

УДК: 591.551: 575.1: 595.773.4

ОСОБЕННОСТИ НАСЛЕДОВАНИЯ ПРИЗНАКОВ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ

DROSOPHILA MELANOGASTER

Н.Е.Волкова, Л.И.Воробьева

Харьковский национальный университет имени В.Н.Каразина (Харьков, Украина)
Volkova_Natalya@bk.ru

Проведен гибридологический анализ ряда признаков полового поведения *Drosophila melanogaster*, таких как половая активность самцов, половая рецептивность самок, длительность копуляции и задержка копуляции. Установлено влияние генотипа особи на указанные признаки. Показано, что все признаки полигенны и имеют сложный характер наследования. Рассчитаны коэффициенты наследуемости исследуемых признаков полового поведения. Выявлено, что генотип матери оказывает существенное влияние на все изучаемые в работе показатели, тогда как генотип отца в значительной мере влияет на половую активность и рецептивность гибридных особей и практически не влияет на временные характеристики копуляции у потомков. Для временных характеристик копулятивной деятельности в ряде случаев установлено влияние фактора избытка особей того или иного пола (конкуренции).

Ключевые слова: *половое поведение, половая активность самцов, половая рецептивность самок, длительность копуляции, задержка копуляции, гибридологический анализ, Drosophila melanogaster.*

Введение

Как известно, половое поведение представляет собой один из предкопуляционных изоляционных механизмов (Эрман, Парсонс, 1984). Анализ литературы показал, что в последнее время увеличилось количество работ, посвящённых изучению генетических аспектов данной проблемы (Belote, Baker, 1987; Hall, 1994; Greenspan, 1995; Moehring, Maskay, 2004; Maskay et al., 2005). Известно, что большинство признаков полового поведения имеют полигенную природу (Päällysaho et al., 2003; Moehring, Maskay, 2004; Maskay et al., 2005). В то же время установлен целый ряд генов, плеiotропно влияющих на эти признаки (Hall, 1994; Волкова, Воробьева, 2005). Многие из таких генов, как было показано, локализованы в X-хромосоме (Yamamoto et al., 1997; Päällysaho et al., 2003). Так, например, известно, что видоспецифичность такого важного элемента ухаживания как «песня» у дрозофилы обусловлена именно X-сцепленными генами (Hoikkala, Lumme, 1984, 1987; Hoikkala et al., 2000). Что касается наследования признаков полового поведения, установлено, что к ним применимы многие модели (Huttunen, Aspi, 2003): материнский или отцовский типы наследования, эффект доминирования, а также эпистатическое взаимодействие определяющих признак X-хромосомных и аутосомных генов.

Целью данной работы было проведение гибридологического анализа некоторых признаков полового поведения *Drosophila melanogaster*, установление их типа наследования и количественная оценка. Признаки, выбранные для исследования, имеют важное приспособительное и эволюционное значение (Кайданов, 1978; Трут, 1978; Эрман, Парсонс, 1984), так как половая активность самцов, половая рецептивность самок и задержка копуляции характеризуют успешность выполнения ухаживания у дрозофилы, а длительность копуляции является одним из факторов, влияющих на количество оставленных потомков.

Объекты и методы исследования

В качестве материала для исследования были использованы линии *Drosophila melanogaster* дикого типа *Canton-S (C-S)*, *Oregon (Or)* из коллекции кафедры генетики и цитологии ХНУ, прошедшие более 50 поколений жёсткого инбридинга к моменту начала эксперимента и аутбредно содержащаяся мутантная линия *yellow (y)* (1–00), особи которой имеют жёлтый цвет тела. Линии для проведения данного исследования были выбраны по результатам ранее проведенных экспериментов, а также на основании данных литературы. Так, линии дикого типа являются контрастными по показателям половой активности самцов и половой рецептивности самок (Волкова, Воробьева, 2004), а также по ряду других показателей, отражающих приспособленность (Волкова, Воробьева, 2004; Журавльова та ін., 2002; Золотих та ін., 2004). Для особей линии у характерны сравнительно низкие значения упомянутых показателей полового поведения (Волкова, Воробьева, 2004). Кроме того, в литературе неоднократно встречаются упоминания о влиянии данной мутации на половое поведение самцов (Трут, 1978; Эрман, Парсонс, 1984). Линии и гибридов содержали в культуральных сосудах на стандартной дрожжевой среде в термостате при температуре 23°C. Разделение имаго по полу проводили в течение первых суток после выхода мух из

пупариума. В эксперимент брали только виргинных особей. Для наркотизации использовали диэтиловый эфир.

Половое поведение оценивали у особей родительских линий и у гибридов первого поколения (F_1) от следующих реципрокных скрещиваний: ♀ C-S x ♂ Or, ♀ Or x ♂ C-S; ♀ C-S x ♂ y; ♀ y x ♂ C-S. Для постановки реципрокных скрещиваний брали половозрелых самцов и самок (возраст – 3 суток) в количестве 3 пары особей на 1 пробирку. Для каждого варианта скрещиваний было поставлено по 5 пробирок. Учёт признаков у потомства проводили по каждой пробирке отдельно. Оценивали следующие признаки полового поведения: половая активность самцов – доля особей мужского пола, которые осуществили спаривание в течение 1 часа; половая рецептивность самок – доля особей женского пола, осуществивших спаривание в течение 1 часа (подробное описание методик оценки половой активности самцов и половой рецептивности самок приведено в Полэ, 1979; Субочева и др., 2003; Волкова и др., 2005); 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. Поведенческие тесты проводили с особями в возрасте 3-х суток (до достижения необходимого возраста самки и самцы содержались отдельно) без предварительной наркотизации насекомых. Для каждого признака в каждом отдельном варианте эксперимента выполняли в среднем по 10 измерений. Полученные по пяти повторностям результаты были проанализированы при помощи дисперсионного анализа количественных признаков (Лакин, 1990). При отсутствии достоверных различий данные по повторностям были усреднены.

Для оценки влияния различных факторов на изучаемые признаки использовали дисперсионный анализ количественных признаков (Лакин, 1990). Силу влияния (h_x^2) оценивали по методу М. Снедекора (Лакин, 1990). По результатам дисперсионного анализа вычисляли коэффициент наследуемости (h^2) изучаемых признаков (Рокицкий, 1978).

Результаты

В ходе проведенного исследования (Волкова, Воробьёва, 2005) было установлено, что самцы-гибриды F_1 от скрещивания контрастных по половой активности линий дикого типа демонстрируют значения данного показателя, которые значительно превышают таковые самцов обеих родительских линий. Анализ по признаку половой рецептивности показал, что самки-гибриды первого поколения от скрещивания более рецептивной линии дикого типа с менее рецептивной проявляют гетерозисный эффект по данному признаку. Потомки от реципрокного скрещивания по данному показателю не отличаются от более рецептивной (отцовской) линии. Гибриды F_1 от скрещивания $y \times C-S^1$ проявляют самые низкие значения, как половой активности самцов, так и половой рецептивности самок. При этом активность гибридных самцов достоверно ниже по сравнению с таковой самцов из обеих родительских линий, а рецептивность самок F_1 не отличается от данного показателя в материнской линии. В результате реципрокного скрещивания материнский эффект обнаруживается по показателю половой активности самцов, тогда как гибридным самкам свойственны промежуточные значения показателя половой рецептивности по сравнению с обеими родительскими линиями.

Анализ временных характеристик копулятивной деятельности особей линий дикого типа (рис. 1) выявил достоверные различия по показателю длительности копуляции. При этом для особей линии C-S характерна более продолжительная копуляция, по сравнению с особями линии Or. Гибриды от реципрокных скрещиваний между этими линиями по указанному признаку не различаются и демонстрируют средние, по сравнению с родительскими линиями, значения длительности копуляции. Задержка копуляции, наоборот, меньше у особей линии C-S. Различия по данному показателю между реципрокными гибридами от скрещиваний линий дикого типа также не были выявлены. Но, по сравнению с родительскими линиями, они значительно быстрее вступают в спаривание.

Как показывают результаты исследования (рис. 2), особи линий y и C-S являются контрастными, как по признаку длительности копуляции, так и по признаку задержки копуляции. При этом особи линии дикого типа быстрее вступают в спаривание и дольше спариваются, по сравнению с мутантными. По обоим изучаемым показателям, в данном случае, обнаружены различия между реципрокными гибридами и чётко выраженный материнский эффект.

Однофакторный дисперсионный анализ подтвердил зависимость всех изучаемых признаков от генотипа. Его результаты, а также некоторые дополнительные расчёты приведены в табл. 1. Следует отметить, что для всех исследуемых в данной работе признаков полового поведения характерны сравнительно высокие значения коэффициентов наследуемости.

¹ Здесь и далее при аналогичной записи генотип матери указывается первым.

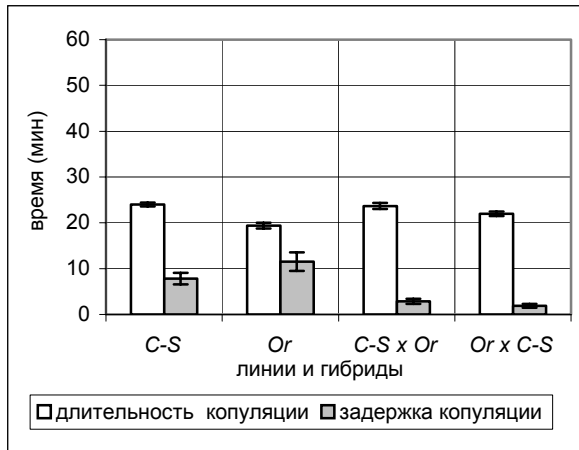


Рис. 1. Временные характеристики копулятивной деятельности особей линий дикого типа и гибридов первого поколения от реципрокных скрещиваний между ними

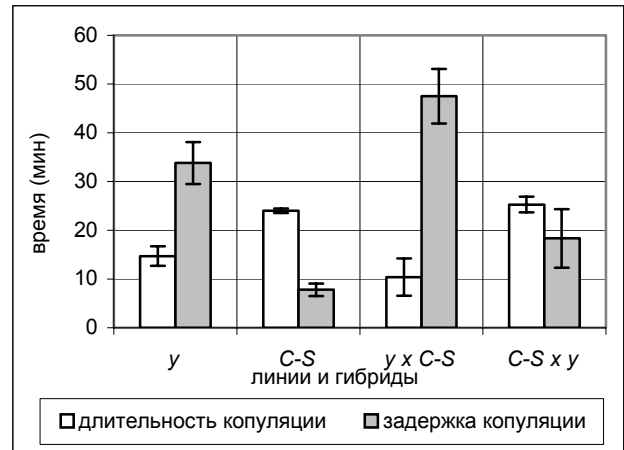


Рис. 2. Временные характеристики копулятивной деятельности особей линий *yellow* и дикого типа *Canton-S* и гибридов первого поколения от реципрокных скрещиваний между ними

Таблица 1.

Влияние генотипа на признаки полового поведения *Drosophila melanogaster* (результаты дисперсионного анализа и последующих расчетов показателей силы влияния фактора h_x^2 и коэффициентов наследуемости признаков h^2)

Признак	F	P	$h_x^2 \pm Sh^2$	P'	h^2
Вариант скрещиваний: C-S x Or, Or x C-S					
Половая активность самцов	16,71	<0,01	0,53±0,002	<0,01	0,79
Половая рецептивность самок	10,68	<0,01	0,27±0,037	<0,01	0,58
Длительность копуляции	10,98	<0,01	0,18±0,01	<0,05	0,72
Задержка копуляции	6,01	<0,01	0,18±0,02	>0,05	0,56
Вариант скрещиваний: C-S x y, y x C-S					
Половая активность самцов	7,2	<0,01	0,3±0,034	<0,01	0,61
Половая рецептивность самок	42,22	<0,01	0,78±0,014	<0,01	0,91
Длительность копуляции*	11,98	<0,01	0,18±0,02	>0,05	0,72
Задержка копуляции*	20,49	<0,01	0,29±0,02	<0,05	0,83

*Примечание: в варианте скрещиваний C-S x y, y x C-S выявлено также влияние фактора избытка особей того или иного пола на временные характеристики копулятивной деятельности *Drosophila melanogaster* (для показателя длительности копуляции $F=4,40$ $P<0,05$; а для задержки копуляции - $F=8,48$ $P<0,01$). Так, при избытке самок задержка копуляции увеличивается, а её продолжительность уменьшается. Но сила влияния данного фактора в обоих случаях не достоверна.

Наличие чётко выраженного материнского эффекта в ряде случаев послужило предпосылкой для проверки предположения о влиянии отдельно материнского и отцовского генотипа на все изучаемые в данной работе признаки. Так, для проверки гипотезы о влиянии генотипа матери на половую активность и половую рецептивность гибридов, а также на временные характеристики их копулятивной деятельности, анализировали результаты оценки соответствующих показателей у потомства от следующих скрещиваний: C-S x C-S; Or x C-S и y x C-S.

На рис. 3 и 4 приведены результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния генотипа матери на половую активность самцов и половую рецептивность самок потомков F_1 соответствующих скрещиваний. Результаты проведенного анализа подтверждают влияние указанного фактора, как на показатель половой активности самцов, так и на половую рецептивность самок. Следует отметить, что для особей с гибридным генотипом, в котором один хромосомный набор y, характерны особенно низкие, по сравнению с двумя другими вариантами, значения обоих упомянутых показателей.

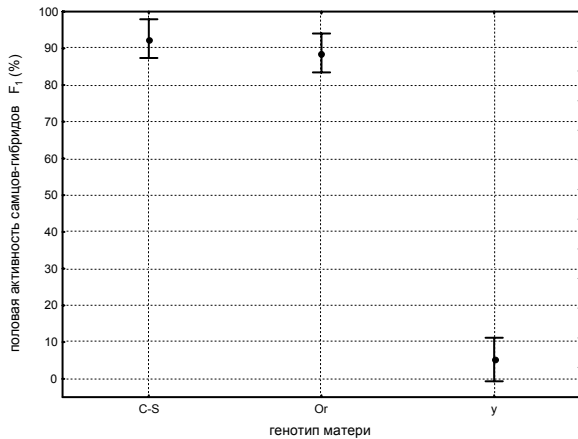


Рис. 3. Влияние генотипа матери на половую активность самцов-потомков первого поколения от скрещивания с самцами линии C-S ($F=294,95$; $P<0,01$; $h_x^2=0,84\pm 0,003$; $P'<0,01$)

Примечание: здесь и далее: точкой отмечено среднее значение показателя, а вертикальными полосами – доверительный интервал.

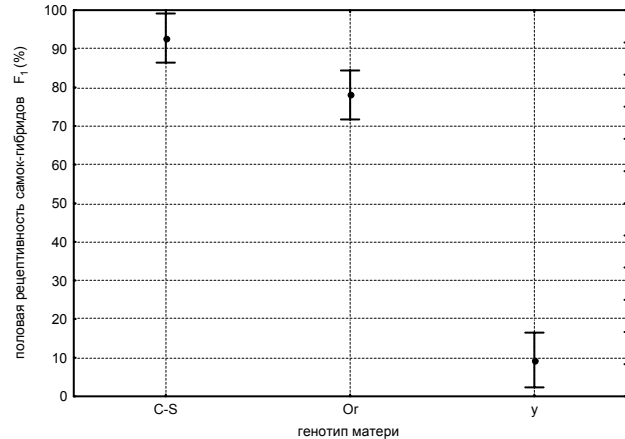
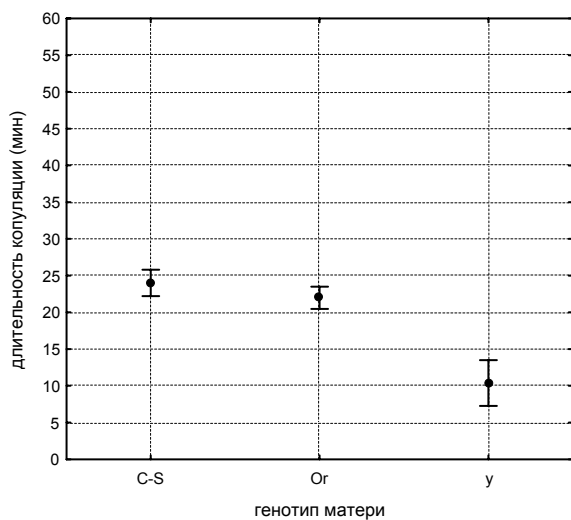
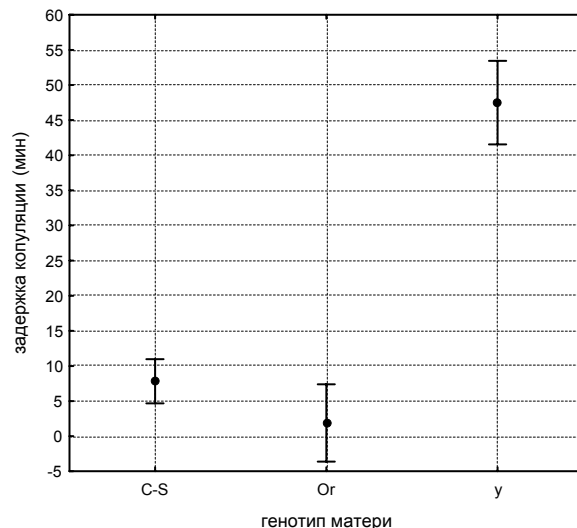


Рис. 4. Влияние генотипа матери на половую рецептивность самок-гибридов первого поколения от скрещивания с самцами линии C-S ($F=167,62$; $P<0,01$; $h_x^2=0,75\pm 0,006$; $P'<0,01$)

При анализе влияния генотипа матери на временные характеристики копулятивной деятельности учитывали также фактор избытка особей того или иного пола. Но, так как двухфакторный дисперсионный анализ не выявил влияния конкуренции, а также её взаимодействия с генотипом матери, ни на длительность копуляции, ни на её задержку (данные не приведены), полученные по упомянутым признакам результаты были оценены при помощи однофакторного дисперсионного анализа, результаты которого приведены на рис. 5. Как видно, особям с гибридным генотипом, в котором один хромосомный набор y, свойственна продолжительная задержка копуляции и сниженная, по сравнению с двумя другими вариантами, её длительность.



($F=28,01$; $P<0,01$; $h_x^2=0,47\pm 0,01$; $P'<0,01$)



($F=78,34$; $P<0,01$; $h_x^2=0,79\pm 0,01$; $P'<0,01$)

Рис. 5. Влияние генотипа матери на временные характеристики копулятивной деятельности особей-гибридов первого поколения от скрещиваний с самцами линии C-S

Для проверки гипотезы о влиянии генотипа отца на половую активность самцов-потомков и половую рецептивность самок-потомков, а также на временные характеристики копулятивной деятельности потомства, анализировали результаты оценки соответствующих показателей у потомства от следующих скрещиваний: C-S x C-S; C-S x Or и C-S x y. Установлено, что генотип отца

также оказывает значительное влияние на признаки полового поведения потомков (рис. 6 и 7). Причём, присутствие в гибридном генотипе хромосомного набора у, имеющего отцовское происхождение, отрицательно сказывается на проявлении, как половой активности, так и половой рецептивности особей.

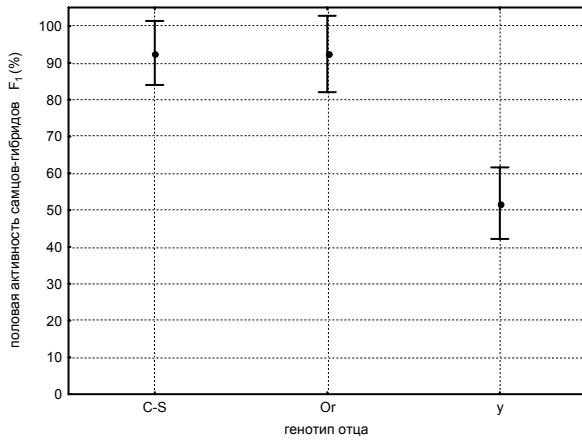


Рис. 6. Влияние генотипа отца на половую активность самцов-гибридов первого поколения от скрещивания с самками линии C-S ($F=23,73$; $P<0,01$; $h_x^2=0,48\pm0,01$; $P'<0,01$)

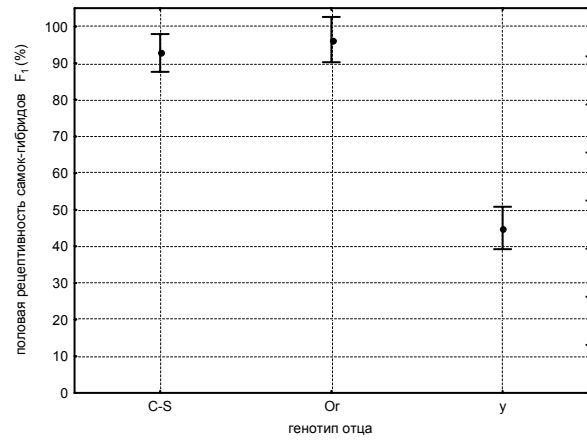


Рис. 7. Влияние генотипа отца на половую рецептивность самок-гибридов первого поколения от скрещивания с самками линии C-S ($F=98,77$; $P<0,01$; $h_x^2=0,80\pm0,006$; $P'<0,01$)

Что касается временных характеристик копулятивной деятельности *Drosophila melanogaster* (табл. 2), для признака длительности копуляции установлено лишь достоверное влияние комбинации факторов генотипа отца и конкуренции (избытка особей того или иного пола), а для признака задержки копуляции – влияние генотипа отца и конкуренции по отдельности.

Таблица 2.

Влияние генотипа отца и фактора избытка особей того или иного пола на временные характеристики копулятивной деятельности *Drosophila melanogaster* (результаты двухфакторного дисперсионного анализа)

Фактор	Генотип отца			Избыток самок/самцов			Генотип отца + избыток самок/самцов		
	F_A ; P	$h_A^2 \pm Sh_A^2$	P'	F_B ; P	$h_B^2 \pm Sh_B^2$	P'	F_{AB} ; P	$h_{AB}^2 \pm Sh_{AB}^2$	P'
Длительность копуляции	0,68; >0,05	-	-	0,18; >0,05	-	-	62,40; <0,05	0,12±0,04	<0,05
Задержка копуляции	5,97 <0,01	0,11±0,03	<0,05	9,19 <0,01	0,07±0,01	<0,05	2,97 >0,05	-	-

Обсуждение

Несмотря на то, что поведенческие признаки имеют сложную генетическую структуру, в работах по изучению генетически обусловленных различий и их наследованию сначала обычно тестируется аутосомно-доминантная (аддитивная) модель. Наличие же внеаутосомных эффектов может быть обусловлено влиянием генов половых хромосом (de Belle, Sokolowski, 1987) и эпистатическими взаимодействиями между функционально связанными локусами (Moreno, 1994). Кроме ядерных генов, от материнского организма потомству передаются внехромосомные клеточные и цитоплазматические факторы (de Belle, Sokolowski, 1987). Выделяют (Wahlsten, 1979) два типа наследующихся по материнской линии цитоплазматических компонентов, для которых характерны различные модели наследования. Постоянные цитоплазматические факторы включают любые внехромосомные компоненты яйцеклетки, присутствующие на протяжении всей жизни организма и передающиеся из поколения в поколение (например, митохондриальная ДНК). Временные материнские факторы представляют собой не передающиеся последующим поколениям внехромосомные компоненты цитоплазмы яйцеклетки, такие как продукты активности материнских генов и питательные вещества. У дрозофилы описаны примеры наследования обоих типов материнских факторов (Bauer, Sokolowski, 1988; Gonzalez, 1990). Всё выше сказанное, с учётом

сложности поведенческих признаков, может служить объяснением полученному в данном исследовании многообразию моделей наследования изучаемых признаков полового поведения.

Как показывают результаты, исследованные в данной работе признаки в значительной степени зависят от генотипа. Сравнительно высокие значения коэффициентов наследуемости свидетельствуют о том, что по данным признакам возможно проведение отбора. Примером (Кайданов, 1979) может служить успешный отбор по признаку половой активности самцов, результатом которого стало выведение таких контрастных по многим показателям приспособленности линий как ВА и НА, использующихся для изучения механизмов контроля целого ряда признаков (Кайданов и др., 1997).

Интересно отметить, что для особей, имеющих гибридный генотип, в котором один хромосомный набор у (причём независимо от кого из родителей он получен), характерны значительно сниженные показатели половой активности самцов, половой рецептивности самок и длительности копуляции, а также продолжительная задержка копуляции. В то же время негативное влияние полученного от одного из родителей хромосомного набора *Or* на половое поведение гибридов либо выражено в меньшей мере, либо не выявлено. Данный факт можно объяснить следующим образом. Жёсткий инбридинг на протяжении более чем 50 поколений, вероятно, стал причиной высокого уровня гомозиготизации линии *Or*. Кроме того, показано, что эта линия в значительной мереотягощена рецессивными (Золотих та ін., 2004) и доминантными летальными мутациями (Журавльова та ін., 2002; Золотих та ін., 2004; Волкова и др., 2005). У потомков от скрещивания особей *Or* с особями *C-S* повышается уровень гетерозиготности, что положительно сказывается на изучаемых в данной работе признаках. В случае скрещивания особей *u* с особями *C-S* негативный эффект может быть обусловлен, во-первых, действием самой мутации, ведь известно, что самцы *u* не способны в достаточной мере стимулировать самок в процессе ухаживания. Что касается причин таких нарушений: предполагают, что продукт гена *u*, помимо регуляции пигментации кутикулярных покровов дрозофилы (Lindsley, Grell, 1968), принимает также участие в нейрохимических реакциях (Biessmann, 1985), при этом он, вероятно, действует или как гормон, или как фактор роста (Drapeau, 2003). Yellow-протеин, как показано (Drapeau, 2003), является одним из регуляторов *fruitless*-опосредованного пути определения пола у дрозофилы, нарушения в котором приводят к сбою пол-специфичной программы поведения (Hall, 1994). Отметим также, что в контроле полового поведения имеет место взаимодействие гена *u* с другими генами, так как влияние данной мутации на признаки полового поведения при переведении её на генетический фон линии *C-S* и на генетический фон линии *Or* различно (Волкова, Воробьёва, 2005). Помимо плейотропного влияния гена *u*, на половое поведение гибридов влияет, получена ли X-хромосома, несущая данную мутацию, от отца или от матери. Так, из полученных нами результатов видно, что гибридные самки, несущие материнскую мутантную X-хромосому, демонстрируют такую же низкую половую рецептивность, как самки из материнской линии, тогда как рецептивность самок-гибридов, получивших мутантную X-хромосому от отца, лишь немного ниже по сравнению с таковой самок материнской линии *C-S*. Следует обратить внимание, что генотип в целом у самок-потомков реципрокных скрещиваний особей линий *C-S* и *u* представлен одним хромосомным набором *C-S* и одним – *u*, т.е. одинаков. Поэтому, есть вероятность, что помимо X-хромосомы и одного набора аутосом от самок линии *u* потомству передаются и внехромосомные факторы.

Таким образом, при помощи гибридологического анализа, проведенного по ряду признаков полового поведения *Drosophila melanogaster*, таких как половая активность самцов, половая рецептивность самок, длительность копуляции и задержка копуляции, установлено влияние генотипа особи на указанные признаки; рассчитаны коэффициенты их наследуемости. Показано, что все изученные в работе признаки имеют полигенную природу и сложный характер наследования. Вариабельность исследуемых признаков полового поведения в значительной степени обусловлена генотипом. Выявлено, что генотип матери и генотип отца оказывают существенное влияние на изучаемые признаки полового поведения. Для временных характеристик копулятивной деятельности в ряде случаев установлено влияние фактора избытка особей того или иного пола (конкуренции). При этом в условиях избытка самок задержка копуляции увеличивается, а её продолжительность уменьшается.

Список литературы

- Волкова Н.Е., Воробьёва Л.И. Влияние генных мутаций хромосом 1 и 2 на половое поведение *Drosophila melanogaster* // Вісник Одеського національного університету. Серія: біологія. – 2005. – Вип.5, Т.10. – С. 115–124.
- Волкова Н.Е., Воробьёва Л.И. Генетические аспекты полового поведения // Клиническая и экспериментальная медицина. – 2004. - №4. – С. 54–57.

- Волкова Н.Е., Воробьёва Л.И. Особенности наследования и значение для приспособленности компонентов полового поведения *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 2005. – Т.41, №5. – С. 614–619.
- Волкова Н.Е., Немчук Н.В., Воробьёва Л.И. Влияние возраста родителей на половое поведение *Drosophila melanogaster* // Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна Серія: біологія. – 2005. – Вип.1–2, №709. – С. 77–84.
- Журавльова Л., Страшнюк В., Шахбазов В. Вплив щільності культури на прояв ефекту гетерозису у *Drosophila melanogaster* // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – Вип.35. – С. 102–109.
- Золотих І., Некрасова А., Шахбазов В. Роль системи генотипу та окремих видимих мутацій у визначенні тривалості життя *Drosophila melanogaster* // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2004. – Вип.35. – С. 115–120.
- Кайданов Л.З. Генетика поведения дрозофилы / В кн.: Дрозофила в экспериментальной генетике. – Новосибирск: Наука, 1978. – С. 224–243.
- Кайданов Л.З. Анализ генетических последствий отбора и инбридинга у *Drosophila melanogaster* // Журнал общей биологии. – 1979. – Т.60, №6. – С. 834–849.
- Кайданов Л.З., Мыльников С.В., Галкин А.П. и др. Генетические эффекты дестабилизирующего отбора при селекции по адаптивно важным признакам в линиях *Drosophila melanogaster* // Генетика. – 1997. – Т.33, №8. – С. 1102–1109.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 351с.
- Полэ И.Р. Анализ генетической детерминации половой активности самцов *Drosophila melanogaster*. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1979. – 20с.
- Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. – Минск: Высшая школа, 1978. – 447с.
- 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.
- Трут Л.Н. Очерки по генетике поведения. – Новосибирск: Наука, 1978. – 255с.
- Эрман Э., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. – М.: Мир, 1984. – 566с.
- Bauer S.J., Sokolowski M.B. Autosomal and maternal effects on pupation behavior in *Drosophila melanogaster* // Behavior Genetics. – 1988. – Vol.18. – P. 81–97.
- Belote J.M., Baker B.S. Sexual behavior: Its genetic control during development and adulthood in *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1987. – Vol.84. – P. 8026–8030.
- Biessmann H. Molecular analysis of the yellow gene (y) region of *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1985. – Vol.82. – P. 7369–7373.
- Drapeau M.D. A novel hypothesis on the biochemical role of the *Drosophila* Yellow protein // Biochemical and Biophysics Research Communications. – 2003. – Vol.311. – P. 1–3.
- Gonzalez D. Genetics of factors affecting the life history of *Drosophila melanogaster*. IV Cytoplasmic/maternal factors affect egg insertion behavior // Behavior Genetics. – 1990. – Vol.20. – P. 675–686.
- Greenspan R.J. Understanding the Genetic Construction of Behavior: Studies of courtship and mating in the fruit fly offer a window on the ways genes influence the execution of complex behaviors // Scientific American. – 1995. – №4. – P. 72–78.
- de Belle J.S., Sokolowski M.B. Heredity of rover/sitter: Alternative foraging strategies of *Drosophila melanogaster* larvae // Heredity. – 1987. – Vol.59. – P. 73–83.
- Hall J.C. The Mating of a Fly // Science. – 1994. – Vol.264. – P. 1702–1714.
- Hoikkala A., Lumme J. The Genetic Control of the Difference in Male Courtship Sound Between *Drosophila virilis* and *Drosophila lummei* // Behavior Genetics. – 1984. – Vol.14. – P. 257–268.
- Hoikkala A., Lumme J. The genetic basis of evolution of the male courtship sounds in the *Drosophila virilis* group // Evolution. – 1987. – Vol.41. – P. 827–845.
- Hoikkala A., Päällysaho S., Aspi J., Lumme J. Localization of Genes Affecting Species Differences in Male Courtship Song Between *Drosophila virilis* and *Drosophila littoralis* // Genet. Res. Camb. – 2000. – Vol.75. – P. 37–45.
- Huttunen S., Aspi J. Complex Inheritance of Male Courtship Song Characters in *Drosophila virilis* // Behavior Genetics. – 2003. – Vol.33, №1. – P. 17–24.
- Lindsley D.L., Grell E.H. Genetic Variations of *Drosophila melanogaster*. - Carnegie Just. Wash. Publ., 1968. – 627p.
- Mackay T.F.C., Heinsohn S.L., Lyman R.F. et al. Genetics and genomics of *Drosophila* mating behavior // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2005. – Vol.102. – P. 6622–6629.
- Moehring A.J., Mackay T.F.C. The Quantitative Genetic Basis of Male Mating Behavior in *Drosophila melanogaster* // Genetics. – 2004. – Vol.167. – P. 1249–1263.

Moreno G. Genetic architecture, genetic behavior, and character evolution // Ann. Rev. Ecol. Syst. – 1994. – Vol.25. – P. 31–44.

Päällysaho 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.

Wahlsten D. A critique of the concepts of heritability and heredity in behavioral genetics. In: Royce J.R., Mos L. (eds.) Theoretical Advances in Behavioral Genetics. - Sijthoff and Nordhoff, Germantown, MD, 1979. – P. 426–481.

Yamamoto D., Jallon J.-M., Komatsu A. Genetic dissection of sexual behavior in *Drosophila melanogaster* // Annu. Rev. Entomol. – 1997. – Vol.42. – P. 551–585.

ОСОБЛИВОСТІ УСПАДКУВАННЯ ОЗНАК СТАТЕВОЇ ПОВЕДІНКИ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Н.Є.Волкова, Л.І.Воробйова

Проведено гібридологічний аналіз ряду ознак статевої поведінки *Drosophila melanogaster*, таких як статеву активність самців, статеву рецептивність самиць, тривалість копуляції та затримка копуляції. Установлено вплив генотипу особини на всі вказані ознаки. Показано, що дані ознаки є полігенними та мають складний характер успадкування. Розраховано коефіцієнти успадкування вивчених ознак. З'ясовано, що генотип матері істотно впливає на всі досліджувані показники, тоді як генотип батька в значній мірі впливає лише на статеву активність та статеву рецептивність гібридних особин, але практично не впливає на часові характеристики копуляції потомства. Для часових характеристик копулятивної діяльності в ряді випадків встановлено вплив фактору надлишку особин тієї чи іншої статі (конкуренції).

Ключові слова: *статева поведінка, статеву активність самців, статеву рецептивність самиць, тривалість копуляції, затримка копуляції, гібридологічний аналіз, Drosophila melanogaster.*

THE INHERITANCE FEATURES OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* MATING BEHAVIOR TRAITS

N.E.Volkova, L.I.Vorobyova

Hybrid analysis of the number of *Drosophila melanogaster* mating behavior traits like males' mating activity, females' mating receptivity, copulation duration and copulation latency has been carried out. The individual's genotype has been found to influence all traits mentioned. Heritability coefficients were calculated. The given traits have been shown to be polygenic and to possess complex inheritance model. Mother's genotype has been found to influence all indexes investigated to great extent, and father's genotype influences deeply just males' mating activity and females' mating receptivity, but in fact do not influence both copulation duration and copulation latency. For the last two traits in some cases the excess of either males or females (competition) influence has been found.

Key words: *mating behavior, males' mating activity, females' mating receptivity, copulation duration, copulation latency, hybrid analysis, Drosophila melanogaster.*

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