

УДК 591.551:575.224.2:595.773.6

**Н. Е. Волкова**, асп., **Л. И. Воробьёва**, канд. биол. наук, доц.Харьковский национальный университет им. В. Н. Каразина,  
кафедра генетики и цитологии,  
пл. Свободы 4, Харьков, 61077, Украина

## ВЛИЯНИЕ ГЕННЫХ МУТАЦИЙ ХРОМОСОМ 1 И 2 НА ПОЛОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

На модели *Drosophila melanogaster* изучали влияние ряда морфологических мутаций на признаки половой активности самцов и половой рецептивности самок как важных компонентов приспособленности. Показано, что наличие мутаций в генотипах особей в большинстве случаев оказывает существенное влияние на половое поведение, однако характер влияния различен для разных мутаций. Выявлена положительная корреляция между половой активностью самцов и половой рецептивностью самок. Проанализировано влияние хромосомной локализации той или иной морфологической мутации и тканевой (органной) принадлежности вызываемого ею дефекта на проявление компонентов полового поведения *Drosophila melanogaster*.

**Ключевые слова:** *Drosophila melanogaster*, мутации, адаптация, половое поведение.

Репродуктивная функция насекомых представляет собой адаптивный комплекс признаков. Его изучение необходимо для раскрытия процессов, совершающихся на популяционном уровне, и, следовательно, для регуляции структуры и численности популяций. Ранее нами было установлено [1], что половая активность самцов *Drosophila melanogaster* обнаруживает высокую положительную корреляцию с плодовитостью соответствующих линий, а также было показано дифференциальное влияние некоторых морфологических мутаций на компоненты полового поведения *Drosophila melanogaster*. Из литературы известно, что значительный вклад в фенотипическое проявление указанного признака вносят половые хромосомы [2, 3, 4, 5]. Цель настоящего исследования состоит в проведении детального количественного анализа влияния некоторых морфологических мутаций, локализованных в хромосомах 1 и 2 *Drosophila melanogaster*, на показатели половой активности самцов и половой рецептивности самок как компонентов функции воспроизведения.

Следует подчеркнуть, что мало изученными остаются также особенности онтогенетического развития и адаптивные возможности бионтов с искусственно синтезированными генотипами [6], хотя исследования в этом направлении являются актуальными в связи с расширяющимся использованием в генетике, селекции и других смежных областях науки генетически модифицированных организмов и форм с замещёнными хромосомами. Известно, что в экспрессивности целого ряда при-

знаков, имеющих важное приспособительное значение, таких как продолжительность жизни, плодовитость, выживаемость в экстремальных условиях и др. [7] существенную роль играет общий генный баланс [8]. Нарушения последнего могут быть следствием любых вмешательств в структуру генотипа [6]: введения в генотип чужеродных генов, замещения отдельных хромосом, изменения количества хромосом, изогенизация последних и др. С учётом этого в данной работе предварительно были проведены насыщающие скрещивания, в результате которых удалось получить выравненные по генотипу мутантные линии, использованные для дальнейших исследований.

### Материалы и методы исследований

В качестве исходного материала для исследований были использованы следующие линии из коллекции кафедры генетики и цитологии ХНУ:

*Canton-S (C-S)*, *Oregon (Or)* — линии дикого типа, контрастные по половому поведению [1], прошедшие 57 поколений инбридинга к моменту начала эксперимента, и мутантные линии, содержащиеся аутбредно: *y* (1-00) — жёлтое тело, *w* (1-1.5) — белые глаза, *w<sup>a</sup>* (1-1.5) — абрикосовые глаза, *B* (1-57.0) — полосковидные глаза, *dp* (2-13.0) — скошенные крылья, *b* (2-48.5) — чёрное тело, *cn* (2-57.5) — киношные глаза, *vg* (2-67.0) — зачаточные крылья, *bw* (2-104.5) — коричневые глаза.

Для изучения влияния данных мутаций на компоненты полового поведения проводили насыщающие скрещивания по схеме [9] в условиях направленного отбора на маркерную мутацию:

P: ♀M × ♂C-S (Or)

F<sub>1</sub>: ♀F<sub>1</sub> × ♂F<sub>1</sub>

F<sub>2</sub>: 3 N : 1 M

Либо (для мутаций, локализованных в X-хромосоме)

1 N : 1 M

где M — мутантный фенотип, N — нормальный фенотип (дикий тип), F<sub>1</sub> — гибриды первого поколения.

Для каждой исходной мутантной линии было проведено по 6 насыщающих скрещиваний с линией C-S и с линией Or. Таким образом линии были выравнены по генотипу (далее по тексту: *M<sub>C-S</sub>* — линия, в которой мутация переведена на генетический фон линии дикого типа C-S; *M<sub>Or</sub>* — линия, в которой мутация переведена на генетический фон линии дикого типа Or).

Исходные линии и линии, выравненные по генотипу, содержали в культуральных сосудах на стандартной сахарно-дрожжевой среде в термостате при температуре 23 °С. Разделение имаго по полу осуществляли в течение первых суток после выхода из пупариума. В эксперимент брали только виргинных особей. Для наркотизации использовали диэтиловый эфир.

Половую активность самцов оценивали по количеству последних, осуществивших спаривание в течение 1 часа [4, 10]. Для этого самок и самцов помещали в химически чистую тестерную камеру ( $V=25 \text{ см}^3$ ) в соотношении  $2n \text{ ♀♀} : n \text{ ♂♂}$ , где  $n$  — количество особей ( $5 \pm 2$ ), и фиксировали процент особей мужского пола, спарившихся в течение 1 часа. Анализ половой рецептивности самок проводили аналогично. Однако в данном случае самок и самцов брали в соотношении  $n \text{ ♀♀} : 2n \text{ ♂♂}$  и фиксировали процент женских особей, спарившихся в течение 1 часа. Поведенческое тестирование осуществляли на имаго в возрасте 3 суток без предварительной наркотизации насекомых.

Полученные в ходе эксперимента данные были обработаны статистически [11]. Достоверность разницы оценивали с помощью критерия Стьюдента. Для оценки влияния особенностей генотипа на изучаемые признаки использовали дисперсионный анализ. Силу влияния оценивали по методу М. Снедекора. Для оценки корреляционных связей между исследуемыми признаками применяли коэффициент корреляции рангов К. Спирмена [11]. Для статистической обработки данных использовали программу STATISTICA 6.0.

### Результаты исследований и их обсуждение

Как видно из таблицы 1 и рисунка 1, наличие в генотипе мутации с морфологическим проявлением у мух в ряде случаев оказывает существенное влияние на их половое поведение.

При этом направление влияния различных мутаций на половую активность самцов и половую рецептивность самок различно.

Так для мутаций  $y$  и  $dp$  характерно достоверное увеличение показателя половой активности самцов при переведении их на генетический фон линии C-S и тенденция к его снижению при переведении данных мутаций на генетический фон линии *Or*. Противоположное влияние, с различным уровнем достоверности, выявлено для мутаций  $w$ ,  $B$ ,  $b$  и  $cn$ . Что касается рецессивных мутаций  $w^a$  и  $vg$ , то их наличие в генотипе особи в гомозиготном состоянии сопровождается снижением показателя половой активности самцов на генетическом фоне обеих использованных в эксперименте линий дикого типа.

Особый случай представляет мутация  $bw$ . Половая активность обеих полученных линий ( $bw_{C-S}$  и  $bw_{Or}$ ) достоверно превышает таковую всех родительских линий. Таким образом, мутации  $w^a$ ,  $vg$  и  $bw$  оказывают однонаправленное действие на изучаемый признак, в то время как эффект влияния остальных изученных мутаций имеет разнонаправленный характер в условиях различного генетического фона линий.

Результаты оценки половой рецептивности самок показали, что только мутация  $bw$  способствует достоверному повышению этого физиологического показателя при переводе указанной маркерной мутации как на генетический фон линии C-S, так и на фон линии *Or*. Для мутаций  $w$ ,  $w^a$  и  $vg$  справедливо обратное, т. е. снижение половой рецептивности самок при тех же условиях. Что касается мутаций  $y$ ,  $B$ ,  $b$  и  $cn$ , то их наличие на генетическом фоне линии C-S сопровожда-

ется снижением половой рецептивности самок и её повышением на генетическом фоне линии *Or*. Значения этого же показателя для особей линии, несущей мутацию *dp* на генетическом фоне как линии *C-S*, так и линии *Or*, практически совпадают с таковыми исходной линии дикого типа.

Таблица 1

**Показатели полового поведения мутантных линий, выравненных по генотипу, и исходных линий дикого типа**

№ п/п	Линия	ПА самцов			ПР самок		
		Среднее±ошибка	t(ГФ)	p(ГФ)	Среднее±ошибка	t(ГФ)	p(ГФ)
1	<i>C-S</i>	55,68 ± 7,31			79,04 ± 3,58		
2	<i>Or</i>	23,75 ± 4,07			47,19 ± 5,83		
3	<i>y<sub>C-S</sub></i>	81,83 ± 3,91	3,15	<0,01	75,33 ± 3,13	0,78	> 0,05
4	<i>y<sub>Or</sub></i>	15,83 ± 3,21	0,75	> 0,05	77,50 ± 2,42	4,80	<0,001
5	<i>w<sub>C-S</sub></i>	24,56 ± 4,02	3,73	<0,001	33,33 ± 5,05	7,38	<0,001
6	<i>w<sub>Or</sub></i>	56,57 ± 0,77	8,91	<0,001	41,67 ± 5,79	0,67	> 0,05
7	<i>w<sup>a</sup><sub>C-S</sub></i>	45,99 ± 6,34	1,00	> 0,05	59,52 ± 3,70	3,79	<0,001
8	<i>w<sup>a</sup><sub>Or</sub></i>	8,10 ± 1,11	2,75	<0,01	37,00 ± 4,76	1,35	> 0,05
9	<i>B<sub>C-S</sub></i>	27,74 ± 2,07	3,68	<0,001	28,25 ± 5,40	7,84	<0,001
10	<i>B<sub>Or</sub></i>	33,33 ± 7,83	1,55	> 0,05	56,67 ± 6,59	1,08	> 0,05
11	<i>dp<sub>C-S</sub></i>	76,39 ± 3,98	2,5	<0,05	78,76 ± 3,62	0,05	> 0,05
12	<i>dp<sub>Or</sub></i>	21,67 ± 0,44	0,48	> 0,05	37,90 ± 0,72	1,58	> 0,05
13	<i>b<sub>C-S</sub></i>	54,14 ± 7,44	0,15	> 0,05	38,33 ± 7,04	5,15	<0,001
14	<i>b<sub>Or</sub></i>	83,34 ± 3,09	12	<0,001	68,89 ± 1,80	3,55	<0,001
15	<i>cn<sub>C-S</sub></i>	53,33 ± 7,81	0,22	> 0,05	64,11 ± 6,61	1,98	<0,05
16	<i>cn<sub>Or</sub></i>	86,67 ± 3,50	12	<0,001	70,22 ± 4,37	3,16	<0,001
17	<i>vg<sub>C-S</sub></i>	23,00 ± 3,79	4	<0,001	23,33 ± 4,60	9,56	<0,001
18	<i>vg<sub>Or</sub></i>	17,83 ± 2,03	2,1	<0,05	17,11 ± 2,08	4,86	<0,001
19	<i>bw<sub>C-S</sub></i>	99,53 ± 0,26	5	<0,001	88,09 ± 2,18	2,16	<0,05
20	<i>bw<sub>Or</sub></i>	93,20 ± 1,57	17	<0,001	76,00 ± 2,23	4,61	<0,001

Примечание: ПА — половая активность; ПР — половая рецептивность; ГФ — генетический фон; t — критерий Стьюдента; p — уровень значимости.

Расчет дисперсий по показателям половой активности самцов и половой рецептивности самок показывает, что вариабельность проявления первого признака в ответ на введение мутации превышает такую вторую ( $\sigma^2_{ПА}=1385,494$ ;  $\sigma^2_{ПР}=1019,896$ ).

Из рисунка 1 видно, что 7 из 9 изученных в данной работе мутаций однонаправлено влияют на половую активность самцов и половую рецептивность самок на различном генетическом фоне, а характер влияния мутаций *w<sup>a</sup>*, *vg* и *bw* вообще не зависит от генетического фона линии.

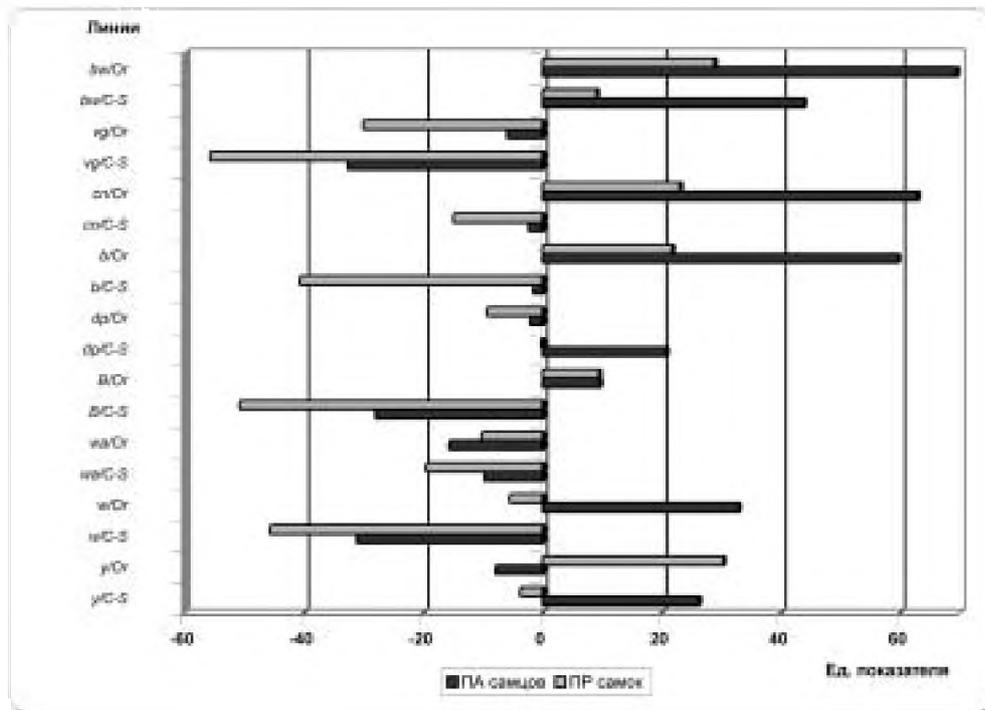


Рис. 1. Влияние мутаций на половое поведение *Drosophila melanogaster* (за 0 принято значение соответствующего показателя мух дикого типа C-S и Or)

Корреляционный анализ подтвердил наличие достоверной ( $p < 0,05$ ) положительной связи между признаками половой активности самцов и половой рецептивности самок ( $r_s = 0,65$ ).

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа свидетельствуют о достоверном влиянии изученных мутаций на проявление как признака половой активности самцов, так и половой рецептивности самок ( $p < 0,001$ ), а также о совместном влиянии мутации и генетического фона ( $p < 0,001$ ) на оба указанных признака. Кроме того, для признака половой активности самцов отмечено достоверно значимое влияние генетического фона линии ( $p < 0,001$ ). Сила влияния отдельных генетических факторов на компоненты полового поведения *Drosophila melanogaster* приведена в таблице 2.

При оценке влияния хромосомной локализации мутаций (т. е. локализации в хромосоме 1 или 2) при помощи однофакторного дисперсионного анализа не было выявлено достоверно значимого влияния фактора на половую рецептивность самок. В то же время 10,4% от общего варьирования признака половой активности самцов обусловлено именно хромосомной локализацией мутации ( $p < 0,001$ ).

Кроме того, все исследуемые мутации были разделены на 3 группы по признаку органной принадлежности морфологического эффекта: мутации, затрагивающие глаз; мутации, влияющие на пигментацию кутикулярных покровов; мутации, изменяющие морфологию крыла.

При помощи однофакторного дисперсионного анализа было выявлено достоверно значимое влияние указанной органной принадлежности морфологического эффекта мутации на проявление полового поведения *Drosophila melanogaster*. Сила этого влияния на половую активность самцов составляет 0,081 ( $p < 0,05$ ), а на половую рецептивность самок — 0,11 ( $p < 0,05$ ).

Таблица 2

**Сила влияния отдельных генетических факторов на компоненты полового поведения *Drosophila melanogaster***

Фактор Показатель	Мутация		Генетический фон		Мутация + генет. фон		$\Sigma$
	( $h^2_{\text{мут}}$ )	p	( $h^2_{\text{гф}}$ )	p	( $h^2_{\text{мут+гф}}$ )	p	
Половая активность	0,445	<0,001	0,021	<0,01	0,522	<0,001	0,988
Половая рецептивность	0,232	<0,001	-- <sup>†</sup>	--	0,227	<0,05	0,459

<sup>†</sup> Статистически значимого влияния генетического фона на признак половой рецептивности самок не выявлено

Данные, полученные в ходе исследования, подтверждают наличие плеiotропного эффекта всех использованных в эксперименте морфологических мутаций на компоненты полового поведения *Drosophila melanogaster*. Несмотря на то, что в литературе неоднократно встречаются упоминания о возможном плеiotропном действии различных мутаций на половое поведение *Drosophila melanogaster* [3, 12], исследования, в которых был проведен тщательный количественный анализ, немногочисленны.

Причины влияния различных морфологических мутаций на компоненты полового поведения, вероятно, определяются не столько наличием морфологических изменений как таковых, сколько сопровождающими их биохимическими изменениями. Так, например, для мутаций *y* и *b*, влияющих на пигментацию кутикулы, отмечена связь с биосинтезом биогенных аминов, в частности катехоламинов [14, 15]. Кроме того, продукт экспрессии гена *u* в больших количествах обнаруживается в нейробластах личинок 3-го возраста, которые характеризуются также экспрессией гена *fruitless (fru)*. Известно, что ряд мутаций генов *y* и *fru* приводят к снижению уровня вибрации крыла, специфического для самцов компонента ритуала ухаживания. Белки же *Fruitless* и *Yellow* были обнаружены в основной части мозга, которая обеспечивает характерное для самца половое поведение. Существует предположение, что *u* является одним из регуляторных факторов *fru*-ветви иерархии определения пола, хотя конкретная роль его пока не известна [16].

Мутации *w*, *w<sup>a</sup>* и *cp*, как известно [17, 18], нарушают обмен триптофана, который является предшественником ксантоматина, коричневого глазного пигмента *Drosophila melanogaster* [19]. Плеiotропный

эффект мутаций, нарушающих обмен триптофана, был изучен на медоносной пчеле и на дрозофиле [17]. Для насекомых обоих видов была выявлена следующая закономерность: чем ранее стадия, на которой прерывается метаболизм триптофана, тем сильнее угнетающее действие мутации и тем шире её плейотропный эффект. Эта закономерность может быть отчетливо прослежена для признака половой активности самцов, который, как ранее было показано [1], является важным компонентом приспособленности. Так самцы *vermillion* (*v*) (эта мутация ингибирует фермент триптофанпирролазу, прерывая тем самым метаболизм триптофана на самой первой стадии [17]) спариваются менее успешно, чем самцы *cn* [12] (мутация прерывает метаболизм триптофана на этапе гидроксирования кинуренина [17, 19]). Сила же влияния мутации *cn* ( $h^2_{cn} = 0,011$ ;  $p < 0,05$ ) на показатель половой активности самцов несколько превышает таковую мутации *w* (продукт этого гена является компонентом АВС-переносчика предшественника ксантомматина из цитоплазмы пигментной клетки в пигментные гранулы [18]), влияние которой статистически не достоверно. Что касается мутации *cardinal* (*cd*), которая нарушает последнюю стадию биосинтеза ксантомматина из триптофана, её плейотропный эффект существенно меньше по сравнению с мутантами *v* [17]. По-видимому, эта закономерность в меньшей степени справедлива для признака половой рецессивности самок. Кроме того, как свидетельствуют результаты нашего исследования, суммарная сила влияния генетических факторов на данный признак самок значительно слабее, чем на признак половой активности самцов. Обращает также на себя внимание более выраженная по сравнению с мутациями *w* и *cn* сила влияния мутации  $w^a$  на половую активность самцов ( $h^2_{wa} = 0,072$ ;  $p < 0,05$ ). Этот факт требует более детального исследования. Предполагают [20], что влияние данной мутации тканеспецифично, так как у мутантных особей накопление 3-гидроксикинуренина на личиночной стадии находится в пределах нормы, но существенно снижается на стадии имаго.

Полученные данные об отрицательном влиянии мутаций  $w^a$  и *vg* на половое поведение *Drosophila melanogaster*, а также данные других авторов о существенном повышении теплоустойчивости и продолжительности жизни имаго при насыщении генотипа *vg* генами линии С-S [6] и о преимущественном увеличении продолжительности жизни имаго при переведении на генетический фон линий дикого типа С-S и *Or* мутации *wa* [21] могут служить основанием для предположения о существовании отрицательной связи между половой активностью особи и продолжительностью её жизни. Однако сведения по этому вопросу, представленные в литературе, неоднозначны. Есть данные, согласно которым самцы с высокой половой активностью имеют слабую иммунную систему и более подвержены бактериальным инфекциям [22], что, вероятно, способствует снижению продолжительности жизни имаго. В то же время контрастные по половому поведению линии ВА и НА обладают соответственно высокой и низкой продолжительностью жизни [23].

Мутация *V* отрицательно влияет на компоненты полового поведения *Drosophila melanogaster* при переводе на генетический фон линии

C-S и положительно — при переводе на генетический фон линии Or. Аналогичный эффект был отмечен другими авторами в отношении экспрессивности самого признака *Var*, т. е. количества фасеток глаза [24]. Известно, что данная мутация плеiotропно влияет на структуру мозга дрозофилы [13]. Соответственно редукции количества фасеток уменьшается число центробежных нервных волокон, отходящих от ретинальных клеток. Более того, у мутантов *Var* отсутствуют и соответствующие участки зрительной нервной системы на более глубоком уровне. Таким образом, можно предположить, что колебания количества фасеток отражаются на остроте зрения насекомого, а так как зрительный канал является одним из каналов для получения сенсорной информации в процессе ритуала ухаживания у дрозофилы [25], то, следовательно, — и на компонентах полового поведения.

В пользу положительного влияния мутации *bw* на половое поведение *Drosophila melanogaster* говорит тот факт, что эта рецессивная мутация, одна из немногих, была обнаружена в природной популяции данного вида [26]. Этот факт может служить доказательством, установленной нами ранее [1] положительной связи между половой активностью самцов и компонентами приспособленности *Drosophila melanogaster*.

Что касается мутаций, влияющих на морфологию крыльев, то, по-видимому, увеличение степени редукции крыловой пластинки отрицательно влияет на проявление компонентов полового поведения *Drosophila melanogaster*. Более того, влияние мутации *vg* на половую активность самцов ( $h^2_{vg}=0,125$ ;  $p<0,01$ ) и на половую рецептивность самок ( $h^2_{vg}=0,53$ ;  $p<0,01$ ) превышает аналогичные влияния мутации *dp* (в последнем случае для показателя половой активности самцов  $h^2_{dp}=0,023$ ;  $p<0,05$ ; статистически достоверного влияния данной мутации на показатель половой рецептивности самок выявлено не было). Обращая внимание на то, что стадия вибрации является определяющей в ритуале ухаживания *Drosophila* [12], правильное её выполнение, по-видимому, отчасти обеспечивается нормальным развитием крыловой пластинки. Кроме того, интересным представляется тот факт, что данные, полученные для линий, несущих мутацию *y*, достоверно не отличаются от данных для соответствующих линий, мутантных по гену *dp*.

Таким образом, в реализации компонентов полового поведения, как и других компонентов приспособленности, генотип принимает участие как целостная сложная многоуровневая система.

### Выводы

1. Ряд мутаций, имеющих морфологическое проявление, существенно влияют на показатели половой активности самцов и половой рецептивности самок *Drosophila melanogaster*.
2. Характер указанного влияния различен для разных мутаций.
3. Существует положительная корреляция между показателями половой активности самцов и половой рецептивности самок *Drosophila melanogaster*.

4. Половое поведение самцов и самок *D. melanogaster* существенно зависит от хромосомной принадлежности изучаемых морфологических мутаций.

## Литература

1. Волкова Н. Е., Воробьева Л. И. Особенности наследования и значение для приспособленности компонентов полового поведения *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 2005. — Т. 41, № 2. — С. 1–6.
2. Hall J. C. The Mating of a Fly // Science. — 1994. — Vol. 264. — P. 1702–1714.
3. Полз И. Р. Анализ генетической детерминации половой активности самцов *Drosophila melanogaster*. Автореф. канд. дис. ЛГУ, 1979.
4. Chippindale A. K., Rice W. R. Y Chromosome Polymorphism Is a Strong Determinant of Male Fitness in *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2001. — V. 98, № 10. — P. 5677–5682.
5. Huttunen S., Aspi J. Complex Inheritance of Male Courtship Song Characters in *Drosophila virilis* // Behavior Genetics. — 2003. — Vol. 33, № 1. — P. 17–24.
6. Левчук Л. В., Тоцький В. М. Заміщення хромосом і пристосованість генотипів *Drosophila melanogaster* // Цитология и генетика. — 1998. — Т. 32, № 2. — С. 42–48.
7. Tanaka T., Yamazaki T. Fitness and Its Components in *Drosophila melanogaster* // Jap. J. Genet. — 1990. — V. 65, № 6. — P. 417–426.
8. Тоцький В. М., Хаустова Н. Д. Ген-ензимна система алкогольдегідрогенази і адаптивна здатність *Drosophila melanogaster* // Укр. біохім. журн., 1996. — Т. 68, № 3. — С. 62–67.
9. Никоро З. С., Васильева Л. А. Проблема изменчивости и отбора по количественным признакам на примере популяции *Drosophila* / В кн.: Дрозофила в экспериментальной генетике. — Новосибирск, "Наука", 1978. — С. 196–243.
10. 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.
11. Лакин Г. Ф. Биометрия. Москва: "Высшая школа", 1990. — 351 с.
12. Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. М.: Мир, 1984. — 566 с.
13. Hirsh J. Behavior-Genetic Analysis. — New York, Mc Graw — Hill, Inc., 1967. — 522 p.
14. Walter, M. F., Black, B. C., Afshar, G. et al. Temporal and Spatial Expression of the *yellow* Gene in Correlation With Cuticle Formation and Dopa Decarboxylase Activity in *Drosophila* Development. // Dev. Biol. — 1991. — V. 147, № 1 — P. 32–45.
15. Baier A., Wittek B., Brembs B. *Drosophila* as a New Model Organism for The Neurobiology of Aggression? // The Journal of Experimental Biology. — 2002. — № 205. — P. 1233–1240.
16. Drapeau, M. D., Radovic, A., Wittkopp, P. J., Long, A. D. A Gene Necessary For Normal Male Courtship, *yellow*, Acts Downstream Of Fruitless In The *Drosophila melanogaster* Larval Brain. // A. Dros. Res. Conf. 44. — 2003: 845B.
17. Пономаренко В. В. и др. О реализации генетической информации, детерминирующей деятельность нервной системы и поведение животных различных филогенетических уровней. / В кн. Актуальные проблемы генетики поведения. Л.: Наука, 1975. — С. 195–217.
18. Mackenzie S. M., Howells A. J., Cox G. B., Ewart G. D. Sub-cellular Localization of the white/scarlet ABC Transporter to Pigment Granule Membranes Within The Compound Eye of *Drosophila melanogaster*. // Genetica. — 2000. — V. 108, № 3. — P. 239–52.
19. Брумтон Г. Биохимия природных пигментов. Москва: "Мир", 1986. — 422 с.
20. Howells A. J., Summers K. M., Ryall R. L. Developmental Patterns of 3-hydroxykynurenine Accumulation in *white* and Various Other Eye Color Mutants of *Drosophila melanogaster* // Biochem Genet. — 1977. — V. 15, № 11–12. — P. 1049–59.
21. Золотих І., Некрасова А., Шахбазов В. Роль системи генотипу та окремих видимих мутацій у визначенні тривалості життя *Drosophila melanogaster* // Вісник Львів. Ун-ту. Серія біологічна. — 2004. — Вип. 35. — С. 115–120.

22. McKean K A., Nunney L. Increased Sexual Activity Reduces Male Immune Function in *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2001. — V. 98, № 14. — P. 7904–7909.
23. Кайданов Л. З. и др. Генетические эффекты дестабилизирующего отбора при селекции по адаптивно важным признакам в линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. — 1997. — Т. 33, № 8. — С. 1102–1109.
24. Золотух Г., Некрасова А. Роль генотипу та старіння у зміні експресивності ознаки Bar *Drosophila melanogaster* // Вісник Львів. Ун-ту. Серія біологічна. — 2004. — Вип. 38. — С. 88–91.
25. Yamamoto D., Nakano Y. Sexual Behavior Mutants Revisited: Molecular And Cellular Basis of *Drosophila* Mating // Cell. Mol. Life Sci. — 1999. — V. 56. — P. 634–646.
26. Lindsley D. L., Grell E. H. Genetic Variations of *Drosophila melanogaster*. Carnegie Just. Wash. Publ. 1968. — 627 p.

**Н. Е. Волкова, Л. И. Воробьёва**

Харківський національний університет ім. В. Н. Каразіна,  
кафедра генетики і цитології,  
пл. Свободи 4, Харків, 61077, Україна

**ВПЛИВ ГЕННИХ МУТАЦІЙ ХРОМОСОМ 1 ТА 2 НА СТАТЕВУ  
ПОВЕДІНКУ *DROSOPHILA MELANOGASTER***

**Резюме**

На моделі *Drosophila melanogaster* вивчали вплив певних морфологічних мутацій на ознаки статевої активності самців та статевої рецептивності самиць як важливих компонентів пристосованості. Результати дослідження свідчать, що наявність мутації у генотипі особини у більшості випадків істотно впливає на її статеву поведінку. Однак характер впливу є різним для різних мутацій. Встановлено позитивну кореляцію між статевою активністю самців та статевою рецептивністю самиць. Проаналізовано вплив хромосомної локалізації мутації та органної належності морфологічного дефекту на прояв статевої поведінки *Drosophila melanogaster*.

**Ключові слова:** *Drosophila melanogaster*, мутації, адаптація, статеву поведінку.

**N. E. Volkova, L. I. Vorobjova**

V. N. Karazin National University of Kharkiv,  
Department of Genetics and Cytology,  
Svobody Sq. 4, Kharkiv, 61077 Ukraine

**THE INFLUENCE OF GENE MUTATIONS IN CHROMOSOMES 1  
AND 2 ON *DROSOPHILA MELANOGASTER* MATING BEHAVIOR**

**Summary**

The model of *Drosophila melanogaster* mating behavior was used to study the influence of morphological mutations on males mating activity and females mating receptivity as the important components of fitness. The presence of mutation in genotype demonstrates its great influence upon the components of mating behavior. But the character of influence differs from mutation to mutation. Positive correlation between males mating activity and females mating receptivity was found out. The influence of chromosomal localization and localization of morphological effect on the components of mating behavior has been also analyzed.

**Keywords:** *Drosophila melanogaster*, mutation, adaptation, mating behavior.