

представники мають домінуючі гени-інгібітори остистості. В нашому випадку, можливо, це ген *В1* генотипу МІ. У генофонді твердої пшениці є гени-промотори остистості. Вони діють як гени з адитивною міжалельною взаємодією та взаємодіють з генами —інгібіторами остистості також адитивно. Не можна також виключити, що гени, які контролюють остистість у пшениці, характеризуються множинним алелізмом.

### Література

1. *McIntosh R.A. et al.* Catalogue of gene symbols for wheat. <http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/symbolClassList.jsp>
2. Sourgille P., Cadalen T., Gay G. et al. Molecular and physical mapping of genes affecting awing on wheat // *Plant Breeding*. – 2002. – Vol. 121., P. 320–324.
3. Goncharov N. P. Comparative-genetic analysis – a base for wheat taxonomy revision. *Czech J. Genet and Plant Breed.* – 2005 – Vol. 41. Special issue. – P. 52–54.
4. Goud J. V., Sadananda A. R. Two new awn promoter genes in bread wheat // *Genetics*. – 1978. – Vol. 43. – P. 12–16.
5. Ma W., Zhang W., Gale K. R. Multiplex-PCR typing of high molecular weight glutenin alleles in wheat // *Euphytica*. – 2003. – Vol. 134. – P. 51–60.
6. Prokopyk D. O., Antonyuk M. Z., Ternovskaya T. K. The genetic control of the  $\alpha$ -amylase isozymes of the durum wheat (*Triticum durum* Desf.) // *Cytology and Genetics*. – 2009. – 43. – N 3. – P. 3–9.

### Резюме

Генетический анализ пяти генотипов твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) разного происхождения по признаку остистость колоса выполнен с использованием F<sub>1</sub> F<sub>2</sub> от циклических скрещиваний. Показано участие в контроле признака двух генов, одного промотора остистости и одного ингибитора остистости. Межалельное и межгенное взаимодействия аддитивны.

Генетичний аналіз п'яти генотипів твердої пшениці (*Triticum durum* Desf.) різного походження за ознакою остистість колосу виконано з застосуванням F<sub>1</sub> та F<sub>2</sub> від циклічних скрещувань. Показано участь у контролі ознаки двох генів, одного промотора остистості та одного інгібітора остистості. Міжалельна та міжгенна взаємодії адитивні.

Genetic analysis of five *durum* wheat genotypes (*Triticum durum* Desf.) for a character awned spike using F<sub>1</sub> and F<sub>2</sub> from cyclic crosses was performed. The character was shown to be controlled by two genes, an awn promoter and an awn inhibitor with additive interaction between alleles and genes.

**РАДИОНОВ Д. Б.<sup>1</sup>, АНДРИЕВСКИЙ А. М.<sup>1</sup>, ТОЦКИЙ В. Н.<sup>1</sup>,  
КОЗЕРЕЦКАЯ И. А.<sup>2</sup>**

*1 – Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина, e-mail: [pankova@yandex.ru](mailto:pankova@yandex.ru)*

*2 – Киевский национальный университет имени Тараса Шевченко, ул. Владимирская, 64, Киев, 01033, Украина, e-mail: [kozeri@gmail.com](mailto:kozeri@gmail.com)*

### **ЧАСТОТЫ ВСТРЕЧАЕМОСТИ ГЕНОТИПОВ И АЛЛЕЛЕЙ ПО ЛОКУСУ $\beta$ -СПЕЦИФИЧНОЙ КАРБОКСИЭСТЕРАЗЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER* УКРАИНЫ**

Генетическая изменчивость популяций, как движущий фактор эволюции, складывается из двух компонент: 1) накопленная и поддерживаемая в популяции унаследованная генетическая изменчивость (генетический полиморфизм); 2) de novo возникающие мутации в репродуктивном поколении, или собственномутационный процесс. Совместно, эти два фактора составляют генетический полиморфизм [1]. Спектр и частоты

аллелей в популяции определяют ее генетическую структуру и общее направление микроэволюции [2].

Одним из методов исследования генетической структуры популяций является изучение их белкового полиморфизма [3]. Для этого часто используют электрофоретический анализ аллозимов, позволяющий, в частности, определить частоты встречаемости целого ряда различных аллелей генов в исследуемой популяции, гетерогенной по тому или иному локусу [4 – 7]. Сравнительные популяционные исследования генетической структуры в пространстве и во времени позволяют судить о микроэволюционных процессах в природных популяциях, в том числе и у *Drosophila melanogaster*.

Целью данной работы являлось сравнительное изучение частот встречаемости генотипов и аллелей по локусу  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы в популяциях *Drosophila melanogaster*, обитающих в различных регионах Украины.

#### Материалы и методы

Для исследований использовали имаго *Drosophila melanogaster* трехсуточного возраста восьми лабораторных популяций, разводимых методом массовых скрещиваний в течении 4-х поколений, основатели которых были изъяты в 2008 году из природных популяций обитающих на различных территориях Украины: *Водоем – охладитель ЧАЭС, Чернобыль, Пирятин, Одесса, Магарач, Киев, Варва и Лубны*. Мух содержали на простой питательной среде в стандартных условиях при 25 °С. Путем центрифугирования индивидуальных гомогенатов тканей (8 самцов и 7 самок) имаго получали экстракты ферментов, которые разделяли методом электрофореза в 7% полиакриламидном гелевом блоке. Разделенные фракции эстераз идентифицировали гистохимическим методом с использованием синтетических субстратов –  $\alpha$ - и  $\beta$ -нафтилацетатов и соли диазония. F – и S – формы  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы определяли по различной подвижности этих аллозимов в полиакриламидном геле ( $R_f$  составлял 0,330 и 0,350 соответственно), после чего подсчитывали частоту генотипов по локусу  $\beta$ -est и аллелей, кодирующих разные формы  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы. Теоретические частоты генотипов и аллелей рассчитывали с помощью уравнения Харди – Вайнберга. Статистическую обработку данных проводили методом  $\chi^2$  при помощи программы «Excel» из пакета MS Office.

#### Результаты и обсуждение

Анализ частот встречаемости генотипов двух аллозимов  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы у потомков мух полученных из различных природных популяций Украины (табл. 1) показал наличие гетерогенности локуса  $\beta$ -Est. Исключение составила только *Одесская* популяция, в которой все проанализированные особи являлись гомозиготами по S – аллозиму  $\beta$  – эстеразы ( $\beta$ -Est<sup>S</sup> /  $\beta$ -Est<sup>S</sup>). Для остальных популяций характерны различные частоты гетеро- и гомозигот по исследуемому локусу. Частота встречаемости гомозигот  $\beta$ -Est<sup>S</sup> /  $\beta$ -Est<sup>S</sup> наиболее высокая в популяциях *Одесская* ( достигает 1) и *Магарач* (~ 0,71). Самой низкой встречаемостью носителей данного генотипа характеризуются популяции *Киева* и *Лубны* с частотами 0 и 0,07 соответственно. Остальные популяции *D. melanogaster* по данному признаку занимают промежуточные положения. В свою очередь, частота встречаемости гомозигот  $\beta$ -Est<sup>F</sup> /  $\beta$ -Est<sup>F</sup> самая высокая в *Киевской* популяции и составляет 0,73. Самые низкие частоты данного генотипа наблюдались нами в популяциях *Пирятин, Магарач, Одесса* (во всех указанных популяциях

Таблица 1

**Частоты встречаемости генотипов по локусу  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы в природных популяциях *Drosophila melanogaster*, гетерогенных**

Популяции	Типы генотипов	Частота генотипов наблюдаемая	Частота генотипов ожидаемая	$\chi^2$
Киев	$\beta$ -Est <sup>S</sup> / $\beta$ -Est <sup>S</sup>	0,00	0,02	4,4
	$\beta$ -Est <sup>S</sup> / $\beta$ -Est <sup>F</sup>	0,27	0,23	
	$\beta$ -Est <sup>F</sup> / $\beta$ -Est <sup>F</sup>	0,73	0,75	

Лубны	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,07	0,19	4,8
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,73	0,49	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,20	0,32	
Варва	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,29	0,29	0,0
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,50	0,49	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,21	0,22	
Пирятин	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,53	0,59	1,9
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,47	0,36	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,05	
Одесса	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	1,00	1,00	0,0
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,00	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,00	
Магарач	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,71	0,73	0,0
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,29	0,25	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,00	0,02	
Водоем – охладитель ЧАЭС	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,20	0,32	4,4
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,73	0,49	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,07	0,19	
Чернобыль	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^S$	0,54	0,48	0,67
	$\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$	0,38	0,43	
	$\beta\text{-Est}^F / \beta\text{-Est}^F$	0,08	0,09	

гомозиготы по данному аллелю обнаружены не были) и *Чернобыль* ( $\sim 0,08$ ). В структурах популяций *Водоем - охладитель* и *Лубны* частоты гетерозигот были наивысшими, и составляли 0,73 в обоих случаях. Следует отметить, что частоты генотипа  $\beta\text{-Est}^S / \beta\text{-Est}^F$  во всех популяциях не опускались ниже 0,27. Обращает на себя внимание факт, что наблюдаемая практически во всех популяциях частота генотипов статистически достоверно не отличалась от теоретически рассчитанной с помощью уравнения Харди – Вайнберга (таб. 1). Это, очевидно, позволяет считать все проанализированные популяции равновесными, т.е. такими, в которых частоты аллелей определяют частоты генотипов.

Анализ распределения частот аллелей в указанных популяциях *D. melanogaster* свидетельствует, что статистически достоверных различий, при попарном их сравнении, в основном не наблюдается. Исключение составляют потомки природной популяции *Киев*, у которых частота аллеля  $\beta\text{-Est}^S$  значительно ниже частоты  $\beta\text{-Est}^F$  (0,13 и 0,87 соответственно), что статистически достоверно отличает их от всех остальных проанализированных популяций (табл. 2). Выяснение причин такого явления требует проведения дальнейших, более детальных исследований.

Таблица 2

**Частоты встречаемости аллелей в природных популяциях *Drosophila melanogaster*.**

Аллели $\beta$ – эстераз	Популяции							
	Варва	Лубны	Пирятин	Одесса	Магарач	Киев	Водоем – охладитель ЧАЭС	Чернобыль
S	0,54	0,43	0,77	1,00	0,86	0,13	0,57	0,69
F	0,46	0,57	0,23	0,00	0,14	0,87	0,43	0,31

Кроме того, при электрофоретическом разделении, у одной из мух популяции обитающей возле водоема – охладителя ЧАЭС (популяция *Водоем-охладитель*), обнаружена слабоподвижная форма  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы ( $R_f = 0,300$ ), которая ранее нами не наблюдалась в спектре эстераз лабораторных и природных популяций дрозофилы.

**Выводы**

1. Исследуемые популяции *D. melanogaster* характеризуются высоким уровнем гетерогенности по локусу  $\beta$ -Est.
2. Частоты встречаемости аллелей  $\beta$ -Est<sup>S</sup> и  $\beta$ -Est<sup>F</sup> у потомков популяции *Kиев* статистически достоверно различаются по сравнению со всеми остальными исследованными природными популяциями.
3. Частота наблюдаемых гетерозигот  $\beta$ -Est<sup>S</sup>/ $\beta$ -Est<sup>F</sup> в большинстве популяций превышает теоретически ожидаемые частоты.

#### Литература

1. Захаров И. К., Ваулин О. В., Илинский Ю. Ю. и др. Источники генетической изменчивости в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Вестник ВОГиС.- 2008.- т. 12., № 1/2.- С.112 – 126.
2. Veuille M, Baudry E, Cobb M, Derome N, Grivot E Historicity and the population genetics of *Drosophila melanogaster* and *D. simulans* // *Genetica*.- 2004.- т. 120, № 1-3.- P.61-70.
3. Morton R.A., Choudhary M., Cariou M.L., Singh R.S. A reanalysis of protein polymorphism in *Drosophila melanogaster*, *D. simulans*, *D. sechellia* and *D. mauritiana*: effects of population size and selection // *Genetica*.- 2004.- т. 120, № 1-3.- P.101 – 14.
4. Baker A. J. *Molecular methods in Ecology*. – Blackwell. Oxford.- 2000.- 420 p.
5. Mateus R. P., Sene F. M. Population genetic study of allozyme variation in natural populations of *Drosophila antonietae* (Insecta, Diptera) // [Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research](#).- 2007.- Vol. 45, № 2. - P.136-143.
6. Андриевский А. М., Тоцкий В. Н. Генетическая структура экспериментальной популяции *Drosophila melanogaster*, полиморфной по локусу  $\beta$ -фильной карбоксиэстеразы // *Цитология и генетика*.- 2006.- Т. 40, № 6.- С.3 – 10.
7. Андриевский А. М., Радионов Д. Б., Тоцкий В. Н., Козерецкая И. А. Частоты встречаемости и функциональная активность аллелей локуса  $\beta$ -est в лабораторных популяциях *Drosophila melanogaster*, происходящих от мух Чернобыльской зоны отчуждения. // Харьков. Сб. наукових праць І міжнародної конференції „Дрозофіла в експериментальній генетиці та біології” 2008 р. с. 72 – 75.

#### Резюме

Используя метод щелочного электрофореза в полиакриламидном геле, определяли частоты встречаемости генотипов и аллелей по локусу  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы ( $\beta$ -est) в популяциях *Drosophila melanogaster*, обитающих в различных регионах Украины. Проведен сравнительный анализ генетической структуры географически отдаленных популяций по локусу  $\beta$ -est.

Використовуючи метод лужного електрофорезу в поліакриламідному гелі визначали частоти зустрічальності генотипів та алелей  $\beta$ -специфічної карбоксиестерази в популяціях *Drosophila melanogaster*, що мешкають в різних регіонах України. Проведено порівняльний аналіз генетичної структури популяцій по локусу  $\beta$ -Est.

Using the method of alkaline polyacrylamide gel electrophoresis we have determined the frequency of genotypes and alleles of  $\beta$ -specific carboxylesterase in *Drosophila melanogaster* populations from different regions of Ukraine. A comparative analysis of the genetic structure of populations at locus  $\beta$ -Est are given.

Keywords:  $\beta$ -specific carboxylesterase, nature populations of *Drosophila melanogaster*, the frequency of alleles and genotypes.