

黑腹果蝇黑条体突变体的求偶行为

艾炎军^{1,2}, 曾庆韬^{1,*}

(1. 湖北大学生命科学学院, 武汉 430062; 2. 湖北生物科技职业学院, 武汉 430070)

摘要: 黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 黑条体果蝇(e^{bsr})与黑檀体果蝇(e)为同一个基因(*ebony*)的不同突变体, 两者具有相似的形态表型, 但行为特征表现出明显的差异。本研究以黑条体、黑檀体和野生型果蝇为研究对象, 首先检测果蝇的视力和活跃度, 再采用不同交配组合进行求偶成功率、交配时间和求偶模式的分析。结果表明: 黑条体果蝇视力与活跃度与野生型果蝇比较无显著差异; 黑条体果蝇的交配成功率和交配潜伏期与野生型果蝇不存在显著的差异; 黑檀体果蝇的交配成功率和交配潜伏期与野生型果蝇存在极显著的差异($P < 0.000$)。黑条体果蝇表现出异于黑檀体果蝇的活跃度和交配活力, 可能是由于黑条体果蝇 *ebony* 基因的新突变导致了果蝇体内多巴胺水平异常, 从而形成了黑条体果蝇独特的求偶模式。

关键词: 黑腹果蝇; 黑檀体; 黑条体; 求偶模式; 交配活力

中图分类号: Q963 文献标识码: A 文章编号: 0454-6296(2010)12-1345-07

Mating behaviour of black-stripe-body mutant of *Drosophila melanogaster*

AI Yan-Jun^{1,2}, ZENG Qing-Tao^{1,*} (1. College of Life Sciences, Hubei University, Wuhan 430062, China; 2. Hubei Vocational College of Bio-technology, Wuhan 430070, China)

Abstract: The black-stripe-body (e^{bsr}) and ebony (e) are different mutants for the same gene (*ebony*) of *Drosophila melanogaster*. Both phenotypes have the similar shape, but the behavioral characteristics demonstrate significant differences between them. In this study, the black-stripe-body, ebony and wild-type flies were studied. Firstly, we detected the vision and locomotor activity of flies, and then the different mating-groups were designed for analyzing the mating success, mating latency and courtship pattern of flies. The results showed that the vision and locomotor activity were not significantly different between black-stripe-body and wild-type flies. There was no significant difference in mating success and mating latency for the black-stripe-body and wild-type flies, while there were significant differences ($P < 0.000$) in mating success and mating latency for ebony and wild-type flies. Black-stripe-body flies perform locomotor activity and mating activity differently from ebony flies, and this may be due to the new way of the *ebony* gene mutation, which leads to abnormal levels of dopamine in *Drosophila*, thus forming the unique courtship pattern of black-stripe-body.

Key words: *Drosophila melanogaster*; ebony; black-stripe-body (bsr); courting pattern; mating activity

果蝇 *Drosophila* 的遗传基因与行为表型存在联系 (Casares *et al.*, 1992; Edery *et al.*, 1994; Sokolowski, 2001; Demir and Dickson, 2005), 其交配行为对该物种的进化和形成有重要影响 (Cobb and Ferveur, 1996)。目前, 人们已经发现了体色相关基因如 *yellow*, *sepia*, *white*, *ebony* 的突变与果蝇的求偶行为存在一定的联系 (Crossley and Zuill, 1970; Depiereux *et al.*, 1990; Zhang and Odenwald, 1995; Silva, 2005)。研究体色与果蝇求偶行为之间的关联对于了解果蝇的繁殖进化具有重要的意义

(Kopp *et al.*, 2000)。

黑腹果蝇 *Drosophila melanogaster* 黑檀体果蝇发现于 1923 年 (Bridges and Morgan, 1923)。研究表明, 黑檀体基因 (GenBank 登录号: AJ224446) 位于第 3 染色体右臂 70.7 处 (3-70.7), 细胞学定位于 93D1 (Briges and Morgan, 1923), 由 7 个外显子组成, 共有 7 815 bp, mRNA 3 146 bp, 4.6 kb 的 5' 侧翼序列含有表皮中黑檀体基因表达所必须的所有调控元件, 该基因通过编码 β -丙氨酰多巴胺合成酶而参与色素代谢 (Wright, 1987), 可影响果蝇神经

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30870292)

作者简介: 艾炎军, 男, 1980 年生, 硕士, 讲师, 主要从事动物遗传学方面的研究, E-mail: my80email@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: zengqit@hubu.edu.cn

收稿日期 Received: 2010-05-23; 接受日期 Accepted: 2010-10-27

系统 (Hodgetts, 1972; Hovemann *et al.*, 1998; Richardt *et al.*, 2002), 电生理学检测显示黑檀体突变体的视网膜电图 (electroretinogram, ERG) 失去了瞬时电位的开关现象 (Jacobsen and Brubaker, 1963; Hotta and Benzer, 1969)。黑檀体突变体表现出行为的异常, 如视觉的下降, 趋光性、视动性的急剧下降 (Heisenberg, 1972)。与野生型相比, 它们在光照条件下的成功交配明显降低, 而在黑暗条件下则是增加的 (Kyriacou, 1981)。黑檀体果蝇的行为学表型主要表现在视觉能力、运动性活跃度和交配活力这几个方面上。

黑条体突变是黑檀体基因的一种新的突变方式, 是在武汉市发现的自发突变体, 研究表明突变是由于 5' 端的 UTR 区和第 1 个外显子的部分缺失造成的 (金珊等, 2005)。本实验室在长期饲养黑条体果蝇的过程中观察到黑条体表现出与传统黑檀体果蝇不同的行为特征。为了对黑条体果蝇行为表型进行更深入的了解, 本研究以黑条体、黑檀体和野生型果蝇为材料, 检测其运动能力与视觉能力, 选择不同的交配组合进行交配活力的测定, 然后用 SPSS 软件进行统计分析, 找出黑条体行为表型的差异, 为进一步研究基因突变与形态表型和行为表型之间的联系打下基础。

1 材料与方法

1.1 果蝇品系

黑腹果蝇黑条体突变品系 (e^{bsr}) 由本实验室提供, 来源于 1991 年建立的单雌系; 黑檀体突变型品系 (e) 来源于中国农业大学; 野生型 WT19[#] 来源于美国 Blooming Stock Centre USA。所有的果蝇都在底部盛有标准玉米培养基的玻璃培养管 (9.0 cm × 2.5 cm) 中饲养, 置于光照培养箱中进行培养 (25℃, 相对湿度 50%~60%, 自然光照周期)。在果蝇羽化 6~8 h 内分开雌雄果蝇, 转至直径 1.0 cm 的小管培养, 每管控制密度 5 头。所有果蝇每 10 d 更换 1 次新鲜培养基。

1.2 行为测定装置和仪器

摄像设备: Panasonic Colour CCTV Camera WV-GP230; 影像处理软件: Ulead VideoStudio 7; 光源: Multi-Position Fiber Optic Illuminator System; PYX-150S-A 生化培养箱 (科力仪器); Motic SMZ-143 体视显微镜。

果蝇吸管 (图 1): 用于捕捉和转移单头果蝇。

使用时按下塑料球利用空气吸力将培养瓶中的目标果蝇吸入管中, 尖嘴部分插入棉花堆可防止果蝇逃离。

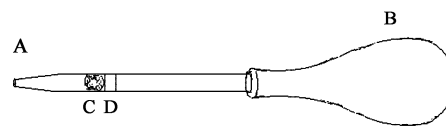


图 1 果蝇吸管示意图

Fig. 1 The schematics of tube for the fruit fly

A: 尖嘴玻璃管 Glass tube with a tip mouth; B: 塑料球 Plastic ball; C: 棉球 Tampon; D: 塑料垫 Plastic chock.

果蝇交配观察室: 在 Elens 和 Wattiaux (1964) 制作的交配室的基础上进行部分改进。制作成内径 55 mm, 高 26 mm 的小室, 全部用透明工程塑料制成, 下部开一小口可通入 CO₂, 上部设计成开盖结构, 方便引入果蝇。进行实验时预先在交配室底部铺一湿润的滤纸。另外, 为了对 1 头雌性与 1 头雄性求偶模式进行分析研究, 制作上述交配室缩小型号, 内径 25 mm, 高 10 mm 透明塑料小室。

果蝇活跃度检测室: 参照 Sisodia 和 Singh (2004) 检测果蝇运动性活跃度的方法, 制作运动性活跃度检测室。小室用无色透明塑料制成, 上方为有盖结构, 体积为 10 cm × 10 cm × 1 cm, 盖的外表面标有大小为 1 cm² 的方格。

果蝇视力测定装置: 在王政尧 (2003) 检测果蝇趋光性的实验装置基础上加以改进制作果蝇视力检测装置。实验装置主框架为透明玻璃粘接而成, 设置成左右对称回形迷宫, 迷宫小室之间有 3 mm 通道可以供果蝇通过, 定义光源位置为 A 室。实验时将迷宫放置于 30 cm × 20 cm × 8 cm 有盖纸盒中, 纸盒一端有光柱入口, 可供放置光源。

1.3 果蝇运动性活跃度 (locomotor activity) 的测定

选取长势良好的培养管, 用果蝇吸管吸取果蝇将其转移到检测室。开始进行实验之前先给每头果蝇 90 s 的时间来适应新环境, 然后对果蝇进行连续 60 s 的观察并记录在 2 个连续的 30 s 期间果蝇经过的方格数, 将所有的格数加到一起作为衡量果蝇运动性活跃度的一个数值。

1.4 果蝇视力测定实验

在对 3 组不同品系果蝇的视力进行检测时, 采用相同的器材、相同的实验方式, 在相同的实验条

件下进行。实验开始前先将环境温度控制在 25℃ (环境气温低时需预热)，将器材固定放好，选取 30 头待测果蝇放入检测装置中央部位，盖上盖子，给一端光源。安静放置 60 min，观察果蝇个体在迷宫各室的分布，记下果蝇在 A 室和非 A 室的个体数目。重复此实验 5 次。记录 3 组各个品系的实验数据。

1.5 检测果蝇交配活力实验

选择 5 日龄的黑条体雌雄处女蝇和黑檀体雌雄处女蝇为实验材料，每个组合取 15 头雄性果蝇和 15 头雌性果蝇配对进行实验。首先将果蝇置于低温环境下麻醉：先将果蝇转到空管，然后把玻璃管放置于冰盒上面，稍加震荡使果蝇掉落在管底，几次震荡后果蝇会因为低温而安静下来，进入麻醉状态。然后将果蝇转移到交配室 (Elens and Wattiaux, 1964)，停放 30 s，然后连续对其观察 60 min，整个实验在室内 25℃ 自然光照环境下进行，实验时间为上午 9:00 - 11:30。在突变型和与各自相对应的野生型之间做 3 类交配实验 (表 1)。在实验观察过程中，随时将已交尾的果蝇吸出室外，记录交尾潜伏期即果蝇进入交配室到交尾开始所耗的时间。

表 1 黑腹果蝇不同显型交配活力实验分类组合
Table 1 Test design for the mating activity between different phenotypes of *Drosophila melanogaster*

类别 Category	组合 Crosses	
非竞争性选择 No-choice	① $e_{\delta} \times WT_{\delta}$	③ $e^{bsr}_{\delta} \times WT_{\delta}$
	② $e_{\delta} \times WT_{\delta}$	④ $e^{bsr}_{\delta} \times WT_{\delta}$
雄性竞争 Males-competing	① $e_{\delta} \times (e_{\delta} + WT_{\delta})$ ② $e^{bsr}_{\delta} \times (e^{bsr}_{\delta} + WT_{\delta})$	
雌性竞争 Females-competing	① $e_{\delta} \times (e_{\delta} + WT_{\delta})$ ② $e^{bsr}_{\delta} \times (e^{bsr}_{\delta} + WT_{\delta})$	

使用统计程序软件包 (SPSS 11.4) 进行统计学处理，包括 t 检验、 χ^2 检验、相关分析、曼-惠特尼 U 检验 (Mann-whitney U test) 和判别分析。非竞争性选择 (No-choice) 组交尾潜伏期的数据分析执行方差分析 (ANOVA)。雄性竞争 (Males-competing) 和雌性竞争 (Females-competing) 执行曼-惠特尼 U 检验 (Mann-whitney U test)。对所有交配类型的交尾频率执行 χ^2 检验。

1.6 黑条体果蝇求偶模式实验

使用 5 日龄黑条体果蝇和野生型果蝇进行实验，所有的果蝇都要求是处女蝇。对 40 头黑条体果蝇 (20 雄和 20 雌) 和 40 头野生型果蝇 (20 雄和

20 雌) 进行运动性活跃度检测。运动性活跃度检测完成后进行不同的配对实验 $e_{\delta} \times e_{\delta}$, $e_{\delta} \times WT_{\delta}$, $WT_{\delta} \times e_{\delta}$, $WT_{\delta} \times WT_{\delta}$ ，每组检测 20 对。记录以下数据：求爱潜伏期 (courtship latency)、交配潜伏期 (mating latency)、交尾时长 (copulation duration)。

将果蝇引入求偶室，持续对求偶室中果蝇进行观察 60 min。记录数据，对果蝇求偶模式动作要素进行分析。所用术语沿用 Spieth (1952) 所给：敲击 (tapping)、剪翅 (scissoring)、振翅 (vibration)、舔拭 (licking)、不理 (ignoring)、逃走 (decamping) 和鼓翼 (fluttering)。

2 结果与分析

2.1 野生型果蝇、黑条体果蝇和黑檀体果蝇视力及运动性活跃度与交配成功的联系

2.1.1 野生型果蝇、黑条体果蝇和黑檀体果蝇视力：野生型果蝇、黑条体果蝇和黑檀体果蝇进行视力检测实验的结果 (表 2) 显示黑条体果蝇到达 A 室的能力与野生型果蝇相当。3 组果蝇分布 χ^2 检验的结果表明，黑条体果蝇和野生型果蝇在视力上不存在显著差异 ($\chi^2 = 3.297$, $df = 1$, $P = 0.069$)，而黑檀体果蝇和野生型果蝇在视力上存在极显著差异 ($\chi^2 = 14.647$, $df = 1$, $P = 0.000 < 0.01$)，黑条体果蝇和黑檀体果蝇在视力上也存在极显著差异 ($\chi^2 = 30.561$, $df = 1$, $P = 0.000 < 0.01$)。黑条体果蝇、黑檀体果蝇和野生型果蝇 3 组果蝇做 χ^2 检验也存在极显著差异 ($\chi^2 = 30.409$, $df = 2$, $P = 0.000 < 0.01$)。这表明黑条体果蝇视力正常而黑檀体果蝇视力存在缺陷。

表 2 黑腹果蝇不同品系视力检测实验结果

Table 2 Measuring result of vision for different strains of *Drosophila melanogaster*

	分布率 Distribution (%)		
	野生型 WT	黑条体 e^{bsr}	黑檀体 e
A 室 A-room	32	37	12
非 A 室 Non-A-room	68	63	88

2.1.2 野生型果蝇、黑条体果蝇和黑檀体果蝇运动性活跃度与交配成功的联系：20 对黑条体果蝇雌雄蝇和 20 对野生型果蝇雌雄蝇运动性活跃度 (L) 检测实验结果 (表 3) 为：黑条体 (e^{bsr}) $L = 53.6$ 野生型 (WT) $L = 60.98$, $t = -1.644$, $df = 78$, $P =$

0.1042, 即黑条体与野生型的运动性活跃度不存在显著性差异。

表 3 对黑腹果蝇不同显型进行 Pearson 关联检验
Table 3 Pearson correlation between different phenotypes of *Drosophila melanogaster*

	交配潜伏期 Mating latency	
	黑条体 e^{bsr}	野生型 WT
雄性运动活跃度 Male locomotor activity	$r = -0.0310$, $P = 0.897$	$r = -0.3196$, $P = 0.170$
雌性运动活跃度 Female locomotor activity	$r = -0.0373$, $P = 0.875$	$r = -0.1116$, $P = 0.640$

$P > 0.05$ 为差异不显著。 $P > 0.05$ indicates no significant difference.

对 20 对黑条体果蝇和 20 对野生型果蝇交配实验结果使用 Pearson 关联检验表明在 2 种果蝇中运

动性活跃度与果蝇交配潜伏期之间都不存在关联性, 即运动性活跃度与果蝇交配速度不存在必然的联系。

2.2 黑条体果蝇、黑檀体果蝇和野生型果蝇交配活力的比较

2.2.1 黑条体果蝇和野生型果蝇交配活力的比较: 从表 4 和表 5 可看出黑条体果蝇和野生型果蝇有非常相似的交配速度和交配频率。表 4 显示在 3 类组合实验中, 黑条体果蝇和野生型果蝇的雌蝇和雄蝇在交配成功率上是相等的, 即总交尾数不存在显著的差异。表 5 显示了在“*No-choice*”实验中的交尾潜伏期无显著性差异, 在“*Males-competing*”中交尾潜伏期无显著性差异, 在“*Females-competing*”中交尾潜伏期也不存在显著性差异。

表 4 黑腹果蝇黑条体突变型与野生型不同杂交组合的交尾数
Table 4 Total number of copulation of different crosses of e^{bsr} and wild-type of *Drosophila melanogaster*

	野生型雄性 Wild-type male	黑条体雄性 e^{bsr} male	交尾合计 Total of copulating	均一性检验 χ^2 χ^2 homogeneity test
非竞争性选择 No-choice				
Wild-type female	35 (10)	29 (16)	64 (26)	Females = NS
e^{bsr} female	33 (12)	25 (20)	58 (32)	
Total of copulating males	68 (22)	54 (36)		Males = NS
雄性竞争 Males-competing				
Wild-type female	16	16		Males = NS
e^{bsr} female	17	15		Males = NS
	Wild-type female	e^{bsr} female		χ^2 homogeneity test
雌性竞争 Females-competing				
Wild-type male	20	20		Females = NS
e^{bsr} male	16	18		Females = NS

数据为 3 次交配试验的总数; 每类杂交使用 45 头果蝇; 括号内为未交尾的果蝇数目; NS 表示不显著。表 6 同。The data represent the sum of three replicate mating trials. For each type of cross 45 flies were observed. Number of non-copulating flies is shown between parentheses. NS = not significant. The same for Table 6.

表 5 黑腹果蝇黑条体突变型与野生型不同杂交组合的交尾潜伏期 (min)
Table 5 Mean copulation latency (min) for different crosses of e^{bsr} and wild-type of *Drosophila melanogaster*

	野生型雄性 Wild-type male	黑条体雄性 e^{bsr} male	方差分析 ANOVA
非竞争性选择 No-choice			
Wild-type female	11.59	15.52	Males = NS
e^{bsr} female	10.49	14.27	
	Wild-type male	e^{bsr} male	Male $\times$ female = NS
雄性竞争 Males-competing			
Wild-type female	11.22	12.36	NS
e^{bsr} female	8.02	10.14	
	Wild-type female	e^{bsr} female	MW-test
雌性竞争 Females-competing			
Wild-type male	16.31	12.03	NS
e^{bsr} male	12.91	10.12	

数据为 3 次交配试验的总数; NS 表示不显著; MW-test 表示曼-惠特尼检验 (非参数检验)。表 7 同。The data represent the sum of three replicate mating trials. NS = not significant. MW-test = Mann-Whitney test. The same for Table 7.

2.2.2 黑檀体果蝇和野生型果蝇交配活力的比较：
表 6 和表 7 显示了黑檀体突变型与野生型组合的结果，表 6 显示在 3 组实验中雄性和雌性在交尾频率均存在极显著差异。表 7 显示了在 3 组实验中，黑檀体突变型雄性和雌性的交尾潜伏期以极显著的差异高于野生型的雄性和雌性。

表 6 也显示了在“Males-competing”中野生型雄性在同黑檀体突变型雄性竞争黑檀体突变型与野生型雌性时表现得更成功，其雄性交配成功的比率几乎达到了 4:1。表 7 显示“Males-competing”中交尾潜伏期也存在显著性差异。

表 6 黑腹果蝇黑檀体突变型与野生型不同杂交组合的交尾数
Table 6 Total number of copulation of different crosses of *e* and wild-type of *Drosophila melanogaster*

	野生型雄性 Wild-type male	黑檀体雄性 <i>e</i> male	交尾合计 Total of copulating	均一性检验 χ^2 χ^2 homogeneity test
非竞争性选择 No-choice				
Wild-type female	36(9)	12 (33)	48(42)	Females = 11.12, $P < 0.00$
<i>e</i> female	36(9)	10(35)	46(44)	
Total of copulating males	72(18)	22(68)		Males = 9.62, $P < 0.00$
雄性竞争 Males-competing				
Wild-type female	29	7		Males = 8.31, $P < 0.00$
<i>e</i> female	30	8		Males = 5.92, $P < 0.00$
	Wild-type female	<i>e</i> female		χ^2 homogeneity test
雌性竞争 Females-competing				
Wild-type male	30	8		Females = 11.61, $P < 0.001$
<i>e</i> male	10	8		Females = NS

表 7 黑腹果蝇黑檀体突变型与野生型不同杂交组合的交尾潜伏期 (min)
Table 7 Mean copulation latency (min) for different crosses of *e* and wild-type of *Drosophila melanogaster*

	野生型雄性 Wild-type male	黑檀体雄性 <i>e</i> male	方差分析 ANOVA
非竞争性选择 No-choice			
Wild-type female	12.03	40.03	Males = 11.2, $P < 0.00$
<i>e</i> female	6.89	35.52	Females = 8.41, $P < 0.00$
	Wild-type male	<i>e</i> male	Male $\times$ female = NS
雄性竞争 Males-competing			
Wild-type female	8.24	45.03	Males = 8.21, $P < 0.00$
<i>e</i> female	11.32	24.13	Males = 10.4, $P < 0.00$
	Wild-type female	<i>e</i> female	MW-test
雌性竞争 Females-competing			
Wild-type male	9.26	13.23	Females = 7.11, $P < 0.01$
<i>e</i> male	37.41	32.04	Females = NS

2.3 果蝇求偶要素分析

对不同显型果蝇进行求偶模式分析，表 8 显示在黑条体果蝇中雄性求偶动作敲击、剪翅、振翅和

舔拭的出现频率要低于野生型果蝇。与此相对应的是黑条体果蝇雌性的拒绝应答动作鼓翼和逃走也低于野生型果蝇雌性。

表 8 不同组合的求偶要素
Table 8 Courtship elements of different pairs

参数 Parameters	配对 Pairs			
	WT♂ × WT♀	WT♂ × e ^{bsr} ♀	e ^{bsr} ♂ × WT♀	e ^{bsr} ♂ × e ^{bsr} ♀
配对数 Number of pairs	20	20	20	20
敲击 Tapping	351.25 ± 25.02	334.07 ± 23.05	291.25 ± 23.42	212.70 ± 14.25
剪翅 Scissoring	302.70 ± 30.12	266.72 ± 20.68	242.18 ± 15.21	166.52 ± 16.15
振翅 Vibration	425.72 ± 68.12	392.71 ± 18.51	226.42 ± 18.71	201.72 ± 17.23
舔拭 Licking	512.22 ± 161.25	424.11 ± 50.12	386.21 ± 59.12	173.67 ± 32.71
不理 Ignoring	618.32 ± 110.23	402.21 ± 61.21	512.30 ± 58.14	423.80 ± 33.92
鼓翼 Fluttering	392.51 ± 80.42	281.23 ± 40.24	294.06 ± 31.12	121.30 ± 13.47
逃走 Decamping	20.12 ± 3.11	16.12 ± 30.11	15.01 ± 1.50	11.80 ± 1.50

数值以秒为单位 Values are in seconds.

3 讨论

3.1 黑条体果蝇求偶模式的分析

黑条体果蝇活跃度明显与黑檀体果蝇不同,实验结果显示黑条体果蝇活跃度与野生型果蝇无显著差异。活跃度高表明黑条体果蝇的神经系统处于一种比较兴奋的状态,这与已报道的黑檀体果蝇特征正好相反。活跃度高的果蝇行动反应更加敏捷,能缩短行为应答的时间。尽管运动性活跃度与果蝇的求偶成功之间不存在关联(Hall, 1994),但有利于黑条体这种自发突变体适应生存环境。

黑条体果蝇和野生型果蝇视力检测实验的结果表明了黑条体果蝇与野生型果蝇视力无显著差异,视力对果蝇的求偶行为有重要影响,黑檀体果蝇的行为研究表明了视力缺陷会导致果蝇光照条件下求偶成功率降低,而黑暗时交配成功率升高。黑条体果蝇视力正常,这与已报道的几种黑檀体果蝇视力行为表型不同。视觉正常可能是导致黑条体的求偶成功率趋于正常的原因,在雄性果蝇的求偶行动中,第一步的定位很重要,在追逐的过程中,雄性视力的好坏通常会决定雄性求偶成功还是失败。

从果蝇求偶过程细化分析的结果来看,黑条体在求偶过程中雌蝇和雄蝇都有明显的求偶动作减少的现象,这样的结果是雌雄蝇求偶仪式和应答的减少,使整个求偶过程花费更多的时间。从雄性求偶与雌性接受的时间和比率来看,野生型果蝇在求偶上不占有优势,黑条体果蝇与野生型果蝇进行比较可以看出求偶模式的变化,即过程变得简单,时间增长。这对于物种形成独特的求偶行为模式具有一

定的意义。

3.2 多巴胺与黑条体果蝇行为表型的联系

黑条体突变型果蝇属于 *ebony* 基因的 5' 端 UTR 序列缺失突变,包括第一个非编码区外显子的部分和第一个内含子的部分。研究表明基因非编码区外显子能对基因的表达起到调控作用,内含子可能也参与了基因的表达调控,本实验黑条体果蝇 *ebony* 基因的这种突变会导致果蝇体内蛋白质发生变化,这种变化显然会影响与 Ebony 蛋白相关的一些代谢通路,并通过这些受阻或激活的通路,最终导致果蝇的行为学特征产生一些变化。资料显示, Ebony 蛋白对于多巴胺(dopamine)结合成为 N-b-丙酰多巴胺(NBAD)过程是必需的, Ebony 蛋白异常会导致多巴胺产生累积效应,多巴胺是动物大脑中重要的儿茶酚胺类神经递质,果蝇体内多巴胺的积累使果蝇的神经系统处于一个激发状态,引发果蝇在行为上出现兴奋等特点,从而影响果蝇的行为表型(Neckameyer *et al.*, 2001)。

一般来说,等位基因的多效性通常引起果蝇着色(眼睛和表皮)和神经行为学二者的缺陷(Drapeau *et al.*, 2003),黑条体果蝇着色有缺陷但行为学表现却正常。有报道在 *Drosophila willistoni* 中 *sepia* 突变体也存在这种情况(Silva *et al.*, 2005)。目前这方面数据的积累非常有限,根据 Cobb 和 Ferveur (1996)所述,在我们能够描述行为的控制和进化的结果之前,对果蝇行为作进一步详细的分析是必需的。在本研究的基础上,要进一步分析影响黑条体果蝇行为表型的机制,还应对黑条体果蝇体内多巴胺浓度进行分析,并进行拯救实验证明基因突变对行为表型的影响。

参 考 文 献 (References)

- Bridges CB, Morgan TH, 1923. The third-chromosome group of mutant characters of *Drosophila melanogaster*. *Publ. Carnegie Inst.*, 327: 1 – 251.
- Casares P, Carracedo MC, Pifheiro R, San Miguel E, Garcia-Florez L, 1992. Genetic basis for female receptivity in *Drosophila melanogaster*: a diallel study. *Heredity*, 69: 400 – 411.
- Cobb M, Ferveur JF, 1996. Evolution and genetic control of mate recognition and stimulation in *Drosophila*. *Behavioural Processes*, 35: 35 – 54.
- Crossley S, Zuill E, 1970. Courtship behaviour of some *Drosophila melanogaster* mutants. *Nature*, 225: 1064 – 1065.
- Demir E, Dickson BJ, 2005. Fruitless splicing specifies male courtship behaviour in *Drosophila*. *Cell*, 121(5): 785 – 794.
- Depiereux E, Demoncourt-Sterpin C, Lechein J, Feytmans E, Elens A, 1990. Direct observation of sexual competition in *Drosophila melanogaster*: the mutant white in competition with other genotypes. *Behav. Genet.*, 20(4): 511 – 533.
- Drapeau MD, Radovic A, Wittkopp J, Long AD, 2003. A gene necessary for normal male courtship, *yellow*, acts downstream of *fruitless* in the *Drosophila melanogaster* larval brain. *J. Neurobiol.*, 55: 53 – 72.
- Ederly I, Rutila J, Rosbash M, 1994. Phase shifting of the circadian clock by induction of the *Drosophila* period protein. *Science*, 263: 237 – 240.
- Elens AA, Wattiaux JM, 1964. Direct observation of sexual isolation. *Drosophila Information Service*, 39: 118 – 119.
- Hall JC, 1994. The mating of a fly. *Science*, 264(5166): 1702 – 1714.
- Heisenberg M, 1972. Comparative behavioral studies on two visual mutants of *Drosophila*. *J. Comp. Physiol.*, 80: 119 – 136.
- Hodgetts R, 1972. Biochemical characterization of mutants affecting the metabolism of β -alanine in *Drosophila*. *J. Insect Physiol.*, 18: 937 – 947.
- Hotta Y, Benzer S, 1969. Abnormal electroretinograms in visual mutants of *Drosophila*. *Nature*, 222(5191): 354 – 356.
- Hovemann BT, Ryseck RP, Walldorf U, Stortkuhl KF, Dietzel ID, Dessen E, 1998. The *Drosophila* ebony gene is closely related to microbial peptide synthetases and shows specific cuticle and nervous system expression. *Gene*, 221: 1 – 9.
- Jacobson ME, Brubaker KK, 1963. Beta-alanine utilization of ebony and non-ebony *Drosophila melanogaster*. *Science*, 139: 1282 – 1283.
- Jin S, Zhang L, Zeng QT, Gui JF, 2005. Identification of mutational loci in the black strip mutant of *Drosophila melanogaster*. *Zoological Research*, 26: 492 – 498. [金珊, 张黎, 曾庆韬, 桂建芳, 2005. 黑腹果蝇黑条体突变体突变位点的鉴定. *动物学研究*, 26: 492 – 498]
- Kopp A, Duncan I, Godt D, Carroll SB, 2000. Genetic control and evolution of sexually dimorphic characters in *Drosophila*. *Nature*, 408(6812): 553 – 559.
- Kyriacou CP, 1981. The relationship between locomotor activity and sexual behaviour in ebony strains of *Drosophila melanogaster*. *Anim. Behav.*, 29: 462 – 471.
- Neckameyer W, O'Donnell J, Huang Z, Stark W, 2001. Dopamine and sensory tissue development in *Drosophila melanogaster*. *J. Neurobiol.*, 47(4): 280 – 294.
- Richardt A, Rybak J, Stortkuhl KF, Meinertzhagen IA, Hovemann BT, 2002. Ebony protein in the *Drosophila* nervous system: optic neuropile expression in glial cells. *J. Comp. Neurol.*, 452(1): 93 – 102.
- Silva GA, 2005. Small neuroscience: the nanostructure of the central nervous system and emerging nanotechnology applications. *Current Nanoscience*, 1: 225 – 236.
- Silva LB, Leite DF, Valente VLS, Rohde C, 2005. Mating activity of yellow and sepia *Drosophila willistoni* mutants. *Behavioural Processes*, 70: 149 – 155.
- Sisodia S, Singh BN, 2004. Size dependent sexual selection in *Drosophila ananassae*. *Genetica*, 121(2): 207 – 217.
- Sokolowski MB, 2001. *Drosophila*: genetics meets behaviour. *Nature Rev. Genet.*, 2(11): 879 – 890.
- Spieth HT, 1952. Mating behavior within the genus *Drosophila* (Diptera). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 99: 395 – 474.
- Wright TRF, 1987. The genetics of biogenic alanine metabolism, sclerotization, and melanization in *Drosophila melanogaster*. *Adv. Genetics*, 24: 127 – 222.
- Zhang SD, Odenwald WF, 1995. Misexpression of the white (*w*) gene triggers male-male courtship in *Drosophila*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92: 5525 – 5529.

(责任编辑: 袁德成)