чи позахромосомної спадковості. Слід також зауважити, що значний внесок в успадкування ознак поведінки робить Х-хромосома, адже, багато так званих генів поведінки локалізовано саме в ній (Крушинский и др., 1983).

Перелік посилань

- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 383с.
- Крушинский Л.В., Зорина З.А., Полетаева И.И., Романова Л.Г. Введение в этологию и генетику поведения. - М.: Изд-во МГУ, 1983. – 173с.
- Кайданов Л.З., Полэ И.Р., Сапунов В.Б. Генетическая детерминация межлинейных различий по половому поведению у *Drosophila melanogaster* // XIV Международный генетический конгресс. Тезисы докладов, часть I. – М.: Наука, 1978. - С.551.
- Медведєв Н.Н. Практическая генетика. - М.: Наука, 1969. - С. 22-182.
- Полетаева И.И., Романова Л.Г. Генетические аспекты поведения животных // Сб.: Итоги науки и техники. Сер.: Физиология человека и животных. - М.: ВИНТИ, 1990. - Т.42. – 176с.
- Полэ И.Р., Кайданов Л.З. Распределение мутаций, контролирующих низкую половую активность самцов, по длине Х-хромосомы линии HA *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1978. – Т.14, №11. - С. 1913-1918.
- Романова Л.Г., Романова Н.И., Субочева Е.А., Ким А.И. Успешность спаривания и особенности ритуала ухаживания в линиях *Drosophila melanogaster*, мутантных по гену *flamenco* // Генетика. – 2000. – Т.36, №4. – С. 500-504.
- Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. - Минск: Высшейш. школа, 1973. – 320с.
- Трут Л.Н. Очерки по генетике поведения. – Новосибирск: Наука, 1978. – 256с.
- Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. - М: Мир, 1984. – 568с.
- Anand A., Vilella A., Ryner L.C. et. al. Molecular genetic dissection of the sex-specific and vital function of the *Drosophila melanogaster* sex determination gene fruitless // Genetics. – 2001. – Vol.158, №4. - P. 1569-1595.
- Ashburner M., Carlson H.L., Thompson J.N. The genetics and biology of *Drosophila*. – Academic Press, London. – 1983. – Vol.3. – P. 223-284.
- Baker B.S., Taylor B.J., Hall J.C. Are complex behaviors specified by dedicated regulatory genes? Reasoning from *Drosophila* // Cell. – 2001. – Vol.105, №1. – P. 13-24.

Connolly K. Locomotor activity in *Drosophila* // Anim. Behav. – 1967. – Vol.14. – P. 444-449.

Carvalho A.B., Dobo B.A., Vibranovski M.D., Clark A.G. Identification of five new genes on the Y chromosome of *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol.98, №23. – P. 13225-13230.

McKean K.A., Nunney L. Increased sexual activity reduces male immune function in *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2001. – Vol.98, №14. – P. 7904-7909.

Paallysaho S., Aspi J., Liimatainen J.O., Hoikkala A. Role of X chromosomal song genes in the evolution of species-specific courtship songs in *Drosophila virilis* group species // Behavior genetics. – 2003. – Vol.33, №1. – P. 25-32.

Roeder K.D. Nerve cells and insect behavior. – Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, 1967. – 238p.

ВЛИЯНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ МУТАЦИЙ И СТЕПЕНИ ГЕТЕРОЗИГОТНОСТИ НА НЕКОТОРЫЕ ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Н.Н. Кулабухова, О.В.Медведева, Л.И.Воробьева

Изучали влияние отдельных мутаций и степени гетерозиготности на половую и локомоторную активность *Drosophila melanogaster*. Установлено, что изученные мутации снижают половую активность самцов; их влияния на половую рецептивность самок не обнаружено, за исключением самок линий *ebony* и *black*. Повышение уровня гетерозиготности приводит к повышению рецептивности самок по сравнению с обеими родительскими формами и к повышению половой активности самцов по сравнению с исходной мутантной линией; у гибридов значение половой активности самцов приближается к значениям линии *Canton-S*. Установлено, что у всех мутантных линий локомоторная активность самцов превышает локомоторную активность самок линии *Canton-S*, за исключением линии *ebony*; у самцов локомоторная активность у мутантных линий превышает локомоторную активность линии *Canton-S* только у линий *brown* и *black*. Не выявлено материнского и отцовского эффектов в отношении изученных признаков.

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

THE INFLUENCE OF THE MUTATIONS AND HETEROZYGOSIS ON THE SOME CHARACTERISTIC OF BEHAVIOR IN *DROSOPHILA MELANOGASTER*

N.N.Kulabuhova, O.V.Medvedeva, L.I.Vorobyova

The aim of this work is to study the influence of the mutation and the heterozygosis on the sexual and locomotive activity *Drosophila melanogaster*. It's been determined that the given mutations bring negative influence to the male sexual activity; however no influence had been noticed as on the sexual receptivity of the female except in the case of females of lines *ebony* and *black*. An increase in the level of heterozygosis as a rule leads to an increase in the female receptivity as compare to both the two parents' forms and also leads to an increase in male sexual activity; for the hybrids the meaning of "sexual activity" is closer to the meaning of lines *Canton-S*. It's been determined that for all mutant lines locomotive activity exceeds females locomotive activity lines *Canton-S* except those of lines *ebony*. For males, locomotive activity of mutant line exceeds the activity of the wild type only on lines *brown* and *black*. In the research, no authentic maternal or paternal effect for the study of the symptom has been declared.

Key words: *Drosophila melanogaster*, locomotive activity, mating behavior, males mating activity, females mating receptivity, mutation.

Представлено О.С.Тиртишним

Рекомендовано до друку Л.О.Атраментовою