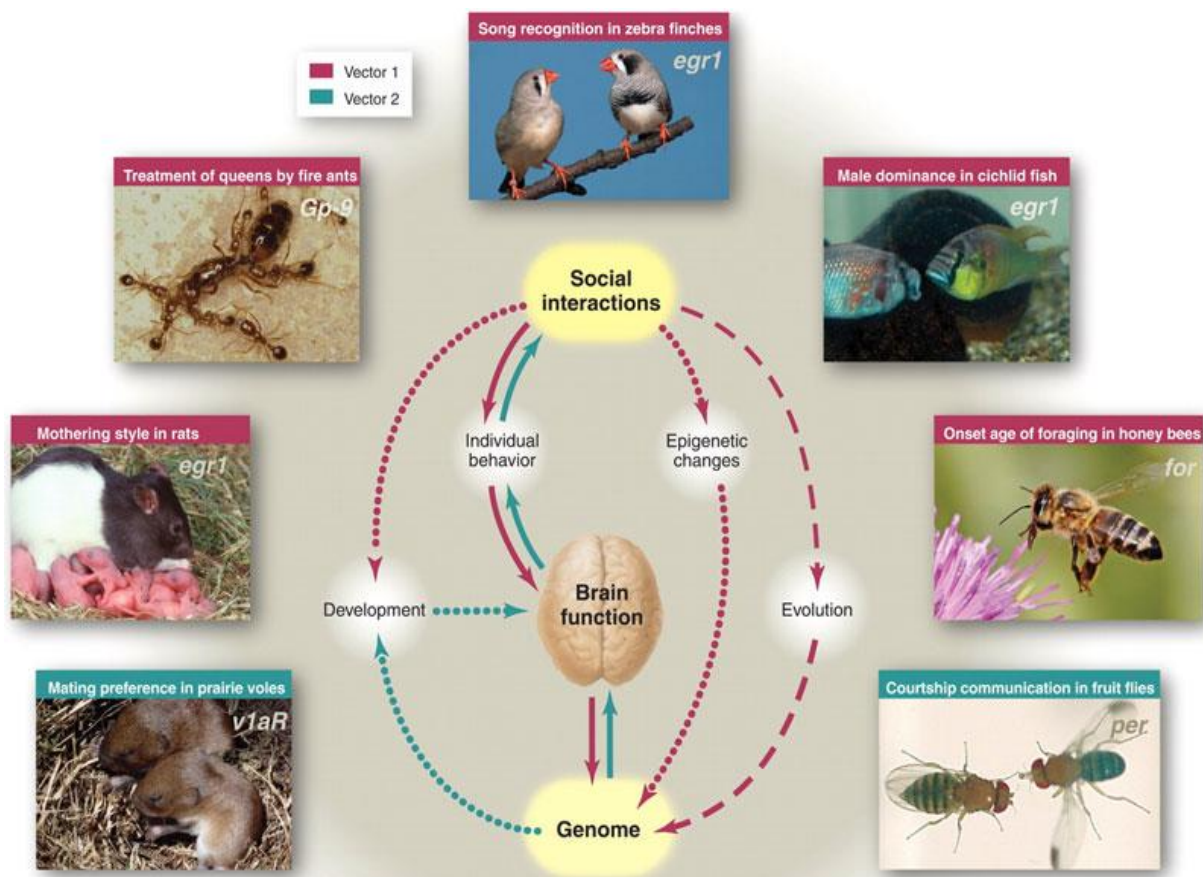


## Генетика та селекція поведінки тварин

### Методичні рекомендації

для виконання лабораторно-практичних робіт  
студентами денної форми навчання спеціальності 8.09010203 –  
«Розведення та селекція тварин»



УДК 636:575:591.5  
ББК 45.31+45.292  
Г 34

Друкується за рішенням науково-методичної комісії факультету ТВПШТСБ Миколаївського національного аграрного університету від 29.01.2015 р., протокол № 5.

Укладач:

О. І. Каратеєва – канд. с-г. наук, асистент кафедри генетики, годівлі тварин та біотехнології,  
Миколаївський національний аграрний університет.

Рецензенти :

Є. М. Агапова – д-р. с.-г. наук, професор, Заслужений діяч науки і техніки України, завідувач кафедри технології виробництва і переробки продукції тваринництва, Одеський державний аграрний університет.

В. А. Кириченко – канд. с.-г. наук, доцент, доцент кафедри зоогієни та ветеринарії,  
Миколаївський національний аграрний університет.

© Миколаївський національний аграрний університет, 2015

## ЗМІСТ

	стор.
Вступ.....	4
1. Класифікація основних форм поведінки.....	5
2. Вивчення ФКД та частоти поведінкових актів.....	8
3. Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки простих об'єктів.....	11
4. Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки деяких комах.....	18
5. Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки птахів.....	25
6. Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки собак.....	29
7. Генетика поведінки коней та великої рогатої худоби.....	33
8. Детермінація ознак поведінки з селекційними ознаками тварин.....	37
9. Відмінності в процесах навчання і пам'яті у зв'язку з генетичною мінливістю будови мозку.....	41
Література.....	44

## Вступ

**Генетика і селекція поведінки тварин** – розділ генетики, присвячений дослідженню закономірностей спадкової обумовленості функціональних проявів діяльності нервової системи. Вивчення «Генетики і селекції поведінки тварин» має істотне значення при дослідженні індивідуальних відмінностей вищої нервової діяльності та виявлення відносної ролі вроджених та індивідуально набутих особливостей поведінки, для пояснення ролі генетично обумовлених особливостей поведінки тварин у популяції, а також для створення експериментальних моделей нервових хвороб.

Метою курсу «Генетика і селекція поведінки тварин» є вивчення закономірностей спадкової обумовленості функціональних проявів діяльності нервової системи у поєднанні з селекцією, за допомогою яких вивчаються механізми успадкування форм поведінки.

Завданням курсу «Генетика і селекція поведінки тварин» є:

- з'ясування ролі генетичних факторів у визначенні особливостей поведінки;
- дослідження механізмів дії генів, що визначають формування нервової системи;
- вивчення механізмів реалізації дії мутантних генів, які зачіпають функцію ЦНС, які можуть слугувати моделями захворювань нервової системи тварини;
- вивчення генетико-популяційних механізмів формування поведінки і його змін у процесі мікроеволюції.

Практичні заняття містять 9 практичних робіт, загальною кількістю 18 годин.

## Практична робота № 1

**Тема:** Класифікація основних форм поведінки

**Мета:** Вивчити основні види, форми прояву та механізм поведінки тварин

Поведінка тварин нескінченно різноманітна за своїми формами, проявами та механізмами. В даний час накопичений великий матеріал, який характеризує поведінку як сукупність різних форм пристосувальної діяльності.

Існуючі у даний час системи класифікації поведінки різноманітні, оскільки число критеріїв, які можуть бути покладені в її основу, практично безмежне.

Класифікація *Д. Дьюсбері* підрозділяє поведінку на три основні групи – індивідуальну, репродуктивну і соціальну.

**Індивідуальна поведінка** включає різноманітні акти, спрямовані на виживання і життєзабезпечення окремої особини:

\* **Локомоція** – переміщення тварини у просторі, необхідні для виконання практично будь-яких пристосувальних функцій.

\* **Маніпуляційна активність** – сукупність дій особини з предметом, спрямована на його адекватне використання у пристосувальній діяльності. Складає необхідний компонент харчового, гніздобудівного, дослідницького, а також інших сфер поведінки тварини. Являє собою систему певним чином інтегрованих елементів різного ієрархічного рівня.

\* **Дослідницька активність** – комплекс реакцій, які знайомлять тварину з навколишнім середовищем або джерелом роздратування і створюють основу для «індивідуального програмування поведінки».

\* **Кормова поведінка** – складний, ієрархічно організований багаторівневий комплекс рухових актів, спрямованих на відшукування, захоплення їжі, утримання видобутку і подальше маніпулювання з нею. У кормовій поведінці дії з спадково зумовленою видоспецифічною програмою тісно переплетені з діями, придбаними у результаті індивідуального пристосування до середовища.

\* **Поведінка терморегуляції** – спрямована на пошук оптимального температурного режиму, яке забезпечує процеси терморегуляції.

\* **Захисна поведінка** – пов'язана з пошуками притулку, униканням небезпек, охороною дитинчат.

\* **Гігієнічна поведінка** – направлена на підтримання чистоти тіла, а також здійснення урінації і дефекації.

**Репродуктивна поведінка** пов'язана з утворенням шлюбних пар, виведенням потомства і його вихованням.

**Соціальна поведінка** включає всі типи взаємодій тварин у співтоваристві, діапазон яких дуже широкий. Одні тварини ведуть виключно одиночний спосіб життя, більшість інших утворює різноманітні за чисельністю і рівнем складності спільноти. Багато видів протягом року переходять від одиночного до суспільного способу життя. Такі переходи характерні для багатьох видів птахів, деяких гризунів і хижих ссавців (вовки).

Прояв всіх форм поведінки перебуває під впливом добових, сезонних та інших біологічних ритмів.

Класифікація поведінки *Р. Хайнда*.

\* **За функціями** – угруповання різних форм поведінки залежно від тієї ролі, яку вони відіграють у житті тварини. Цей спосіб дозволяє виділити такі категорії, як загроза, залицання, добування їжі.

\* **За походженням у філогенезі** – в її основі лежить ретельне порівняльне вивчення поведінки видів з різним ступенем споріднення.

\* **За способом формування в онтогенезі** – враховує особливості прояву даного поведінкового акту у процесі індивідуального розвитку. Відповідно до цієї класифікації поведінку традиційно поділяють на вроджену (інстинктивну) і придбану у результаті навчання. Вроджена поведінка забезпечує пристосування особини до умов середовища, зазвичай характерним для виду в цілому. Придбана поведінка – спосіб індивідуального пристосування особини до мінливих умов середовища.

Класифікація форм поведінки, за *Л. В. Крушинським*, яка поєднує у собі два критерії:

- 1) спосіб формування в онтогенезі,
- 2) принципові нейробіологічні механізми, що лежать в основі здійснення даного поведінкового акту.

\* Поведінка, яка будується на *спадково зумовленій програмі* і не вимагає для свого розвитку *спеціального навчання* або тренування. В цілому відповідає вродженим, або інстинктивним, діям.

\* Поведінка, яка формується *поступово*, у міру накопичення *індивідуального досвіду*. Це різні форми звикання і навчання.

\* Поведінка у новій для тварини ситуації, на основі *екстреного прийняття* ним рішення, без попереднього навчання і за відсутності відповідної *спадкової програми*. До цієї категорії відноситься елементарна розумова діяльність (мислення) тварин.

### **Завдання:**

1. *Випишіть і вивчіть усі виділені терміни.*
2. *Охарактеризуйте класифікацію поведінки за Д. Дьюсбері.*
3. *Охарактеризуйте класифікацію поведінки за Р. Хайндном.*
4. *Охарактеризуйте класифікацію поведінки за Л. В. Крушинським.*

### **Питання для самоперевірки:**

1. Що входить до індивідуальної поведінки згідно класифікації Д. Дьюсбері?
2. Що включає в себе соціальна поведінка тварин?
3. Яка буває поведінка за способом формування в онтогенезі?
4. Які критерії поєднує класифікація поведінки за Л.В. Крушинським?

## Практична робота № 2

**Тема:** Вивчення фіксованих комплексів дій та частоти поведінкових актів

**Мета:** Вивчити фіксовані і не фіксовані елементи поведінки та фактори впливу на них

Для успішного проведення експериментів з генетики поведінки необхідно підібрати відповідну ознаку – «одиницю поведінки». В якості таких «одиниць» генетика поведінки запозичила з етології комплекси фіксованих дій (КФД), які представляють собою складні стереотипні рухи, що утворюють високоорганізовану послідовність.

У російськомовній літературі також можна зустріти як комплекси фіксованих дій (КФД) так і фіксовані комплекси дій (ФКД).

Частота виконання поведінкових актів (велика частина з яких – типові **ФКД** – *фіксовані комплекси дій*), а також пороги їх провокації в тих чи інших умовах характеризуються високим рівнем фенотипової та генотипової мінливості поведінки.

Серед прикладів КФД можна відзначити, наприклад, гніздобудівну поведінку у різних видів папуг-нерозлучників, материнську поведінку (підтаскування дитинчат до гнізда) у мишей відселекційованих ліній та інші поведінкові ознаки (рис. 1, 2).



Рис. 1. Приклади «одиниць поведінки» – комплексів фіксованих дій. Бджола, яка будує стільники.



Рис. 2. Приклади «одиниць поведінки» – комплексів фіксованих дій. Випрошування корму зозулемям.

Розглянемо більш детально положення мінливості ФКД, що входять до репертуару поведінки залицяння самця дрозофіли (рис. 3).



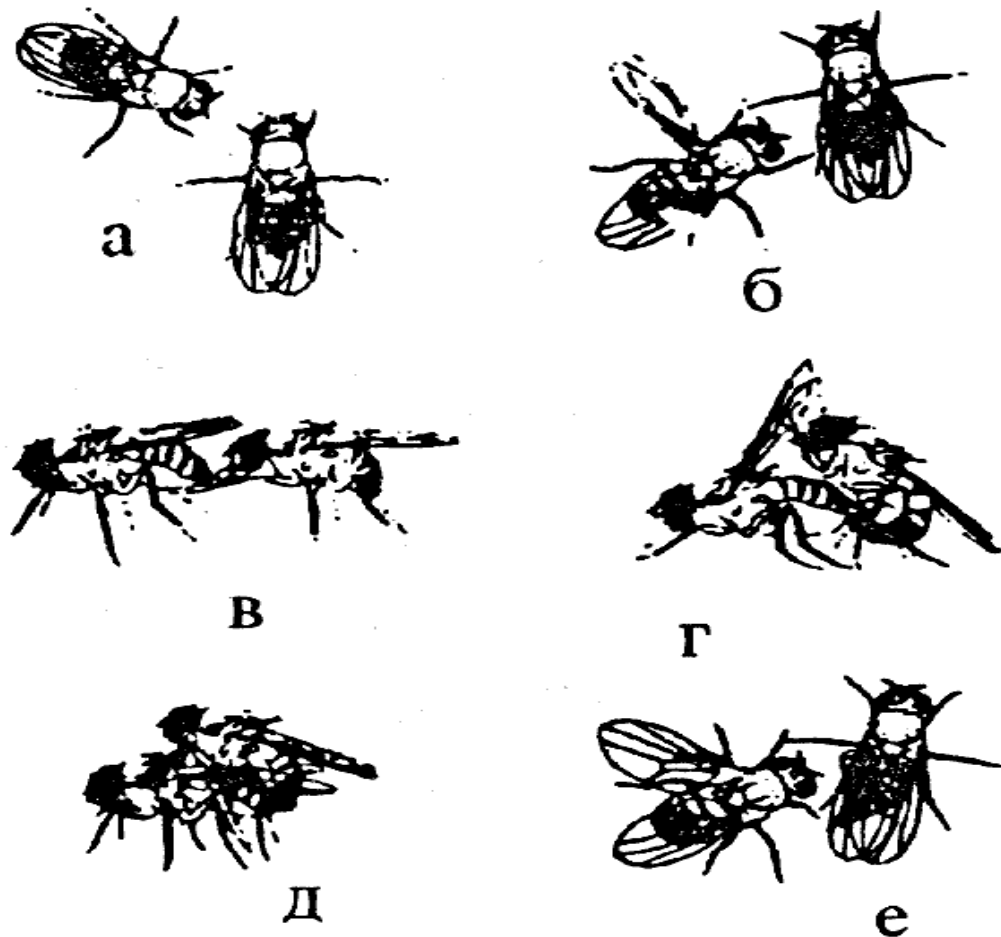


Рис. 3. Схематичне зображення ритуалу залицяння у дрозофіли

На малюнку зображені стадії ритуалу залицяння у дрозофіли де з чорним кінчиком черевця – самець:

а – орієнтація;

б – відставлення крила та вібрація;

в – «облизування» статевих органів;

г – «захват» самки;

д – копуляція;

е – несприйнятлива самка відштовхує самця (відтягує яйцекладку, повертаючи кінець черевця вбік).

Всі стадії виявляють міжвидову і внутрішньовидову мінливість за тривалістю, а стадія вібрації характеризується і видоспецифічністю «малюнком» шлюбної пісні.

Конкретною причиною, чому не всі ФКД реалізуються у репертуарі поведінки певного виду, можуть бути відмінності у фізіологічних порогах їх активації.

На що вказують і дослідження присвячені поведінці джмелів при відшукуванні своїх гнізд. Зміна розташування гнізд викликає у джмелів стан підвищеного збудження і стресу. Їх поведінка включає стереотипні елементи, властиві іншим видам джмелів того ж роду. Така потенційна готовність до виконання ФКД (у нормі не характерних для виду), дозволяє припустити, що кожен вид спочатку володіє всім родовим репертуаром поведінкових актів, але у звичайних ситуаціях реалізує тільки певну його частину. Екстремні ситуації, що призводять до високого рівня активації ЦНС, можуть виявити і інші елементи родового стереотипу.

Подібний феномен описаний і в шлюбній поведінці міжвидових гібридів рибок-мечоносців. Самці-гібриди першого покоління від схрещування *Xiphophorus helleri* і *X.montezumae cortezi* у стані високого статевого збудження демонструють послідовність дій, характерних для самців *X.helleri*, а при меншому рівні збудження їх поведінка схожа на *X.montezumae*.

Таким чином, мінливість порогів прояву видоспецифічних рухів може залежати від рівня збудливості окремих структур мозку або його окремих медіаторних систем.

### **Завдання:**

1. *Випишіть і вивчіть усі виділені терміни.*
2. *Замалюйте стадії ритуалу залицяння у дрозоділи*
3. *Наведіть приклади інших не фіксованих комплексів дій поведінки*

### **Питання для самоперевірки:**

1. Як Ви розумієте поняття фіксовані комплекси дії поведінки?
2. Чим викликана мінливість ФКД?
3. Чому не всі ФКД реалізуються у репертуарі поведінки?

### Практична робота № 3

**Тема:** Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки простих об'єктів

**Мета:** Вивчити генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки простих об'єктів на прикладі інфузорій, шлункової палички та нематоди

Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки, а також генетичний контроль пластичності поведінки у відносно простих об'єктів робить більш зрозумілою роль генотипу у формуванні поведінки комах.

**Поведінковий репертуар інфузорій.** Поведінка простіших особливо детально вивчена на прикладі інфузорій, локомоторні реакції яких знаходяться під контролем поверхневої мембрани (рис. 4).



Рис. 4. Інфузорія роду *Paramecium aurelia*.

Репертуар поведінки інфузорій полягає у тому, що при дії хімічного або фізичного стимулу вони демонструють зміну напрямку биття війок. Доведено, що подібні локомоторні реакції знаходяться під контролем поверхневої мембрани. Напрямок та частота биття війок корелюють із зсувом електричного потенціалу мембрани, який обумовлений змінами потенціалзалежної провідності кальцію. Зміна напрямку руху війок викликає зміну напрямку переміщення парамеції.

Встановлено, що більшість мутацій, які зачіпають поведінку, локалізовані у незчеплених локусах і успадковуються згідно законів Г. Менделя. Генетичні порушення – мутації – виявляються саме у характері рухів цих тварин (рис. 5).

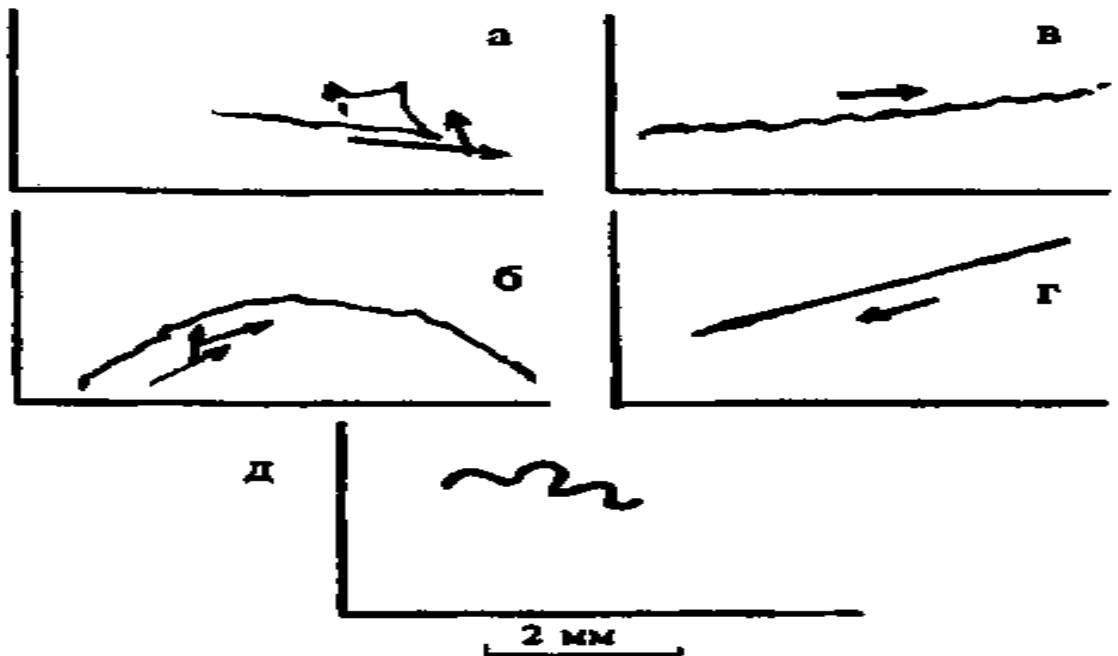


Рис. 5. Рух інфузорії *Paramecium*: пройдений шлях зайняв приблизно 9 сек.  
 а – інфузорія «дикого типу»: видно спонтанні реакції уникнення у вигляді зламів траєкторії; б – мутація *fast-1*, в – мутація *pawn* – пішак; г – *paranoiac*, д – *sluggish* – мляві тварини

При рецесивній мутації *fast-2* інфузорія дуже швидко переміщується, здійснюючи при цьому велику кількість поворотів. Група мутацій *pawn* (3 локусу, 62 мутації) характеризується повною відсутністю реакції уникнення, і клітина може рухатися тільки вперед (як пішак у шахах). При *paranoiac* аномально посилені реакції уникнення.

Аналіз фізіологічних процесів показав, що ці мутації порушують нормальну функцію мембрани і майже не впливають на війки. Існують дані про аномальні електрофізіологічні реакції, які відповідають за порушення різних типів.

**Поведінковий репертуар шлункової палички.** *Escherichia coli* має близько 20 різних типів рецепторів. Клітина кишкової палички

містить близько 25 тис. рецепторних молекул. Завдяки цим рецепторам бактерії мають хемотаксис.

**Хемотаксис** – це властивість організмів переміщуватися до певних хімічних речовин (атрактанти) і віддалятися від інших (репеленти). Рухливих бактерій приваблює безліч хімічних речовин. Хемотрецептори чутливі до специфічних хімічних речовинах, що не виробляються організмом бактерії.

Отримано десятки мутантних клонів *Escherichia coli* (рис. 6), у яких відсутній позитивний хемотаксис до багатьох речовин (наприклад, цукрам, амінокислотам і кисню).



Рис. 6. *Escherichia coli* з відсутністю хемотаксису

На генетичній карті *E. coli* були локалізовані гени рухливості і хемотаксису, що включають такі локуси:

- *curly* (він пов'язаний з пошкодженням білка джгутиків і із зміною їх рухів, так що можливі тільки обертальні рухи);
- *motile* (джгутики нормальні на вигляд, але не можуть рухатися);
- *flagella* (відсутність джгутиків, нерухомість);
- *chemotaxis* (хемотаксис відсутній при збереженні рухливості; локус включає три гена).

У *E. coli* хемотаксис можна прослідкувати, якщо вставити капілярну трубу, заповнену аттрактантом, або репелентом, у

пробірку, що містить бактеріальні клітини у рідкому агаризованому середовищі (рис. 7).



*Рис.7. Хемотаксис у E. coli у рідкому агаризованому середовищі у присутності хімічних сполук нейтральної дії (А), атрактивної дії (Б) і репелентної дії (В).*

Крім хемотаксису бактерії можуть проявляти і інші поведінкові реакції:

- *фототаксис*, характерний для бактерій, що використовують світло як джерело енергії;
- *віскозитаксис*, при якому бактерії прагнуть у середовище з більшою в'язкістю (характерний для деяких патогенних бактерій);
- *термотаксис* – рух у бік підвищення або зниження температури;
- *магнетотаксис* – здатність деяких бактерій плисти вздовж ліній магнітного поля.

**Поведінковий репертуар нематоди.** Вільно живуча ґрунтова нематода *Caenorhabditis elegans* була обрана в якості об'єкта дослідження С. Бреннером на початку 70-х років. Довжина цього хробака становить близько 1 мм, його репродуктивний цикл триває 3,5 доби. *C.elegans* – гермафродит, розмножується самозаплідненням, відкладає до 300 яєць (рис.8) .



Рис. 8. Нематода роду *Caenorhabditis elegans*

Іноді серед нащадків з'являються особини тільки з чоловічими статевими органами, які спаровуються з гермафродитами. Цей тип розмноження дає додаткові можливості для генетичних досліджень. У цього виду в гаплоїдному наборі 5 аутосом і Х-хромосома. Побудована майже повна карта геному *C.elegans*.

Характер розташування борозенок відображає особливості поведінки:

- орієнтацію – рух вздовж градієнта концентрації, включаючи «бічний» рух голови хробака;
- скупчення – постійне скупчення великої кількості нематод у будь-якій особливій точці градієнта;
- звикання – спостереження після того, як контейнер і його вміст робляться звичними для особини.

Аналіз різних мутантів, що характеризуються дефектами кутикули, дозволив прийти до висновку, що орієнтування у хімічному градієнті обумовлюється сенсорними органами, розташованими на голові тварини. Мутантні черви зі здуттям у дистальній частині хвоста орієнтуються нормально, в той час як наявність такого здуття на голові робить орієнтацію неможливою.

Тривалість життя *C.elegans* – 18-21 день. Мутація *age-1*, при якій тривалість життя збільшується до 34 днів.

Також існують мутації, що впливають на тривалість життя, та пов'язані з особливостями життєвого циклу цієї нематоди. По закінченню ембріогенезу з яйця виходить личинка першої стадії ( $L_1$ ),

яка потім проходить фази  $L_2$ ,  $L_3$  і  $L_4$ , після чого особина стає статевозрілою. Однак у життєвий цикл *Caenorhabditis elegans* може включатися ще одна, специфічна стадія – стадія сплячої личинки – стадія  $d$ . У такому стані тварина успішно переживає несприятливі умови середовища, наприклад, перенаселення або нестача їжі. Стадія  $d$  може наступити у період після стадії  $L_2$  замість  $L_3$ . При відновленні придатних для життя зовнішніх умов із стадії  $d$  хробак переходить у стадію  $L_4$  (рис. 9).

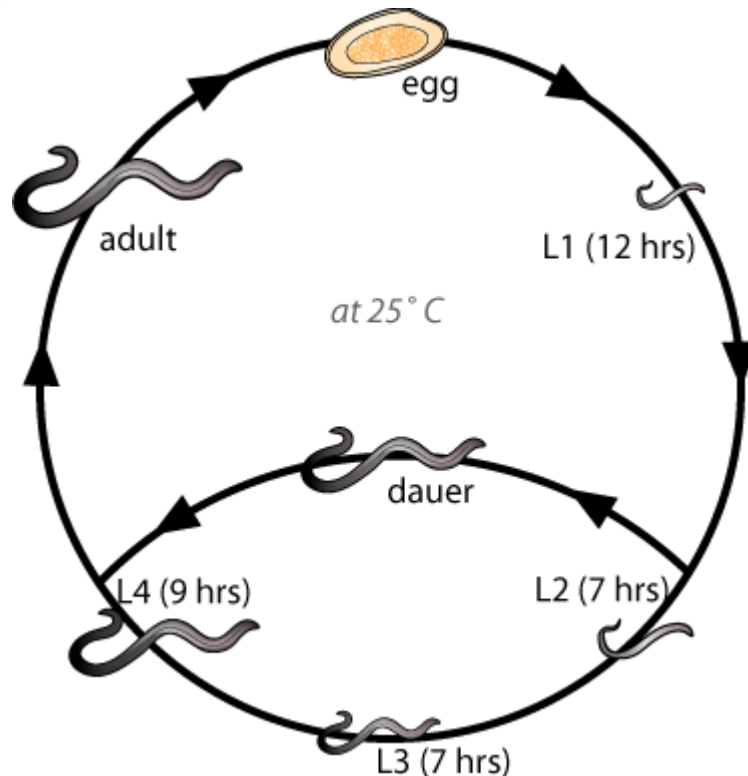


Рис. 9. Життєвий цикл *Caenorhabditis elegans*

Вважається, що на стадії  $d$  у тварини відбувається своєрідне вимикання процесів старіння, оскільки подібні сплячі личинки можуть залишатися життєздатними на строк до 1 року.

Виявлено сімейство генів *daf*, що беруть участь у формуванні стадії сплячої личинки. Маніпулюючи умовами вирощування личинок з мутацією гена *daf-2*, можна отримати особин, які майже настільки ж життєздатні, як і особини дикого типу, але тривалість їх життя значно збільшена – до 43 днів.

#### Завдання:

1. *Випишіть і вивчіть усі виділені курсивом терміни.*
2. *Замалуйте схему руху інфузорій.*



3. Замалюйте схему хемотаксису шлункової палички.
4. Замалюйте схему життєвого циклу нематоди.

### **Питання для самоперевірки:**

1. Охарактеризуйте поведінковий репертуар інфузорій.
2. Як впливають мутації на поведінку інфузорій?
3. Охарактеризуйте поведінковий репертуар шлункової палички.
4. Що таке хемотаксис?
5. Які поведінкові реакції характерні *E. Coli* крім хемотаксису?
6. Охарактеризуйте поведінковий репертуар нематоди.
7. Які мутації характерні для нематод та які зміни вони викликають?

## Практична робота № 4

**Тема:** Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки деяких комах

**Мета:** Вивчити поведінковий репертуар та генетичний контроль розвитку нервової системи бджіл, дрозофіли та соціальних комах

Спадково фіксовані або інстинктивні реакції комах – окремі рухові акти, є фенотипами для генетичного аналізу. Вчені досліджують як ефект окремих мутацій, так і результат селекції на виконання цих реакцій. Ознаки, що знаходяться під контролем поодиноких генів, вивчені краще за інших, оскільки їх найпростіше спостерігати.

Це відноситься до будь-яких ознак, будь то морфологічні, фізіологічні або поведінкові властивості організму. До таких генів відносяться, перш за все, гени, що змінюють і зовнішній вигляд комах і одночасно їх поведінку, тобто, гени, що мають плейотропну дію.

Класичним прикладом поведінки, що визначається поодинокими генами, є **гігієнічна поведінка бджіл**.

Підтримка гігієнічних умов у вулику вимагає відкриття стільників, у яких знаходяться уражені хворобою личинки, і негайного їх вилучення. В іншому випадку трупи личинок уражені спорами збудника хвороби залишаються у вулику і служать постійним джерелом поширення інфекції (рис. 10).



Рис. 10. Стільники, уражені американською бджолою гнильцюю

Гігієнічна (або не гігієнічна) поведінка бджіл визначається генами, розташованими у двох незалежних локусах. Один з генів відповідальний за поведінку, пов'язану з відкриттям стільникових осередків, інший – за поведінку, пов'язану з видаленням їх вмісту. Якщо позначити буквою *u* рецесивний ген який відповідає за відкриття осередків, а буквою *r* – рецесивний ген, відповідальний за вилучення їх вмісту, то генотип бджіл у гігієнічному вулику має вигляд *uurr*, а генотипи бджіл, які не виконують гігієнічних дій – *UURR*, *UuRr*, *UURr*, *UuRR* (рис. 11).

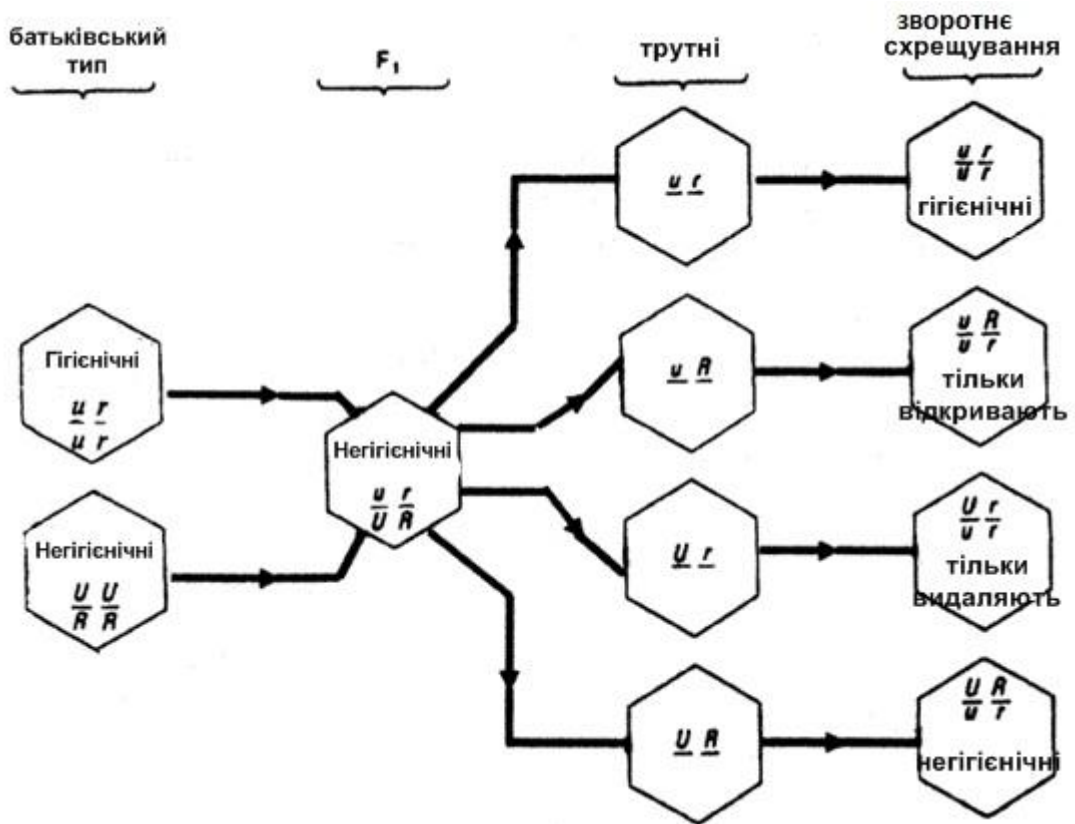


Рис. 11. Схема успадкування ознаки «Гігієнічна поведінка» у медової бджоли

Рухи бджіл, які вони здійснюють при відкритті осередків і викиданні заражених личинок, відносяться до категорії ФКД і володіють усіма характерними для них ознаками.

Дані рухи виконуються комахами у повній формі без попереднього досвіду і практично невідомо не видозмінюються при «тренуванні». Більш того, ці рухи неспецифічні і характерні для виду у цілому, а не тільки для будь-яких порід бджіл. Всі бджоли виконують ці рухи, однак у порід, схильних до захворювання, частота цих ФКД надзвичайно низька. Тому їх поведінка не може грати своєї

адаптивної ролі: заражені личинки не видаляються, і інфекція поширюється.

Таким чином, генотип бджіл, які повністю проявляють гігієнічну поведінку, тобто розкривають стільники з хворими личинками і викидають їх з вулика – *uurr*. Генотипи бджіл, зовсім що не проявляють цих форм поведінки – *UURR*, та інші генотипи, що містять обидва домінуючих гена. Генотипи бджіл відкривають уражені стільники з хворими личинками, але не викидають їх – *uuRR*, *uuRr*. Генотип бджіл не здатних розкривати стільники з хворими личинками, але викидають ці личинки, після того як людина розкриє такі стільники – *UUrr*, *Uurr*.

Було виявлено ряд генів, рівень експресії яких змінюється у робочих бджіл залежно від роду їх занять. Особливо цікавий серед них ген *vitellogenin*. Цей ген у комах – як соціальних, так і поодиноких – тісно пов'язаний з жіночою репродуктивною функцією: кодований ним білок вітеллогенін необхідний для формування яєць у яєчниках самок. Однак у робочих бджіл, які ніяких яєць не відкладають, цей ген теж активний. Більш того, його активність у робочих бджіл знижується з віком. Вітеллогенін слугує своєрідним поведінковим «перемикачем»: зниження його концентрації змушує бджолу у певний момент її життя залишити домашні клопоти і переключитися на збір нектару за межами гнізда.

Робочі бджоли з відключеним геном *vitellogenin* відрізняються від звичайних за трьома показниками:

- По-перше, вони значно раніше переходять від домашніх робіт до збору їжі.
- По-друге, тривалість їх життя помітно скорочується.
- По-третє, вони спеціалізуються переважно на зборі нектару, а не пилку.

Таким чином, один і той же ген, спочатку пов'язаний з жіночою репродуктивною функцією, став виконувати у медової бджоли цілий ряд нових функцій, пов'язаних з регуляцією поділу праці та суспільного устрою.

**Поведінковий репертуар дрозоділи.** Проявляється вплив окремих генів на інші аспекти поведінки комах. Мутантні гени *cinnabar* і *vermilion* не тільки змінюють колір очей *Drosophila melanogaster*, але впливають також на швидкість спарювання. В експериментах самці *vermilion* спаровувалися менш успішно, ніж самці *cinnabar*.

Мутація *yellow* змінює не тільки колір тіла, але і шлюбну поведінку самців. Гомозиготи *D. melanogaster* за генами *v/bw* (*vermilion/brown*) мають світло-вишневі очі і зчеплену з цією ознакою помітно знижену гостроту зору, що проявляється у слабкій руховій активності у відповідь на світлові подразники. У популяції, яка містить мух дикого типу та мух з геном *Bar*, самці *Bar* поступаються самцям дикого типу в успіху при спарюванні. Є й інші форми поведінки *D. melanogaster*, контрольовані поодинокими генами. Це мутації які зачіпають реакцію на стресовий вплив, нейром'язову поведінку, локомоцію та зір і циркадні ритми.

Проте, існують і певні **аутосомні чинники**, які беруть участь у контролі зазначених ознак. Самок *D. virilis* схрещують з самцями деяких видів групи *virilis* для вивчення взаємодії X-зчеплених і аутосомних генів, що впливають на видові відмінності «пісні». Так, X-хромосомні (материнські) чинники *D. virilis* перешкоджають змінам тривалості звукового пульсу, не дивлячись на гетероспецифічність аутосомних генів «пісні».

**Плейотропний ефект** проявляється двояко. З одного боку, ослаблені у цілому генетичні варіанти (особини) характеризуються зміненою репродуктивною поведінкою, оскільки моторні реакції, необхідні для реалізації програми статевої поведінки чутливі до загальних метаболічних порушень. З іншого боку, є мутації, які зазвичай ізолюються за критеріями і не мають відношення до статевої поведінки. А особини-носії таких мутацій демонструють аномальну репродуктивну поведінку. З цієї точки зору практично кожна мутація з явно вираженою фенотиповою аномалією за умови належного вивчення може бути віднесена до групи мутацій які впливають на статеву поведінку.

Так, наприклад, самці мутантні за кольором тіла (*yellow* і *ebony*) не здатні правильно виконувати ритуал залицяння. Дефекти пігментації супроводжуються нейрологічними порушеннями, які й призводять до змін поведінки. Аномалії статевої поведінки відмічаються і у «локомоторних» мутантів. Багато з цих мутантів визначаються як «повільні» (*hypoactive*). Отже, не дивно, що інтенсивність залицяння у них є нижчою норми. Це справедливо також і для *inactive* (*iav*) мутантів.

Ймовірною причиною аномалій поведінки особин з мутацією *iav* є нейротрансмітерні порушення.

Також плейотропний ефект спостерігається при іншій транспозон-асоційованій мутації, яка призводить до змін репродуктивної поведінки виключно самок – *spinster*. Самки *Drosophila* з такою мутацією характеризуються зниженою статевою рецесивністю і виявляють яскраво виражену «поведінку відмови».

Серед мутацій, що впливають на статево поведінку *D. melanogaster*, виявлені і такі, які викликають конкретні морфологічні дефекти. Такі фенотипові аномалії відповідають певним критеріям:

- вони не є глобальними, тобто більш специфічні;
- за своїми характеристиками вони найчастіше бі-або три-модальні;
- як правило, вони стосуються генетичних локусів, не здатних мутувати у летальні форми.

Виявлено і мутації, що безпосередньо впливають на характеристику «пісні» самців *D. melanogaster*. Серед них *cacophony*, *dissonance* і *croaker*. Так, характерною рисою «пісні» мутантних самців *cacophony* (*cac*) є поліциклічність пульсів, тоді як інтервали між такими поліциклічними пульсами виявляються значно довшими, порівняно, з мухами дикого типу. Кожен з модифікованих циклів містить два і більше нормальних цикли.

Якщо у мутантів *cac* видалити крила і провести порівняльні тести з мухами дикого типу. То процес ініціації спаровування у мутантів *cac* довше порівняно з безкрилими особинами дикого типу. Такий результат свідчить про плейотропну дію згаданої мутації.

Мутації затримки ініціації спаровування і дефекту «пісні» генетично розділені. Мутації у локусі *sac* пов'язані також з аномаліями функціонування зорової системи, адже дана мутація алельна мутаціям *night-blind-A (nbA)* і *l (1) L<sub>13</sub>*; остання – летальна.

Ці генетичні варіанти являють собою складну модель комплементарної взаємодії генів.

Більшість досліджених мутацій впливають на репродуктивну поведінку самців. Описано лише декілька генів, які безпосередньо впливають на статеву пасивність самок:

- *dissatisfaction (dsf)* – локалізована у хромосомі 1, мутантні самки не здатні сприймати залицяння самців, і не вступають у копуляцію, а також не здатні відкласти життєздатні яйця;

- *disconnected (disco)* – локалізована у хромосомі 3, мутанти мають дефект оптичної частки мозку, у мутантних самок спостерігаються порушення циркадних ритмів статевої активності;

- *icebox (ibx)* – локалізована у хромосомі 1, у мутантних самок знижена статеву активність, і деякі інші.

**Поведінковий репертуар соціальних комах.** Найбільш складною поведінкою серед комах володіють соціальні комахи – перетинчастокрилі (*Hymenoptera*) і терміти (*Isoptera*). Два аспекти соціального життя – розподіл праці між членами колонії і контакти між ними – стали можливими завдяки найвищому розвитку у цих комах. Порівняно, з іншими інстинктивними формами поведінки і їх здатності до утворення умовних зв'язків.

Головний принцип організації сім'ї-колонії у бджіл, джмелів, мурашок або термітів – це наявність робочих особин, які самі не розмножуються, але проявляють справді батьківську турботу за потомством «цариці». Багато фахівців припускають, що така поведінка могла з'явитися через десинхронізацію роботи генів, відповідальних за розмноження і турботу про потомство. У результаті «батьківські інстинкти» у робітників стали включатися до того, як вони самі набували здатність до розмноження.

Альтруїстична поведінка у бджіл і ос є не добровільною, а вимушеною. Робочі особини утримуються від відкладання власних

яєць не тому, що їм вигідніше дбати про потомство цариці, ніж про своє власне, а тому, що їх яйця знищуються товаришами по гнізду.

Через це складається парадоксальна ситуація: сестри виявляються більш близькими родичками, ніж мати і дочка. У більшості тварин ступінь споріднення між сестрами і між матерями і дочками однакова (50% загальних генів). У перетинчастокрилих рідні сестри мають 75% загальних генів, оскільки кожна з них отримує від батька-трутня не половину його хромосом, а весь геном повністю. Мати і дочка у перетинчастокрилих мають, як і в інших тварин, лише 50% загальних генів. Виходить, що для ефективної передачі своїх генів наступним поколінням перетинчастокрилим вигідніше дбати про сестер, ніж про дочок. Ця обставина вважається головною причиною того, що саме у ряді перетинчастокрилих (а не у жуків, мух або метеликів) розвинулася соціальність, нерозривно пов'язана з відмовою від розмноження більшості особин.

Таким чином, генетичні особливості механізму успадкування статі у перетинчастокрилих відіграють важливу роль у формуванні альтруїстичної поведінки і соціальності.

#### **Завдання:**

- 1. Випишіть і вивчіть усі виділені курсивом терміни.*
- 2. Замалюйте схему успадкування ознак «Гігієнічної поведінки» у медової бджоли.*
- 3. Випишіть та вивчіть приклади плейотропного ефекту впливу на поведінку.*

#### **Питання для самоперевірки:**

1. Які гени відповідають за гігієнічну поведінку бджіл?
2. Який ген пов'язаний з жіночою репродуктивною функцією комах?
3. Охарактеризуйте поведінковий репертуар дрозофіли.
4. Що таке плейотропний ефект?
5. Охарактеризуйте поведінковий репертуар соціальних комах.



## Практична робота № 5

**Тема:** Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки птахів

**Мета:** Розглянути та вивчити розвиток нервової системи та поведінку птахів

Поведінка птахів багато у чому залежить від генів, хоча генотип визначає не поведінку як таку, а скоріше загальні принципи будови нейронних контурів, що відповідають за обробку інформації, яка надходить і прийняття рішень. Але все-таки є ситуації, коли можна вивчати і окремі гени, що впливають на поведінку.

Наприклад, коли самець зебрової амадини (*Taeniopygia guttata*) – птахи з сімейства ткачикових – чує пісню іншого самця, у нього у певній частині слухової ділянки переднього мозку починає експресуватися ген *egr1* (рис. 12).



Рис. 12. Зеброва амадина *Taeniopygia guttata*

Цього не відбувається, коли птах чує окремі тони, білий шум або будь-які інші звуки – це специфічна молекулярна відповідь на соціально-значиму інформацію. Пісні незнайомих самців викликають більш сильну молекулярно-генетичну відповідь, ніж щебет старих знайомих. Крім того, якщо самець бачить інших птахів свого виду (не співаючих), активація гена *egr1* у відповідь на звук чужої пісні виявляється більш вираженою, ніж коли він сидить на самоті. Виходить, що один тип соціально-значущої інформації (присутність родичів) моделює реакцію на інший її тип (звук чужої пісні).

Ще один приклад на домашніх і диких курях, були виявлені гени які піддалися селективному відбору у процесі одомашнення цих

птахів. Найбільш цікавим є селекційний відбір гена *TSHR*, що кодує білок-рецептор, який відіграє ключову роль у визначенні часу, відповідального за репродукцію відносно до змін світлового дня. Це час дуже жорстко контролюється у більшості диких тварин, проте у домашніх курей-несучок, здатних до відтворення протягом усього року, цей ген працює інакше.

### **Еволюційна модифікація поведінки птахів.**

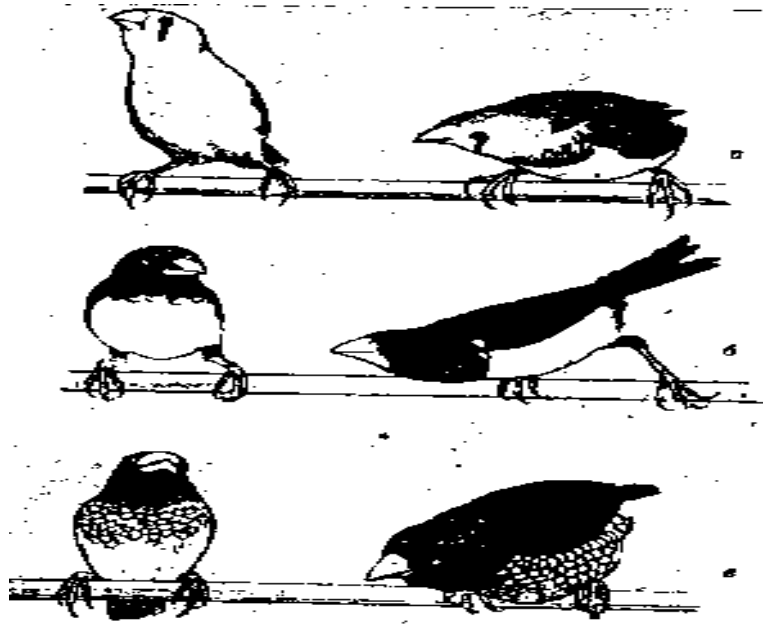
Особливо цікаво у еволюційному відношенні так звана «*ритуальна*» поведінка птахів. *Ритуальними* зазвичай називають ті реакції, які несуть функцію соціальних сигналів, тобто слугують при спілкуванні, з іншими особинами проявом загрози або залицяння.

*Ритуальна поведінка* виникла на базі наявних спадково фіксованих реакцій у поведінковому репертуарі тварин і за своїм фізіологічним механізмом являє собою так звану «*зміщену активність*», яка часто спостерігається у конфліктних ситуаціях. Наприклад, при агресивній або статевій поведінці багато птахів починають з гарячковою торопленістю чистити дзьоб або оперення, пити, годуватися і таке інше, поводяться неадекватно даній ситуації.

«*Зміщена активність*», як правило, проявляється тоді, коли виражені з однаковою силою тенденції до двох протилежних реакцій: наприклад, у разі агресивної або статевої поведінки – тенденція уникати і наближатися до партнера. Вони взаємно погашають один одного, тому знімається їх гальмівний вплив на інші типи активності, що не відповідає даній ситуації.

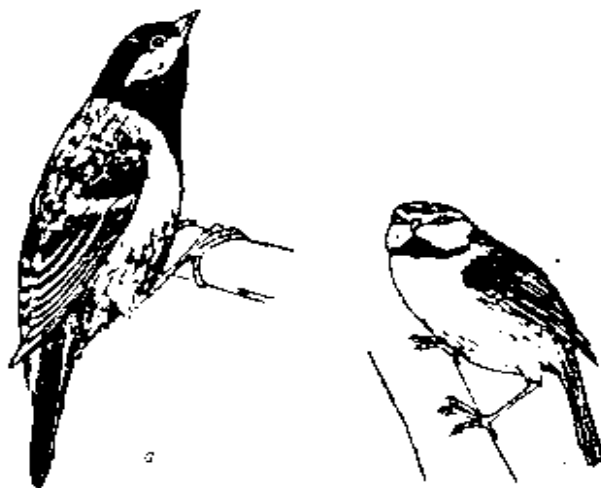
Більшість видів зміщеної активності є найбільш звичними, які виявляються і часто виконуються поведінковими реакціями. З'явившись вперше як зміщена активність, та чи інша реакція у процесі статевого відбору модифікована до форми соціальних сигналів. Наприклад, у різних видів зябликів спостерігається така еволюційна модифікація зміщеної активності: ткачик зебровий дуже часто чистить дзьоб на сідалі під час залицяння за самкою. Найімовірніше, це прояв неретуалізованої зміщеної активності. У двох близькоспоріднених видів (смугастого зяблика і відтіночного)

ця реакція ритуалізована і модифікована в «уклін». Самці нахиляють свою голову близько до самки (рис. 13).



*Рис. 13.* Еволюція демонстрації «поклону» у різних видів зябликів: а) ткачик зебровий, б) смугастий зяблик, в) відтіночний зяблик

Еволюційна модифікація форми демонстраційних реакцій часто йде паралельно з розвитком різного роду структур, що підсилюють ефект демонстрації. Наприклад, загрозна поза «голова нагору» у одного з видів синиць корелює з яскравим забарвленням шийки і грудки (рис. 14).



*Рис. 14.* Демонстрація загрозливої пози у синиць

Лазорівки ж при загрозі приймають позу «голова вперед», оскільки можуть розпушувати пір'ячко на щічках і робити їх помітними.

Поведінка птахів характеризується високим розвитком складноорганізованих спадково детермінованих форм, багато з яких мають широку норму реакції. Хід ембріонального і постнатального розвитку птахів яскраво демонструє принцип гетерохронного системогенезу як головний принцип нейроповедінкового онтогенезу. Необхідну організму адаптацію до середовищної ситуації забезпечує також лабільність багатьох форм поведінки, можливість їх пристосування до конкретних умов середовища.

Таким чином, найтісніше відбувається взаємодія спадкових і придбаних компонентів, при формуванні поведінкових реакцій, наприклад, гніздобудівної та харчодобувної поведінки птахів, а також характеру їх співу.

#### **Завдання:**

1. *Випишіть та вивчіть всі виділені терміни.*
2. *Замалюйте приклади еволюційної демонстрації поведінки птахів .*
3. *Замалюйте приклади демонстрації загрозової поведінки птахів.*

#### **Питання для самоперевірки:**

1. Як відбувається формування поведінки у птахів?
2. Наведіть приклади впливу окремих генів на поведінку птахів.
3. Що таке ритуальна поведінка та «зміщена активність»?
4. Опишіть приклади «зміщеної активності».
5. Як впливає на поведінку хід ембріонального і постнатального розвитку птахів?

## Практична робота № 6

**Тема:** Генетичний контроль розвитку нервової системи та поведінки собак

**Мета:** Розглянути та вивчити ступінь розвитку нервової системи та поведінки собак

Властивості поведінки собак, на яких вивчалися закономірності їх успадкування, можуть бути розбиті на три основні категорії.

1. Специфічні властивості поведінки, наприклад: злостивість, лякливність собак, ті чи інші особливості поведінки мисливських собак. У основі цих специфічних властивостей поведінки лежать, складні безумовні рефлекси поведінки або інстинкти.

2. Загальні властивості нервової системи, які можуть бути охарактеризовані як ступінь загальної збудливості нервової системи, що виявляється у різній моторній активності тварини.

3. Різна здатність до навчання тварин (сюди повинні бути віднесені роботи з успадкування типів вищої нервової діяльності).

4. Дослідження кореляцій між фізичними і поведінковими рисами.

5. Комплексний аналіз поведінки різних порід собак з метою вибору найбільш прийнятною породи для певних цілей з застосуванням комп'ютера. Кластерний аналіз.

6. Вивчення поведінки гібридів собак з дикими тваринами: вовками, шакалами і койотами.

Саме для собак була вперше сформульована концепція типів вищої нервової діяльності та виділено чотири основних типи темпераменту умовно названих холеричним, сангвінічним, флегматичним і меланхолійним, а також деяке число проміжних за характером підтипів.

Найбільш простим методично і перспективним у плані вивчення генетико-фізіологічних механізмів поведінки виявився аналіз успадкування загального рівня збудливості тварини.

Основним генетичним експериментом цієї роботи був наступний: російсько-європейських лайок, мало збудливих собак, які не володіють пасивно-оборонною реакцією (тобто не боягузливих), схрещували зі значно більш збудливими німецькими вівчарками, у яких пасивно-оборонна реакція також була відсутня. У нащадків

першого покоління (25 особин) була різко виражена пасивно-оборонна реакція (рис. 15).



А



Б

Рис. 15 А – російсько-європейська лайка, Б – німецька вівчарка

Подібний прояв цієї реакції не був несподіваним, оскільки в одному з раніше проведених досліджень такий прояв боягузтва було виявлено у гібридів німецьких вівчарок з вовками. У разі вовко-собачих гібридів їх виражена пасивно-оборонна реакція, також не зазначена у батьків, була приписана специфічним особливостям генотипу вовка. У разі схрещування лайок і вівчарок дикі предки у родоводі були відсутні, і причиною підвищеного боягузтва потомства був якийсь інший фактор. У той же час характерною особливістю і вовків, і російсько-європейських лайок була досить низька загальна збудливість, яка виявлялася у не високому рівні рухової активності обох груп тварин.

У російсько-європейських лайок існує породна схильність до прояву пасивно-оборонної реакції, але вона не виявляється у них через низький рівень збудливості.

Гібриди цих собак з вівчарками успадкували від останніх високу збудливість, а від іншого батька – пасивно-оборонну реакцію, у результаті чого ця властивість поведінки – підвищене боягузтво – було виражено у них повною мірою.

Таким чином, рівень збудливості, корелює з рівнем рухової активності, виявляється і модулятором прояву інших ознак поведінки.

Схема схрещування російсько-європейських лайок (самці) з німецькими вівчарками (самки) показує, що при схрещуванні двох

порід, у яких пасивно-оборонна реакція не виражена, у потомства, як правило, проявляється боягузтво (рис. 16).

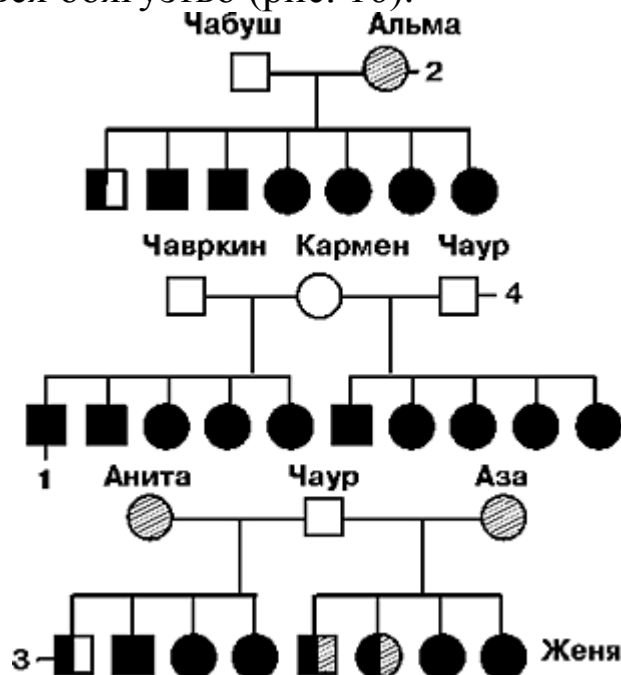


Рис. 16 Схема схрещування російсько-європейських лайок (самці) з німецькими вівчарками (самки). 1 – пасивно-оборонна реакція (боягузтво), 2 – активно-оборонна реакція (злостивість), 3 – присутність обох реакцій, 4 – відсутність обох реакцій.

Таким чином, генетично детермінований високий рівень ознаки поведінки може не виявлятися у тварин з мало збудливим фенотипом. У той же час у потомства, отриманого від схрещування таких собак з збудливими особинами, подібна ознака була досить виразною.

Також, К. Лоренц наводить ілюстрацію наростання агресивності (зліва направо) та боягузства (зверху вниз). І вказує, що більшість варіацій у ознаках, пов'язаних з ворожістю до людини – результат дії адитивних генів (рис. 15).

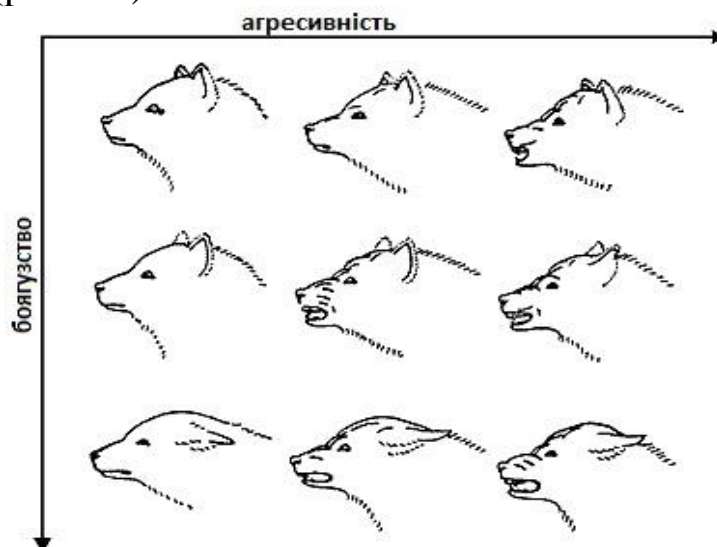


Рис. 17 «Виращення особи» у собак

Таким чином, ознаки поведінки безсумнівно успадковуються, але необхідно враховувати вплив середовища. Вираженість поведінки може залежати і від материнського впливу, і від статі тварини. При цьому не завжди дотримується розподіл ознак за Г. Менделем, хоча він і проявляється для перших поколінь схрещування, але у подальших поколіннях найчастіше порушується.

### **Завдання:**

- 1. Занотуйте і вивчіть основні методи досліджень поведінки собак.*
- 2. Замалюйте схему схрещування російсько-європейських лайок з німецькими вівчарками.*
- 3. Охарактеризуйте та поясніть успадкування ознак поведінки при схрещування російсько-європейських лайок з німецькими вівчарками.*
- 4. Замалюйте схему К. Лоренца наростання агресивності і боягузства.*

### **Питання для самоперевірки:**

1. На які категорії поділяються властивості поведінки?
2. Яка концепція була сформульована І.П. Павловим?
3. Як взаємодіють між собою рівень збудливості та рівень рухової активності?
4. Який вплив фенотипу на детермінацію ознак поведінки у собак?
5. Як проявляється дія адитивних генів?
6. Від чого може залежати вираженість поведінки собак?



## Практична робота № 7

**Тема:** Генетика поведінки коней та великої рогатої худоби

**Мета:** Вивчити генетичні особливості поведінки коней та великої рогатої худоби

**Генетика поведінки коней.** За характером коні бувають флегматичні і гарячі. Коні жвавих алюрів (ахалтекінська, арабська, чистокровна, терська та ін.) Відрізняються більш гарячим (живим) темпераментом, швидше реагують на засоби управління вершника. Коні крокових порід по характеру флегматичні, повільніше (спокійніше) реагують на зовнішні подразники і вплив людини при догляді за ними і використанні (ваговози).

Коней доводиться привчати пересуватися в упряжці, але у них, безсумнівно, є спадкова схильність пересуватися певним способом (алюром). У коней пересування рисою контролюється аутосомним геном, домінуючим над геном пересування кроком. За ступенем наростання швидкості ходи алюри можна розташувати у наступний ряд: крок, підтупцем, короткий галоп, інохідь, рись, кар'єр.

Така ознака, як інохідь є моногенною, обумовлена простим рецесивним геном, а рись – явно домінантним. Також збільшення в американській породі кількості інохідців відбувається внаслідок штучного відбору, оскільки для іподромної експлуатації вони зручніші, більш жваві і менш схильні до збоїв.

Більшість етологів впевнені: особливості поведінки у коней успадковуються, і у цьому можна легко переконатися, якщо навколишнє середовище не робить на тварину якогось особливого впливу. Наявність спільних генів, що відповідають за характер коня, легко пояснюють подібності у поведінці родичів, навіть якщо вони є представниками різних порід (наприклад, лошата від одного батька і різних матерів). При цьому схожість між такими родичами набагато сильніша, ніж у «чужих» один одному представників однієї породи.

При цьому схожість характеру з характером батька виключає вплив навчання – з ним лошата, як правило, не знайомі, а ось перейняти ті чи інші звички матері можуть у ранньому дитинстві.

За результатами досліджень, з'ясувалося, що діти одного батька однаково реагують на незнайомі предмети: якщо жеребець-плідник полохливий, то найчастіше його діти теж полохливі. Було виявлено також, що здібності лошат до навчання також передаються у спадок.

Подібність можна відзначити вже у самому ранньому віці – за спостереженнями вчених, частота смоктання кобили-матки у лошат-родичів приблизно однакова і також залежить від особливостей темпераменту батька, а точніше, від його занепокоєння. Етологи припускають, що чим частіше лоша підходить до матері, тим більше він потребує почуття безпеки, яке і отримує у процесі смоктання.

Прагнення до соціального домінування теж виражено у різних лошат по-різному. Ця особливість також успадковується але вже від матері. Відзначено, що всі лошата, народжені у «владної» матері, успадковують від неї схильність до домінування. Якщо сама мати стримує прояв домінування у поведінці лошати, то він намагається стати ватажком у групі інших тварин. Втім, іноді домінантна поведінка може бути результатом наслідування.

**Генетика поведінки великої рогатої худоби.** Поведінкові реакції великої рогатої худоби в першу чергу обумовлені тим, що це стадні тварини. Життєві прояви пов'язані з задоволенням основних потреб у їжі, спразі, відпочинку, збереженні виду. Протягом доби і по сезонах року життєві прояви мають певну циклічність.

Розрізняють у сільськогосподарських тварин такі форми (підсистеми) поведінки: продуктивна, харчова, статєва, адаптивна, рухова, популяційна.

Елементарна одиниця поведінки тварин – «унітарна реакція», яка включає в себе умовні та безумовні рефлекси, які є інтегральними одиницями діяльності нервової системи. Активний фон для формування поведінки сільськогосподарських тварин – способи їх змісту, щільність розміщення, організація годівлі, доїння, розпорядок дня, порядок формування технологічних груп, перегони, транспортування, ветеринарні та зоотехнічні заходи, шум у приміщеннях і таке інше.

У процесі життєдіяльності у тварин формуються динамічні стереотипи поведінки. Утворення динамічних стереотипів має дуже велике значення в умовно-рефлекторній діяльності тварин, оскільки робить її більш чіткою, економною і автоматичною.

Корови здатні до утворення різних стереотипів поведінки. Описано новий вид біологічних мотивацій – «мотивація стереотипу поведінки». Так, при безприв'язно-боксовому утриманні прагнення займати певний бокс виявляється у 52%, постійне місце під час доїння – у 60, біля кормового столу – у 30, віддавати перевагу певній секції та сусідкам – у 72% корів.

**Нюхові сигнали.** Тварини обнюхують один одного, також обнюхують місце, яке вибирають для лежання; будучи витісненою звідти, особина повертається назад.

**Звукові сигнали.** Велика рогата худоба реагує муканням при наближенні тварин з іншого стада, на загрозливу небезпеку, висловлює муканням почуття самотності і дискомфорту. І корова, і теля мукають, розшукуючи один одного. Мукання типово для корів які знаходяться в стані охоти, їм же супроводжується гра.

**Зорові сигнали.** Головне значення мають рухові реакції, зокрема постановка голови, оскільки тут розташовуються головні органи сприйняття і головна зброя – роги.

#### **Рухові соціальні реакції.**

**Загроза.** У найвищій мірі свого прояву це невідступне переслідування противника, наздогнавши якого, переслідувач пускає в хід роги. Нижча ступінь прояву полягає в тому, що тварина розбігається і, нагнувши голову, спрямовується на противника, але через кілька кроків зупиняється. При ще більш слабкому прояві ворожнечі тварина лише мотає головою в бік противника.

**Відхід від взаємодії.** Ухилення від сутички з твариною, що стоїть на більш високому щаблі соціальної ієрархії, завжди служить доказом підпорядкованості. Якщо особина вищого рангу уникає іншу, що була до сих пір рангом нижче, це служить ознакою нової зміни у соціальній структурі.

**Бійки.** У малих стадах бійки поодинокі. Чим більше у стаді тварин одного віку, тим частіше бійки і тим рідше фаза стабільної соціальної рівноваги. Під час бійки обидва суперника прагнуть зайняти зручну для атаки позицію.

**Поведінка корів під час прийому корму.** Більше 50% всіх конфліктів між коровами припадає на час годування. При безприв'язному утриманні корови найчастіше мають вільний доступ до сіна і силосу. Вибір корму залежить насамперед від його якості. Тварини прагнуть дістатися до свіжого силосу і вибрати кращі його порції. Тому більш сильні корови відразу забезпечують собі місце біля годівниці. Решта ж або укладаються на лігві, або йдуть спочатку до ясел із сіном. Забезпечити всім коровам можливість приймати корм одночасно дуже важливо, тому що в момент годівлі найбільш чітко позначається соціальна структура стада, особливо при нестачі корму або при малому фронті годівлі.

**Статева поведінка тварин** – це вроджена якість, придбана тваринами у процесі еволюції для забезпечення процесу статевого розмноження, чим підтримується можливість існування багатьох видів тварин. У зв'язку з цим слід ще раз підкреслити, що охота – це статева поведінка, що характеризується допущенням самкою садки самця.

Серйозні труднощі в умовах групового утримання викликає період охоти у корів, що приводить до стурбованості і неспокою у всій групі. Тварина неспокійна, часто перериває прийом корму, оглядається і не лягає відразу ж після годівлі. Корови в охоті ігнорують соціальну ієрархію і наважуються наблизитися до корів вищого рангу.

#### **Завдання:**

- 1. Випишіть і вивчіть усі виділені терміни.*
- 2. Охарактеризуйте генетику поведінки коней.*
- 3. Охарактеризуйте генетику поведінки великої рогатої худоби.*

#### **Питання для самоперевірки:**

1. Як розрізняються коні за характером алюру, наведіть приклади?
2. Як успадковуються різні гени?
3. Чим обумовлені поведінкові реакції великої рогатої худоби?
4. Дайте пояснення «унітарна реакція» поведінки ВРХ.
5. Які складові входять до рухової соціальної реакції ВРХ?
6. Охарактеризуйте статеву поведінку корів.



чином, величина  $da$  позитивна за визначенням, у той час коли  $ha$  може приймати будь-які значення.

Якщо ми візьмемо інбредну лінію, гомозиготну практично за всіма локусами, оскільки вона пройшла багато поколінь братсько-сестринських схрещувань, то фенотипову ознаку, яка визначається великим числом генів, можна позначити як  $m + (d +) + (d-)$ ;

де  $(d +)$  – сумарний ефект генів, представлених у даному фенотипі підсиленій алелями;  $(d-)$  – те ж для послаблюючих алелів; параметр  $m$  – постійна, яка відображає середні ефекти середовища, загальні для двох порівнюваних ліній, а також генетичні ефекти для локусів, у яких порівнювані лінії мають однакові алелі.

Відмінності у величині ознаки для двох інбредних ліній будуть виражатися як  $2 [(d +) + (d-)]$ ; цю величину ми будемо позначати для стислості як  $2 [d]$ . Точно також величина ознаки у гібрида першого покоління виразиться як  $m + (h +) + (h-)$ , далі позначається як  $m + [h]$ .

Відзначимо, що  $A$  – це сумарне, пов'язане з домінуванням, відхилення для багатьох генів. Якщо ефекти цих генів протилежні за напрямком, то  $[h]$  буде малим або рівним нулю, навіть якщо домінування має місце. Те ж відноситься і до  $[d]$  у двох інбредних лініях, які несуть різні алелі в істотних для ознаки локусах, фенотип визначається адитивними генетиповими ефектами, а міжлінійні відмінності можуть бути непомітними. З іншого боку, у гібридів може виникнути ситуація, коли дві батьківські лінії мають домінантні алелі, які розподілені між ними. Тоді у разі спрямованого домінування (тобто коли всі відхилення домінування мають один напрямок) всі гібриди будуть володіти крайніми значеннями ознаки. Через це фактична величина  $[h]$  може виявитися більше, ніж  $[d]$ . Це явище називається *гетерозисом*.

Складніше описати участь генотипу у визначенні мінливості ознаки при епістатичній (неалельній) взаємодії. Цими термінами позначають явища, коли ефект різних генів не сумується простим чином, а фенотиповий ефект алелів одного локусу залежить від генотипу іншого локусу. Найбільш простий і відомий приклад епістатичної взаємодії – це взаємодія локусів, що впливають на

забарвлення шерсті у мишей. Наприклад, локус *b* визначає чорний або коричневий колір шерсті. Однак, якщо миші гомозиготні за локусом альбінізму *c*, то пігмент просто не утворюється і ніякі алельні заміни у локусі *b* нічого змінити не зможуть.

Для популяційної генетики, етології і загальної біології генетика кількісних ознак важлива як спосіб оцінки так званої «генетичної архітектури ознаки». При аналізі поведінки тварин керуються такими основними питаннями.

Два з них належать до «*безпосередніх причин*» наявності даної ознаки у репертуарі поведінки, тобто до його нейрофізіологічних механізмів або його розвитку в онтогенезі, два інших стосуються:

Перший – **функціональної значимості ознаки** у справжній момент;

Другий – його **ролі у процесі еволюції виду**, тобто у філогенетичному аспекті. Питання «функціональної» групи часто називають аналізом причин даної поведінки у філогенетичному і фенотипичному аспектах. Генетичну архітектуру ознаки поведінки також можна розглянути з цих позицій.

Оцінка ознаки поведінки в умовах лабораторних тестів залежить, як правило, від багатьох змінних (що не мають екологічної цінності). Вони можуть дати якусь величину адитивної мінливості, що, однак, ні в якій мірі не може бути індикатором якої б то не було адаптивної значущості ознаки (як це прийнято вважати для «природних» не лабораторних ознак).

Інтегрованим показником властивості поведінки є загальна активність тварини, що включає всі форми поведінки, в яких тією чи іншою мірою виявляються активні дії.

Представляючи собою цілісний показник поведінки особини, що має найменшу варіабельність і високу повторюваність, індекс загальної активності (функціональної активності) більш повно характеризує фенотип і генотип тварини.

Відтворювальна функція у корів різних класів за індексом загальної активності, розрізняється за рядом показників, які характеризують їх відтворювальну функцію. Так, в ультраактивних

корів запліднюваність після першого осіменіння вище на 14-23,6%, індекс осіменіння нижче на 0,25-0,28%, а тривалість сервіс-періоду коротше на 6-21 день.

Таким чином, відтворювальна функція тварин пов'язана з загальною активністю, що є одним з показників, який відображає адаптивну здатність тварин у стаді.

При співставленні інтенсивності росту у телят, що розрізняються за загальною активністю виявлена така ж закономірність. Телиці ультраактивного класу поведінки перевершують пасивних ровесниць за масою тіла.

Також виявлена аналогічна спрямованість зв'язку індексу загальної активності та молочної продуктивності. Надій ультраактивних корів вище порівняно з пасивними ровесницями.

Таким чином, встановлений взаємозв'язок загальної активності та показників продуктивності корів доцільно використовувати у селекційній практиці, оскільки вона трансформується у популяції через бугаїв-плідників.

### **Завдання:**

- 1. Випишіть і вивчіть усі виділені терміни.*
- 2. Замалюйте схематичне зображення можливих ефектів дії поодиноких генів, що мають два алеля.*
- 3. Дайте пояснення дії поодинокого гена, що має два алеля.*

### **Питання для самоперевірки:**

1. Що таке поведінка тварин?
2. Як відбувається вплив генетичної мінливості на фенотипову?
3. Що таке явище гетерозису?
4. Що відноситься до «безпосередніх причин» поведінки?
5. Дайте пояснення інтегрованого показника властивості поведінки?
6. Який взаємозв'язок між індексом загальної активності та господарсько корисними ознаками?



## Практична робота № 9

**Тема:** Відмінності у процесах навчання і пам'яті у зв'язку з генетичною мінливістю будови мозку

**Мета:** Вивчити генетичну мінливість будову мозку та її вплив на процеси навчання та пам'ять тварин

Коефіцієнти кореляції достовірно свідчать про те, що розмір гіпокампа (а можливо, якогось з його відділів) визначає особливості виконання навченого навику (тобто навчання як такого). Дуже важливо, що така кореляція була отримана в експерименті без застосування інвазивних методів, тобто без прямого порушення цілісності мозку. Крім того, оскільки досліджувана популяція мишей була генетично високогетерогенною, можна було припустити, що виявлена співвідносна мінливість обох ознак (розмір гіпокампа та ефективність навчання) принаймні частково мала генетичну основу.

Морфометричні дослідження (тобто кількісна оцінка загальних розмірів) ряду відділів гіпокампа у мишей і щурів різних генотипів підтвердили існування достовірних міжлінійних відмінностей. Спочатку для аналізу була обрана умовна реакція уникнення у човниковій камері (рис. 19).

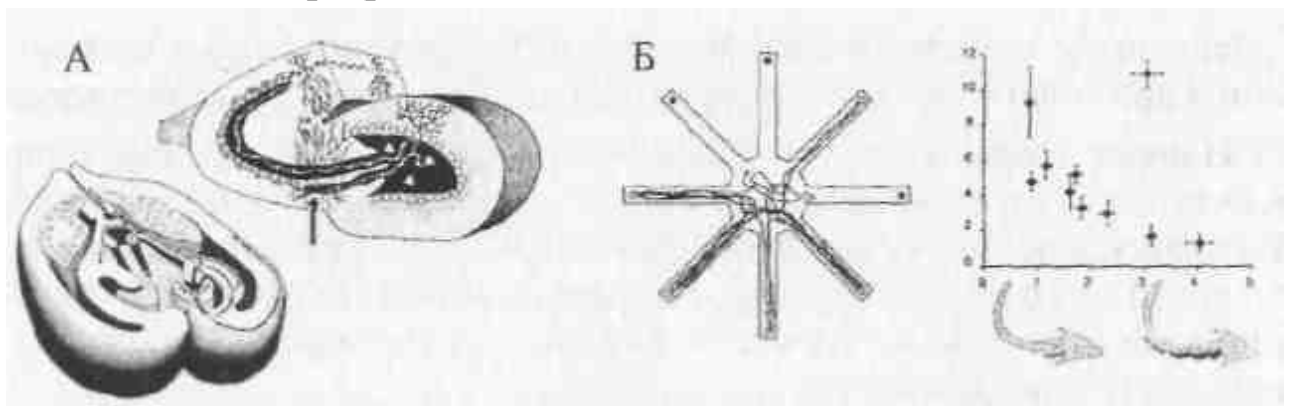


Рис. 19. Роль розміру проекційної зони *hipMF* гіпокампа мишей у формуванні просторового досвіду пошуку їжі у радіальному лабіринті

А – схема будови гіпокампа; товстою стрілкою показана зона закінчення *hipMF*, Б – ліворуч: схема послідовних відвідувань мишею променів радіального лабіринту, містять приманку, з невеликим числом повторних, помилкових заходжень; праворуч: графік, що

відображає залежність між числом помилкових заходжень на 5-й день тесту у мишей ряду інбредних ліній, що розрізняються (нижня схема) за відносним розміром проекції *iipMF*, який відкладений по осі абсцис графіка.

Індивідуальну мінливість темпів навчання цієї реакції дослідники розглядали як залежну змінну. В якості незалежної взяли варіабельність зони закінчення моховитих волокон, аксонів гранулярних клітин зубчастої фасції гіпокампа на базальних дендритах пірамідних нейронів поля *CA3*. Моховиті волокна закінчуються у пірамідному шарі поля *CA3* великими синаптичними бляшками. Зони їх закінчень формують два чітких синаптичних поля, тобто дві області проекції. Одна з них розташовується безпосередньо над пірамідними нейронами поля *CA3* і називається супрапірамідним шаром. Друга, менша за обсягом, розташовується нижче або всередині шару пірамідних клітин. Ця область називається шаром інтра і інфрапірамідних моховитих волокон, *iipMF*. Строкате забарвлення саме цієї структури дозволяє з високою точністю визначити її розміри. У щурів Римських ліній, що різко розрізняються за швидкістю формування досвіду уникнення удару струму, була виявлена негативна кореляція між площею проекції моховитих волокон *iipMF* і здатністю до навчання цієї реакції. У мишей ряду інбредних ліній, зокрема ліній *DBA/2J*, *C3H/He*, також була виявлена сильна і високодостовірна негативна (-0,92) кореляція площі *UpMFn* та показників навчання у човниковій камері. У гібридів другого покоління від схрещування цих ліній кореляція може зберегтися тільки у разі, якщо асоціація обох ознак не випадкова. В експерименті індивідуальна кореляція здібності до навчання і площі *iipMF* у гібридів виявилася високою.

На більшому та різноманітнішому експериментальному матеріалі було показано, що щури і миші у яких чим менше у них площа *iipMF*, тим краще вони навчаються даній навичці.

Для з'ясування участі генотипу у формуванні когнітивних здібностей тварин більш інформативними виявилися дані про кореляцію розміру *iipMF* з успішністю формування досвіду навчання

у радіальному лабіринті, яке вимагає формування просторових уявлень (формування «уявного плану»). У таких експериментах була виявлена достовірна позитивна кореляція розміру *iipMF* і навченості мишей просторовому навичку. На рис. 19. Б зліва показана схема переміщення миші по радіальному лабіринту при вирішенні задачі, а також графік залежності успішності виконання навичку від розмірів даної зони синаптичних закінчень. Під графіком схематично зображені розміри проекцій моховитих волокон у мишей двох ліній. Виконання тесту Морріса (навчання у водному лабіринті), точніше, «міцність» сформованої просторової пам'яті, позитивно корелює з розміром *iipMF*.

Тести на здатність до навчання на основі формування уявлення про простір і про своє становище у ньому, тварини, засвоюють тим успішніше, чим більше у них розмір проекції моховитих волокон гранулярних клітин на базальних дендритах пірамідних нейронів поля СА3 гіпокампа.

Отже, виявлені нейроморфологічні і поведінкові кореляції дають підставу стверджувати, що дана область синаптичних закінчень грає принципово важливу, ключову роль у здійсненні або модуляції процесів навчання різних типів.

### **Завдання:**

- 1. Замалюйте проекційну зону *iipMF* гіпокампа мишей.*
- 2. Замалюйте схему переміщення миші по радіальному лабіринту при вирішенні задачі, а також графік залежності успішності виконання навичку від розмірів даної зони синаптичних закінчень:*

### **Питання для самоперевірки:**

1. Як впливає розмір гіпокампа на особливості виконання навченого навичку?
2. Що входить до складу залежної та незалежної змінних?
3. Завдяки чому визначають розмір *iipMF*?
4. Які існують кореляції між розміром *iipMF* та процесами навчання? Наведіть приклади.

## Література

1. Зорина З. А. Возрастные особенности рассудочной деятельности птиц / З. А. Зорина, Л. В. Крушинский. – М. : Наука, 1987. – 194 с.
2. Зорина З. А. Основы этологии и генетики поведения животных / З. А. Зорина, И. И. Полетаева, Ж. И. Резникова. – М. : Высшая школа. – 2002. – 383 с.
3. Зорина З. А. Поведение животных / З. А. Зорина, И. И. Полетаева. – М. : Астрель, 2000. – 280 с.
4. Зорина З. А. Элементарное мышление животных: учеб. пособ. / З. А. Зорина. – М. : Аспект Пресс, 2002. – 320 с.
5. Зорина З. А. Элементарное мышление животных и птиц: хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии / З. А. Зорина. – М. : Высшая школа, 1998. – 284 с.
6. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности / Л. В. Крушинский. – М. : Изд-во МГУ, 1986. – 270 с.
7. Крушинский Л. В. Генетика и фенотипика поведения животных / Л. В. Крушинский // Крушинский Л. В. Актуальные вопросы современной генетики. / Л. В. Крушинский. – М. : Изд-во МГУ, 1965. – С. 281–301.
8. Меннинг О. Поведение животных: вводный курс / О. Меннинг. – М. : Мир, 1982. – 256 с.
9. Меннинг О. Поведение животных: вводный курс / пер. с англ. З. А. Зориной, И. И. Полетаевой. – М.: Мир, 1999. – 360 с.
10. Хайнд Р. Поведение животных / Р. Хайнд. – М., 1975. – 856 с.
11. Wikipedia, the free encyclopedia [Электронный ресурс] : офіційний веб-сайт / Wikimedia Foundation, Inc. – San Francisco. – Режим доступу : <http://www.wikipedia.org/> – [Мови англ., укр. рос. та ін.] – Дата останнього доступу: 21.10.2014. – Назва з екрану.

Навчальне видання

## **ГЕНЕТИКА ТА СЕЛЕКЦІЯ ПОВЕДІНКИ ТВАРИН**

Методичні рекомендації

Укладач: **Каратєєва** Олена Іванівна

Формат 60×84 1/16. Ум. друк. арк. 3,88

Тираж 25 прим. Зам. № \_\_\_\_\_

Надруковано у видавничому відділі  
Миколаївського національного аграрного університету  
54020, м. Миколаїв, вул. Паризької Комуни, 9

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4490 від 20.02.2013р