

УДК 575.17:575.827:577.152.3:595.773.4

А.М. АНДРИЕВСКИЙ, В.Н. ТОЦКИЙ

Одесский национальный университет им. И.И. Мечникова  
E-mail: andriev\_scar@mail.ru

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА  
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ  
ПОПУЛЯЦИИ  
*DROSOPHILA MELANOGASTER*,  
ПОЛИМОРФНОЙ ПО ЛОКУСУ  
 $\beta$ -ФИЛЬНОЙ КАРБОКСИЭСТЕРАЗЫ**



*Методом диск-электрофореза в полиакриламидном геле изучали полиморфизм  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы (К.Ф. 3.1.1.2) у самцов и самок имаго экспериментально созданной популяции *Drosophila melanogaster* Meigen дикого типа (Одесская 1). Электрофоретически обнаружено две изоформы соответствующего фермента и три фенотипических класса, неравномерно представленных в группах самцов и самок. Определены частоты аллелей, кодирующих соответствующие изоформы  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы, а также генотипов, имеющих количественные и качественные различия по исследуемой ген-энзимной системе. Установлены отклонения наблюдаемых частот генотипов от теоретически ожидаемых. Обсуждается влияние естественного отбора, направленного на уменьшение частоты встречаемости одного из аллелей исследуемого гена.*

© А.М. АНДРИЕВСКИЙ, В.Н. ТОЦКИЙ, 2006

ISSN 0564–3783. Цитология и генетика. 2006. № 6

**Введение.** Одной из важнейших характеристик как природных, так и экспериментальных популяций является их генетическая гетерогенность, в основе которой может лежать полиморфизм целого ряда локусов [1–3].

При использовании электрофоретического метода исследования в отдельных природных и экспериментальных популяциях (в частности, в популяциях дрозофилы) удалось определить соотношение разных фенотипических классов и частоты аллельных генов, контролирующих конкретные признаки или свойства [4–7]. На основании полученной информации оценена роль отдельных аллельных генов в формировании механизмов онтогенетической и филогенетической адаптации [6–13].

В настоящей работе ставилась цель определить аллельное состояние локуса  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы ( $\beta$ -*Est*) у особей экспериментально созданной популяции *Drosophila melanogaster* дикого типа, изучить приспособленность разных (по этому локусу) генотипов, а также генетическую структуру указанной популяции по локусу  $\beta$ -*Est* в условиях ее стандартного содержания.

**Материалы и методы.** Объектом исследования служила экспериментально созданная популяция *Drosophila melanogaster* Meigen, исходно полученная от скрещивания нескольких родоначальных пар плодовых мушек, которые были отловлены в Одесском регионе в 1980 г. В течение всего начального периода разведения в культуре очередные поколения, образующиеся в результате нетесного инбридинга (скрещивания сибсов и полусибсов) подвергали тщательному отбору на чистоту по таким доминантным признакам, как красно-коричневая окраска фасеток глаз, умеренная пигментация хитинового покрова, а также нормальная форма крыла. Таким образом, лабораторная популяция по указанным признакам представляла собой совокупность мух линии дикого типа, сходную по фенотипическим характеристикам со стандартной линией *Normal*.

До начала эксперимента (январь—май 2005 г.) все предыдущие поколения (1980–2004 гг.) популяции находились в условиях постоянной температуры (25 °С) и круглосуточного затемнения на стандартной питательной среде [14]. Изучаемая экспериментальная популяция в каждом очередном поколении разновозраст-

ных особей была представлена как минимум 10—12 семьями общей численностью более 1000 особей. В ходе выполнения работы получены данные по анализу 360 трехдневных самцов и самок. При длительном содержании мух указанной популяции полностью исключали действие таких факторов, как миграция, искусственный отбор, не допускали репродуктивного перекрытия поколений, исключали действие на мух мутагенных и других факторов. Созданная популяция представлялась условно панмиктической и была достаточно большой, чтобы противостоять дрейфу того или иного аллеля изучаемого гена.

Поскольку в течение восьми поколений параметры исследуемой популяции по изучаемому биохимическому признаку (экспрессия  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы) существенно не изменялись, установившуюся популяционную систему по аллельному составу локуса  $\beta$ -карбоксиэстеразы считали относительно равновесной.

Генетический полиморфизм в экспериментальной популяции плодовой мушки по локусу  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы ( $\beta$ -Est, хромосома III) изучали, определяя у отдельных особей экспрессию изоформ указанного фермента после электрофоретического разделения тканевых белков и стандартного окрашивания гелей на  $\beta$ -фильную эстеразу [15].

После электрофореза гели сканировали и анализировали с помощью специальной компьютерной программы «АнаИС», позволяющей проводить качественную и количественную оценку интенсивности окрашивания изоформ карбоксиэстераз [15].

Фенотипы и соответствующие им генотипы исследуемых особей устанавливали по наличию либо отсутствию в гелевом блоке тех или иных продуктов аллельных генов локуса  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы.

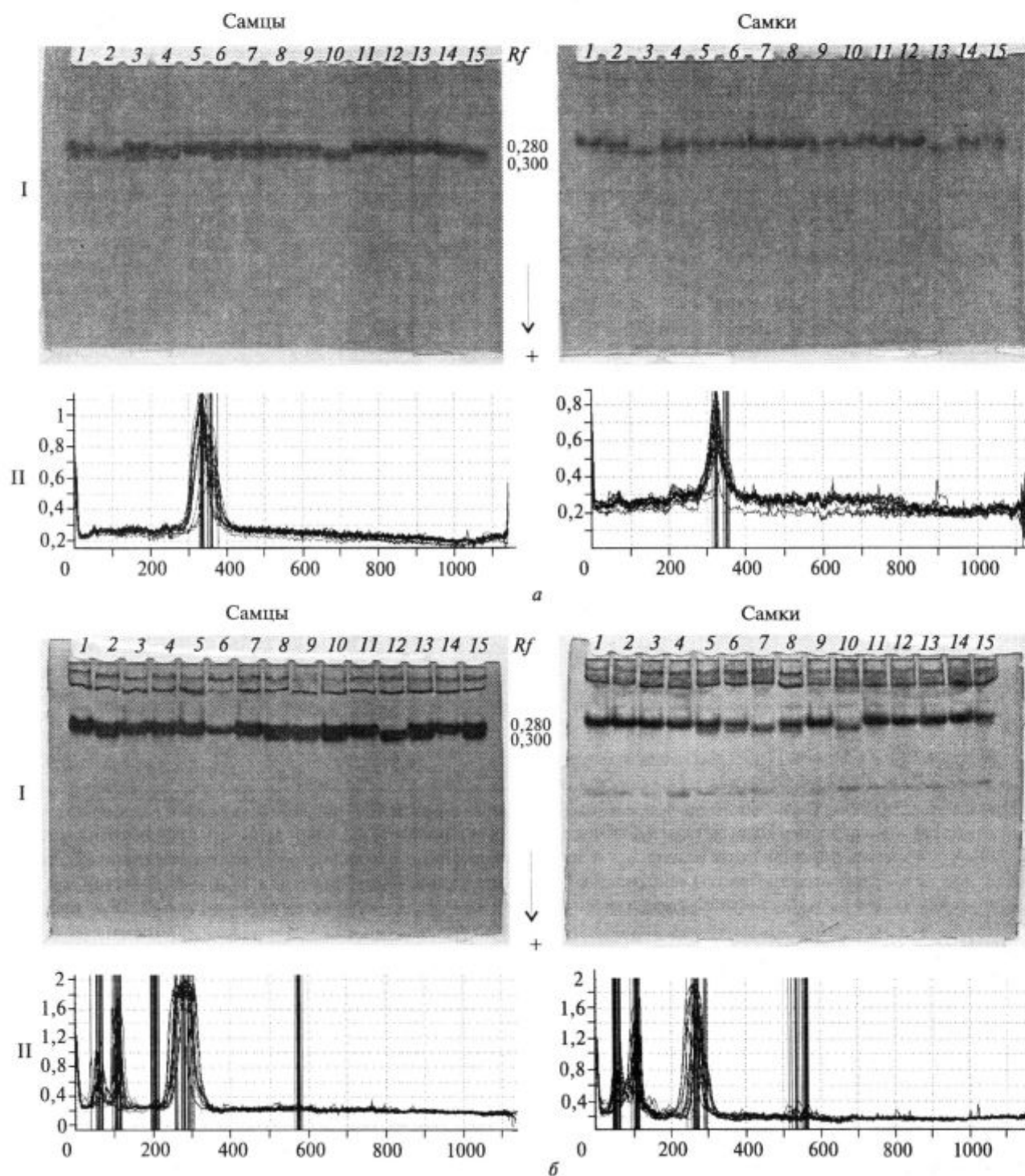
Концентрацию аллелей  $S(p)$  (доминант) и  $F(q)$  (рецессив) гена  $\beta$ -эстеразы у самцов и самок популяции определяли согласно [16]. Стандартные ошибки ( $m_p$  и  $m_q$ ) для частот аллелей находили по формулам [2]. Ожидаемые частоты генотипов находили согласно уравнению Харди—Вайнберга [1, 17]. Отклонение наблюдаемых результатов от ожидаемых оценивали, используя метод вычисления статис-

тических ошибок [17]. Соответствие расщепления признаков теоретически ожидаемому оценивали с помощью метода  $\chi^2$  [17].

Относительную приспособленность ( $w$ ) и коэффициент отбора ( $s$ ) для каждого генотипа находили в соответствии с рекомендациями [1, 16].

**Результаты исследований и их обсуждение.** Гистохимическое выявление изоформ  $\beta$ -карбоксиэстеразы после их электрофоретического разделения показало наличие у имаго дрозофилы двух растворимых форм этого фермента. Одна из форм, электрофоретически более подвижная ( $F$ ), характеризуется величиной  $Rf$ , равной 0,300; другая, менее подвижная ( $S$ ), имеет показатель относительной электрофоретической подвижности 0,280. Обе изоформы на электрофореграммах хорошо проявляются при использовании в качестве субстратов нафтоловых эфиров уксусной и пропионовой кислот, что дает возможность безошибочно идентифицировать эти формы фермента как самостоятельные продукты разных аллелей локуса  $\beta$ -Est (рис. 1).

Следует отметить, что экспрессия обоих аллельных генов исследуемой  $\beta$ -карбоксиэстеразы значительно выше у самцов, нежели у самок. Согласно данным компьютерной денситометрии, оптическая плотность окрашенных зон, соответствующих локализации фермента в геле, на зимограммах самцов в 2,5—3 раза превосходит аналогичный показатель при исследовании самок. Такая закономерность прослеживается всегда, независимо от того, какой субстрат (либо комбинация субстратов) используется для обнаружения активности изоформ изучаемой  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы. То обстоятельство, что аллельные варианты исследуемой эстеразы обладают весьма сходными физико-химическими и биохимическими свойствами (в частности, сходной растворимостью, электроподвижностью, субстратной специфичностью, чувствительностью к химическим реагентам и др.), дает основание считать их аллозимами, т.е. продуктами разных аллелей одного гена. В полном соответствии с этим электрофоретически как у самцов, так и у самок по локусу исследуемой  $\beta$ -карбоксиэстеразы было выявлено два класса гомозигот и один класс гетерозигот (рис. 1). Представители одного из выявленных



**Рис. 1.** Экспрессия аллозимов  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы у половозрелых самцов и самок *Drosophila melanogaster*, определяемых по  $\beta$ -нафтилацетату (а) и  $\alpha$ -нафтилпропионату (б). На электрофореграммах (I): 1–15 — номера слотов; *Rf* — относительная электрофоретическая подвижность; стрелкой указано направление движения ферментов в гелевом блоке. На денситограммах (II): по горизонтали — длина трека (пиксели), по вертикали — оптическая плотность ( $\Delta D_0$ , отн. ед.); вертикальными линиями отмечена точная локализация изоформ на соответствующем треке гелевого блока

Генетическая характеристика экспериментальной популяции *Drosophila melanogaster* дикого типа, полиморфной по локусу β-фильной карбоксиэстеразы

Популяционные параметры	Величины популяционных параметров								
	Подгруппа ♂♂			Подгруппа ♀♀			Группа ♂♂♀♀		
	ex	f	%	ex	f	%	ex	f	%
<i>N</i>	> 500			>500			>>1000		
<i>n</i>	180			180			360		
<i>n<sub>SS</sub></i>	109			131			240		
<i>n<sub>SF</sub></i>	59			42			101		
<i>n<sub>FF</sub></i>	12			7			19		
<i>p<sub>(S)</sub></i>		0,769			0,844			0,807	
			76,9			84,4			80,7
<i>m<sub>p(S)</sub></i>		0,036			0,037			0,026	
			3,6			3,7			2,6
<i>q<sub>(F)</sub></i>		0,231			0,156			0,193	
		23,1				15,6			19,3
<i>m<sub>q(F)</sub></i>		0,024			0,020			0,016	
			2,4			2,0			1,6
<i>p<sub>SS</sub></i>		0,606			0,728			0,667	
			60,6			72,8			66,7
<i>pq<sub>SF</sub></i>		0,328			0,233			0,281	
		32,8			23,3			28,1	
<i>q<sub>FF</sub></i>		0,067			0,039			0,053	
			6,7			3,9			5,3
<i>w<sub>0</sub></i>		1			1			1	
<i>w<sub>1</sub></i>		0,541			0,320			0,421	
<i>w<sub>2</sub></i>		0,111			0,054			0,079	
<i>s<sub>0</sub></i>		0			0			0	
<i>s<sub>1</sub></i>		0,459			0,680			0,579	
<i>s<sub>2</sub></i>		0,889			0,946			0,921	

Примечание. *N* — численность самцов, самок и популяции в целом; *n* — численность особей в выборках; *n<sub>SS</sub>* — численность гомозиготных доминантов; *n<sub>SF</sub>* — численность гетерозигот; *n<sub>FF</sub>* — численность гомозиготных рецессивов; *p<sub>(S)</sub>* — частота доминантного аллеля; *q<sub>(F)</sub>* — частота рецессивного аллеля; *p<sub>SS</sub>* — частота доминантного генотипа; *pq<sub>SF</sub>* — частота гетерозиготного генотипа; *q<sub>FF</sub>* — частота рецессивного генотипа; *m<sub>p(S)</sub>* и *m<sub>q(F)</sub>* — стандартные ошибки для частот доминантного и рецессивного аллелей; *ex* — количество особей, *f* — доля от 1, % — процент от 100; *w<sub>0</sub>*, *w<sub>1</sub>* и *w<sub>2</sub>* — относительная приспособленность каждого генотипа; *s<sub>0</sub>*, *s<sub>1</sub>* и *s<sub>2</sub>* — коэффициенты селекции соответствующих генотипов.

трех генотипических классов характеризуются наличием лишь одного высокоактивного медленноподвижного аллозима β-фильной эстеразы *S* (продукт *S*-аллеля гена β-эстеразы). У особей второго класса наряду с достаточно четко выраженной *S*-формой присутствует менее активная, однако электрофоретически более подвижная *F*-форма. Наконец, третий класс образуют самцы и самки, у которых обнаруживается только быстроподвижный генопродукт — *F*. Приведенные данные свидетельствуют об аутосомной локализации соответствующего генного локуса и, следовательно, об отсут-

ствии сцепления с полом в процессе наследования указанных изоформ β-карбоксиэстеразы.

Наличие в исследуемой популяции трех выявленных генотипических классов (β-*Est<sup>S</sup>/β-Est<sup>S</sup>*, β-*Est<sup>S</sup>/β-Est<sup>F</sup>* и β-*Est<sup>F</sup>/β-Est<sup>F</sup>*) указывает на то, что наследование изоформ изучаемой β-эстеразы осуществляется в соответствии с закономерностями менделевского моногибридного расщепления. Наличие у гетерозигот двух (а не большего числа) электрофоретически выявляемых молекулярных форм эстеразы указывает на то, что каждый из аллозимов по сво-

ей структуре является мономерным белком. Этот аргумент подтверждает мнение о моногенной детерминации указанных изоформ.

Характер экспрессии и другие особенности двух разных аллелей, входящих в состав гетерозиготного генотипа, указывают на доминантно-рецессивный тип взаимодействия этих аллелей. Можно полагать, что *S*-аллель  $\beta$ -карбоксиэстеразы является условно доминантным, а *F*-аллель — условно рецессивным. Это мнение подтверждается результатами проведенных популяционно-генетических исследований.

В случае селективной равноценности всех генотипов исследуемой популяции можно было бы ожидать их соотношения 1 : 2 : 1, где  $1/4$  составляли бы гомозиготы  $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>,  $1/2$  — гетерозиготы  $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>F</sup> и  $1/4$  — гомозиготы  $\beta$ -*Est*<sup>F</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>F</sup>. При этом, как и в идеальной популяции, из поколения в поколение указанные частоты генотипов и аллельных генов  $\beta$ -фильной эстеразы оставались бы неизменными.

Однако, как показали результаты генно-частотного анализа (табл. 1), в искусственно созданной популяции дрозофилы в подгруппе самцов аллель, кодирующий условно доминантный *S*-генопродукт, встречается с частотой (*p*) 0,769, тогда как встречаемость условно рецессивного аллеля *F*(*q*) составляет лишь 0,231. При этом наблюдаемые частоты генотипов  $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>,  $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>F</sup> и  $\beta$ -*Est*<sup>F</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>F</sup> составили 0,606; 0,328 и 0,067 соответственно. В подгруппе самок аллель *S* имеет более высокую концентрацию (*p* = 0,844), а вариант *F* встречается в 1,5 раза реже, чем у самцов (*q* = 0,156). Наблюдаемое несовпадение частот соответствующих аллелей у самцов и самок, по-видимому, связано с более низким уровнем жизнеспособности особей женского пола с гомозиготно-рецессивным генотипом. Оказалось, что в популяции содержание самок с генотипом  $\beta$ -*Est*<sup>S</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>S</sup> достигает 72,8 %, гетерозиготных — 23,3 %, а самки с генотипом  $\beta$ -*Est*<sup>F</sup>/ $\beta$ -*Est*<sup>F</sup> составляют всего лишь 3,9 %. В табл. 1 наряду с популяционно-генетическими параметрами отдельно самцов и самок представлены показатели, характеризующие популяцию в целом. Судя по самой высокой частоте встречаемости, особи с *SS*-генотипом как среди самок, так и среди самцов оказыва-

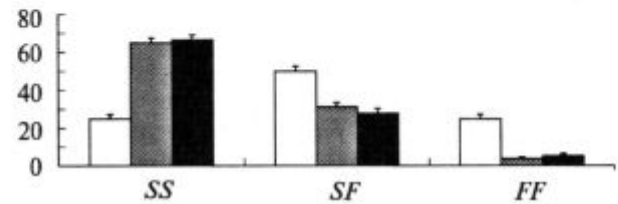


Рис. 2. Соотношение фенотипических классов в экспериментальной и равновесной популяциях *Drosophila melanogaster*, полиморфных по локусу  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы: по вертикали — %; по горизонтали — фенотипические классы; *SS* — гомозиготные доминанты, *SF* — гетерозиготы, *FF* — гомозиготные рецессивы; в процентах выражено количество особей в каждом генотипическом классе (за 100 % принимали численность всей популяции). □ — распределение генотипов в идеальной популяции с соотношением аллелей 1 : 1, ■ — ожидаемое распределение генотипов в равновесной популяции с экспериментально найденным соотношением аллелей, ■ — наблюдаемое распределение генотипов в исследуемой популяции

ются наиболее приспособленными (*w* = 1). Относительная приспособленность гетерозиготных и гомозиготно-рецессивных форм в изучаемой популяции составила в среднем 0,421 и 0,079 соответственно.

Согласно найденным показателям *w*, коэффициенты отбора (*s*) для последних двух генотипов составили 0,579 и 0,921 (табл. 1).

Используя формулу Харди—Вайнберга, рассчитали частоту указанных трех генотипов для равновесной популяции, имеющей такую же частоту аллельных генов, как и исследуемая экспериментальная популяция. При сравнении частот генотипов в указанных двух популяциях методом  $\chi^2$  не выявлено статистически достоверных различий, что свидетельствует об отсутствии аномального влияния факторов динамики на генетическую структуру экспериментальной популяции.

Тем не менее по частотам аллелей  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы, а также по соотношению соответствующих генотипов созданная популяция сильно отличается от равновесной популяции с равным соотношением *S* и *F*-аллелей гена  $\beta$ -карбоксиэстеразы. В последнем случае частота гетерозиготных генотипов существенно превышает частоты гомозигот

Таблица 2

Ожидаемые и наблюдаемые соотношения фенотипических классов в экспериментальной популяции *Drosophila melanogaster* дикого типа, гетерогенной по локусу β-фильной карбоксиэстеразы

Параметры	Фенотипические классы и соответствующие им генотипы			Всего
	1/4 SS (p <sup>2</sup> )	1/2 SF (2pq)	1/4 FF (q <sup>2</sup> )	
А				
А-1				
O <sub>1</sub> ± s	90,0 ± 8,22	180,0 ± 9,49	90,0 ± 8,22	360
O <sub>2</sub> ± s	234,2 ± 9,05	112,1 ± 8,78	13,7 ± 3,63	360
H ± s	240,0 ± 8,95	101,0 ± 8,52	19,0 ± 4,25	360
d <sub>1</sub> ± s	150,0 ± 8,95	79,0 ± 8,52	71,0 ± 4,25	—
d <sub>2</sub> ± s	5,8 ± 8,95	11,1 ± 8,52	5,3 ± 4,25	—
А-2				
O	1	2	1	4
H ± s	2,67 ± 0,099	1,12 ± 0,095	0,21 ± 0,047	4
d ± s	1,67 ± 0,099	0,88 ± 0,095	0,79 ± 0,047	—
t	16,9	9,3	16,8	—
Б				
Б-1				
O <sub>1</sub>	90,0	180,0	90,0	360
O <sub>2</sub>	234,2	112,1	13,7	360
H	240,0	101,0	19,0	360
H-O <sub>1</sub>	150,0	-79,0	-71,0	0
H-O <sub>2</sub>	5,8	11,1	5,3	0
(H-O <sub>1</sub> ) <sup>2</sup>	22500	6241	5041	—
(H-O <sub>2</sub> ) <sup>2</sup>	33,64	123,2	28,1	—
Σ (H-O <sub>1</sub> ) <sup>2</sup> / O <sub>1</sub>	250,0	34,7	56,0	340,7
Σ (H-O <sub>2</sub> ) <sup>2</sup> / O <sub>2</sub>	0,144	1,1	2,1	3,344
Б-2				
O <sub>1</sub>	0,25	0,50	0,25	1
O <sub>2</sub>	0,651	0,312	0,037	1
H	0,667	0,280	0,053	1
H-O <sub>1</sub>	0,417	-0,220	-0,197	0
H-O <sub>2</sub>	0,016	-0,032	0,016	0
(H-O <sub>1</sub> ) <sup>2</sup>	0,174	0,048	0,039	—
(H-O <sub>2</sub> ) <sup>2</sup>	0,0003	0,0010	0,0003	—
Σ (H-O <sub>1</sub> ) <sup>2</sup> / O <sub>1</sub>	0,696	0,096	0,156	0,948
Σ (H-O <sub>2</sub> ) <sup>2</sup> / O <sub>2</sub>	0,0004	0,0032	0,0070	0,0106

Примечание. А — расчет по методу нахождения статистических ошибок; Б — расчет по методу нахождения квадрата χ; А-1 и Б-1 — численное выражение значений; А-2 и Б-2 — долевое выражение значений; O<sub>1</sub> — ожидаемое число особей в фенотипическом классе или их доля для равновесной популяции, O<sub>2</sub> — ожидаемое число особей в фенотипическом классе или их доля для равновесной популяции; H — наблюдаемое число особей в фенотипическом классе или их доля; s — статистическая ошибка; d<sub>1</sub> — разница между ожидаемыми (для равновесной популяции) и наблюдаемыми значениями (в данном случае намного превышает s); d<sub>2</sub> — разница между ожидаемыми (для реальной популяции) и наблюдаемыми значениями (в этом варианте ненамного отклоняется от s); t — критерий достоверности (здесь >> 4,3, что указывает на неслучайность отклонений H от O<sub>1</sub> с вероятностью p > 0,99).

(рис. 2). В противоположность этому в исследуемой экспериментальной популяции наблюдается повышение частоты гомозиготных доминантов (β-Est<sup>S</sup>/β-Est<sup>S</sup>) в 2,7 раза и снижение концентрации гетерозигот (β-Est<sup>S</sup>/β-Est<sup>F</sup>) и гомозиготных рецессивов (β-Est<sup>F</sup>/β-Est<sup>F</sup>) в 1,8 и 4,7 раза соответственно по сравнению с теоретически ожидаемыми частотами в случае селективной равноценности аллельных генов β-эстеразы. В то же время соотношение разных генотипов в изучаемой экспериментальной популяции практически совпадает с теоретически ожидаемым распределением гомозигот и гетерозигот в многочисленной реальной панмиктической популяции (табл. 2). Поскольку рассчитанный показатель χ<sup>2</sup>, равный 3,344, оказался гораздо ниже табличного — 5,990 при P < 0,05, то процесс, вызывающий асимметрию генетической структуры экспериментальной популяции по изучаемому признаку можно считать закономерным. Полученные результаты дают право отбросить нулевую гипотезу, согласно которой наблюдаемое в эксперименте соотношение генотипических классов должно было быть представлено, как 1 : 2 : 1. Найденная величина χ<sup>2</sup><sub>1</sub> (340,7) во много раз превышает заданное значение в таблице Фишера (5,66) при уровне значимости 0,05 и двух степенях свободы. Таким образом, полученные данные прямо указывают на то, что при исключении либо сведении до минимума действия таких факторов, как поток генов (миграция), мутационный процесс, дрейф аллелей, искусственный отбор, рассматриваемая популяция из поколения в поколение подвергается постоянному действию естественного отбора, давление которого направлено, прежде всего, на фенотипы, характеризующиеся наличием F-аллозимов. При этом успех в воспроизводстве гомозиготных рецессивов во много раз ниже, чем гомозиготных доминантов и гетерозигот. В данном случае наиболее вероятным представляется действие полового отбора, который, по-видимому, нарушает панмиксию, поскольку гомозиготы, рецессивные по локусу β-фильной эстеразы, оказываются неконкурентоспособными по сравнению с гомозиготными доминантами и гетерозиготами. Априори можно предположить, что одной из причин этого явления являются нарушения

свободного скрещивания в исследуемой популяции вследствие несовпадения терминов полового созревания гомозиготных рецессивов, с одной стороны, и гомозиготных доминантов и гетерозигот, с другой. В пользу такого предположения свидетельствует тот факт, что отдельно полученная нами популяция чистолинейных мух, представленных гомозиготными рецессивами, успешно поддерживается в лаборатории в течение более 20 поколений. В отсутствие конкуренции с обладателями иных генотипов представители этой изогенной популяции  $\beta$ -эстеразы линии из поколения в поколение демонстрируют обычные для линии *Normal* уровни плодовитости, жизнеспособности и продолжительности жизни. Несомненно, для окончательного ответа на поставленные вопросы необходимы дальнейшие исследования.

**Выводы.** У особи экспериментальной популяции *Drosophila melanogaster* дикого типа электрофоретически выявлено две изоформы  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы (К.Ф. 3.1.1.2). Указанные изоформы являются аллозимами и обуславливают наличие в популяции трех фенотипических классов. Указанным фенотипическим классам соответствуют три класса генотипов: гомозиготно-доминантный ( $\beta$ -*Est<sup>S</sup>/* $\beta$ -*Est<sup>S</sup>*), гетерозиготный ( $\beta$ -*Est<sup>S</sup>/* $\beta$ -*Est<sup>F</sup>*) и гомозиготно-рецессивный ( $\beta$ -*Est<sup>F</sup>/* $\beta$ -*Est<sup>F</sup>*). Аллели, кодирующие быстроподвижный и медленноподвижный аллозимы  $\beta$ -эстеразы, в исследуемой популяции встречаются с разной частотой ( $p_{(S)} = 0,807$ ,  $q_{(F)} = 0,193$ ). В соответствии с этим частота гомозиготно-доминантного генотипа (0,667) значительно превышает частоту гомозиготно-рецессивного (0,053). Существенное отклонение наблюдаемого соотношения генотипов в исследуемой популяции дрозофилы от теоретически ожидаемого расщепления 1 : 2 : 1 указывает на действие естественного отбора, направленного на сокращение численности генотипов, которые содержат в гомозиготном состоянии аллель  $\beta$ -*Est<sup>F</sup>*.

**SUMMARY.** The polymorphism of  $\beta$ -phile carboxyesterase (E.C.3.1.1.2) in the males and females of the wild type (Odessa 1) experimental population of *Drosophila melanogaster* Meigen has been studied with the polyacrylamide disc-electrophoresis. Two isoforms of the enzyme and three phenotypic classes non-uniformly presented

among the males and females have been detected. The frequencies of the alleles encoding the corresponding isoforms of the  $\beta$ -phile carboxyesterase have been determined, as well as those of the genotypes that differed qualitatively and quantitatively with respect to the investigated gene-enzyme system. The deviations of the detected genotype frequencies from the theoretically expected ones were determined. The role of the natural selection directed towards the decreasing of the frequencies of the certain allele is discussed.

**РЕЗЮМЕ.** Методом диск-электрофорезу в полиакриламідному гелі вивчали поліморфізм  $\beta$ -фільної карбоксиэстерази (К.Ф. 3.1.1.2) у статевозрілих самців і самок експериментально створеної популяції *Drosophila melanogaster* Meigen дикого типу (Одеська 1). Электрофоретично виявлено два аллозими досліджуваного ферменту і відповідно три фенотипових класи, нерівномірно представлених серед самців і самок. Визначено частоти алелей, що кодують відповідні ізоформи  $\beta$ -фільної карбоксиэстерази, а також генотипів, що мають кількісні та якісні відмінності за експресивністю досліджуваної ген-ензимної системи. Встановлено відхилення частот генотипів, що спостерігаються, від теоретично очікуваного. Розглядається питання про вплив природного добору, спрямованого на зменшення частоти зустрічальності одного з алелей досліджуваного гена.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Айала Ф.Дж., Кайгер Дж. Современная генетика. — М.: Мир, 1988. — Изд. в 3-х томах. — Т. 3. — 332 с.
2. Глазко В.И., Созинов И.А. Генетика изоферментов животных и растений. — Киев : Урожай, 1993. — 528 с.
3. Голубцов А.С. Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм. — М.: Наука, 1988. — 168 с.
4. Харрис Г. Основы биохимической генетики человека. — М.: Мир, 1973. — 327 с.
5. Бочков Н.П., Захаров А.Ф., Иванов В.И. Медицинская генетика. — М.: Медицина, 1984. — 366 с.
6. Касинская С.И., Михайлова М.Е., Савченко В.К. Изменение генетической структуры экспериментальных популяций дрозофилы под влиянием экологических условий // Генетика. — 1992. — 28, № 10. — С. 58—66.
7. Межжерин С.В., Федоренко Л.В. Генетическая изменчивость черноморско-азовской сельди *Alosa pontica* (Eichwald, 1838) (Clupeiformes, Alosinae) Дуная: анализ биохимических генных маркеров // Цитология и генетика. — 2005. — 39, № 2. — С. 42—48.
8. Балакирев Е.С., Айала Ф.Дж. Нуклеотидная из-

- менчивость  $\beta$ -эстеразных генов в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Усп. соврем. биологии. — 2004. — **124**, № 4. — С. 378—389.
9. Тоцкий В.Н., Хаустова Н.Д., Андриевский А.М., Гандирук Н.Г., Белова Г.И., Есеркепова Е.В. Экспрессивность ген-энзимных систем и показатели жизнеспособности в онтогенезе инбредных линий и гибридов дрозофилы // Генетика. — 1990. — **26**, № 10. — С. 1791—1799.
  10. Тоцкий В.Н., Есеркепова Е.В., Джан З.У. Ген-энзимная система эстеразы-6 и устойчивость дрозофилы к повышенной температуре // Генетика. — 1994. — **30**, № 3. — С. 342—348.
  11. Тоцкий В.Н. Генетика. — Одеса : Астропринт, 2002. — 710 с.
  12. Корочкин Л.И. Клонирование, экспрессия, регуляция тканеспецифических генов у дрозофилы // Генетика. — 1995. — **31**, № 8. — С. 1029—1042.
  13. Корочкин Л.И. Молекулярно-генетические механизмы регуляции тканеспецифической экспрессии генов est S у дрозофилы // Молекуляр. биология. — 2000. — **34**, № 5. — С. 736—742.
  14. Медведев Н.Н. Практическая генетика. — М.: Наука, 1968. — 294 с.
  15. Андриевский А.М., Кучеров В.А., Тоцкий В.Н. Методические проблемы изучения полиморфизма карбоксиэстераз в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Вісн. ОНУ. — 2004. — **9**. — Вип. 1. — С. 15—24.
  16. Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюция. — М.: Мир, 1972. — 324 с.
  17. Рокицкий П.Ф. Введение в статистическую генетику. — Минск : Вышэйш. шк., 1978. — 448 с.

Поступила 29.11.05