

4. Иммуногенетическая экспертиза в селекционном процессе/ Буркат В.П., Мельник Ю.Ф., Ефименко М.Я. и др.// Научное наследие П.Н. Кулешова и современное развитие зоотехнической науки и практики животноводства: Сб. матер. Междунар. научно-пр. конф., посв. 150-летию ... П.Н.Кулешова, 26-29 окт. 2004 г. – М., 2006. – С. 85-90.
5. Мельник Ю.Ф., Буркат В.П., Гузев И.В. Селекционный процесс и состояние генетических ресурсов животноводства в Украине. – К.: Аграрна наука. – 2002. – 68 с.
6. Методологічні аспекти збереження генофонду сільськогосподарських тварин/ М.В.Зубець, В.П.Буркат, Ю.Ф.Мельник та ін.; Наук. ред. І.В.Гузев. – К.: Аграрна наука, 2007. – 120 с.
7. Національна програма збереження та раціонального використання генетичних ресурсів сільськогосподарських тварин України/ М.В.Зубець, В.П.Буркат, М.Я.Єфименко та ін.// Розвиток наукової спадщини акад. М.Ф.Іванова щодо породоутворення та селекції сільськогосподарських тварин. – К.: Асоціація «Україна», 1996. – С.53-56.
8. Закон України Про Загальнодержавну програму селекції у тваринництві на період до 2010 року// Нормативно-правові акти з питань плеємінної справи у тваринництві. – К., 2004. – С. 17-21.
9. Рэфф Р., Кофлан Т. Эмбрионы, гены и эволюция. – М.: Мир, 1986. – 402с.
10. Стоянов Р.О. Оцінка генетичної ситуації в популяціях сільськогосподарських тварин з використанням генетичних маркерів// Методики наукових досліджень із селекції, генетики та біотехнології у тваринництві. – К.: Аграрна наука, 2005. – С. 234-236.
11. Эйснер Ф.Ф., Подоба Б.Е. Исследование генетических процессов в популяции крупного рогатого скота с использованием иммуногенетических маркеров// III съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н.И.Вавилова: Тез.докл/ АН СССР. Всесоюз. о-во генет.и селекционеров им. Н.И.Вавилова. – Л., 1977. – С. 67.
12. Hart D. Stochastic selection of gametes and zygotes// Gamete competition in plants and animals: Ed. D. L. Mulcahy. Amsterdam, Oxford. – 1975. – P. 233-242.

Резюме

Імуногенетичним аналізом генофондових популяцій великої рогатої худоби і свиней встановлена спрямованість мікроеволюційних процесів на відтворення гетерозиготних генотипів.

Иммуногенетическим анализом генофондовых популяций крупного рогатого скота и свиней установлено направление микроэволюционных процессов на воспроизводство гетерозиготных генотипов.

Immunogenetic analysis of cows and pigs gene pool populations has been used to establish that micro evolutionary processes are directed on reproduction of heterozygotic genotypes.

ГОРДЕЕВА Н.В.¹, АЛЕКСЕЕВ С.С.², САМУСЕНКО В.П.³, МАТВЕЕВ А.Н.³

¹Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН,
Россия, 119991, Москва, ул. Губкина, 3, e-mail: ribka04@mail.ru

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
Россия, 119991 Москва, ул. Вавилова, 26

³ Россия, Иркутск, Иркутский государственный университет

МЕХАНИЗМЫ СИМПАТРИЧЕСКОГО ВИДООБРАЗОВАНИЯ: ПРИМЕР ФОРМООБРАЗОВАНИЯ У АРКТИЧЕСКИХ ГОЛЬЦОВ *SALVELINUS ALPINUS* ЗАБАЙКАЛЬЯ

Симпатрическое видообразование, т.е. происхождение видов из единой популяции в отсутствие физической изоляции, всё ещё остаётся наиболее противоречивой концепцией эволюционной биологии. Хотя возможность этого способа видообразования доказана теоретически, эмпирические свидетельства весьма редки. Интересным объектом для исследования механизмов симпатрического видообразования служат экологические морфы у рыб. Гольцы рода *Salvelinus*, занимающие обширный циркумполярный ареал, отличаются широкой экологической пластичностью и быстрой скоростью эволюции. Популяции гольцов, как правило, экологически неоднородны и представлены двумя или более симпатрическими формами, между которыми прослеживаются различия в размерах и окраске, объектах питания, скорости роста и полового созревания, возрастной структуре, внешней морфологии и репродуктивном поведении [1]. В Забайкалье арктический голец населяет небольшие олиготрофные озёра в верховьях крупных притоков р. Лены и оз. Байкал. В большинстве исследованных забайкальских популяций найдены две или три симпатрические формы (экотипа): крупная, мелкая и карликовая [2]. В водоёме они осваивают различные биотопы: крупная и мелкая форма занимают нишу хищника и планктофага литоральной зоны, а карликовые, преимущественно, глубоководные планктофаги или бентофаги. Морфологическая дифференциация наиболее заметно выражена у более специализированной карликовой формы [2]. Симпатрическое происхождение этих форм не вызывает сомнений, если принять во внимание вероятную историю заселения гольцами озёр и недавнее исследование мтДНК [3]. В задачи нашего исследования входил анализ дивергенции симпатрических внутриозерных форм с помощью микросателлитных локусов. Использование микросателлитной ДНК обусловлено рядом её преимуществ перед другими маркерами, в частности, повышенной скорости мутирования и нейтральностью. Механизм эволюции микросателлитов хорошо известен, поэтому они зарекомендовали себя как хороший инструмент для прояснения филогенетических взаимоотношений между близкородственными популяциями и видами.

Материалы и методы

Материал собран в 1995-2003 гг. на озёрах Светлинское (бассейн оз. Байкал), Б.Намаракит, Каларский Даватчан (Витим), Даватчан и Камканда (Олёкма). Сведения о биологии и морфологии гольцов опубликованы в ряде работ [2,4]. Амплифицировали восемь микросателлитных локусов. Генетическую изменчивость в выборках оценивали с помощью программы FSTAT 2.9.3.2. Тесты на соответствие генотипических распределений равновесию Харди-Вайнберга и оценки генетической дифференциации $F_{ST}(\theta_{ST})$ и R_{ST} считали в программе GENEPOP 3.4. Иерархическое подразделение генетического разнообразия выполнено с помощью анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) в программе ARLEQUIN 3.1 (<http://lgb.unige.ch/arlequin>). Анализ популяционной структуры в каждом озере на основе общей матрицы мультилокусных генотипов и проводили в программе STRUCTURE 2.1 (<http://pritch.bsd.uchicago.edu>). Долю гибридов первого поколения оценивали в программе GENECLASS 2. Оценки генетически эффективной численности и величины миграции получали с помощью MIGRATE (<http://popgen.csit.fsu.edu/>). Тест на возможные отклонения от равновесия между миграцией и дрейфом, т.е. анализ демографической истории каждой популяции, проводили в программе BOTTLENECK.

Результаты и обсуждение

Величины генетической изменчивости широко варьируют между выборками, при этом обнаружена достоверная корреляция оценок генетического разнообразия с размерами озёр и с жизненной стратегией: карлики из всех форм отличаются наиболь-

шим генетическим разнообразием. По всей видимости, это связано с различиями в эффективном размере популяций N_e , т.е. с численностью особей, передающих генофонд следующему поколению, который у карликов почти всегда больше, чем у других форм (варьирует в озёрах от 169 до 652 особи).

На различия между симпатрическими формами приходится значительная доля общей генетической изменчивости (15% в величинах F_{ST} и 21% в величинах R_{ST}). Оценки дифференциации между формами в каждом из озёр оказались во всех случаях статистически значимы ($\theta_{ST} = 0.030 - 0.285$, $\rho_{ST} = 0.084 - 0.359$).

Кластеризация особей внутри каждого озера (задавалось от 2 до 4 кластеров) для объединённых выборок симпатричных форм проводилась в условиях модели, допускающей исходно смешанное происхождение особей и корреляцию частот между симпатрическими популяциями. В трёх озёрах продемонстрированы высокие оценки «родства» гольцов одной формы и их ограниченная гибридизация с другими симпатрическими формами. В оз. Светлинском и Б. Намаракит чёткая кластеризация наблюдалась только при использовании априорной информации о происхождении каждой особи.

Время дивергенции симпатрических форм в озёрах по нашим оценкам заняло 215 – 622 поколений при «быстрой» скорости мутации в исследуемых локусах и 1430 – 4150 при более вероятной «средней» скорости, или, если принять усреднённую по всем формам забайкальских гольцов длину поколения, равную восьми годам, 11500 – 33000 лет.

Оценки миграции между симпатрическими формами гольцов, вычисленные разными способами, в целом, схожи и их величина согласуется с долей обнаруженных гибридных особей. Поток генов между симпатрическими формами оказывается, как правило, несимметричным. Наиболее интенсивный обмен генетической информацией по нашим данным происходит в оз. Камканда между карликовой и крупной формами (оценка миграции $m=0.033$) и между карликами и мелкими гольцами в оз. Светлинском ($m=0.023$), а минимальной миграция оказывается между карликовой и мелкой формами из оз. Камканда (0.001). Часть особей, определённых как гибриды первого поколения, представлена незрелыми рыбами, для которых нельзя полностью исключить возможность ошибочной классификации при анализе внешней морфологии.

Как было показано, симпатрические формы занимают в забайкальских озёрах различные трофические ниши и различаются по размерам и форме тела, меристическим признакам, скорости роста и продолжительности жизни, срокам полового созревания, плодовитости и стратегии размножения. При этом степень фенотипических различий между симпатрическими формами варьирует от озера к озеру. Несомненно, что энергоёмкость объектов питания определяет скорость роста и связанные с ней параметры жизненного цикла. Оценки таксономических дистанций, вычисленные по комплексу 9-ти меристических признаков между симпатрическими формами обнаруживают корреляцию, положительную - с генетическими расстояниями и отрицательную - с долей обнаруженных гибридов. Очевидно, это указывает на связь между степенью специализации и репродуктивной изоляцией между формами.

Механизмы возникновения и эволюции репродуктивной изоляции между экологическими формами должны включать дивергенцию по функционально значимым признакам, связанным с адаптацией к различным нишам и трофической специализацией, направляемую дизруптивной формой отбора. Репродуктивная изоляция между маргинальными формами возникает и поддерживается из-за постепенного расхождения по срокам нереста, особенностям репродуктивного поведения и ассортативного скрещивания, а также, по мере всё большего расхождения форм, пониженной жизнеспособности и фертильности гибридов.

Интересно, что интенсивность процессов симпатрического формо- и видообразования у рыб связана с наличием разнообразия свободных трофических ниш, которые, очевидно, можно найти в озёрах вулканического, рифтового и кратерного происхожде-

ния, а также в озёрах, только что освободившиеся от ледника [обзор: 5]. В Забайкалье возникновение большинства горных озёр связано с гляциологическими и неотектоническими процессами в плейстоценовую эпоху (0,8-0,01 млн.лет). Характерная морфология озёрных котловин байкальского типа предоставила возможность адаптивной радиации в предковых популяциях гольцов и привела к образованию крайне специализированной глубоководной карликовой формы. Наши данные не дают основания утверждать, что в озёрах моренного происхождения процессы дивергенции у гольцов начались позже, чем в более древних тектонических. Понятно, что возраст современных популяций может и не совпадать с возрастом озёр, а наши оценки датируют не время колонизации, а начало дивергенции симпатрических форм, связанной с трофической специализацией и направленной на максимальное освоение ресурсов. Возможно, что подходящие условия для таких разнообразящих процессов отбора могли возникнуть в случае резкого обеднения ихтиофауны водоёма и его кормовой базы.

Выводы

Можно заключить, что разнообразие экологических форм, которое демонстрируют популяции забайкальских гольцов представляет собой продукт параллельных процессов адаптивной радиации, направленной на освоение различных трофических ниш, что представляет начальные стадии симпатрического видообразования. Но достижение симпатрическими популяциями видового статуса, очевидно, возможно в стабильных биоценозах со множеством ниш, как, например, у рыб в некоторых африканских и южноамериканских озёрах, характеризующихся быстрым видообразованием и имеющих «букеты» видов. Показано, что отбор на репродуктивную изоляцию, и следовательно, симпатрическое видообразование успешнее идёт в процветающих популяциях, в то время как маленький эффективный размер популяции сам по себе препятствует процессам дивергенции [6]. В нашем примере с гольцами рода *Salvelinus*, небольшие малокормные водоёмы, по-видимому, позволяют существовать возникшим симпатрическим формам в состоянии устойчивого равновесия (в виде «гантелевидных структур»). При этом, достижение такого равновесия, очевидно, происходит при различной степени генетической изоляции.

Литература

1. *Hindar K. and Jonsson B.* Ecological polymorphism in Arctic charr. // Biol. J. Linn. Soc. – 1993.- vol. 48. P.63–74.
2. *Alekseyev, S.S., Samusenok, V.P., Matveev, A.N., Pichugin, M.Yu.* Diversification, sympatric speciation, and trophic polymorphism of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* complex) in Transbaikalia // *Environmental Biol. Fish.* – 2002. – vol. 64, № 1-3). – P. 97-114.
3. *Alekseyev, S.S., Bajno, R., Gordeeva, N.V. et al.* Sympatric speciation and phylogeographic patterns in Arctic charr, *Salvelinus alpinus* complex, from Transbaikalia revealed by mtDNA sequence analysis // 5th International Charr Symposium, 2-5 August 2006 – Reykjavik Iceland. 2006. - P. 12.
4. *Самусенок В.П., Алексеев С.С., Матвеев А.Н. и др.* Вторая в бассейне Байкала и самая высокогорная в России популяция арктического гольца *Salvelinus alpinus* complex (Salmoniformes, Salmonidae) // *Вопр. ихтиологии.* - 2006. - Т. 46, № 8. - С. 587 - 599.
5. *Smith T.B., Skúlason S.* Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians and birds // *Ann. Rev. Ecol. Systematics* - 1996. – vol. 27. – P.111–133.
6. *Kondrashov A.S., Mina M.V.* Sympatric speciation: when is it possible? // *Biol. J. Linn. Soc.* -1986. – vol.27. – P.201-223.

Резюме

Рассматриваются механизмы симпатрического формообразования в реликтовых популяциях арктических гольцов *Salvelinus* Забайкалья. С помощью анализа микросателлитной ДНК показаны время генетической дивергенции между симпатрическими

формами, величина генной миграции и её корреляция с различиями по эко-морфологическими признакам, связанным с трофической специализацией.

Розглядаються механізми симпатричного формоутворення в реліктових популяціях арктичних гольців *Salvelinus* Забайкалля. За допомогою аналізу мікросателітної ДНК оцінюються час генетичної дивергенції між симпатричними формами, величина генної міграції та її кореляція з различіями по еко-морфологічним ознакам, пов'язаним з трофічною спеціалізацією.

Mechanisms of sympatric speciation in relict populations of Transbaikalian Arctic charrs (genus *Salvelinus*) are considered. Analysis of microsatellite DNA helped to estimate the time of genetic divergence between sympatric forms, the size of gene migration and its correlation with differences in eco-morphological traits connected with trophic specialization.

КАШИН А.С.¹, ЦВЕТОВА М.И.², ДЕМОЧКО Ю.А.¹

¹Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, ул. Астраханская, 83, e-mail: kashinas@sgu.ru,

²Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Юго-Востока РАСХН
Россия, 410010 Саратов, ул. Тулайкова, 7, e-mail: ravichaf@mail.ru

ЦИТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОК ЗАРОДЫШЕВОГО ПУТИ И ПРОБЛЕМА ДЕТЕРМИНАЦИИ ГАМЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА

У большинства изученных видов, как растений, так и животных, в ходе онтогенеза происходит полиплоидизация соматических клеток в процессе их дифференциации. Однако видовое число хромосом сохраняется неизменным в клетках зародышевого пути, что и обеспечивает генетическую стабильность вида [1].

Исключением преимущественно являются растения, являющиеся продуктом гибридизации и/или полиплоидии, у которых геномная изменчивость затрагивает не только дифференцирующиеся соматические клетки, но и апикальные меристемы. Гибридизация и полиплоидия нарушают хромосомный баланс. Это вызывает, - как одно из следствий, особенно в первых поколениях, - миксоплоидию и анеуплоидию. Известно, что значительная часть миксоплоидных форм – гибриды [2]. При этом спонтанная гибридизация и полиплоидия – явления, значительно распространенные среди высших растений [3, 4]. Считается, что эволюция растений осуществляется в значительной степени путем изменения уровней ploidy [5, 6] и гибридогенеза [7]. Считается, что от 50-60 [8] до 70% [9, 10] видов покрытосеменных имеют аллополиплоидную природу. При этом и амфиплоидия, и аллоплоидия у растений в природе осуществляется преимущественно с участием либо гаметофитного апомиксиса, либо апомейоза, как элемента всё того же апомиксиса [11].

Известно, что реализация гаметофитного апомиксиса зачастую сопровождается хромосомной нестабильностью [12-15] и ещё целым рядом явлений, которые обычно сопровождают полиплоидию и отдалённую гибридизацию: стерильность мужской генеративной сферы [13, 16, 17], сложный характер полиморфизма, во многом аналогичный расщеплению сложных гибридов [18] и т.п. Очевидна и тесная корреляция между полиплоидией, гибридогенезом и апомиксисом [11, 18, 19].

Принципиально важно понять характер отношений между всеми этими явлениями и установить причинно-следственные связи между ними, остающимися до сегодняшнего дня достаточно неопределёнными. В данной работе на примере растений *Pilosella officinarum* F. Schultz et Sch. Bip. и ряда других видов *Asteraceae* проанализи-