

Глава 17. Генетика поведения

<i>17.1. Генетика поведения дрозофилы</i>	2
<i>17.1.1. Гены зрительной системы</i>	2
<i>17.1.2. Функция обоняния</i>	2
<i>17.1.3. Гены, контролирующие способность к обучению</i>	3
<i>17.1.4. Брачное поведение</i>	3
<i>17.1.5. Гены, влияющие на биоритмы</i>	5

17. Генетика поведения

Хорошо известно, что гены всех живых организмов кодируют информацию о синтезе белковых молекул, из которых создаются все компоненты клеток и которые катализируют все биохимические процессы. Фактически каждую биохимическую функцию или элемент морфологии тела у дрозофилы удалось связать с действием того или иного гена.

Другое дело - поведенческие и психические функции, такие как мотивация поступков, приверженность привычкам, расположенность к определенной сфере деятельности, или психическим болезням, способность к обучению, половое поведение.

В последнее время больших успехов достигли исследователи, работающие в области генетики поведения дрозофилы.

17.1. Генетика поведения дрозофилы

У дрозофилы лучше всего изучены гены, контролирующие такие простые функции как зрение, обоняние, брачное поведение, способность к обучению.

17.1.1. Гены зрительной системы

Описано несколько генов.

Ген *sevenless (sev)*: мутанты по гену не обнаруживают нормального фототаксиса на ультрафиолетовый свет.

Ген *optomotor-blind (omb)*: гомозиготы по мутациям этого гена не реагируют на вращающиеся вертикальные полосы, особенно сильно во время ходьбы; в полете действие мутаций

проявляется слабее. У мутантов отсутствует гигантский тяж нейронов в оптической доле визуальной системы головного мозга. У других двукрылых насекомых, более крупных, чем дрозофилы, эти тяжи необходимы для обнаружения передвигающихся предметов. Молекулярные размеры гена *omb* велики - около 100 тысяч пар нуклеотидов. С этого гена считывается около 20 видов различных молекул мРНК.

Ген *small-optic-lobes (sol)*. У мутантных куколок дегенерирует около 50% клеток в оптической доле головного мозга. В результате нарушается система ориентировки и правильность поведения во время посадки после полета. Ген *sol* клонирован, он располагается в участке ДНК размером 14 т.п.н. С него считывается два транскрипта длиной 5,8 и 5,2 т.п.н. Большой транскрипт кодирует белок, состоящий из 1597 аминокислот. Этот белок имеет способность связываться с ДНК, т.е. может блокировать активность других, регулируемых им генов.

17.1.2. Функция обоняния

Дрозофилы могут различать большое число различных запахов, как на личиночной, так и на имагинальной стадиях.

Эксперименты по хирургии показали, что запахи улавливаются особыми чувствительными органами, расположенными на антенне. В этом органе есть поры, куда могут проникать запахи. От антенн идут нейроны к головному мозгу. Нейронов очень много, около 1000, поэтому неудивительно, что

муха так легко различает многочисленные запахи.

К настоящему времени обнаружено шесть генов, контролирующих чувствительность к запахам альдегидов и эфиров: *olfA*, *olfB*, *olfC*, *olfD*, *olfE*, *sbl*.

17.1.3. Гены, контролирующие способность к обучению

Взрослые мухи дрозофилы обладают способностью связывать ощущения запахов с болевыми ощущениями от электрического тока, т.е. у них можно вызывать формирование условного рефлекса. К настоящему времени открыты 2 гена, влияющих на эффективность обучения. Это гены *dunce* (*dnc*) и *rutabaga* (*rut*).

dunce - мутанты по гену не способны обучаться, “тупицы”. Ген этот имеет огромные размеры (см. рис. 7.30.). Ген *dnc* функционирует в клетках определенной доли головного мозга (ганглия) мух - в грибовидном теле. Если у древесных муравьев хирургически разрушить это тело, у них нарушаются основы их “социального” поведения. Эти данные свидетельствуют о роли грибовидного тела в осуществлении поведенческих реакций. Интересно, что у молодых мух в грибовидном теле быстро возрастает число новых нейронов, что связывают с накоплением опыта в процессе обучения.

rutabaga - ген кодирует определенный белок, который находят также у млекопитающих. У последних этот фермент нужен в процессах осуществления запоминания. Таким образом, по крайней мере, некоторые этапы обучения у насекомых и млекопитающих имеют общие черты.

17.1.4. Брачное поведение

После проведения первых исследований в 1956 году, к настоящему времени брачное поведение мух описано во всех деталях. И самцу, и самке присущи довольно сложные наборы движений, т.н. брачные танцы. Во время них инициатива принадлежит самцу, он трогает брюшко самки, бегаёт вокруг нее, преследует, лижет ее гениталии, делает попытки копуляции, притягивая ее брюшко к себе лапками. При этом он исполняет “песню любви”. Эта песня представляет собой вибрацию крыльев продолжительностью в 55 сек и состоящую из импульсов в 20-

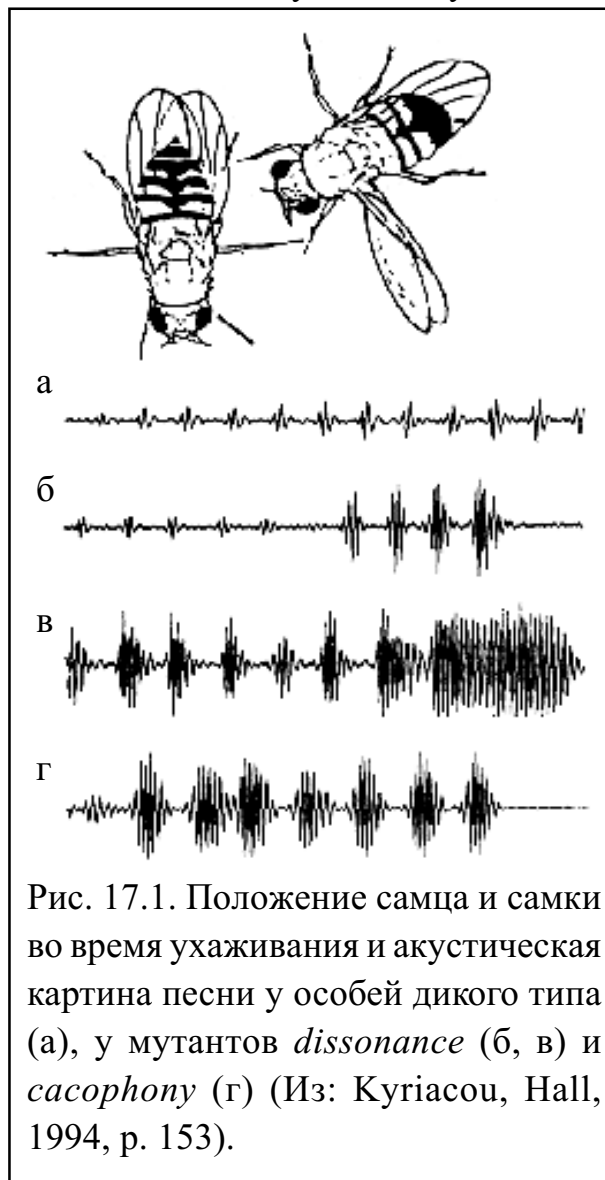


Рис. 17.1. Положение самца и самки во время ухаживания и акустическая картина песни у особей дикого типа (а), у мутантов *dissonance* (б, в) и *cacophony* (г) (Из: Kyriacou, Hall, 1994, p. 153).

30 миллисекунд и межимпульсовым промежутком в 30-40 мсек с частотой 160 гц (рис. 17.1).

Очевидно, что весь процесс ухаживания довольно сложен, и любые мутации, влияющие на остроту зрения, обоняния, слуха, на способность выдерживать генетически закрепленную периодичность “песни любви”, приводят к нарушению процесса ухаживания и его эффективности, заключающейся в скрещивании.

Так, слепой самец не может увидеть самку, в свою очередь, “глухая” самка не может услышать “песню любви”, исполняемую самцом. Оба пола, не различающие запахи, все-таки могут вступить в копуляцию, но у них на это уходит больше времени, по крайней мере до начала ухаживания. Эти нарушения полового поведения ожидаемы. Однако, есть и более тонкие механизмы. Известны мутации, по крайней мере, трех типов, влияющих на исполнение “песни любви”.

В результате мутации “*cacophony*” резко увеличивается амплитуда колебаний во время импульса, мутация “*dissonans*” изменяет песню таким образом, что вместо правильного чередования импульсов и межимпульсовых промежутков наблюдается один мощный продолжительный импульс.

Мутации гена *clock* (часы) изменяют продолжительность одного цикла “песни любви”. Вместо общей продолжительности одного цикла песни в 55 сек некоторые мутации уменьшают ее до 40 сек, другие мутации увеличивают до 80 сек. Изменение акустической структуры “песни любви” резко изменяет и эффективность ухаживания самца за самкой.

Ген *fruitless* (бесплодный) - *fru*. Мутации этого гена полностью изменяют половое поведение самцов - возникает сразу три нарушения: 1) они не делают попыток ухаживать за самками, 2) ухаживают только за самцами - такими же

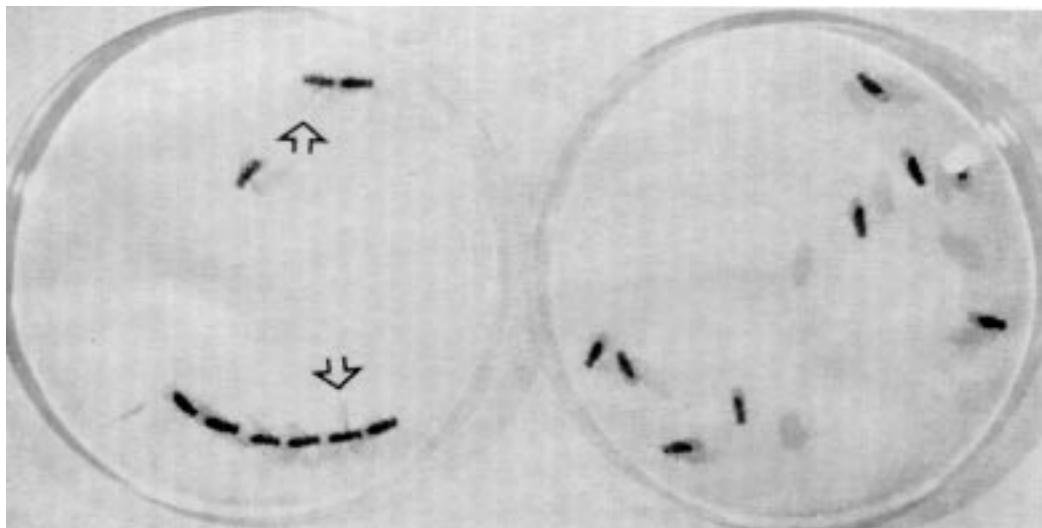


Рис. 17.2. “Цепи” ухаживающих друг за другом самцов (указаны стрелками в чашке Петри слева), мутантных по гену *fru*. Справа девять самцов, нормальных по этому гену (Из: Kyriacos, Hall, 1994, p. 156)

гомозиготами по этой мутации и за дикими самцами, 3) стимулируют нормальных самцов ухаживать за собой (рис. 17.2.).

Естественно, эти самцы потомства не оставляют, это мухи-гомосексуалисты. Мутанты *fru* выделяют специфическое вещество с соответствующим запахом, привлекающим других самцов. Экстракты из самцов *fru* стимулируют ухаживание самцов за самцами. Это предполагает, что летучий компонент из самцов *fru* является “sex-appeal” для других самцов. Ген *fru* активен в небольшой антеннальной доле головного мозга, которая получает информацию о запахах (“грибовидное тело”). Первые данные свидетельствуют о наличии небольшой доли мозга, оценивающей информацию о запахах, в которой происходит выбор, по какому пути пойдет половое поведение: по типу самца или самки. И этот выбор контролируется геном *fru*.

Мутация *fru* связана с небольшой инверсией в третьей хромосоме. Стерильность самцов, связанная с брачным поведением, ассоциируется с районом политенной хромосомы 91AВ. Однако, способность заставлять диких самцов ухаживать за самцами *fru*, картируется у другой точки разрыва этой инверсии.

17.1.5. Гены, влияющие на биоритмы

У дрозофилы ген *period* (*per*) контролирует правильное осуществление биоритмов. Биоритмика у мух обнаружена при откладке яиц, вылуплении эмбрионов и имаго из куколок. Биоритмична также брачная “песня” у самцов. Выделены три группы мутаций: *per^S* -укорачивают

биоцикл с 24 час до 19 час, мутации группы *per^L* - удлинняют до 29 час и *per⁰¹* - полностью нарушают ритмику биологических процессов. Установлено, что этот ген функционирует в клетках головного мозга, он кодирует белок, содержащий около 1200 аминокислот. У мутанта *per⁰¹* обнаружен стоп-кодон после 460 аминокислот, в результате чего синтезируется усеченный нефункциональный белок, и биоритмика полностью нарушается. В середине нормальной белковой молекулы находится 20- кратный повтор пары аминокислот Треонин-Глицин. Именно этот повтор влияет на длину песни “любви”. Если этот повтор экспериментально удалить, длина песни укорачивается с 55 до 40 секунд.

Белок и мРНК гена *per* находят в большом числе тканей, включая нервную систему, желудок, Мальпигиевы сосуды, репродуктивную систему, кольцевую железу и слюнные железы. В нервных клетках у взрослых мух белок PER находят в фоторецепторах глаз, в оптических долях, центральном мозговом комплексе, торакальном ганглии, а также в глиальных клетках центральной нервной системы.

В пределах клеток белок PER находят преимущественно в ядрах. Анализ аминокислотных последовательностей этого белка показал сходство их с доменами в ДНК-связывающихся белках по типу спираль-петля-спираль. Поэтому можно предположить, что белок PER является белком транскрипционного комплекса (фактор транскрипции) и включает (или выключает) серии последующих генов, контролирующих биоритмику.

Литература к разделу 17.1.

- Barinaga M. Bisexual fruit flies point to brain courtship centers. *Science*, 267, 791-792, 1995.
- Hall J.C. The mating of a fly. *Science*, 264, 1702-1714, 1994.
- Hall J.C. Pleiotropy of behavioral genes. In: *Flexibility and Constraint in Behavioral Systems* (Greenspan, R.J., Kyriacou, C.P., eds.) John Wiley and Sons Ltd., 15-27, 1994.
- Hall J.C., Kyriacou C.P. Genetics of biological rhythms in *Drosophila*. *Adv. Insect Physiol.* 22, 221-298, 1990.
- Kyriacou C.P., Hall J.C. Genetic and molecular analysis of *Drosophila* behavior. *Adv. Genet.* 31, 139-186, 1994.