Автор: Administrator
16.01.2013 15:19 -

У африканских бабочек *Bicyclus anynana* окраска и брачное поведение самцов и самок зависят от условий, в которых развивались личинки. При высоких температурах, соответствующих сезону дождей, ультрафиолетовый брачный узор на крыльях самцов становится ярче, самцы активно ухаживают за самками, а те проявляют избирательность. В сухой сезон самки становятся неразборчивыми и сами ухаживают за привередливыми и менее ярко окрашенными самцами. Как выяснилось, при этом меняется еще и зрение бабочек. У привередливых самок дождливого сезона экспрессия генов светочувствительных белков — опсинов — повышена по сравнению с самками, родившимися в сухой сезон, а привередливые самцы сухого сезона обладают более крупными омматидиями (структурными единицами сложного глаза насекомого). Это согласуется с тем, что привередливому полу требуется более острое зрение, чтобы различать достоинства потенциальных партнеров, в то время как неизбирательный пол может «сэкономить» на зрении. Впрочем, на размере глаз это не отразилось: у самцов глаза всегда крупнее, чем у самок, а в дождливый сезон у обоих полов глаза больше, чем в засушливый. По-видимому, половой и сезонный диморфизм в строении глаз контролируются не только половым отбором.

У многих живых существ на основе одного и того же генотипа может развиться несколько альтернативных фенотипов, причем выбор пути развития определяется условиями среды. Это явление называют полифенизмом (см. Выведена гусеница, меняющая цвет при нагревании, «Элементы», 09.02.2006). Типичный пример полифенизма — касты у общественных насекомых.

Для африканских бабочек *Bicyclus anynana* характерен сезонный полифенизм. В Малави, где они живут, сезонов два: сухой и дождливый. Соответственно, существуют две формы бабочек: DS (dry season, сухой сезон) и WS (wet season, дождливый сезон). Если гусеницы развиваются при температуре ниже 19°C (что соответствует сухому сезону), из них выводятся бабочки DS, при температуре выше 24°C — WS. Формы сильно различаются по окраске, особенно по узору на нижней стороне крыльев (рис. 1 A, B).

В прошлом году Антония Монтейро (Antónia Monteiro) и ее коллеги из Йельского университета обнаружили удивительный факт: оказалось, что у *B. anynana*

в зависимости от сезона меняется не только внешний вид, но и брачное поведение, причем самцы и самки фактически меняются ролями (Prudic *et al*., 2011).

У бабочек WS ситуация стандартная: самцы активно ухаживают за самками, а те придирчиво выбирают. Ухаживание у *B. anynana* строго ритуализовано: ухажер садится в поле зрения самки и в быстром темпе то открывает, то закрывает крылья, демонстрируя «глазки» на верхней стороне передних крыльев. Из всего орнамента ключевую роль в соблазнении партнерши играет маленький ярко-белый «зрачок» в центре глазка, отражающий свет в ультрафиолетовом диапазоне. Если его закрасить, самец становится непривлекательным для самок. При этом самцы избирательности не демонстрируют. У самок есть такие же глазки с ультрафиолетовыми «зрачками», но если их закрасить, самка не становится менее желанной: самцы будут так же активно ухаживать за ней, как и за любой другой.

У бабочек DS всё оказалось наоборот: самка хлопает крылышками перед самцом, а тот придирчиво оценивает, достаточно ли ультрафиолетовы её «зрачки». И теперь уже самке становится всё равно, в каком состоянии глазки на крыльях у ее избранника. Это неожиданное открытие позволило объяснить наличие почти одинаковых брачных узоров у самок и самцов.

В чем состоит адаптивный смысл сезонной инверсии половых ролей, пока можно сказать лишь предположительно. У насекомых самки нередко получают при спаривании дополнительный «бонус» в виде съедобных подарков или каких-то полезных веществ, входящих в состав семенной жидкости (см. Хороший подарок — залог долгой копуляции, «Элементы», 30.12.2011). Съедобных подарков бабочки не дарят, но, по-видимому, самцы DS передают самкам вместе со сперматофором некие ценные вещества. Это видно из того, что копуляция с самцом DS (но не WS) увеличивает продолжительность жизни самки, лишенной доступа к пище. При этом на продолжительность жизни самца DS копуляции, наоборот, влияют отрицательно. Самцам WS секс не сокращает жизнь, но и самки, спарившиеся с ними, живут не дольше девственниц.

Может быть, в сухой сезон, когда пищи для взрослых бабочек мало, мужской «подарок» служит самке важным подспорьем, повышающим выживаемость потомства.
В результате самцы в сухой сезон становятся «дефицитным ресурсом», за который самкам приходится конкурировать друг с другом, что и приводит к инверсии половых ролей.

В дождливый сезон самка сама себя обеспечивает. Выживаемость потомства уже не так сильно зависит от мужского вклада, поэтому отбор «экономит» на нем. Теперь самцам выгоднее соблазнить побольше самок, поменьше вкладываясь в каждую связь. Поэтому в дефиците оказывается не мужской, а женский репродуктивный ресурс. Самцы начинают конкурировать за самок, которые теперь могут и попривередничать. Аналогичное явление (инверсия половых ролей и превращение самцов в «выбирающий» пол при недостатке пищи) экспериментально показано у кузнечиков, у которых питательный сперматофор является ценным подспорьем для голодающей самки (D. T. Gwynne & L. W. Simmons, 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect).

В новом исследовании Монтейро и ее коллег, результаты которого опубликованы в журнале *BMC Evolutionary Biology*, авторы задаются вопросом, не распространяется ли сезонный полифенизм у бабочек *B. anynana* также и на их зрительное восприятие. Авторы предположили, что зрение может быть сильнее развито у «выбирающего» пола, поскольку ему нужно хорошо разбираться в нюансах окраски претендентов. «Ухаживающий» пол, напротив, может немного сэкономить на глазах и светочувствительных белках — опсинах — поскольку их производство — дело дорогостоящее, а фоторецепторы у насекомых потребляют много энергии даже в состоянии покоя.

Исследователи выращивали гусениц при 27°C, чтобы получить бабочек WS, и при 17°C, чтобы вывести бабочек DS. Для начала они проверили, различаются ли «зрачки» на крыльях двух форм по яркости ультрафиолетовой окраски. Оказалось, что половой и сезонный диморфизм по этому признаку вполне соответствует теоретическим ожиданиям. Сильнее всего отражают ультрафиолет «зрачки» самцов WS (ухаживающих и неразборчивых), за ними следуют самки DS, самки WS, и, наконец, самые тусклые «зрачки» характерны для самцов DS (выбирающих). Различия, о которых идет речь, не видны человеческому глазу: нам все эти «зрачки» кажутся одинаково белыми.

Авторы сопоставили размер глаз, размер омматидиев (элементарных структурных единиц сложного глаза насекомого) и уровень экспрессии всех трех опсиновых генов у самцов и самок DS и WS. Хотя каждый из трех опсинов *B. anynana* специализирован на своей длине волны (поэтому их можно условно назвать «ультрафиолетовым», «синим» и «желто-зеленым»), все они способны воспринимать ультрафиолетово-белое излучение широкого спектра, отражаемое «зрачком» (рис. 2).

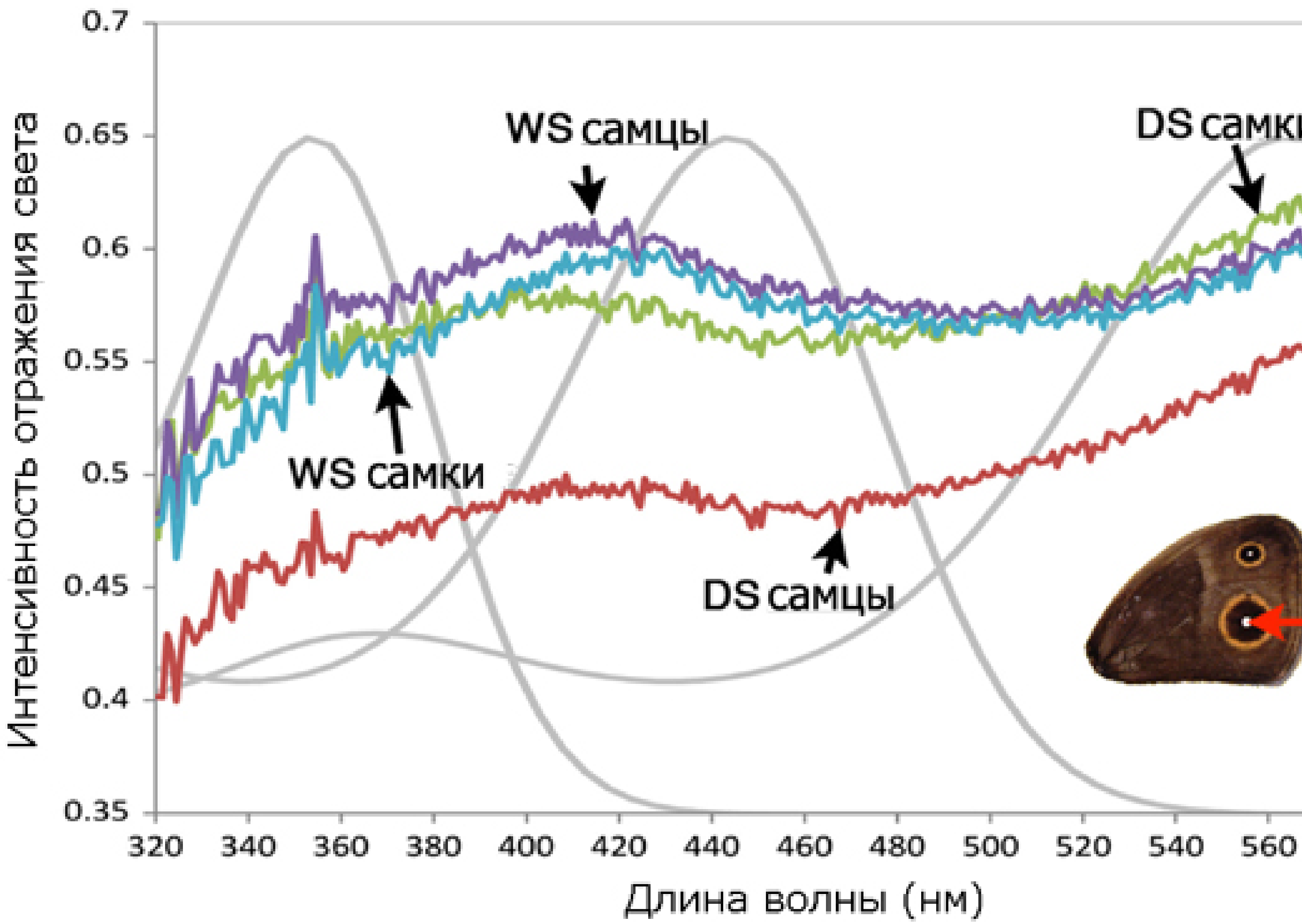

Рис. 2. Интенсивность отраж*вертикальная ось* «зрачком») на крыле (зависимости от дли*горизо*

Измерения глаз лишь отчасти подтвердили ожидания авторов. Оказалось, что у самцов глаза всегда больше, чем у самок, а в пределах каждого пола они больше у WS, чем

у DS. Число омматидиев подчиняется тем же закономерностям. То, что у привередливых самок WS глаза крупнее и омматидиев больше, чем у неизбирательных самок DS, соответствует ожиданиям. Но у самцов наблюдается то же самое, а это уже против ожиданий. Размер омматидиев оказался максимальным у привередливых самцов DS (в соответствии с ожиданиями); у самок по этому признаку нет достоверных сезонных различий.

Уровень экспрессии всех трех опсиновых генов в глазах у самцов оказался одинаково высоким независимо от сезона. У самок, напротив, он подвержен сезонному полифенизму. Самки DS (ухаживающие) характеризуются пониженным уровнем экспрессии опсиновых генов. У самок WS (выбирающих) этот уровень так же высок, как и у самцов. По-видимому, самки действительно «экономят» на хорошем зрении, когда им не нужно разглядывать пятнышки на крыльях потенциальных партнеров. Самцы, однако, в подобной экономии замечены не были.

очистка вентиляции

Таким образом, ожидания авторов подтвердились лишь отчасти. Соответствуют ожиданиям сезонные изменения размера омматидиев у самцов и уровня экспрессии опсиновых генов у самок. Изменения размера глаз и числа омматидиев требуют других объяснений. Например, большие глаза у бабочек WS могут быть связаны с тем, что в дождливый сезон среда, в которой живут бабочки, в целом разнообразнее, а сами бабочки активнее, поэтому им требуется более острое зрение, чтобы искать пищу, партнеров и избегать опасностей. Или, может быть, им выгодно «экономить» на дорогостоящем зрительном аппарате в сухой сезон, когда главная задача — пережить его.

Всё это еще предстоит исследовать. А пока авторы останавливаются на предположении, что половой и сезонный диморфизм в строении зрительных органов у *B.□ anynana*
, вероятно, является результатом сложного взаимодействия между половым отбором, «обычным» естественным отбором и различными физиологическими и эмбриологическими ограничениями, сужающими круг возможных адаптивных изменений зрительного аппарата.