

ЛЕКЦИИ LECTURES

DOI: 10.29413/ABS.2018-3.4.22

УДК 575.829:599.32

Сутягин В.В.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ДРЕЙФ И ПОТОК ГЕНОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ

РГУ «Талдыкорганская противочумная станция»
(004000, г. Талдыкорган, ул. Тауелсиздик, 104, Казахстан)

В статье дано описание дополнительных эволюционных факторов, помимо естественного отбора, могущих влиять на генетическую структуру популяций основных носителей чумного микроба – большой песчанки. Рассмотрено влияние генетического дрейфа на случайную флуктуацию аллелей. С помощью стохастической матрицы, на примере семейной группы песчанки, состоящей из четырёх особей, рассчитаны вероятности перехода частот аллелей от родителей к потомкам. На основании рассчитанного ранее размера соседства у песчанок, сделан вывод, что любую крупную популяцию большой песчанки можно рассматривать как малую с точки зрения отклонения генных частот. В таких малых группах – парцеллах – большое значение будет иметь дрейф генов. Дополнительно рассмотрено влияние потока генов на генетическую структуру популяции песчанки на примере простейшей популяционной модели «материк – остров». Рассчитана динамика изменения аллельных частот в течение 100 поколений. Показано, что частота аллеля на протяжении 20–30 поколений изменяется в максимальном темпе, а затем при приближении к равновесию замедляется. Сделан вывод, что разные популяции песчанки следует рассматривать как отдельные исторически сложившиеся структуры, с разной последовательностью воздействия на них внешних факторов среды.

Ключевые слова: большая песчанка, популяция, генетический дрейф, поток генов

Для цитирования: Сутягин В.В. Генетический дрейф и поток генов в популяциях большой песчанки. Acta biomedica scientifica, 3 (4), 147-151, DOI 10.29413/ABS.2018-3.4.22.

GENETIC DRIFT AND GENE FLOW IN POPULATIONS OF THE GREAT GERBILS

Sutyagin V.V.

Taldykorgan Antiplague Station
(ul. Tauelsizdik 104, Taldykorgan, 004000, Kazakhstan)

The article describes the additional evolutionary factors, apart from natural selection, which can influence the genetic structure of the populations of the main carriers of the plague microbe – the great gerbil. The influence of genetic drift on random fluctuation of alleles is considered. With the help of a stochastic matrix, on the example of the family group of gerbils consisting of four individuals, the probabilities of the transition of allele frequencies from parents to offspring are calculated. Based on the previously calculated size of the neighborhood in gerbils, it is concluded that any large population of great gerbils can be considered as small in terms of deviation of gene frequencies. In such small groups – parcels – the drift of genes will be of great importance. In addition, the effect of the gene flow on the genetic structure of the gerbil population on the example of the simplest population model “continent-island” is considered. The dynamics of changes in allelic frequencies for 100 generations has been calculated. It is shown that the allele frequency during the 20-30 generations changes at the maximum rate, and then slows as the equilibrium is approached. It is concluded that different populations of gerbils should be considered as separate historically formed structures, with different sequence of influence of external environmental factors on them.

Key words: great gerbil, population, genetic drift, gene flow

For citation: Sutyagin V.V. Genetic drift and gene flow in populations of the great gerbils. Acta biomedica scientifica, 3 (4), 147-151, DOI 10.29413/ABS.2018-3.4.22.

В противочумной системе на протяжении всего её существования накопилось немало работ, посвящённых изучению различных свойств отдельных популяций носителей и переносчиков чумного микроба (*Yersinia pestis*). Эти исследования были направлены на выявление различий по морфофизиологическим, репродуктивным показателям, а также чувствительности грызунов, относящихся к разным популяциям и видам, к возбудителю чумы. Однако авторы боль-

шинства трудов все процессы, происходящие в популяциях носителей и переносчиков, рассматривали через «призму» одного-единственного эволюционного фактора – естественного отбора, главную роль в котором играют эпизоотии чумы. Исследователи забывают, что, помимо естественного отбора, на генетический состав популяций млекопитающих и их эктопаразитов могут влиять такие эволюционные факторы, как мутации, генетический дрейф, поток

генов и инбридинг. Очень часто за доказательство естественного отбора принимают просто наличие функциональных отличий между двумя популяциями, в то время как при этом необходимо учитывать ещё выживаемость и плодовитость.

В представленной статье, мы ограничимся описанием влияния генетического дрейфа и потока генов на генетическую структуру популяций основного носителя возбудителя чумы – большой песчанки (*Rhombomys opimus Lichtenstein, 1823*).

В настоящее время зоологи чаще всего рассматривают популяции грызунов с экологической точки зрения и предполагают, что они достаточно велики. В этом случае, при постоянных внешних условиях, в популяции должна поддерживаться устойчивая равновесная частота гена. Однако если принять во внимание, что численность популяции или группы, на которые она подразделена, ограничена, ситуация становится более сложной. Так как при этом частоты генов будут подвергаться изменениям особого типа, совершенно независимым от изменений, вызванных мутациями, отбором или миграцией. Подобные случайные флуктуации аллелей в малых группах называют *генетическим дрейфом*, потому что частоты аллелей от поколения родителей к потомкам как бы дрейфуют, не стремясь к какому-либо определённом значению в отличие от ситуации, возникающей при систематических их изменениях.

Так как частота аллеля (например, q) заключена между $\frac{1}{2N}$ и $\frac{2N-1}{2N}$, (где N – количество особей) дрейф q может происходить в обоих направлениях. В независимости от начального значения q через достаточно большое число поколений случайного скрещивания она может стать практически любой.

Так, вероятность того, что в следующем поколении q примет значение q_j в популяции, состоящей из N особей, равна:

$$\frac{(2N)!}{i!j!} \times p^i \times q^j \tag{1}$$

Эта величина известна как биномиальная вероятность [6].

Проследим за случайными изменениями генных частот в отдельной колонии большой песчанки, состоящей из четырёх взрослых особей (1 самец и 3 самки): $N = 4$. Они несут $2N = 8$ генов (A или a). Тогда число генов a в этой группе (j) может быть 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 и частоты генов будут равны соответственно:

A	$p = 1$	7/8	6/8	5/8	4/8	3/8	2/8	1/8	0
a	$q = 0$	1/8	2/8	3/8	4/8	5/8	6/8	7/8	1
Состояние	$j = 0$	1	2	3	4	5	6	7	8

То есть данная группа может принимать 9 состояний ($j = 0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8$). Если $j = 1$, это означает, что популяция находится в состоянии 1, и т.д.

Считается, что популяция, состоящая из N особей, образует $2N$ гамет, извлечёнными случайным образом. Следовательно, если, например, родительская популяция находится в состоянии 3 (что примерно соответствует частотам генов, ответственных за синтез каталазы сыворотки крови в приаральско-кара-

кумской популяции большой песчанки [5]): $p = 0,619$, $q = 0,381$, то вероятность того, что популяция потомков окажется в состоянии 2, равна (формула 1):

$$t_{32} = \frac{8!}{6! \times 2!} \times \left(\frac{5}{8}\right)^6 \times \left(\frac{3}{8}\right)^2 = 0,24, \text{ или } 24 \%,$$

где t_{32} – это вероятность перехода популяции из состояния 3 в состояние 2 за одно поколение. Далее была составлена таблица условных вероятностей перехода для данной родительской группы, которая называется матрицей вероятностных переходов, или стохастической матрицей.

	Популяция потомков								
	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
(0)	1	0	0	0	0	0	0	0	0
(1)	t_{10}	t_{11}	t_{12}	t_{13}	t_{14}	t_{15}	t_{16}	t_{17}	t_{18}
(2)	t_{20}	t_{21}	t_{22}	t_{23}	t_{24}	t_{25}	t_{26}	t_{27}	t_{28}
(3)	t_{30}	t_{31}	t_{32}	t_{33}	t_{34}	t_{35}	t_{36}	t_{37}	t_{38}
(4)	t_{40}	t_{41}	t_{42}	t_{43}	t_{44}	t_{45}	t_{46}	t_{47}	t_{48}
(5)	t_{50}	t_{51}	t_{52}	t_{53}	t_{54}	t_{55}	t_{56}	t_{57}	t_{58}
(6)	t_{60}	t_{61}	t_{62}	t_{63}	t_{64}	t_{65}	t_{66}	t_{67}	t_{68}
(7)	t_{70}	t_{71}	t_{72}	t_{73}	t_{74}	t_{75}	t_{76}	t_{77}	t_{78}
(8)	0	0	0	0	0	0	0	0	1

	Популяция потомков								
	(0)	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)
(0)	1	0	0	0	0	0	0	0	0
(1)	0,34	0,39	0,2	0,06	→ 0	→ 0	→ 0	→ 0	→ 0
(2)	0,1	0,27	0,31	0,21	0,09	0,02	→ 0	→ 0	→ 0
(3)	0,02	0,11	0,24	0,28	0,21	0,1	0,03	0,01	→ 0
(4)	0,005	0,03	0,11	0,22	0,27	0,22	0,11	0,03	0,005
(5)	→ 0	0,01	0,03	0,1	0,21	0,28	0,24	0,11	0,02
(6)	→ 0	→ 0	→ 0	0,02	0,06	0,21	0,31	0,27	0,1
(7)	→ 0	→ 0	→ 0	→ 0	0,01	0,06	0,2	0,39	0,34
(8)	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Столбец (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8) слева от матрицы показывает состояние, в котором находится популяция родителей. Строка (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8) наверху матрицы – состояние популяции потомков. Видно, что сумма вероятностей перехода для каждого данного состояния родительской популяции равна единице. Важно указать, что если родительская популяция находится в состоянии 0 (т.е. состоит только из особей AA), то и популяция потомков останется именно в этом состоянии. Точно так же, если родительская популяция будет находиться в состоянии 8 (все особи aa), популяция потомков тоже должна остаться в состоянии 8. Эти два состояния (0 и 8) называют «поглощающими». К ним популяция может перейти из других состояний, но, однажды оказавшись в одном из них, уже не сможет из него выйти [6].

Однако понятно, что рассматривать в качестве примера малочисленной популяции колонию большой песчанки, на которой обитают четыре взрослых особи, некорректно. Поэтому ранее мы попытались определить ту наименьшую популяционную структурную единицу данного вида, которая будет в реальной степени соответствовать условиям существования песчанки [3]. Согласно определению термина,

принятому в популяционной генетике, популяция – это группа особей, в пределах которой вероятность скрещивания во много раз превосходит вероятность скрещивания с представителями других подобных групп. Согласно С. Райту [2], размер соседства приблизительно соответствует числу генетически эффективных особей внутри круга, радиус которого равен удвоенному стандартному отклонению протяжённости миграции в одном направлении в данном поколении (или, что то же самое, дистанции между местами рождения родителей и потомков). Отсюда, в соответствии с нашими расчётами [4], можно сделать вывод, что круг площадью 0,5 км² с обитающими там примерно 150 особями можно считать наименьшей структурной популяционной единицей, вероятность скрещивания в пределах которой во много раз превосходит вероятность скрещивания с другими подобными группами.

При таком размере соседства дифференциация между группами, вследствие генетического дрейфа, может быть ещё достаточно выраженной [2].

Важность парцеллярных группировок у большой песчанки (в том числе и в диффузных поселениях) в формировании мелкой структуры эпизоотий чумы отмечал В.Н. Чекашов [7]. Им показано, что развитие очажков колоний с инфицированными чумой животными осуществляется в первую очередь в пределах той парцеллы, в которую попал возбудитель, с периодическими заносами заражённых блох в соседние парцеллярные группировки. При этом парцеллы зверьков способствуют очажково-гнездовому проявлению мелкой структуры эпизоотии чумы и поэтапному формированию группы смежных заражённых нор.

Таким образом, любую крупную популяцию большой песчанки мы можем рассматривать как малую с точки зрения отклонения генных частот. Вследствие этого даже соседние популяции имеющие одинаковые исходными генные частоты будут со временем всё больше и больше различаться по своему генетическому составу, несмотря даже на то, что условия среды для всех групп будут одинаковыми. В таких малых группах – парцеллах – большое значение будет иметь дрейф генов.

Влияние генетического дрейфа на распределение аллельных частот в популяциях большой песчанки возможно не только на уровне отдельных колоний с малым количеством особей и для генов, сцепленных с полом, но и при объединении песчанок в более крупные популяционные структуры (парцеллы). Также важно помнить, что любая крупная популяция песчанок время от времени проходит через резкое снижение своей численности (так называемое «бутылочное горлышко»), когда на территории определённое время она существует только в виде единичных обитаемых колоний. Именно в это время могут происходить случайные флуктуации аллелей, обусловленные генетическим дрейфом. И в последующем вновь возникшая от этих основателей популяция по генетическому составу будет отличаться от родительской популяции.

Известно, что у большинства видов животных популяции часто подразделяются на более мелкие

единицы вследствие различных причин: географических, экологических или этологических. Когда популяция подразделена, то межпопуляционные генетические связи зависят, главным образом, от величины эффективного генного потока или миграции между субпопуляциями. Когда интенсивность потока генов между группами высока, он направлен на гомогенизацию генетической изменчивости между группами. Если же миграция незначительна, то генетический дрейф, отбор и даже мутации, происходящие в отдельных группах, могут привести к значительной генетической дифференциации между ними.

Не все миграции обязательно приводят к обмену генами между субпопуляциями. Передвижение или распространение особей на другие территории в поисках пищи, в процессе которых не происходит спариваний, не являются генетически эффективными генными потоками. Даже перемещение взрослых особей, способных к репродукции, может не привести к генетическому вкладу из-за отсутствия спаривания в результате действия поведенческих или других факторов. Таким образом, под генным потоком надо понимать «передвижение» генов между группами, которые приводят к генетическому обмену [6].

Для рассмотрения эффекта потока генов в популяции большой песчанки воспользуемся данными Сухова В.В., определившего в приаральско-каракумской популяции большой песчанки распространённость особей с разным уровнем каталазной активности крови [5].

Для рассмотрения потока генов, обратимся к простейшей популяционной модели – «материк – остров». Под «материковой» популяцией подразумевается основной массив всех входящих в неё особей, а под «островной» – ту часть особей, которая заселяет периферическую часть ареала. Далее, основываясь на экспериментальных данных по подвижности больших песчанок [1, 3], предположим, что пропорция мигрирующих особей из «материка» в «островную» часть популяцию в каждом поколении, равна $m = 0,07$, или 7 %, а пропорция немигрантов, соответственно $1 - m$. Если частота аллеля a у мигрантов с «материка» равна $q_m = 0,381$, а частота этого аллеля на «острове» до потока генов равна $q_0 = 0$, то частота аллеля a после действия генного потока составит:

$$q_1 = (1 - m)q_0 + mq_m = q_0 - m(q_0 - q_m), \quad (2)$$

$$q_1 = 0 - 0,07 \times (0 - 0,381) = 0,027$$

Если поток генов постоянен, то во втором поколении частоту аллеля можно найти по формуле:

$$q_2 = (1 - m)q_1 + mq_m \quad (3)$$

Или:

$$q_2 = (1 - m)^2 q_0 + [1 - (1 - m)^2] q_m. \quad (4)$$

Общее решение для этого уравнения, связывающего частоту аллеля a в поколении t с частотой аллеля в «нулевом» поколении, следующее:

$$q_t = (1 - m)^t q_0 + [1 - (1 - m)^t] q_m. \quad (5)$$

Следовательно, через 10 поколений частота аллеля a в «островной» части популяции составит:

$$q_{10} = (1 - 0,07)^{10} \times 0,0 + \left[1 - (1 - 0,07)^{10} \right] \times 0,381 = 0,199.$$

А примерно через 100 поколений эта величина увеличится до $q_{100} = 0,381$, то есть частоты аллеля a в обеих популяциях сравняются.

На рисунке 1 изображена иллюстрация темпа приближения частот аллеля к равновесию.

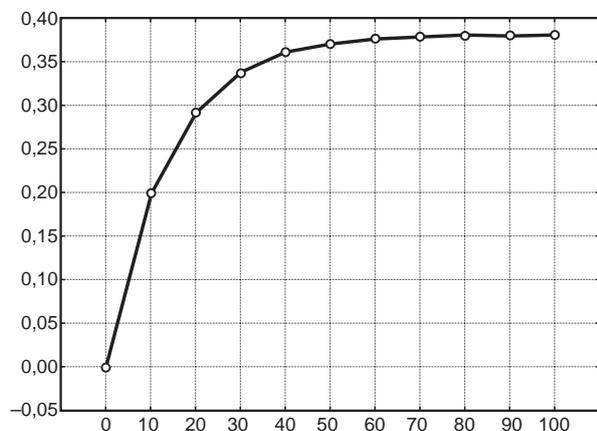


Рис. 1. Изменение частоты аллеля a со временем в модели «материк – остров» при $q_m = 0,381$ и $m = 0,07$.

Fig. 1. Change in allele frequency a over time in the “continent-island” model at $q_m = 0.381$ and $m = 0.07$.

Как видно на рисунке, частота аллеля изменяется сначала в максимальном темпе и замедляется при приближении к равновесию.

Отсюда мы видим, что миграция может является важным фактором в изменении динамики частот генов, так как популяции существует не обособленно, а во взаимодействии друг с другом.

В данной статье мы привели несколько примеров показывающих как такие эволюционные факторы как генетический дрейф и поток генов могут влиять на частоты генов и, следовательно, признаков ими контролируемых, в популяциях носителей чумного микроба. Таким образом, две популяции, подвергавшиеся в течение долгого времени частому воздействию внешних условий среды, могут иметь совершенно различные средние генные частоты, потому что внешние условия могут действовать в разной последовательности. Напрасно искать недостающий фактор среды, который с позиции естественного отбора позволил бы объяснить, почему в одной популяции средняя частота генов (или признаков) высокая, а в другой – низкая. Для этого необходимо рассматривать популяции, как исторически сложившиеся структуры, где важную роль играют и другие эволюционные факторы.

Статья опубликована в рамках международной юбилейной конференции, посвящённой 20-летию научного сотрудничества между Россией и Монголией «Разные страны – общие проблемы природно-очаговых инфекций».

ЛИТЕРАТУРА REFERENCES

1. Алексеев А.Ф. Продолжительность жизни и особенности подвижности больших песчанок в

северо-западных Кызылкумах // Матер. VIII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. – 1974. – С. 220-222.

Alekseev AF. (1974). Life expectancy and features of mobility of great gerbils in the northwestern Kyzylkum [Prodolzhitel'nost' zhizni i osobennosti podvizhnosti bol'shikh peschanok v severo-zapadnykh Kyzylkumakh]. *Materialy VIII nauchnoy konferentsii protivochumnykh uchrezhdeniy Sredney Azii i Kazakhstana*, 220-222.

2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях: учеб. пособие; 3-е изд., перераб. и доп. – М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. – С. 42-44.

Altukhov YuP. (2003). Genetic processes in populations [Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh]. Moskva, 42-44.

3. Панченко А.Н., Волков В.М., Куницкий В.Н., Павлов А.Н., Яковлев М.Г. Подвижность больших песчанок в северо-восточной части Прикаспийской низменности // Матер. VII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. – 1971. – С. 323-326.

Panchenko AN, Volkov VM, Kunitskiy VN, Pavlov AN, Yakovlev MG. (1971). The mobility of great gerbils in the northeastern part of the Caspian lowland [Podvizhnost' bol'shikh peschanok v severo-vostochnoy chasti Prikaspiyskoy nizmennosti]. *Materialy VII nauchnoy konferentsii protivochumnykh uchrezhdeniy Sredney Azii i Kazakhstana*, 323-326.

4. Сутягин В.В., Бердибеков А.Т. Эффективная численность и размер соседства в популяции большой песчанки // Бюл. МОИП. Отдел биологический. – 2017. – Т. 122, № 2. – С. 3-7.

Sutyagin VV, Berdibekov AT. (2017). Effective number and size of the neighborhood in the great gerbil population [Effektivnaya chislennost' i razmer sosedstva v populyatsii bol'shoi peschanki]. *Byul. MOIP. Otdel biologicheskii*, 122 (2), 3-7.

5. Сухов В.В., Айткалиев Б.А. Активность каталазы крови у больших песчанок и некоторых других млекопитающих из Приаральско-Каракумского мезоочага чумы // Тез. X науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. – 1979. – Вып. 2. – С. 60-62.

Sukhov VV, Aytkaliev BA. (1979). Activity of catalase of blood in large gerbils and some other mammals from the Aral-Karakum mesozochag of the plague [Aktivnost' katalazy krovi u bol'shikh peschanok i nekotorykh drugikh mlekoopitayushchikh iz Priaral'sko-Karakumskogo mezoochaga chumy]. *Tezisy X nauchnoy konferentsii protivochumnykh uchrezhdeniy Sredney Azii i Kazakhstana*, (2), 60-62.

6. Хедрик Ф. Генетика популяций. – М.: Мир, 2003. – 588 с.

Khedrik F. (2003). Genetics of populations [Genetika populyatsiy]. Moskva, 588 p.

7. Чекашов В.Н., Корнеев Г.А., Тарасов М.А., Кузнецов А.А. Особенности формирования мелкой структуры эпизоотии чумы в поселениях больших песчанок в связи с понятием парцеллярных группировок у этих грызунов // Проблемы особо опасных инфекций. – 2001. – Вып. 2 (82). – С. 54-61.

Chekashov VN, Korneev GA, Tarasov MA, Kuznetsov AA. (2001). Features of the formation of a small structure of plague epizootic in great gerbil settlements in

connection with the concept of parcellular groupings in these rodents [Osobennosti formirovaniya melkoy struktury epizootii chumy v poseleniyakh bol'shikh peschanok v svyazi s ponyatiem partsellyarnykh gruppirovok u etikh gryzunov]. *Problemy osobo opasnykh infektsiy*, 2 (82), 54-61.

Сведения об авторе
Information about the author

Сутягин Виталий Владимирович – заведующий лабораторией экстренной диагностики карантинных и особо опасных инфекций (ПЦР и ИФА), РГУ «Талдыкорганская противочумная станция» (004000, Республика Казахстан, г. Талдыкорган, ул. Тауелсиздик, 104; тел. 8 777 1635820; e-mail: vit197803@mail.ru)  <http://orcid.org/0000-0003-2152-1609>

Sutyagin Vitaliy Vladimirovich – the Head of the Laboratory of Emergency Diagnostics of Quarantine and Highly Infectious Diseases (PCR and ELISA), Taldykorgan Anti-Plague Station (004000, Republic of Kazakhstan, Taldykorgan, ul. Tauelsizdik, 104; tel. 8 (7282) 30-84-64; e-mail: vit197803@mail.ru)  <http://orcid.org/0000-0003-2152-1609>