

УДК 575.829

ЭФФЕКТИВНАЯ ЧИСЛЕННОСТЬ И РАЗМЕР СОСЕДСТВА В ПОПУЛЯЦИИ БОЛЬШОЙ ПЕСЧАНКИ

В.В. Сутягин, А.Т. Бердибеков

Определена эффективная численность популяции песчанок, необходимая для оценки роли генетического дрейфа как одного из возможных факторов, влияющих на межпопуляционные различия в отдельных группах грызунов, которые обитают в Прибалхашском автономном очаге чумы. При определении эффективной численности песчанок использовали методы, основанные на демографических данных: неравной численности особей разного пола и периодическом изменении численности популяции. Обнаружено, что эффективная численность Ишикотреуской популяции большой песчанки меньше ее фактической численности на 53,9–69,5% для генов, не сцепленных с полом, и на 90,3–94,4% меньше для генов, передающихся только от одного из родителей. С учетом данных о подвижности отдельных песчанок определен размер «соседства» у данного вида, который составил приблизительно 150 особей.

Ключевые слова: большая песчанка, очаг чумы, эффективная численность, размер соседства, парцелла.

Большая песчанка (*Rhombomys opimus* (Lichtenstein, 1823)) (БП) – фоновый вид грызунов в равнинных и предгорных пустынях Казахстана. В природных очагах чумы этот вид как основной носитель данного заболевания имеет огромное значение. В работах, посвященных описанию морфофизиологических, биохимических и иммунологических особенностей популяций большой песчанки (Классовский и др., 1996а, 1996б, 1999; Сухов и др., 1979; Yeszhanov et al., 2013, 2015 и др.) показано, что отдельные популяции этого грызуна имеют существенные различия между собой по изучаемым параметрам. Однако авторы, ограничиваясь статистической обработкой материала, все происходящие в популяциях изменения рассматривают только сквозь призму одного единственного эволюционного фактора – естественного отбора, главную роль в котором играют эпизоотии чумы. Вместе с тем известно, что анализ реальной степени дифференциации популяций, требует определения дополнительных популяционно-генетических параметров, которые помогают понять и оценить роль отдельных эволюционных факторов в генетической изменчивости популяций этого вида грызуна.

При анализе популяционных различий размер репродуктивной группы важен для оценки роли

случайных флуктуаций аллелей, или так называемого генетического дрейфа.

Цель данной работы – определение эффективной численности (N_e) и размера соседства как факторов, влияющих на случайные изменения аллельных частот в поселениях Ишикотреуской популяции большой песчанки Среднеазиатского пустынного очага чумы.

Материалы и методы

Материалом для определения эффективной численности Ишикотреуской популяции песчанок послужили демографические данные, полученные в ходе весенне-летнего эпизоотологического обследования ландшафтно-эпизоотологического района (ЛЭР) 30.1 «Баканаская древнедельтовая равнина» Прибалхашского автономного очага чумы в 2005–2014 гг.

Площадь песков Ишикотреу составляет порядка 48–49 тыс. км². Баканаская древнедельтовая равнина находится в западной и северо-западной частях песков, занимая площадь в 17,7 тыс. км². За анализируемый период эпизоотологическим обследованием охватывали ежегодно от 37 до 70% территории равнины с отловом 2–3 тыс. песчанок. Учет численности большой песчанки проводили маршрутно-колониальным методом. Для этого на

¹ Сутягин Виталий Владимирович – сотр. лаборатории экстренной диагностики карантинных и особо опасных инфекций Республиканского государственного учреждения «Талдыкорганская противочумная станция» (vit197803@mail.ru); ² Бердибеков Алмас Токтамысович – руководитель Республиканского государственного учреждения «Талдыкорганская противочумная станция» (tpcstald@mail.ru).

маршрутах длиной 2–5 км определяли плотность нор (колоний) на 1 км², характер их использования хозяевами, число зверьков на одну колонию и число особей на 1 км². Число больших песчанок на 1 км² получали перемножением среднего числа особей на одну учетную колонию и числа нор на 1 км². Пол и возраст грызунов определяли по внешним признакам и при просмотре внутренних половых органов, в соответствии с Руководством по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге (1992).

Расчет данных по взрослым особям проводили, используя процентное соотношение отловленных взрослых БП и весенней численности всех БП. Расчет числа взрослых самцов и самок проводили по процентному соотношению отловленных полов взрослых БП и весенней численности взрослых БП.

Для определения эффективной численности (N_e) применяли методики, приведенные в монографии «Генетика популяций» (Хедрик, 2003).

Результаты и их обсуждение

Результаты учета численности большой песчанки представлены в табл. 1.

Как известно, природные популяции включают в себя огромное число отдельных особей, однако не все оставляют после себя потомство, а следовательно, часть особей не вносит генетического вклада в последующие поколения. Причем число

индивидов, передающих свои гены следующему поколению (численность репродуктивной группы или эффективная численность), может быть намного меньше числа особей, входящих в состав популяции в данное время (Хедрик, 2003).

Особенно важно учитывать указанный феномен, если популяция в своем развитии проходит через этап резкого снижения своей численности (эффект «бутылочного горлышка»). Известно, что численность большой песчанки в многолетнем аспекте подвержена значительным колебаниям. Так, на территории Прибалхашского автономного очага чумы (Или-Каратальское междуречье) в период с 1979 по 1984 г. наблюдалась небывалая по своей глубине депрессия численности основного носителя, когда весной 1982 г. на всей территории междуречья удалось добыть только два экземпляра большой песчанки (Айкимбаев и др., 1987).

Нами проведен расчет эффективной численности (N_e) Ишикотрауской популяции песчанок с учетом некоторых демографических показателей.

1. Неравная численность особей разного пола

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

где N_f – численность самок, участвующих в размножении (взрослых), N_m – численность самцов, участвующих в размножении (взрослых); расчет по формуле (1) дает следующий результат:

Т а б л и ц а 1

Весенняя численность больших песчанок (на 1 км²) на Баканасской древнедельтовой равнине в 2005–2014 гг.

Год	Общая численность	Численность взрослых особей	Численность взрослых самцов	Численность взрослых самок
2005	210	85	34	51
2006	468	109	49	60
2007	408	105	43	62
2008	1786	832	360	472
2009	1058	368	156	212
2010	1168	589	253	336
2011	551	362	149	213
2012	623	431	197	234
2013	924	473	223	250
2014	765	375	175	200
Средняя численность	796,1	372,9	163,9	209,0

$$N_e = (4 \times 209,0 \times 163,9) / (209,0 \times 163,9) = 367,4 \text{ БП/км}^2.$$

2. Периодическое изменение численности популяции; изменения размера популяции могут происходить вследствие регулярных, циклических изменений численности грызунов из-за болезней или других биотических и (или) абиотических факторов

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

где t – число циклов (лет), N_1, N_2, \dots, N_t – численность взрослых особей, участвующих в размножении в разные годы; расчет по формуле (2) дает следующий результат:

$$\frac{1}{N_e} = \frac{1}{10} \times \left[\frac{1}{85} + \frac{1}{109} + \frac{1}{105} + \dots + \frac{1}{375} \right],$$

$$N_e = 242,9 \text{ БП/км}^2.$$

3. Для генов, сцепленных с полом, эффективный размер популяции будет составлять половину эффективного размера популяции женских или мужских индивидов; для митохондриальной ДНК (наследуемой по материнской линии) N_e вычисляется по следующей формуле:

$$N_e = N_{ef}/2, \quad (3)$$

где N_{ef} – эффективная численность взрослых самок, участвующих в размножении; расчет по формуле (3):

$$N_e = 154,8/2 = 77,4 \text{ БП/км}^2.$$

Эффективный размер популяции для генов Y-хромосомы будет следующим:

$$N_e = N_{em}/2, \quad (4)$$

где N_{em} – эффективная численность взрослых самцов, участвующих в размножении; расчет по формуле (4):

$$N_e = 88,4/2 = 44,2 \text{ БП/км}^2.$$

Значения N_{ef} и N_{em} – вычисляются по формуле (2).

По данным ряда авторов (Алексеев, 1974; Панченко, 1971; Слудский, 1978), большие песчанки, как правило, даже в период размножения, удаляются от своих нор на расстояние не более 300–400 м. Таким образом, мы имеем дело не с большой непрерывно распределенной на огромной площади панмиксической популяцией грызунов, а с определенной формой подразделенности популяции песчанки на парцеллы (Наумов, 1971),

где скрещивание особей ограничено «соседством». Такая неявно выраженная форма подразделенности большой непрерывной популяции известна как изоляция расстоянием (Хедрик, 2003).

Согласно С. Райту (по: Алтухов, 2003), размер соседства приблизительно соответствует числу генетически эффективных особей внутри круга, радиус которого равен удвоенному стандартному отклонению протяженности миграции в одном направлении в данном поколении (или дистанции между местами рождения родителей и потомков).

Для расчета соседства (или наименьшей структурной единицы популяции – «парцеллы») воспользуемся данными А.Ф. Алексеева (1974) по подвижности больших песчанок в Северо-Западных Кызылкумах. Автором в период с августа 1959 г. по апрель 1961 г. из 846 помеченных песчанок повторно выловлены 723 особи. Из них 425 грызунов не сменили «колонию», 135 больших песчанок переместились на расстояние 10–100 м, 102 песчанки – на 101–200 м, 36 особей – на 301–650 м, 10 грызунов – на 651–1000 м и 1 самец большой песчанки удалился на 7 км за 23 месяца. Стандартное отклонение вычисляли по формуле:

$$\sigma = \sqrt{D}, \quad (7)$$

Дисперсия D вычисляется по формуле

$$D = \frac{\sum(x_i - \bar{x})^2 f}{\sum f}, \quad (8)$$

где f – количество песчанок, отловленных в пределах указанных расстояний; x_i – середина интервала расстояния в пределах которых отловлены песчанки; \bar{x} вычисляется по формуле

$$\bar{x} = \frac{\sum x_i \times f}{\sum f}. \quad (9)$$

Необходимые сведения для определения дисперсии приведены в табл. 2.

$$D = 27\,140\,679,59/723 = 37\,538,98;$$

$$\sigma = \sqrt{37538,98} = 193,75 \text{ м.}$$

Примем, что наименьшей структурной единицей популяции (парцеллой) будет окружность с радиусом, равным 2σ (около 400 м), и площадью $0,5 \text{ км}^2$. Если принять эффективную численность песчанок $243\text{--}367 \text{ ос./км}^2$ (в зависимости от способа вычисления), можно сделать вывод, что окружность площадью $0,5 \text{ км}^2$

Данные для вычисления дисперсии (D)

Дистанция повторной поимки (м)	Середина интервала, x_i	Число случаев, f	$x_i \times f$	$(x - \bar{x})^2 \times f$
0–9	4,5	425	1912,5	1981341,86
10–100	55,0	135	7425,0	42671,09
101–200	150,5	102	15351,0	616141,25
201–300	250,5	36	9018,0	1137054,98
301–650	475,5	14	6657,0	2270582,24
651–1000	825,5	10	8255,0	5665893,56
1001–7000	4000,5	1	4000,5	15426994,61
Итого		723	52619,0	27140679,59

с обитающими там особями (примерно 150 экз.) можно считать парцеллой, в пределах которой вероятность скрещивания во много раз превосходит вероятность скрещивания с другими подобными группами.

Таким образом, в результате исследования впервые установлено, что эффективный размер Ишикотрауской популяции большой песчанки (по данным учетов численности в период 2005–2014 гг.) меньше ее фактической величины

на 53,9–69,5% (в зависимости от метода вычисления) для генов, не сцепленных с полом, и на 90,3–94,4% меньше для генов, передающихся только от одного из родителей. При этом размер «парцеллы» для данного вида на данной территории составляет порядка 150 особей. При таком размере «соседства» дифференциация между группами, вызванная случайными флуктуациями аллелей, может быть достаточно выраженной (Алтухов, 2003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Айкимбаев М.А., Аубакиров С.А., Бурделов А.С., Класовский Л.Н., Сержанов О.С. Среднеазиатский пустынный природный очаг чумы. Алма-Ата. 1987. 206 с. [Ajkimbaev M.A., Aubakirov S.A., Burdelov A.S., Klassovskij L.N., Serzhanov O.S. Sredneaziatskij pustynnyj prirodnyj ochag chumy. Alma-Ata. 1987. 206 s.]
- Алексеев А.Ф. Продолжительность жизни и особенности подвижности больших песчанок в северо-западных Кызылкумах // Мат-лы VIII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1974. С. 220–222 [Alekseev A.F. Prodolzhitel'nost' zhizni i osobennosti podvizhnosti bolshikh peschanok v severo-zapadnykh Kyzylkumakh // Mat-ly VIII nauch. konf. protivochumnykh uchrezhdenij Srednej Azii i Kazakhstana. Alma-Ata. 1974. S. 220–222].
- Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М., 2003. 431 с. [Altukhov Yu.P. Geneticheskie protsessy v populyatsiyakh. M., 2003. 431 s.]
- Класовский Н.Л., Поле С.Б., Дубянский В.М. Межпопуляционная и внутривидовая гетерогенность большой песчанки // Мат-лы науч. конф. «Экологические аспекты эпизоотологии и эпидемиологии чумы и других особо опасных инфекций». Алматы, 1996а. С. 131 [Klassovskij N.L., Pole S.B., Dubyanskij V.M. Mezhpopyulyatsionnaya i vnutripopyulyatsionnaya geterogennost' bol'shoj peschanki // Mat-ly nauch. konf. «Ekologicheskie aspekty epizootologii i epidemiologii chumy i drugikh osobo opasnykh infektsij». Almaty, 1996a. S. 131].
- Класовский Н.Л., Поле С.Б., Дубянский В.М. Фенотипическая гетерогенность большой песчанки // Мат-лы науч. конф. «Экологические аспекты эпизоотологии и эпидемиологии чумы и других особо опасных инфекций». Алматы, 1996б. С. 131–132 [Klassovskij N.L., Pole S.B., Dubyanskij V.M. Fenotipicheskaya geterogennost' bol'shoj peschanki // Mat-ly nauch. konferentsii «Ekologicheskie aspekty epizootologii i epidemiologii chumy i drugikh osobo opasnykh infektsij». Almaty, 1996b. S. 131–132].
- Класовский Н.Л., Поле С.Б., Дубянский В.М. Колебания фенотипической структуры большой песчанки в связи с динамикой численности и активностью эпизоотий // Карантинные и зоонозные инфекции в Казахстане. 1999. № 1. С. 88–93 [Klassovskij N.L., Pole S.B., Dubyanskij V.M. Kolebaniya fenotipicheskoy struktury bol'shoj peschanki v svyazi s dinamikoj chislennosti i aktivnost'yu epizootij // Karantinnye i zoonoznye infektsii v Kazakhstane. 1999. N 1. S. 88–93].
- Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971. Т. 50 № 7. С. 965–980 [Naumov N.P. Prostranstvennye struktury vida mlekopitayushchikh // Zool. zhurn. 1971. T. 50. N 7. S. 965–980].

- Панченко А.Н., Волков В.М., Куницкий В.Н., Павлов А.Н., Яковлев М.Г. Подвижность больших песчанок в северо-восточной части Прикаспийской низменности // Мат-лы VII науч. конф. противочумных учреждений Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1971. С. 323–326 [Panchenko A.N., Volkov V.M., Kunitskij V.N., Pavlov A.N., Yakovlev M.G. Podvizhnost' bol'shikh peschanok v severo-vostochnoj chasti Prikaspijskoj nizmennosti // Mat-ly VII nauch. konf. protivochumnykh uchrezhdenij Srednej Azii i Kazakhstana. Alma-Ata, 1971. S. 323–326].
- Слудский А.А. Млекопитающие Казахстана. Т. 1. Ч. 3. Грызуны [песчанки, полевки, алтайский цокор]. Алма-Ата, 1978. С. 491 [Sludskij A.A. Mlekoпитayushchie Kasakhstana. T. 1. Ch. 3. Gryzuny [peschanki, polevki, altajskij tsokor]. Alma-Ata, 1978. S. 491].
- Степанов В.М., Аубакиров С.А., Бурделов Л.А., Бурделов А.С., Сержанов О.С., Якунин Б.М., Поле С.Б., Тлеугабылова А.М., Федоров Ю.М., Руденчик Ю.В., Корнеев Г.А. Руководство по профилактике чумы в Среднеазиатском пустынном очаге. Алма-Ата, 1992. С. 28–39 [Stepanov V.M., Aubakirov S.A., Burdelov L.A., Burdelov A.S., Serzhantov O.S., Yakunin B.M., Pole S.B., Tleugabylova A.M., Fedorov Yu.M., Rudenchik Yu.V., Korneev G.A. Rukovodstvo po profilaktike chумы v Sredneaziatskom pustynnom ochage. Alma-Ata, 1992. S. 28–39].
- 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. Алма-Ата, 1979. С. 60–62 [Sukhov V.V., Ajtkaliev B.A. Aktivnost' katalazy krovi u bol'shikh peschanok i nekotorykh drugikh mlekoпитayushchikh iz Priaralsko-Karakumskogo mezoochaga chумы // Tez. X nauch. konf. protivochumnykh uchrezhdenij Srednej Azii i Kazakhstana. Alma-Ata, 1979. S. 60–62].
- Хедрик Ф. Генетика популяций. М. 2003. 592 с. [Khedrik F. Genetika populyatsij. M., 2003. 592 s.].
- Yeszhanov A.B., Nurtazin S.T., Begon M., Beljaev A.I., Beljaev I.A., Bekmanov B.O., Salmurza R., Hughes N. The study of the great gerbil populations (*Rhombomys opimus* Licht 1823) from different habitats of the Kazakhstan area // International annual conference of British Parasitological Society. Liverpool. 2015. P. 30.
- Yeszhanov Aidyn, Nurtazin Sabir, Atshabar B.B., Burdelov L.A., Sapozhnikov V.I., Beljaev A.I. Subspecies structure of different populations of the great gerbil (*Rhombomys opimus* Lichtenstein) in the south-east of the Kazakhstan // Closing meeting conference «Advances in the prediction of plague outbreaks in Central Asia». Almaty, 2013. P. 39–40.

Поступила в редакцию / Received 01.09.2016
Принята к публикации / Accepted 31.01.2017

EFFECTIVE NUMBER AND SIZE OF NEIGHBOURHOOD IN A POPULATION OF GREAT GERBIL

V.V. Sutyagin¹, A.T. Berdibekov²

We determine the effective population size of gerbils needed to evaluate the role of genetic drift, as one of the possible factors affecting the differences in populations in separate groups of rodents living in Balkhash autonomous plague focus. For identifying effective size of gerbils are used methods that based on different demographic facts, such as unequal numbers of individuals of different sex and periodically changing of population. It has been found that the effective size of the Ishikotrau population great gerbil, less than its actual numbers on 53,9–69,5% for genes, not sex-linked, and 90,3–94,4% of the genes are transmitted only from one parent. Given the mobility of data on individual gerbils, determined the amount of “neighbourhood” in this species, which amounted to about 150 individuals.

Key words: great gerbil (GG), the plague focus, effective population size of «neighbourhood», parcel.

¹ Sutyagin Vitaliy Vladimirovich, laboratory of emergency diagnostics of quarantine and especially dangerous infections of the Republican state institution “Taldykorgan anti-Plague station” (vit197803@mail.ru); ² Berdibekov Almas Toktamysovich, Republican state institution “Taldykorgan anti-plague station” (tpcstald@mail.ru).