

УДК 575.152.31:591.3/.4/.8:595.773.4

**А. М. Андриевский**, канд. биол. наук, доц., докторант  
Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,  
кафедра генетики и молекулярной биологии,  
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина,  
e-mail: andriev\_scar@mail.ru

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ ПО ЭКСПРЕССИИ ГИДРОЛАЗ ЭФИРОВ КАРБОНОВЫХ КИСЛОТ В ПОПУЛЯЦИЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

Методом компьютерной денситометрии определяли уровень активности электрофоретических фракций гидролаз эфиров карбоновых кислот самцов и самок *Drosophila melanogaster*, принадлежащих *Одесской, Южненской, Уманской, Каневской* и *Тверской* популяциям. Множественные молекулярные формы ферментов в блоках полиакриламидного геля выявляли с помощью реакции одновременного азосочетания диазония с  $\alpha$ - и  $\beta$ -нафтолами, образующимися в результате гидролиза  $\alpha$ - и  $\beta$ -нафтилацетатов. Установлены половые различия в экспрессии ацетилхолинэстеразы, ацетилэстеразы, а также в проявлении активности S- и F-аллозимов  $\beta$ -специфичной эстеразы. Показаны межпопуляционные различия по изучаемым биохимическим признакам. Рассматривается целесообразность обусловленной полом изменчивости в экспрессивности основных карбоксиэстераз плодовой мушки.

**Ключевые слова:** популяции *Drosophila melanogaster*, активность гидролаз эфиров карбоновых кислот, половой диморфизм.

Многочисленные данные указывают на то, что половой диморфизм, проявляющийся разной степенью выраженности признаков и свойств у гомогаметных и гетерогаметных организмов, является результатом отбора и имеет большое адаптивное значение [1–5]. Среди организменных адаптаций, отражающих половые различия, более исследованы морфологические и этологические, тогда как биохимические механизмы адаптации, несмотря на их важность, остаются слабо изученными [5–8].

К сожалению, в большинстве случаев при описании диморфных признаков или свойств даётся их качественная характеристика, которая не позволяет судить о степени выраженности признака у самок и самцов. Так, имеются сообщения о половых различиях в проявлении активности некоторых эстераз у термитов и отдельных видов рыб [9–11]. Обнаруженные у дрозофил *virilis* и *melanogaster* половые различия по проявлению активности некоторых эстеролитических ферментов (в частности,  $\beta$ -эстеразы), как полагают, обусловлены более высоким их содержанием в генеративных тканях самцов [5, 12–15].

В данной работе преследовали цель сравнить количественные показатели экспрессии основных форм карбоксиэстераз репродуктивно способных самок и самцов *Drosophila melanogaster* дикого типа, представляющих обособленные лабораторные популяции разного экологического происхождения и находящихся в стандартных условиях существования.

### Материалы и методы исследования

Экспериментальным материалом служили половозрелые самцы и самки одного поколения, отобранные из лабораторных популяций *Одесская*, *Южненская*, *Уманская*, *Каневская* и *Тверская*. Каждая популяционная группа представляла собой дикий тип *Drosophila melanogaster* Meigen и характеризовалась доминантными проявлениями признаков цвета глаз, формы крыльев и окраски тела. Мух содержали на обычной питательной среде при температуре 25°C [16]; перед экспериментом наркотизировали диэтиловым эфиром и поштучно гомогенизировали в 10 мкл 0,1 М глицин-NaOH буфера pH 9,0 с 1% тритона X-100. Гомогенаты тканей центрифугировали на холоде при 10 000 g в течение 15 мин, после чего надосадочные жидкости отбирали и смешивали с 5 мкл 0,01% раствора бромфенолового синего, приготовленного на 60% растворе сахарозы. Полученные ферментсодержащие экстракты подвергали щелочному электрофорезу в 10% полиакриламидном геле. После электрофоретического разделения гелевые блоки с локализованными в них ферментами (аллозимами *a* и *b* эстеразы № 1, эстеразой № 2 и эстеразой № 3) отмывали в дистиллированной воде и выдерживали 10 мин в нейтральном буфере. Далее гелевые пластины инкубировали 20 мин при 25°C в 50 мл 0,1 М трис-глицинового буфера pH 7,4, содержащего по 25 мг  $\alpha$ - и  $\beta$ -нафтилацетатов и 50 мг соли диазония — прочного синего В. Реакцию ферментативного расщепления субстратов останавливали заливкой гелей кипящей дистиллированной водой. Отмытые пластины гелей сканировали во влажном состоянии при высокой степени разрешения (300 dpi), а их цифровые изображения сохраняли в формате BMP. Созданные сканнограммы денситометрировали с помощью специальной компьютерной программы "АнаИС" (Поджарский М. А., Рыбалка Д. Г., 2004 г.). Полученные данные по оптической плотности ( $\Delta D_0$ , относительные единицы) для каждой фракции карбоксиэстераз использовали для нахождения среднего значения —  $\overline{\Delta D_0}$  и стандартной ошибки —  $s_{\overline{\Delta D_0}}$  при  $n = 3 - 15$ .

Совокупность количественных и качественных характеристик электрофореграмм и денситограмм (количество электрофоретически различающихся форм ферментов, интенсивность окраски отдельных полос, относительную и удельную активность отдельных фракций) мы обозначили как «экспрессивность» фермента. Для опреде-

ления удельной активности показания денситометра ( $\overline{\Delta D_0}$ ) относили к 1 мг белка экстракта тканей или к 1 мг массы одной исследуемой особи. Относительную активность представляли как  $\overline{\Delta D_0}$  в расчете на одного самца или самку.

С целью определения удельной активности фермента находили среднюю массу ( $\bar{m} \pm s_{\bar{m}}$  из  $n = 25$ ) одной особи соответствующего пола, а также средний показатель содержания белка ( $[\bar{P}] \pm s_{[\bar{P}]}$  из  $n = 25$ ) в экстракте, полученном от одной самки или одного самца [17]. Коэффициенты различий ( $Kd$ ) по сравниваемым показателям находили как частное от деления большего числового значения активности фермента самцов или самок на меньшее. Достоверность наблюдаемых различий в активности карбоксиэстераз оценивали с помощью критерия Стьюдента [18]. Статистическую обработку первичных данных осуществляли с помощью компьютерной программы "Excel". В работе использованы реактивы квалификации «х. ч.» и «о. с. ч.» фирм "Reanal" (Венгрия), "Chemapol" (Чехия), "Acros organics" (США), "Ferak" (Германия), а также установка для вертикально-пластинчатого электрофореза ("VE-4", Россия).

Автор выражает благодарность к. б. н., доценту кафедры генетики Киевского национального университета имени Т. Г. Шевченко И. А. Козерецкой за любезно предоставленные линии дрозофил Каневской, Уманской и Тверской популяций.

### Результаты исследования и обсуждение

Из приведенных на рис. 1 электрофореграмм и соответствующих им денситограмм видно, что самцы и самки всех изучаемых популяций характеризуются наличием трёх основных высокоактивных карбоксиэстераз, которые отличаются друг от друга не только электрофоретической подвижностью, но и субстратной специфичностью по отношению к различным одновременно используемым субстратам. Как установлено, ферменты № 2 и № 3 обладают  $\alpha$ -стереохимической специфичностью, расщепляя преимущественно  $\alpha$ -нафтилацетат, тогда как фермент № 1 проявляет  $\beta$ -стереоспецифичность, гидролизуя исключительно  $\beta$ -нафтилацетат. Кроме того, благодаря разнообразию аллозимных форм (1а и 1б)  $\beta$ -специфичной эстеразы, как среди самок, так и среди самцов встречаются представители тех или иных фенотипических классов.

Как свидетельствуют данные, представленные в табл. 1, показатели относительной активности всех обнаруживаемых форм ферментов самцов (за исключением ацетилхолинэстеразы самцов Каневской и Тверской популяций), превосходят активность соответствующих эстераз самок в 1,1–2,2 раза. Наибольшие различия прослеживаются по признаку выраженности медленноподвижного S (1б) и быстроподвижного F (1а) аллозимов эстеразы 1. Вполне

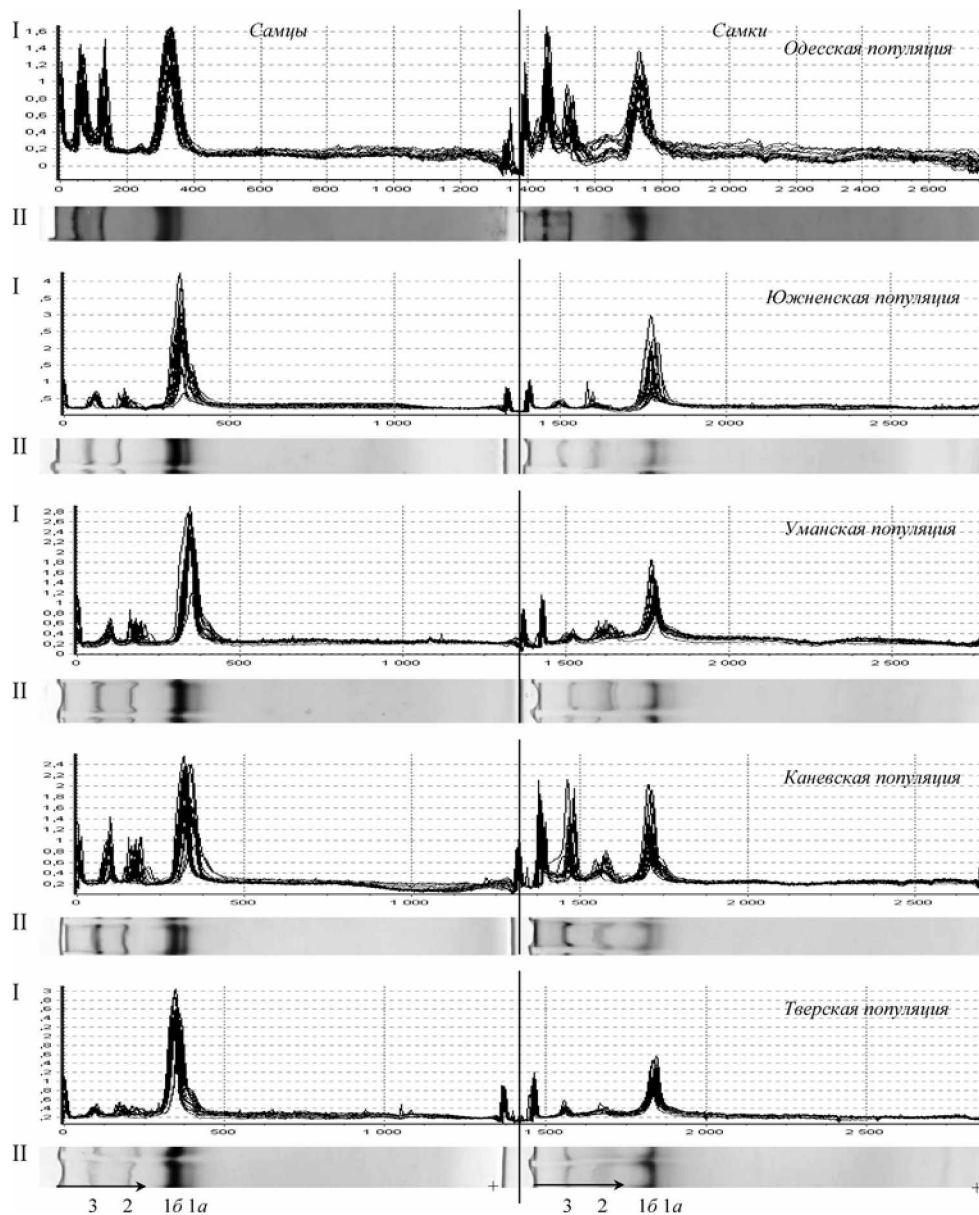


Рис. 1. Различия экспрессии гидролаз эфиров карбоновых кислот у самцов и самок имаго разных популяций *Drosophila melanogaster*, выявляемые по  $\alpha$ - и  $\beta$ -нафтилацетатам:

I — денситограммы: по оси  $x$  — длины треков двух сравниваемых гелевых пластин (пиксели), по оси  $y$  — оптическая плотность ( $\Delta D_0$ , относительные единицы); представлены данные по 15 трекам. II — электрофореграммы: 1а (б) — 3 — порядковые номера молекулярных форм ферментов; стрелкой указано направление движения ферментов в геле; представлен один из 15 треков соответствующего гелевого блока.

вероятно, что эти формы эстеразы синтезируются у самцов в гораздо большем количестве, обеспечивая более интенсивные, по сравнению с самками, процессы метаболизма сложных эфиров карбоновых кислот, что в свою очередь можно рассматривать как своеобразный механизм адаптации самцов к химическим факторам внутренней и внешней среды. Интересно и то, что независимо от разной популяционной принадлежности, как у самок, так и у самцов наблюдается довольно строгая корреляционная зависимость уровня активности одного фермента от другого. Кроме того, сравнительный анализ активности ацетилхолинэстеразы (фермент № 3) как самок, так и самцов указывает на слабые межпопуляционные различия по этому признаку для мух линий *Южненская*, *Уманская* и *Тверская* (показатели относительной активности этого фермента ( $\overline{\Delta Do/ex}$ ) довольно близки либо практически совпадают), тогда как самки и самцы *Каневской* и *Одесской* популяций значительно превосходят представителей других групп. Сходная закономерность прослеживается и по активности ацетилэстеразы (фермент № 2): в этом случае снова выделяются *Одесская* и *Каневская* популяции, самцы и самки которых проявляют более высокую активность при высокой степени сходства активности этого фермента у мух остальных популяций.

Несмотря на закономерные половые различия в активности S-аллозима эстеразы 1 (1б), характерные для всех исследуемых линий дрозофилы, практически отсутствуют достоверные межпопуляционные расхождения по этому признаку. Исключение составляют только самцы *Одесской* популяции, у которых отмечен более низкий уровень активности S-аллозима по сравнению с самцами других популяционных групп. Что касается экспрессии F-аллозима той же эстеразы 1, то её вариабельность более ярко представлена у самцов: показатели относительной активности в этом случае для особей разных линий колеблются в диапазоне от 0,553 до 1,212 единиц в расчёте на одну особь. Как видно из табличных данных, половые различия по показателям удельной активности ( $\overline{\Delta Do/\bar{m}}$ , относительные единицы в расчёте на 1 мг массы одной особи) по сравнению с параметрами относительной активности для всех определяемых эстераз оказываются ещё более выраженными; особенно это касается проявления активности S- и F-аллозимов эстеразы 1: диапазон изменения коэффициента отличия ( $Kd$ ) по этому признаку для разных популяций составляет от 2,3 до 4,8. Обнаруживаются и межпопуляционные различия. Так, максимальным уровнем активности эстеразы 1 обладают самцы *Уманской* популяции, минимальным — самцы *Одесской* и *Каневской* линий. Наряду с этим, у сравниваемых популяций, за исключением *Тверской*, различия в удельной активности ацетилэстеразы (фермент № 2) едва заметны. Что касается уровня выраженности ацетилхолинэстеразы (фермент № 3), то по этому параметру значительно выделяют-

**Сравнительная характеристика активности гидролаз эфиров карбоновых**

Имаго				
Самцы				
Одесская				
<i>Mff</i>	<i>Rf</i>	$\overline{\Delta D_0} / ex$	$\overline{\Delta D_0} / m$	$\overline{\Delta D_0} / [P]$
1a	0,270 ± 0,062	0,553 ± 0,062	0,922 ± 0,103*	0,149 ± 0,017*
1б	0,246 ± 0,001	1,350 ± 0,064*	2,250 ± 0,107*	0,365 ± 0,017*
2	0,097 ± 0,001	0,971 ± 0,076*	1,618 ± 0,127*	0,262 ± 0,021*
3	0,050 ± 0,001	1,110 ± 0,052	1,850 ± 0,087*	0,300 ± 0,014*
Южненская				
1a	0,142 ± 0,001	0,951 ± 0,131**	1,367 ± 0,187**	0,279 ± 0,039**
1б	0,130 ± 0,001	2,572 ± 0,239**	3,696 ± 0,341**	0,756 ± 0,070**
2	0,068 ± 0,001	0,556 ± 0,039**	0,799 ± 0,056**	0,164 ± 0,011**
3	0,034 ± 0,001	0,564 ± 0,017 *	0,810 ± 0,024**	0,166 ± 0,005**
Уманская				
1a	0,143 ± 0,002	0,563 ± 0,030	0,938 ± 0,050*	0,147 ± 0,008*
1б	0,130 ± 0,001	2,321 ± 0,095**	3,869 ± 0,160**	0,608 ± 0,025**
2	0,068 ± 0,002	0,612 ± 0,040 *	1,020 ± 0,067**	0,160 ± 0,011**
3	0,037 ± 0,001	0,461 ± 0,030 *	0,768 ± 0,050**	0,121 ± 0,008**
Каневская				
1a	0,132 ± 0,002	1,212 ± 0,169**	1,665 ± 0,241**	0,363 ± 0,051**
1б	0,121 ± 0,001	2,014 ± 0,120**	2,767 ± 0,171**	0,603 ± 0,036**
2	0,066 ± 0,002	0,786 ± 0,062**	1,080 ± 0,089**	0,235 ± 0,019*
3	0,035 ± 0,001	0,785 ± 0,085**	1,079 ± 0,121**	0,235 ± 0,026 *
Тверская				
1a	0,137 ± 0,001	0,582 ± 0,027*	0,804 ± 0,039**	0,135 ± 0,006**
1б	0,121 ± 0,001	2,381 ± 0,041**	3,289 ± 0,059**	0,552 ± 0,010**
2	0,068 ± 0,002	0,451 ± 0,011 *	0,623 ± 0,016**	0,105 ± 0,003**
3	0,032 ± 0,001	0,397 ± 0,006 *	0,548 ± 0,009**	0,092 ± 0,001**

Таблица 1

кислот самцов и самок имаго разных популяций *Drosophila melanogaster*

$(\bar{x} \pm s_{\bar{x}}; n_{max} = 15)$					Kd
Самки					
популяция					
Mff	Rf	$\Delta\bar{Do} / ex$	$\Delta\bar{Do} / \bar{m}$	$\Delta\bar{Do} / [\bar{P}]$	
1a	0,273 ± 0,033	0,445 ± 0,053	0,318 ± 0,038*	0,044 = 0,005*	1,2; 2,9; 3,4
1б	0,251 ± 0,002	0,945 ± 0,061*	0,675 ± 0,044*	0,094 = 0,006*	1,4; 3,3; 3,9
2	0,107 ± 0,002	0,590 ± 0,056*	0,421 ± 0,040*	0,058 = 0,006*	1,6; 3,8; 4,5
3	0,051 ± 0,001	1,040 ± 0,088	0,743 ± 0,063*	0,103 = 0,009*	1,1; 2,5; 2,9
популяция					
1a	0,142 ± 0,001	0,536 ± 0,069*	0,480 ± 0,063**	0,094 = 0,012**	1,8; 2,8; 3,0
1б	0,130 ± 0,001	1,464 ± 0,189**	1,312 ± 0,172**	0,256 = 0,033**	1,8; 2,8; 3,0
2	0,068 ± 0,001	0,428 ± 0,051**	0,384 ± 0,046*	0,075 = 0,009*	1,4; 2,1; 2,2
3	0,034 ± 0,001	0,392 ± 0,011 *	0,351 ± 0,010**	0,068 = 0,002**	1,4; 2,3; 2,4
популяция					
1a	0,143 ± 0,002	0,477 = 0,010	0,402 ± 0,008**	0,060 = 0,001**	1,2; 2,3; 2,5
1б	0,130 ± 0,001	1,228 = 0,097**	1,037 ± 0,081**	0,153 = 0,012**	1,9; 3,7; 4,0
2	0,068 ± 0,002	0,522 = 0,024	0,441 ± 0,020*	0,065 = 0,003*	1,2; 2,3; 2,5
3	0,037 ± 0,001	0,403 = 0,009 *	0,341 ± 0,008**	0,050 = 0,001**	1,1; 2,3; 2,4
популяция					
1a	0,132 ± 0,002	0,550 ± 0,019*	0,410 ± 0,015**	0,142 = 0,005**	2,2; 4,1; 2,6
1б	0,121 ± 0,001	1,138 ± 0,105*	0,849 ± 0,081*	0,293 = 0,027**	1,8; 3,3; 2,1
2	0,066 ± 0,002	0,556 ± 0,033*	0,415 ± 0,025*	0,143 = 0,008**	1,4; 2,6; 1,6
3	0,035 ± 0,001	1,116 ± 0,110*	0,833 ± 0,083*	0,288 = 0,028 *	1,4; 1,3; 1,2
популяция					
1a	0,137 ± 0,001	0,391 ± 0,011**	0,237 ± 0,006**	0,049 = 0,001*	1,5; 3,4; 2,8
1б	0,121 ± 0,001	1,136 ± 0,061**	0,688 ± 0,036*	0,142 = 0,008**	2,1; 4,8; 3,9
2	0,068 ± 0,002	0,363 ± 0,016 *	0,220 ± 0,009**	0,045 = 0,002**	1,2; 2,8; 2,3
3	0,032 ± 0,001	0,425 ± 0,014 *	0,258 ± 0,008**	0,053 = 0,002**	1,1; 2,1; 1,7

Примечание: Mff — молекулярные формы ферментов и их порядковые номера; Rf — относительная электрофоретическая подвижность;  $\Delta\bar{Do} / ex$  — относительная активность, выраженная через оптическую плотность (условные единицы), в расчёте на одну особь,  $\Delta\bar{Do} / \bar{m}$  — удельная активность в расчёте на 1 мг массы одной особи,  $\Delta\bar{Do} / [\bar{P}]$  — удельная активность в расчёте на 1 мг общего белка, содержащегося в экстракте тканей одной особи; Kd — коэффициент различия; \* (первая) — различия по сравниваемым параметрам — относительной экспрессии и удельной активности — между самцами и самками каждой из популяций достоверны при  $P < 0,05$ , \* (вторая) — различия между самцами и самками разных популяций достоверны при  $P < 0,05$ .

ся как самцы, так и самки *Одесской* и *Каневской* популяций, которые вместе с тем характеризуются довольно высокими показателями массы тела (*Каневская* популяция:  $\bar{m}$  самца —  $0,728 \pm 0,025$  мг,  $\bar{m}$  самки —  $1,340 \pm 0,049$  мг; *Одесская* популяция:  $\bar{m}$  самца —  $0,600 \pm 0,036$  мг,  $\bar{m}$  самки —  $1,4 \pm 0,042$  мг). (Для сравнения приводим данные по другим популяциям: *Южненская*:  $\bar{m}$  самца —  $0,696 \pm 0,027$  мг,  $\bar{m}$  самки —  $1,116 \pm 0,031$  мг; *Уманская*:  $\bar{m}$  самца —  $0,600 \pm 0,026$  мг,  $\bar{m}$  самки —  $1,184 \pm 0,045$  мг; *Тверская*:  $\bar{m}$  самца —  $0,724 \pm 0,021$  мг,  $\bar{m}$  самки —  $1,652 \pm 0,046$  мг.)

Рассчитанные показатели удельной активности —  $\overline{\Delta D_0}/[\bar{P}]$  (относительные единицы в расчёте на 1 мг общего белка) — для выявленных карбоксиэстераз подтверждают наличие полового диморфизма у половозрелых имаго независимо от того, к какой популяции они относятся (по нашим данным, для вида в целом усреднённые показатели  $Kd$  составляют по относительной активности эстераз 1а — 1,6, 1б — 1,8, 2 — 1,1 и 3 — 1,2; в то же время по удельным активностям 1а — 3,1 и 2,9, 1б — 3,6 и 3,4, 2 — 2,7 и 2,6, и 3 — 2,1 и 2,1 в расчёте на единицу массы тела, а также в расчёте на единицу белка, соответственно). Несмотря на то, что по количеству экстрагируемого белка самки примерно в 2 раза превосходят самцов, на единицу общего протеина у них приходится гораздо меньше активности эстераз, нежели у самцов.

Интересно отметить, что по удельной активности практически всех эстераз отсутствуют существенные различия между самцами разных линий. Исключением является в 3 раза более выраженная активность ацетилхолинэстеразы (фермент № 3) самцов *Каневской* и *Одесской* популяций. В отличие от этого, между самками сравниваемых популяционных групп наблюдаются достоверные различия, связанные, скорее всего, с разным содержанием белка в анализируемых экстрактах их тканей. Так, из одной особи *Каневской* популяции экстрагируется  $3,878 \pm 0,284$  мг суммарного белка, *Южненской* —  $5,730 \pm 0,147$  мг, *Тверской* и *Уманской* —  $8,010 \pm 0,270$  мг, *Одесской* —  $10,1 \pm 0,425$  мг.

Таким образом, несмотря на то, что исследуемые популяции, относящиеся к одному виду *melanogaster*, были адаптированы в течение многих поколений к одним и тем же условиям содержания (режим питания, влажность, температура, сходные численность, плотность населения и т. д.), по многим параметрам они сохраняют существенные межпопуляционные различия, касающиеся степени выраженности изучаемых биохимических показателей, включая половой диморфизм по экспрессии эстераз. Очевидно, в основе наблюдаемых различий между популяциями разного происхождения лежат особенности организации их ген-энзимных систем, обеспечивающих фенотипическое выражение данных биохимических при-



знаков. Не исключено, что при анализе выборок природных популяций соответствующих регионов без предварительной адаптации их к лабораторным условиям могут быть обнаружены ещё более яркие как внутри-, так и межпопуляционные различия в экспрессии основных гидролаз эфиров карбоновых кислот.

### Выводы

1. Установлены половые различия в активности основных гидролаз эфиров карбоновых кислот у имаго *Drosophila melanogaster*.
2. Наиболее выраженным признаком полового диморфизма является активность  $\beta$ -специфичной карбоксиэстеразы.
3. Половой диморфизм по активности основных эстераз в равной мере характерен для *Одесской*, *Южненской*, *Уманской*, *Каневской*, а также *Тверской* популяций.
4. Для каждой лабораторной популяции дрозофилы присущи свои уровни активности карбоксиэстераз, отличные от таковых других популяций.

### Литература

1. Геодакян В. А. Эволюционная роль половых хромосом (новая концепция) // Генетика. — 1998. — Т. 34, № 8. — С. 1171–1184.
2. Геодакян В. А. Половые хромосомы: для чего они? (Новая концепция) // Докл. Российской Академии наук. — 1996. — Т. 346, № 4. — С. 565–569.
3. Антипин М. И., Ракицкая Т. А., Имашева А. Г. Стабильность развития и изменчивость морфологических признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster*: сезонная динамика 1999 г. // Генетика. — 2001. — Т. 37, № 1. — С. 66–72.
4. Лобков В. А. Крапчатый суслик Северо-Западного Причерноморья: биология, функционирование популяций. — Одесса: Астропринт, 1999. — 272 с.
5. Голубцов А. С. Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм. — М.: Наука, 1988. — 168 с.
6. Эрман Л., Парсонс П. Генетика поведения и эволюция. — М.: Мир, 1984. — 562 с.
7. Тинберген Н. Поведение животных. — М.: Мир, 1985. — 192 с.
8. Зорина З. А., Полетаева И. И., Резникова Ж. И. Основы этологии и генетики поведения. — М.: МГУ, 1999. — 388 с.
9. Ruvolo-Takasusuki Maria Claudia C., Collet Thais. Characterization of *Nasutitermes globiceps* (Isoptera: Termitidae) esterases // Biochem. Genet. — 2000. — Vol. 38, N 11–12. — P. 367–375.
10. Щеглова Н. В., Илясов Ю. И. К вопросу об эстеразах у карпа (*Cyprinus carpio* L.) // В кн. «Биохимическая и популяционная генетика рыб». Материалы совещания. — Л., 1979. — 184 с.
11. Алексеев Ф. Е., Алексеева Е. И., Тимова Н. В. Полиморфная система мышечных эстераз, экологическая структура поселений и исследование структуры вида у макруруса (*Macrurus rufestris* Gupp.) // В кн. "Биохимическая и популяционная генетика рыб". Материалы совещания. — Л., 1979. — 184 с.
12. Тоцкий В. Н., Есерекепова Е. В., Джан З. У. Ген-энзимная система эстеразы-6 и устойчивость дрозофилы к повышенной температуре // Генетика. — 1994. — Т. 30, № 3. — С. 342–348.
13. Корочкин Л. И. Клонирование, экспрессия, регуляция тканеспецифических генов у дрозофилы // Генетика. — 1995. — Т. 31, № 8. — С. 1029–1042.

14. Балакирев Е. С., Айала Ф. Дж. Нуклеотидная изменчивость  $\beta$ -эстеразных генов в природных популяциях *Drosophila melanogaster* // Успехи соврем. биологии. — 2004. — Т. 124, № 4. — С. 378–389.
15. Андрієвський А. М., Кучеров В. А., Тоцкий В. Н., Деркач Е. В. Онтогенетические особенности экспрессии карбоксиэстераз у *Drosophila melanogaster* // Вісник ОНУ, 2005. — Т. 10. — Вип. 5. — С. 26–35.
16. Медведев Н. Н. Практическая генетика. — М.: Наука, 1968. — 294 с.
17. Lowry O., Rosebrough N., Farr A., Randall R. Protein measurement with the Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — Vol. 193, N 1. — P. 265–275.
18. Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика. — Минск: Высшая школа, 1973. — 320 с.
19. Андрієвський А. М., Кучеров В. А., Тоцкий В. Н. Методические проблемы изучения полиморфизма карбоксиэстераз в онтогенезе *Drosophila melanogaster* // Вісник ОНУ, 2004. — Т. 9. — Вип. 1. — С. 15–24.
20. Андрієвський А. М., Кучеров В. А. Выделение и идентификация карбоксиэстераз *Drosophila melanogaster* // Вісник ОНУ, 2004. — Т. 9. — Вип. 5. — С. 11–22.

### О. М. Андрієвський

Одесский национальный университет имени И. И. Мечникова,  
кафедра генетики та молекулярної біології  
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна, E-mail: andriev\_scar@mail.ru

### СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ ПО ЕКСПРЕСІЇ ГІДРОЛАЗ ЕФІРІВ КАРБОНОВИХ КИСЛОТ У ПОПУЛЯЦІЯХ *DROSOPHILA MELANOGASTER*

#### Резюме

Методом комп'ютерної денситометрії визначали рівень активності електрофоретично розділених гідролаз ефірів карбонових кислот самців та самок *Drosophila melanogaster*, що належать Одеській, Южненській, Уманській, Канівській та Тверській популяціям. Множинні молекулярні форми ферментів у блоках поліакриламідного гелю виявляли шляхом проведення реакції одночасного азосполучення діазонія з  $\alpha$ - і  $\beta$ -нафтолами, що утворюються в результаті гідролізу  $\alpha$ - і  $\beta$ -нафтилацетатів. Установлено статеві відмінності експресії ацетилхолінестерази, ацетилестерази, а також у прояві активності S- і F-алозимів  $\beta$ -специфічної естерази. Показані міжпопуляційні розбіжності за досліджуваними біохімічними ознаками. Розглядається доцільність обумовленої статтю мінливості в експресивності основних карбоксиестераз плодової мушки.

**Ключові слова:** популяції *Drosophila melanogaster*, активність гідролаз ефірів карбонових кислот, статевий диморфізм.

**A. M. Andrievsky**

Odessa National University, Department of genetics and molecular biology  
Dvoryanskaya Str., 2, Odessa, 65026, Ukraine, E-mail: andriev\_scar@mail.ru

**SEXUAL DIMORPHISM FROM THE ETHERS EXPRESSIVITY OF  
CARBONIC ACIDS HYDROLASES IN THE POPULATIONS OF  
*DROSOPHILA MELANOGASTER***

**Summary**

Using the method of computer densitometry we have determined the activity level of the electrophoretically separated ether hydrolases of carbonic acids in males and females of the *Drosophila melanogaster* that belongs to *Odesskaya*, *Yuzhnenskaya*, *Umanskaya*, *Kanevskaya* and *Tverskaya* populations. The ferment diversity in the polyacrylamid gel blocks was specified using the reaction of simultaneous azocoupling of diazonium with  $\alpha$ - and  $\beta$ -naphthols formed as a result of the hydrolysis of  $\alpha$ - and  $\beta$ -naphthylacetates. The sexual differences in expressivity of S- and F- allosomes of  $\beta$ -specific esterases were established. The interpopulation diversity on the studied biochemical features are shown. We also consider the purpose behaviour of the sexual variability of the expressivity of the main carboesterases of the *Drosophila*.

**Keywords:** populations of *Drosophila melanogaster*, activity of the ethers of carbonic acid hydrolases, sexual dimorphism.