

УДК 612.2+57.026

## РОЛЬ ЗРИТЕЛЬНЫХ СТИМУЛОВ В ПОЛОВОМ ПОВЕДЕНИИ ДРОЗОФИЛЫ\*

А.А. Панова, Ю.В. Брагина, Н.Г. Камышев

Институт физиологии им. И.П. Павлова РАН, Санкт-Петербург

*Половое поведение *Drosophila melanogaster* Meigen является мульти-модальным врожденным поведением, которое может изменяться под влиянием индивидуального опыта. В данной работе мы показали что: (1) структура ритуала ухаживания зависит, в том числе, от наличия зрительного восприятия; (2) зрительные стимулы являются условными при выработке условнорефлекторного подавления ухаживания. Также мы обнаружили, что такие действия самки, как выпячивание яйцеклада, способны изменить поведение самца и привести к увеличению (выпячивание яйцеклада в покое) или уменьшению (выпячивание яйцеклада на бегу) его интенсивности ухаживания.*

*Ключевые слова: дрозофила, половое поведение, зрение, условнорефлекторное подавление ухаживания, выпячивание яйцеклада.*

Половое поведение самцов *Drosophila melanogaster* Meigen, впервые описанное А. Стертевантом в 1915 г. [6], со второй половины XX в. активно используется для решения вопросов генетики поведения. Оно является сложным врожденным поведением, напоминающим комплекс фиксированных действий, которое, однако, подвержено изменениям, происходящим благодаря индивидуальному опыту насекомого. Ритуал ухаживания включает в себя определенное число последовательных стадий [2]. Запуск ранних этапов полового поведения осуществляется зрительным образом и феромонами самки. В начале идут стадии ориентации самца по отношению к самке (при этом самец часто стремится встать таким образом, чтобы попасть в поле зрения партнерши) и ее преследования самцом во время убегания. Затем самец отводит в сторону одно из крыльев и вибрирует им, исполняя, таким образом, видоспецифичную любовную песню. Далее наступает стадия лапанья, во время которой самец исследует поверхность брюшка самки своими передними ногами, и стадия лизания, когда самец лижет гениталии самки хоботком. Затем самец подворачивает брюшко и пытается спариться. Если копуляция не произошла, ухаживание повторяется с более ранних стадий.

Во время ухаживания работают все сенсорные системы: самец воспринимает образ самки и ее моторику с помощью зрения, ощущает запах с помощью обоняния и вещества на поверхности ее кутикулы с помощью вкуса, воспринимает звуковые сигналы, посылаемые самкой. При лишении самца дрозофилы информации только от одной из данных сенсорных систем, его ухаживание лишь уменьшится, но не прекратится [4].

---

\* Работа поддержана грантом РФФИ № 08-04-00997

Условнорефлекторное подавление ухаживания – одна из форм ассоциативного обучения у дрозофилы, которое выражается в виде снижения интенсивности ухаживания самца за девственной или оплодотворенной самкой в результате предыдущего опыта ухаживания за нерцептивной оплодотворенной самкой [5]. В настоящее время показано, что условнорефлекторное подавление ухаживания, является мультимодальной формой обучения, в которой принимают участие не только хемосенсорные, но и зрительные стимулы [3]. Однако зрению отводится роль лишь модулятора интенсивности ухаживания, а не условных или безусловных раздражителей. Вопрос о роли зрительных стимулов, в качестве условных или безусловных, практически не рассматривался.

**Материалы и методы.** В данной работе использована линия дрозофилы дикого типа Canton-S (C-S). Все опыты проводили на мухах, достигших пятисуточного возраста. Объекты собирали в течение 3 часов после вылупления. Самцов для опытов собирали без обездвиживания. При сборе самок и самцов, используемых для оплодотворения, использовали диэтиловый эфир. Все мухи содержались на питательной среде (агар, манная крупа, сахар, изюм, дрожжи) в специальных стаканчиках (высота 95 мм, диаметр 25 мм). На третьи сутки мух пересаживали на новую среду. Для получения оплодотворенных самок проводили сбор незрелых мух по 20 штук в один стаканчик со средой. На 4 день, за сутки до опыта, самок ссаживали с равным количеством самцов, собранных аналогичным образом. Непосредственно перед экспериментом проводили отсортировку оплодотворенных самок от самцов без использования эфира. Экспериментальных самцов содержали индивидуально. Все мухи содержались в специальном помещении, в котором поддерживается постоянная температура 25°C и двенадцатичасовой световой день. Часть опытов проводилась при дневном свете, а часть – при красном свете фотофонаря. При этом температура в помещении также составляла 25°C.

Эксперименты проводили в специальных камерах из оргстекла (диаметр 15 мм, высота 5 мм) с подвижным разделителем. Ухаживание снимали с помощью видеокамеры, и видеофайлы сохраняли на компьютере. Обработку полученных материалов проводили с помощью программы Drosophila Courtship Visual Analysis (DCVA) [1]. Оценивали процент времени, занятого отдельными элементами поведения или их сочетаниями, а также их длительность (в секундах) и частоту (в пересчете на 100 секунд). Также вычисляли индекс ухаживания самцов (ИУ), т.е. процент времени, занятого всеми элементами ухаживания. ИУ находится по следующей формуле:

$$ИУ = \frac{t_{УХ}}{t_{ОБЩ}} \times 100\%,$$

где  $t_{УХ}$  – время, занятое ухаживанием,  $t_{ОБЩ}$  – общее время наблюдения.

Для оценки эффектов действий самки на интенсивность ухаживания самца рассчитывали разность моментальных индексов ухаживания (МИУ) до и после выполнения самкой определенного действия (МИУ после минус МИУ до). МИУ вычисляли для отрезка времени в 3 секунды.

Статистическую обработку данных проводили с использованием программ DCVA и Statistica 6.0. На всех рисунках использованы следующие обо-

значения для вероятности нулевой гипотезы: \* –  $P < 0,05$ , \*\* –  $P < 0,01$ , \*\*\* –  $P < 0,001$ , НД – не достоверно.

Наивные самцы (т. е. самцы, не имеющие опыта ухаживания) были разделены на 2 группы. Самцов первой группы тренировали в экспериментальной камере на свету с оплодотворенной самкой в течение 30 мин. После этого, также на свету, проводили 5-минутный тест со следующей оплодотворенной самкой. Первые и последние 5 минут тренировки, а также тест с другой самкой снимали с помощью видеоаппаратуры. Самцов из второй группы тренировали в экспериментальной камере в темноте в течение 30 мин с оплодотворенной самкой. Затем, не включая свет, проводили 5-минутный немедленный тест с другой оплодотворенной самкой. После чего включали комнатное освещение и наблюдали еще 5 мин, не меняя самки. Видеонаблюдение в данной группе проводили в первые, последние 5 минут тренировки и в обоих тестах с другой самкой.

**Результаты.** Интенсивность (индекс) ухаживания наивных самцов в темноте была достоверно ниже, чем на свету (рис. 1А), что соответствует ранее полученным данным других авторов [3; 5]. Это снижение происходит за счет уменьшения длительности отдельных эпизодов ухаживания (рис. 1В) и удлинения перерывов между ними (рис. 2В). Частота переключений между периодами ухаживания и неухаживания у наивных самцов выше в темноте (рис. 2Б).

Условнорефлекторное подавление ухаживания успешно вырабатывалось и на свету, и в темноте, однако в темноте достоверное снижение индекса ухаживания, по сравнению с наивными самцами, достигалось только в тесте с другой самкой (рис. 1А). К концу тренировки и в тесте с другой самкой на свету и в темноте происходило увеличение длительности перерывов в ухаживании (рис. 2В). Кроме того, подавление ухаживания обеспечивалось снижением длительности отдельных эпизодов ухаживания (рис. 1В). В темноте к концу тренировки наблюдалось уменьшение частоты переключений между периодами ухаживания и неухаживания (рис. 1Б, 2Б).

В темноте и на свету у наивных самцов наибольшие доли времени занимали вибрация на бегу и попытки копуляции (рис. 3А). В темноте, по сравнению со светом, наблюдалось достоверное снижение доли времени, занятого преследованием, вибрацией в покое и попытками копуляции (рис. 3А). К концу тренировки на свету происходило достоверное уменьшение доли времени, занятого ориентацией, преследованием и попытками копуляции (рис. 3Б), при этом в темноте достоверных изменений долей времени каких-либо элементов не наблюдали (рис. 3Б). В тесте с другой самкой на свету наблюдалось также достоверное снижение вибрации в покое (рис. 3В), в темноте были достоверно снижены преследование, вибрация на бегу и в покое (рис. 3В).

При анализе действий самки выяснилось, что выраженный эффект на половое поведение самца оказывали выпячивания яйцеклада в покое и на бегу. Выпячивание яйцеклада в покое усиливает интенсивность ухаживания самца и на свету, и в темноте (рис. 4). При зажигании света после ухаживания в темноте реакция тут же ослабевает до уровня, характерного для ухаживания на свету.

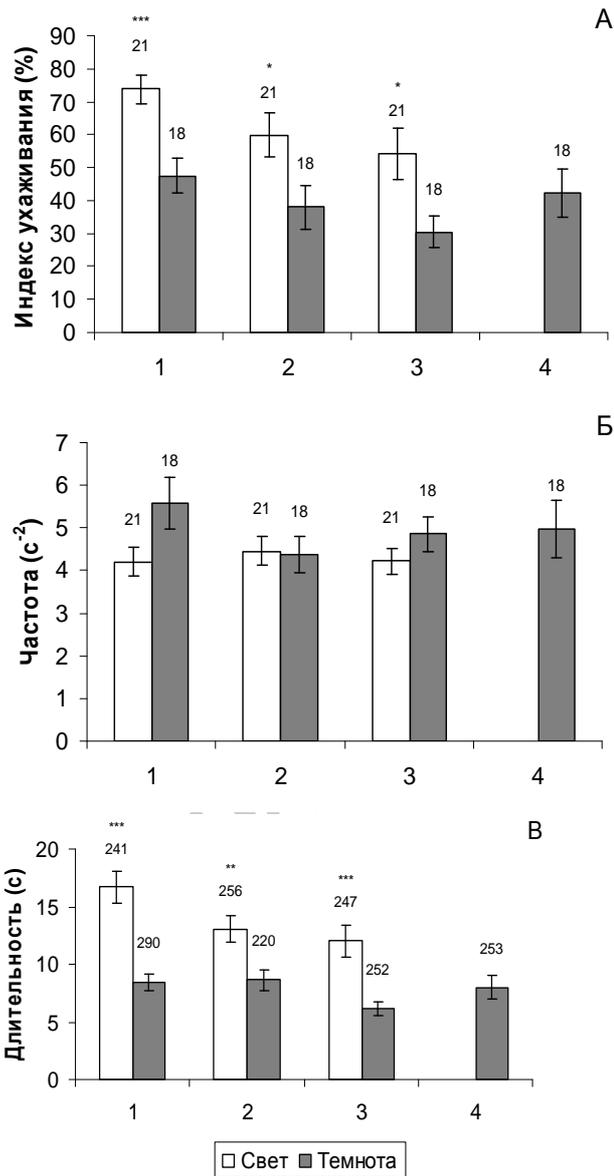


Рис. 1. Влияние условий освещенности на интенсивность ухаживания во время и после выработки условнорефлекторного подавления ухаживания:

По оси абсцисс последовательные периоды наблюдения: 1 – первые 5 мин 30-минутной тренировки с оплодотворенной самкой; 2 – последние 5 мин тренировки; 3 – тест с другой оплодотворенной самкой, 4 – тест с той же самкой после зажигания света. По оси ординат параметры ухаживания. Показаны средние значения со стандартными ошибками. Числа над столбиками – размер выборки. \* Достоверное отличие поведенческих показателей на свету и в темноте (двусторонний t-критерий для независимых выборок). Сравнения последовательных периодов (двусторонний парный t-критерий): А: Свет: (2-1)\*, (3-1)\*, (3-2)НД. Темнота: (2-1)НД; (3-1)\*\*\*; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)НД. Б: Свет: (2-1)НД, (3-1)НД, (3-2)НД. Темнота: (2-1)\*\*\*; (3-1)НД; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)НД. В: Свет: (2-1)\*, (3-1)\*, (3-2)НД. Темнота: (2-1)НД; (3-1)\*; (4-1)НД; (3-2)\*; (4-2)НД; (4-3)НД.

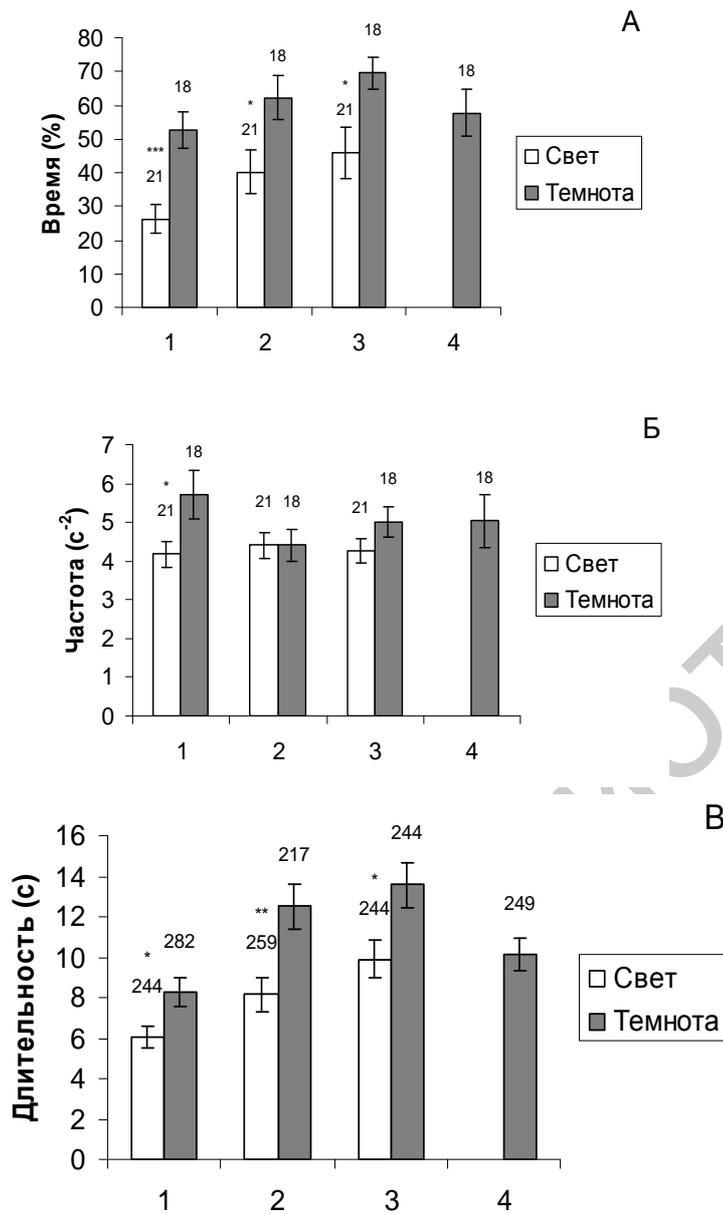


Рис. 2. Влияние условий освещенности на перерывы в ухаживании во время и после выработки условнорефлекторного подавления ухаживания:

Обозначения такие же, как на рис. 1.

Сравнения последовательных периодов (двусторонний парный t-критерий):

А: Свет: (2-1)\*, (3-1)\*, (3-2)НД.

Темнота: (2-1)НД; (3-1)\*\*\*; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)НД.

Б: Свет: (2-1)НД, (3-1)НД, (3-2)НД.

Темнота: (2-1)\*\*; (3-1)НД; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)НД.

В: Свет: (2-1)\*, (3-1)\*\*\*, (3-2)НД.

Темнота: (2-1)\*\*; (3-1)\*\*\*; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)\*.

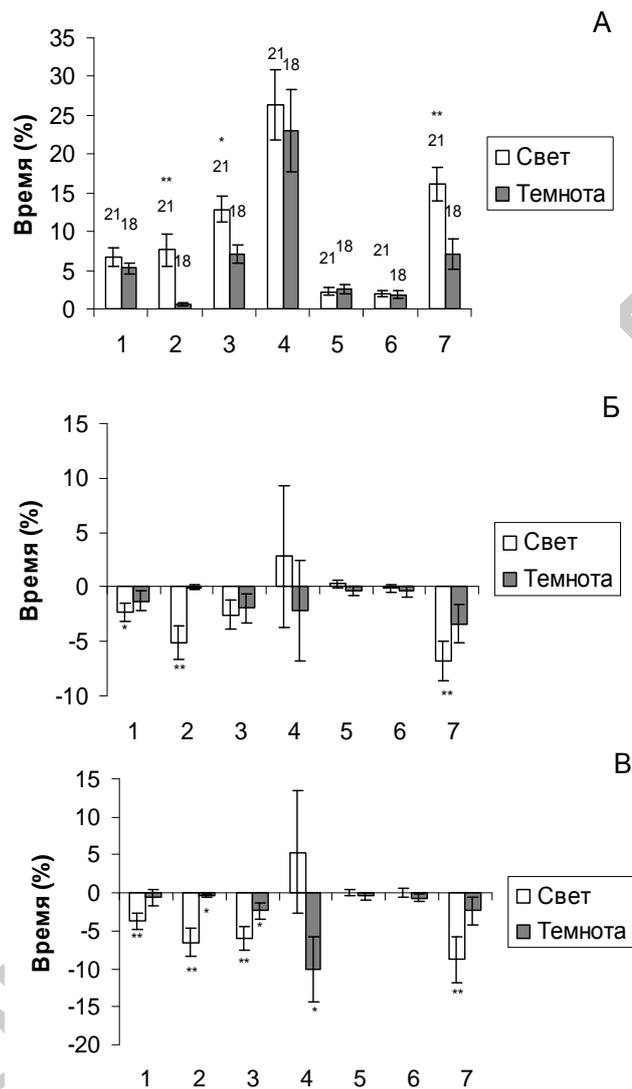


Рис. 3. Влияние условий освещенности на интенсивность отдельных элементов ухаживания во время и после выработки условнорефлекторного подавления ухаживания:  
 По оси абсцисс элементы ухаживания: 1 – ориентация; 2 – преследование; 3 – вибрация в покое, 4 – вибрация на бегу; 5 – лапание; 6 – лизание; 7 – попытка копуляции.  
 По оси ординат: А – время (в %), занятое элементом ухаживания у наивных самцов; Б – изменение данного параметра к концу тренировки (по сравнению с наивными самцами); В – изменение данного параметра в тесте с другой самкой (по сравнению с наивными самцами). Показаны средние значения со стандартными ошибками.  
 Числа над столбиками – размер выборки. А:\* – достоверное отличие поведенческих показателей на свету и в темноте (двусторонний t-критерий для независимых выборок).  
 Б, В:\* – достоверное отличие разности от нуля (двусторонний парный t-критерий).

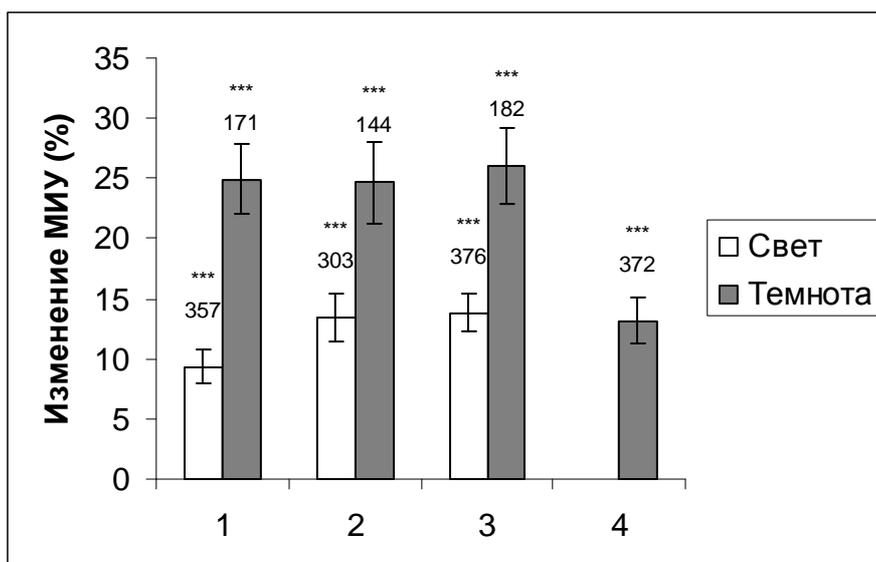


Рис. 4. Влияние выпячиваний самкой яйцеклада в покое на свету и в темноте на интенсивность ухаживания самца:

Обозначения такие же, как на рис. 1.

\* Изменение МИУ достоверно отличается от нуля (двусторонний парный t-критерий).  
 Достоверное отличие поведенческих показателей на свету и в темноте по периодам (двусторонний t-критерий для независимых выборок):  
 1-\*\*\*; 2-\*\*\*; 3-\*\*\*.

Сравнения последовательных периодов (двусторонний парный t-критерий):

Свет: (2-1)НД; (3-1)\*, (3-2)НД.

Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)\*\*\*; (3-2)НД; (4-2)\*\*\*; (4-3)\*\*\*.

На свету самка производит выпячивание яйцеклада примерно в два раза чаще, чем в темноте (рис. 5Б). При этом средняя длительность выпячиваний на свету и в темноте не различается (рис. 5В). Включение света моментально повышает частоту выпячиваний до уровня, характерного для ухаживания на свету. Таким образом, к числу выпячиваний, производимых в темноте, на свету добавляется примерно еще такое же число выпячиваний, которые, по-видимому, стимулируются зрительным образом самца (рис. 5Б), и это приводит к снижению реакции увеличения самцом МИУ в ответ на выпячивание (рис. 4).

Анализ частотных гистограмм изменений МИУ показал (рис. 6), что тормозным эффектом обладала наименьшая часть выпячиваний, существенно большая часть проявляла стимулирующий эффект. При этом и в темноте, и на свету число таких выпячиваний не различалось. Различия между условиями освещенности касались выпячиваний, которые не производили никакого эффекта (но сказывались на изменении МИУ при его усреднении для экспериментальной группы): на свету число неэффективных выпячиваний было значительно выше, чем в темноте.

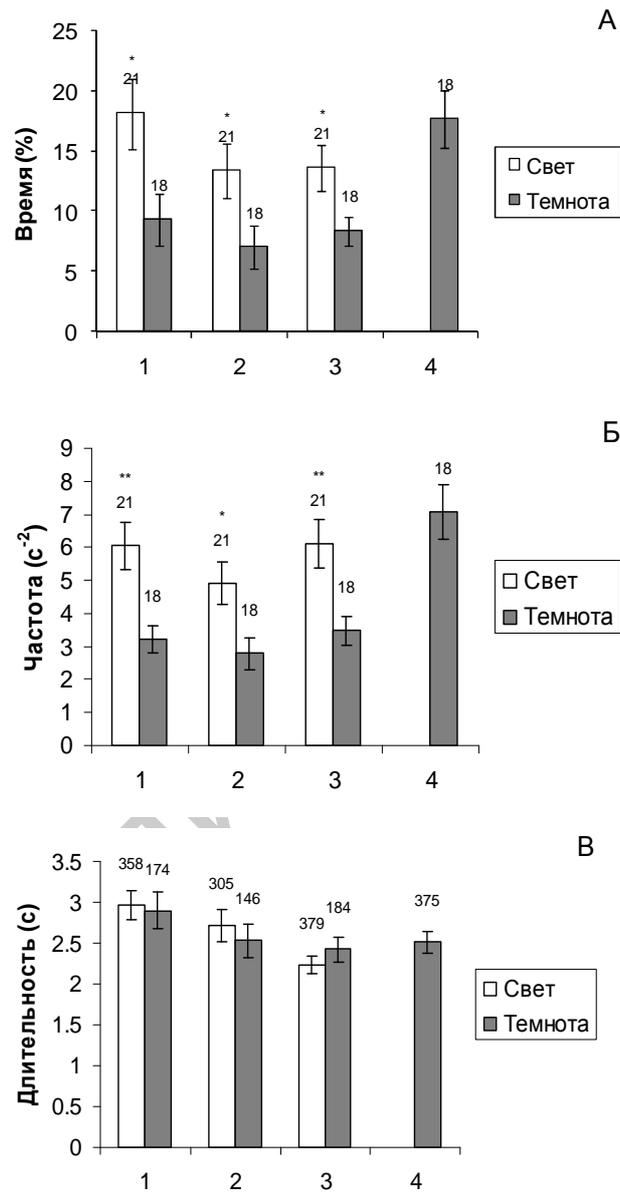


Рис. 5. Влияние условий освещенности на параметры действия самки «выпячивание яйцеклада в покое»:

Обозначения такие же, как на рис. 1.

\* Достоверное отличие поведенческих показателей на свету и в темноте (двусторонний t-критерий для независимых выборок).

Сравнения последовательных периодов (двусторонний парный t-критерий):

А: Свет: (2-1)\*\*, (3-1)НД, (3-2)НД. Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)\*\*; (3-2)НД; (4-2)\*\*\*; (4-3)\*\*\*. Б: Свет: (2-1)НД, (3-1)НД, (3-2)НД. Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)\*\*\*; (3-2)НД; (4-2)\*\*\*; (4-3)\*\*\*. В: Свет: (2-1)НД, (3-1)\*\*\*, (3-2)\*. Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)НД.

Для абсолютного большинства неэффективных выпячиваний МИУ самца до и после выпячивания был максимальным (100%). Т.е. увеличение МИУ было не возможным, так как он уже имел максимальное значение до выпячивания, а тормозный эффект отсутствовал.

Увеличение доли неэффективных выпячиваний на свету, по сравнению с темнотой, вероятно связано с усилением в световых условиях интенсивности ухаживания самца (рис. 1А).

Выпячивание самкой яйцеклада на бегу вызывало у самцов снижение интенсивности ухаживания, которое выражалось и на свету, и в темноте в некоторых периодах наблюдения в виде достоверного снижения МИУ (рис. 7). Отсутствие отличий между этими двумя вариантами свидетельствует о том, что эффект выпячивания на поведение самца опосредован не через зрительное, а через хемосенсорное восприятие. Реакция самцов была очень изменчивой, что не позволяет установить ее точную динамику в ходе выработки условно-рефлекторного подавления ухаживания.

Анализ частотных гистограмм показал преобладание выпячиваний с тормозным эффектом над выпячиваниями со стимулирующим эффектом (рис. 8). Число неэффективных выпячиваний, как и в случае выпячивания в покое, было больше на свету, что и объясняет более слабый суммарный эффект выпячиваний на свету (рис. 7).

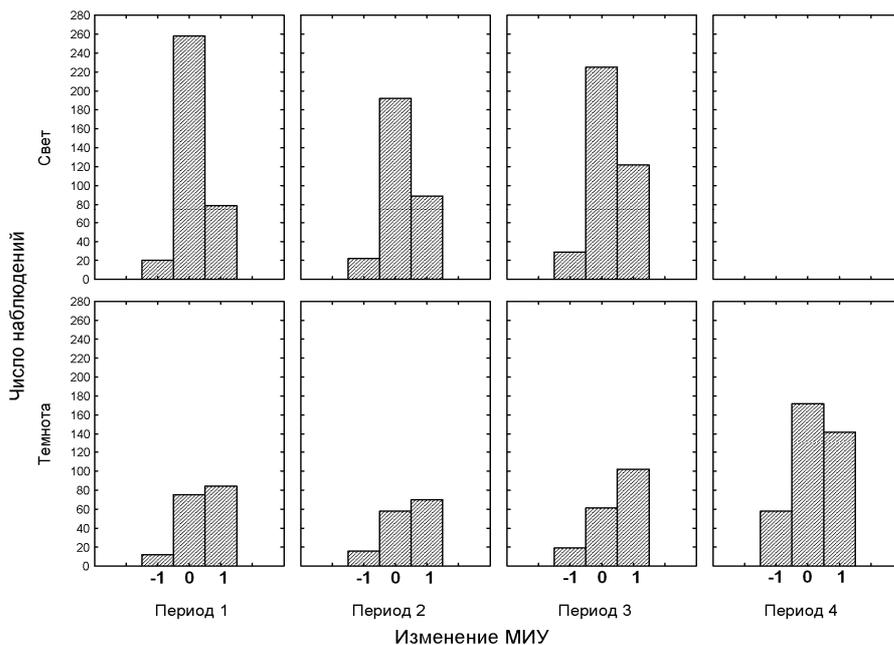


Рис. 6. Частотные гистограммы изменений МИУ в результате выпячивания самкой яйцеклада в покое: В каждой категории изменения МИУ (ИМИУ) разбиты на 3 класса: (-1) тормозный эффект, ИМИУ<0; (0) ИМИУ=0 и (1) стимулирующий ухаживание самца эффект выпячивания, ИМИУ>0. По оси ординат число наблюдений (число выпячиваний).

В первом периоде наблюдения частота выпячиваний самкой яйцеклада на бегу, как и в покое, выше на свету, чем в темноте (рис. 9Б), длительности при этом не отличаются (рис. 9В). К концу тренировки частота выпячиваний яйцеклада на свету снижается и становится такой же, как в темноте, а длительность увеличивается и становится выше, чем в темноте (рис. 9Б,В). При смене самки (в третьем периоде) изменения длительности выпячивания яйцеклада на свету не происходило (рис. 9В). Это свидетельствует о том, что изменения длительности при выработке условнорефлекторного подавления ухаживания обусловлены модификациями в поведении самца. Для этих модификаций, в свою очередь, требуется зрение, так как в темноте динамика параметров выпячиваний на бегу отсутствует.

На свету наибольшей эффективностью в провоцировании выпячиваний яйцеклада на бегу обладали 3 элемента ухаживания, которые осуществляются при непосредственном контакте самца с самкой (данные не показаны). Это лапанье, лизание и попытка копуляции.

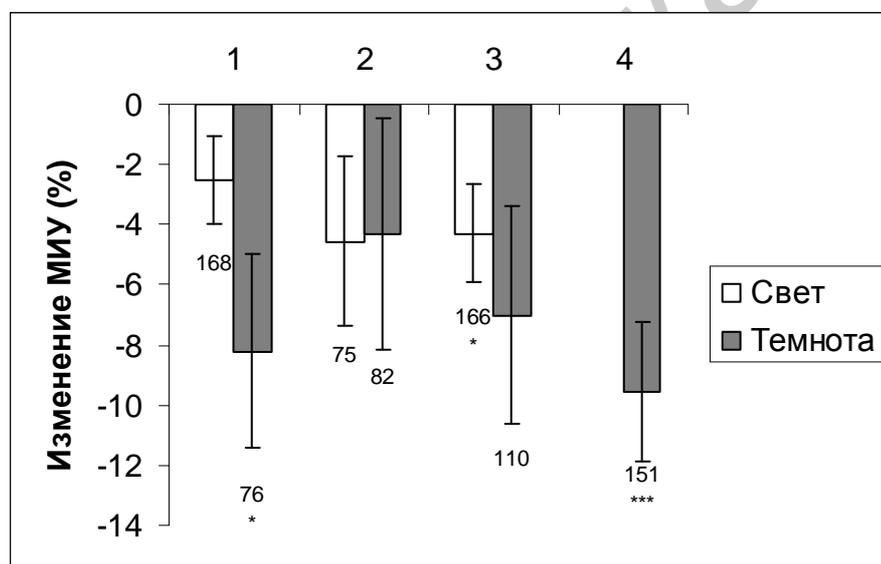


Рис. 7. Влияние выпячиваний самкой яйцеклада на бегу на свету и в темноте на интенсивность ухаживания самца:

Обозначения такие же, как на рис. 1.

\* Изменение МИУ достоверно отличается от нуля (двусторонний парный t-критерий).

Достоверность отличий между вариантами опыта на свету и в темноте по периодам (двусторонний t-критерий для независимых выборок): 1-НД; 2-НД; 3-НД.

Таким образом, можно утверждать, что именно эти три элемента ухаживания самца определяют динамику частоты выпячиваний яйцеклада на бегу (рис. 9Б). Учитывая небольшую долю времени, занятую лапаньем и лизанием, основной вклад в эту динамику вносят попытки копуляции. В случае выпячиваний в покое к ним добавляются действия, не связанные с непосредственным контактом мух.

**Обсуждение.** В данной работе были подтверждены данные о том, что в темноте интенсивность ухаживания самца существенно снижается. Однако, вопреки распространенному мнению, что в отсутствие зрительных стимулов сам ритуал ухаживания не изменяется, мы обнаружили различия в соотношении элементов, составляющих ухаживание на свету и в темноте. В темноте происходило резкое снижение доли времени, занятого преследованием, вибрацией в покое и попытками копуляции. Очевидно, что это те элементы ухаживания самца, которые стимулируются зрительным образом самки.

Условнорефлекторное подавление ухаживания успешно вырабатывалось и на свету, и в темноте, однако торможению были подвержены разные элементы ухаживания самца (на свету - ориентация, преследование, вибрация в покое и попытки копуляции; в темноте - преследование, вибрация на бегу и в покое).

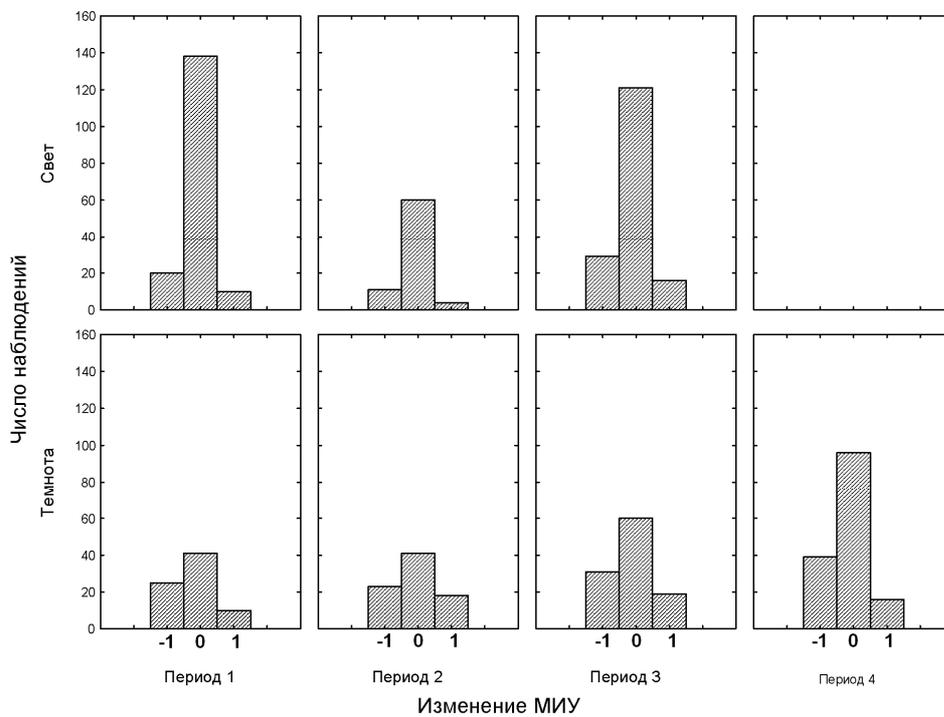


Рис. 8. Частотные гистограммы изменений МИУ в результате выпячивания самкой яйцеклада на бегу: в каждой категории изменения МИУ (ИМИУ) разбиты на 3 класса: (-1) тормозный эффект,  $ИМИУ < 0$ ; (0)  $ИМИУ = 0$  и (1) стимулирующий ухаживание самца эффект выпячивания,  $ИМИУ > 0$ . По оси ординат число наблюдений (число выпячиваний).

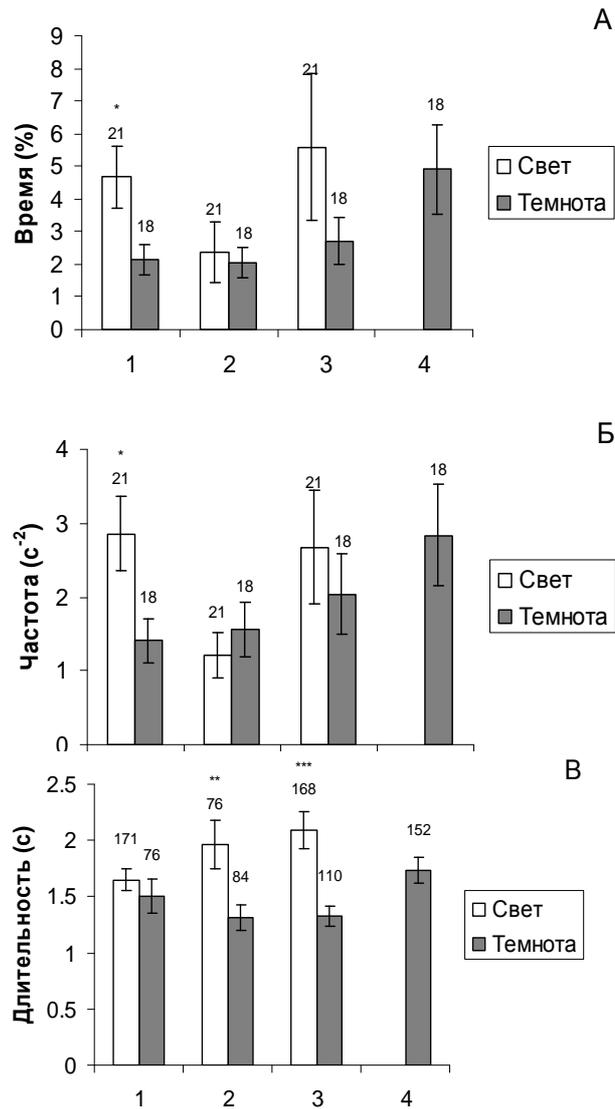


Рис. 9. Влияние условий освещенности

на параметры действия самки «выпячивание яйцеклада на бегу»:

По оси абсцисс последовательные периоды наблюдения: 1 – первые 5 минут 30-минутной тренировки с оплодотворенной самкой; 2 – последние 5 минут тренировки; 3 – тест с другой оплодотворенной самкой, 4 – тест с той же самкой после зажигания света. По оси ординат параметры выпячиваний. Показаны средние значения со стандартными ошибками. Числа над столбиками – размер выборки.

\* Достоверное отличие поведенческих показателей на свету и в темноте (двусторонний t-критерий для независимых выборок).

Сравнения последовательных периодов (двусторонний парный t-критерий):

А: Свет: (2-1)\*\*; (3-1)НД; (3-2)НД. Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)\*; (4-3)НД. Б: Свет: (2-1)\*\*\*; (3-1)НД; (3-2)НД. Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)НД. В: Свет: (2-1)НД; (3-1)\*; (3-2)НД.

Темнота: (2-1)НД; (3-1)НД; (4-1)НД; (3-2)НД; (4-2)НД; (4-3)\*\*.

Характерно, что более выраженному торможению были подвержены те элементы ухаживания, которые изначально (у наивных самцов) обеспечивались зрительной стимуляцией. Это дает основание утверждать, что зрительные стимулы, наряду с хемосенсорными, являются условными стимулами, привлекательность которых снижается в результате выработки условнорефлекторного подавления ухаживания.

Мы обнаружили, что в регуляции интенсивности ухаживания самца важную роль играет такое действие самки как выпячивание яйцеклада. По-видимому, его исполнение стимулируется зрительным образом самца, так как на свету его частота примерно в два раза выше, чем в темноте. Большинство выпячиваний в покое стимулирует ухаживание самца либо не вызывает никакого эффекта, так как интенсивность ухаживания до выпячивания уже была максимальной. Существенно меньшая часть выпячиваний тормозит ухаживание. Выпячивания на бегу в большинстве своем тормозят ухаживание самца или не вызывают изменение МИУ. Тот факт, что наиболее выраженные стимулирующие и тормозные эффекты выпячиваний наблюдались в темноте, свидетельствует о том, что в их восприятии зрение не играет существенной роли.

Выявлены элементы ухаживания самца, производящие максимальный провоцирующий эффект на выпячивание самкой яйцеклада на бегу: лапанье, лизание и попытка копуляции, т.е. те элементы ухаживания, в ходе которых осуществляется вкусовое восприятие самцом кутикулярных углеводов самки. В покое к провоцирующим выпячивание действиям добавлялись те, что опосредуют ольфакторное восприятие. Возможны две причины различий в действии на ухаживание самца выпячиваний в покое и на бегу. Первая, существуют два типа выпячиваний – стимулирующее и тормозное. Стимулирующее провоцируется зрительным и слуховым восприятием самца самкой и чаще происходит в покое. Тормозное производится в ответ на прикосновение самца (лапанье, лизание, попытка копуляции) и чаще происходит на бегу. Второе предположение состоит в том, что все выпячивания производят стимулирующий эффект через обонятельное восприятие феромонов, испускаемых самкой во время выпячивания яйцеклада. Подавление ухаживания происходит при вкусовом восприятии во время прикосновения самца к брюшку самки, которое, в свою очередь, стимулирует выпячивание яйцеклада. Кажущийся тормозный эффект выпячиваний на бегу происходит из-за их совпадения с прикосновениями самца.

Кроме того, мы выявили изменения поведения самки в ходе выработки условнорефлекторного подавления ухаживания на свету. В результате тренировки изменялись частота и длительность выпячиваний яйцеклада на бегу. Эти изменения, по крайней мере длительность, были частично вызваны модификациями поведения самца, так как при замене самки не происходило изменений в длительности выпячиваний на бегу. Отсутствие в темноте изменений параметров выпячивания на бегу свидетельствует об участии в них зрительных стимулов.

**Выводы.** 1. Обнаружены различия в соотношении элементов поведения, составляющих ритуал ухаживания, на свету и в темноте. Выявлены элементы ухаживания, которые стимулируются зрительным образом самки: пре-

следование, вибрация в покое и попытка копуляции.

2. Условнорефлекторное подавление ухаживания успешно вырабатывается и без участия зрения (в темноте), однако на свету и в темноте торможению подвержены разные элементы ухаживания самца.

3. Зрительные стимулы являются условными при выработке условнорефлекторного подавления ухаживания на свету.

4. Установлена роль выпячивания яйцеклада оплодотворенной самкой в регуляции интенсивности ухаживания самца. Выпячивания в покое производят стимулирующий ухаживание эффект, выпячивания на бегу – тормозный. Максимальным эффектом, провоцирующим выпячивание яйцеклада, обладают лапанье, лизание и попытка копуляции.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Камышев Н.Г., Беседина Н.Г., Панова А.А., Брагина Ю.В., Камышева Е.А., Тимофеева Е.А., Даниленкова Л.В. Усовершенствованный подход к регистрации и анализу поведения ухаживания у дрозофилы // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 10, №31(91). С. 193 – 199.
2. Hall J.C. The mating of a fly // Science. 1994. №264. P. 1702 – 1714.
3. Joiner M.A., Griffith L.C. Visual input regulates circuit configuration in courtship conditioning of *Drosophila melanogaster* // Learning & Memory. 2000. № 7. P. 32 – 42.
4. Marcow T.A. Behavioral and sensory basis of courtship success in *Drosophila melanogaster* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1987. № 84. P. 6200 – 6204.
5. Siegel R.W., Hall J.C. Conditioned responses in courtship behaviour of normal and mutant *Drosophila* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1979. №76. P. 3430 – 3434.
6. Sturtevant A.H. Experiments on sex recognition and the problems of sexual selection in *Drosophila* // Animal Behaviour. 1915. №5. P. 351 – 366.

#### THE ROLE OF VISUAL STIMULI IN *DROSOPHILA* SEXUAL BEHAVIOR

**A.A. Panova, J.V. Bragina, N.G. Kamyshev**

Pavlov Institute of Physiology of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg

*Sexual behavior of *Drosophila melanogaster* Meigen is a multimodal innate behavior, which can be modified by individual experience. This paper shows that: (1) the structure of the mating ritual depends on visual perception; (2) visual stimuli serve as conditioned signals in the suppression of mating ritual. The extrusion of the ovipositor can change the behavior of male, either increasing the intensity of mating (extrusion of the ovipositor at rest) or decreasing it (extrusion of the ovipositor while running).*