

Л.А. КУЗЬМИНА, Н.Г. ЛОПАТИНА, В.В. ПОНОМАРЕНКО, Е. ВОЙКЕ

ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ ЭФФЕКТ МУТАЦИЙ *umber*, *brick* МЕДОНОСНОЙ ПЧЕЛЫ*(Представлено академиком В.Н. Черниговским 11 VI 1980)*

Выполняя программу исследований нейротропной роли дериватов кинурениновой ветви обмена триптофана и их влияния на поведение животных, мы используем мутации насекомых, последовательно блокирующие этапы метаболизма триптофана на пути его превращения в оммохромы (¹). В настоящей работе приводятся данные по изучению влияния мутаций *umber*, *brick* на пищедобывательное поведение и его сигнальное звено — танец медоносной пчелы. Этот признак был выбран в качестве основного поведенческого показателя в наших исследованиях в связи с тем, что интенсивность исполнения танца (его ритма) является тонким индикатором уровня возбуждения (²). Помимо ритма танца учитывали число посещений кормушки, необходимое для появления первых сигнальных движений, отношение танцующих особей к общему количеству пчел, не менее десяти раз получивших подкрепление сахарным сиропом, и ритм посещения места взятка. Методика описана (¹).

Мутация *umber* (*i^u*, розовые глаза) благодаря инактивации фермента кинуренин-3-гидроксилазы блокирует синтез 3-гидроксикинуренина (3-НОК), что вызывает накопление кинуренина в гемолимфе насекомого (15 мг/мл). Содержание триптофана у мутантов не отличается от нормы (³). Ранее нами показано, что мутация *umber* вызывает существенные сдвиги в функционировании нервной системы медоносной пчелы, свидетельствующие о стимулирующем эффекте эндогенного кинуренина (⁴). Инъекция кинуренина (*L-kyurenine sulfate*, K.K. Laboratories, Plainview, No. 4. Hollywood, Calif.) пчелам дикого типа (+/+) и мутантам *snow* (избыток триптофана в гемолимфе при полном отсутствии кинуренинов) вызывала сходные нейрологические эффекты и приводила к значительному увеличению скорости исполнения сигнальных движений (⁴). Изучение поведения мутантов *umber* должно было стать в связи с этим *experimentum crutis*.

У мутантов *brick* (*bk*, красные глаза) снижена активность феноксазиносинтазы, благодаря чему блокирован следующий этап метаболизма триптофана — превращение 3-НОК в оммохромы. В гемолимфе пчелы, несущей мутацию *brick*, обнаружен 3-НОК (10 мг/мл) и ксантуреновая кислота, что совершенно не свойственно для пчел дикого типа. Стимулирующий эффект 3-НОК, более выраженный, чем эффект кинуренина, хорошо известен для млекопитающих (⁵). Однако изучение нейрологического эффекта мутации *brick* не выявило подобного действия на функциональную активность нервной системы медоносной пчелы (⁶). Изучение поведения мутантов *brick*, следовательно, также представляло значительный интерес.

Поведение изучали у четырех групп пчел: гетерозигот (1) и гомозигот (2) по мутации *umber* и гетерозигот (3) и гомозигот (4) по мутации *brick*. В настоящей работе в силу ряда обстоятельств пчелы дикого типа, служившие генетическим фоном мутаций, не могли быть использованы. Хорошо понимая, какие ограничения на окончательные выводы накладывает отсутствие такой контрольной группы пчел, мы тем не менее сочли возможным проанализировать полученные данные, исходя из тех соображений, что попарно сравнение двух групп мутантов, генетический фон которых является идентичным, а сенсорный дефект (дефицит экранирующих пигментов в омматидиях) сходен, может дать довольно четкое представление о направленности эффекта мутации в зависимости от дозы гена (одного или двух мутантных аллелей), а также позволит отделить роль нарушений в зрительной системе в общем эффекте мутаций.

Таблица 1

Характеристики сигнального и пищедобывательного поведения пчел разных генотипов

№ п.п.	Генотип пчел	Число пчел	Ритм танца (число циклов/15 с)	Число подкреплений до появления первого танца	Отношение танцующих к общему количеству опытных пчел	Ритм посещения кормушки, мин
	Дикий тип (+/+)					
1	Краинки	160	9,8 ± 0,19	3,1 ± 0,20	81 ± 3,80	4,3 ± 0,22
2	Итальянки	100	9,0 ± 0,20	1,5 ± 0,11	100	4,0 ± 0,20
3	Серые горные кавказские	100	8,3 ± 0,17	—	—	—
4	Среднерусские	250	7,8 ± 0,09	—	—	—
5	i ^u /+	23	9,8 ± 0,08	3,5 ± 0,33	79	3,9 ± 0,11
6	i ^u /i ^u	23	10,4 ± 0,11 ^a	3,9 ± 0,51	75	4,0 ± 0,15
7	bk/+	20	8,6 ± 0,11	5,4 ± 0,97 ^a	59 ± 11,0 ^a	4,3 ± 0,21
8	bk/bk	20	7,3 ± 0,10 ^b	6,1 ± 0,35 ^a	43 ± 11,1 ^b	5,0 ± 0,12 ^a
	Краинки (+/+)					
9	после инъекции кинуренина (2 мл—10 мг)	16	11,1 ± 0,09	—	—	—

Примечание. Различия достоверны: а) $P < 0,05$; б) $P < 0,01$ (объяснение в тексте).

Полученные данные сведены в табл. 1.

Как можно видеть из таблицы, ритм танца особей, гомозиготных, по мутации *umberg*, достоверно выше величин, характеризующих скорость исполнения сигнальных движений пчелами, мутантными и дикого типа, принадлежащими к основным географическим расам. Лишь пчелы краинской расы, наиболее быстро танцующие в норме, после инъекции кинуренина имели ритм танца более высокий, чем гомозиготы по мутации *umberg*. Важной особенностью мутантов *umberg*, выделяющей их среди особей с иными нарушениями метаболизма триптофана, является более раннее созревание у них в онтогенезе пищедобывательной и сигнальной активности. У мутантов *umberg* пищедобывательный рефлекс и появление танца впервые можно зарегистрировать в 9—11-дневном возрасте, тогда как у мутантов *snow*, *brick* и *chartreuse-red* (избыток 3-НОК в глазах) — в 15—17-дневном.

Мутация *brick* в гомозиготном состоянии, напротив, снижает ритм танца до величин, более низких по сравнению с теми, которые характерны для скорости исполнения сигнальных движений всех групп пчел мутантных и дикого типа, в том числе и принадлежащих к среднерусской, самой медленнотанцующей расе. Мутация *brick* в гомозиготе подавляет проявление и других сторон сигнальной и пищедобывательной деятельности (снижает процент танцующих пчел, замедляет ритм посещения источника пищи и др.).

Суммируя полученные данные, можно, как нам представляется, сделать заключение о стимулирующем влиянии эндогенного кинуренина и об угнетающем действии 3-НОК на поведение медоносной пчелы, независимо от сенсорного дефекта.

Аналогичные по биохимическому проявлению мутации дрозофилы вызывают поведенческий эффект, несколько отличный от того, который мы наблюдали на медоносной пчеле. Так, среди мутантов с различными нарушениями метаболизма триптофана наиболее высокая двигательная активность по сравнению с диким типом на всех изученных стадиях онтогенеза (1—10 дней) наблюдается у мутантов *cardinal*, в гемолимфе которых повышено содержание 3-НОК аналогично

мутантам brick (+). Стимулирующее функциональную активность нервной системы влияние мутации cinnabar (избыток кинуренина) проявилось на поведенческом уровне лишь в повышении способности 3-дневных мух дрозофилы к обучению (⁸). Возможно, полученные различия в поведенческом эффекте аналогичных по биохимическому проявлению мутаций у двух видов насекомых объясняются особенностями их возрастной биохимии, обусловленными различиями в исходном уровне накопления метаболитов и в скорости их выведения из организма. Возможно также, что у разных видов насекомых по-разному оказываются затронутыми сопряженные с кинурениновым серотониновым и триптаминовым пути обмена триптофана, метаболиты которых, как известно, являются нейроактивными веществами.

Институт физиологии им. И.П. Павлова
Академии наук СССР, Ленинград

Польская сельскохозяйственная академия, Варшава

Поступило
23 VI 1980

ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Н.Г. Лопатина, В.Г. Маршин и др., Журн.высш.нервн.деят., т. 26, в. 4, 785 (1976).
² Н.Г. Лопатина, Сигнальная деятельность медоносной пчелы, Л., "Наука", 1971. ³ Y.H. Dustmann, J. Insect. Biochem., v. 5, № 4, 429 (1975). ⁴ Л.А. Кузьмина, Н.Г. Лопатина, В.В. Пономаренко, ДАН, т. 245, № 4, 964 (1979). ⁵ И.П. Лапин, Журн. Всесоюзн. хим. общ-ва им. Д.И. Менделеева, т. 21, № 2, 151 (1976). ⁶ Л.А. Кузьмина, Н.Г. Лопатина, В.В. Пономаренко, ДАН, т. 245, № 2, 468 (1979). ⁷ Г.П. Смирнова, Н.Г. Камышев, В.В. Пономаренко, ДАН, т. 246, № 2, 472 (1979). ⁸ Е.В. Савватеева, ДАН, т. 242, № 2, 446 (1978).

**ДОКЛАДЫ
АКАДЕМИИ НАУК СССР**

1981

ТОМ 256 № 2

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)