

Изменение генетической структуры популяции при нарушении панмиксии

Задание 1. Изучить особенности оценки эффективного размера популяций

В силу явлений территориальности, зоосоциальной иерархии и других факторов у животных лишь небольшая часть половозрелых особей допускается отбором к размножению. При этом особи женского пола имеют больше шансов на оставление потомства, чем особи мужского пола. Жесткое действие отбора проявляется и в популяциях растений.

Исходя из этого, проводят оценку эффективной численности размножающихся особей, или эффективного размера популяции (N_e).

Эффективным размером популяции называют ту часть популяции, которая эквивалентна доле особей, оставляющих потомство при панмиктическом размножении.

Рассмотрим процедуру оценки эффективного размера популяции в трех различных ситуациях:

- неравное участие в размножении самок и самцов;
- периодические колебания численности популяции;
- инбридинг.

1. Неравное участие в размножении самок и самцов.

Такая ситуация складывается у видов-полигамов или в популяциях домашних животных, особенно при искусственном оплодотворении.

Размер популяции (N_e) складывается из численности самок N_f и численности самцов N_m (формула 1).

$$N_e = \frac{4N_m \cdot N_f}{N_m + N_f}, \quad (1)$$

Пример.

Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей имеется 180 самок (N_f) и только 20 самцов (N_m).

Определите эффективный размер популяции.

Решение.

$$\begin{aligned} N_f &= 180; \\ N_m &= 20. \end{aligned}$$

Эффективный размер данной группы определяем по формуле 1:

$$N_e = \frac{4 \cdot 20 \cdot 180}{200} = 72.$$

Именно таким должен быть эффективный размер панмиктической популяции, включающей по 36 самок и самцов.

Лимитирующим фактором в рассматриваемой ситуации является доля особей малочисленного пола.

Пример.

Гарем морского котика состоит из одного самца и нескольких десятков самок.

Определите эффективный размер популяции.

Решение.

$$N_f = 20;$$

$$N_m = 1.$$

Эффективный размер популяции определяем по формуле 1:

$$N_e = \frac{4 \cdot 1 \cdot 20}{21} = 4.$$

Таким образом, эффективная численность будет близка к 4. Но такая система размножения приводит к тесному инбридингу.

2. Периодические колебания численности популяции.

Циклические колебания численности популяции у животных возникают, например, в результате межвидовой и внутривидовой конкуренции.

В этом случае усредненную эффективную численность можно найти по формуле 2:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{T} \cdot \left[\frac{1}{N_1} + \frac{1}{N_2} + \dots + \frac{1}{N_t} \right], \quad (2)$$

где t – количество поколений;

N_1 – эффективная численность популяции в первом поколении и т. д.

Пример.

Эффективная численность в одной из популяций зайца-беляка в течение 5 последовательных поколений составили приблизительно: 800, 30, 800, 5000, 4000.

Определите усредненную эффективную численность этой популяции.

Решение.

Заяц-беляк

$$N_1 = 800;$$

$$N_2 = 30;$$

$$N_3 = 800;$$

$$N_4 = 5000;$$

$$N_5 = 4000;$$

$$t = 5.$$

Усредненную эффективную численность популяции определяем по формуле 2:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{5} \cdot \left[\frac{1}{800} + \frac{1}{30} + \frac{1}{800} + \frac{1}{5000} + \frac{1}{4000} \right] = 0,2 \cdot (0,00125 + 0,03333 + 0,00125 + 0,0002 + 0,00025) = 0,2 \cdot 0,03628 = 0,007256.$$

$$N_e = \frac{1}{0,007256} = 138.$$

Усредненная эффективная численность зайца-беляка составила примерно 138 особей. Это значение ближе к минимальному. Следовательно, резкое сокращение численности популяции во втором поколении отразилось на итоговом результате.

3. Инбридинг.

Эффективный размер инбредной популяции определяется с помощью формулы 3:

$$N_e = \frac{N}{1 + F}, \quad (3)$$

где F – коэффициент инбридинга.

Амплитуда изменений F – от 0 до 1.

В предельном случае, когда $F = 1$, эффективная численность популяции равна половине её фактической численности.

Пример.

Установлено, что в популяции овса бородатого коэффициент инбридинга составляет 0,972. Численность особей в данной популяции равна 10000 особям.

Определите эффективную численность популяции.

Решение.

Овес бородатый

$F = 0,972;$

$N = 10000.$

Определяем эффективный размер инбредной популяции по формуле 3:

$$N_e = \frac{N}{1 + F} = \frac{10000}{1 + 0,972} = \frac{10000}{1,972} = 5071.$$

Расчёты эффективного размера популяции имеют важное прикладное значение в селекции и семеноводстве. Они необходимы для прогнозов вероятности сохранения редких и исчезающих видов растений.

Задание 2. Эффект случайного дрейфа генов из одного поколения в другое.

Практическая работа: определение разброса частоты аллеля в следующем поколении при различных численностях популяции

Генетико-автоматические процессы по Н. П. Дубинину или, по терминологии С. Райта, **дрейф генов**, отражают случайные изменения концентраций аллелей в популяциях при передаче генов от одного поколения к следующему.

В больших популяциях ошибка при передаче концентраций аллелей по поколениям невелика. В малых популяциях она становится заметной и ведет к тому, что нейтральный аллель или завоюет популяцию, или будет элиминирован.

Дрейф генов осуществляется в той части популяции, которая дает начало следующему поколению, т. е. в той части популяции, которая получила название **эффективной численности популяции** (N_e).

Зависимость скорости протекания процесса дрейфа генов от размера популяции определяется равенством 4:

$$K = \frac{1}{2N_e}, \quad (4)$$

где K – доля, на которую изменяется концентрация аллеля.

Если численность популяции равна 50, то за поколение частота гетерозигот может снизиться из-за дрейфа генов на 0,01, т. к. $K = \frac{1}{2 \cdot 50}$, т. е. на 1 %.

При эффективной численности 500 это снижение составит только 0,001, или 0,1 %.

Если же эффективная численность популяции достигает 5000, то $K = \frac{1}{2 \cdot 5000}$, т. е. на 0,01 % – величину очень незначительную.

Таким образом, в малой популяции случайные сдвиги в концентрациях аллелей по поколениям будут так велики, что скоро наступают заметные изменения. В каждой из них возникает генетическое своеобразие, не имеющее адаптивного значения.

Если отбираем 1000 семян кукурузы из исходной популяции и выращиваем из них 1000 растений, то частота аллеля А в семенах, полученных от выросших растений, будет очень близка к ½, хотя может оказаться и чуть больше и чуть меньше.

Если известно число родителей в исходном поколении и частота аллелей в нем, то можно рассчитать **вероятность получения в следующем поколении тех или иных частот аллелей**. Для этого требуется знать дисперсию частот аллелей в следующем поколении.

Варианса служит мерой изменчивости, обнаруживаемой при сравнении различных выборок. Если имеются два аллеля с частотами p и q , причем число родителей равно N (так что число генов в исходном поколении равно $2N$), то дисперсия (S^2) частоты аллеля в следующем поколении составляет (формула 5):

$$S^2 = \frac{pA \cdot qa}{2N}, \quad (5)$$

Стандартное отклонение может быть выражено так (формула 6):

$$S = \sqrt{S^2}. \quad (6)$$

Эти формулы отражают обратную зависимость между величиной выборки $2N$ и теоретически ожидаемой изменчивостью частот аллелей.

Цель работы: определить разброс частоты аллеля в следующем поколении при различных численностях популяции.

Материал и оборудование:

- 1) данные по численности популяций;
- 2) частота аллеля в исходной популяции.

Ход работы:

- 1) Выполните расчеты для указанной частоты аллеля и эффективной численности популяции. Данные внесите в табл. 1.
- 2) По этим данным постройте график вероятностного разброса аллельных частот (p) в дочернем поколении для трех популяций разного размера.
- 3) Сформулируйте выводы по устойчивости генотипической структуры популяции в зависимости от ее размера.

Пример.

Частота аллелей в исходном поколении составляет: $pA = 0,5$ и $qa = 0,5$.

Определить разброс частоты аллеля (p) в дочерних популяциях при их различной эффективной численности: $N_1 = 5$, $N_2 = 50$, $N_3 = 500$.

Решение.

1) Определяем дисперсию (дисперсию) по формуле 5 для трех различных численностей популяции:

$$S_1^2 = \frac{pA \cdot qa}{2N_1} = \frac{0,5 \cdot 0,5}{10} = 0,025.$$

$$S_2^2 = \frac{pA \cdot qa}{2N_2} = \frac{0,5 \cdot 0,5}{100} = 0,0025.$$

$$S_3^2 = \frac{pA \cdot qa}{2N_3} = \frac{0,5 \cdot 0,5}{1000} = 0,00025.$$

Таблица 1. Эффект случайного дрейфа генов из одного поколения в другое.

Численность популяции (N)	Число гамет (2N)	Варианса (S^2)	Стандартное отклонение (S)	Разброс pA, ожидаемый с		
				68 % вероятностью (pA ± S)	95 % вероятностью (pA ± 2S)	99 % вероятностью (pA ± 3S)
5	10	0,025	0,16	0,32 ÷ 0,66	0,16 ÷ 0,82	0,02 ÷ 0,98
50	100	0,0025	0,05	0,45 ÷ 0,55	0,40 ÷ 0,60	0,35 ÷ 0,65
500	1000	0,00025	0,02	0,48 ÷ 0,52	0,46 ÷ 0,54	0,44 ÷ 0,56

2) Определяем стандартное отклонение по формуле 6 для трех различных численностей популяции:

$$S_1 = \sqrt{S_1^2} = \sqrt{0,025} = 0,16.$$

$$S_2 = \sqrt{S_2^2} = \sqrt{0,0025} = 0,05.$$

$$S_3 = \sqrt{S_3^2} = \sqrt{0,00025} = 0,02.$$

Размах колебаний частоты аллеля вправо и влево от указанной величины (частота p в исходном поколении) зависит от величины S и укладывается в основном в пределах 3-х стандартных отклонений (3S):

- в области $pA \pm S$ лежит 68,26 % всех наблюдений;
- внутри пределов $pA \pm 2S$ находится 95,46 % всех значений;
- интервал $pA \pm 3S$ охватывает 99,73 %, т. е. практически все значения.

3) Определяем разброс частоты аллеля p в следующем поколении с 68 % вероятностью:

$$pA \pm S_1 = 0,5 \pm 0,16 = 0,32 \div 0,66.$$

$$pA \pm S_2 = 0,5 \pm 0,05 = 0,45 \div 0,55.$$

$$pA \pm S_3 = 0,5 \pm 0,02 = 0,48 \div 0,52.$$

4) Таким же образом определяем разброс частоты аллеля p в следующем поколении с 95 и 99 % вероятностью.

5) Строим график вероятностного разброса аллельных частот (p) в дочернем поколении трех популяций разного размера.

Вероятностное распределение потомств при $N = 5$; $N = 50$; $N = 500$ с теми или иными значениями p в дочернем поколении популяций, в которых в предшествующем поколении $p_0 = q_0 = 0,5$ (табл. 2).

Таблица 2. Показатели частот и вероятностного разброса аллеля доминантного гена в следующем поколении при $N = 5$; $N = 50$; $N = 500$

p при	Вероятность							
	0,002	0,021	0,136	0,341	0,341	0,136	0,021	0,002
N_1	<0,02	0,02–0,16	0,16–0,32	0,32–0,50	0,50–0,66	0,66–0,82	0,82–0,98	>0,98
N_2	<0,35	0,35–0,40	0,40–0,45	0,45–0,50	0,50–0,55	0,55–0,60	0,60–0,65	>0,65
N_3	<0,44	0,44–0,46	0,46–0,48	0,48–0,50	0,50–0,52	0,52–0,54	0,54–0,56	>0,56

Принцип построения графика следующий: по оси ординат откладываем вероятность, а по оси абсцисс – частоту аллеля доминантного гена (рис. 1).

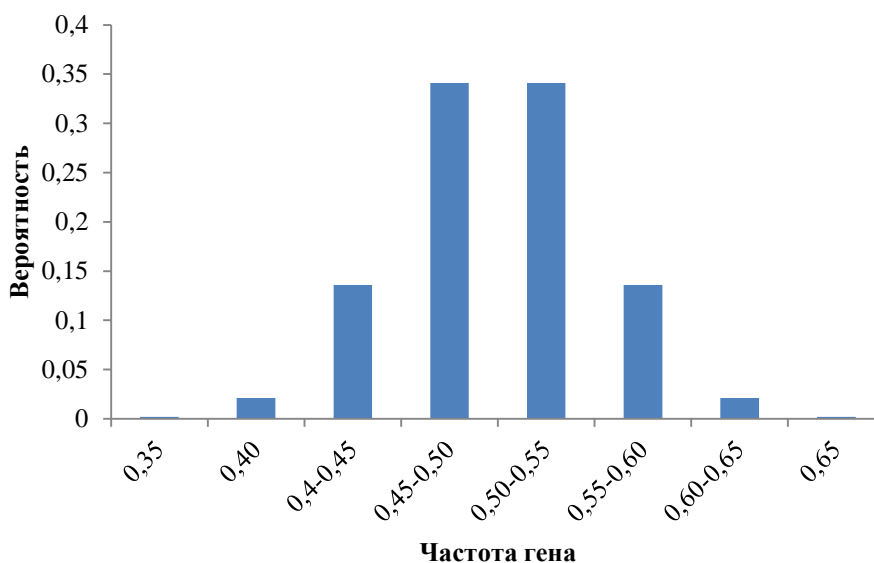


Рис. 1. Вероятностный разброс частот в дочернем поколении в популяции с эффективной численностью $N = 50$.

б) Формулируем выводы по устойчивости генотипической структуры популяции в зависимости от ее размера.

В практике агрономических исследований пользуются вероятностями 0,95 (95 %) и 0,99 (99 %), которым соответствуют риски сделать ошибку 5 % (или 1 случай на 20) и 1 %, или 1 случай на 100.

Реально наблюдаемая частота аллеля p укладывается в интервал $pA \pm 2S$ с 95 % вероятностью. Таким образом, в малых популяциях с эффективной численностью 5 растений интервал ожидаемых значений p в следующем поколении лежит между 0,18 и 0,82.

Чем больше численность популяции, тем более узкие пределы варьирования частоты аллеля: 0,46–0,54 при численности 500 растений.

В соответствии с вариантами, приведенными в табл. 3, рассчитайте разброс частоты аллеля p в дочерней популяции в зависимости от частоты аллеля и размера исходной популяции.

Таблица 3. Задания для практической работы.

Вариант	Частота аллеля pA в исходной популяции	Частота аллеля qa в исходной популяции	Численность популяции (N_1)	Численность популяции (N_2)	Численность популяции (N_3)
1	0,3	0,7	10	100	1000
2	0,4	0,6	20	200	2000
3	0,5	0,5	30	300	3000
4	0,6	0,4	40	400	4000
5	0,7	0,3	50	500	5000
6	0,3	0,7	60	600	6000
7	0,4	0,6	70	700	7000
8	0,5	0,5	80	800	8000
9	0,6	0,4	90	900	9000
10	0,7	0,3	100	1000	10000

Задание 3. Практическая работа: решение задач по распределению частот генотипов в популяции с частичным инбридингом

К инбридингу приводят три основные причины:

1. ограничения в размерах популяции;
2. изменчивость в системе скрещиваний внутри популяции (например, тенденция к скрещиванию растений, находящихся в пространственной близости друг от друга);
3. различные приспособления в цветках, способствующие самооплодотворению (например, опыление в закрытых цветках – клейстогамия).

Показателем доли родственного скрещивания в популяции со смешанным размножением служит **коэффициент инбридинга растений** F , а показателем доли случайных скрещиваний – **коэффициент панмиксии** (панмиктический индекс) P .

Оба коэффициента находятся в отношении (формула 7):

$$P + F = 1. \quad (7)$$

Коэффициент инбридинга F отражает избыток в популяции особей, гомозиготных по какому-либо локусу, а также увеличение доли гомозиготных локусов в генотипах отдельных особей.

В популяции с коэффициентом инбридинга F частота гетерозигот будет составлять $1-F$ от их частоты в случайно скрещивающейся популяции. Частоты генотипов в инбредной популяции можно представить следующим образом:

Генотип	AA	Aa	aa
Частота	$p^2 + pqF$	$2pq - 2pqF$	$q^2 + pqF$

При отсутствии инбридинга ($F = 0$) частоты генотипов удовлетворяют закону Харди-Вайнберга.

Если в популяции есть равновесие между самоопылением и перекрестным опылением, то связь коэффициента инбридинга с частотой самоопыления выражается формулой 8:

$$F = \frac{S}{2 - S}, \quad (8)$$

где S – частота самоопыления.

Пример.

В популяции овса бородатого (*Avena barbata*) было установлено, что частота самоопыления равна 98,6 %.

Определите коэффициент инбридинга.

Решение.

Овес бородатый

$$S = 98,6 \%$$

Определяем коэффициент инбридинга по формуле 8:

$$F = \frac{S}{2 - S} = \frac{0,986}{2 - 0,986} = 0,972.$$

Связь между долей перекрестного опыления в популяции и коэффициентом инбридинга показывает формула 9:

$$\lambda = \frac{1 - F}{1 + F}, \quad (9)$$

где λ – частота перекрестного опыления.

Приведенные формулы по коэффициенту инбридинга и частоте перекрестного опыления позволяют получить точную характеристику размножения растительной популяции и решать на этой основе многие практические задачи селекции.

ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Что такое эффективный размер популяции?
2. Как рассчитать эффективный размер популяции при неравном участии в размножении самок и самцов?
3. Как рассчитать эффективный размер популяции при периодических колебаниях численности популяции?
4. Как рассчитать эффективный размер популяции при инбридинге?
5. Что такое генетико-автоматические процессы (дрейф генов)?

6. Как определить зависимость скорости протекания процесса дрейфа генов от размера популяции?
7. Как рассчитать дисперсию и стандартное отклонение?
8. Как определить разброс частоты аллеля в следующем поколении с 68 %; 95 %; 99 % вероятностью?
9. Что показывают коэффициенты инбридинга и панмиксии?
10. Как связан коэффициент инбридинга с частотой самоопыления и перекрестного опыления?

ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ:

1. Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей морского льва имеется 1020 самок и только 200 самцов.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.
4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

2. Эффективная численность в одной из популяций зайца-беляка в течение ряда последовательных поколений составили приблизительно: 5000; 130; 4000; 5500; 8000; 8500.

1. Определите количество поколений.
2. Определите усредненную эффективную численность этой популяции.
3. Изменение численности популяции какого поколения отразилось на итоговом результате?
4. Определите количество самок в этой популяции.
5. Определите количество самцов в этой популяции.

3. Установлено, что в популяции овса посевного коэффициент инбридинга составляет 0,985. Численность особей в данной популяции равна 15000 особям.

1. Определите эффективную численность данной популяции.
2. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,9.
3. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1.
4. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,9 и численности особей 10000.
5. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1 и численности особей 10000.

4. Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей лабораторных мышей имеется 502 самки и только 300 самцов.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.

4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

5. Эффективная численность в одной из популяций бурого медведя в течение ряда последовательных поколений составили приблизительно: 1000; 500; 120; 4000; 8000.

1. Определите количество поколений.
2. Определите усредненную эффективную численность этой популяции.
3. Изменение численности популяции какого поколения отразилось на итоговом результате?
4. Определите количество самок в этой популяции.
5. Определите количество самцов в этой популяции.

6. Установлено, что в популяции яровой пшеницы коэффициент инбридинга составляет 0,961. Численность особей в данной популяции равна 20000 особям.

1. Определите эффективную численность данной популяции.
2. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,85.
3. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1.
4. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,85 и численности особей 10000.
5. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1 и численности особей 10000.

7. Предположим, что в группе свободно скрещивающихся особей КРС имеется 1000 самок и только 40 самцов.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.
4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.

8. Эффективная численность в одной из популяций медведя-гризли в течение ряда последовательных поколений составили приблизительно: 1500; 100; 4500; 7000.

1. Определите количество поколений.
2. Определите усредненную эффективную численность этой популяции.
3. Изменение численности популяции какого поколения отразилось на итоговом результате?
4. Определите количество самок в этой популяции.
5. Определите количество самцов в этой популяции.

9. Установлено, что в популяции ячменя коэффициент инбридинга составляет 0,954. Численность особей в данной популяции равна 1000 особям.

1. Определите эффективную численность данной популяции.
2. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,8.
3. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1.
4. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 0,8 и численности особей 500.
5. Определите эффективную численность популяции при коэффициенте инбридинга равном 1 и численности особей 500.

10. Гарем морского котика состоит из 1 самца и 30 самок.

1. Определите соотношение по полу в данной популяции.
2. Определите эффективный размер популяции.
3. Определите количество самок в популяции в случае ее эффективной численности.
4. Определите количество самцов в популяции в случае ее эффективной численности.
5. Определите соотношение по полу в популяции в случае ее эффективной численности.