

Особенности формирования интродукционных популяций яблони ягодной в Прибайкалье

А. В. РУДИКОВСКИЙ¹, Е. В. КУЗНЕЦОВА², О. Н. ПОТЕМКИН³

¹Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132
E-mail: prod@sifibr.irk.ru

²Лимнологический институт СО РАН
664033, Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3
E-mail: elenakuznetsova01@gmail.com

³Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: 1964o@mail.ru

Статья поступила 04.08.2012

АННОТАЦИЯ

Показано, что карликовые деревья яблони ягодной произошли от высокорослых форм яблони, что подтверждается сравнительным анализом морфологических признаков, идентичностью последовательности ITS1 и наличием генетических потоков между изучаемыми формами. Высказывается предположение, что образование карликовых форм в данном случае является начальным этапом экологического видообразования. В пользу этого предположения свидетельствует большой разброс в значениях F_{st} по разным локусам между исследуемыми группами, экологически опосредованный отбор против гибридов, а также параллельное образование карликовых форм яблони ягодной.

Ключевые слова: яблоня ягодная, карликовые формы, экологическое видообразование, контактная зона.

В последнее время наблюдается оживление научного интереса к изучению макроэволюции как результата комплекса микроэволюционных процессов, происходящих под действием экологической дивергентной селекции. Это процесс экологического видообразования. Оно определяется как “процесс, в ходе которого развиваются барьеры для потока генов между популяциями как результат действия дивергентной селекции на экологической основе” [Schluter, 2001; 2009]. Автор выделяет также полиплоидное видо-

образование, на основе дрейфа генов и под действием однообразного отбора. Возобновление интереса к механизмам возникновения репродуктивной изоляции приводит к постепенному пересмотру старой классификации видообразования, базирующейся на географической разделенности популяций (аллопатрия или симпатрия) [Rundle, Nosil, 2005].

Фактические доказательства экологического видообразования получены как в условиях дикой природы, так и в экспериментальных условиях [Schluter, 2009]. Существуют

два различных подхода в изучении этого процесса [Via, 2009]. Оба они основаны на изучении дивергенции от варибельной популяции к подразделенным. Главной целью этих исследований является изучение развития внутренних барьеров для потока генов. Первый подход (ретроспективный) основан на изучении уже сформировавшихся видов (или на стадии завершения видообразования). В этом случае оцениваются прошлые события и делаются выводы о причинах видообразования. Второй подход анализирует на уровне популяции процессы взаимодействия экологии и генетических факторов в различных ситуациях, приводящих к развитию барьеров для потока генов. При помощи анализа частично изолированных экотипов или рас можно изучать генетические изменения, сопровождающие репродуктивную изоляцию между видами; аккумуляция таких изменений и приводит, в конечном счете, к образованию вида.

Интенсивное формообразование у яблони ягодной (*Malus baccata* (L.) Borkh.) было, по нашему мнению, инициировано при переносе ее с берегов р. Селенги в район оз. Щучье Гусиноозерского района республики Бурятии, находящийся в зоне контакта сухой степи и тайги [Рудиковский и др., 2008]. Под влиянием особых экологических условий контактной зоны рост растений яблони сибирской подавляется, и растения приобретают карликовый или суперкарликовый габитус, формируются в виде куста, а также имеют длинные чашелистики, более узкие листья и мелкий плод. Ранее на основании изучения такой карликовой формы в 1980 г. было предложено выделить ее в качестве нового эндемичного вида дикорастущей яблони Сибири – яблони хамардабанской (*Malus chamar-dabanica* V. Vartapetjan et L. Solovjeva) [Вартапетян и др., 1981]. Целесообразность такого отграничения ставится под сомнение другими авторами, считающими, что эта яблоня является формой полиморфного вида яблони ягодной [Пономаренко, 1988; Черепанов, 1995].

Имеющиеся в нашем распоряжении данные [Рудиковский и др., 2008] позволили предположить, что обнаруженные в ходе экспедиционных работ в Селенгинском районе Бурятии карликовые и суперкарликовые

растения яблони ягодной представляют собой результат процессов ранней стадии экологического видообразования яблони сибирской, произрастающей в необычных для нее условиях контакта леса и степи.

Цель работы – получение с помощью комплексного анализа доказательств того, что появление карликовых форм яблони ягодной является результатом процессов ранней стадии экологического видообразования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала для генетического анализа проводился на территории республики Бурятия. В 2007 г. листья были собраны из четырех точек, всего в анализе участвовало 130 деревьев. В каждой группе образцы взяли более чем с 30 растений. Исследовались четыре группы растений, произрастающих на территории Южной Бурятии (рис. 1). Группа 1 – это карликовые яблони, произрастающие в с. Ягодное Гусиноозерского района вдоль русла ручья. Группа 2 (контрольная группа) – представлена природной популяцией типичных высокорослых яблонь на территории Кабанского района. Группа 3 – это высокорослые яблони из заброшенного сада в с. Ягодное (внутри этой группы растет небольшое количество гибридных форм – полукультурных растений). Группа 4 – смешанная, состояла из карликовых и высокорослых форм яблони ягодной, произраставших в долине р. Загустай у подножия южного склона Хамбинского хребта Гусиноозерской котловины. Часть растений (высокорослые формы) этой группы была интродуцирована человеком. Другая часть состояла из дикорастущих карликовых и высокорослых форм яблони ягодной. Группу растений № 4 включили в исследование для подтверждения параллелизма в видообразовании карликовых форм яблони ягодной.

Изучали морфометрию, полиморфизм внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 и микросателлитных локусов ядерной ДНК. Для сравнения высокорослых и карликовых форм яблони ягодной применяли методы классической морфометрии. Оценка признаков проводилась по величинам значений длины и ширины листовой пластинки, длины

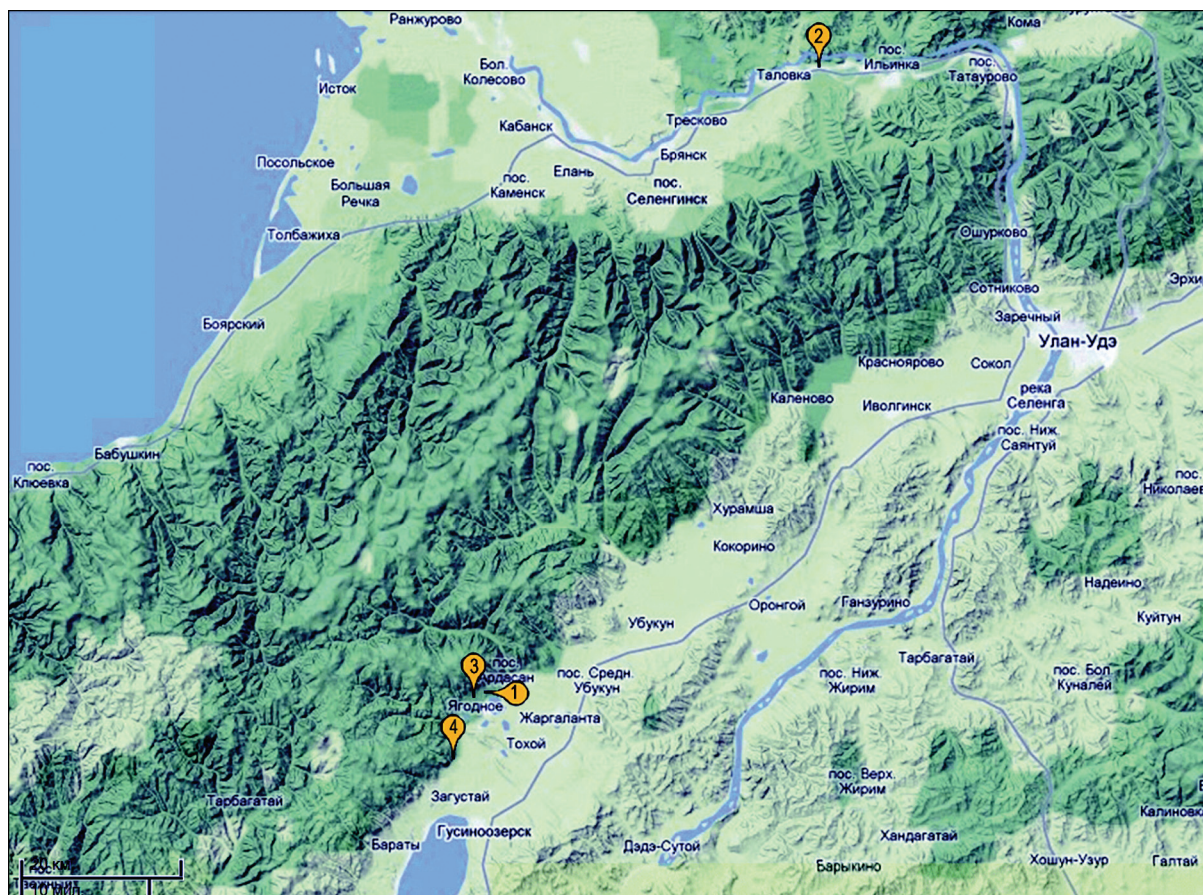


Рис. 1. Карта района сбора образцов. Номерами обозначены группы растений

черешка, числу жилок первого порядка с левой стороны листа, а также вычисленному отношению длины листа к ширине и длины черешка к длине листовой пластинки. Всего проведено 350 измерений листьев с 40 деревьев и 246 измерений цветков с 41 дерева для каждой группы. Математическую обработку проводили с помощью скриптов, написанных на языке R (пакеты *ape*, *cluster*, *vegan*).

ДНК экстрагировали из листьев по модифицированному методу Дойла и Диксона [Doyle, Dickson, 1987]. Статистическую обработку полученных микросателлитных данных проводили с использованием компьютерных программ. Присутствие “нулевых” аллелей проверяли с помощью программы MicroChecker [Van Oosterhout et al., 2004] с использованием метода Brookfield [Brookfield, 1996]. Частоты аллелей рассчитывали с помощью программы GENEPOP [Raymond, Rousset, 1997]. Наблюдаемую (H_0) и ожидаемую (H_e) гетерозиготности, а также значения F_{st} [Co-

skerham, 1973; Weir et al., 1984], отражающие степень генетической изоляции между группами, подсчитывали с помощью программы ARLEQUIN [Schneider et al., 2000]. Отклонение от равновесия Харди – Вайнберга проверяли с помощью критерия χ^2 [Рокицкий, 1973].

Для построения дерева, основанного на данных полиморфизма микросателлитных локусов, использовались генетические расстояния DAS [Chacrabarty, Jin, 1993] и метод объединения ближайших соседей (NJ), реализованные в программе Population версии 1.2.30 [Langella, 2002]. Филогенетическое дерево строили с помощью программы SplitsTree 4.0 [Huson, Bryant, 2006].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее мы показали [Рудиковский и др., 2008] значительные различия по морфологическим признакам изучаемых форм. В свя-

Процентная оценка различий между группами по морфологическим признакам

Группы	Длина листа	Ширина листа	Длина листа/ ширина листа	Длина черешка	Длина черешка/ длина листа	Количество жилок с одной стороны листа	Общий процент отличий
1 и 2	8	29	21	0	0	0	10
1 и 3	0	0	0	20	0	0	6
2 и 3	9	17	24	13	0	14	13

зи с этим проведено более детальное исследование полиморфизма яблони ягодной. На основании измерений листьев установлено, что распределение ряда признаков внутри групп не подчиняется закону нормального распределения (см. таблицу).

Из приведенной таблицы видно, что по морфологическим признакам наиболее отличаются группы 2 и 3 (достоверные различия максимум на 13 %). Нужно отметить, что карликовые и высокорослые формы яблони ягодной образуют единую общность по таким параметрам, как длина и ширина листовой пластинки, отношению длины листа к его ширине, отношению длины черешка к длине листовой пластинки. Группа растений № 3 (искусственные насаждения высокорослых форм, с. Ягодное) перекрывается со всеми исследуемыми группами, что свидетельствует о наличии в ней большого разнообразия по наблюдаемым морфологическим признакам. Можно сделать вывод, что все эти признаки в рамках одного организма полиморфны, но средние значения у них сдвинуты относительно друг друга, поэтому для дальнейшего анализа нужно ориентироваться именно на средние значения признаков.

Затем мы проводили анализ морфометрических признаков цветков и листьев, различающихся по росту форм яблони (длина и ширина листовой пластинки, длина черешка, количество жилок с одной стороны листа, диаметр цветка, длина и ширина лепестков, длина чашелистиков и количество цветков в соцветии). С помощью методов главных компонент находились наиболее информативные комбинации признаков.

Для анализа популяционной структуры построили неукорененное простирающееся дерево на основе анализа морфометрических параметров. Установлено, что группа карли-

ковых форм (№ 1) и контрольная группа высокорослых яблонь (№ 2) по морфологическим признакам образуют отдельные клады. А растения из группы искусственных насаждений высокорослых форм (№ 3) распределены по всему дереву, что, по-видимому, является следствием смешанного происхождения этой группы [Кузнецова и др., 2010].

Первой рядом с с. Ягодное была посажена человеком группа растений № 3 (сейчас группа состоит из небольшого количества привитых полукультурных растений и значительного количества высокорослых растений яблони ягодной). Гораздо позднее от семян с растений из этой группы, разнесенных птицами и животными, выросли карликовые деревья яблони ягодной, пространственно отделенных от группы № 3 рукавом ручья (рис. 2). Небольшое количество полукультурных сортов, привитых во времена заложения сада, сохранились и сейчас в тех местах, где почва рядом с протекающим горным ручьем поддерживается в увлажненном состоянии. Морфологические признаки этих

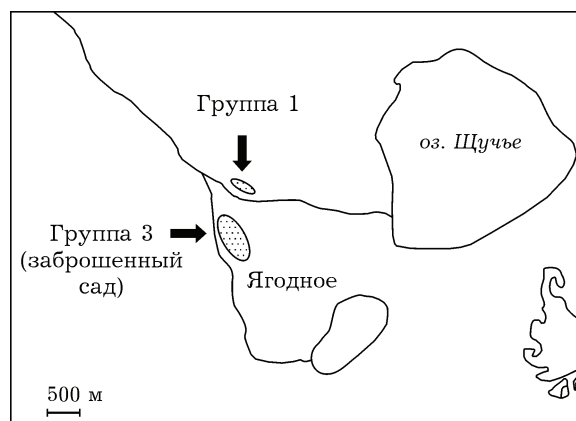


Рис. 2. Карта-схема расположения групп яблони под с. Ягодное



Рис. 3. Лист и отцветший цветок высокорослой гибридной яблони

растений (высокий рост, сильная опушенность листа и плодоножки, размер и форма плода, широкие и крупные листья) говорят о том, что они представляют собой гибриды яблони домашней (*Malus domestica* Borkh.) и ягодной (рис. 3). В связи с этим интересно было выяснить, есть ли гибридные фенотипы в составе группы растений № 1 (карликовые растения яблони ягодной), которая сформировалась на основе распространения семян из группы 3. Анализ опушенности листьев, плодоножки, размеров плода говорит о том, что признаков яблони домашней в растущих карликовых растениях не было выявлено (рис. 4).

Для представителей всех исследуемых групп растений были расшифрованы нуклеотидные последовательности внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 (internal trans-



Рис. 4. Лист и отцветший цветок карликовой яблони ягодной

cribed spacer), находящегося между генами 18S рРНК и 5,8S рРНК. По результатам анализа установлено, что все исследованные нуклеотидные последовательности, принадлежащие растениям как карликовой, так и высокорослой формы яблони ягодной идентичны. Существование двух форм яблони ягодной (высокорослой и карликовой), сильно отличающихся морфологически, но не отличающихся генетически по маркеру ITS1, позволяет предполагать, что это экологические формы одного вида, обладающего большой морфологической пластичностью.

Признано, что на ранних и поздних этапах эволюции видообразование посредством полиплоидии было и остается одним из основных путей видообразования растений [Paun et al., 2009]. Анализ литературы относительно хромосомного числа у яблони ягодной говорит о том, эта яблоня является диплоидной [Schuster, Battner 1995; Guo-Li, Xiao-Lin, 1993]. Диплоидными были и карликовые формы яблони ягодной, растущие в зоне контакта леса и степи республики Бурятия [Вартапетян и др., 1981; Соловьева, 1979]. Можно предположить, что образование карликовых форм яблони ягодной не сопряжено с увеличением пloidности, и поэтому формирование репродуктивного барьера не связано с полиплоидизацией.

Степень генетической дифференциации между разными формами яблони ягодной исследовали с помощью быстро эволюционирующих микросателлитных маркеров. Значения ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности были высокими, что говорит о высокой степени диверсификации изучаемых групп растений.

Во всех исследованных группах с использованием χ^2 – критерия по некоторым локусам с высокой достоверностью выявлены отклонения наблюдаемых частот генотипов от теоретически ожидаемых при равновесии Харди – Вайнберга. Такое поведение характерно для микросателлитных маркеров, так как микросателлитные маркеры могут быть сцеплены с локусами, находящимися под действием селективного отбора. Наиболее равновесной по данному критерию является контрольная группа № 2 (природные высокорослые яблони, растущие в Кабанском районе).

Среднее значение показателя F_{st} , определяющего подразделенность между всеми изучаемыми группами ягодной яблони, очень велико и равняется 0,334. Следовательно, внутривидовая составляющая генетической изменчивости яблони равна 66,6 %, тогда как ее межпопуляционная составляющая очень высока (33 %). Такое значение говорит о высокой подразделенности изучаемых групп растений. Показатель F_{st} между конкретными группами растений также очень высок и превышает значение 0,3.

Оценку генетической подразделенности между популяциями различных видов яблони на основе микросателлитного и других анализов проводили разные группы исследователей. Уровень F_{st} между популяциями в этих исследованиях не превышал значения 0,16 [Richards et al., 2009; Gharghani et al., 2009].

Установлено, что на начальном этапе экологического видообразования, дивергентная селекция приводит к сильному разбросу значений F_{st} по разным локусам между популяциями. Это происходит потому, что обмен генов в частях генома, где располагаются группы генов, важные для экологической адаптации, затрудняется, даже если обмен генами продолжается в большей части генома [Via, 2009]. Как можно видеть на рис. 5, подразделенность между исследуемыми группами яблони ягодной очень сильно отличается в случае анализа отдельных локусов. По нашему мнению это может быть одним из свидетельств того, что карликовые формы находятся на раннем этапе экологического видообразования.

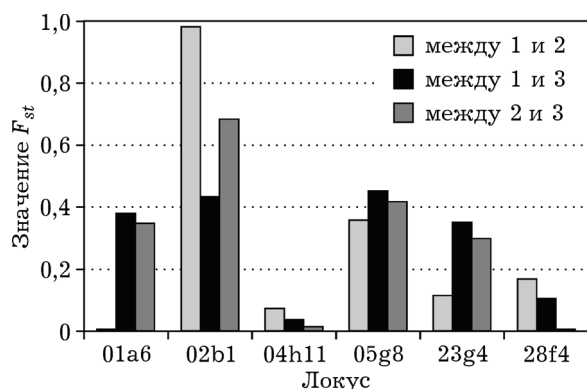


Рис. 5. Значения F_{st} между исследуемыми группами

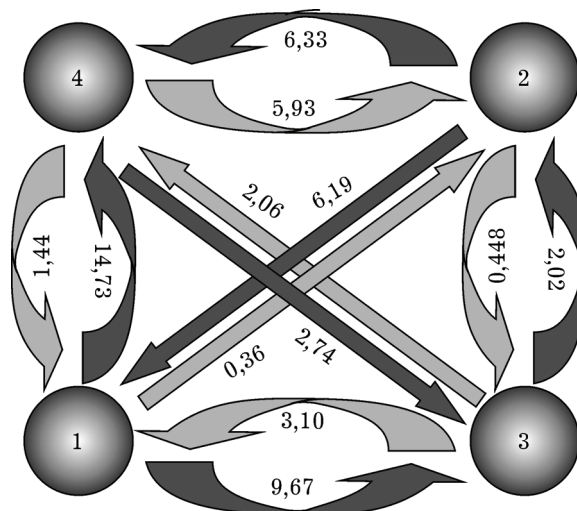


Рис. 6. Схема потока генов между группами. Цифрами обозначены номера групп растений

Интенсивность потока генов была оценена с учетом размера популяции (рис. 6). Результаты анализа показали, что самое высокое значение потока генов (14,73) наблюдается из группы растений 1 в группу 4, что свидетельствует об интенсивном обмене генетической информацией. В свою очередь, поток генов из группы растений 4 в группу 1 на порядок меньше и составляет 1,44. Таким образом, обмен генетической информацией между этими группами растений несимметричен. Обычно это объясняется менее благоприятными условиями в той группе, куда направлен поток генов. Самое низкое значение потока генов (0,36) между группами 1 и 2. Вероятно, это может объясняться их удаленностью друг от друга. Следует также отметить, что поток генов из группы 3 во все остальные незначителен. Эта группа состоит частично из полукультурных растений, и возможно, что в экстремальных природных условиях их жизнеспособность не позволяет конкурировать с дикими формами. Наблюдается практически равнозначный поток генов из группы 2 в группы карликовых яблонь (1 и 4).

Факт элиминации гибридов, который выявляется при изучении морфологических признаков (см. выше), подтвердился и на геномном уровне с помощью микросателлитного анализа. Так по локусу 23g4 в группе № 3 выявляется шесть аллелей, в то время как в

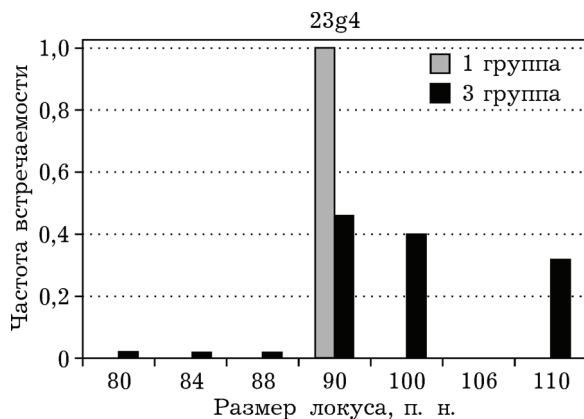


Рис. 7. Количество аллелей по локусу 23g4 в группах 1 и 3

группе № 1 всего один аллель (рис. 7). Элиминация гибридов и редких аллелей, присутствующих в первичной группе может рассматриваться как эффект экологической селекции против гибридов, который является очень важным для экологического видообразования и является его характерной чертой. Опосредовано об этом говорит индекс молекулярно-генетического разнообразия в каждой группе растений, рассчитанный с помощью программы ARLEQUIN. Для высокорослых форм яблони из заброшенного сада (группа № 3) характерно самое высокое значение индекса молекулярно-генетического разнообразия – 0,59. Значения этого параметра для природной группы яблонь (группа № 2) составляет 0,50. У группы яблони с карликовым типом роста (группа № 3) наблюдается пониженное значение индекса молекулярно-генетического разнообразия (0,32), что, по-видимому, указывает на то, что способность к карликовому росту генетически детерминирована и относительно редко встречается у диких высокорослых яблонь.

Считается, что параллельное видообразование является еще одним убедительным доказательством того, что дивергентная натуральная селекция приводит к репродуктивной изоляции [Schluter, 2001; Rundlel, 2005; Via, 2009]. Предполагается, что диплоидные виды могут происходить в нескольких местах и в разное время от одного исходного вида. Показано, что 3 небольших популяции карликовых эвкалипта шаровидного (*Eucalyptus globulus* Labill.), растущие на гранитных

мысах Юго-Восточной Австралии неподалеку от высокорослых популяций, являются результатом такого видообразования [Foster et al., 2007].

В нашем случае карликовые формы яблони ягодной, схожие по морфологии, выявлены еще в одном месте, которое находится в зоне контакта леса и степи в Гусиноозерском районе республики Бурятия. Эта группа была обозначена как группа № 4 и состояла как из карликовых, так и высокорослых растений. Филогенетический анализ микросателлитных локусов показал, что эта группа деревьев генетически очень близка к природной популяции яблони ягодной и произошла от нее [Кузнецова и др., 2010]. При этом морфологические и генетические данные свидетельствуют о том, что карликовые и высокорослые формы яблони недостаточно изолированы друг от друга, чтобы это имело таксономическое значение. По происхождению карликовые растения разных групп (1 и 4) полифилетичны [Кузнецова и др., 2010].

Еще одной группой растений яблони, морфологические и генетические признаки которой могли бы свидетельствовать о процессах параллельного видообразования является яблоня хамардабанская. К сожалению, из-за интенсивной застройки в районе ее произрастания многочисленных баз отдыха и закладки противопожарных полос работ эта группа растений безвозвратно утеряна. Но у нас есть все основания полагать, что она была близка генетически к исследуемым нам группам [Рудиковский и др., 2010].

Таким образом, эти три группы, предположительно, являются результатом параллельного видообразования на основе яблони ягодной, что является еще одной характерной чертой начального этапа экологического видообразования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные позволяют предположить, что перенос яблони ягодной из условий, характерных для ее места обитания (приуроченность к берегам и островам рек) в условия контактной зоны степи и тайги (смена ниши) вызвал интенсивные процессы формирования. Основными трендами этих про-

цессов является уменьшение размеров деревьев (карликовость) и формирование кустовой формы. Главным дивергентным экологическим фактором, воздействующим на эти процессы является, по-видимому, недостаток влаги в весенне-летний период. Морфологические признаки и генетические данные (идентичность нуклеотидных последовательностей внутреннего транскрибируемого спейсера ITS1 и наличие генных потоков между группами) свидетельствуют о том, что карликовые и высокорослые формы яблони еще недостаточно репродуктивно изолированы друг от друга. Тем не менее, судя по показателям F_{st} , их генетическая подразделенность уже достаточна высока. Большой разброс в значениях F_{st} по разным локусам между исследуемыми группами, экологически опосредованный отбор против гибридных генотипов, а также параллельное образование карликовых форм позволяет нам предполагать, что наличие карликовых форм яблони ягодной является результатом начального этапа экологического видообразования.

ЛИТЕРАТУРА

- Вартапетян В. В., Соловьева Л. В. Новый вид дикорастущей яблони Сибири // Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. 1981. № 4. С. 26–31.
- Кузнецова Е. В., Перетолчина Т. Е., Рудиковский А. В., Щербakov Д. Ю. Видообразование *in status nascenti* у яблони сибирской *Malus baccata* (L.) Borkh. // Вестн. МГУ. Биология. 2010. Т. 65, № 4. С. 76–79.
- Пономаренко В. В. *Malus chamardabanica* (Rosaceae) из Забайкалья // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 1. С. 78–83.
- Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика / Минск. Высшая школа. 1973. 320 с.
- 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.
- Рудиковский А. В., Сизых А. П., Рудиковская Е. Г., Побежимова Т. П. Новая популяция карликовой яблони ягодной в Забайкалье // Бюл. МОИП. Отд. биологический. 2010. Т. 115, № 3. С. 56–59.
- Соловьева Л. В. Исследование ploидности культурных сортов *Malus Domestica* (L.) Borkh. и дикорастущих видов рода *Malus* Mill. // Цитология и генетика. 1979. Т. 13, № 5. С. 366–369.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшей СССР). СПб., 1995. 992 с.
- Brookfield J. F. Y. A simple new method for estimating null allele of animal mitochondrial DNA // Molecular Ecology. 1996. Vol. 5, N 4. P. 453–455.
- Chacraborty R., Jin L. Determination of relatedness between individuals by DNA fingerprinting // Human Biology. 1993. Vol. 65. P. 875–895.
- Cockerham C. C. Analyses of gene frequencies // Genetics. 1973. Vol. 74, N 4. P. 679–700.
- Doyle J. J., Dickson E. Preservation of plant samples for DNA restriction endonuclease analysis // Taxon. 1987. Vol. 36, N 4. P. 715–722.
- Foster S. A., McKinnon G. E., Steane D. A., Potts B. M., Vaillancourt R. E. Parallel evolution of dwarf ecotypes in the forest tree *Eucalyptus globules* // New Phytologist. 2007. Vol. 175, N 2. P. 370–380.
- Gharghani A., Zamani Z., Talaie A., Oraguzie N. C., Fatahi R., Hajnajari H., Wiedow C., Gardiner S. E. Genetic identity and relationships of Iranian apple (*Malus domestica* Borkh.) cultivars and landraces, wild *Malus* species and representative old apple cultivars based on simple sequence repeat (SSR) marker analysis // Genet Resource and Crop Evolution. 2009. Vol. 56, N 6. P. 829–842.
- Guo-Li L., Xiao-Lin L. Chromosome studies of Chinese species of *Malus* Mill. // Acta Phytotaxonomica Sinica. 1993. Vol. 31, N 3. P. 236–251.
- Huson, D. H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies // Mol. Biol. Evol. 2006. Vol. 23, N 2. P. 254–267.
- Langella O. 2002. Populations 1.2.30 [online]. Available from <http://bioinformatics.org/~tryphon/populations/>
- Paun O., Forest F., Fay M. F., Chase M. W. Hybrid speciation in angiosperms: parental divergence drives ploidy // New Phytologist. 2009. Vol. 182, N 2. P. 507–518.
- Raymond M., Rousset F. GENEPOP (version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenism // J. Heredity. 1997. Vol. 86, N 3. P. 248–249.
- Richards C. M., Volk G. M., Reilley A. A., Henk A. D., Lockwood D. R., Reeves P. A., Forsline P. L. Genetic diversity and population structure in *Malus sieversii*, a wild progenitor species of domesticated apple // Tree Genetics and Genomes. 2009. Vol. 5. P. 339–347.
- Rundel H. D., Nosil P. Ecological speciation // Ecol. Lett. 2005. Vol. 8, N 3. P. 336–352.
- Schluter D. Ecology and the origin of species // Trends in Ecol. and Evol. 2001. Vol. 16, N 7. P. 372–380.
- Schluter D. Evidence for Ecological Speciation and Its Alternative // Science. 2009. Vol. 323, N 5915. P. 737–741.
- Schneider S., Roessli D., Excoffier L. Arlequin: A software for population genetics data analysis. Ver 2.000 // Genetics and Biometry Lab., Dept. of Anthropology, University of Geneva, 2000.
- Schuster M., Battner R. Chromosome numbers in the *Malus* wild species collection of the genebank Dresden-Pillnitz // Genetic Resources and Crop Evolution. 1995. Vol. 42, P. 353–361.
- Van Oosterhout C., Hutchinson W. F., Wills D. P. M., Shipley P. Micro-Checker: software for identifying and

- correcting genotyping errors in microsatellite data // Mol. Ecol. Notes. 2004. Vol. 4, N 4. P. 535–538.
- Via S. Natural selection in action during speciation // Proc. Natl. Acad. Sci. 2009. Vol. 106, N 1. P. 9939–9946.
- Weir B. S., Cockerham C. C. Estimating F -statistics for the analysis of population structure // Evolution. 1984. Vol. 38, N 6. P. 1358–1370.

Characteristics of Forming of Introduced Dwarf Apple Populations in Baikal Area

A. V. RUDI KOVSKY¹, E. V. KUZNETSOVA², O. N. POTE MKIN³

¹ *Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS
664033, Irkutsk, Lermontova str., 132*

² *Limnological Institute, SB RAS
664033, Irkutsk, Ulan-Batorskaya str., 3*

³ *Central Siberian Botanical Garden SB RAS
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101
E-mail: prod@sifibr.irk.ru*

It was proved that dwarf apple trees descended from tall-growing forms. This presumption was justified by comparative analysis of morphological features, ITS1 sequence identity and presence of genetic streams between the studied forms. It was also suggested that formation of dwarf forms in the present case is the initial phase of ecological speciation. Wide scatter of F_{st} values in different loci among the studied groups, ecologically mediated selection against hybrids and parallel formation of dwarf forms of apple trees all attest to this supposition.

Key words: dwarf apple, dwarf forms, ecological speciation, contact zone.