

# Изменение генетической структуры популяции под действием отбора

## Задание 1. Изучить генетические механизмы естественного отбора

Наиболее сильное влияние на изменение структуры популяции оказывает отбор.

Конкретные механизмы естественного отбора могут быть различными. Наибольшее значение имеют два случая.

1. Более высокая жизнеспособность одного из генотипов.

Рассмотрим следующий пример. Пусть дрозофилы, имеющие разные генотипа (AA, Aa и aa), откладывают одинаковое число яиц:

– но не из всех яиц с генотипом aa выводятся личинки или же жизнеспособность личинок различна. Значит, в следующем поколении частота аллеля a будет снижена;

– из яиц с любым генотипом выводится одинаковое количество личинок, но больший процент мух с генотипом aa погибает до достижения ими половой зрелости;

– мухи, имеющие разные генотипы достигают половой зрелости, но особи с генотипом aa имеют пониженную зимостойкость и погибают в условиях перезимовки.

Таким образом, во всех случаях «отбор действует против аллеля a».

2. Более высокая плодовитость одного из генотипов.

Допустим, что все генотипы на всех стадиях онтогенеза обладают одинаковой жизнеспособностью, но если:

– особи с генотипом aa менее успешно, чем другие оставляют потомство, то эту ситуацию также следует выразить словами «отбор действует против аллеля a».

– самки с генотипом aa имеют большую плодовитость, чем другие самки, то они будут передавать каждому потомку только аллель a. Следовательно, в последующем поколении частота аллеля a будет выше, чем в исходном. Самцы же будут передавать своим потомкам гаметы A и a с теми частотами p и q, с которыми эти аллели имеются в популяции. Таким образом, в данном случае естественный отбор будет действовать «в пользу аллеля a» и «против аллеля A».

## Задание 2. Определить приспособленность различных генотипов и среднюю приспособленность популяции

Под влиянием отбора концентрация одних генов повышается, других – снижается. Организмы, более приспособленные к данным условиям среды, дают более многочисленное потомство.

**Приспособленность** (W) выражает относительное число потомков.

Приспособленность генотипа с наибольшей эффективностью размножения обычно принимают равной единице.

### Пример.

Пусть особи с генотипом AA оставляют 2 потомка, с генотипом Aa – 1,5 потомка, а с генотипом aa – всего 1 потомка.

Определите приспособленности всех генотипов.

### Решение.

1. Приспособленность самого успешного генотипа AA можно принять за единицу. Для этого делим число потомков особей с генотипом AA на 2:

$$W_{AA} = 2 : 2 = 1.$$

2. Таким же образом рассчитываем приспособленности генотипов Aa и aa:

$$W_{Aa} = 1,5 : 2 = 0,75;$$

$$W_{aa} = 1 : 2 = 0,5.$$

Если все приспособленности равны, то отбора нет. При наличии отбора приспособленности одного или двух генотипов равны единице, а остальные приспособленности меньше единицы.

### **Пример.**

В популяции кукурузы, состоящей изначально из 10000 растений, частота аллеля A составляет 0,6, а частота аллеля a – 0,4. Возможная гибель, обусловленная отбором, составляет для генотипа AA 300 растений, генотипа Aa – 192 растения, генотипа aa – 1084 растения.

Определите показатели селективной адаптивности сортовой популяции. Данные внесите в табл. 1.

### **Решение.**

#### Кукуруза

N = 10000 растений;

pA – 0,6;

qa – 0,4;

Г<sub>AA</sub> – 300 растений;

Г<sub>Aa</sub> – 192 растения;

Г<sub>aa</sub> – 1084 растения.

1. Определяем генетическую структуру популяции до отбора:

$$Q = q^2aa = (qa)^2 = 0,4^2 = 0,16 \text{ (или 16 \%)};$$

$$P = p^2AA = (pA)^2 = 0,6^2 = 0,36 \text{ (или 36 \%)};$$

$$G = 2pqAa = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,6 \cdot 0,4 = 0,48 \text{ (или 48 \%)}.$$

2. Определяем количество растений разных генотипов в популяции до отбора:

$$n_P = P \cdot N = 0,36 \cdot 10000 = 3600 \text{ растений};$$

$$n_G = G \cdot N = 0,48 \cdot 10000 = 4800 \text{ растений};$$

$$n_Q = Q \cdot N = 0,16 \cdot 10000 = 1600 \text{ растений}.$$

3. Определяем количество растений разных генотипов в популяции после отбора:

$$n_P' = 3600 - 300 = 3300 \text{ растений};$$

$$n_G' = 4800 - 192 = 4608 \text{ растений};$$

$$n_Q' = 1600 - 1084 = 526 \text{ растений}.$$

4. Определяем приспособленность каждого генотипа:

**Приспособленность (адаптивность)** генотипа определяется отношением числа растений в популяции после отбора к числу растений до отбора (формула 1):

$$W = \frac{N'}{N}, \quad (1)$$

где  $N$  – количество растений определенного генотипа до отбора в популяции;

$N'$  – количество растений определенного генотипа после отбора в популяции.

$$W_{AA} = \frac{3300}{3600} = 0,92;$$

$$W_{Aa} = \frac{4608}{4800} = 0,96;$$

$$W_{aa} = \frac{526}{1600} = 0,33.$$

Таким образом, приспособленность генотипа  $Aa$  является наибольшей в данной популяции.

Таблица 1. **Вычисление приспособленности разных генотипов в популяции кукурузы.**

Показатель	Генотип		
	AA	Aa	aa
Численность популяции до отбора	3600	4800	1600
Потери (элиминация)	-300	-192	-1084
Численность популяции после отбора	3300	4608	526
Приспособленность	0,92	0,96	0,33

Усредненная приспособленность особей трех генотипических классов в панмиктической популяции при различиях по паре аллелей одного гена определяется по формуле 2:

$$\bar{W} = P \cdot W_{AA} + G \cdot W_{Aa} + Q \cdot W_{aa} \quad (2)$$

5. *Вычисляем среднюю приспособленность ( $\bar{W}$ ) популяции:*

$$\bar{W} = P \cdot W_{AA} + G \cdot W_{Aa} + Q \cdot W_{aa} = 0,36 \cdot 0,92 + 0,48 \cdot 0,96 + 0,16 \cdot 0,33 = 0,33 + 0,46 + 0,05 = 0,84.$$

Таким образом, средняя приспособленность популяции составляет 84 %.

В исходном поколении частоты аллелей составляли  $pA$  и  $qa$ . Под действием отбора они изменятся и станут  $pA'$  и  $qa'$  (формулы 3 и 4):

$$pA' = \frac{P \cdot W_{AA} + \frac{1}{2}G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}}; \quad (3)$$

$$qa' = \frac{Q \cdot W_{aa} + \frac{1}{2}G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}}; \quad (4)$$

6. *Определяем значения частот аллелей в следующем после отбора поколении:*

$$pA' = \frac{P \cdot W_{AA} + \frac{1}{2}G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}} = \frac{0,36 \cdot 0,92 + \frac{1}{2} \cdot 0,48 \cdot 0,96}{0,84} = 0,67.$$

$$qa' = \frac{Q \cdot W_{aa} + \frac{1}{2}G \cdot W_{Aa}}{\bar{W}} = \frac{0,16 \cdot 0,33 + \frac{1}{2} \cdot 0,48 \cdot 0,96}{0,84} = 0,33.$$

Величина, которая показывает насколько приспособленность данного генотипа меньше единицы, называется *коэффициентом отбора* (формула 5).

$$S = 1 - W, \quad (5)$$

где  $S$  – коэффициент отбора.

Если приспособленность генотипа  $aa$  равна, например 0,33, то коэффициент отбора равен 0,67 ( $S = 0,67$ ).

Коэффициент отбора показывает насколько сильно снижено воспроизводство данного генотипа по сравнению с наиболее приспособленным генотипом. В нашем примере воспроизводство генотипа  $aa$  на 63 % снижено по сравнению с наиболее приспособленным генотипом ( $0,96 - 0,33 = 0,63$ ).

Коэффициент отбора может меняться от 0 до 1. Он равен нулю у наиболее приспособленного генотипа и равен единице, если вообще нет потомства.

Коэффициент отбора может быть направлен против доминантного или рецессивного аллеля.

Значение  $S = 0 \rightarrow (A)$  показывает, что все растения, имеющие в своем генотипе аллель  $A$ , дадут потомство и сохранятся в следующем поколении популяции. Если  $S = 1 \rightarrow (A)$ , то все растения, имеющие в своем генотипе аллель  $A$ , полностью элиминируются и в следующем поколении популяции не будет содержаться особей с генотипами  $AA$  и  $Aa$ .

Если  $S = 1 \rightarrow (aa)$ , то все растения с генотипом  $aa$  полностью элиминируются, но аллель  $a$  будет присутствовать в популяции у гетерозиготных организмов ( $Aa$ ).

### Задание 3. Определить динамику генетической структуры популяции при элиминации доминантного аллеля

Отбор против доминантного аллеля  $S = 1 \rightarrow (A)$  более эффективен, т. к. отбор действует и на доминантные гомозиготы, и на гетерозиготы.

Рассмотрим случай полного доминирования, т. е. случай, когда приспособленности генотипов  $AA$  и  $Aa$  одинаковы:  $1 - S$  (табл. 2).

Таблица 2. Динамика частот генотипических классов и частот аллелей при полной элиминации доминантных гомозигот и гетерозигот

Показатели	Генотип			Сумма
	$AA$	$Aa$	$aa$	
Частоты аллелей до отбора	$pA$		$qa$	
Частоты генотипов до отбора, $f$	$p^2AA$	$2pqAa$	$q^2aa$	1
Относительная приспособленность, $W$	$1 - S$	$1 - S$	1	
Частоты генотипов после отбора, $fW$	$p^2AA \cdot (1 - S)$	$2pqAa \cdot (1 - S)$	$q^2aa$	$1 - S(1 - q^2aa)$
Нормализованные частоты генотипов	$\frac{p^2AA \cdot (1 - S)}{1 - S(1 - q^2aa)}$	$\frac{2pqAa \cdot (1 - S)}{1 - S(1 - q^2aa)}$	$\frac{q^2aa}{1 - S(1 - q^2aa)}$	
Частоты аллелей после отбора	$pA'$		$qa'$	

Примечание:  $pA' = \frac{p^2AA \cdot (1 - S) + pqAa \cdot (1 - S)}{1 - S(1 - q^2aa)} = \frac{(1 - qa)(1 - S)}{1 - S(1 - q^2aa)}$

$$q_a' = \frac{q^2aa + pqAa \cdot (1 - S)}{1 - S(1 - q^2aa)} = \frac{qa - Sqa + Sq^2aa}{1 - S(1 - q^2aa)}$$

Разница ( $\Delta q$ ) между частотами аллелей в двух смежных поколениях составляет:

$$\Delta q_a = q_a' - q_a;$$

$$\begin{aligned} \Delta q_a &= \frac{qa - Sqa + Sq^2aa}{1 - S(1 - q^2aa)} - q_a = \frac{qa - Sqa + Sq^2aa - qa + Sqa - Sq^3aa}{1 - S(1 - q^2aa)} = \frac{Sq^2aa - Sq^3aa}{1 - S(1 - q^2aa)} = \\ &= \frac{Sq^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - S(1 - q^2aa)}. \end{aligned}$$

Изменение частоты рецессивного аллеля в популяции при полной элиминации доминантных гомозигот и гетерозигот определяют по формуле 6:

$$\Delta q_a = \frac{Sq^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - S(1 - q^2aa)} \quad (6)$$

Если доминантный ген летален, т. е.  $S = 1$ , то из этой формулы получим (7):

$$\Delta q_a = \frac{q^2aa \cdot (1 - qa)}{1 - (1 - q^2aa)} = 1 - qa. \quad (7)$$

### **Практическая работа: определение давления отбора на доминантные аллели при $S = 1 \rightarrow (A)$**

**Цель работы:** определить генетическую структуру популяции при наличии отбора против доминантного аллеля.

**Материал:**

- 1) данные по частоте доминантных гомозигот и гетерозигот в исходном поколении;
- 2) микрокалькулятор.

**Ход работы:**

- 1) Определите частоту аллелей в исходном поколении.
- 2) Определите генетическую структуру популяции в исходном поколении (до отбора).
- 3) Определите изменение частот аллелей в популяции после отбора.
- 4) Определите генетическую структуру популяции после отбора.
- 5) Сформулируйте вывод.

**Пример.**

Сортовые популяции капусты савойской имеют сильно пузырчатую поверхность листьев. Растения с гладкими листьями, имеющие доминантный аллель, встречаются с частотой 1 %, т. к. растения с гладкими листьями полностью поражаются слизистым бактериозом.

Определите генетическую структуру популяции в исходном (до отбора) и последующем (после отбора) поколении.

**Решение.**

### Капуста савойская

Характер поверхности листьев.

A – гладкие;

a – пузырчатые.

S = 1 → (A).

P + G = 0,01 (1 %).

1. Определяем частоты аллелей в исходном поколении:

$$Q = 1 - (P + G) = 1 - 0,01 = 0,99.$$

$$q^2_{aa} = Q = 0,99.$$

$$qa = \sqrt{q^2_{aa}} = \sqrt{0,99} = 0,995.$$

$$pA = 1 - qa = 1 - 0,995 = 0,005.$$

2. Определяем генетическую структуру популяции до отбора.

$$P = p^2_{AA} = (pA)^2 = 0,005^2 = 0,000025;$$

$$G = 2pq_{Aa} = 2 \cdot pA \cdot qa = 2 \cdot 0,005 \cdot 0,995 = 0,009950;$$

$$Q = q^2_{aa} = (qa)^2 = 0,995^2 = 0,990025.$$

3. Определяем изменение частот аллелей и частоты аллелей в популяции после отбора.

$$\Delta qa = 1 - qa = 1 - 0,995 = 0,005.$$

$$qa' = qa + \Delta qa = 0,995 + 0,005 = 1;$$

$$pA' = 1 - qa' = 1 - 1 = 0;$$

$$\Delta pA = pA' - pA = 0 - 0,005 = -0,005.$$

4. Определяем генетическую структуру популяции после отбора.

$$P' = p^2_{AA'} = (pA')^2 = 0^2 = 0;$$

$$G' = 2pq_{Aa'} = 2 \cdot pA' \cdot qa' = 2 \cdot 0 \cdot 1 = 0;$$

$$Q' = q^2_{aa'} = (qa')^2 = 1^2 = 1.$$

5. Формулируем вывод.

За одно поколение частота аллеля A снижается от исходного значения 0,005 до 0, поэтому в первом же поколении погибнут все особи с генотипами AA и Aa. В популяции останутся только особи с генотипами aa и аллель a.

### ВОПРОСЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ

1. Какой фактор оказывает наибольшее влияние на изменение генетической структуры популяции?
2. В каком случае говорят, что отбор действует «против аллеля а»?
3. В каком случае говорят, что отбор действует «в пользу аллеля а»?
4. Что такое приспособленность?
5. Как определить приспособленность различных генотипов?
6. Расскажите о методике определения средней приспособленности популяции.
7. Что показывает коэффициент отбора?

8. Как определить коэффициент отбора?
9. Почему отбор против доминантного аллеля наиболее эффективен?
10. Как рассчитать изменение частот аллелей при  $S = 1 \rightarrow (A)$ ?

#### ЗАДАНИЯ ДЛЯ САМОСТОЯТЕЛЬНОГО РЕШЕНИЯ

1. В популяции кукурузы, состоящей изначально из 1000 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,3, а частота рецессивного аллеля – 0,7.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 25 растений, для генотипа Aa – 39 растений, для генотипа aa – 202 растения.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

2. В популяции озимой ржи, состоящей изначально из 6000 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,8, а частота рецессивного аллеля – 0,2.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 1300 растений, для генотипа Aa – 142 растения, для генотипа aa – 94 растения.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

3. В популяции подсолнечника, состоящей изначально из 11500 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,5, а частота рецессивного аллеля – 0,5.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 260 растений, для генотипа Aa – 2041 растение, для генотипа aa – 22 растения.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

4. В популяции клевера, состоящей изначально из 10000 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,6, а частота рецессивного аллеля – 0,4.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 71 растение, для генотипа Aa – 89 растений, для генотипа aa – 912 растений.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.

3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

5. В популяции сахарной свеклы, состоящей изначально из 3200 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,1, а частота рецессивного аллеля – 0,9.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 2 растения, для генотипа Aa – 15 растений, для генотипа aa – 585 растений.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

6. В популяции люцерны, состоящей изначально из 956 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,7, а частота рецессивного аллеля – 0,3.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 30 растений, для генотипа Aa – 121 растение, для генотипа aa – 35 растений.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

7. В популяции земляники, состоящей изначально из 7400 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,2, а частота рецессивного аллеля – 0,8.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 7 растений, для генотипа Aa – 125 растений, для генотипа aa – 2017 растений.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

8. В популяции тыквы, состоящей изначально из 4020 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,4, а частота рецессивного аллеля – 0,6.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 11 растений, для генотипа Aa – 156 растений, для генотипа aa – 218 растений.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.

3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

9. В популяции моркови, состоящей изначально из 8000 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,9, а частота рецессивного аллеля – 0,1.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 306 растений, для генотипа Aa – 120 растений, для генотипа aa – 31 растение.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.

10. В популяции гречихи, состоящей изначально из 9900 растений, частота доминантного аллеля составляет 0,6, а частота рецессивного аллеля – 0,4.

Возможная гибель, обусловленная отбором, для генотипа AA составляет 306 растений, для генотипа Aa – 182 растения, для генотипа aa – 1094 растения.

1. Определите генетическую структуру популяции до отбора.
2. Определите приспособленность разных генотипов.
3. Определите среднюю приспособленность популяции.
4. Определите частоты аллелей в следующем после отбора поколении.
5. Определите генетическую структуру популяции следующего после отбора поколения.