

УДК 575.174.015.3 (571.5)

ВИДООБРАЗОВАНИЕ *IN STATUS NASCENDI* У ЯБЛОНИ СИБИРСКОЙ *MALUS BACCATA* (L.) BORKH.

Е.В. Кузнецова¹, Т.Е. Перетолчина², А.В. Рудиковский¹, Д.Ю. Щербаков^{2,3}⁽¹⁾ Сибирский институт физиологии и биохимии растений Сибирского отделения РАН, г. Иркутск; ⁽²⁾ Лимнологический институт Сибирского отделения РАН, г. Иркутск;⁽³⁾ биолого-почвенный факультет Иркутского государственного университета, г. Иркутск; e-mail: elenakuznetsova01@gmail.com)

Проведено молекулярно-генетическое и морфометрическое исследование высокорослых и карликовых форм яблони, произрастающих на территории Бурятии. На основе филогенетического анализа по шести высокополиморфным микросателлитным локусам установлено, что карликовая форма произошла от высокорослых яблонь вида *Malus baccata*. Показано, что две исследуемые формы яблони принадлежат одному виду яблони сибирской. На основе полученных данных выдвинуто предположение, что карликовая форма яблони является экологической формой яблони сибирской и, возможно, представляет собой начальный этап парапатрического видообразования.

Ключевые слова: яблоня сибирская, микросателлиты, парапатрическое видообразование.

Парапатрический механизм рассматривается как важный способ видообразования у животных, однако относительно мало распространен у растений [1]. Возможно, что одним из редких примеров парапатрического видообразования у растений является карликовая форма яблони сибирской *Malus baccata* (L.) Borkh. [2].

Высокорослая форма яблони сибирской распространена в поймах крупных рек на территории северного Китая, Монголии, Дальнем Востоке и в Забайкалье. Только в пределах Селенгинского Прибайкалья в Байкальской впадине встречаются ее ярко выраженные карликовые формы. Эти формы полностью вытесняют высокорослые растения на территории Гусиноозерского р-на Республики Бурятия, где они растут в засушливых условиях в контактной зоне леса и степи [3].

Целью нашего исследования было выяснение степени генетической изоляции карликовых яблонь Гусиноозерского р-на Бурятии от соседствующих с ними высокорослых яблонь и в связи с этим вопросом — выяснение направления микроэволюционных процессов в этой области.

Материалы и методы

Исследованы 4 группы растений (рис. 1): группа 1 смешанная, объединяет совместно произрастающие карликовые, высокорослые и переходные формы яблони из долины р. Загустай, Республика Бурятия; группа 2 — карликовые яблони, произрастающие в с. Ягодное Гусиноозерского р-на вдоль русла ручья; группа 3 — природные типичные высокорослые формы *M. baccata* на территории Кабан-

ского р-на; группа 4 — искусственные насаждения высокорослых форм, происходящих из различных регионов, в с. Ягодное. Эту группу мы считаем приблизительным отображением размаха генетического и морфологического разнообразия вида по всему его ареалу.

Карликовые и высокорослые формы яблони, которые могут встречаться совместно (симпатрически), резко отличаются друг от друга по средним значениям ряда морфологических признаков. Различия настолько существенны, что заставили некоторых исследователей полагать, что они достигают межвидового размаха [4].

Мы проанализировали несколько морфометрических признаков цветков и листьев разных по росту форм яблони: длина и ширина листовая пластинки, длина черешка, количество жилок с одной стороны листа, диаметр цветка, длина и ширина лепестков, длина чашелистиков и количество цветков в соцветии. Всего было проведено 350 измерений листьев с 40 деревьев и 246 измерений цветков с 41 дерева для каждой группы растений. Для изучения популяционной структуры методом объединения соседей построили неукорененное дерево с помощью пакета программ APE [5]. Мерой различия образцов служило евклидово расстояние, вычисленное по средним значениям морфологических признаков для каждого образца.

ДНК экстрагировали из листьев по модифицированной методике Дойла и Диксона [6]. Для анализа генетического разнообразия в исследуемых группах растений использовали 6 пар специфичных микросателлитных праймеров: 01ab, 02b1, 04H11, 05G8, 23G4, 28F4 [7]. Филогенетическое дерево по

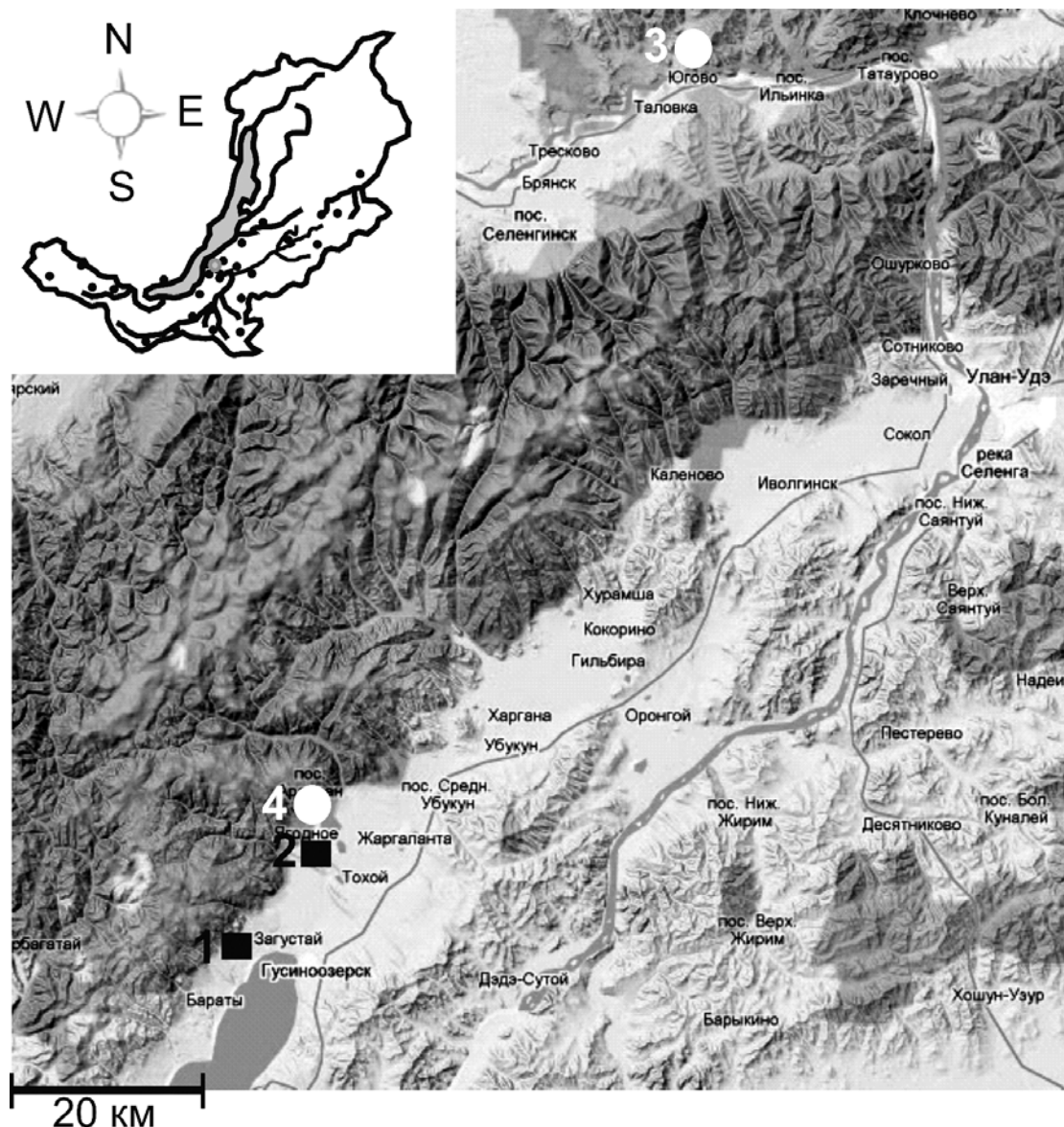


Рис. 1. Карта района сбора образцов. Цифрами обозначены номера групп растений. Квадратами обозначены аридные регионы, кружками — неаридные

микросателлитным локусам построено на основании матрицы генетических дистанций DAS [8], рассчитанной по частоте встречаемости аллелей у двух сравниваемых организмов (программа Populations 1.2.30) методом объединения соседей (Neighbour-Joining), в программе SplitsTree 4.0 [9].

Результаты и обсуждение

На неукорененном дереве, построенном по морфологическим признакам (рис. 2), группы карликовых форм и группа высокорослых яблонь из природных местообитаний образуют отдельные нестрогие очерченные клады, а высокорослые формы из искусственных насаждений распределены по всему дереву, занимая краевое положение, что, по-видимому, является следствием их разнородного происхождения.

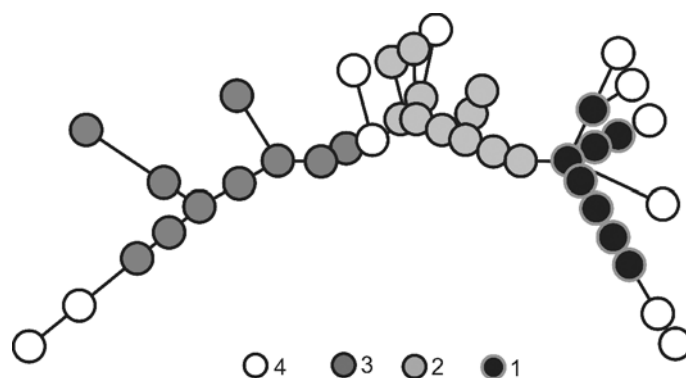


Рис. 2. Неукорененное дерево на основе морфометрических признаков. Группа 1 — смешанная выборка из карликовых и высокорослых форм, п. Загустай; группа 2 — карликовые формы, с. Ягодное; группа 3 — высокорослые яблони из природных местообитаний, Кабанский р-н; группа 4 — высокорослые формы из искусственных насаждений, с. Ягодное

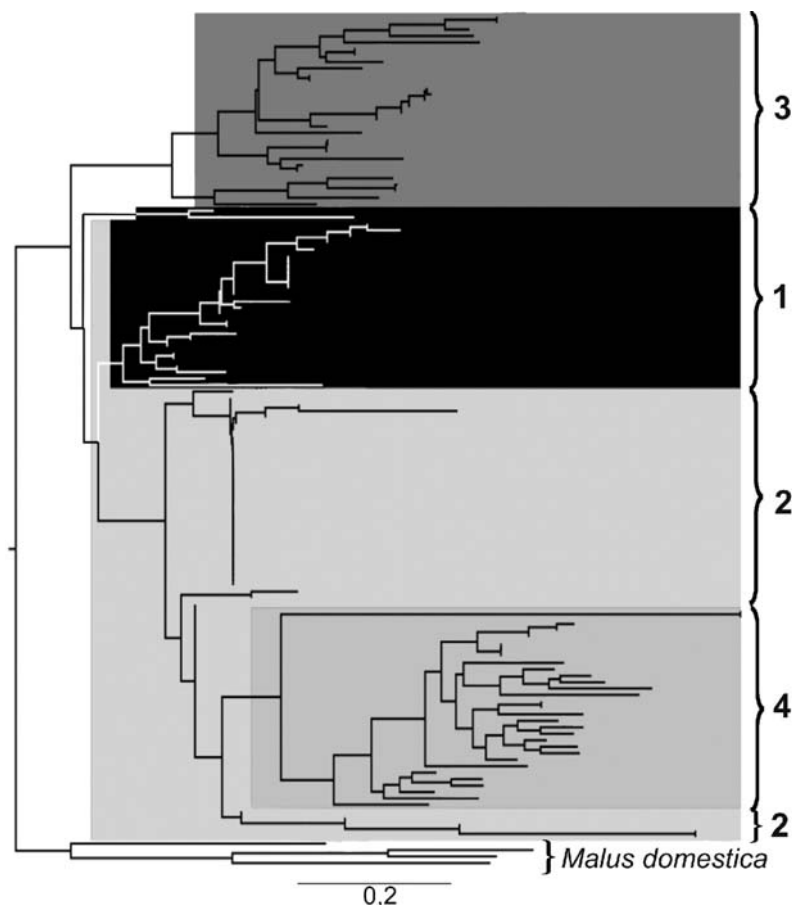


Рис. 3. Укорененное дерево, построенное методом объединения соседей на основе анализа полиморфизма микросателлитных локусов. Номерами обозначены группы растений яблони

На дереве, построенном на основе анализа полиморфизма шести микросателлитных локусов, выявляются четыре группы, две из которых, группы 3 и 4, образуют клады (рис. 3). Для укоренения

в качестве внешней группы использовали вид *alus domestica*, для которого имеются данные о полиморфизме некоторых сортов по шести микросателлитным локусам, использованным в данной работе [7].

Группа дикорастущих высокорослых форм яблони (группа 3) выглядит как наиболее базальная среди *M. baccata*. В свою очередь группы карликовых форм яблони (группы 1 и 2) являются предковыми для искусственных насаждений высокорослых форм из с. Ягодное (группа 4). Монофидетическая группа 4 — самая разнообразная.

На краю ареала экологические различия между конкретными биотопами довольно высоки и могут играть роль действующих дифференциально факторов отбора, что отражается в генетической дифференциации разных по росту форм яблони. С другой стороны, только экстремальные биотопы (например, высокоаридные места, такие как п. Загустай и с. Ягодное), где встречается карликовая форма, могут благоприятствовать выживанию таких крайних форм, которые, по-видимому, более приспособлены к этим условиям. Вопрос о наследуемости карликовости остается открытым, что связано с большой продолжительностью поколений у яблони. Проведенный анализ показал, что карликовая форма произошла от высокорослой *M. baccata*. Это позволяет считать ее экологической формой яблони сибирской, которая, возможно, представляет собой начальный этап парapatрического видообразования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Semovski S.V., Bukin Yu.S., Sherbakov D.Yu. Speciation and neutral molecular evolution in one-dimensional closed population // Intern. J. of Modern Physics. 2003. Vol. 14. N 7. P. 973—983.
2. Пономаренко В.В. *Malus chamardabanica* (Rosaceae) из Забайкалья // Бот. журн. 1988. Т. 73. С. 78—83.
3. Рудиковский А.В., Рудиковская Е.Г., Дударева Л. В., Кузнецова Е.В. Уникальные и редкие формы яблони сибирской Селенгинского района Бурятии // Сиб. экол. журн. 2008. № 2. С. 327—333.
4. Вартапетян В.В., Соловьева Л.В. Новый вид дикорастущей яблони Сибири // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биология. 1981. № 4. С. 26—31.
5. Paradis E., Claude J., Strimmer K. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language // Bioinformatics. 2004. N 20 P. 289—290.
6. Doyle J.J., Dickson E. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis // Taxon. 1987. Vol. 36. P. 715—722.
7. Guilford P., Prakash S., Zhu J.M., Rikkernik E., Gardiner S., Basset H., Forster R. Microsatellites in *Malus × domestica* (apple): abundance, polymorphism and cultivar identification // Theor. Appl. Genet. 1997. Vol. 94. P. 249—254.
8. Shriver M.D., Jin L., Boerwinkle E., Deka R., Ferrell R.E., Chakraborty R. A novel measure of genetic distance for highly polymorphic tandem repeat loci // Mol. Biol. Evol. 1995. N 12. P. 914—920.
9. Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. 2006. N 23(2). P. 254—267.

Поступила в редакцию
15.04.10

**THE SPECIATION *IN STATUS NASCENDI* OF THE SIBERIAN APPLE-TREE
OF THE SPECIES *MALUS BACCATA* (L.) BORKH.**

E.V. Kuznetsova, T.E. Peretolchina, A.V. Rudikovskiy, D.J. Sherbakov

Molecular and morphometric data were used to study relationships among tall and dwarf forms of apple-trees growing in the territory of Buryatia. Phylogenetic analysis based on six polymorphic loci has shown that dwarf apple-trees are descended from tall forms of *Malus baccata*. Statistical approach based on morphological data has suggested that two forms of the studied apple-trees belong to the same species of Siberian apple. Taking into account obtained results a dwarf form of apple-trees is considered as the ecological form of *M. baccata* and it is probably initial stage of the parapatric speciation.

Key words: *Malus baccata*, *microsatellites*, *parapatric speciation*.

Сведения об авторах

Кузнецова Елена Вячеславовна — мл. науч. сотр. Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН. Тел. 3952-425009; e-mail: elenakuznetsova01@gmail.com

Перетолчина Татьяна Евгеньевна — канд. биол. наук, науч. сотр. Лимнологического института СО РАН. Тел.: 3952-422923; e-mail: tatiana.peretolchina@gmail.com

Рудиковский Александр Викторович — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН. Тел. 3952-425009; e-mail: prod@sifibr.irk.ru

Шербаков Дмитрий Юрьевич — докт. биол. наук, зав. лабораторией геносистематики Лимнологического института СО РАН. Тел. 3952-422923; e-mail: sherb@lin.irk.ru