

УДК 597.15

В. Г. Терещенко, Ю. В. Слынько, Д. В. Карабанов

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

**МОДЕЛИРОВАНИЕ ДИНАМИКИ ГЕННЫХ ЧАСТОТ
В ПОПУЛЯЦИЯХ ТЮЛЬКИ ПОД ВЛИЯНИЕМ
ФАКТОРОВ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА**

Проведено моделирование динамики генных частот волжских популяций тюльки под влиянием факторов природного отбора. Установлено, что инверсия генных частот двуаллельного локуса, которая наблюдается в реальной ситуации, может осуществляться только тогда, когда действуют факторы природного отбора.

В. Г. Терещенко, Ю. В. Слынько, Д. В. Карабанов

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

**МОДЕЛЮВАННЯ ДИНАМІКИ ГЕННИХ ЧАСТОТ
У ПОПУЛЯЦІЯХ ТЮЛЬКИ ПІД ВПЛИВОМ
ФАКТОРІВ ПРИРОДНОГО ДОБОРУ**

Проведено моделювання динаміки генних частот волзьких популяцій тюльки під впливом факторів природного добору. Встановлено, що інверсія генних частот двоалельного локусу, яка спостерігається у реальній ситуації, може здійснюватися тільки тоді, коли діють фактори природного добору.

V. G. Tereshchenko, Y. V. Slynko, D. V. Karabanov

Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences

**MODELING OF GENE FREQUENCIES DYNAMICS
IN KILKA POPULATIONS UNDER THE INFLUENCE
OF NATURAL SELECTION FACTORS**

Modelling of gene frequencies dynamics in the Volga kilka populations under influence of the natural selection factors is carried out. It is established, that inversion of frequencies of two allelic loci, which is observed in a real situation, may occur only under the factors of natural selection. Theoretically, it can descend in an ecological time scale.

Введение

Совпадение глобального потепления, строительства межбассейновых каналов и масштабное зарегулирование крупных рек привело к существенному усилению процесса биологических инвазий гидробионтов в бассейнах крупнейших рек Понто-Каспийского стока в современный период [3; 13; 14; 16]. Наибольшее количество видов появляются и расселяются по бассейнам Волги и Днепра. Среди рыб-вселенцев доминируют понто-каспийские дельтово-лиманские виды, из которых тюлька стала промысловым видом во многих водохранилищах [5]. Экспансия полиморфного эвригалинного вида черноморско-каспийской тюльки в реках Черноморско-Азовского и Каспийского бассейнов нача-

лась сразу после сооружения водохранилищ в низовьях рек Днепр, Волга и Дон. Анализ морфологической и генетической изменчивости показал, что для интенсивно расселяющейся черноморско-каспийской тюльки характерно наличие морфологического и генетического разнообразия между новообразованными популяциями [6; 7]. В результате филогеографических исследований новообразованных популяций определены источники происхождения тюльки в речных бассейнах Понто-Каспийского стока и выявлен двухаллельный локус мышечной лактатдегидрогеназы-А (Ldh-A, EC 1.1.1.27), который демонстрирует несколько иную картину изменчивости в волжских и днепровских водохранилищах [6]. Наибольшие различия в генных частотах данного локуса отмечены в популяциях тюльки Каспийского моря и саратовских затонов (ныне Волгоградское водохранилище), где, судя по имеющимся сведениям [4], популяция тюльки существует продолжительное время. Для понимания причин различной изменчивости генных частот необходим анализ действия на их динамику отдельно и совместно различных факторов. Для этого эффективен метод математического моделирования [1].

Цель данной работы – моделирование динамики генных частот волжских популяций тюльки под влиянием фактора естественного отбора.

Материал и методы исследований

В данной работе мы исходили из того, что изменение генных частот в новообразованной популяции обусловлено только естественным отбором. В этом случае для оценки доли аллелей в следующем поколении применима формула Фишера [2].

Как начальное принимали состояние, при котором частота одного из аллелей равнялась 0,2. Конечным состоянием, к которому должна прийти популяция в результате действия только фактора естественного отбора, считали состояние, при котором частота доли этого же аллеля равна 0,7, что близко к реальным частотам Ldh-A'120 локуса мышечной лактатдегидрогеназы-А тюльки популяций Верхней Волги (табл. 1), то есть происходит инверсия частот аллелей. Далее с помощью итерационной процедуры оценивали число поколений, необходимых для того, чтобы популяция тюльки Каспийского моря перешла в состояние, соответствующее состоянию тюльки саратовских затонов (Волгоградское водохранилище) при различных значениях относительной выживаемости гомо- и гетерозигот.

Таблица 1

Частоты аллеля Ldh- A'120 локуса мышечной лактатдегидрогеназы-А тюльки исследованных популяций (по [6])

№	Водоем	Частота аллеля p Ldh-A'120
1	Шекснинское водохранилище	0,79
2	Рыбинское водохранилище	0,72
3	Иваньковское водохранилище	0,71
4	Горьковское водохранилище	0,76
5	Чебоксарское водохранилище	0,79
6	Куйбышевское водохранилище	0,77
7	Волгоградское водохранилище	0,82
8	Северный Каспий	0,19
9	Река Маныч	0,53
10	Азовская ВРС	0,43
11	Дельта реки Дон	0,27
12	Азовское море	0,25
13	Карачуновское водохранилище в/х	0,46
14	Река Днепр	0,31
15	Днестровский лиман	0,27

Оценка доли аллелей в следующем поколении основана на следующих формулах [1]:

$$p_1 = \frac{(p_0^2 \times w_1 + p_0 \times q_0 \times w_2)}{(p_0^2 \times w_1 + 2 \times p_0 \times q_0 \times w_2 + q_0^2 \times w_3)},$$

$$q_1 = 1 - p_1,$$

где p_0 , q_0 и p_1 , q_1 – доля аллелей соответственно родителей и потомков, w_1 , w_3 и w_2 – относительная приспособленность гомо- и гетерозигот.

Счет останавливали и фиксировали число прошедших поколений (шагов итерации) при достижении требуемого результата. По данным ряда авторов в условиях водохранилищ тюлька становится половозрелой на втором году [8; 9; 11; 12; 15]. Поэтому счет останавливали и фиксировали полученные данные, если проходило более 10000 шагов счета (10000 поколений) без достижения результата или через 5 шагов отмечалось монотонное уменьшение частоты аллеля, то есть изменения в популяции шли в обратном по сравнению с наблюдаемыми результатами направления.

Результаты и их обсуждение

Расчеты показали, что число поколений, необходимых для перехода популяции тюльки из состояния, соответствующего обитанию в море, к состоянию саратовских затонов при различных сочетаниях относительной приспособленности аллелей изменяется от 2 до 54 поколений (табл. 2).

Направленный отбор (рис. 1, 2), то есть случай, когда $w_1 > w_2 > w_3$, приводит в зависимости от относительной приспособленности w_2 и w_3 к предельному состоянию ($p_\infty = 1$, $q_\infty = 0$) или к состоянию ($p_\infty = 0$, $q_\infty = 1$). Отмечена только одна траектория движения системы, которая в пределах эволюционного масштаба времени может привести к наблюдаемым различиям (см. рис. 2). Однако минимальные изменения относительной приспособленности гомо- и гетерозигот приводят к вышеописанным случаям.

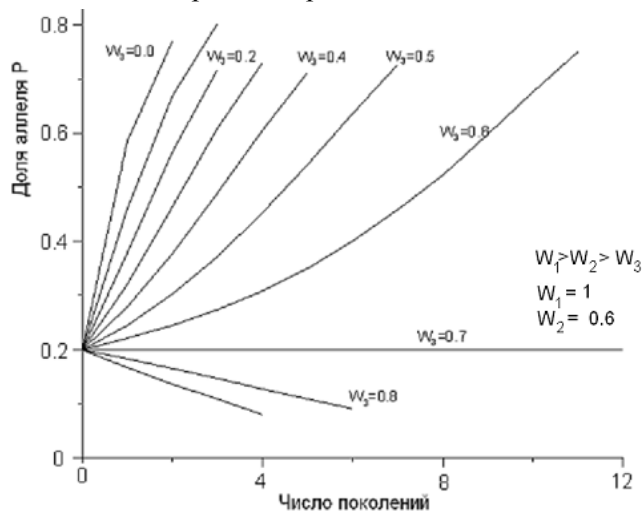


Рис. 1. Вариант счета динамики изменения доли аллеля P при направленном отборе в случае относительной приспособленности $W_1 = 1,0$, а $W_2 = 0,6$

При балансирующем отборе (рис. 3), когда относительная приспособленность гетерозигот выше приспособленности гомозигот, схема отбора имеет вид $w_1 < w_2 > w_3$. Такой отбор сам по себе без вмешательства других приводит к промежуточному равновесному (стационарному) состоянию, отличному от вышеописанных для направленного

ного отбора. При этом достаточно 4–23 поколений для того, чтобы прошла инверсия частот аллелей маркерного локуса (см. табл. 2). Соотношения относительных приспособленностей гомозигот и гетерозигот, при которых возможен переход популяции тюльки из состояния, соответствующего обитанию в море, к состоянию саратовских затонов приведены в правой части таблицы 2.

Таблица 2

Число поколений (n), необходимых для перехода популяции тюльки от состояния Каспийского моря к состоянию саратовских затонов при различных сочетаниях относительной приспособленности аллелей

Приспособленность			n	Доля аллеля p_n	Приспособленность			n	Доля аллеля p_n
w_1	w_2	w_3			w_2	w_1	w_3		
1,0	0,1	0,1	2	0,77	1,0	0,7	0,1	5	0,71
1,0	0,1	0,3	6	0,70	1,0	0,7	0,2	7	0,70
1,0	0,2	0,1	2	0,74	1,0	0,8	0,1	4	0,72
1,0	0,2	0,3	5	0,83	1,0	0,8	0,2	5	0,71
1,0	0,3	0,1	2	0,72	1,0	0,8	0,3	7	0,71
1,0	0,3	0,3	4	0,71	1,0	0,8	0,4	10	0,71
1,0	0,3	0,4	7	0,81	1,0	0,8	0,5	18	0,70
1,0	0,4	0,1	3	0,86	1,0	0,9	0,1	4	0,75
1,0	0,4	0,3	4	0,74	1,0	0,9	0,2	4	0,71
1,0	0,4	0,5	10	0,78	1,0	0,9	0,3	5	0,70
1,0	0,5	0,1	3	0,83	1,0	0,9	0,4	7	0,71
1,0	0,5	0,3	4	0,74	1,0	0,9	0,5	9	0,71
1,0	0,5	0,5	8	0,76	1,0	0,9	0,6	13	0,70
1,0	0,5	0,6	16	0,77	1,0	0,9	0,7	23	0,70
1,0	0,6	0,1	3	0,80	1,0	–	–	–	–
1,0	0,6	0,3	4	0,73	–	–	–	–	–
1,0	0,6	0,5	7	0,73	–	–	–	–	–
1,0	0,6	0,6	11	0,75	–	–	–	–	–
1,0	0,7	0,1	3	0,78	–	–	–	–	–
1,0	0,7	0,3	4	0,72	–	–	–	–	–
1,0	0,7	0,5	7	0,74	–	–	–	–	–
1,0	0,7	0,7	16	0,74	–	–	–	–	–
1,0	0,8	0,1	3	0,76	–	–	–	–	–
1,0	0,8	0,3	4	0,71	–	–	–	–	–
1,0	0,8	0,5	7	0,73	–	–	–	–	–
1,0	0,8	0,7	13	0,71	–	–	–	–	–
1,0	0,8	0,8	25	0,70	–	–	–	–	–
1,0	0,9	0,1	3	0,74	–	–	–	–	–
1,0	0,9	0,3	5	0,76	–	–	–	–	–
1,0	0,9	0,5	7	0,72	–	–	–	–	–
1,0	0,9	0,7	13	0,72	–	–	–	–	–
1,0	0,9	0,9	54	0,70	–	–	–	–	–

Заключение

Результаты моделирования динамики генных частот волжских популяций тюльки показали, что инверсия частот двух альтернативных аллелей маркерного локуса, наблюдаемая в реальной ситуации, теоретически может произойти при действии только фактора естественного отбора и в небольшом масштабе времени, то есть в пределах 100 лет и менее. В масштабе времени, исчисляемом тысячелетиями, в случае направленности отбора возможна только одна траектория движения системы при узком «коридоре» возможных изменений относительных приспособленностей генотипов, которая может при-

вести к наблюдаемым различиям. При широкой вариабельности приспособленностей инверсия частот аллелей возможна только в случае балансирующего отбора.

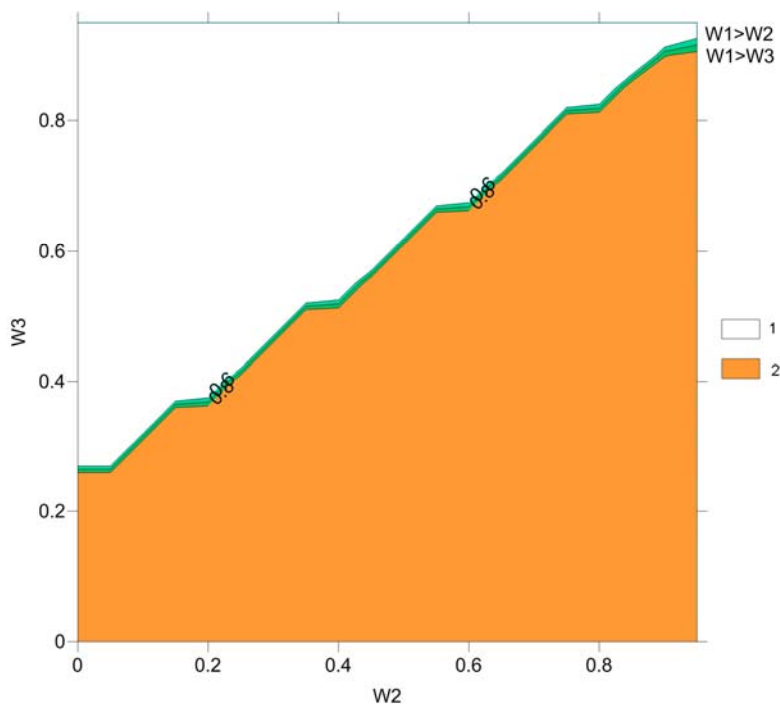


Рис. 2. Результаты счета изменения состояния популяции в случае направленного отбора при относительной приспособленности $W_1 = 1,0$, а W_2 и W_3 различны: 1 – предельное состояние $p_\infty = 1, q_\infty = 0$; 2 – предельное состояние $p_\infty = 0, q_\infty = 1$

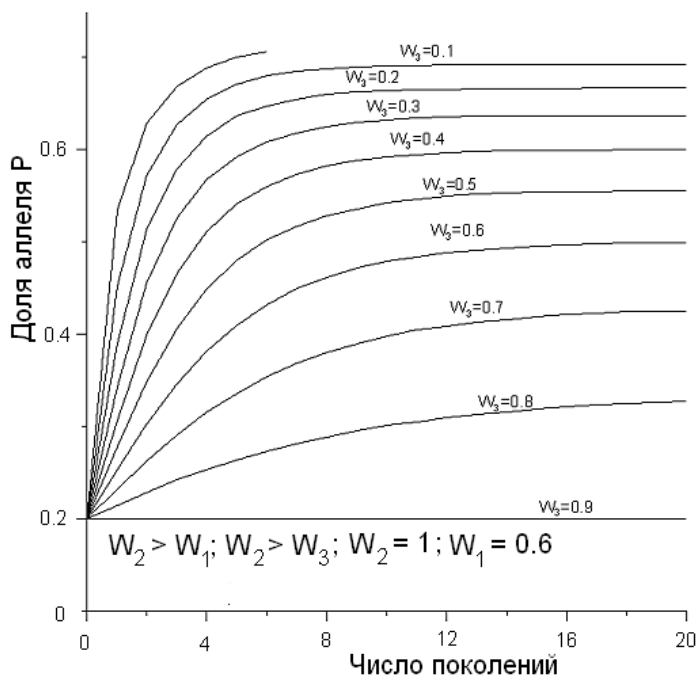


Рис. 3. Вариант счета динамики изменения доли аллеля P при балансирующем отборе в случае относительной приспособленности $W_2 = 1,0$, а $W_1 = 0,6$

Для учета изменений частоты аллелей в природных популяциях тюльки не только Волги, но и Днепра, необходимо моделирование влияния и других элементарных эволюционных факторов.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов», подпрограммы «Динамика генофондов» и программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

Библиографические ссылки

1. **Абросов Н. С.** Экологические и генетические закономерности существования и конвергенции видов / Н. С. Абросов, А. Г. Боголюбов. – Новосибирск: Наука, Сиб. отд., 1988. – 333 с.
2. **Алтухов Ю. П.** Генетические процессы в популяциях. – М.: Академкнига, 2003. – 431 с.
3. **Антонов П. И.** О самопроизвольном расширении ареалов некоторых понто-каспийских видов по каскадам водохранилищ / П. И. Антонов, С. В. Козловский // Инвазия чужеродных видов в Голарктике. Матер. Российско-американского симпозиума по инвазийным видам. – Борок, 2003. – С. 18–25.
4. **Берг Л. С.** Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – Ч. 1. – 468 с.
5. **Исаев А. И.** Рыбное хозяйство водохранилищ / А. И. Исаев, Е. И. Карпова. – М.: Пищев. пром-сть, 1989. – 255 с.
6. **Карабанов Д. П.** Географическая изменчивость частот аллелей лактатдегидрогеназы (КФ 1.1.1.27) черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordm., 1840) // Биология внутренних вод. Матер. междунар. шк.-конф. – Борок: ИБВВ РАН, 2007. – С. 88–93.
7. **Касьянов А. Н.** Морфологические изменения каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordm., 1840) после заселения водохранилищ Средней и Верхней Волги // Инвазия чужеродных видов в Голарктике. Матер. Российско-американского симпозиума по инвазийным видам. – Борок, 2003. – С. 247–258.
8. **Кияшко В. И.** Размерно-возрастные характеристики и структура популяции тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) при ее натурализации в Рыбинском водохранилище / В. И. Кияшко, В. В. Осипов, Ю. В. Слынько // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 43, № 1. – С. 68–76.
9. **Козловский С. В.** Экология тюльки *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) и ее роль в экосистеме Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. наук. – Л., 1987. – 24 с.
10. **Ли Ч.** Введение в популяционную генетику. – М.: Мир, 1978. – 555 с.
11. **Осипов В. В.** О воспроизводстве тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (*Clupeiformes*, *Clupeoidei*) при вселении ее в пресные водоемы / В. В. Осипов, В. И. Кияшко // Вопр. ихтиологии. – 2006. – Т. 43, № 4. – С. 574–576.
12. **Пушкин Ю. А.** Тюлька *Clupeonella delicatula caspia* (Svetovidov) как новый компонент ихтиофауны Камских водохранилищ / Ю. А. Пушкин, Е. А. Антонов // Тр. Пермск. лаб. ГосНИОРХ, 1977. – Т. 1. – С. 30–47.
13. **Слынько Ю. В.** Проблема, природа и последствия биологических инвазий в Волге // Экологические проблемы Верхней Волги / Ред. А. И. Копылов. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. – С. 77–79.
14. **Современные** процессы ценогенеза в бассейне Волги / Ю. В. Слынько, В. Н. Яковлев, В. И. Кияшко и др. // Экологическая безопасность и инвазии чужеродных организмов / Под ред. Д. С. Павлова, Ю. Ю. Дгебуадзе. – М.: Наука, 2002. – С. 106–111.
15. **Шевченко П. Г.** Эколого-морфологическая характеристика тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) и ее роль в экосистеме Днепровских водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. наук. – К., 1991. – 19 с.
16. **The Caspian-Volga-Baltic Invasion Corridor** / Y. V. Slynko, L. G. Korneva, I. K. Rivier et al. // Invasive Aquatic Species of Europe – Distribution, Impacts and Management / E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin (eds). – Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 2002. – P. 399–411.

Надійшла до редколегії 12.10.2009