

УДК 575.164:575.224.22:57.024:595.773.4

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПРИЗНАКОВ  
ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ У МУТАНТОВ ЛОКУСА *white*  
ИМАГО *Drosophila melanogaster***

*В.В. Костенко*

*Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 420008, Россия*

**Аннотация**

В работе исследовано влияние мутантных аллелей локуса *white* на формирование признаков полового поведения имаго *Drosophila melanogaster*, таких как половая активность самцов, половая рецептивность самок, длительность и задержка копуляции. Показано, что мутантные аллели локуса *white* играют существенную роль в контроле полового поведения самок. Установлено также, что интенсивно пигментированные особи характеризуются меньшей задержкой копуляции и, как следствие, более продолжительным спариванием.

**Ключевые слова:** локус *white*, пигментные мутации, половое поведение, задержка копуляции, длительность копуляции, *Drosophila melanogaster*

**Введение**

*Drosophila melanogaster* является уникальной модельной системой для изучения контроля врожденных форм поведения. Поведение – это способность животных изменять свои действия под влиянием внутренних и внешних факторов, характерная черта животного типа организации. Как известно, поведение включает в себя восприятие и обработку сенсорной информации в сигнальный каскад, который опосредует физиологические и моторные выходы. Это сложный процесс, который зависит от генетического состава, функций нервной системы и внешней среды организма [1, 2]. Половое поведение (ПП) дрозофилы организовано как комплексный физиолого-биохимический признак и состоит из определенных последовательных этапов, которые, как правило, повторяются несколько раз, пока не произойдет спаривание. Эти этапы включают обмен зрительных, звуковых и хемосенсорных сигналов между партнерами. Установлено, что данные сигналы определяют поведение мухи и через их интеграцию в мозг обеспечивают информацию обоим партнерам о половой восприимчивости особи [3, 4].

Изучению вопроса генетического контроля признаков полового поведения уделяется в последнее время все больше внимания, о чем свидетельствует увеличение количества публикаций по этой теме [5–7]. В работах [8, 9] было показано, что большинство признаков полового поведения *Drosophila* имеет полигенную

природу, а также что многие гены, влияющие на компоненты ПП, локализованы в X-хромосоме.

Описанный впервые (1910 г.) Т.Х. Морганом ген *white* дрозофилы на многие десятилетия послужил прототипом для многочисленных исследований в изучении вопросов генной регуляции, механизмов инсерционного мутагенеза и анализа поведения мутантов [10]. Сегодня известно, что ген  $w^l$  кодирует белок – трансмембранный АВС-переносчик, участвующий в метаболизме гуанина и триптофана, необходимых для синтеза красного (дрозоптерина) и коричневого (оммохрома) пигментов насекомого [11–13]. У дрозофилы метаболизм данных аминокислот связан с биосинтезом допамина и серотонина. В работе [14] показано, что мутанты по гену *white* характеризуются измененным количеством и распределением в тканях этих нейротрансмиттеров. Таким образом, мутации, затрагивающие функции гена *white*, оказывают влияние на нейрональный контроль различных форм поведения [15–17].

Поэтому целью настоящей работы было провести сравнительный анализ некоторых признаков полового поведения имаго *Drosophila melanogaster*, характеризующихся различиями в структуре локуса *white*, а также оценить связь между степенью пигментации глаз и изученными компонентами полового поведения.

### Материалы и методы

**Линии *Drosophila melanogaster*.** В качестве материала для исследования были использованы линии  $w_{C-S}$ ,  $w^l_{C-S}$ ,  $w^a_{C-S}$ ,  $w^{sat}_{C-S}$ ;  $w_{Or}$ ,  $w^l_{Or}$ ,  $w^a_{Or}$ ,  $w^{sat}_{Or}$ , в которых мутантные аллели локуса *white* были переведены на генетический фон линий дикого типа *Canton-S* (*C-S*) и *Oregon-R* (*Or*) соответственно [18]. Это позволило корректно оценить влияние аллелей данного локуса на формирование признаков полового поведения.

Линии содержали в культуральных сосудах на стандартной сахарно-дрожжевой среде при температуре 23 °С в термостате. Разделение имаго по полу проводили в течение первых суток после выхода имаго из пупария. В эксперимент брали только виргинных особей.

**Методы оценки компонентов полового поведения *Drosophila melanogaster*.** Половое поведение оценивали по следующим характеристикам: половая активность самцов – доля особей мужского пола, которые осуществили спаривание в течение 1 ч; половая рецептивность самок – доля особей женского пола, осуществивших спаривание в течение 1 ч. Подробное описание методик оценки половой активности самцов и половой рецептивности самок приведено в работах [19, 20]; продолжительность стадии копуляции – время от начала копуляции до её завершения; задержка копуляции – время от момента помещения особей в тестерную камеру до начала первого акта копуляции [9, 21]. Поведенческие тесты проводили с особями в возрасте 3 сут (до достижения необходимого возраста самки и самцы содержались отдельно) без предварительной наркотизации насекомых.

**Статистический анализ.** Для оценки влияния особенностей генотипа на исследуемые показатели полового поведения использовали дисперсионный анализ. Силу влияния ( $h^2_x$ ) оценивали по методу М. Снедекора. Анализ корреляционных

связей между степенью пигментации глаз имаго и временными характеристиками полового поведения осуществляли с помощью коэффициента корреляции рангов ( $r_s$ ) К. Спирмена [22]. Для статистической обработки данных использовали программу STATISTICA 8.0.

### Результаты и их обсуждение

Полученные данные по изучению признаков полового поведения линий дикого типа *Canton-S* и *Oregon* – половая активность самцов (ПА), половая рецептивность самок (ПР), задержка копуляции (ЗК) и длительность копуляции (ДК) – представлены на рис. 1.

При изучении признака половая активность самцов (в условиях избытка самок) было показано, что линии дикого типа *C-S* и *Or* статистически значимо различаются по данному показателю, а именно самцы линии *C-S* характеризуются большей активностью  $63.7 \pm 1.27$  по сравнению с самцами линии *Or* –  $38.2 \pm 1.02$  ( $p < 0.05$ ). Анализ самок дикого типа *C-S* и *Or* по признаку половая рецептивность не показал достоверных отличий ( $76.6 \pm 2.35$  и  $76.14 \pm 1.98$  соответственно).

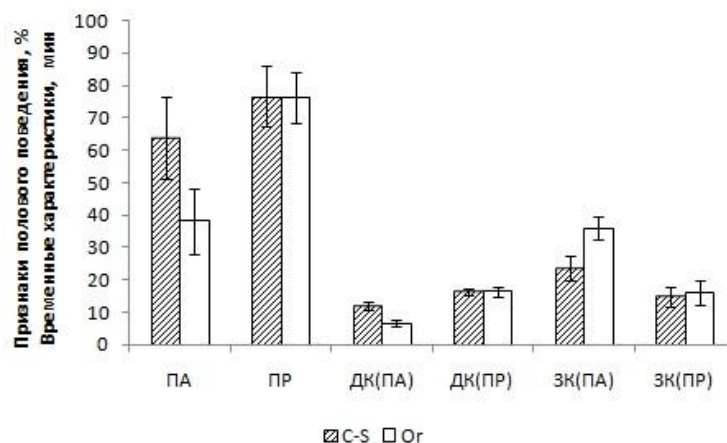


Рис. 1. Признаки полового поведения самок и самцов линий дикого типа *Canton-S* и *Oregon*: ПА, ПР и их временные характеристики ЗК, ДК

Анализ временных характеристик полового поведения линий дикого типа *C-S* и *Or* показал, что более активными являются самцы линии *C-S*, а менее – самцы линии *Or*. В условиях избытка самок для самцов линии *C-S* характерна меньшая задержка копуляции ( $23.58 \pm 3.77$ ) и довольно продолжительная копуляция ( $12.03 \pm 1.36$ ). В то время как самцы линии *Or* показали более продолжительную задержку спаривания ( $35.89 \pm 3.38$ ) и наименьшую длительность копуляции ( $6.64 \pm 1.02$ ).

В эксперименте по изучению длительности спаривания в условиях избытка самцов нами не было получено статистически значимых различий между линиями дикого типа (*C-S*:  $16.27 \pm 1.05$ ; *Or*:  $16.41 \pm 1.46$ ). Не было получено также достоверных различий и при анализе задержки копуляции (*C-S*:  $14.72 \pm 2.96$ ; *Or*:  $16.15 \pm 3.73$ ).

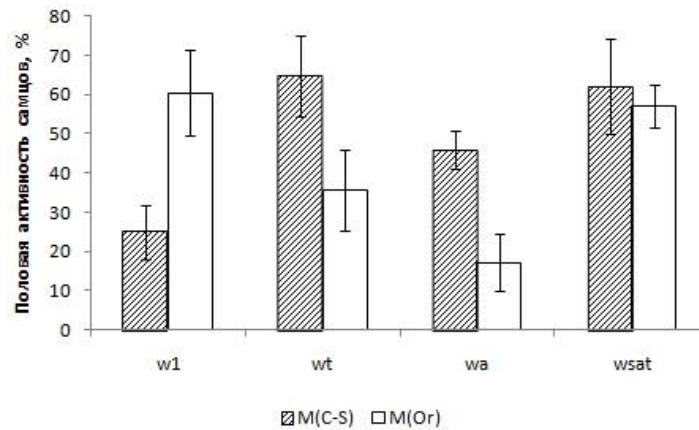


Рис. 2. Половая активность мутантных по локусу *white* самцов *Drosophila melanogaster*

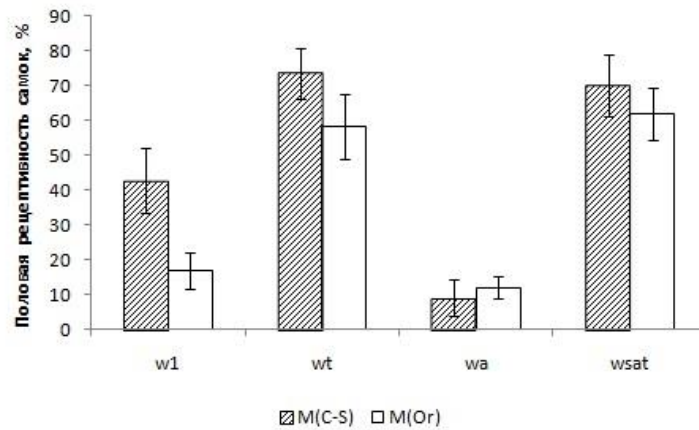


Рис. 3. Половая рецептивность мутантных по локусу *white* самок *Drosophila melanogaster*

На основе полученных результатов можно заключить, что выбранные нами линии дикого типа являются контрастными по признакам полового поведения в условиях избытка самок.

Для изучения влияния мутантных аллелей локуса *white* на формирование признаков полового поведения имаго *D. melanogaster* нами были проведены насыщающие скрещивания. В результате 4 мутантных аллеля ( $w^1$ ,  $w^t$ ,  $w^a$  и  $w^{sat}$ ) были переведены на генетический фон линии *Canton-S* и линии *Oregon*. Такая модель позволяет вычлнить вклад каждого изучаемого мутантного аллеля локуса *white* в проявление исследуемых признаков и адекватно сравнить действие мутаций на различном генетическом фоне. Наличие в генотипе мух мутаций с морфологическим проявлением в ряде случаев оказывает существенное влияние на их половое поведение.

На рис. 2 и 3 представлены результаты анализа компонентов полового поведения имаго дрозофилы, которые различаются генетической структурой локуса *white*. В ходе сравнительного анализа имаго, мутантных по локусу *white*,

были получены статистически значимые отличия по изучаемым признакам полового поведения в зависимости от генетического фона особей.

Так, при изучении ПА самцов  $M_{C-S}$  меньшим значением изучаемого признака характеризуется линия, в генотипе которой находится мутация *white* ( $25 \pm 2.17$ ), а большим – линия с мутацией *white<sup>t</sup>* ( $64.7 \pm 2.04$ ). Анализ линий  $M_{Or}$  показал, что меньшее значение ПА характерно для особей, в генотипе которых присутствует мутация *white<sup>a</sup>* ( $17.2 \pm 1.52$ ), в то время как имаго с мутацией *white* характеризуются большим значением ( $60.4 \pm 1.08$ ). Следует отметить, что для особей, мутации *w<sup>t</sup>*, *w<sup>a</sup>* и *w<sup>sat</sup>* которых были перенесены на генетический фон линии дикого типа *C-S*, наблюдаются статистически значимо более высокие показатели ПА самцов по сравнению с этими же мутациями, но имеющими генетический фон *Or*. Однако для имаго дрозофилы с мутацией *white* были получены противоположные результаты, а именно самцы линии  $w_{Or}$  являются более чем в два раза активными по сравнению с самцами линии  $w_{C-S}$  ( $60.4 \pm 1.08$  и  $25 \pm 2.17$  соответственно).

В экспериментах по изучению ПР самок среди линий  $M_{C-S}$  меньшее значение признака было получено для имаго с мутацией *w<sup>a</sup>* ( $10.8 \pm 2.25$ ), а большее – для имаго с мутацией *w<sup>t</sup>* ( $73.5 \pm 2.21$ ). Что касается линий  $M_{Or}$ , то здесь минимальное значение характерно для линии *w<sup>a</sup><sub>Or</sub>* ( $12.95 \pm 1.27$ ), а максимальное – для линии *w<sup>sat</sup><sub>Or</sub>* ( $61.7 \pm 2.44$ ). Для всех линий, за исключением особей с мутацией *w<sup>a</sup>*, характерным является статистически значимое различие в зависимости от генетического фона – самки  $M_{C-S}$  охотнее вступали в спаривание по сравнению с линиями  $M_{Or}$ .

При изучении временных компонентов полового поведения линий  $M_{C-S}$  и  $M_{Or}$  в условиях конкуренции за самку были получены неоднозначные результаты (рис. 4 и 5).

Следует отметить, что самыми минимальными показателями длительности спаривания ( $1.92 \pm 0.93$ ;  $2.3 \pm 0.92$ ) и наиболее высокими показателями задержки копуляции ( $57.16 \pm 1.49$ ;  $55.21 \pm 1.97$ ) характеризуется мутация *w<sup>a</sup>* на фоне как дикого типа *C-S*, так и линии *Or* ( $p < 0.05$  по сравнению с обеими линиями дикого типа). Для линий с мутациями *w<sup>t</sup>* ( $16.22 \pm 1.32$ ;  $13.2 \pm 1.42$ ) и *w<sup>sat</sup>* ( $13.82 \pm 1.42$ ;  $11.44 \pm 1.23$ ) были получены статистически значимо более высокие показатели длительности копуляции по сравнению с линиями, мутантными по аллелям *w* ( $8.36 \pm 1.57$ ;  $3.19 \pm 1.04$ ) и *w<sup>a</sup>* ( $1.92 \pm 0.93$ ;  $2.3 \pm 0.92$ ), независимо от генетического фона *C-S* или *Or*.

Исследование временных компонентов полового поведения линий  $M_{C-S}$  и  $M_{Or}$  в условиях избытка самок показало, что минимальным показателем длительности спаривания ( $3.63 \pm 1.14$ ) и максимальным показателем задержки копуляции ( $53.31 \pm 2.22$ ) характеризуется мутация *w<sup>a</sup>* на генетическом фоне линии дикого типа *Or* ( $p < 0.05$  по сравнению с контрольной линией *Or*). Для мутантов  $w_{C-S}$  и  $w_{Or}$  характерны статистически значимые различия задержки и длительности копуляции при анализе половой активности самцов. Линия  $w_{C-S}$  имеет менее продолжительную копуляцию ( $5.84 \pm 1.47$ ) и более выраженную задержку спаривания ( $51.01 \pm 2.42$ ), в то время как линия  $w_{Or}$  характеризуется большими значениями этих показателей (ДК:  $13.28 \pm 1.57$ ; ЗК:  $36.02 \pm 3.25$ )

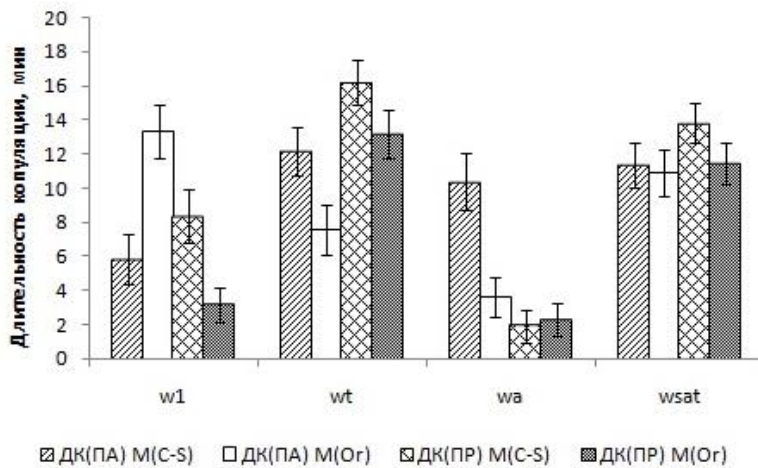


Рис. 4. Средние значения показателя «длительность копуляции» в условиях избытка самок (ПА) и самцов (ПР) мутантных по локусу *white* имаго *Drosophila melanogaster*

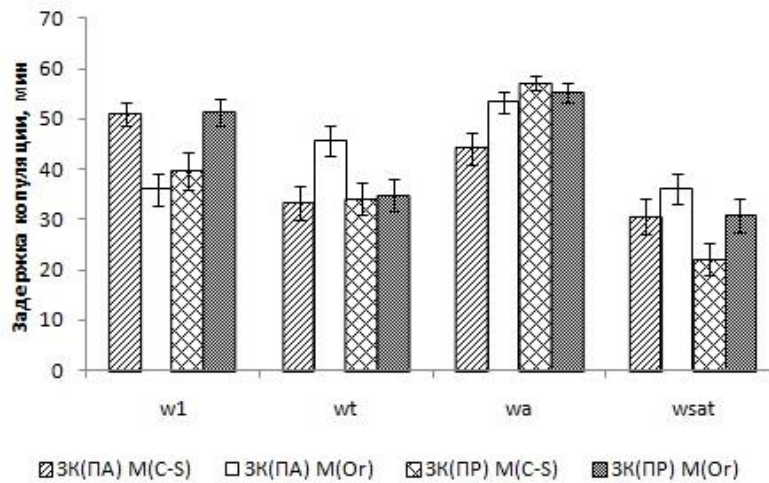


Рис. 5. Средние значения показателя «задержка копуляции» в условиях избытка самок (ПА) и самцов (ПР) мутантных по локусу *white* имаго *Drosophila melanogaster*

Для полового поведения установлены последовательные действия, которые осуществляются через обмен слуховых, зрительных, хемосенсорных сигналов между самцом и самкой [23], что делает возможным разделение такого сложного признака на отдельные компоненты. Поэтому нарушения одного сигнального звена могут привести к формированию нетипичного поведения [4]. Выбранные нами для изучения признаков полового поведения линии *D. melanogaster* затрагивают зрительную систему имаго. Белок White дрозофилы представляет собой трансмембранный АВС-транспортер и участвует в переносе гуанина и триптофана – предшественников, необходимых для синтеза глазных пигментов [13]. Отсутствие или недостаточное количество пигментов в глазах мух без функциональной активности гена *white* приводит к оптической изоляции в омматидиях. Поэтому зрение таких особей нарушается, и эти мухи имеют значительно сниженную его остроту и не показывают отклика в оптомоторных тестах [24, 25].

Табл. 1

Результаты корреляционного анализа временных характеристик признаков полового поведения имаго *D.melanogaster*

Генотип	Длительность копуляции		Задержка копуляции	
	<i>r(s)</i>	<i>t(N-2)</i>	<i>r(s)</i>	<i>t(N-2)</i>
Избыток самок (ПА)				
<i>M<sub>C.S</sub></i>	<b>0.11</b>	<b>1.75</b>	<b>-0.29</b>	<b>-4.71</b>
<i>M<sub>Or</sub></i>	-0.07	-1.12	-0.04	-0.55
Избыток самцов (ПР)				
<i>M<sub>C.S</sub></i>	0.08	1.25	<b>-0.33</b>	<b>-5.57</b>
<i>M<sub>Or</sub></i>	<b>0.23</b>	<b>3.83</b>	<b>-0.35</b>	<b>-5.64</b>

Примечание: жирным шрифтом обозначены статистически значимые результаты ( $p < 0.05$ ).

Дж. Бориц с соавторами показали [14], что мутанты по гену *white* характеризуются измененными уровнями в распределении нейромедиаторов допамина и серотонина. Б. Ван Свиндерен и Р. Андретик в работах [26, 27] высказали предположение, что повышенный уровень допамина у дрозофилы приводит к увеличению общего возбуждения, что, в свою очередь, приводит к повышенной поведенческой реактивности, а именно к более энергичным актам ухаживания. Полученные в настоящей работе результаты не противоречат выводам, сделанными этими авторами, в частности, мутанты по локусу *white* с более интенсивной пигментацией характеризуются активным поведением на стадиях ухаживания.

Для установления связи между временными характеристиками полового поведения и степенью пигментации глаз, то есть фенотипическим выражением аллельного состояния гена *white*, был проведен корреляционный анализ, результаты которого представлены в табл. 1. В варианте опыта по изучению временных характеристик для особей *M<sub>C.S</sub>* в условиях избытка самок была достоверно установлена прямая зависимость между степенью пигментации глаз имаго и длительностью копуляции. Для показателя «задержка копуляции» была получена отрицательная связь. Для особей с генотипом *M<sub>Or</sub>* достоверных значений получено не было. Поэтому можно говорить, что по мере увеличения интенсивности пигментации глаз имаго *M<sub>C.S</sub>* увеличивается продолжительность спаривания и снижается задержка спаривания. В следующем варианте опыта, где изучались временные характеристики спаривания в условиях избытка самцов, была достоверно получена такая же зависимость обоих признаков ДК и ЗК, но для особей с генотипом *M<sub>Or</sub>*.

В нашей работе [18] было показано, что исследуемые нами мутантные линии локуса *white* характеризуются различиями в уровне локомоторной активности, которая является основой большинства поведенческих актов животных. Нами была выявлена закономерность, что с увеличением интенсивности пигментации увеличивались значения локомоторной активности самок и самцов. По-видимому, наблюдаемые изменения полового и двигательного поведения на модели локуса *white* имеют общую природу и связаны с плейотропным эффектом мутаций, нарушающих обмен триптофана и, как следствие, приводящих к накоплению промежуточных токсичных метаболитов в организме мухи [28].

Табл. 2

Сила влияния отдельных генетических факторов на признаки полового поведения мутантных по локусу *white* имаго *D. melanogaster*

Показатель	Фактор								
	Аллель ( $h^2_{ал}$ )	$F$	$p$	Генетический фон ( $h^2_{гф}$ )	$F$	$p$	Аллель + генетический фон ( $h^2_{ал + гф}$ )	$F$	$p$
Половая активность	0.09	2.45	> 0.05	0.033	3.14	> 0.05	<b>0.15</b>	<b>4.25</b>	<b>&lt; 0.003</b>
Половая рецептивность	<b>0.56</b>	<b>27.82</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.04</b>	<b>4.12</b>	<b>&lt; 0.05</b>	0.05	1.11	> 0.05
Длительность копуляции (ПА)	<b>0.02</b>	<b>4.84</b>	<b>&lt; 0.05</b>	<b>0.01</b>	<b>5.01</b>	<b>&lt; 0.02</b>	<b>0.07</b>	<b>8.75</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Задержка копуляции (ПА)	<b>0.09</b>	<b>11.46</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.012</b>	<b>5.94</b>	<b>&lt; 0.02</b>	<b>0.05</b>	<b>6.45</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Длительность копуляции (ПР)	<b>0.28</b>	<b>48.54</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.013</b>	<b>6.69</b>	<b>&lt; 0.01</b>	0.01	1.65	> 0.05
Задержка копуляции (ПР)	<b>0.31</b>	<b>54.61</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.006	3.39	> 0.05	0.01	1.42	> 0.05

Примечание: жирным шрифтом обозначены статистически значимые результаты ( $p < 0.05$ ).

Весьма вероятно, что белковые продукты гена *white* обладают критически важной функцией в транспортировке многих молекулярных субстратов, а также в улучшении эффективности передачи сигналов в нервной системе. В дополнении к очевидной роли в процессах обучения и памяти эти функции белков могут иметь большое значение для приспособленности дрозофилы, в частности для признаков полового поведения [29].

Каждый изученный в работе мутантный аллель локуса *white* либо как самостоятельный фактор, либо в комбинации с другими генами общего генетического фона линии оказывает влияние на компоненты полового поведения дрозофилы. В табл. 2 представлены результаты дисперсионного анализа.

Установлено, что на половую активность самцов достоверно влияет только совместное действие мутантного аллеля и генетического фона (15%,  $p < 0.003$ ). Что касается половой рецептивности самок, то существенное влияние на формирование данного признака оказывает наличие в генотипе мутантного аллеля (56%,  $p < 0.001$ ) в отличие от влияния генетического фона (4%,  $p < 0.05$ ). Кроме того, для временных характеристик ПП в условиях избытка самок (ПА самцов) отмечено достоверное влияние всех трех факторов. Выявлено статистически значимое влияние фактора наличия мутантного аллеля в генотипе особи на характер проявления временных компонентов ПП в условиях избытка самцов (ПР самок): ДК – 28% и ЗК – 31%,  $p < 0.001$ .

Таким образом, в настоящей работе установлено, что аллели локуса *white* в большей степени оказывают влияние на формирование полового поведения самок. Показано, что влияние мутантного аллеля локуса *white* на изученные



временные характеристики полового поведения у дрозофилы вариабельно. Выявлена связь между временными признаками полового поведения и степенью пигментации глаз имаго, которая показывает, что для интенсивно пигментированных особей характерным является меньшая задержка копуляции и, следовательно, более длительный ее процесс.

#### Литература

1. *Dukas R., Mooers A.Ø.* Environmental enrichment improves mating success in fruit flies // *Anim. Behav.* – 2003. – V. 66, No 4. – P.741–749. – doi: 10.1006/anbe.2002.2261.
2. *Yurkovic A., Wang O., Basu A.C., Kravitz E.A.* Learning and memory associated with aggression in *Drosophila melanogaster* // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 2006. – V. 103, No 46. – P. 17519–17524. – doi: 10.1073/pnas.0608211103.
3. *Hall J.C.* Courtship lite: A personal history of reproductive behavioral neurogenetics in *Drosophila* // *J. Neurogenet.* – 2002. – V. 16. – P. 135–163. – doi: 10.1080/01677060290024628.
4. *Krstic D., Boll W., Noll M.* Sensory integration regulating male courtship behavior in *Drosophila* // *PLoS One.* – 2009. – V. 4, No 2. – Art. e4457, P. 1–13. – doi: 10.1371/journal.pone.0004457.
5. *Anaka M., MacDonald C.D., Barkova E., Simon K., Rostom R., Godoy R.A., Haigh A.J., Meinertzhagen I.A., Lloyd V.* The *white* gene of *Drosophila melanogaster* encodes a protein with a role in courtship behavior // *J. Neurogenet.* – 2008. – V. 22, No 4. – P. 243–276. – doi: 10.1080/01677060802309629.
6. *Krstic D., Boll W., Noll M.* Influence of the *white* locus on the courtship behavior of *Drosophila* males // *PLoS One.* – 2013. – V. 8, No 10. – Art. e77904, P. 1–8. – doi: 10.1371/journal.pone.0077904.
7. *Xiao C., Qiu S., Robertson R.M.* Mating success associated with white gene in *Drosophila melanogaster* // *bioRxiv.* – URL: <http://biorxiv.org/content/biorxiv/early/2016/08/31/072710.full.pdf>. – doi: 10.1101/072710.
8. *Mackay T.F.C., Heinsohn S.L., Lyman R.F., Moehring A.J., Morgan T.J., Rollmann S.M.* Genetics and genomics of *Drosophila* mating behavior // *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* – 2005. – V. 102, Suppl. 1. – P. 6622–6629. – doi: 10.1073/pnas.0501986102.
9. *Moehring A.J., Mackay T.F.C.* The quantitative genetic basis of male mating behavior in *Drosophila melanogaster* // *Genetics.* – 2004. – V. 167, No 3. – P. 1249–1263. – doi: 10.1534/genetics.103.024372.
10. *Green M.M.* The “genesis of the White-Eyed Mutant” in *Drosophila melanogaster*: A reappraisal // *Genetics.* – 1996. – V. 142, No 2. – P. 329–331.
11. *Sullivan D.T., Grillo S.L., Kitos R.J.* Subcellular localization of the first three enzymes of the ommochrome synthetic pathway in *Drosophila melanogaster* // *J. Exp. Zool.* – 1974. – V. 188, No 2. – P. 225–233. – doi: 10.1002/jez.1401880210.
12. *Summers K.M., Howells A.J., Pylotis N.A.* Biology of eye pigmentation in insects // *Adv. Insect Physiol.* – 1982. – V. 16. – P. 119–166. – doi: 10.1016/S0065-2806(08)60153-8.
13. *Ewart G.D., Howells A.J.* ABC transporters involved in transport of eye pigment precursors in *Drosophila melanogaster* // *Methods Enzymol.* – 1998. – V. 292. – P. 213–224. – doi: 10.1016/S0076-6879(98)92017-1.
14. *Borycz J., Borycz J.A., Kubów A., Lloyd V., Meinertzhagen I.A.* *Drosophila* ABC transporter mutants *white*, *brown* and *scarlet* have altered contents and distribution of biogenic amines in the brain // *J. Exp. Biol.* – 2008. – V. 211. – P. 3454–3466. – doi: 10.1242/jeb.021162.

15. Campbell J.L., Nash H.A. Volatile general anesthetics reveal a neurobiological role for the *white* and *brown* genes of *Drosophila melanogaster* // J. Neurobiol. – 2001. – V. 49, No 4 – P. 339–349.
16. Hoyer S.C., Eckart A., Herrel A., Zars T., Fischer S.A. Octopamine in male aggression of *Drosophila* // Curr. Biol. – 2008. – V. 18, No 3 – P. 159–167. – doi: 10.1016/j.cub.2007.12.052.
17. Sitaraman D., Zars M., LaFerriere H., Chen Y.C., Sable-Smith A. Serotonin is necessary for place memory in *Drosophila* // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. – 2008. – V. 105, No 14. – P. 5579–5584. – doi: 10.1073/pnas.0710168105.
18. Костенко В.В., Воробьева Л.И. Влияние аллелей локуса *white* и генетического фона на локомоторную активность имаго *Drosophila melanogaster* // Вестн. Харьк. нац. ун-та имени В.Н. Каразина. Сер. биология. – 2012. – Т. 16, № 1035. – С. 90–96.
19. Полз И.Р. Анализ генетической детерминации половой активности самцов *Drosophila melanogaster*: Автореф. Дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1979. – 20 с.
20. Субочева Е.А., Романова Н.И., Карпова Н.Н., Юнева А.О., Ким А.И. Репродуктивное поведение самцов в линиях *Drosophila melanogaster*, отличающихся по аллелям гена *flamenco* // Генетика. – 2003. – Т. 39, № 5. – С.675–681.
21. da Silva L.B., Valente V.L.S. A temporal analysis of sexual activity in a natural population of *Drosophila willistoni* // Hereditas. – 2000. – V. 133, No 3. – P. 211–216. – doi: 10.1111/j.1601-5223.2000.00211.x.
22. Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 351 с.
23. Yamamoto D., Jallon J.M., Komatsu A. Genetic dissection of sexual behavior in *Drosophila melanogaster* // Annu. Rev. Entomol. – 1997. – V. 42. – P. 551–585. – doi: 10.1146/annurev.ento.42.1.551.
24. Kalms H. The optomotor responses of some eye mutants of *Drosophila* // J. Genet. – 1943. – V. 45. – P. 206–213.
25. Wu C.F., Wong F. Frequency characteristics in the visual system of *Drosophila*. Genetic dissection of electroretinogram components // J. Gen. Physiol. – 1977. – V. 69, No 6. – P. 705–724. – doi: 10.1085/jgp.69.6.705.
26. Van Swinderen B., Andretic R. Dopamine in *Drosophila*: Setting arousal thresholds in a miniature brain // Proc. R. Soc. B. – 2011. – V. 278. – P. 906–913. – doi: 10.1098/rspb.2010.2564.
27. Andretic R., van Swinderen B., Greenspan R.J. Dopaminergic modulation of arousal in *Drosophila* // Curr. Biol. – 2005. – V. 15, No 13. – P. 1165–1175. – doi: 10.1016/j.cub.2005.05.025.
28. Erhardt S., Schwieler L., Nilsson L., Linderholm K., Engberg G. The kynurenic acid hypothesis of schizophrenia // Physiol. Behav. – 2007. – V. 92, No 1–2. – P. 203–209. – doi: 10.1016/j.physbeh.2007.05.025.
29. Saleem S., Ruggles P.H., Abbott W.K., Carney G.E. Sexual experience enhances *Drosophila melanogaster* male mating behavior and success // PLoS One. – 2014. – V. 9, No 5. – Art. e96639, P. 1–8. – doi: 10.1371/journal.pone.0096639.

Поступила в редакцию  
18.01.17

---

**Костенко Виктория Викторовна**, ассистент кафедры генетики

Казанский (Приволжский) федеральный университет  
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия  
E-mail: vvkostenko1@gmail.com

**Comparative Analysis of Mating Behavior Characteristics of Mutants  
at the *white* Locus of *Drosophila melanogaster***

V.V. Kostenko

Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia

E-mail: vvkostenko1@gmail.com

Received January 18, 2017

**Abstract**

*Drosophila melanogaster* serves as an excellent model system to study the control of innate behaviors. Behavior is the ability of animals to change their actions under the influence of internal and external factors, a characteristic feature of the animal type of organization. Sexual behavior of *Drosophila* is organized as a complex physiological and biochemical trait and consists of certain successive stages, which, as a rule, are repeated several times until mating occurs. These stages include the exchange of visual, sound, and chemosensory signals between the partners. *Drosophila white* (*w*) gene, discovered in 1910 by Thomas Hunt Morgan, encodes a subunit of an ATP-binding cassette (ABC) transporter, which loads up pigment granules and deposits the content to pigment cells in the compound eyes. The *white* gene has housekeeping functions in the central nervous system in addition to its classical role in eye pigmentation. Previously, we have shown the influence of mutant alleles at the *white* locus on the locomotor activity in *Drosophila* adults. Therefore, investigating the effect of different *white* alleles on behavioral traits, including mating behavior, which is also an important component of adaptation, seems to be of interest.

The influence of mutant alleles at the *white* locus on mating behavior characteristics in *Drosophila melanogaster* imagoes has been studied. Mating activity of males, mating receptivity of females, duration and latency of copulation as traits of mating behavior have been examined. The results of the present study and the analysis of published data have demonstrated that different alleles of *white* locus, in combination with genetic factors, substantially influence the mating behavior of *D. melanogaster*. It has been shown that mutant alleles at the *white* locus play a significant role in controlling the mating behavior of females. Furthermore, it has been found that intensively pigmented individuals are characterized by lower latency of copulation and, as a result, longer mating.

**Keywords:** *white* locus, pigment mutations, mating behavior, latency of copulation, duration of copulation, *Drosophila melanogaster*

**Figure Captions**

- Fig. 1. Mating behavior characteristics of females and males of *Canton-S* and *Oregon* lines (wild type): mating activity of males (MA), mating receptivity of females (MR), and their temporal characteristics (latency (LC) and duration (DC) of copulation).
- Fig. 2. The mating activity of mutants at the *white* locus of *Drosophila melanogaster* males.
- Fig. 3. The mating receptivity of mutants at the *white* locus of *Drosophila melanogaster* females.
- Fig. 4. The mean duration of copulation under the conditions of a surplus of females (MA) and males (MR) mutant at the *white* locus of *Drosophila melanogaster* imagoes.
- Fig. 5. The mean latency of copulation under the conditions of a surplus of females (MA) and males (MR) mutant at the *white* locus of *Drosophila melanogaster* imagoes.

**References**

1. Dukas R., Mooers A.Ø. Environmental enrichment improves mating success in fruit flies. *Anim. Behav.*, 2003, vol. 66, no. 4, pp. 741–749. doi: 10.1006/anbe.2002.2261.

2. Yurkovic A., Wang O., Basu A.C., Kravitz E.A. Learning and memory associated with aggression in *Drosophila melanogaster*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2006, vol. 103, no. 46, pp. 17519–17524. doi: 10.1073/pnas.0608211103.
3. Hall J.C. Courtship lite: A personal history of reproductive behavioral neurogenetics in *Drosophila*. *J. Neurogenet.*, 2002, vol. 16, pp. 135–163. doi: 10.1080/01677060290024628.
4. Krstic D., Boll W., Noll M. Sensory integration regulating male courtship behavior in *Drosophila*. *PLoS One*, 2009, vol. 4, no. 2, art. e4457, pp. 1–13. doi: 10.1371/journal.pone.0004457.
5. Anaka M., MacDonald C.D., Barkova E., Simon K., Rostom R., Godoy R. A., Haigh A.J., Meinertzhagen I.A., Lloyd V. The *white* gene of *Drosophila melanogaster* encodes a protein with a role in courtship behavior. *J. Neurogenet.*, 2008, vol. 22, no. 4, pp. 243–276. doi: 10.1080/01677060802309629.
6. Krstic D., Boll W., Noll M. Influence of the *white* locus on the courtship behavior of *Drosophila* males. *PLoS One*, 2013, vol. 8, no. 10, art. e77904, pp. 1–8. doi: 10.1371/journal.pone.0077904.
7. Xiao C., Qiu S., Robertson R.M. Mating success associated with *white* gene in *Drosophila melanogaster*. *bioRxiv*. Available at: <http://biorxiv.org/content/biorxiv/early/2016/08/31/072710.full.pdf>.
8. Mackay T.F.C., Heinsohn S.L., Lyman R.F., Moehring A.J., Morgan T.J., Rollmann S.M. Genetics and genomics of *Drosophila* mating behavior. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2005, vol. 102, suppl. 1, pp. 6622–6629. doi: 10.1073/pnas.0501986102.
9. Moehring A.J., Mackay T.F.C. The quantitative genetic basis of male mating behavior in *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, 2004, vol. 167, no. 3, pp. 1249–1263. doi: 10.1534/genetics.103.024372.
10. Green M.M. The “genesis of the White-Eyed Mutant” in *Drosophila melanogaster*: A reappraisal. *Genetics*, 1996, vol. 142, no. 2, pp. 329–331.
11. Sullivan D.T., Grillo S.L., Kitos R.J. Subcellular localization of the first three enzymes of the om-mochrome synthetic pathway in *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Zool.*, 1974, vol. 188, no. 2, pp. 225–233. doi: 10.1002/jez.1401880210.
12. Summers K.M., Howells A.J., Pylotis N.A. Biology of eye pigmentation in insects. *Adv. Insect Physiol.*, 1982, vol. 16, pp. 119–166. doi: 10.1016/S0065-2806(08)60153-8.
13. Ewart G.D., Howells A.J. ABC transporters involved in transport of eye pigment precursors in *Drosophila melanogaster*. *Methods Enzymol.*, 1998, vol. 292, pp. 213–224. doi: 10.1016/S0076-6879(98)92017-1.
14. Borycz J., Borycz J.A., Kubów A., Lloyd V., Meinertzhagen I.A. *Drosophila* ABC transporter mutants *white*, *brown* and *scarlet* have altered contents and distribution of biogenic amines in the brain. *J. Exp. Biol.*, 2008, vol. 211, pp. 3454–3466. doi: 10.1242/jeb.021162.
15. Campbell J.L., Nash H.A. Volatile general anesthetics reveal a neurobiological role for the *white* and *brown* genes of *Drosophila melanogaster*. *J. Neurobiol.*, 2001, vol. 49, no. 4, pp. 339–349.
16. Hoyer S.C., Eckart A., Herrel A., Zars T., Fischer S.A. Octopamine in male aggression of *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 2008, vol. 18, no. 3, pp. 159–167. doi: 10.1016/j.cub.2007.12.052.
17. Sitaraman D., Zars M., LaFerriere H., Chen Y.C., Sable-Smith A. Serotonin is necessary for place memory in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 2008, vol. 105, no. 14, pp. 5579–5584. doi: 10.1073/pnas.0710168105.
18. Kostenko V.V., Vorob’eva L.I. The influence of *white* alleles and genetic background on locomotor activity of adult *Drosophila melanogaster*. *Vestn. Khar’k. Nats. Univ. im. V. N. Karazina, Ser. Biol.*, 2012, vol. 16, no. 1035, pp. 90–96. (In Russian)
19. Pole I.R. The analysis of genetic determination of male mating activity in *Drosophila melanogaster*. *Extended Abstract of Cand. Biol. Sci. Diss.* Leningrad, 1979. 20 p. (In Russian)
20. Subotcheva E.A., Romanova N.I., Karpova N.N., Yuneva A.O., Kim A.I. Male reproductive behavior in *Drosophila melanogaster* strains with different alleles of the *flamenco* gene. *Genetics*, 2003, vol. 39, no. 5, pp. 553–558. doi: 10.1023/A:1023735717768.
21. da Silva L.B., Valente V.L.S. A temporal analysis of sexual activity in a natural population of *Drosophila willistoni*. *Hereditas*, 2000, vol. 133, no. 3, pp. 211–216. doi: 10.1111/j.1601-5223.2000.00211.x.
22. Lakin G.F. *Biometrics*. Moscow, Vyssh. Shk., 1990. 351 p. (In Russian)

23. Yamamoto D., Jallon J.M., Komatsu A. Genetic dissection of sexual behavior in *Drosophila melanogaster*. *Annu. Rev. Entomol.*, 1997, vol. 42, pp. 551–585. doi: 10.1146/annurev.ento.42.1.551.
24. Kalmus H. The optomotor responses of some eye mutants of *Drosophila*. *J. Genet.*, 1943, vol. 45, p. 206–213.
25. Wu C.F., Wong F. Frequency characteristics in the visual system of *Drosophila*. Genetic dissection of electroretinogram components. *J. Gen. Physiol.*, 1977, vol. 69, no. 6, pp. 705–724. doi: 10.1085/jgp.69.6.705.
26. Van Swinderen B., Andretic R. Dopamine in *Drosophila*: Setting arousal thresholds in a miniature brain. *Proc. R. Soc. B.*, 2011, vol. 278, pp. 906–913. doi:10.1098/rspb.2010.2564.
27. Andretic R., van Swinderen B., Greenspan R.J. Dopaminergic modulation of arousal in *Drosophila*. *Curr. Biol.*, 2005, vol. 15, no. 13, pp. 1165–1175. doi: 10.1016/j.cub.2005.05.025.
28. Erhardt S., Schwieler L., Nilsson L., Linderholm K., Engberg G. The kynurenic acid hypothesis of schizophrenia. *Physiol. Behav.*, 2007, vol. 92, nos. 1–2, pp. 203–209. doi: 10.1016/j.physbeh.2007.05.025.
29. Saleem, S., Ruggles P.H., Abbott W.K., Carney G.E. Sexual experience enhances *Drosophila melanogaster* male mating behavior and success. *PLoS One*, 2014, vol. 9, no. 5, art. e96639, pp. 1–8. doi: 10.1371/journal.pone.0096639.

⟨ **Для цитирования:** Костенко В.В. Сравнительный анализ признаков полового поведения у мутантов локуса *white* имаго *Drosophila melanogaster* // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2017. – Т. 159, кн. 2. – С. 293–305. ⟩

⟨ **For citation:** Kostenko V.V. Comparative analysis of mating behavior characteristics of mutants at the *white* locus of *Drosophila melanogaster*. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennye Nauki*, 2017, vol. 159, no. 2, pp. 293–305. (In Russian) ⟩