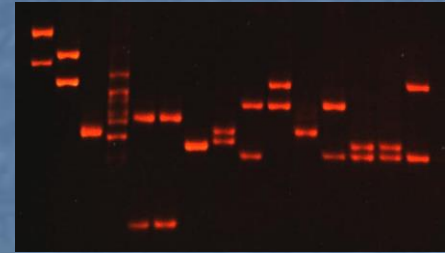
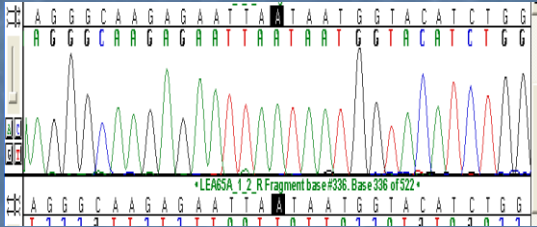
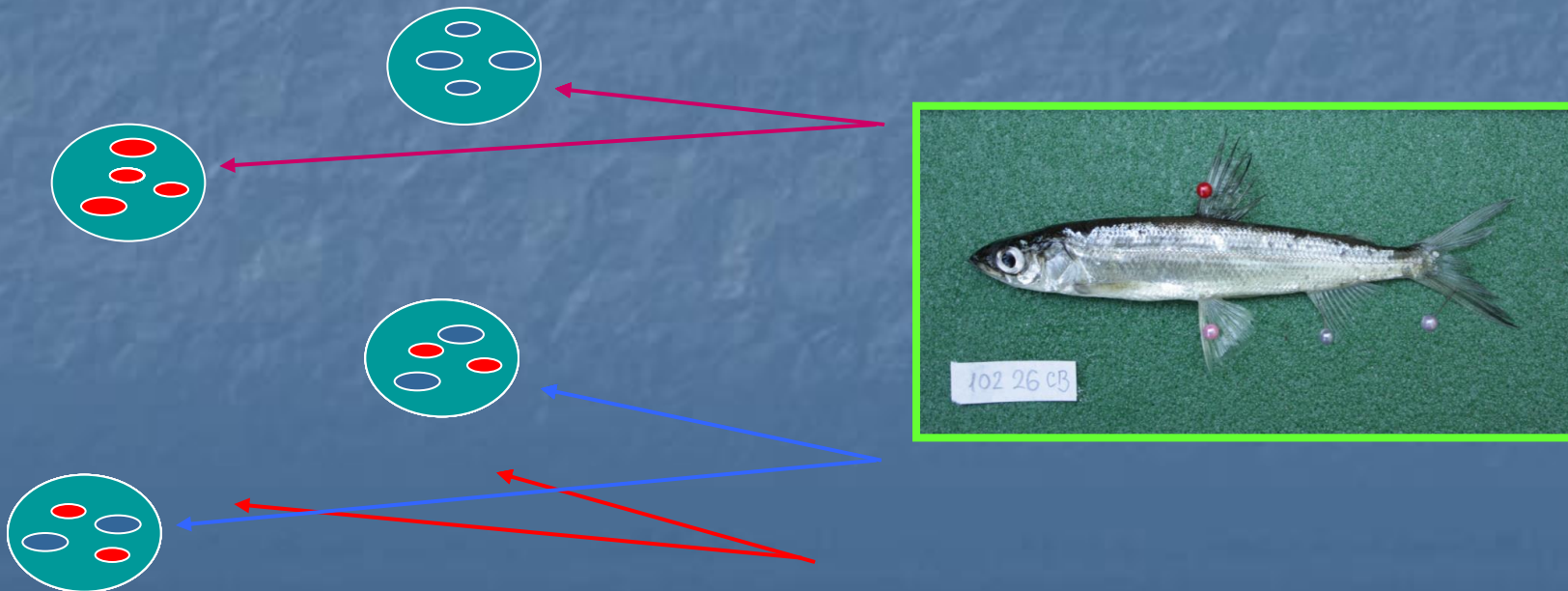


Симпатрическое и сетчатое видообразование у рыб



ПОЛИТОВ Д.В.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва



Теория - механизмы видообразования

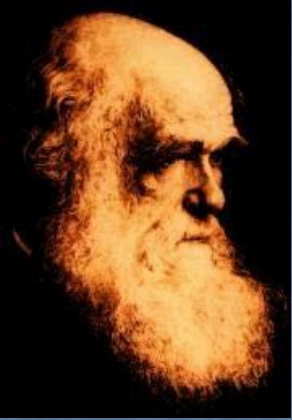
Адаптация,
целесо-
образность

- Наследование благоприобретенных признаков (**ламаркизм**, номогенез, неолamarкизм)
 - автогенез (направленное действие внутренних факторов? стремление к совершенствованию)
 - эктогенез (направленное действие факторов среды)
- **Дарвинизм**
 - изменчивость (ненаправленная, случайная)
 - изоляция популяций
 - отбор наиболее приспособленных - адаптация
- **Сальтационизм**
 - появление резких изменений (макромутации)
 - виды появляются мгновенно, из **отдельных** особей («hopeful monsters»)
 - **креационизм (нужен создатель, демиург)**

+

+

-



Основной механизм эволюции по Ч. Дарвину

- Изменчивость
- Изоляция
- Отбор



- Естественный отбор **изолированных** разновидностей в различных условиях существования постепенно (принцип градуализма) ведет к дивергенции (расхождению) признаков этих разновидностей и, в конечном счете, к видообразованию. В настоящее время такое видообразование называют аллопатрическим (греч. allos – разный и patris - родина).
- Механизм эволюции (объясняющий целесообразность формы и строения живых существ) — естественный отбор организмов, имеющих случайные наследственные изменения.
- Симпатрическое видообразование (без пространственной изоляции, греч. sýn - вместе и patris - родина)

Филогенетическое древо – модель эволюционной истории группы таксонов от ближайшего предка

Предположения:

- строгая дивергенция
- вертикальное наследование признаков

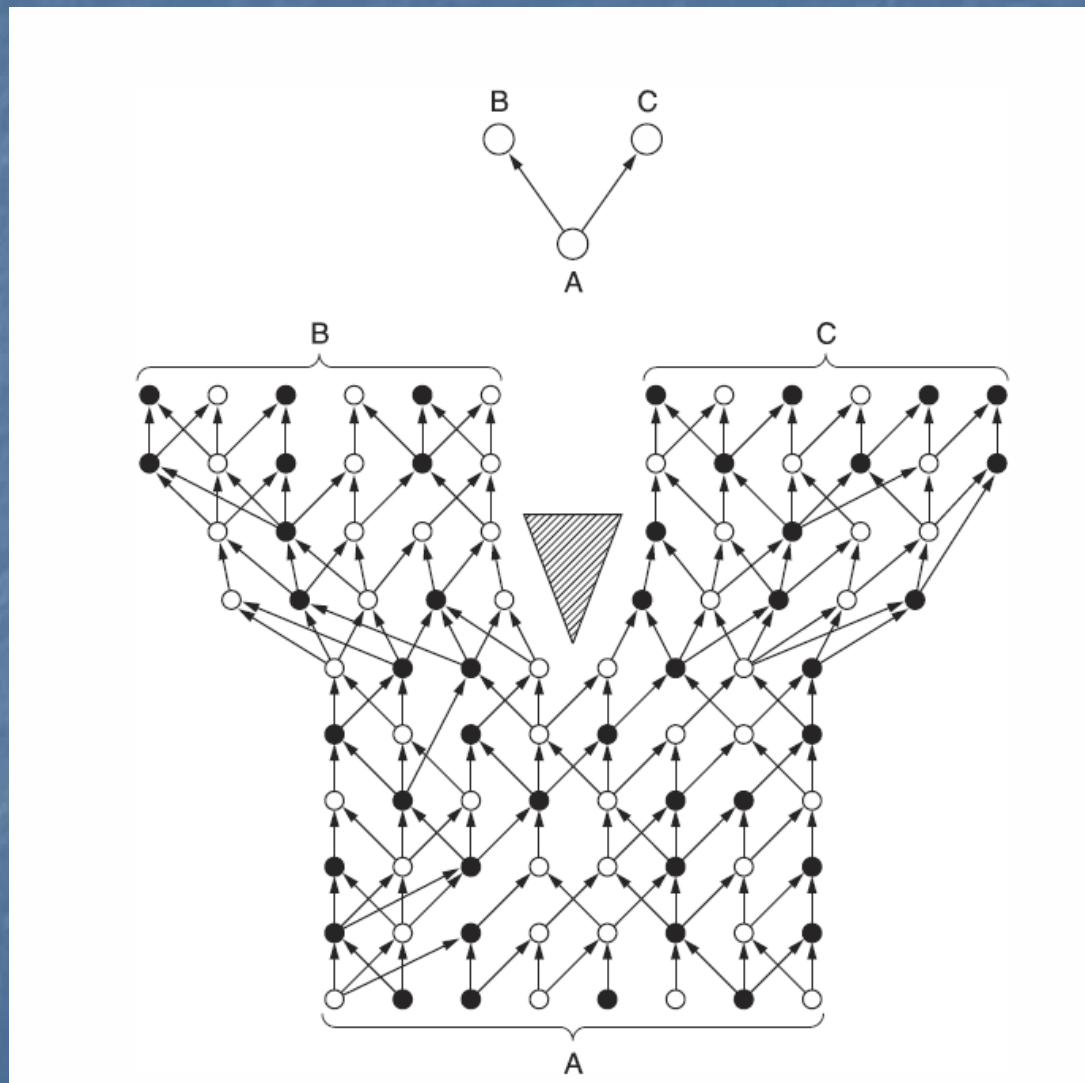
Противоречивые
филогенетические схемы

=>

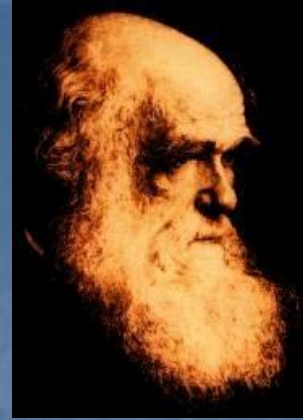
Одни признаки лучше,
чем другие для реконструкции
филогении?

или

Что-то еще?



Основной механизм эволюции по Ч. Дарвину



- Изменчивость
- Изоляция
- Отбор

James MALLET (Galton Laboratory, University College London, London, UK) (2011) The speciation revolution. – J. Evol. Biol. comment on Coyne (1994) Ernst Mayr and the origin of species. Evolution 48: 19-30.

- Reality of species is now doubted by many.
- Reproductive isolation is no longer generally recognized as the best definition of species.
- Speciation does not require allopatry.
- Natural selection is becoming viewed as the primary cause of speciation & divergent natural selection might outweigh gene flow even at very small spatial scales (Bush 1975; Endler 1977; Barton & Charlesworth 1984; Schilthuizen 2000).

«Гадкий утенок» и «Лернейская гидра» эволюционной теории

Sara Via: «The **ugly duckling...**»

E. Mayr (1942) *Systematics & the origin of species*. Columbia Univ. Press

«...доказательства симпатрического видообразования на самом деле весьма скудны...»

«...одни и те же аргументы в пользу симпатрического видообразования цитируются снова и снова вне зависимости от того, насколько обоснованно они были отвергнуты ранее... Симпатрическое видообразование - как Лернейская гидра, у которой вырастают 2 новых головы вместо отрубленных старых...»

и даже так

«Эта гипотеза не является необходимой и не поддерживается неопровержимыми фактами»



Симпатрия

- Идея симпатрии

«Сосуществование двух или более генетических популяций на одной и той же территории»

- Популяция

- Симпатрические и синтопические (обитающие на одной территории и в одних и тех же биотопах)

- Парapatрические (обитающие на одной территории, но в разных биотопах)

Симпатрия - начало

- Насекомые-фитофаги, обитающие на разных видах деревьев

Brues, C.T. (1924) The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. *American Naturalist*, 58, 127•144

Thorpe, W. H. (1929). Biological races in *Hyponomeuta padella* L. *J. Linn. Soc. Zool.* 36 : 621-634.

Thorpe, W. H. (1930). Biological races in insects and allied groups. *Biol. Rev.* 5 : 177--212.

Thorpe, W. H. (1945). The evolutionary significance of habitat selection. *J. Anita. Ecol.* 14 : 67--70

Smith, H. S. (1941). Racial segregation in insect populations and its significance in applied entomology. *J. Entomol.* 34 : 1--12.

Поддерживали идею, что у насекомых-фитофагов адаптация к новому растению-хозяину может происходить в пределах единого ареала, и новые расы, в процессе адаптации к новому растению-хозяину становятся видами без пространственной изоляции

Г.о. виды-близнецы (White, 1978)

Симпатрическое видообразование - модель

Maynard Smith, J. (1966) Sympatric speciation. *Am. Nat.* 100, 637–650

- disruptive selection leads to a stable polymorphism, and indirect selection against hybrid progeny favors ASSORTATIVE MATING, which can lead to speciation (дизруптивный отбор ведет к стабильному полиморфизму, а непрямой отбор против гибридов способствует ассортативному скрещиванию, которое может привести к видообразованию).
- when the substitution of just one allele causes fidelity to the natal habitat (ONE-ALLELE MATE CHOICE), the likelihood of sympatric speciation is greater than if a separate allele causes choice of each parental habitat (TWO-ALLELE MATE CHOICE) (когда замена лишь одного аллеля вызывает привязанность к родному местообитанию (выбор партнера по одному аллелю), вероятность симпатрического видообразования выше, чем если отдельные аллели вызывают выбор каждого родительского местообитания (выбор партнера по двум аллелям)).

Симпатрическое видообразование - скептицизм

- Felsenstein, J. (1981) Skepticism towards Santa Rosalia, or why are there so few kinds of animals? *Evolution* 35, 124–138
 - противопоставление дизруптивного отбора и рекомбинации, которая препятствует возникновению неравновесия по сцеплению и ассортативных скрещиваний.

Концепция симпатрического видообразования опять признана маловероятной.

Симпатрическое видообразование - поддержка

- Rice, W.R. (1984) Disruptive selection on habitat preference and the evolution of reproductive isolation: a simulation study. *Evolution* 38, 1251–1260
- Rice, W.R. (1987) Speciation via habitat specialization: the evolution of reproductive isolation as a correlated character. *Evol. Ecol.* 1, 301–314
- Rice, W.R. and Salt, G. (1990) The evolution of reproductive isolation as a correlated character under sympatric conditions: experimental evidence. *Evolution* 44, 1140–1152
- Kondrashov, A.S. (1986) Multilocus models of sympatric speciation. III. Computer simulations. *Theor. Popul. Biol.* 24, 121–135
- Kondrashov, A.S. and Mina, M.V. (1986) Sympatric speciation: when is it possible? *Biol. J. Linn. Soc.* 27, 201–223

Репродуктивная изоляция может возникать в условиях симпатрии или непосредственно как результат дизруптивного отбора при выборе местообитания, либо как плейотропный эффект дизруптивного отбора по другим признакам.

Сцепление между локусами, по которым идет дизруптивный отбор, с локусами, которые ответственны за ассортативное скрещивание, усиливает эффект – рекомбинация не так сильно мешает видообразованию.

Преодоление антагонизма отбор – рекомбинация (по Via 2001)

Mechanisms that reduce the selection–recombination antagonism

- Mechanisms that eliminate requirement for linkage disequilibrium
- One-allele habitat choice
- Disruptive selection on habitat choice leads to assortative mating pleiotropically
- Same character under disruptive selection acts as mating cue

Mechanisms that reduce recombination or its effects

- Close linkage or partial pleiotropy between selected loci and loci causing assortative mating

Mechanisms that strengthen selection or its effects

- Increasing strength of selection as divergence increases
- Multiple agents of disruptive selection favoring or reinforcing assortative mating
- Appearance of new forces of disruptive selection as divergence proceeds
- Selection for increased local adaptation
- Sexual selection for altered mating cues
- Ecological selection against hybrid offspring (facilitated if intermediate habitat is lacking)
- Repeated occurrence of mutations with habitat-limited benefits causes disruptive selection on habitat choice
- Sexual selection or sexual conflict

Генетические механизмы (дивергентного) видообразования

1. СТЭ – отбор идет в условиях изоляции и ведет к накоплению различий в структурных генах (сдвиг частот аллелей), плейотропный эффект которых делает последовательно:

субпопуляции → популяциями,

популяции → подвидами,

подвиды → видами в стадии становления → «хорошими» видами.

2. Симпатрическое видообразование – то же самое, но без пространственной изоляции, за счет ассортативности скрещиваний в условиях потока генов

3. Отбор идет не по структурным генам, а по регуляторным (регуляция экспрессии + различные эпигенетические механизмы)

ГИПОТЕЗА: Виды поддерживаются отбором и репродуктивно не изолированы.

Модельные объекты

Позвоночные – проблема идентификации видов-двойников, особенно у мелких животных и особенно по музейным экземплярам;

У крупных позвоночных редко сосуществование близких видов на одной территории (слон, бегемот, лев, белый медведь; искл. носорог)

Птицы – трудности в определении симпатрии

Морские рыбы и др. организмы – то же

Пресноводные рыбы

Беспозвоночные

Растения

Сетчатая эволюция - это тип эволюции, когда две или более ранее изолированных филогенетических линий сливаются вместе путем межвидовой гибридизации

ПЕРСОНАЛИИ:

G. Ledyard Stebbins, Jr. (1959). The role of hybridization in evolution. Proc. Am. Phil. Soc. 103:, 231–251.

Egdar Anderson (1948) Hybridization of the habitat. Evolution 2, 1–9 and (1949). Introgressive Hybridization. (New York: John Wiley and Sons).

Verne Grant (1981). Plant Speciation. (New York: Columbia University Press).

Loren Rieseberg (1997) Hybrid origins of plant species. Annu. Rev. Ecol. Syst. 28, 359–389

Michael Lynn Arnold (Univ. of Georgia) – Louisiana irises, книги «Natural Hybridization and Evolution» (1977) «Evolution through gene exchange» (2006)

Е.Г. Бобров – Интрогрессивная гибридизация у хвойных
И.Ю. Коропачинский, Л.И. Милютин Интрогрессивная гибридизация у древесных растений РФ

Сетчатая эволюция

ПЕРСОНАЛИИ:

Nickolas Barton, Geoffrey Hewitt – теория гибридных зон

Richard Harrison – анализ гибридных зон

James Mallet (2006) Hybridization as an invasion of the genome *Trends Ecol Evol* 20 (5) 229-237

Gerald Smith (Univ. Michigan, Ann Arbor) - Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates (1992)

Louis Bernatchez (Univ. Laval, Quebec)– серия работ по эволюции и интрогрессии СИГОВЫХ

Л. С. Берг Труды по теории эволюции

Л.Я. Боркин, И.С. Даревский - Сетчатое видообразование у ящериц
Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных//Журн. общей биол.
1980.Т. 41. № 4

В.П. Васильев, Е.Д. Васильева – Диплоидно-полиплоидные комплексы у щиповок *Cobitis*. Новый диплоидно-полиплоидный комплекс у рыб//Доклады АН СССР. 1982. Т. 266. № 1; Первое свидетельство в пользу основной гипотезы сетчатого видообразования у позвоночных//Доклады АН СССР. 1983. Т. 271. № 4

Генетические и эволюционные основы:

Ч. Дарвин:

Видообразование – дивергентный процесс, гибриды, если образуются (редко), являются неприспособленными

Механизмы изоляции:

Физическая (пространственно-временная, экологическая), несовместимость, нежизнеспособность и инфертильность гибридов)

С генетической точки зрения:

Гибриды нестабильны

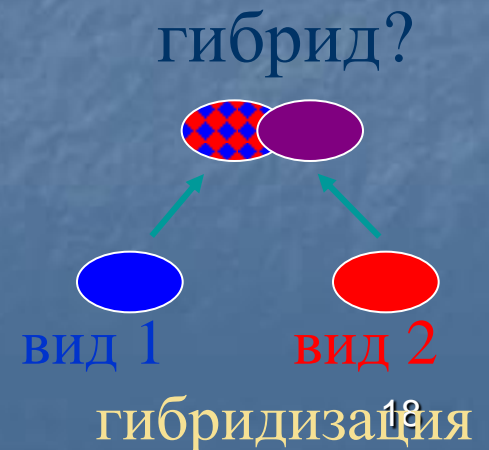
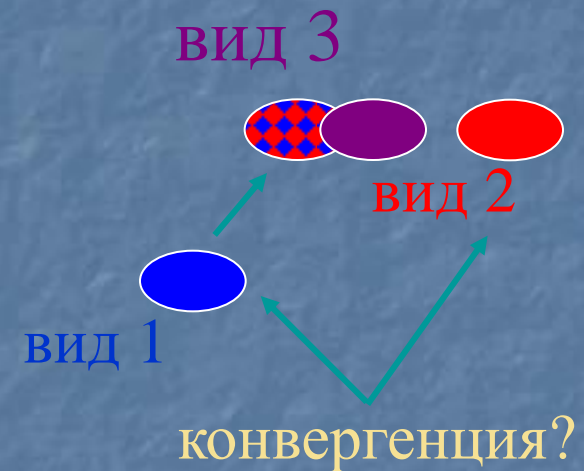
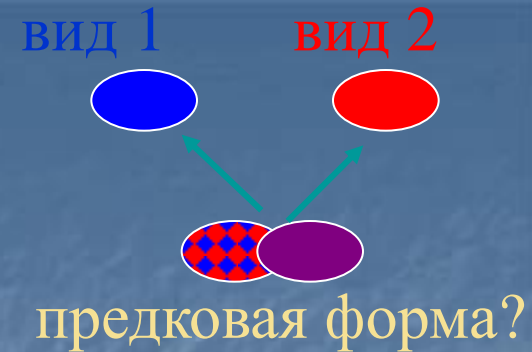
“Genomes clashes (сталкиваются, ударяются, дисгармонируют) in hybrids” Landry et al., 2007

Как гибриды могут быть стабилизированы? -> Путь к сетчатой эволюции

Генетические и эволюционные ОСНОВЫ:

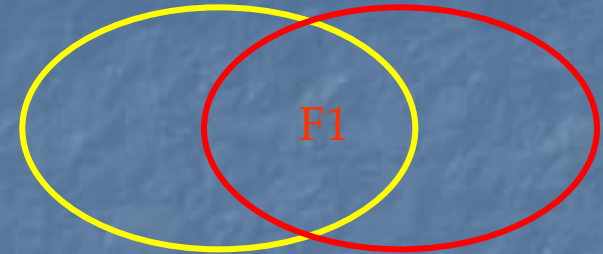
Взгляд морфолога на гибридизацию

- Гибриды редко регистрируются палеонтологами и едва ли могут быть идентифицированы на основании морфологии
- Фенотипически промежуточные и химерные индивидуумы рассматриваются как предковые формы или результат конвергенции
- Дивергентная эволюция это основной или единственно возможный механизм эволюции
- => Доказательства интрогрессии и гибридогенного видообразования недостаточны

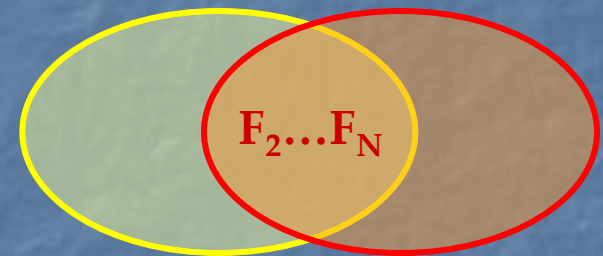


Типы гибридизации (в эволюционном контексте):

- «Тупик» (только F_1)



- «Изоляция» от родительских видов ($F_2, F_3...$)

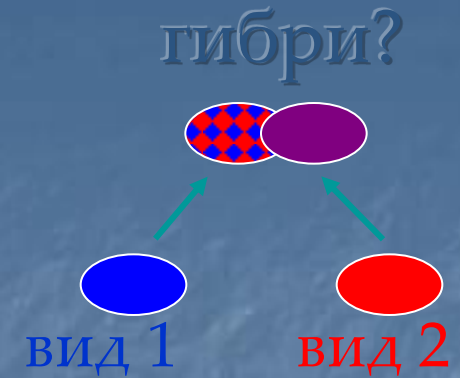


- Интрогрессивная гибридизация



почему трудно идентифицировать гибридов?

- Непрерывная изменчивость (индексы гибридности, многомерные методы)
- Селективность признаков



Генетический подход:

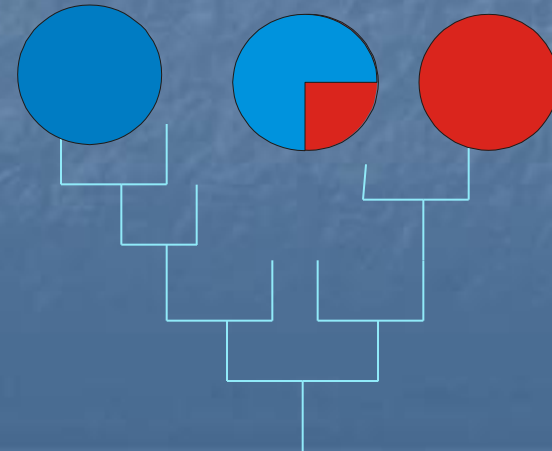
> Дискретные молекулярные признаки

Диплоидный организм

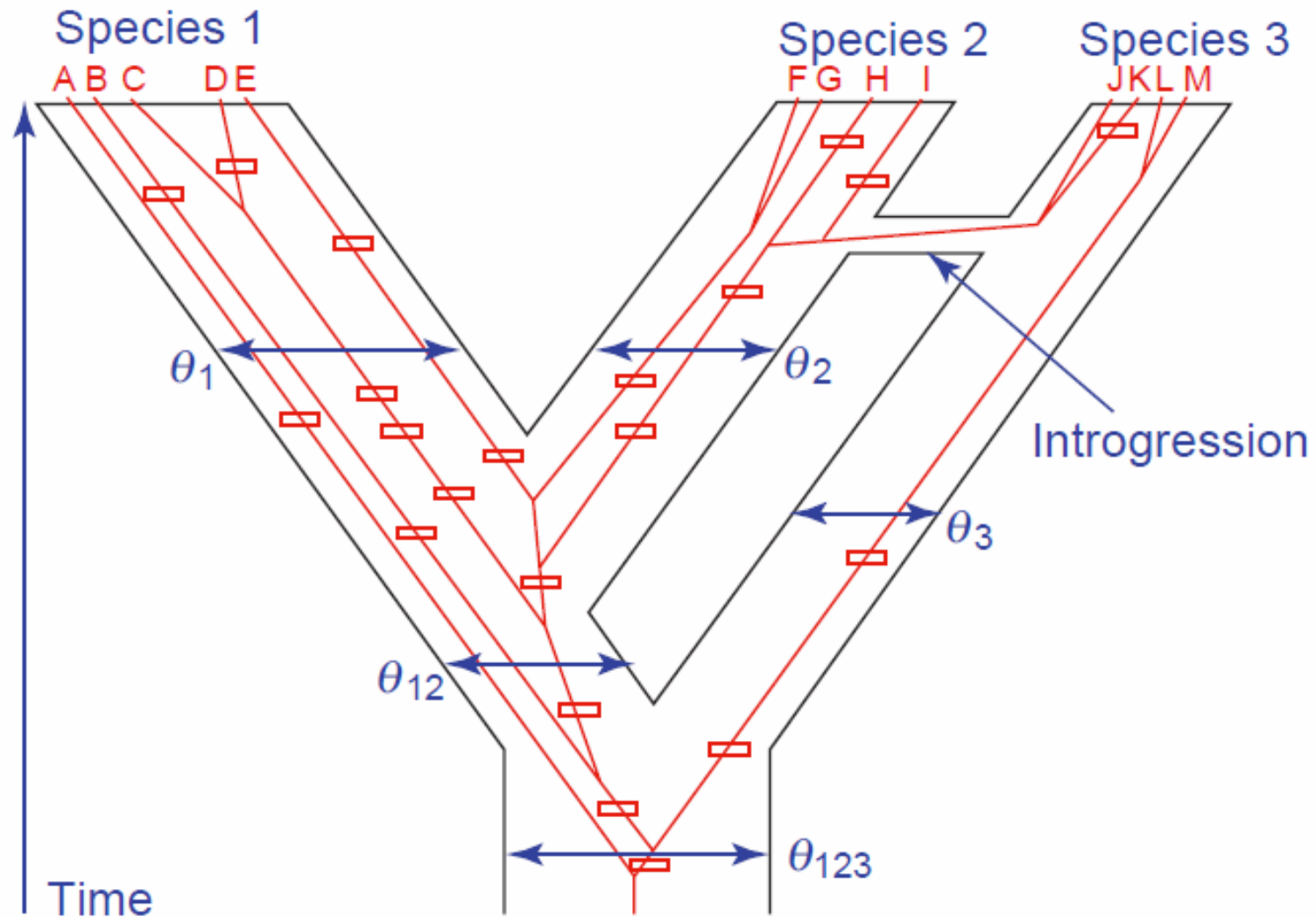
Кодоминантный ядерный маркер (гетерозиготы по данным аллелям никогда не образуются в пределах вида)



Нерекомбинирующий маркер (смесь 2+ сильно дивергировавших гаплогрупп)



Сетчатая эволюция - ЭТО ТИП ЭВОЛЮЦИИ, КОГДА ДВЕ ИЛИ БОЛЕЕ РАННЕ ИЗОЛИРОВАННЫХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ЛИНИЙ СЛИВАЮТСЯ ВМЕСТЕ ПУТЕМ МЕЖВИДОВОЙ ГИБРИДИЗАЦИИ





С.С. Четвериков

«Популяция впитывает геновариации (изменчивость) как губка».

«Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным» (1926).

Не только мутации, но и аллели близких видов, с которыми данный вид может скрещиваться. Не медленная эволюция путем повышения частоты редких вариантов генов, возникших *de novo*, а донорство одними видами части своего генома другим через интрогрессию сразу на высоких частотах. особенно на краях ареалов.

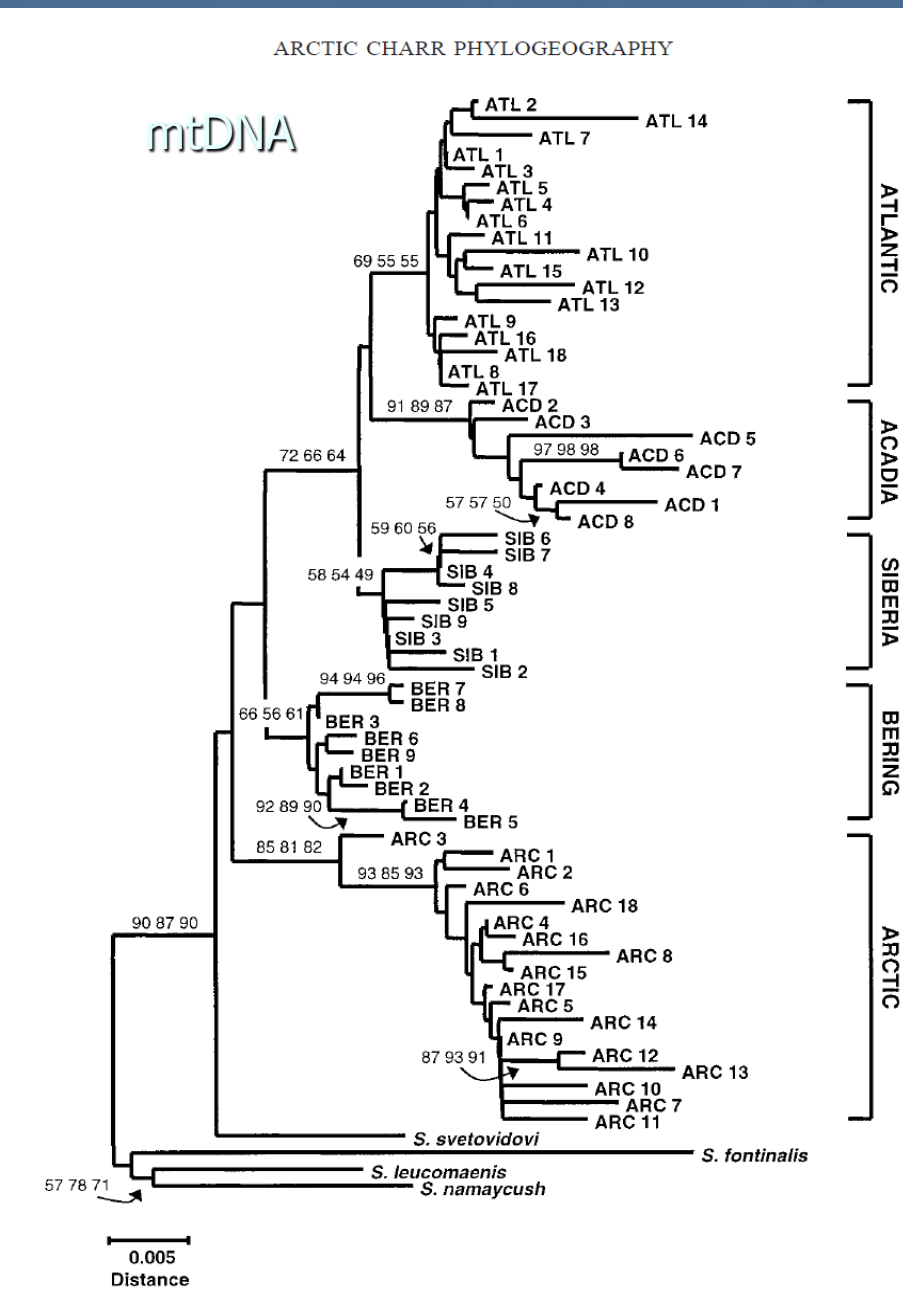
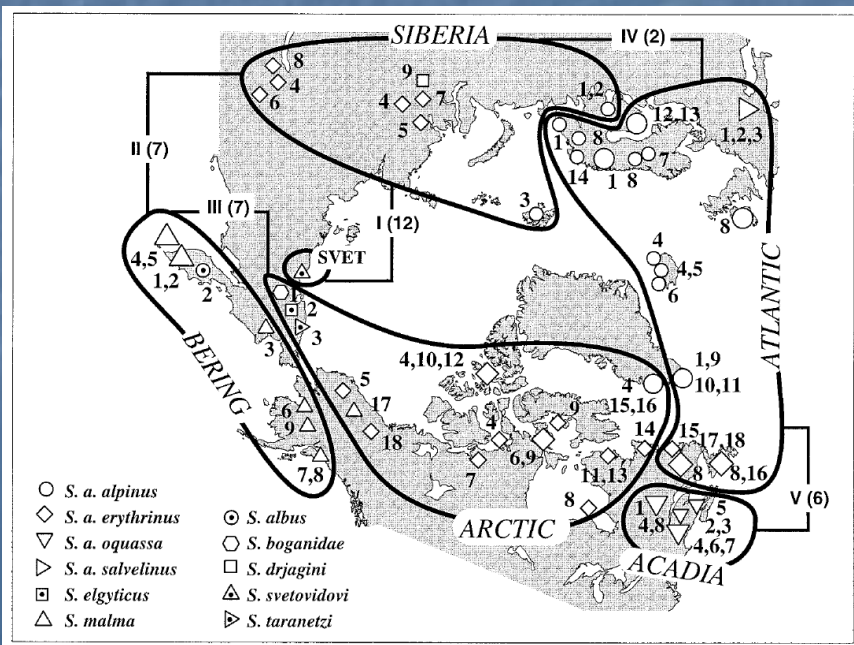
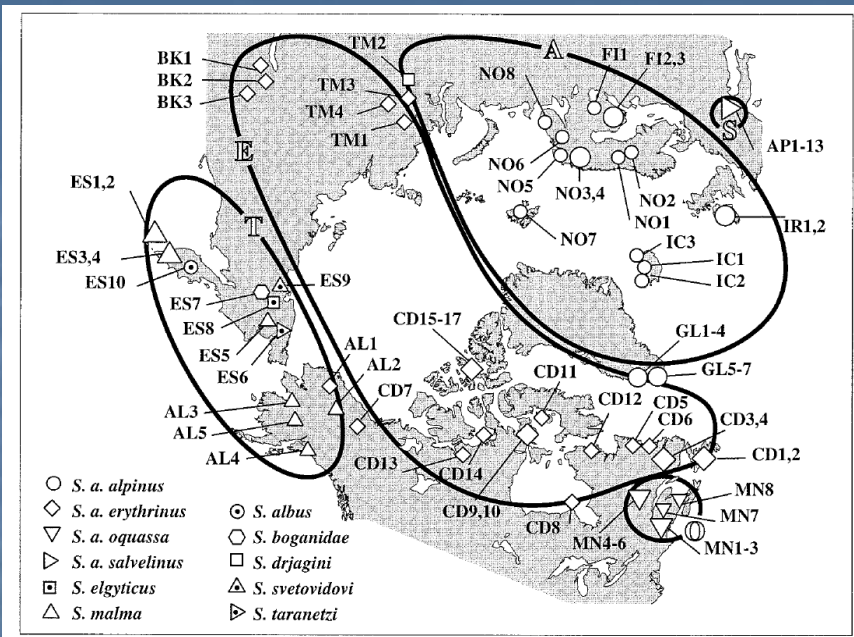
«В природных популяциях преобладает панмиксия»

Из этого следует, что для поддержания видовой или «расовой» самостоятельности при симпатрии необходимо либо существование репродуктивной изоляции, либо действие довольно жесткого отбора. Во многих группах репродуктивной изоляции нет, значит...

ОТБОР!

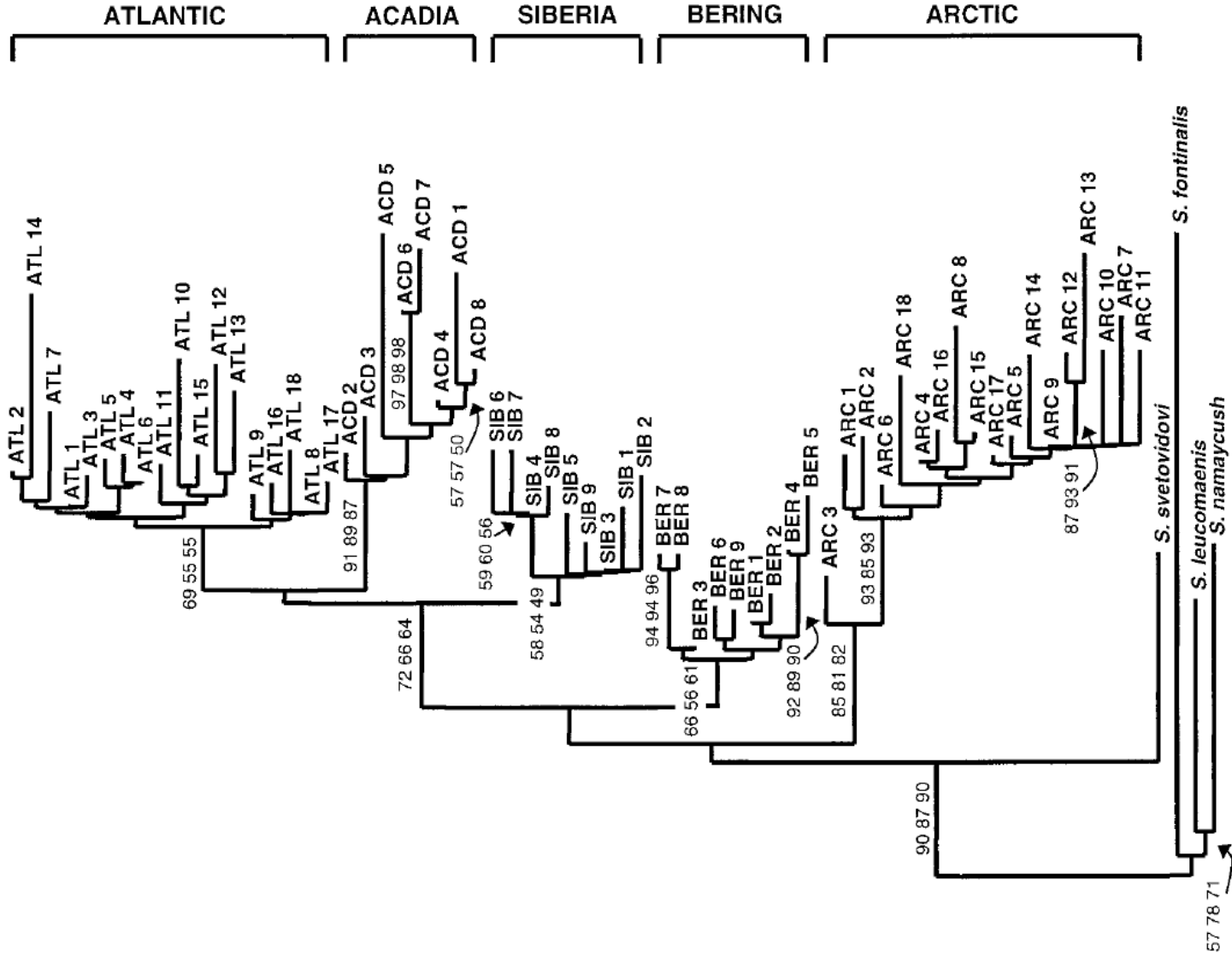
Аллопатрическое видообразование у рыб

Пример аллопатрического видообразования - Brunner et al., 2001 Evolution



МГМ как инструмент оценки времени и степени изоляции через уровень дивергенции (относительный)

ARCTIC CHARR PHYLOGEOGRAPHY



Coregonus clupeaformis – мтДНК филогения/филогеография

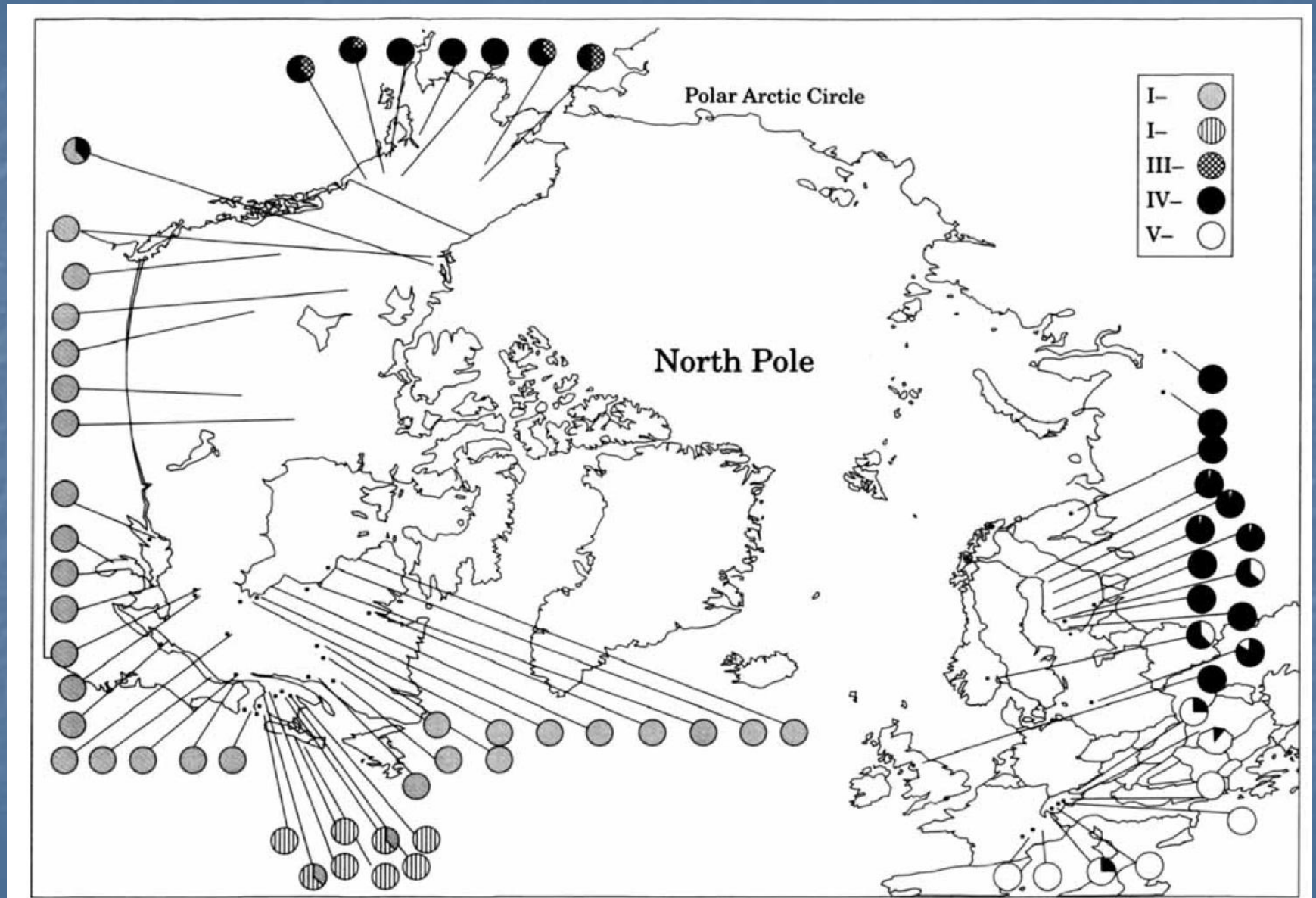


Figure 2. Geographic distribution of the five major phylogenetic groups. (Figs 1 & 2 modified from Bernatchez & Dodson, 1994.)

Симпатрическое видообразование у рыб

Рыбы и их среда обитания как модельные объекты для СВ

Вода: градиенты среды: соленость, температура, освещенность, pH, концентрация кислорода, давление, доступность и обилие различных пищевых объектов;

Преобладает *r*-стратегия (высокая плодовитость и нет заботы о потомстве) – материал для естественного отбора

Большое число близких видов в различных таксонах, обитающих совместно

У анадромных (проходных с нерестом в реках) рыб есть ***аллохрония*** – нерест в различных сезоны в одних и тех же водоемах.

Среда гетерогенна и популяция гетерогенна, есть материал для отбора – поле для симпатрического видообразования

Гибридизация - предпосылки (почему гибридизация обычна у рыб)

Наружное оплодотворение

Неразвитые механизмы этологической изоляции

Нередка ситуация с неравной встречаемостью родительских видов

Часто - симпатрия близкородственных форм (из-за сходной экологии размножения делят нерестилища)

Все эти особенности варьируют от таксона к таксону и зависят от местных условий, но они весьма распространены у рыб

Гибридизация - предпосылки

(почему гибридизация обычна у рыб)

Пресноводные рыбы бореальной и субарктической зоны – много близкородственных форм как следствие трансформации среды и водной сети в плейстоцене и голоцене

+ антропогенные изменения среды (водной сети - каналы, эвтрофикация, загрязнения, интродукции, инвазии и т.д.)

Морские рыбы – реже, среда более стабильна, но – Панамский и Суэцкий каналы.

История

Hubbs – обзор по С. Америке (1955) Hybridization between fish species in nature. *Syst Zool* 4:1–20

Schwartz F. J. (1981) World literature to fish hybrids, with an analysis by family, species, and hybrid: Supplement 1. NOAA Technical Report NMFS SSRF–750, U.S. Dept. of Commerce. 507 pp.
3759 упоминаний гибридизации у рыб

Syst. Zool. 41(1):41–57, 1992

INTROGRESSION IN FISHES: SIGNIFICANCE FOR PALEONTOLOGY, CLADISTICS, AND EVOLUTIONARY RATES

GERALD R. SMITH

*Museum of Paleontology and Museum of Zoology, University of Michigan,
Ann Arbor, Michigan 48109, USA*

Сейчас – ежемесячно описываются новые случаи гибридизации, интрогрессии и сетчатой эволюции у рыб



Carl Leavitt Hubbs

Таксономический уровень (различия гибридирующих родительских видов)

- Виды рыб разных отрядов и семейств – мифы (широкораспространенные в период, напр., мичуринской биологии)
- Виды рыб разных родов – редко (плотва *Rutilus rutilus* – лещ *Abramis brama*)
- Виды рыб одного рода, сильно дивергировавшие эволюционные линии – относительно часто
- Близкие внутривидовые таксоны (подвиды, расы) и популяции одного вида – границу провести трудно – часто
- Особенно часто - у полиплоидных видов (у которых произошла дупликация всего генома – преодоление нарушений мейоза).
- Особенно часто – у групп, у которых есть гиногенез (Poeciliidae, Cyprinidae etc.).

Пресноводные рыбы как модельные объекты для СВ

**Рыбы тропиков,
в т.ч. древних озер**

vs.

**Рыбы бореально-
арктической зоны**

Стабильность среды,
узкие ниши

Нестабильность среды,
широкие ниши

Древность экосистем

Плейстоцен-голоцен

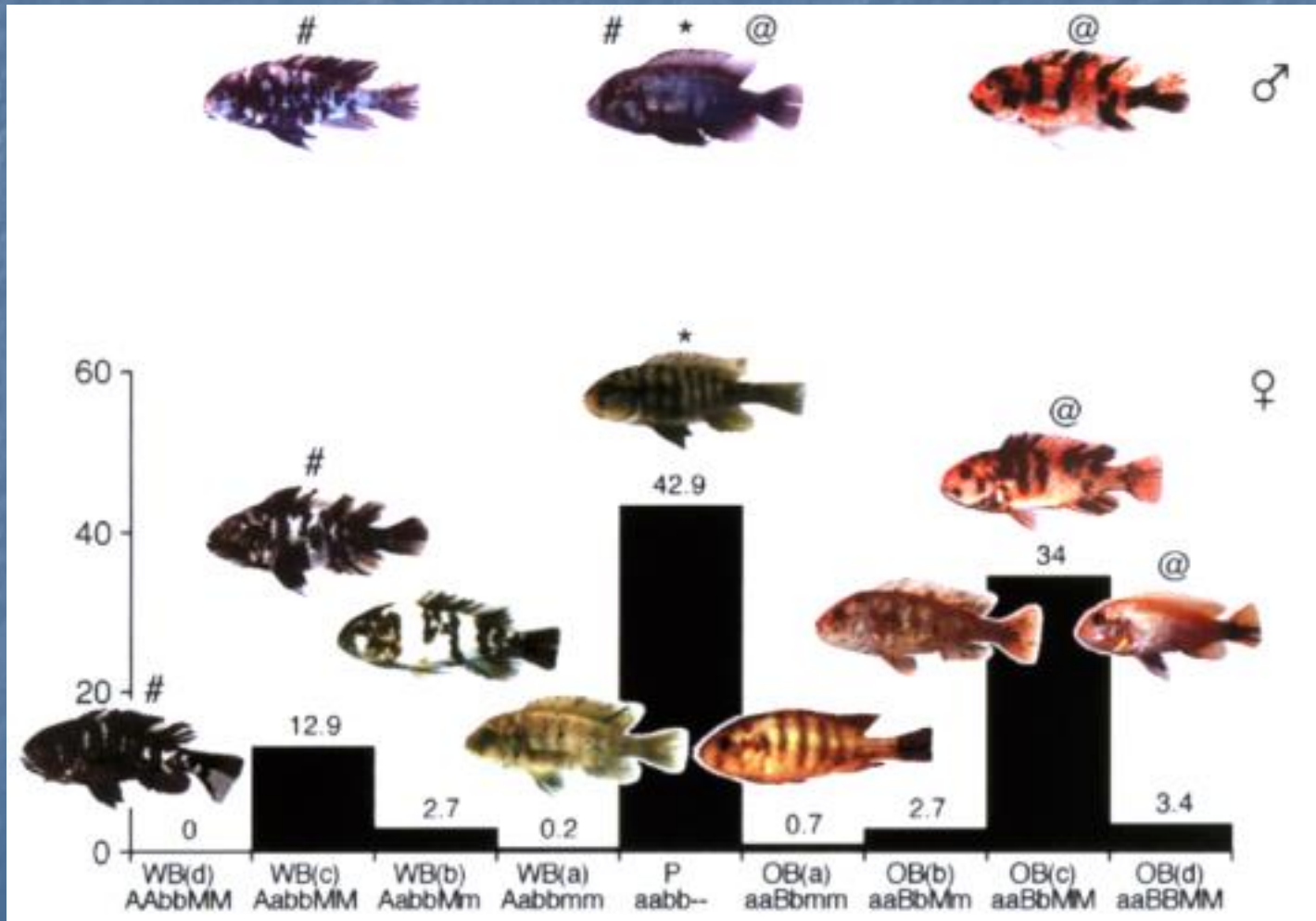
Букеты специализированных
видов

«Динамическое равновесие»
частично изолированных форм,
адаптивные пики

Окраска очень важна!

Окраска не так важна!

Seehausen et al 1999 Ecology Letters Color polymorphism & sex ratio distortion in a cichlid fish as an incipient stage in sympatric speciation by sexual selection



Три стадии адаптивной радиации у цихлид (Danley, Kosher, 2001; Kosher, 2004)

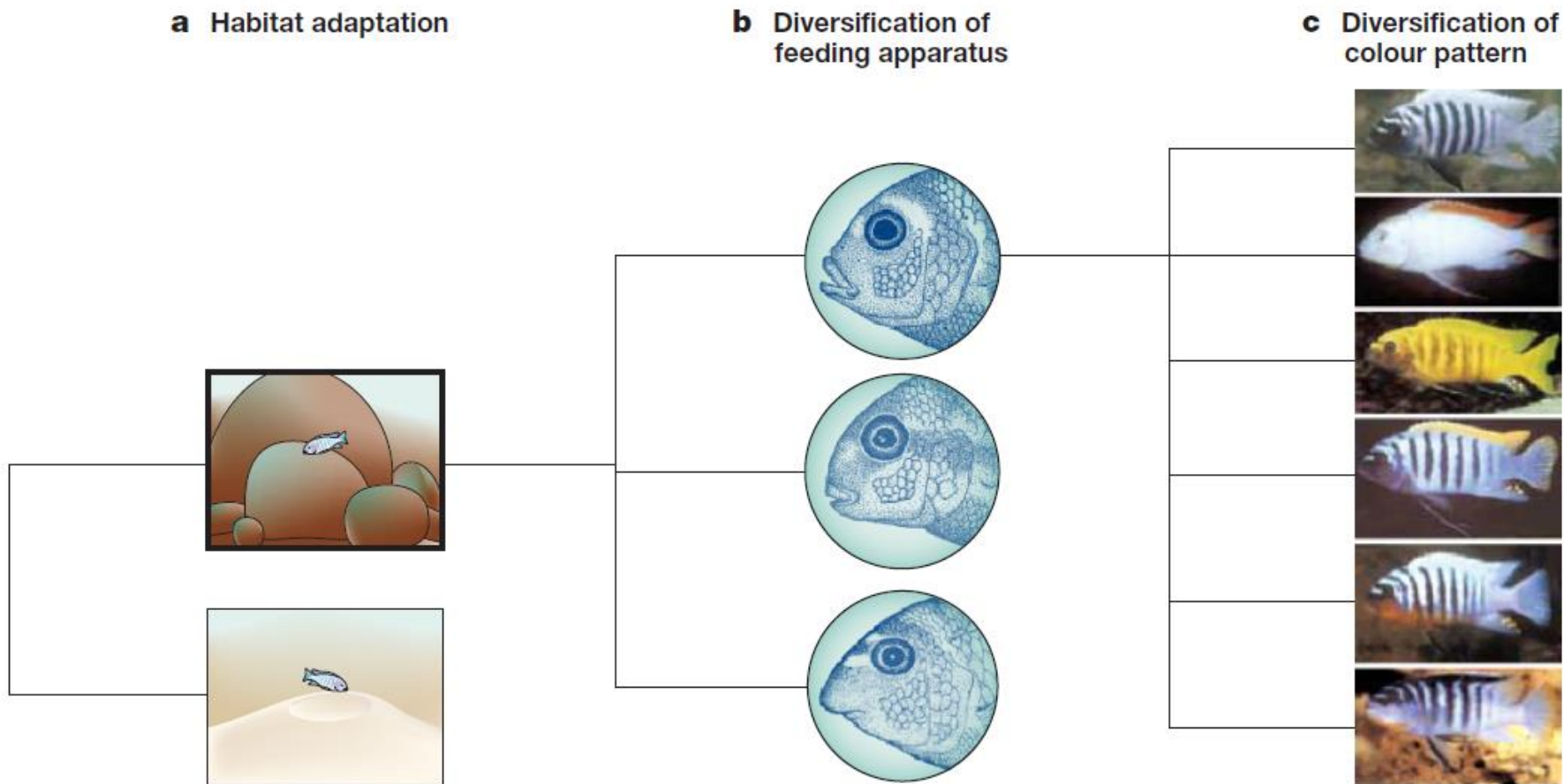
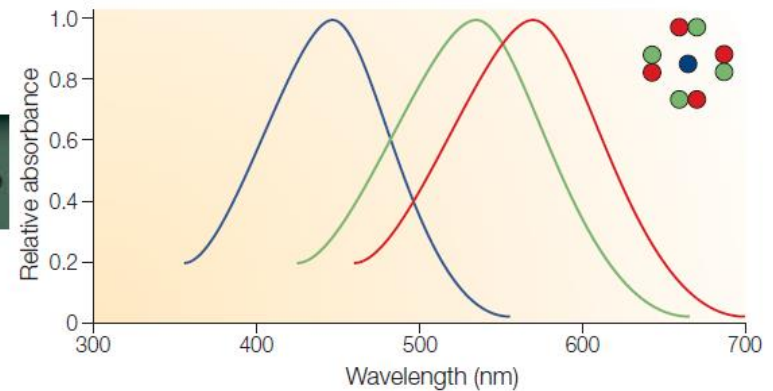
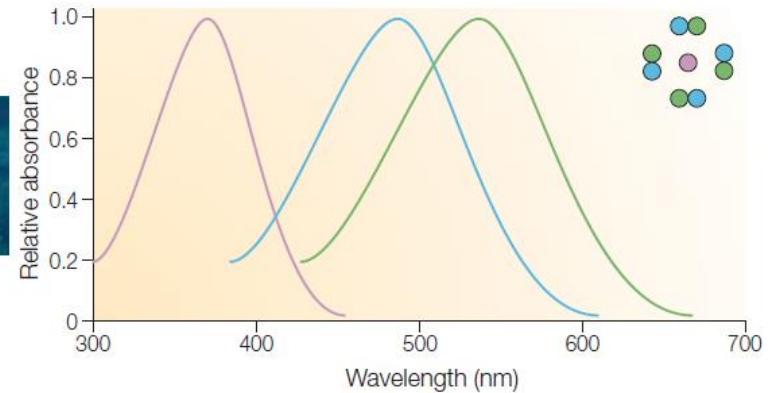


Figure 1 | **Three-stage radiation of cichlids in Lake Malawi.** **a** | The first stage of cichlid radiation involves adaptation to distinct rocky and sandy habitats in the lake. **b** | The second stage is a radiation of trophic morphologies within each habitat, which is represented by the jaws of *Metriaclima*, *Tropheops* and *Labeotropheus* (top to bottom, respectively). **c** | The third stage is a diversification of male colour patterns within each lineage, which is represented here by species of the genus *Metriaclima*. Modified from REF. 11 © (2001) Blackwell Scientific.

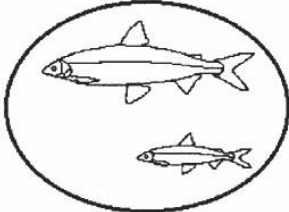
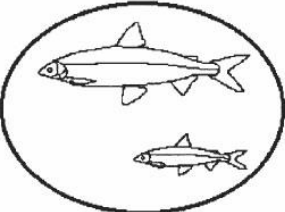
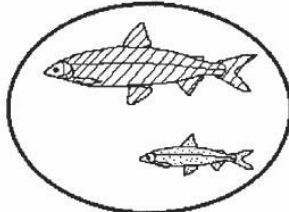
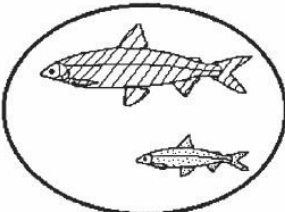
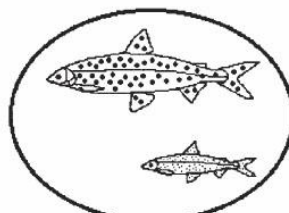
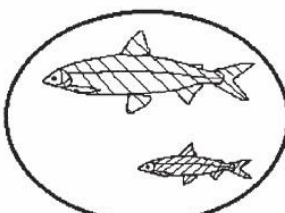
Эволюционная геномика цихлид (на микрочипах)

- Форма челюстей
- Форма зубов
- Окраска
- Чувствительность зрения (опсины)



Проблема симпатрических форм

- Общий генный пул
- Множественные вселения
- Букет видов

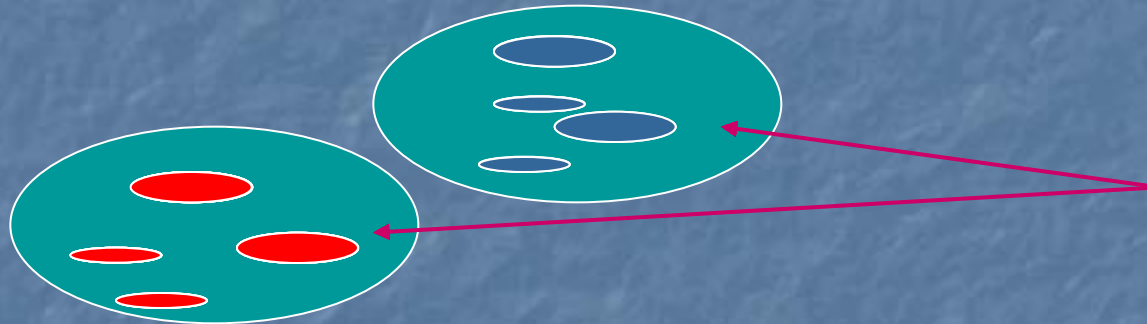
PATTERN	PROCESS	
		Ecophenotypes
		Multiple Invasions
		Species Flocks

МГМ как инструмент оценки времени и степени изоляции через уровень дивергенции (относительный)

1 Общий генный пул

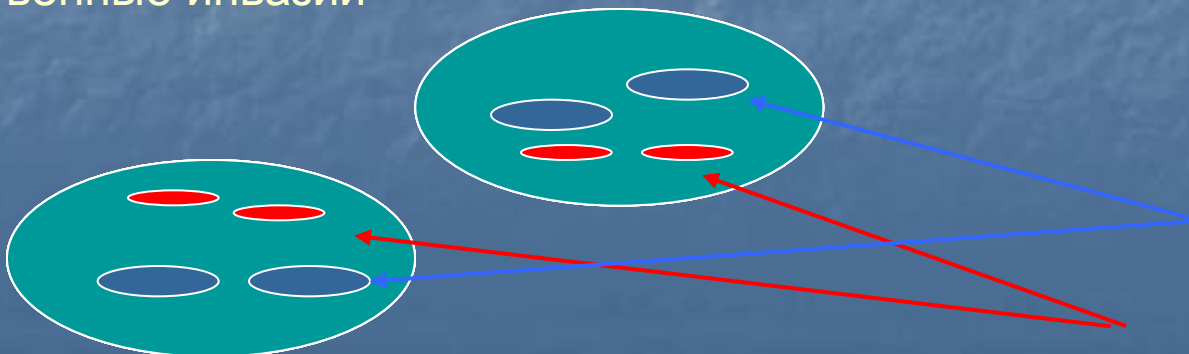


2 Букеты видов симпатрического происхождения

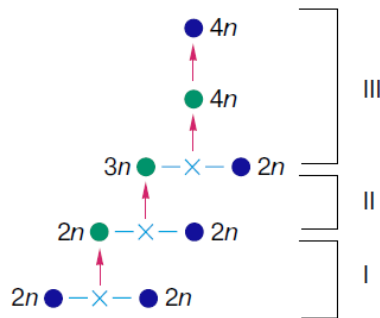


МГМ
=ДНК, аллозимы

3 Множественные инвазии



Щиповки, *Cobitis* spp. – гибридогенное видообразование (симпатрическое) путем полиплоидизации



$$2n + 3n + 4n$$

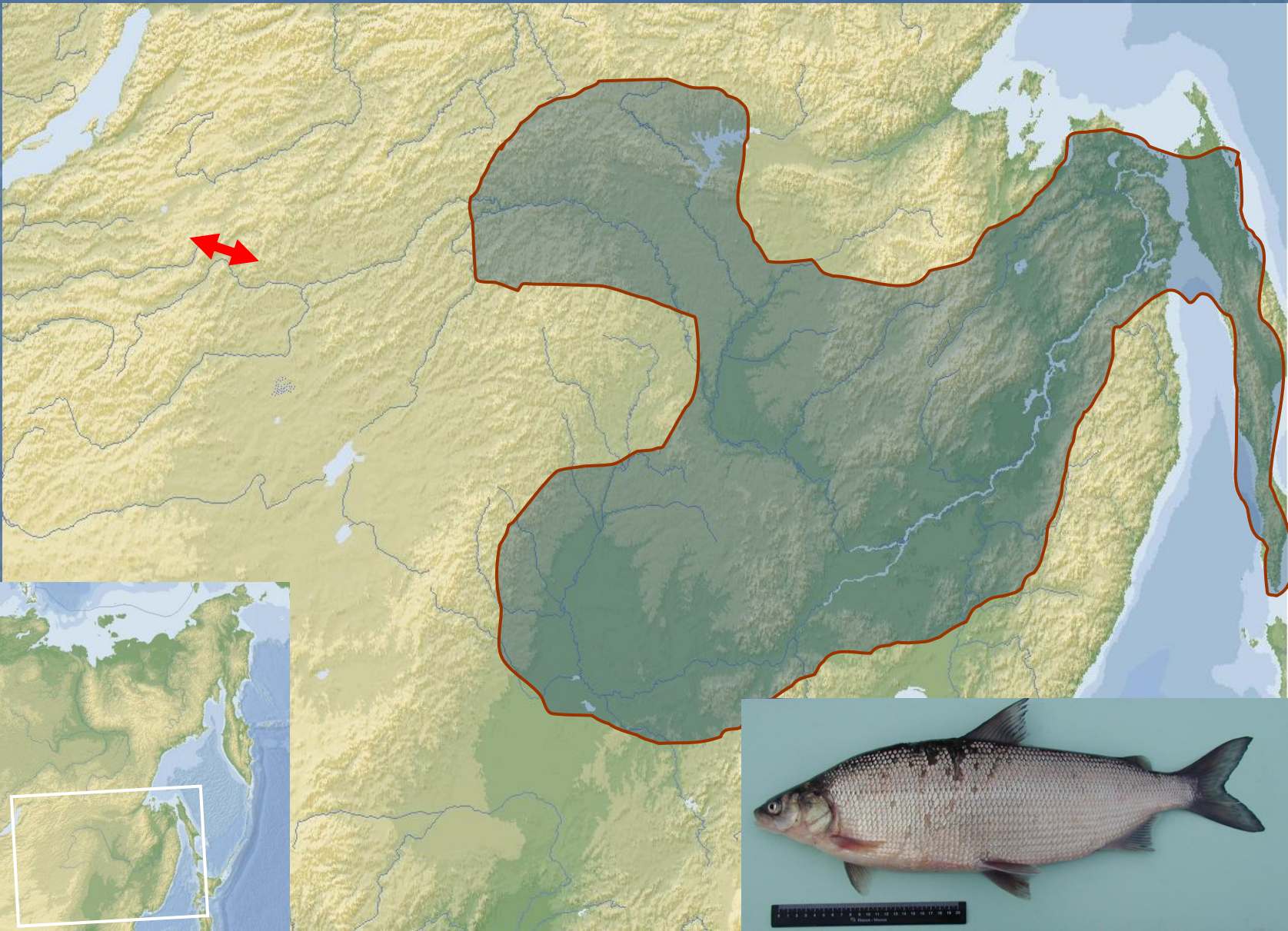
Рис. 4. Схема гибридогенного (сетчатого) видообразования (до стадии аллотетраплоидии) у позвоночных (по [6]): I–III – этапы последовательной гибридизации, приводящие к повышению степени пloidности гибридной формы. Фиолетовые кружки – бисексуальные виды, зеленые кружки – однополые гибридные виды

Проблема симпатрических форм у сига

- Крупные и карликовые сиги Европы и С. Америки
- Много- и малотычинковые сиги Европы
- Пыжьян и муксун Сибири
- Сиг-востряк и сиг-горбун (пыжьян) Анадыря и Пенжины
- Амурский сиг *C. ussuriensis* и сиг-хадары *C. chadary* Амура
- Телецкий сиг и сижок Правдина
- Сиги и ряпушка Баунтовских озер
- Омуль и сиги оз. Байкал
- *C. artedii* complex Великих озер С. Америки
- Мелкая ряпушка *C. albula* и килец (Онежское оз.) и рипус (Ладожское оз.)

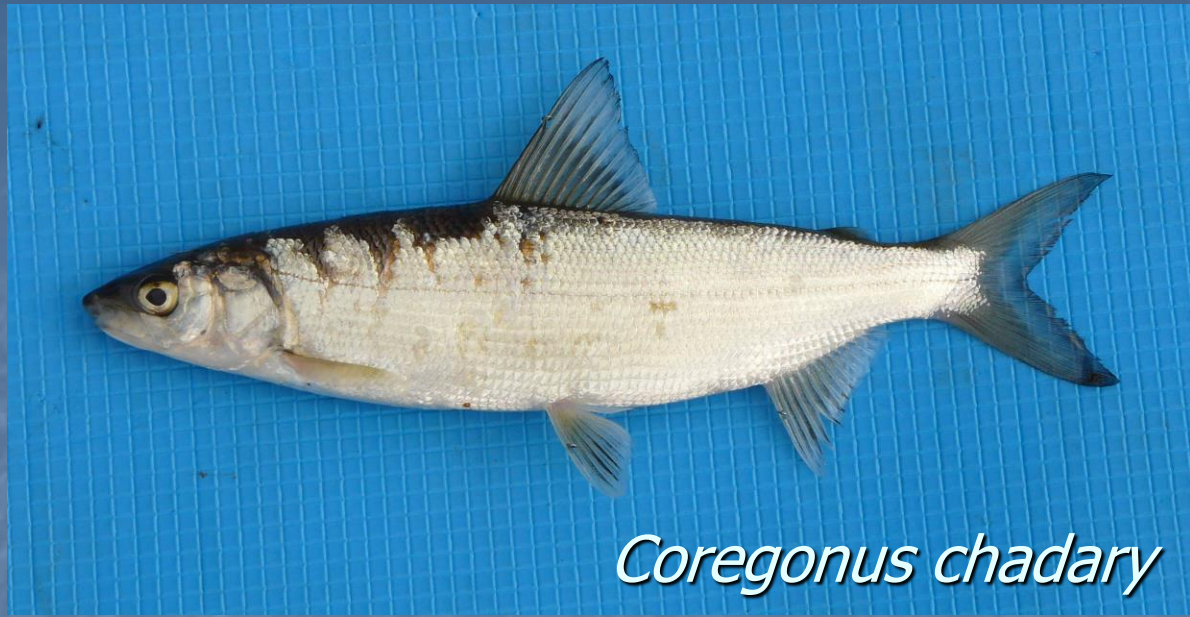


Coregonus ussuriensis range



lower mouth
high and narrow rostral
plate
maxilla just reaches eye edge
sp.br. 20-25 (23-24)
l.l. 87-91

р. Амьр



Coregonus chadary

terminal or sub-
terminal mouth
teeth on vomer
maxilla long beyond
the frontal eye edge
sp.br. 26-31 (28-30)
l.l. 79-82



Coregonus ussuriensis

Diet

Coregonus chadary

benthopagous and predatory

(in Onon:

chironomids, mayflies, fish

in lower Amur:

chironomids, amphipods,
stoneflies, fish, Mysidae)



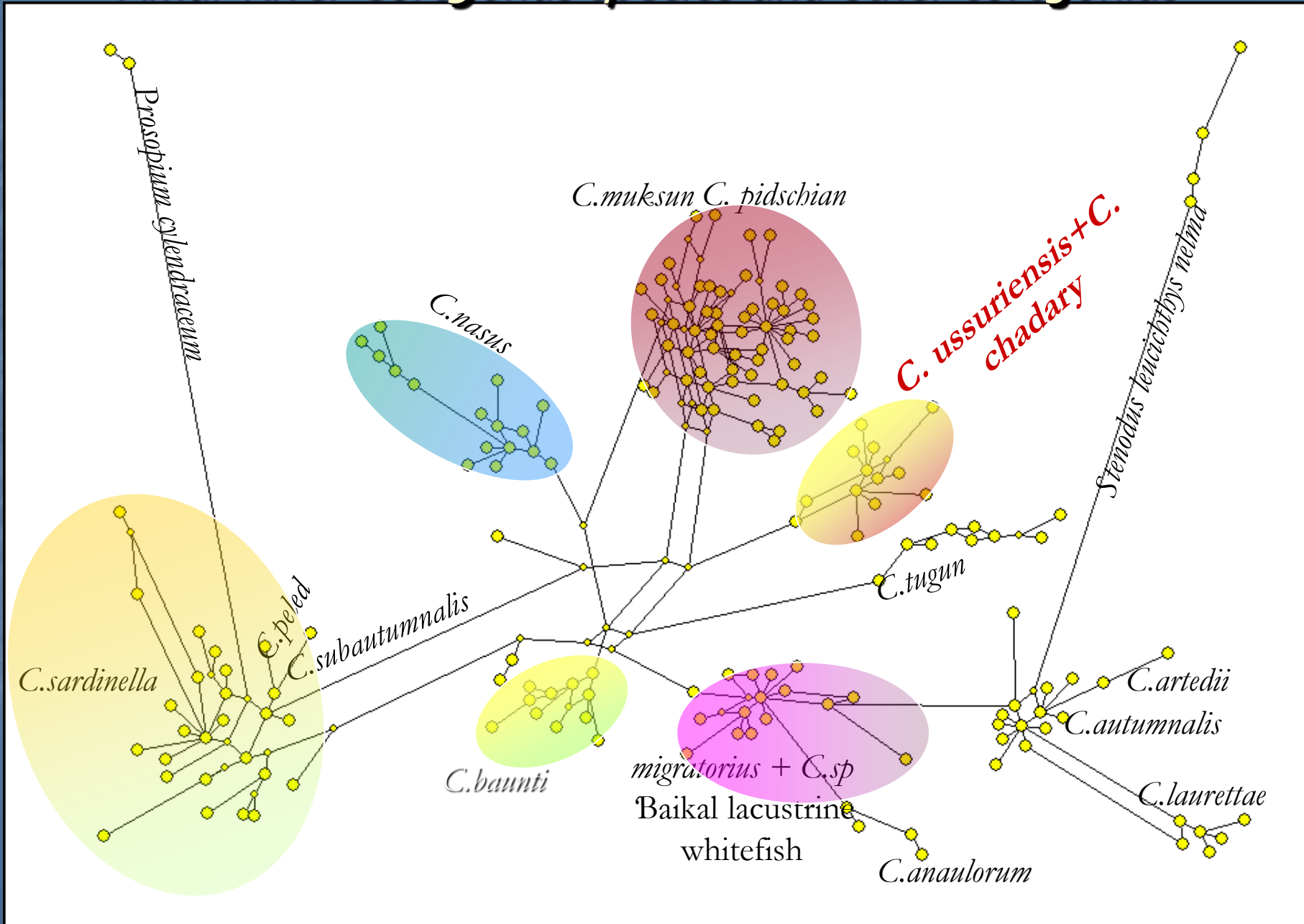
Coregonus ussuriensis

predatory

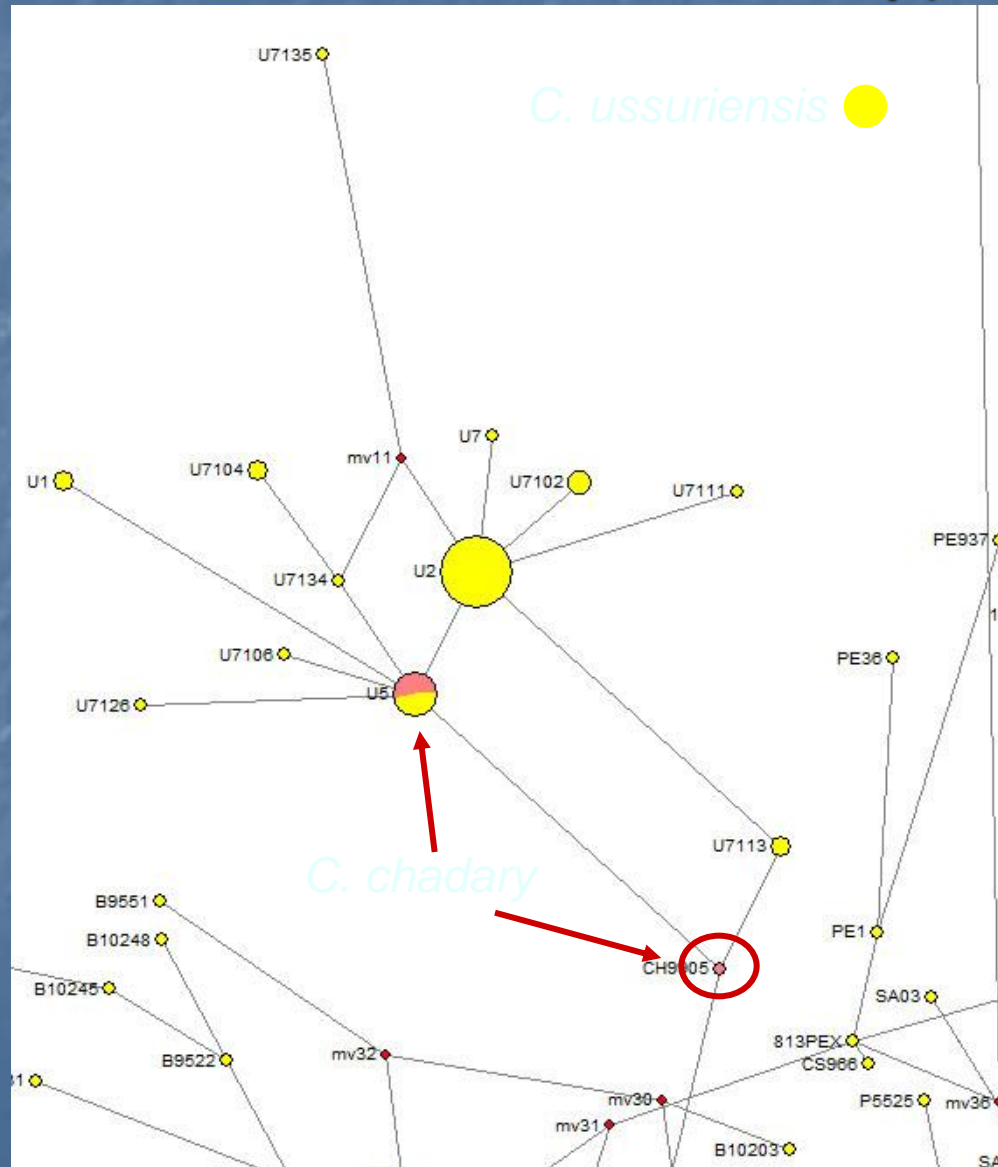
fish (cyprinids,
cobitids, lampreys,
+large insects)



Minimum Spanning Network among mt (ND-1) haplotypes of Amur River *Coregonus* species and other coregonids

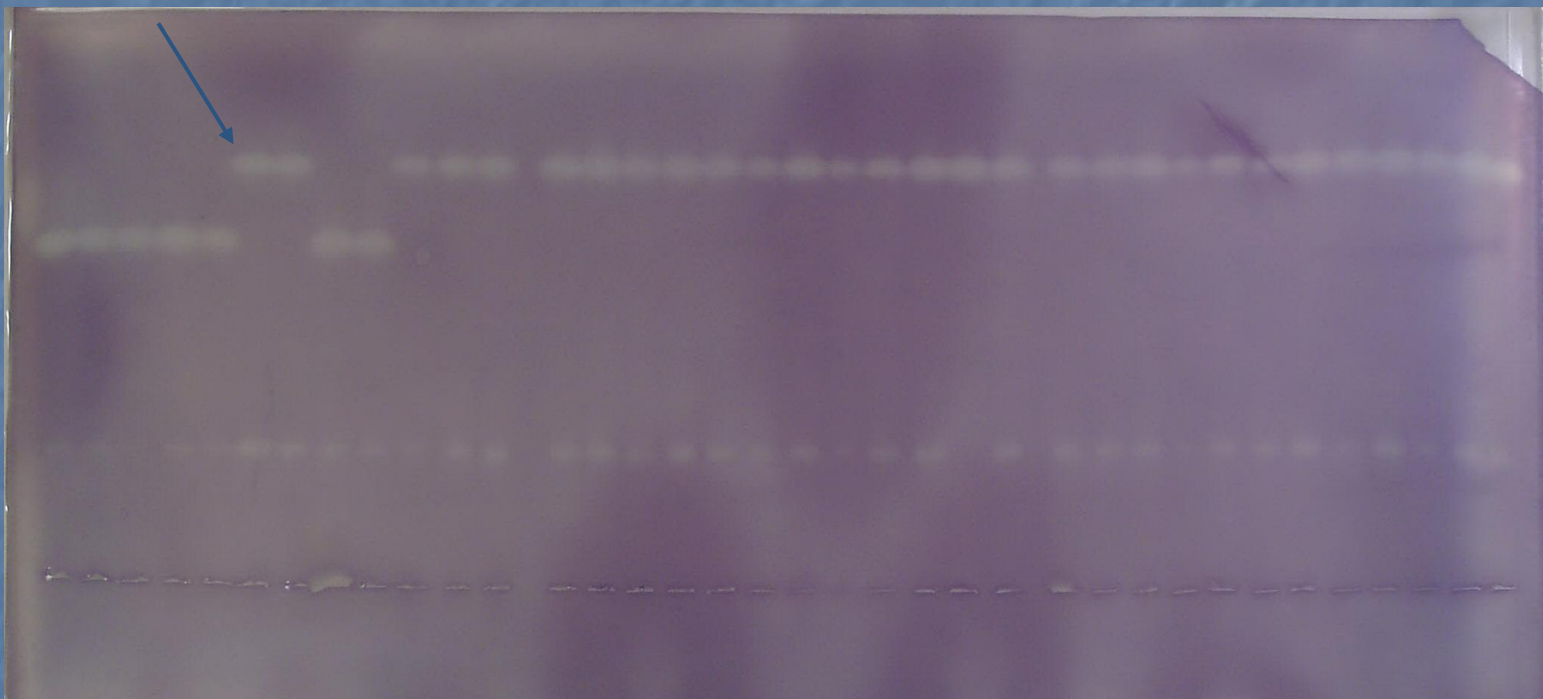


MSNetwork for mt haplotypes *C. ussuriensis* & *C. chadary*

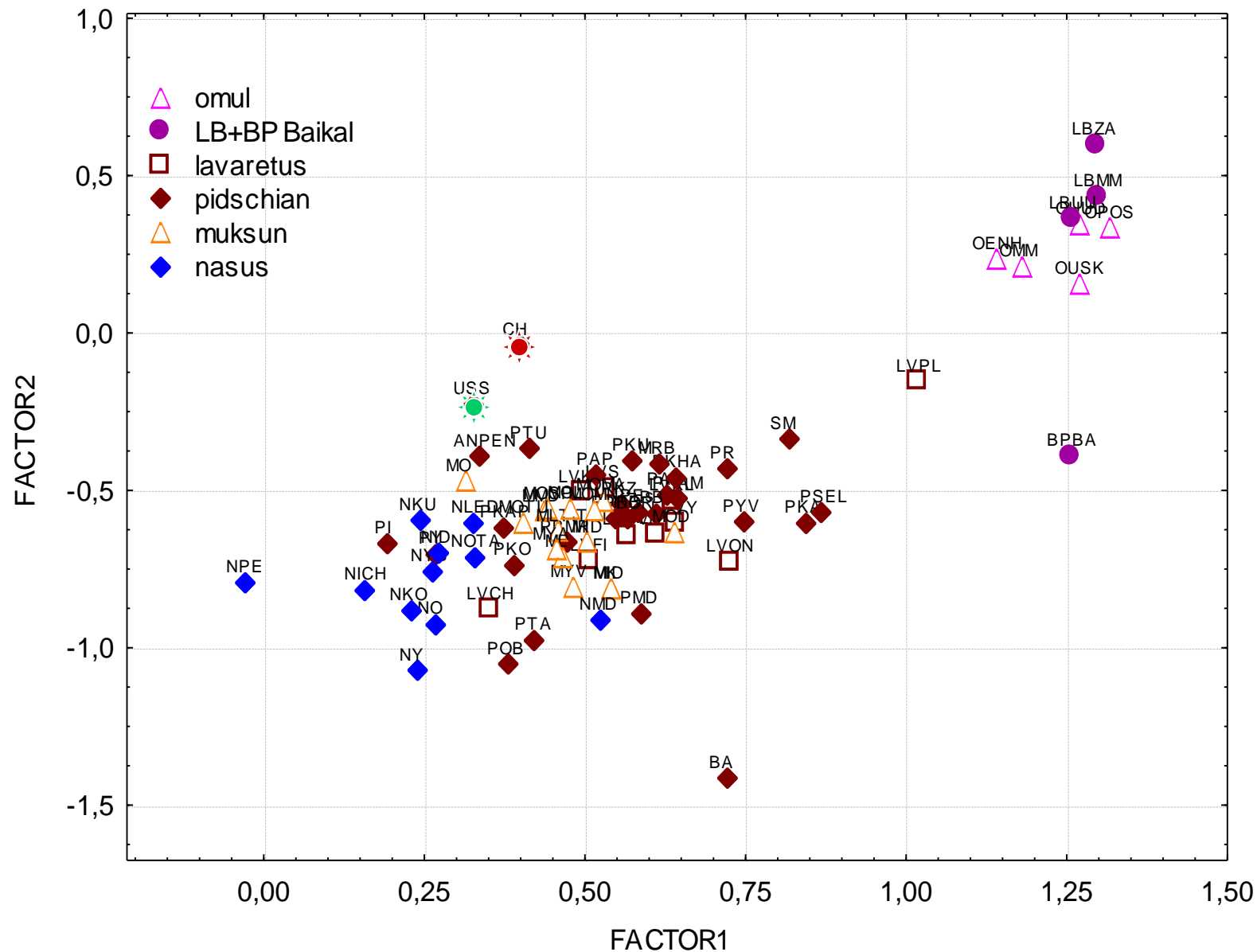


Варианты SOD у сигагов басс. Амура

SOD-2*4



Ordination of scores for principal components I and II from the analysis of isozyme data



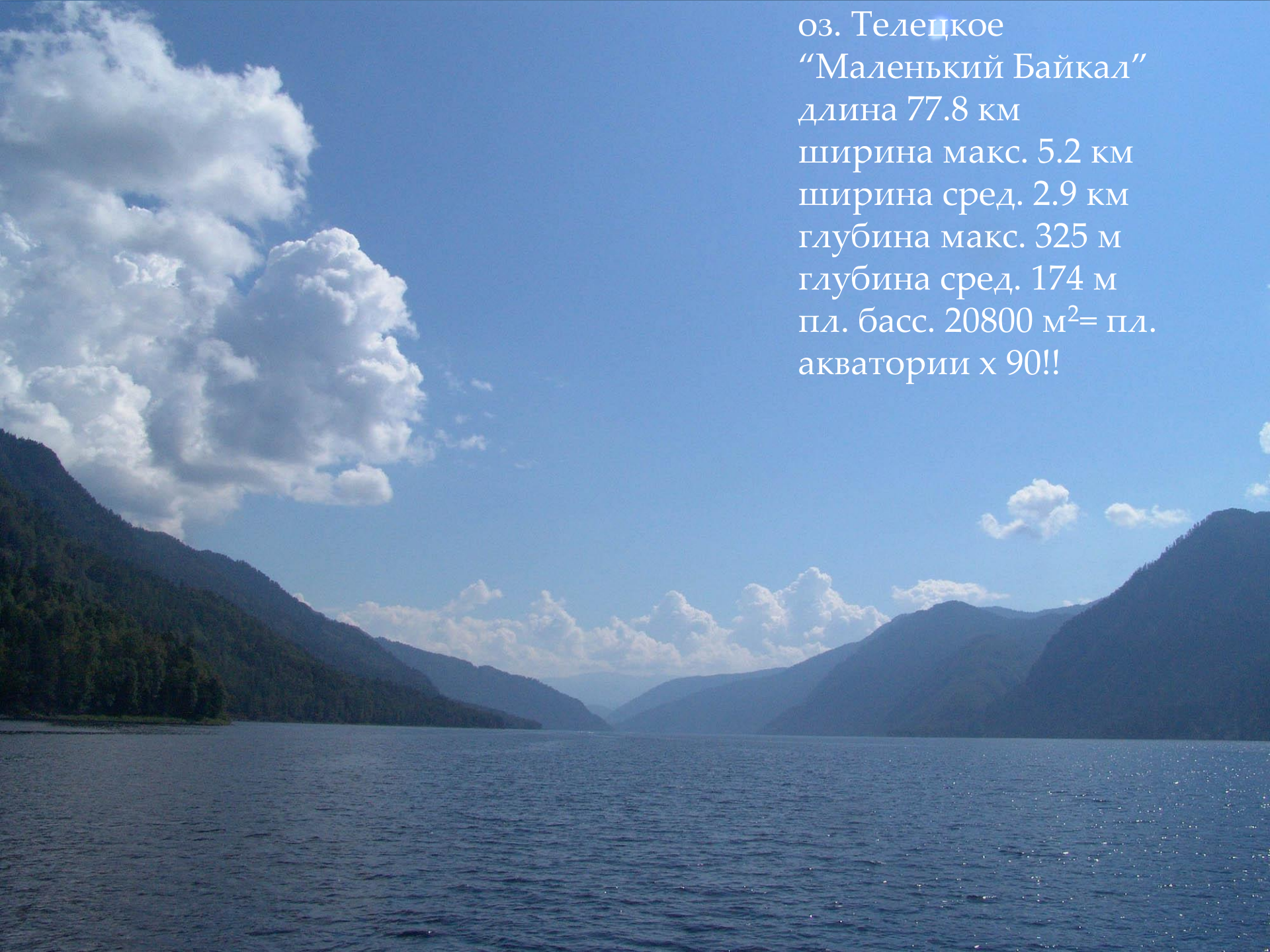
Оз. Телецкое

Алтай,
436 м н.у.м.
р. Бия => р. Обь

гл. приток р.
Чулышман

басс. не был покрыт
псл. оледенением



A wide-angle landscape photograph of Lake Tselcokoe. The foreground is filled with the dark blue, rippling water of the lake. In the middle ground, dark, forested mountains rise on both sides, meeting at a valley in the distance. The sky is a clear, vibrant blue, dotted with large, fluffy white cumulus clouds. The overall scene is bright and scenic.

оз. Телецкое
“Маленький Байкал”
длина 77.8 км
ширина макс. 5.2 км
ширина сред. 2.9 км
глубина макс. 325 м
глубина сред. 174 м
пл. басс. 20800 м²= пл.
акватории x 90!!

Сиги оз. Телецкое



Телецкий сиг *Coregonus smitti*



Сижок Правдина *Coregonus pravdinellus*

Телецкий сиг
C. smitti



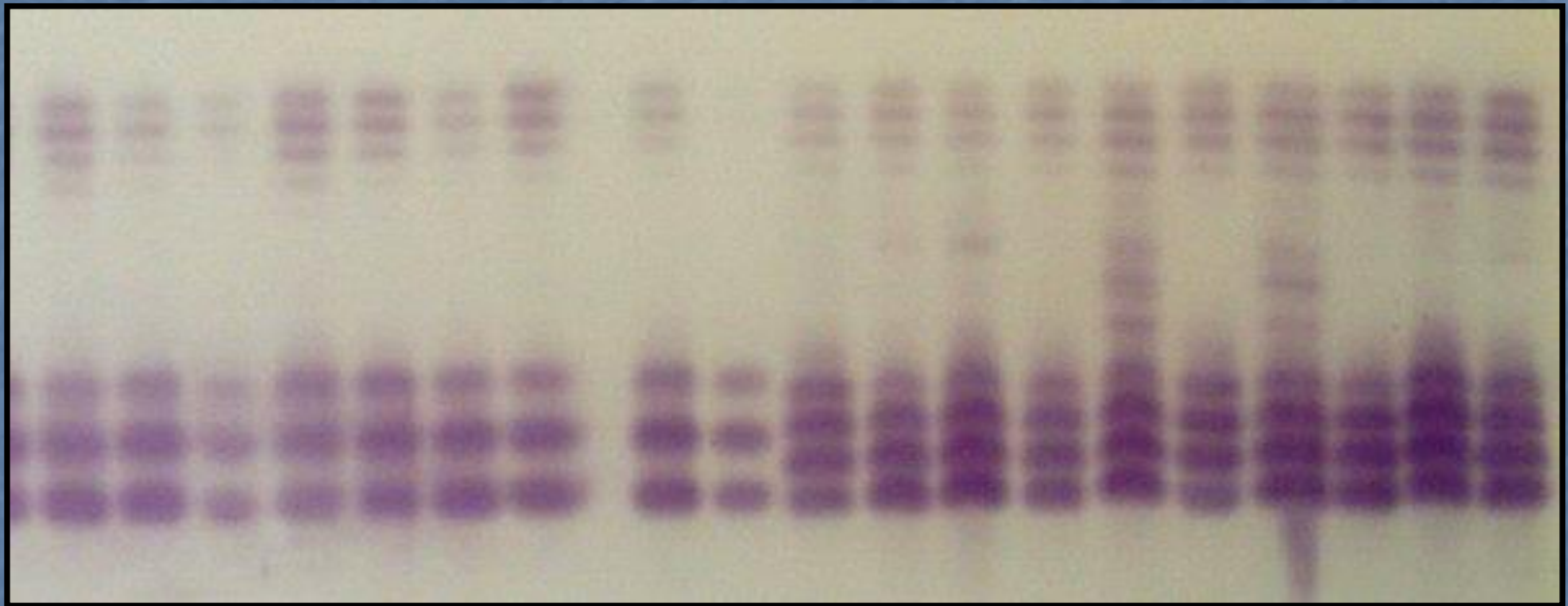
194 (177-213)
26(23-29)
37.4 (35.7-38.4)
25.0
эврифаг

Сижок Правдина
C. pravdinellus



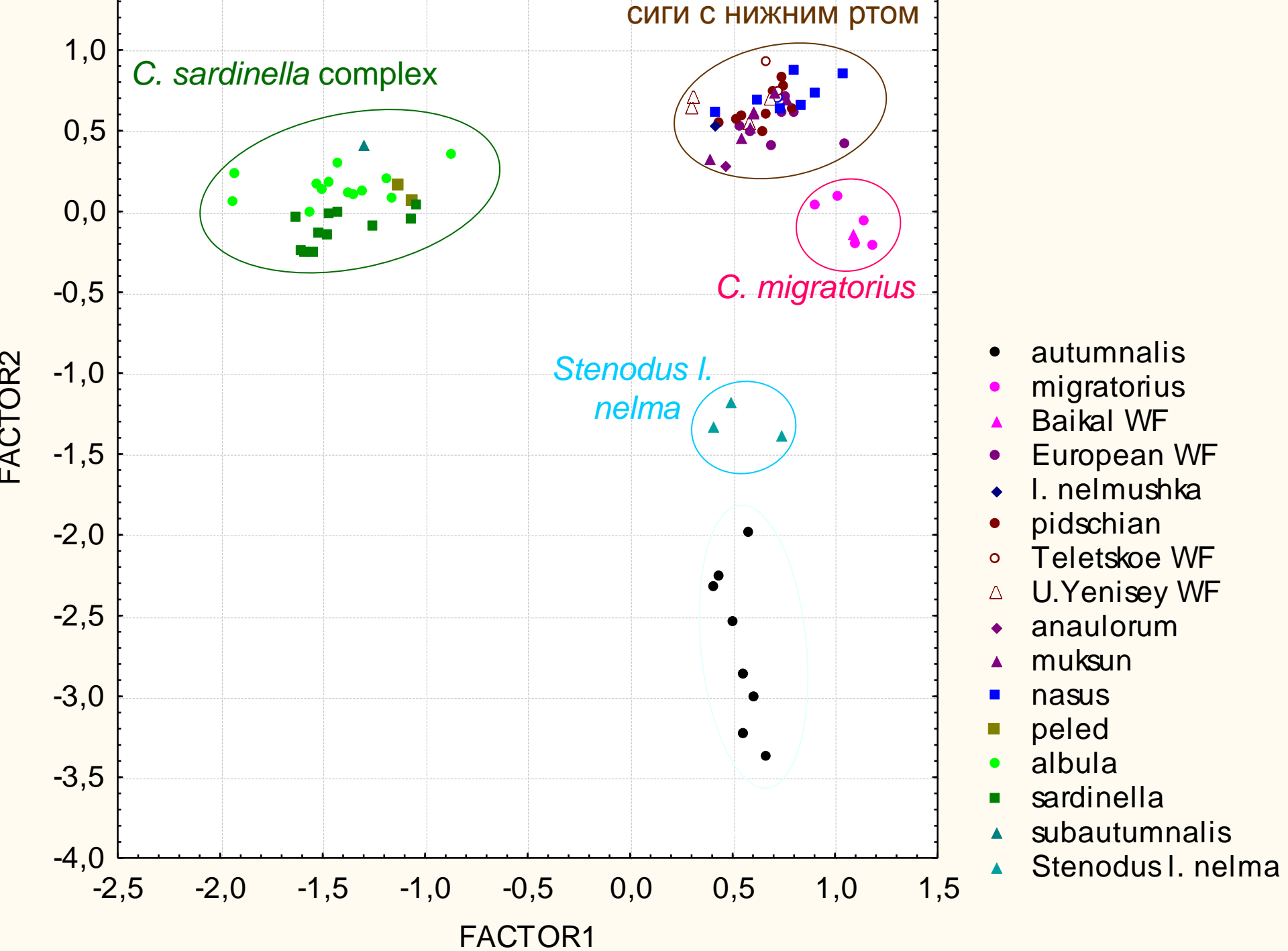
длина тела	111 (96-137)
ч. жаб. тычинок	33 (30-39)
дл. ниж. челюсти	43.7 (38.5-46.7)
диаметр глаза	28.6
питание	планктофаг

LDH-1,2*

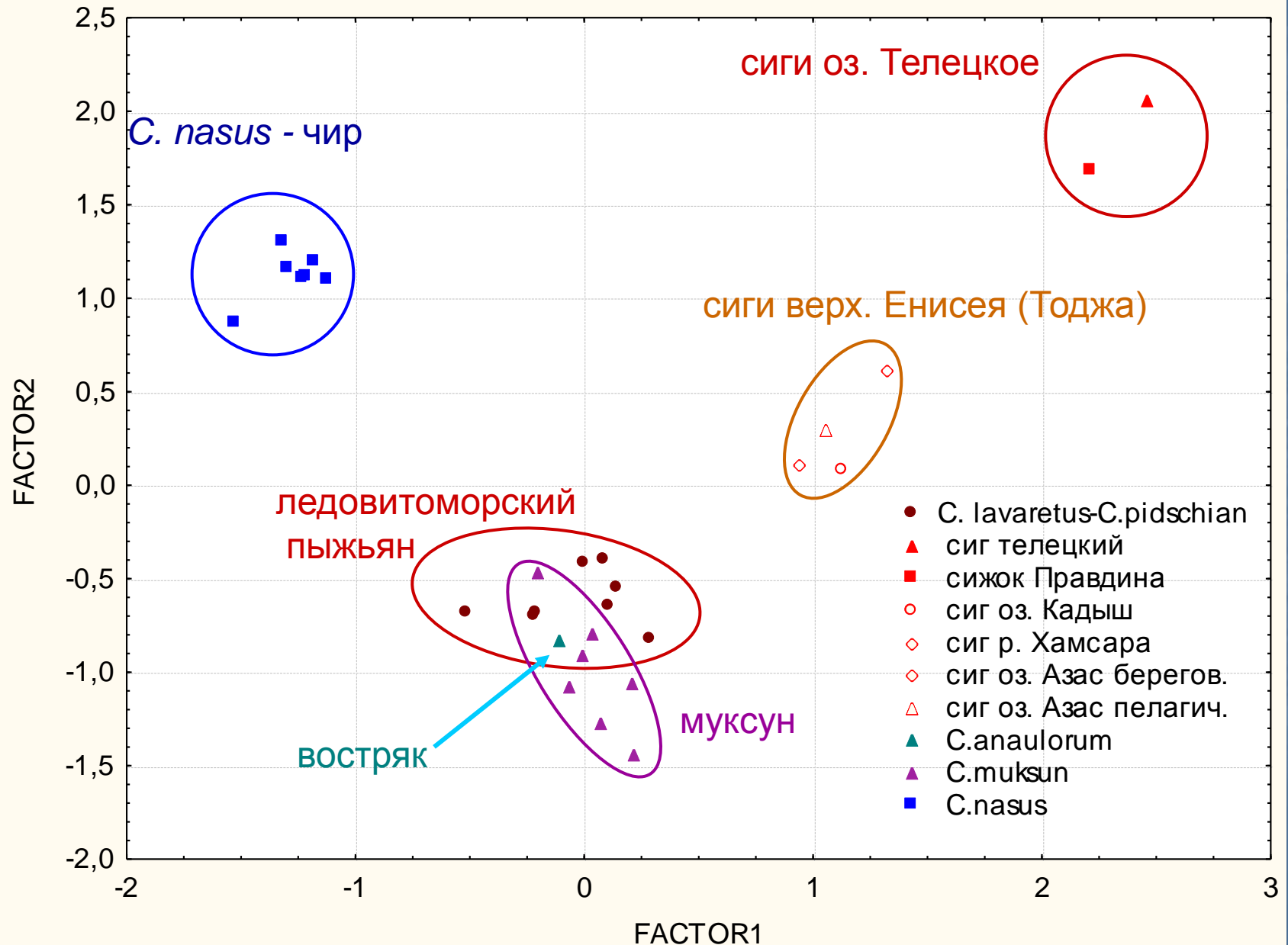


C. smitti *C. pravdinellus*

др. виды р. *Coregonus*



Результаты PCA по аллозимным данным (сиги с нижним ртом)



Байкал



Lake Baikal *Coregonus* species



C. migratorius – spawns in rivers

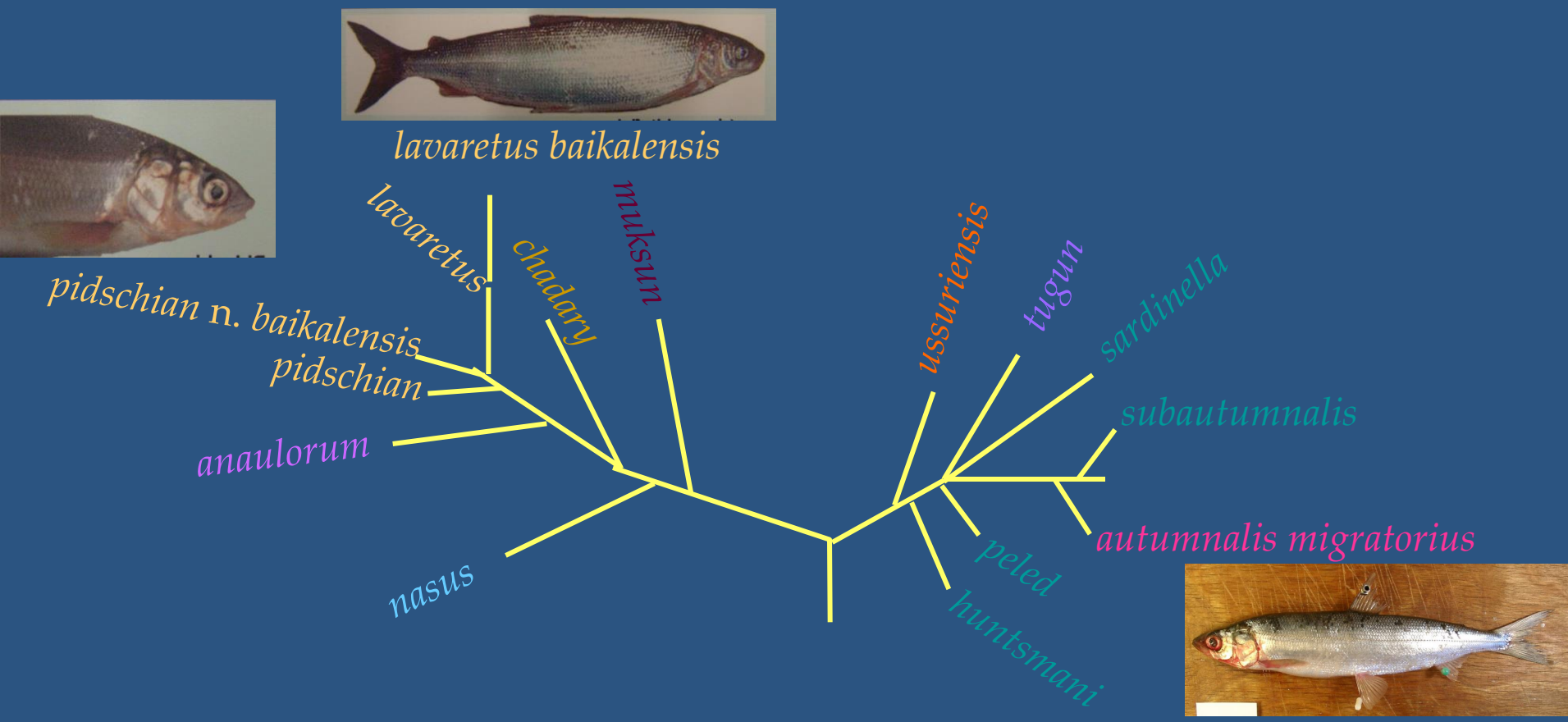
C. lavaretus baicalensis - Baikal lacustrine WF – spawns in Baikal

C. l. pidschian natio baicalensis – Baikal ‘pidschian’ (riverine WF) – – spawns in rivers

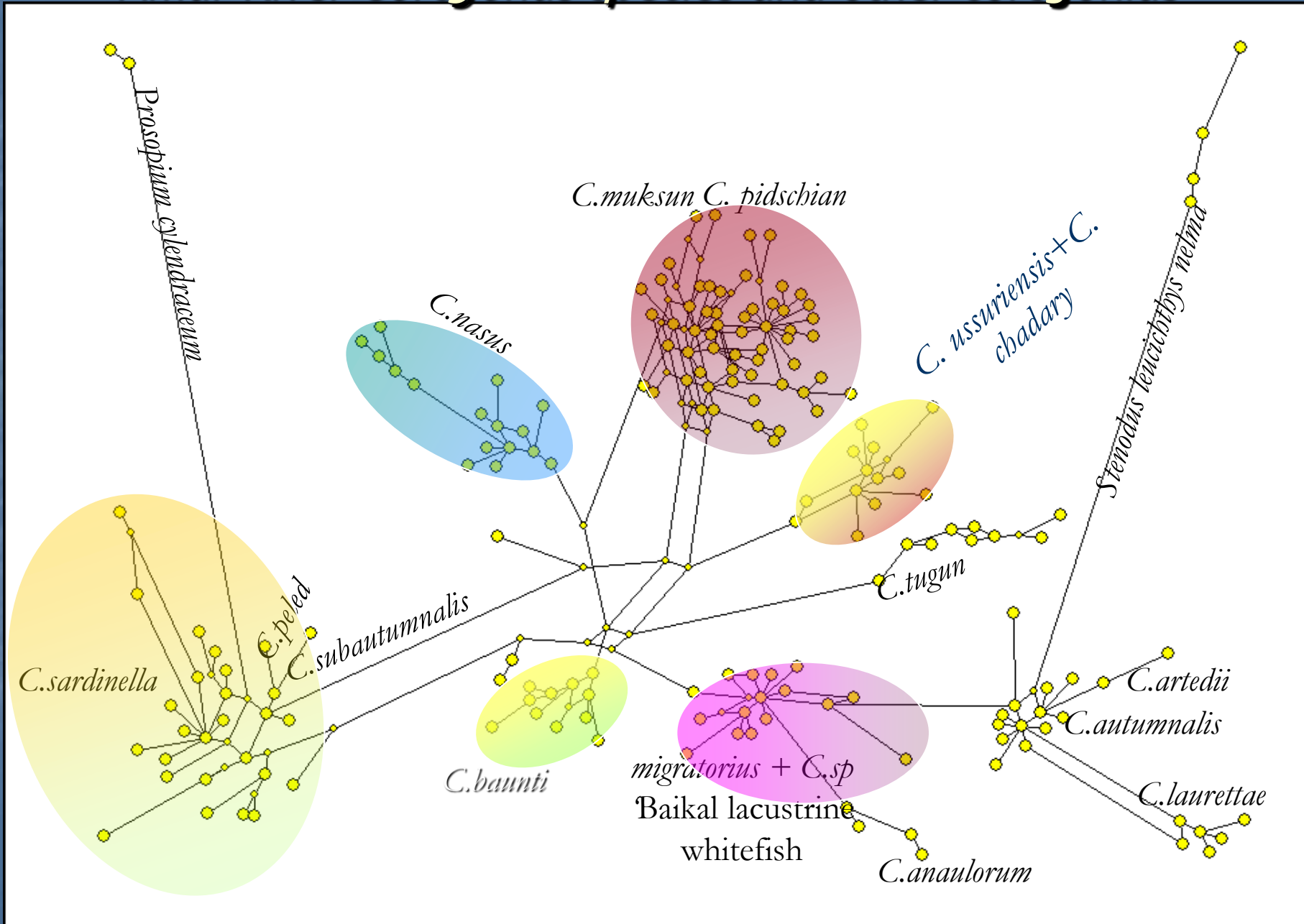
Baikal lacustrine whitefish

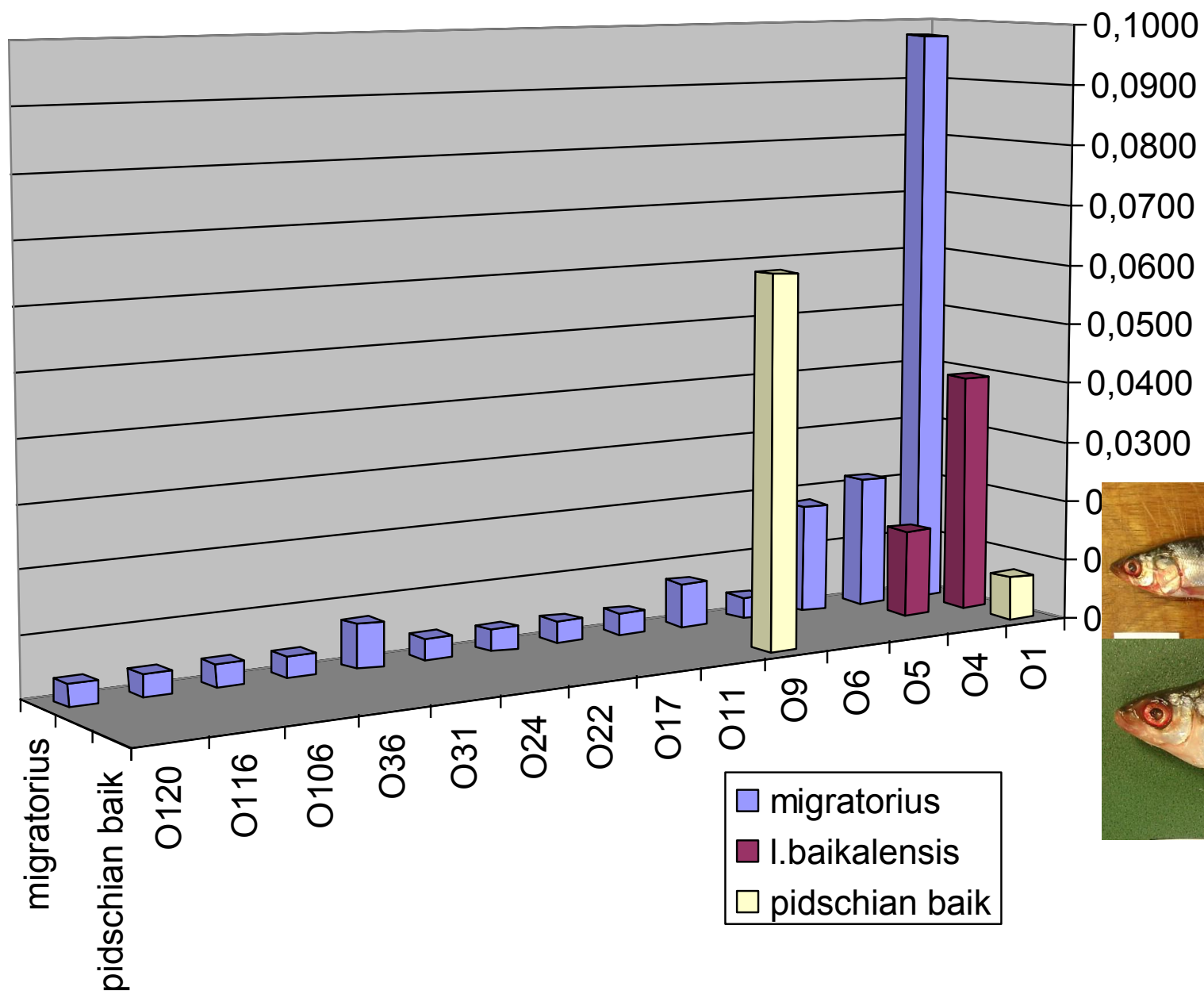


Traditional view on the taxonomical relationships of *Coregonus* species of the Lake Baikal



Minimum Spanning Network among mt (ND-1) haplotypes of Amur River *Coregonus* species and other coregonids

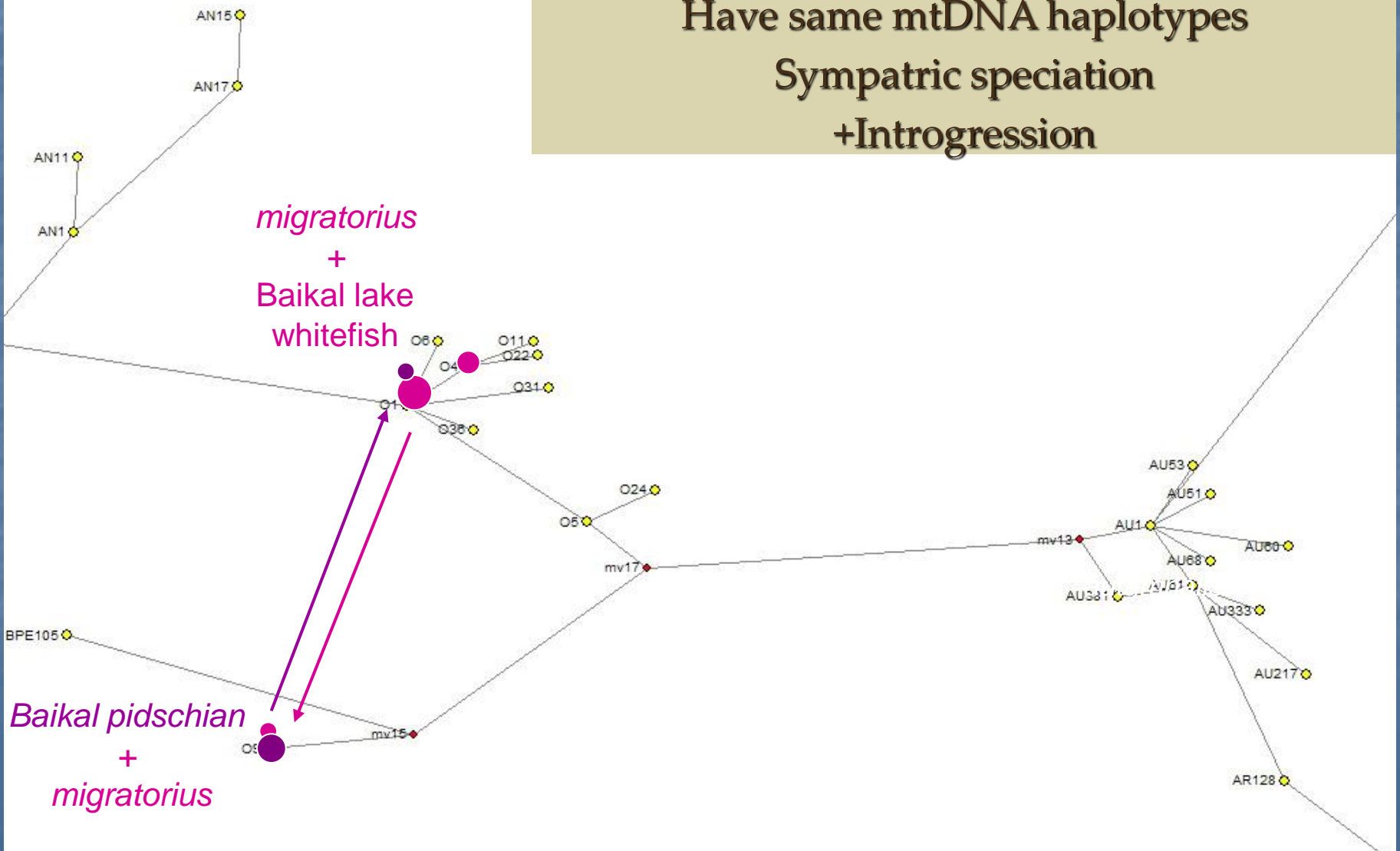




Coregonus + Stenodus + Prosopium MSN among haplotypes

C. migratorius vs Baikal lake whitefish
vs Baikal pidschian

Have same mtDNA haplotypes
Sympatric speciation
+Introgression



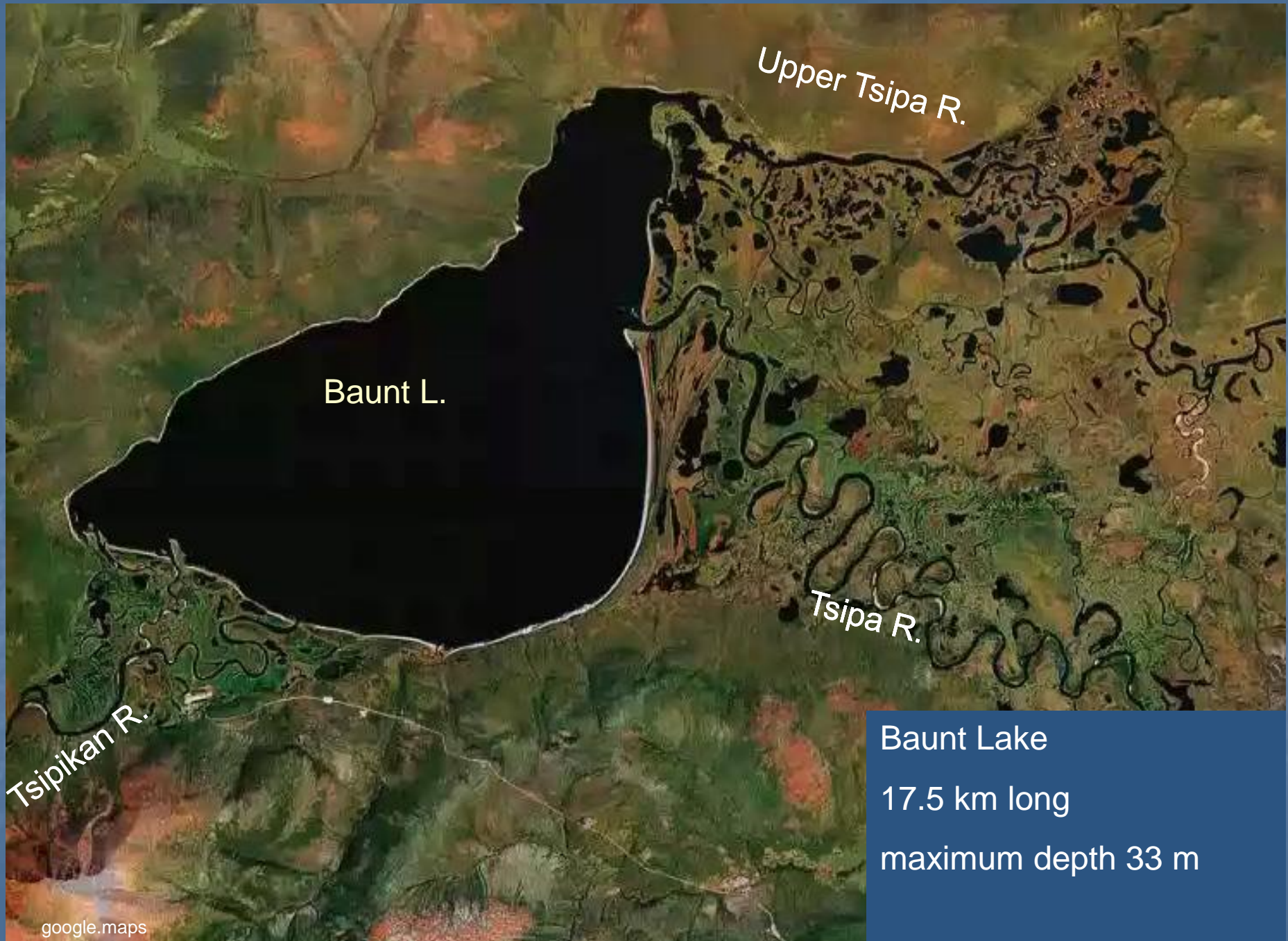
Дифференциальная транскрипция у бакальских сиговых (О. Быченко и др., 2010)

«Выявление и функциональный анализ геномных и транскриптомных различий между сигом и омулем озера Байкал» - дисс. к.б.н.

- Гены, возможно, связанные в поведением, иммунным ответом, и транспозонов *Tc1*

Оз. Баунт (верх. Лена)





Baunt L.

Upper Tsipa R.

Tsipa R.

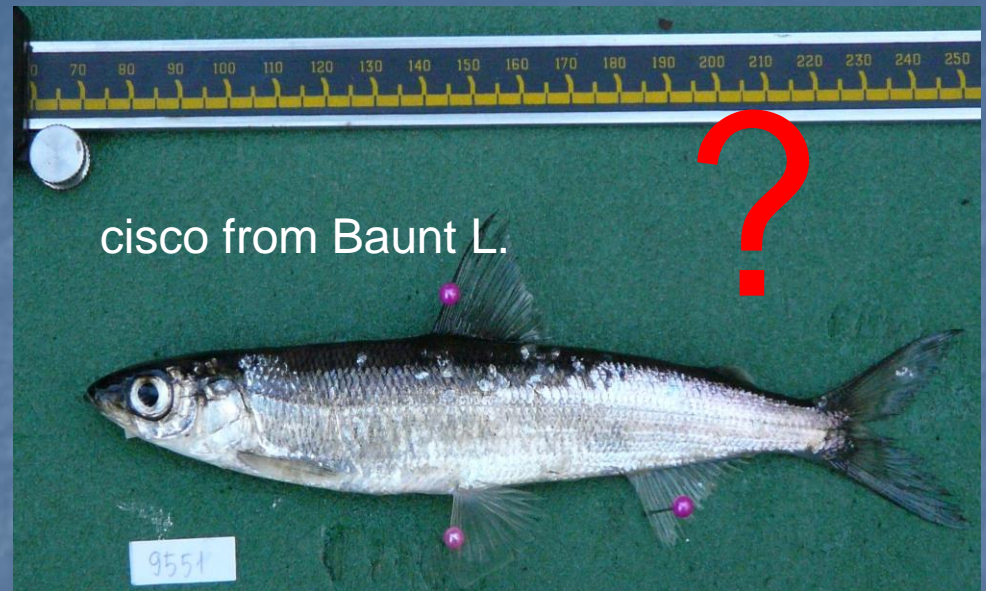
Tsipikan R.

Baunt Lake
17.5 km long
maximum depth 33 m

Баунтовские (Ципо-Ципиканские озера)

Morphological and ecological data

- 1) autumn spawning seasons
'river-' whitefish
'lacustrine-' whitefish
'river-lacustrine-' whitefish
- 2) spring spawning season
'lacustrine-' whitefish
cisco (Skryabin, 1977)



1. *Coregonus skrjabini* sp. nova – gill rakers 23,2, spring spawning
2. *Coregonus pidschian* gill rakers 23,2
3. *Coregonus vernus* sp. nova. gill rakers 37.1
4. *Coregonus baunti* sp.nova gill rakers 42.7 (Karasev, 1987)

Genetic data

SLOBODYANYUK, S.YA., KIRILCHIK S.V., MAMONTOV A.M. & SKULIN V.A. (1993): The comparative restriction analysis of mitochondrial DNA of the lake whitefishes *Coregonus lavaretus baicalensis* from Lake Baikal and *Coregonus baunti* from Lake Baunt. – Vopr. Ikhtiolog. **33**: 631–636.

YAKHNENKO, V.M. & MAMONTOV, A.M. (1998): A comparative isozyme analysis of whitefishes from Lake Baikal and Baunt lakes. – Siberian Ecological J. **5**: 441–443.

The genetic differentiation of the least cisco (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) from Lake Baunt and the Lena River

V.M. Yakhnenko and A.M. Mamontov

with 1 figure and 3 tables

Abstract: Isozymes were analyzed for 26 gene loci in the spring-spawning form of the least cisco (*Coregonus sardinella*) in Lake Baunt and the autumn-spawning form in the Lena River. Polymorphisms were found at 11 loci, and the percentage of polymorphic loci was 29.63% in Lake Baunt and 37.04% in the Lena River. Mean heterozygosity was 7.62 and 8.83%, respectively, and corresponded to the level of variation in ciscoes as a whole. A heterogeneity test demonstrated significant differences between the two populations at four loci, and the genetic distance between the forms ($D = 0.063$) corresponded to differences between subspecies in other coregonids. Such a high level of genetic differentiation in the Baunt cisco could have been caused by its long isolation and the specific hydroclimatic conditions in Lake Baunt.

Coregonus from Baunt Lake

Coregonus pidschian
low-rakered whitefish

Gill-rakers $21,3 \pm 1,3$
lower mouth
benthophagous



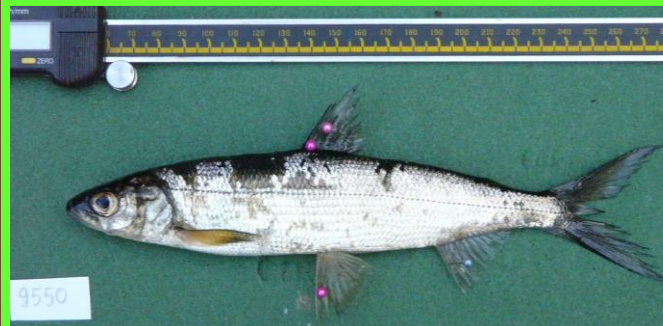
medium-rakered whitefish
(MRWF)

Gill-rakers 37,1
nearly terminal mouth
euryphagous



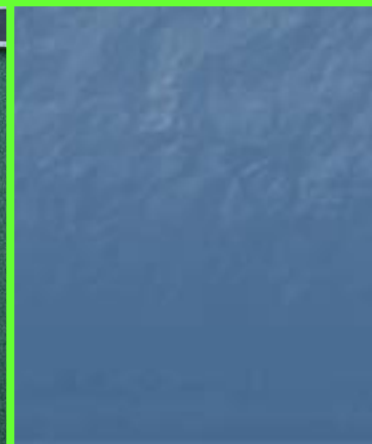
Baunt Lake cisco
(sometimes referred to as
Coregonus baunti)

Gill-rakers $42,7 \pm 0,338$
terminal mouth
planktophagous

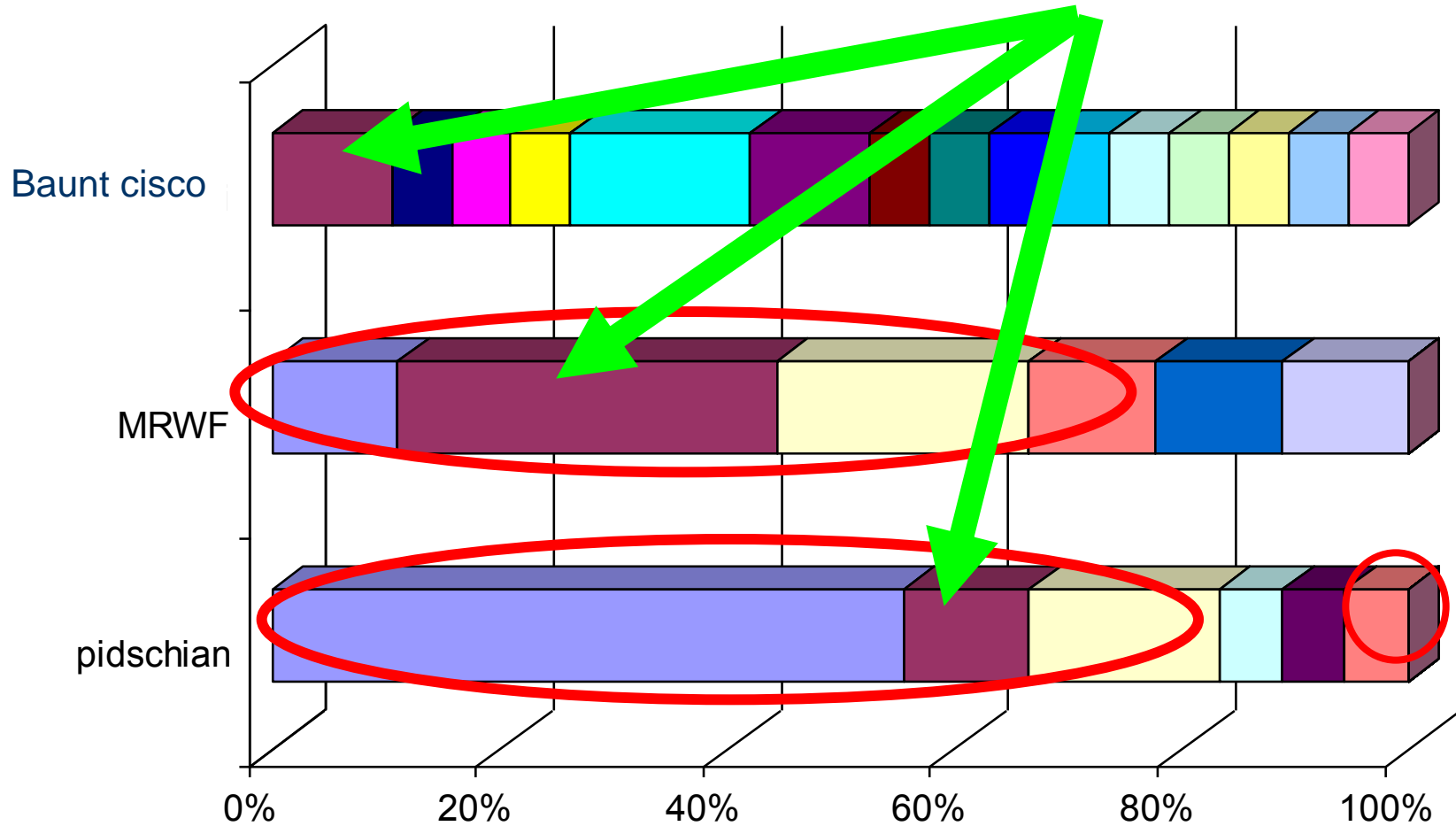


Methods

- PCR-RFLP analysis of mtDNA (ND-1)
- Allozyme analysis



mtDNA haplotypes of whitefish and cisco from Baunt Lake



- | | | | | | | | |
|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| ■ M5535 | ■ Z6436 | ■ Z6412 | ■ B9508 | ■ B9510 | ■ Z6422 | ■ B10217 | ■ B10233 |
| ■ B9551 | ■ B9552 | ■ B10219 | ■ B10220 | ■ B10221 | ■ B10225 | ■ B10226 | ■ B10203 |
| ■ B10228 | ■ B10230 | ■ B10231 | ■ B10241 | ■ B10245 | ■ B10248 | | |

ND-1 haplotypes of Coregonus from Baunt Lake

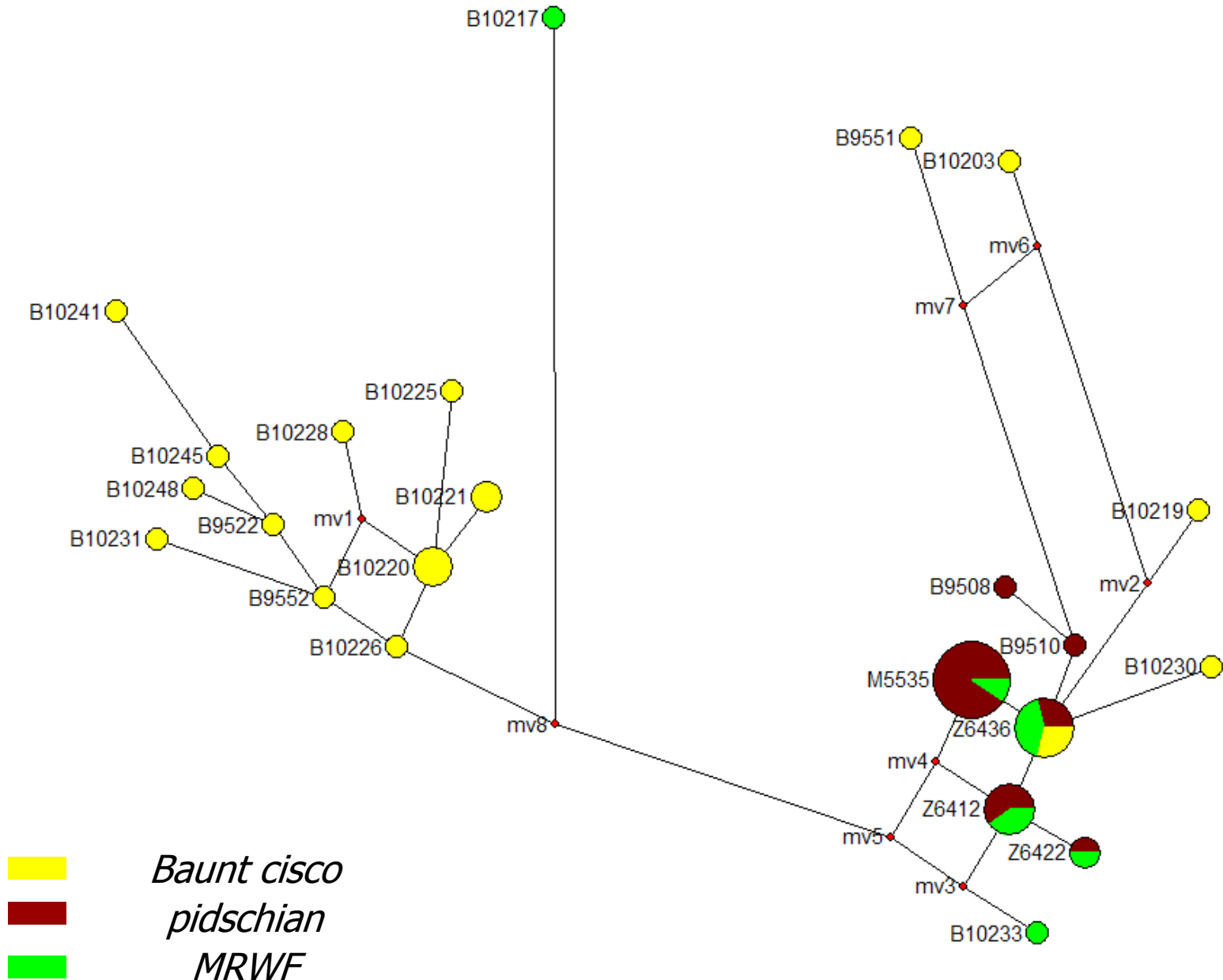
pidschian
MRWF

pidschian
MRWF baunti

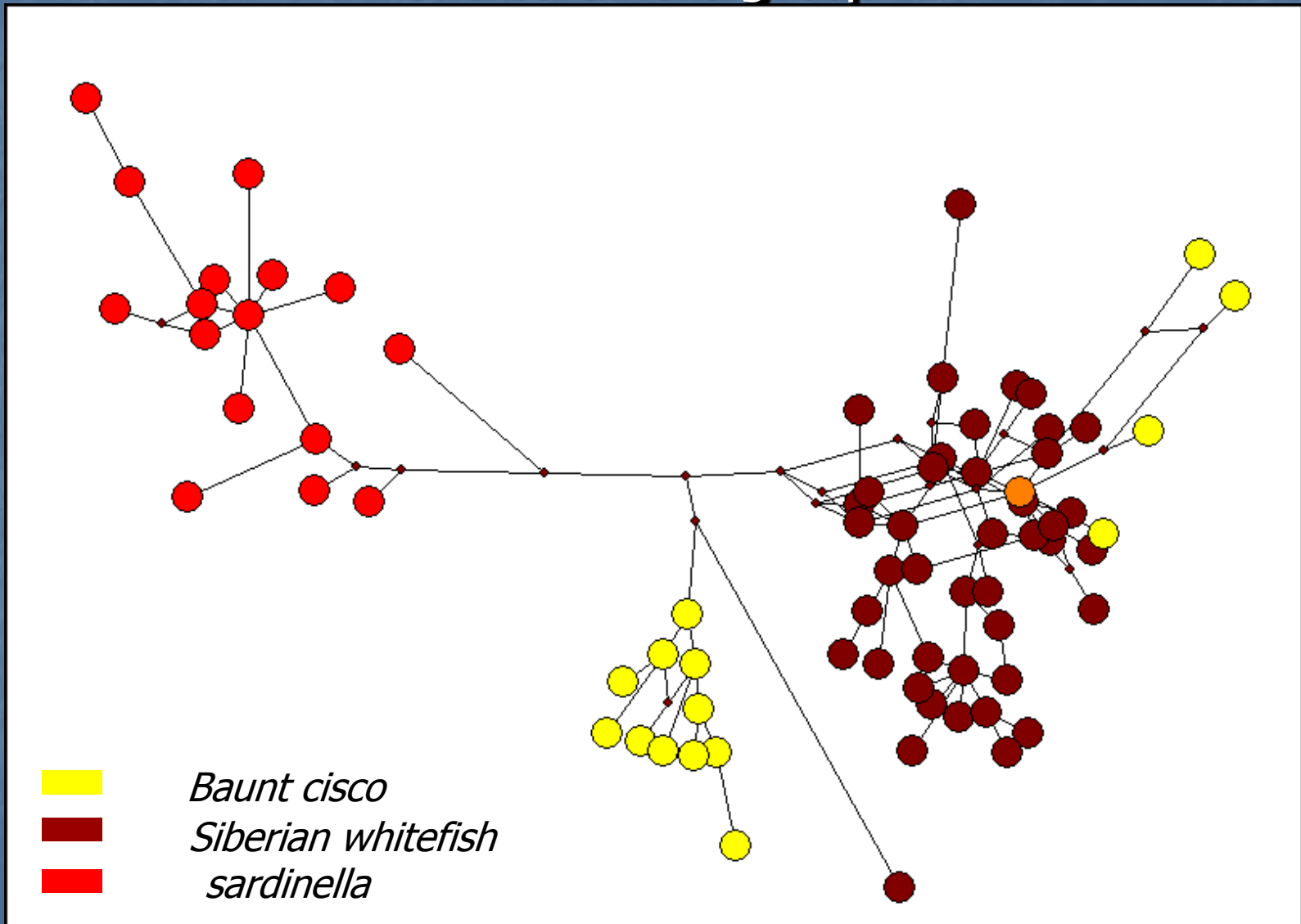
pidschian
MRWF
baunti

H-Type	Ase I	Ava II	Bsa I	Bsp1286	Bstn I	BstU I	Dde I	Dpn II	Hae III	Hha I	Hinc II	Hinf I	Hph I	Msp I	Nci I	Rsa I	Ssp I	Taq I
M5535	A	W	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
Z6422	G	W	W	W	N	A	B	A	W	G	A	W1	W1	W	A	W	A	A
Z6412	G	W	W	W	N	A	B	A	W	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
Z6436	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
B9508	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	G	W1	G	W	A	W1	A	A
B9510	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	G	W1	G	W	A	W	A	A
B10217	A	A	A	O	O	A	B	A	O	G	A	G	G	W	A	O	A	A
B10233	G	W	A	W	N	A	B	A	W	A	A	W1	G	W	A	W	A	A
B9551	G	R	W	V	W	A	B	A	O1	G	G	W1	G	W	A	W	A	G
B9552	A	V1	A	W	N	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	A
B9522	A	V1	A	W	A	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	A
B10219	G	W	W	W	W	A	B	A	V4	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
B10220	A	G	A	W	G	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	A
B10221	A	G	A	W	G	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	O2
B10225	A	G	A	W	G	A	B	A	O	G	G	G	G	V3	V1	V2	A	A
B10226	A	G	A	W	N	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	A
B10203	G	W	W	V	W	A	B	A	O1	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
B10228	A	V1	A	W	V1	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	A
B10230	G	V2	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
B10231	A	V1	A	W	N	A	B	A	O	G	G	G	G	V3	V1	V	A	A
B10241	A	V1	A	W	A	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	A	W	A	G
B10245	A	V1	A	W	N	A	B	A	O	G	A	G	G	V3	V1	N	A	G
B10248	A	V1	A	W	N	A	B	A	W	G	A	G	G	W	V1	N		A

Minimum Spanning Network among ND-1 haplotypes of whitefish and cisco from Lake Baunt

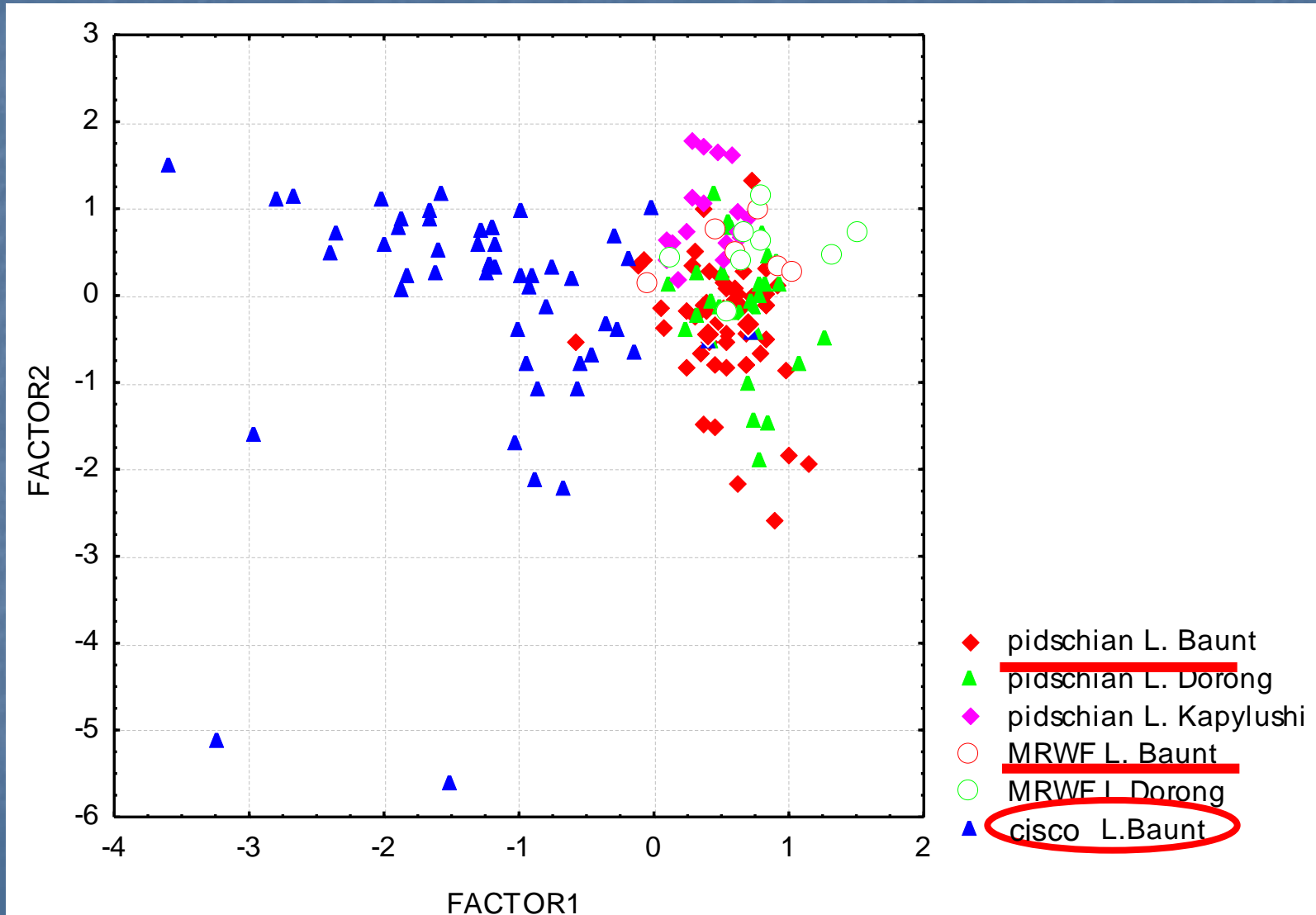


Minimum Spanning Network among ND-1 haplotypes of coregonid Lake Baunt compared with Siberian whitefish and sardinella group

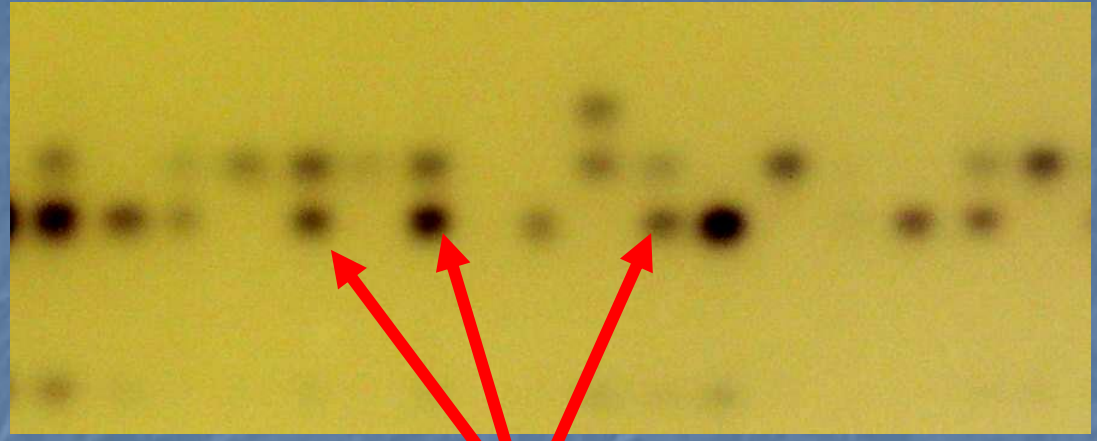


Orange color shows common composite haplotype for Lake Baunt coregonids

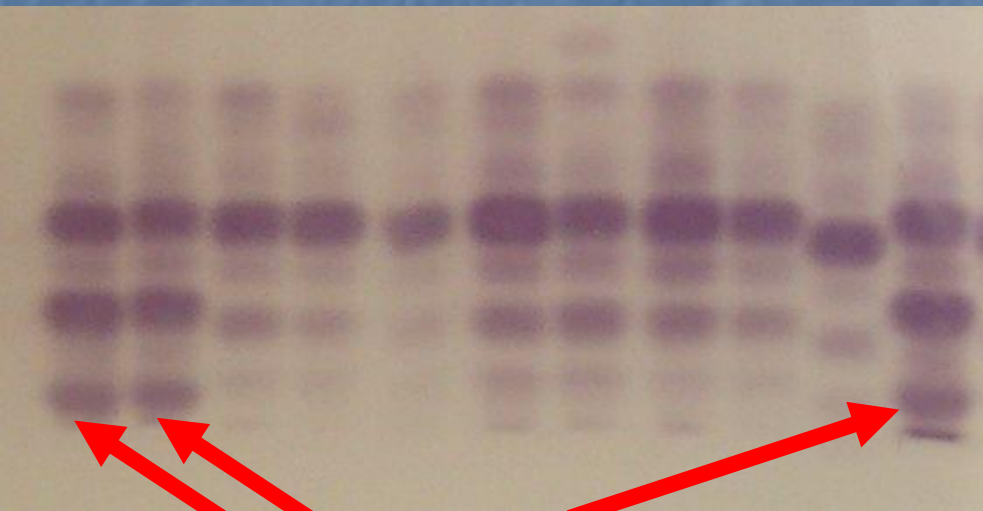
Ordination of scores for principal components I and II from the analysis of isozyme data



Alleles typical to cisco from Baunt L.

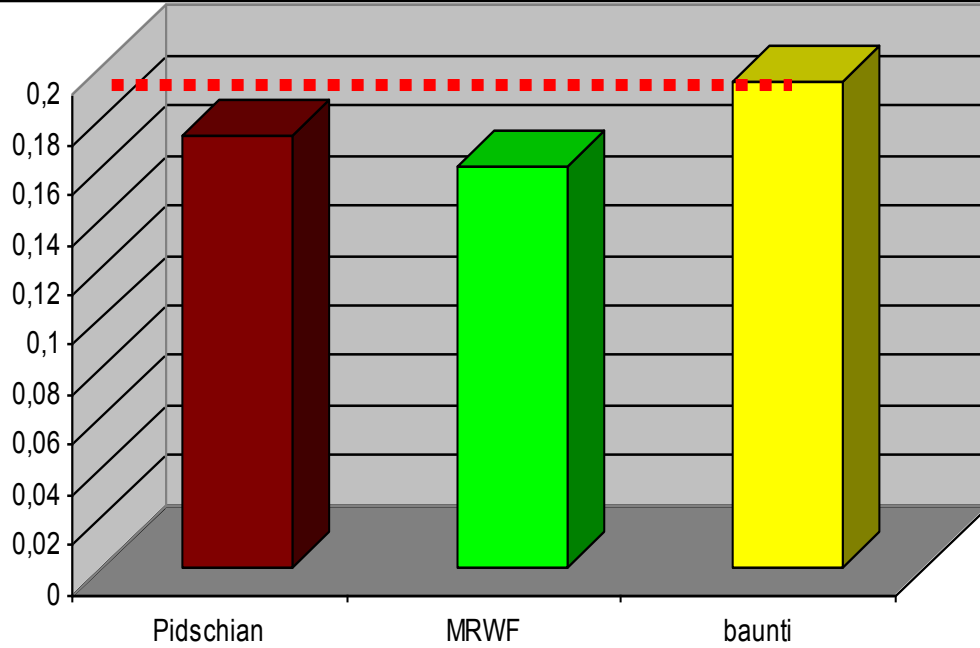


PGM-2*3,5

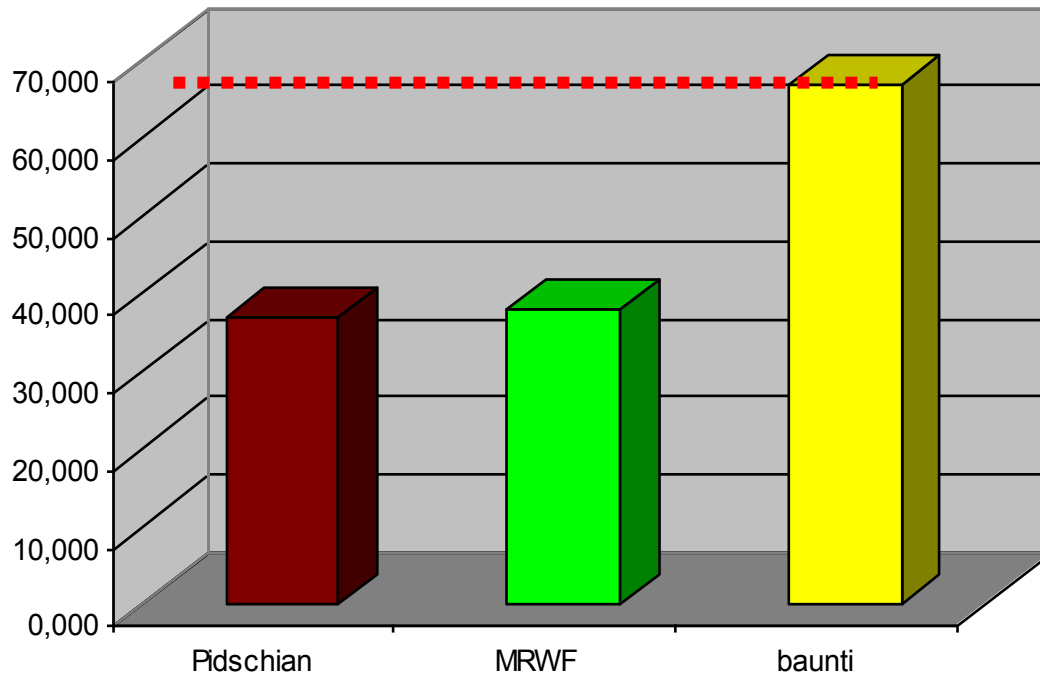


MDH-1,2*1

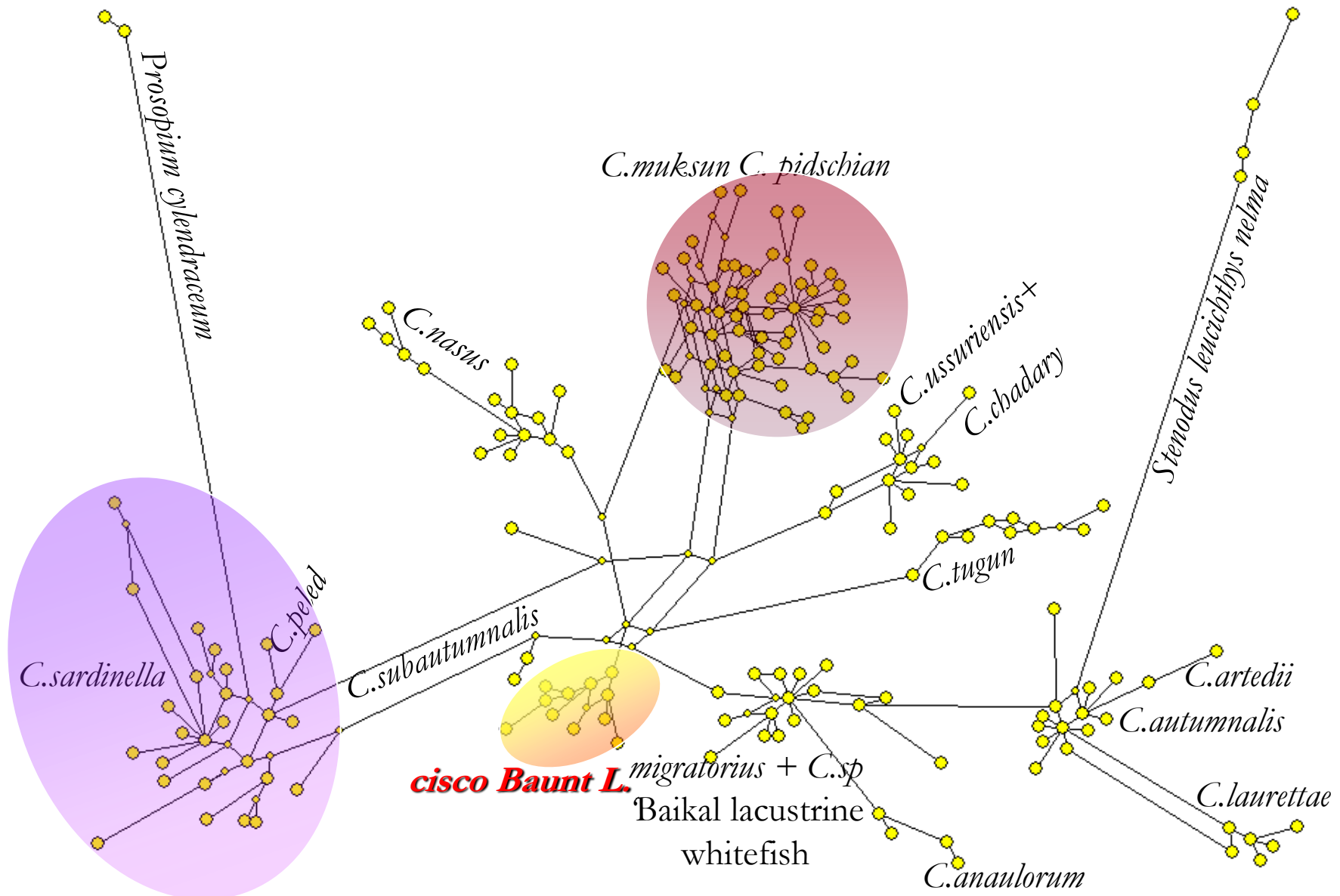
Average allozyme heterozygosity (H)



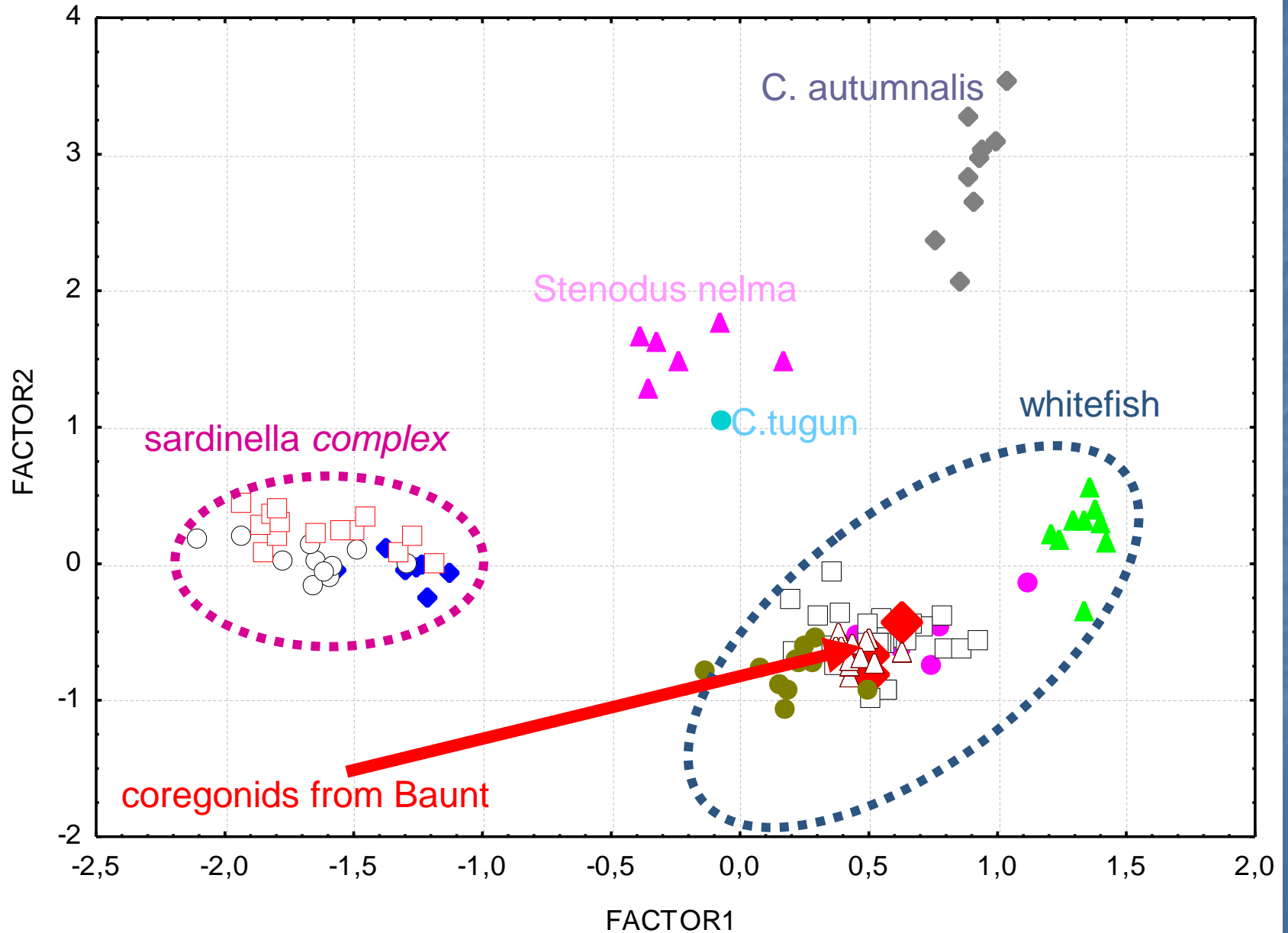
P % polymorphism



Minimum Spanning Network among ND-1 haplotypes of whitefish and cisco from Lake Baunt and other coregonids



Ordination of scores for principal components I and II from the analysis of isozyme data





European coregonid checklists:

Reshetnikov, 1980 – 2 species, *C. lavaretus*, *C. albula*

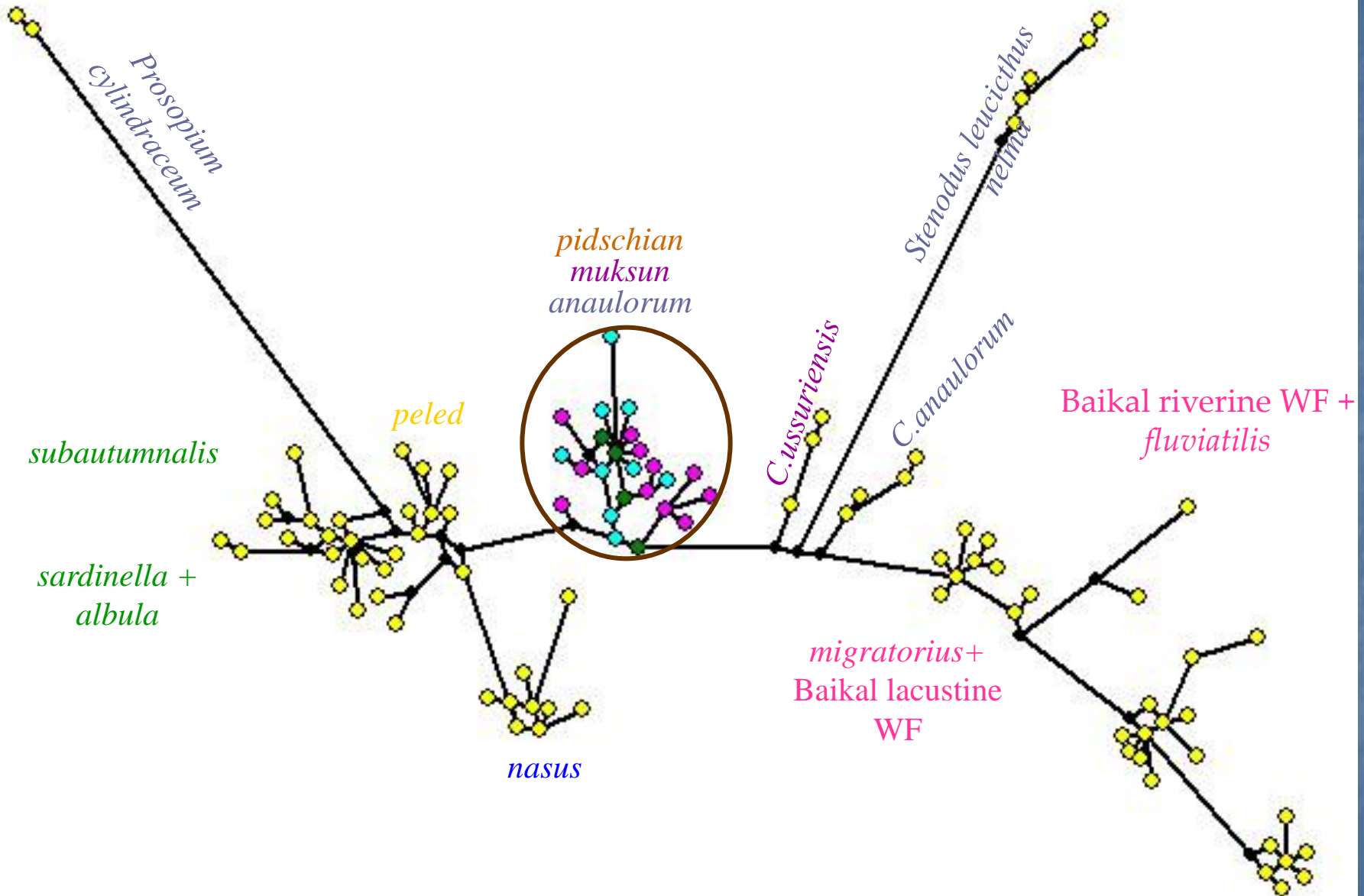
Freyhof & Kottelat, 2007 – 63 species, *C. pollan*, 8 vendaces
& >50 whitefish species.

Coregonus muksun, a Siberian plankto-benthophagous species having chimeric combination of morphological and molecular traits

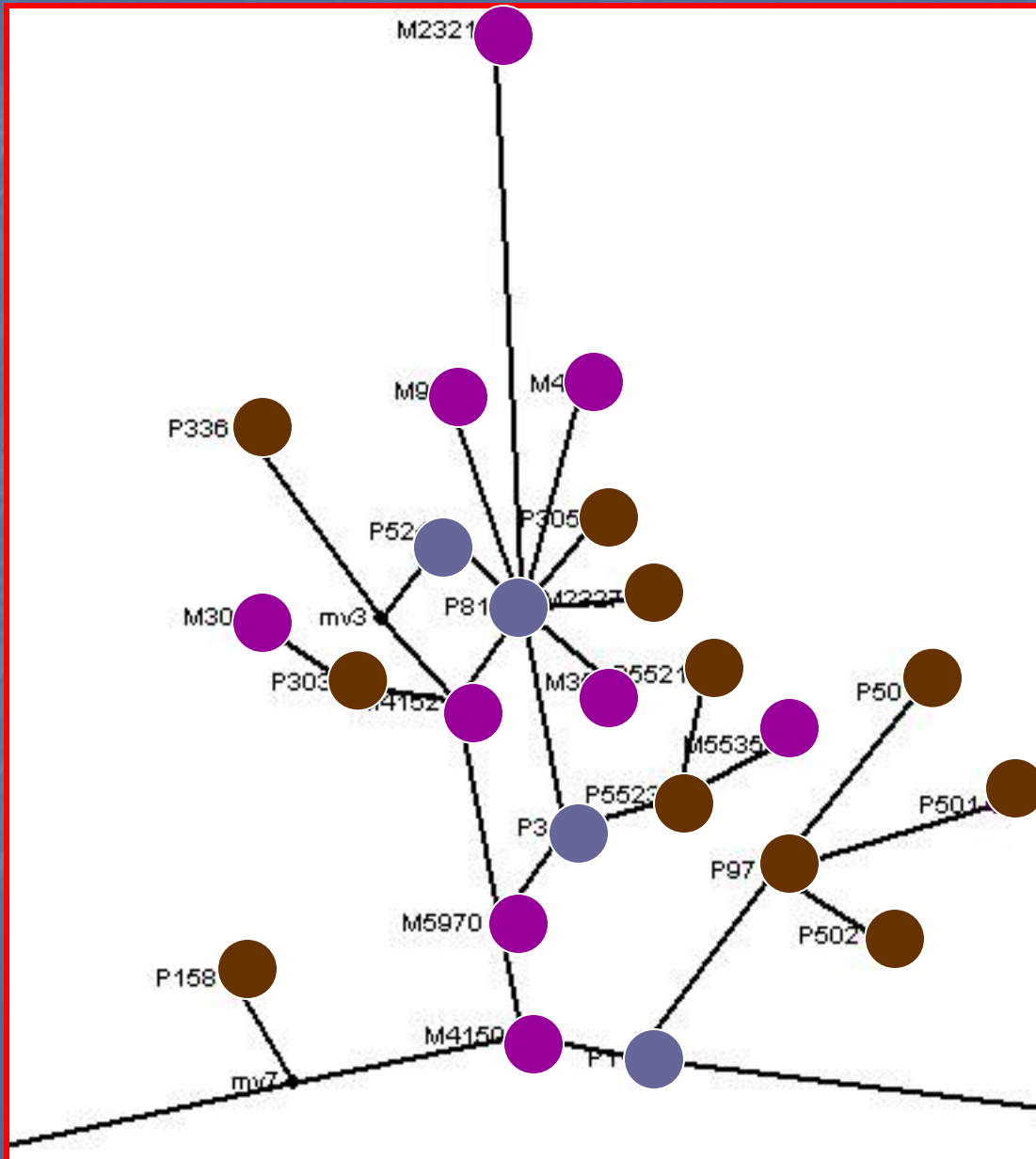




MSN among mtDNA haplotypes



Relationships among mtDNA haplotypes of *C. pidschian* and *C. muksun*



muksun



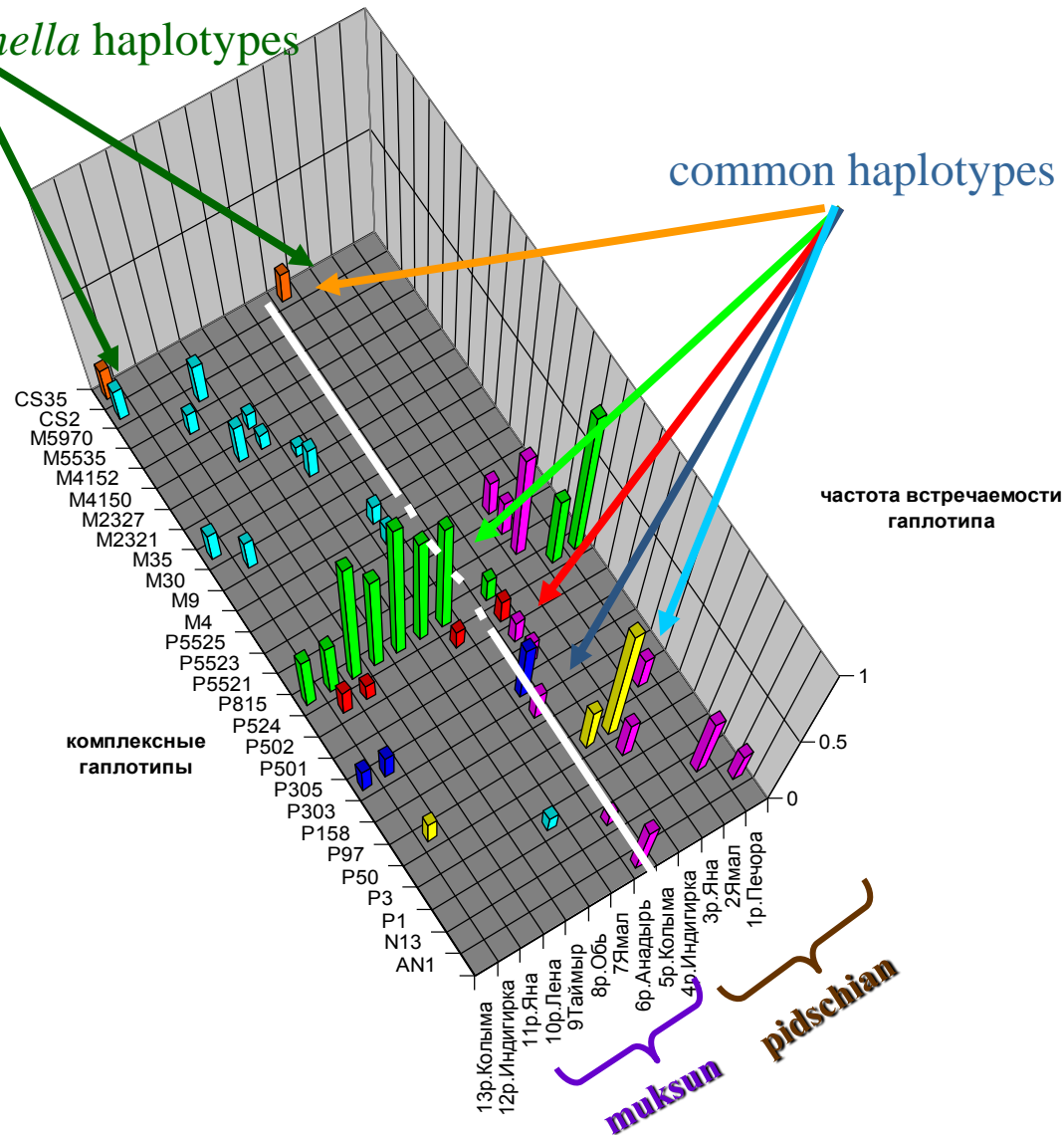
pidschian



Shared haplotypes

Frequencies of mtDNA haplotypes in pidschian and muksun

C. sardinella haplotypes



Muksun putatively originated from pidschian-like WF under introgression of *C. sardinella* complex genes

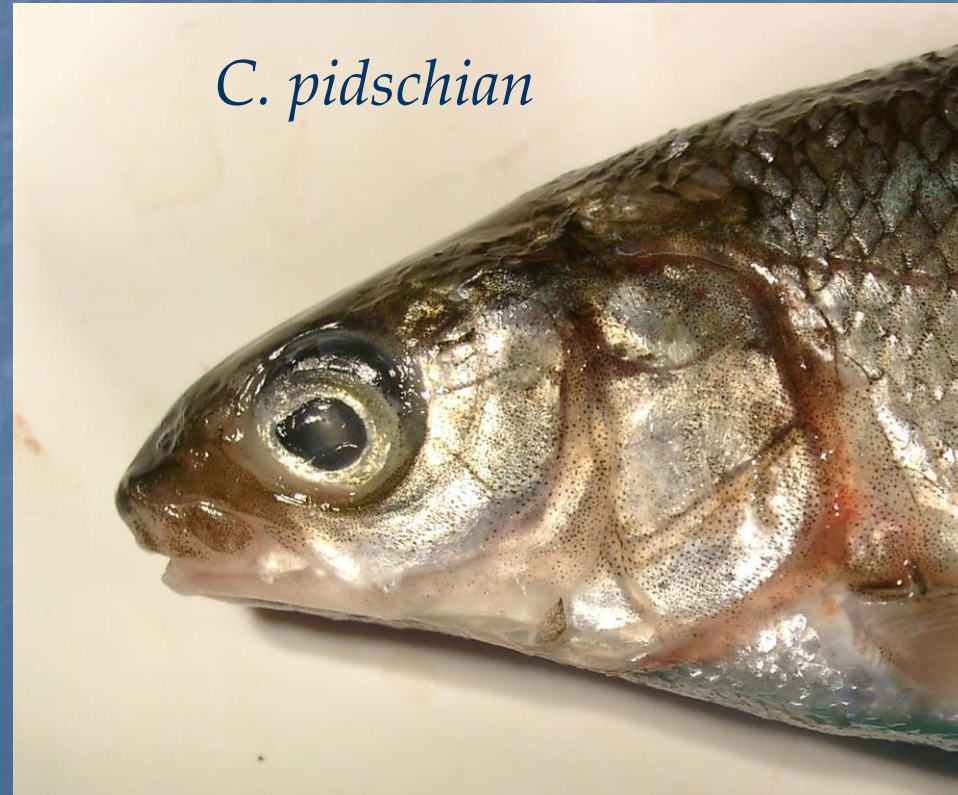
C. anaulorum vs. *C. pidschian*



C. anaulorum



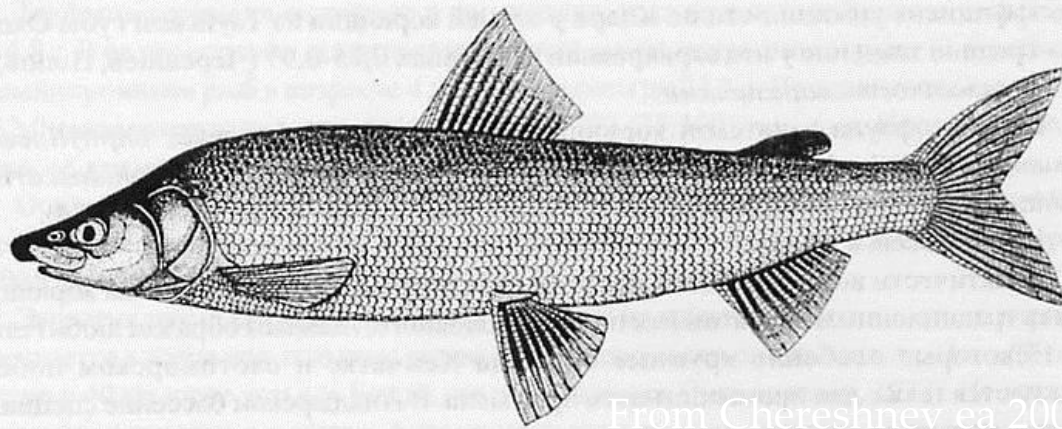
C. anaulorum



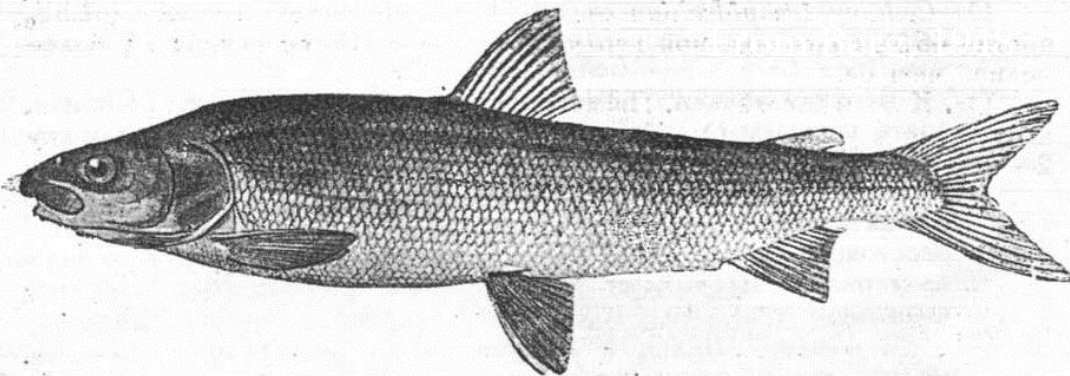
C. pidschian

Coregonus anaulorum Berg 1906

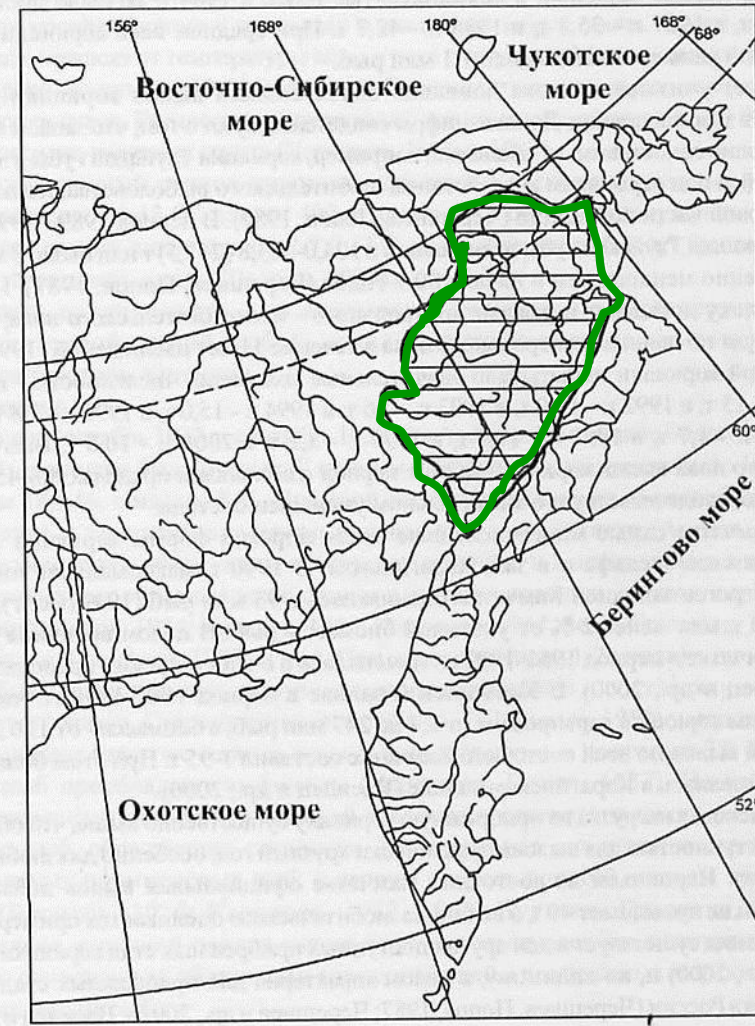
- point snout, more gill-raker than in pidschian (24-32)
- inhabits Anadyr River basin + Penzhina River
- forms with pidschian a unique pair of
- sympatric semianadromous whitefish forms



From Chereshnev et al 2002



Фиг. 239. *Coregonus lavaretus pidschian* п. *anaulorum*. Востряк. Анадырь у Усть-Белой. 28 VI 1929. Уменьшено. (От А. Г. Кагановского).

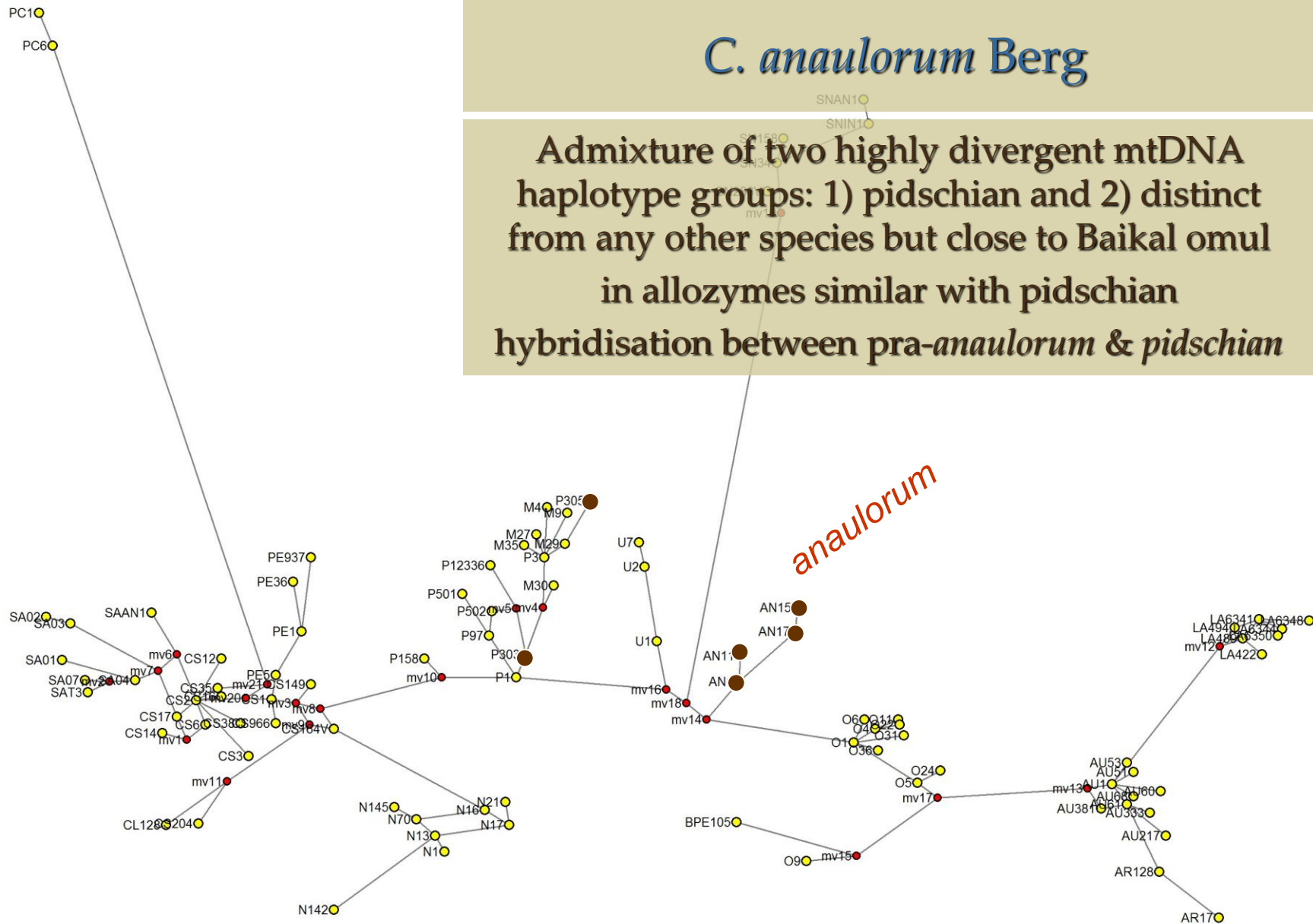


<i>atorius</i> , Baikal pidsc	O1	A	G	A	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	A	A	O	A	A
<i>migratorius</i>	O4	A	G	A	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	W	A	O	A	A
<i>migratorius</i>	O5	A	A	A	A	O	A	B	A	O1	A	A	G	G	A	A	O	A	A
<i>migratorius</i>	O11	A	G	A	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	W	A	O2	A	A
<i>migratorius</i>	O17	G	G	A	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	A	A	O	A	A
<i>migratorius</i>	O22	A	G	A	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	W	A	O	A	O2
<i>migratorius</i>	O24	A	A	A	A	O	A	B	A	O1	A	A	G	G	A	N	O	A	A
<i>migratorius</i>	O31	A	G	O1	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	A	O2	O	A	A
Baikal pidschian,																			
<i>migratorius</i>	O9	A	A	A	A	O1	A	B	A	O1	A	A	G	G	A	A	O1	A	A
<i>migratorius</i>	O36	A	G	A	O	O	A	B	A	O	A	A	G	G	A	A	O	A	O1
<i>migratorius</i>	O120	A	G	A	W	O	A	B	A	O	G	A	G	G	A	A	O	A	A
<i>anaulorum</i>	AN1	A	G	H	O	W	A	B	B	O	A	A	G	G	A	A	P	A	A
<i>anaulorum</i>	AN11	A	G	H	O	W	A	B	B	O	A	A	G	G	?	A	P2	A	A
<i>pidschian</i>	P156	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W	G	W	A	W	A	A
<i>pidschian</i>	P157	G	G	W	G	W	A	B	A	O	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
<i>pidschian</i>	P158	G	G	W1	G	O	A	B	A	W	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
<i>pidschian</i>	P97	G	G	W	G	W	A	B	A	O	G	A	W2	G	W	A	W	A	G
<i>pidschian</i>	P501	G	G	W	G	W	A	B	A	W1	G	A	W2	G	W	A	W	A	G
<i>pidschian</i>	P502	G	G	W	G	W	A	B	A	O	G	A	W2	A	W	A	W	A	G
<i>muksun</i>	P524	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W	A	W	A	W	A	A
<i>pidschian</i>	P1	G	G	W	G	W	A	B	A	O	G	A	W1	G	W	A	W	A	A
<i>pidschian, muksun</i>	P3	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W	G	W	A	W	A	A
<i>muksun</i>	M27	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	A	W	A	W	A	W	A	A
<i>muksun</i>	M29	G	W	W	W	W	A	B	A	W	G	G	W	G	W	A	W	A	A
<i>muksun</i>	M30	G	G	W	W	W	A	B	A	M1	G	A	W	G	W	A	W	A	A
<i>ussuriensis</i>	U1	A	G	A	O	W	U	B	A	U1	A	A	G	G	U	A	W	A	A
<i>ussuriensis</i>	U2	A	G	A	O	W	U	B	A	O	A	A	U	G	U	A	W1	A	G
<i>ussuriensis</i>	U7	A	U1	A	O	W	U	B	A	O	A	A	U	G	U	A	W1	A	G
<i>clupeaformis</i>	CL12128	A	G	H	W	H	A	B	A	V	G	A	H	G	A	A	W	A	G

Coregonus + Stenodus + Prosopium MSN among haplotypes

C. anaulorum Berg

Admixture of two highly divergent mtDNA haplotype groups: 1) pidschian and 2) distinct from any other species but close to Baikal omul in allozymes similar with pidschian hybridisation between *pra-anaulorum* & *pidschian*



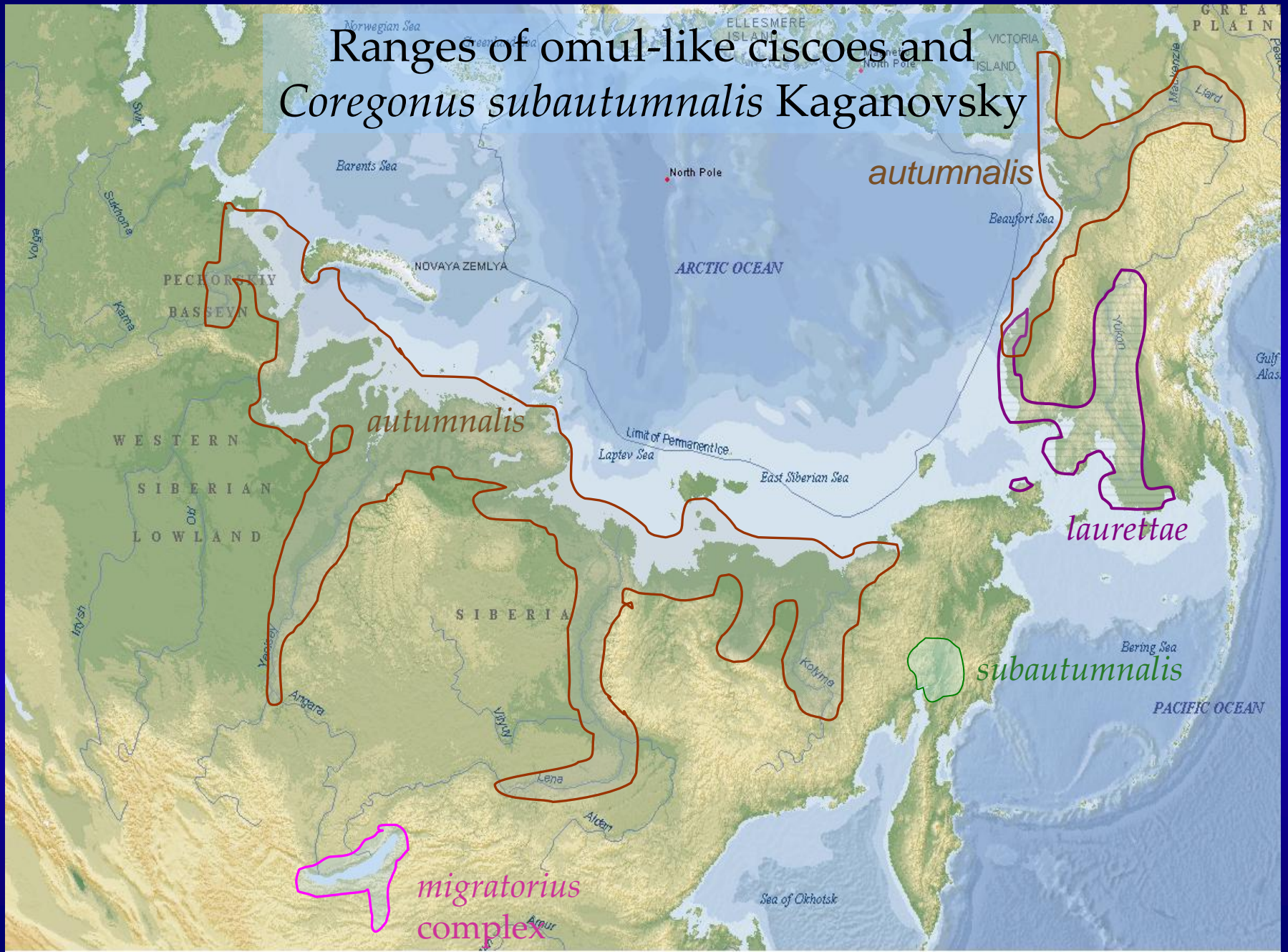
Coregonus subautumnalis Kaganovsky in Berg, 1932

- A coregonid fish with terminal mouth from middle Penzhina River was first described by A. G. Kaganovsky by a single individual captured near village Penzhinskoe at junction of rivers Chornaya and Penzhina in 1932.
- Berg (1932) reproduced this description from Kaganovsky's paper. Morphologically it was identified as *omul* (Arctic cisco, *Coregonus autumnalis*, and other species with terminal mouth that are believed to be related to the Arctic cisco, e. g. Baikal omul).

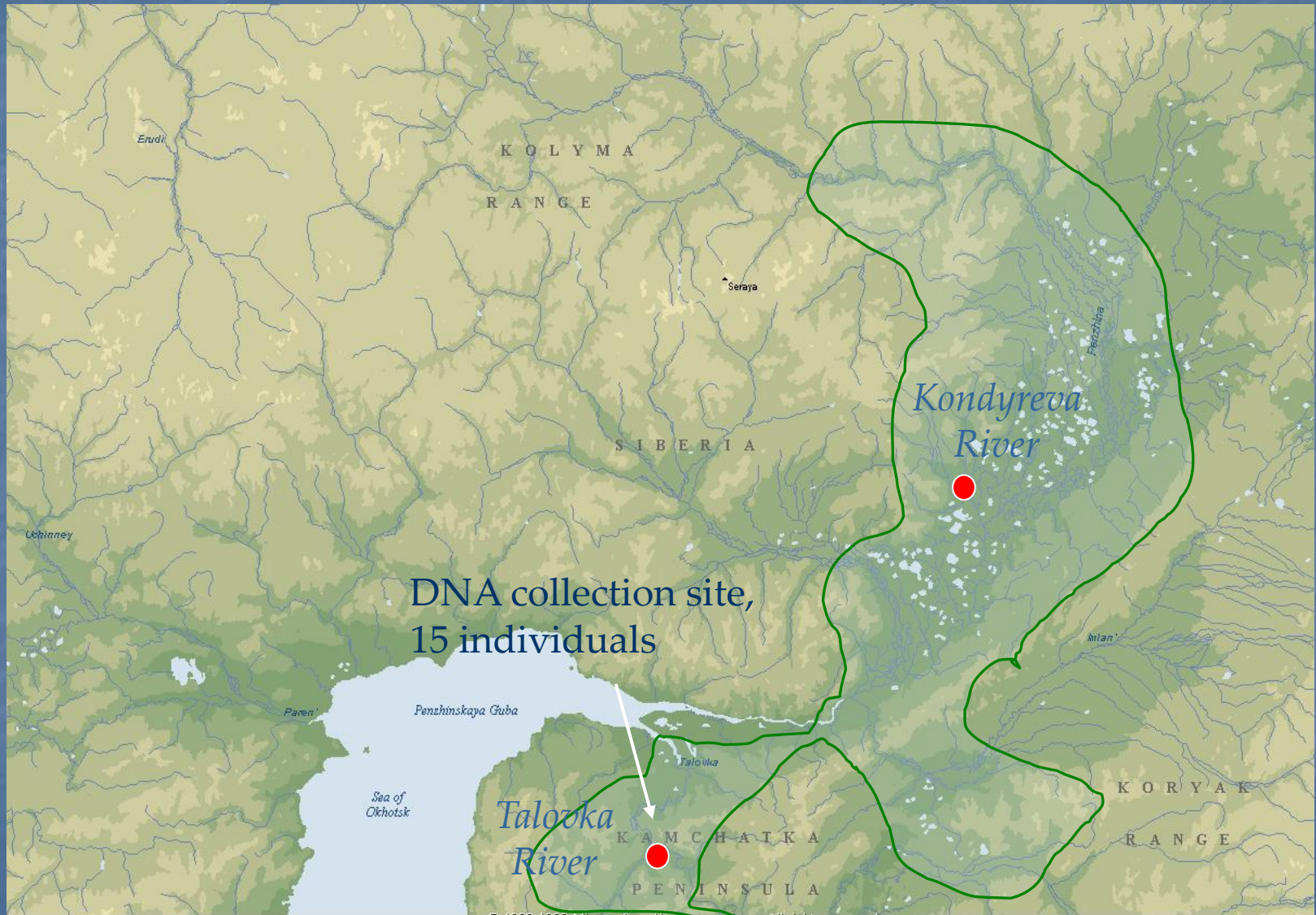
Coregonus subautumnalis:

- Differed from *C. autumnalis* in lower ratio of interorbital distance to length of upper jaw and was described as a separate species *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky, 1932
- 1975 - Reshetnikov (1979) captured several new specimens, and based on external morphology suggested synonymy to Arctic cisco (*C. autumnalis*).
- 1991 - Morphological (Chereshnev et al., 1991; Chereshnev and Skopets, 1992; Chereshnev et al., 2000) and craniological (Chereshnev, 1994; Chereshnev et al., 2000) data - new specimens from both Penzhina and adjacent Talovka River - diagnostic characters → suggested retaining full species status and original name.

Ranges of omul-like ciscoes and *Coregonus subautumnalis* Kaganovsky



Coregonus subautumnalis Kaganovsky range and collection sites



Penzhina River, 24 September 2004



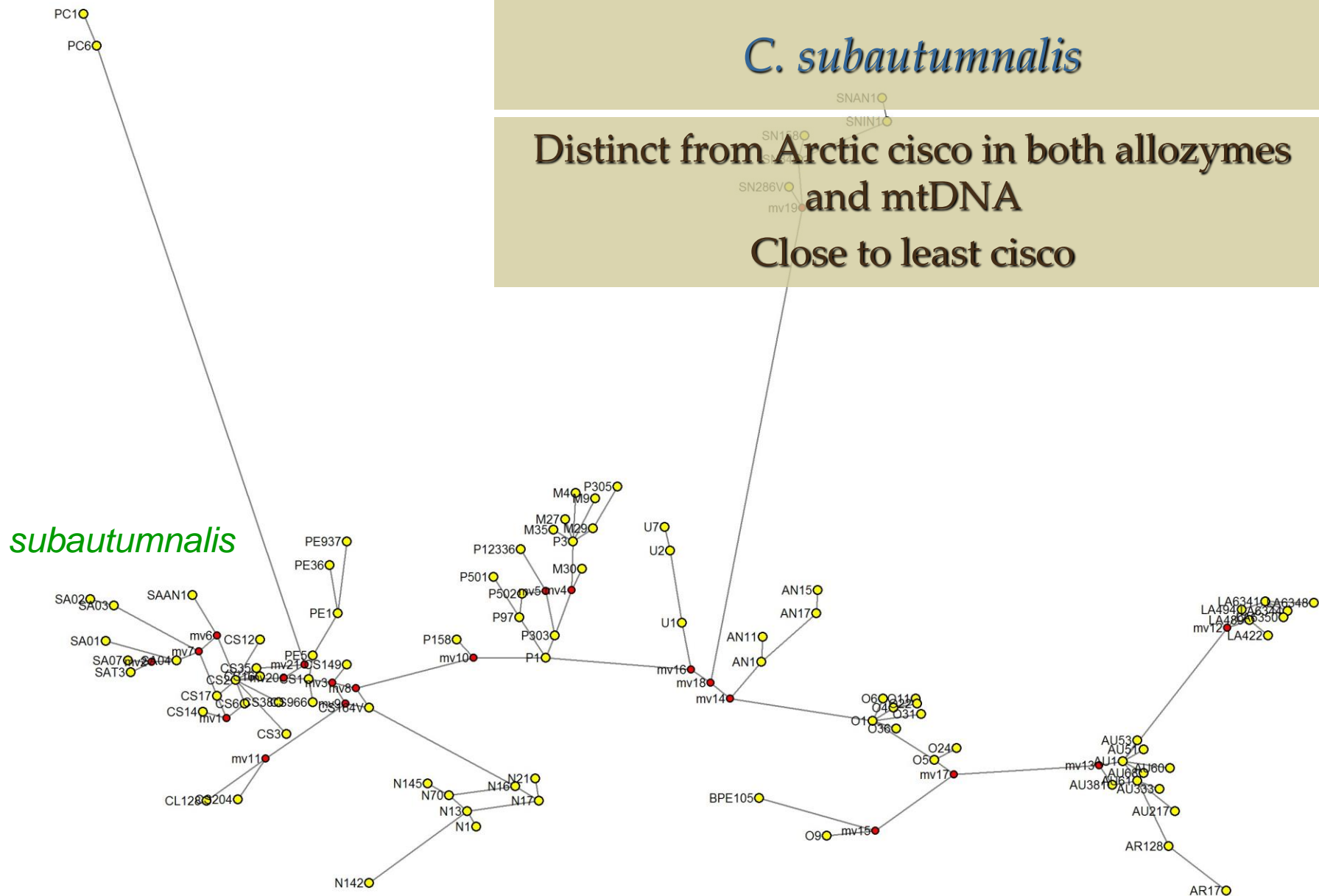
Coregonus subautumnalis Kaganovsky in Berg, 1932
Kodyreva River (Penzhina River basin), 26/09/2004



Coregonus subautumnalis
Kaganovsky in Berg, 1932



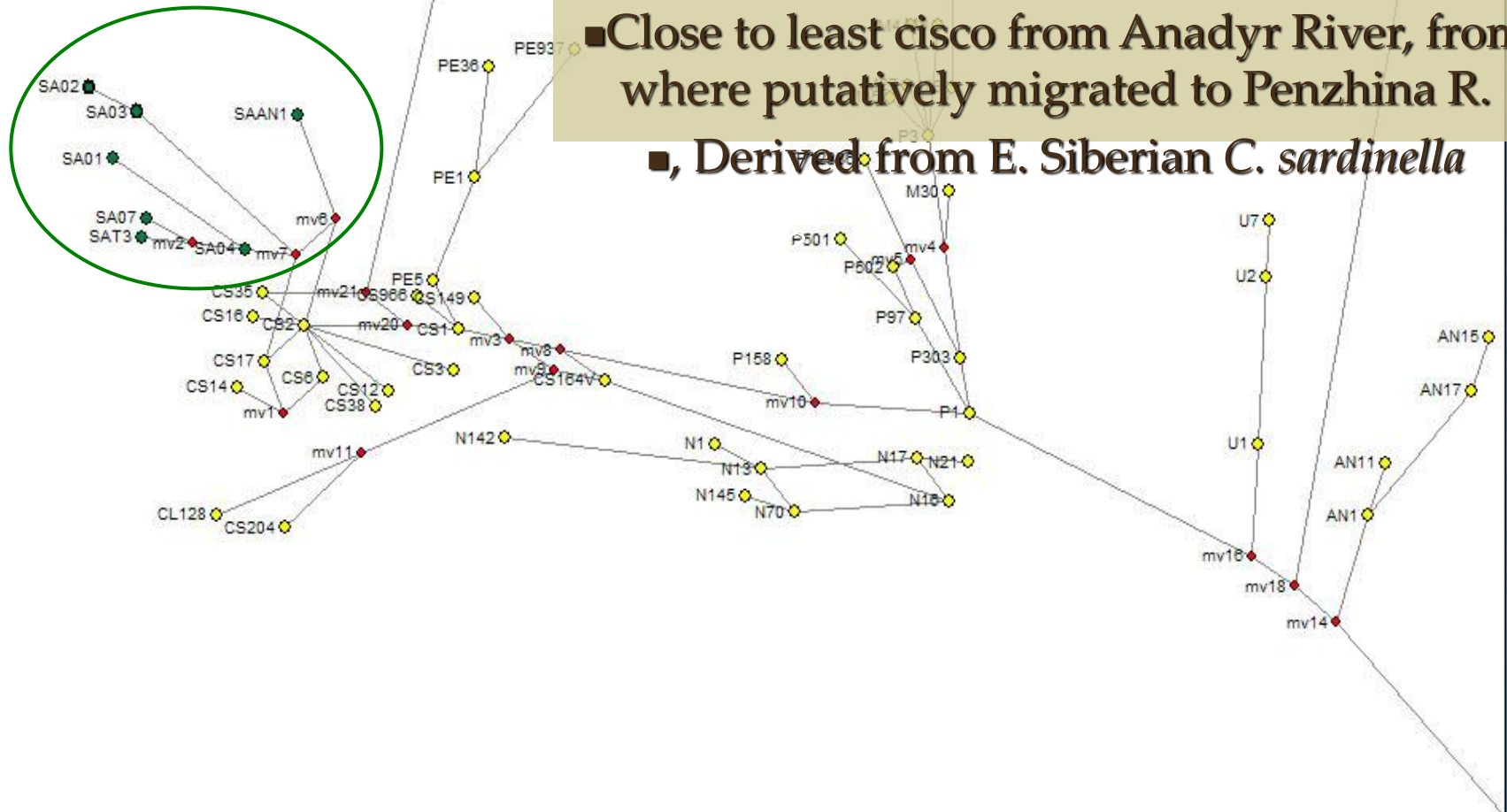
Coregonus + Stenodus + Prosopium MSN among haplotypes



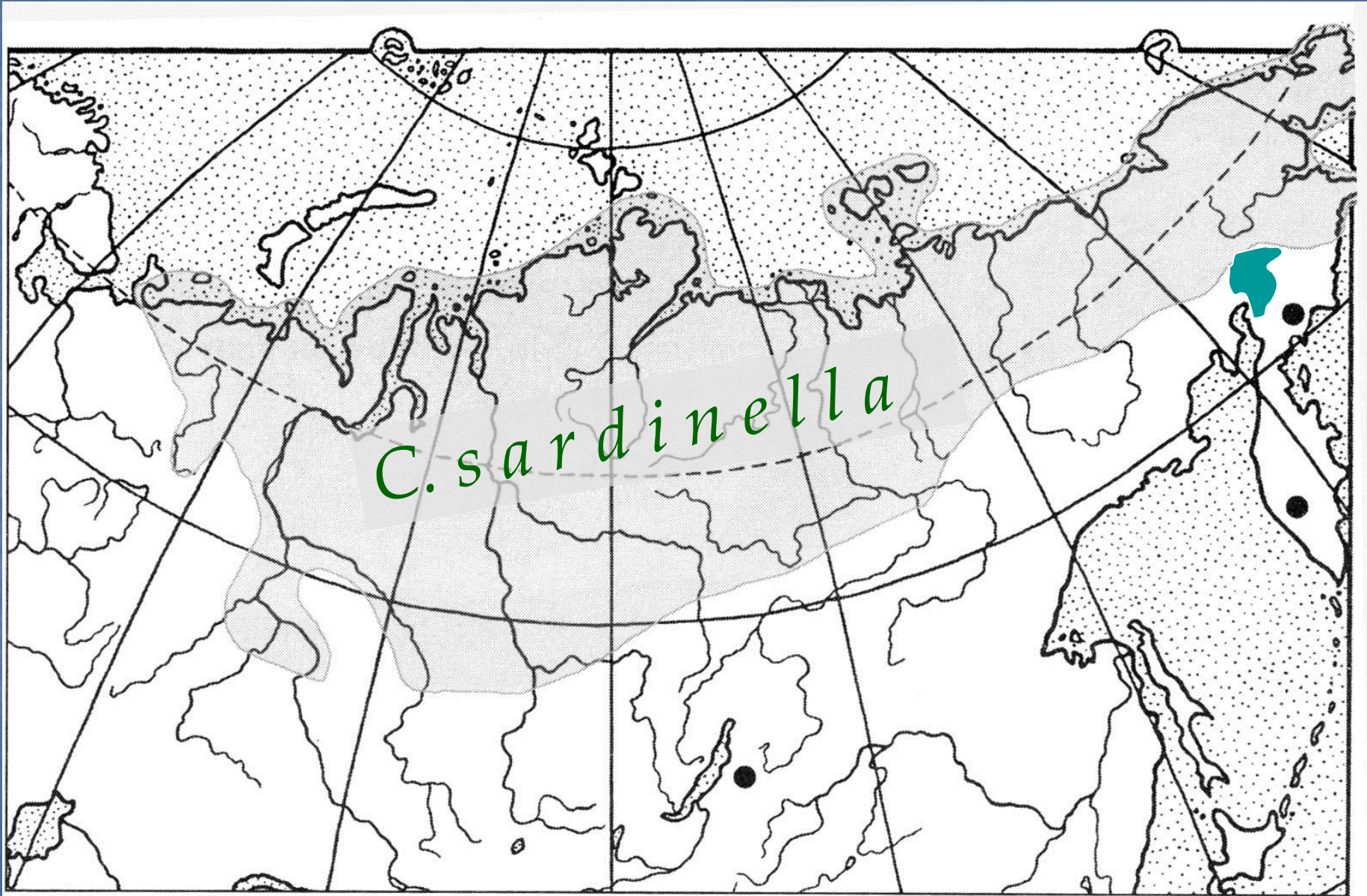
C. subautumnalis

- Belongs to least cisco complex
- Distinct from typical *C. sardinella* from the Arctic Sea basin
- Close to least cisco from Anadyr River, from where putatively migrated to Penzhina R.
- Derived from E. Siberian *C. sardinella*

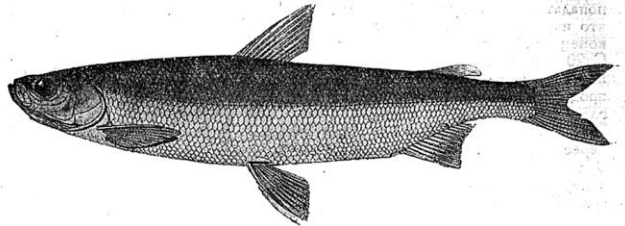
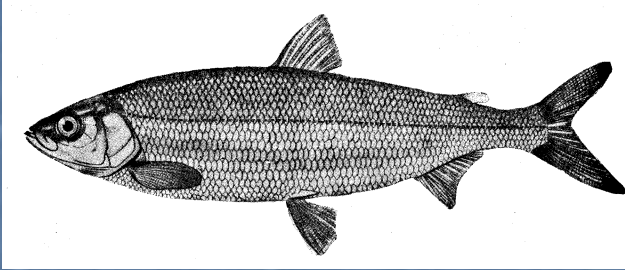
subautumnalis



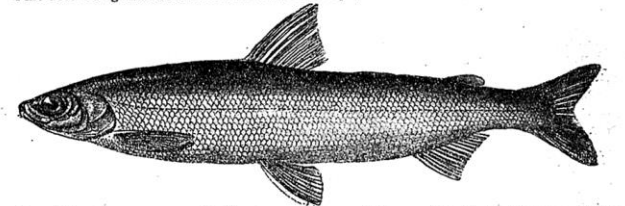
C. sardinella range
(Atlas of Freshwater Fishes of Russia, 2004)



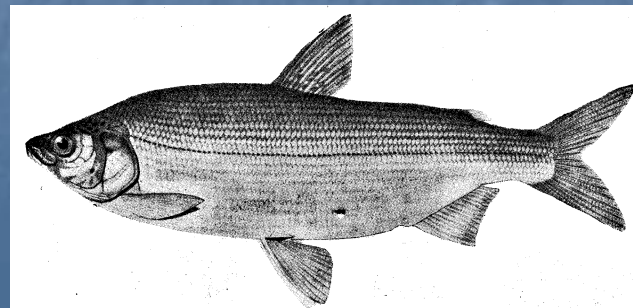
albula / sardinella complex

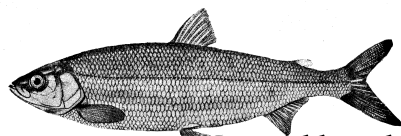


Фиг. 185. *Coregonus sardinella*. Колымка ниже Среднеколымска. 9 IX 1928. Нат. вел. 342 мм.

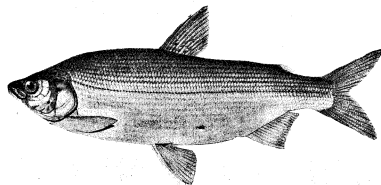


Фиг. 186. *Coregonus sardinella*. Лена. Нат. вел. 301 мм. (Из П. Г. Борисова, Рыбы о. Леня).

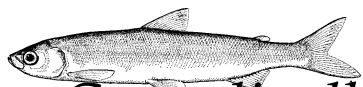




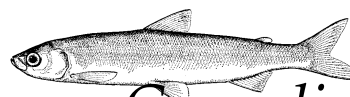
C. albula



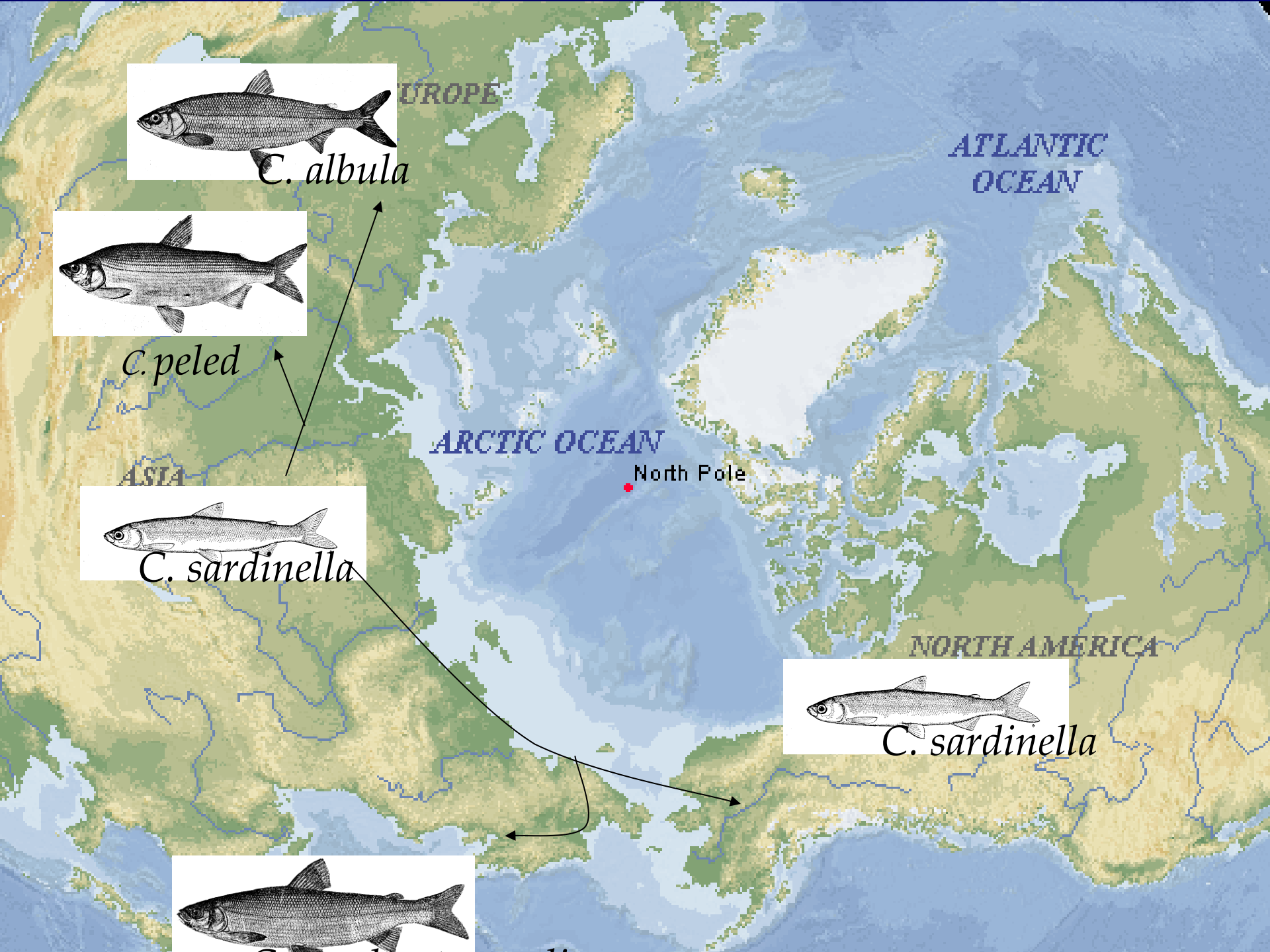
C. peled



C. sardinella



C. sardinella



Симпатрические формы сига

- Исследования генетической дивергенции близких симпатрических форм сига показали, что они практически всегда оказываются более родственными друг другу внутри водоема, чем между морфоэкологически сходными формами разных водоемов!

Аллопатрия + симатрия + интрогрессия (Bernatchez et al., 2001 etc.; Медников и др., 1998 и др.)



Транскриптомика – изучение генной экспрессии

Molecular Ecology (2006) 15, 1239–1249

doi: 10.1111/j.1365-294X.2005.02

Parallelism in gene transcription among sympatric lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill) ecotypes

1181 ген
на
микрочипе
3557

Cliff Lake



Indian Pond



Сокращение мышц –
Энергетический метаболизм -

парвальбумин β
 γ -кристаллин
энолаза-1
АТФ-синтаза



normal WF



dwarf WF



Coregonus artedii

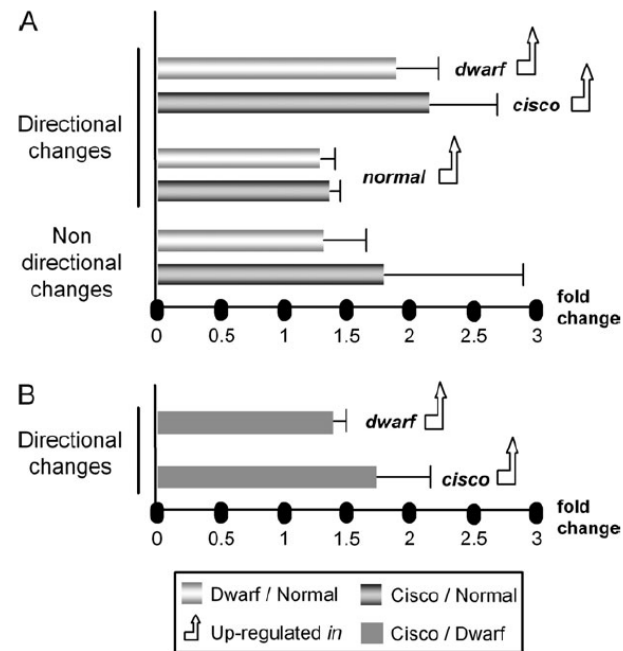


FIG. 3.—(A) Mean differential gene expression (fold change) between cisco and normal ecotype (this study) and between dwarf and normal ecotypes, modified from Derome et al. (2006), applying a Bonferroni correction. For each gene/group comparison, fold change is the ratio of the highest gene expression mean divided by the lowest. For example: fold change of upregulated genes in cisco relative to normal whitefish ecotype is gene expression mean in cisco divided by those in normal whitefish ecotype. (B) Mean differential gene expression (fold change) between cisco and dwarf ecotype (this study).

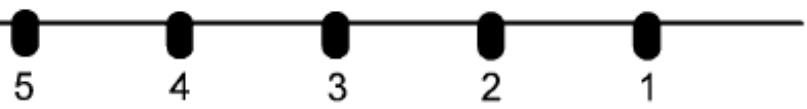
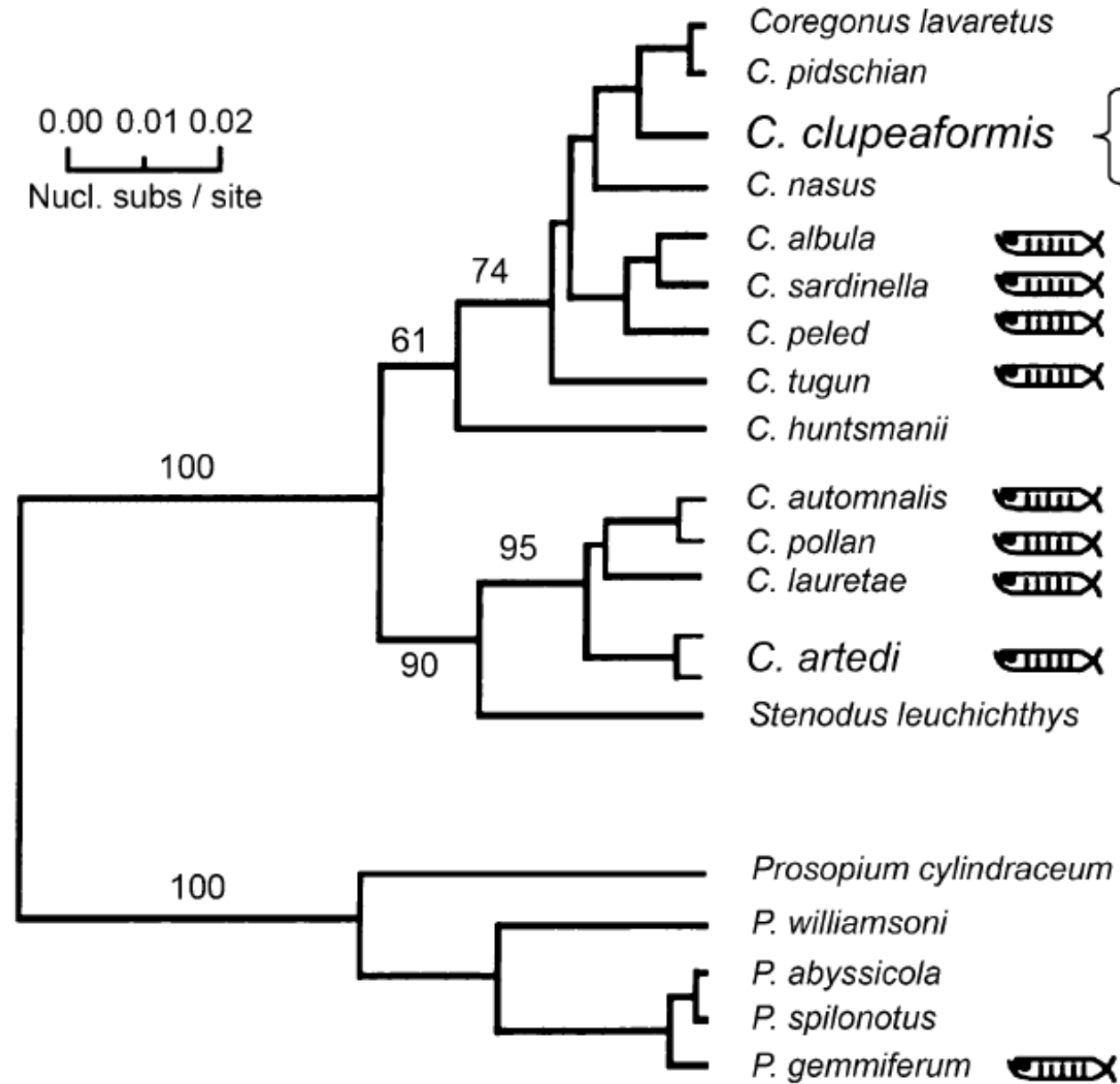
N. Derome and L. Bernatchez 2006 Mol Biol Evol

The Transcriptomics of ecological convergence between 2 limnetic coregonine fishes (Salmonidae) Universite Laval, Quebec, Canada

Coregonus artedii

Гены главного белка быстрых мышц и катаболические гены кристаллинов - те же гены, что и у карликового сига.

0.00 0.01 0.02
 Nucl. subs / site



: limnetic

Parallelism in gene transcription among sympatric lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchill) ecotypes

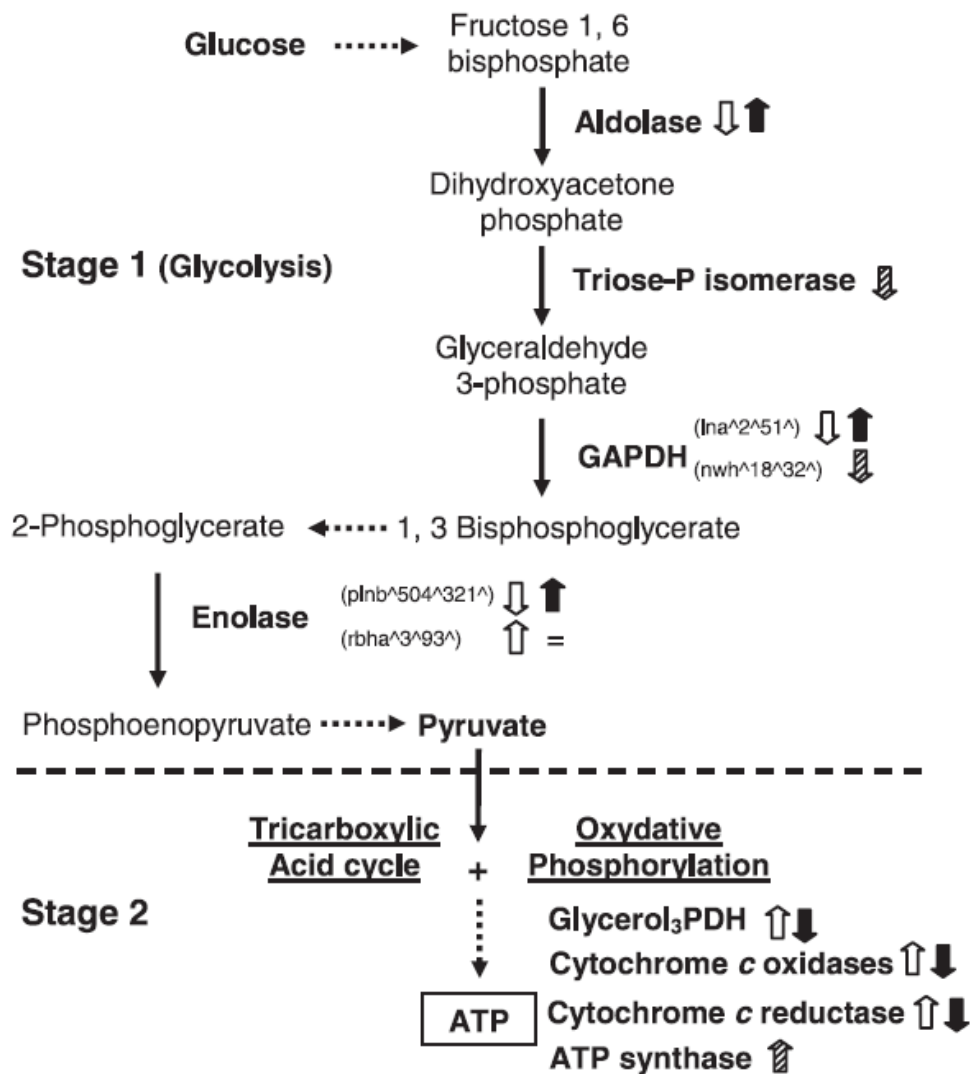


Fig. 2 Differential gene expression in energetic metabolism network (simplified). Arrows represent gene regulation changes: diagonally striped for directional parallel changes, white for Cliff Lake population (left) and black for Indian Pond population (right). '=' means no differential expression. EST clones are indicated in parentheses when different (see Tables 1 and 2).



normal WF



dwarf WF

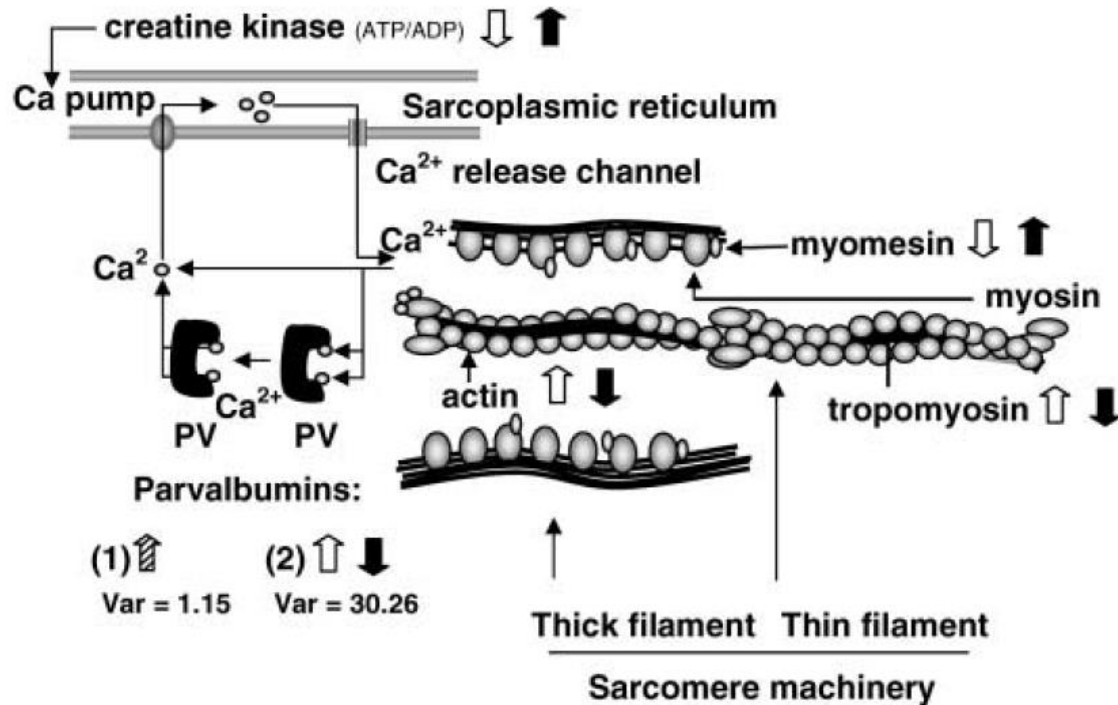


Fig. 3 Differential gene expression in muscle contraction regulation network. During relaxation phase, Ca²⁺ is bound to parvalbumin (PV). Ca²⁺ returns to the sarcoplasmic reticulum (SR) via a Ca²⁺ pump activated by ATP modulated by creatine kinase. This establishes the next contraction phase wherein Ca²⁺ is released from the SR, thereby removing contraction inhibition of tropomyosin. This allows interaction between actin and myosin, leading to muscle contraction. Arrows represent gene regulation changes: diagonally striped for directional parallel changes, white for Cliff Lake population (left) and black for Indian Pond population (right). EST clones are indicated in parentheses when different (see Tables 1 and 2). (1): nwh^{20^43^}[P], nwh^{10^49^}[P], nwh^{18^44^}[P], nwh^{11^85^}[P], nwh^{6^27^} matched to (AF538283) parvalbumin beta variant, up-regulated in both dwarf populations. (2): nwh^{1^27^}[P], nwh^{19^62^}[P], nwh^{11^86^}[P] and nwh^{10^26^}[P] matched to (SSPRVB1) parvalbumin beta variant, and nwh^{20^13^}[P] matched to (SSPRVB2) parvalbumin beta variant, both of them are up-regulated in Cliff Lake dwarf population and down-regulated in Indian Pond dwarf population. 'Var' indicates mean variance of gene expression among dwarf and normal ecotypes in both lake populations.

Coregonus clupeaformis – анализ транскриптома (Jeukens et al., 2010 MolEcol)

The transcriptomics of sympatric dwarf and normal lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* spp., Salmonidae) divergence as revealed by next-generation sequencing

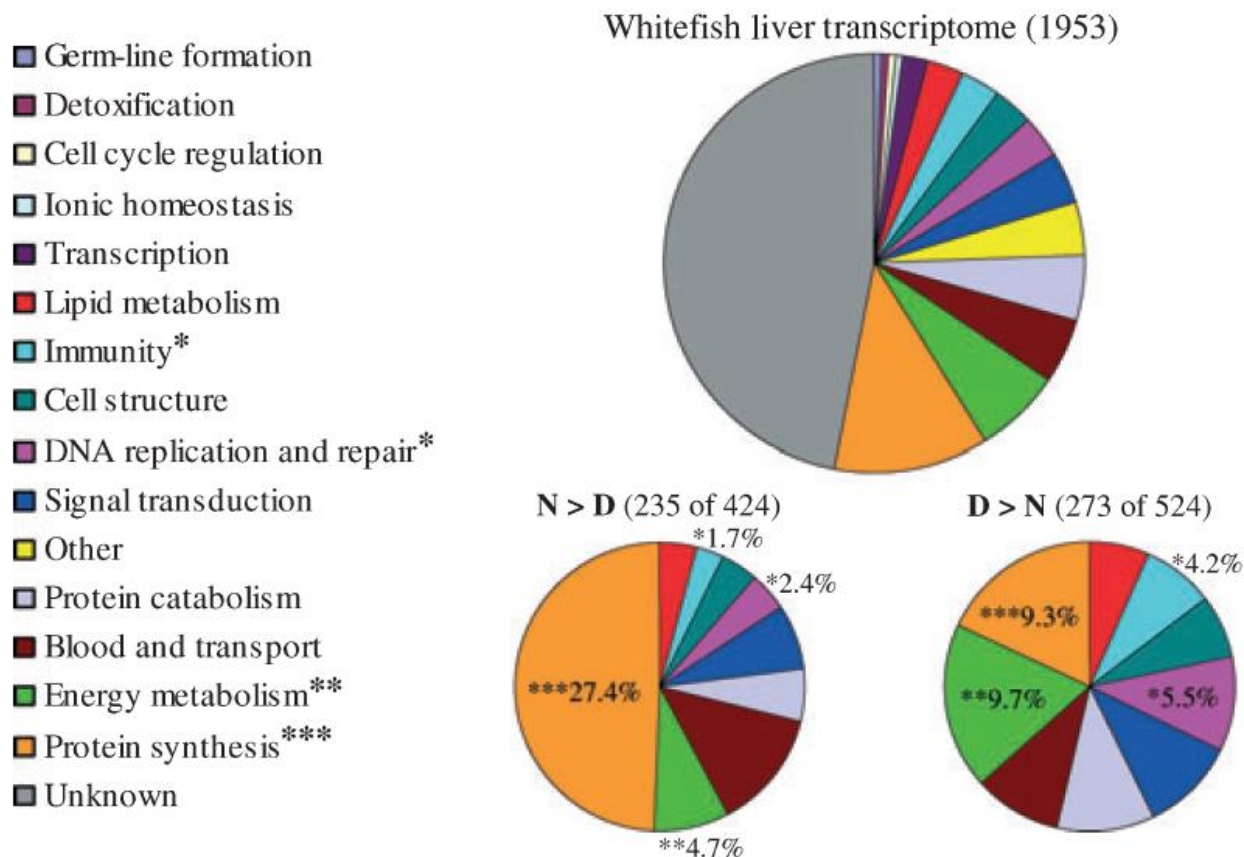
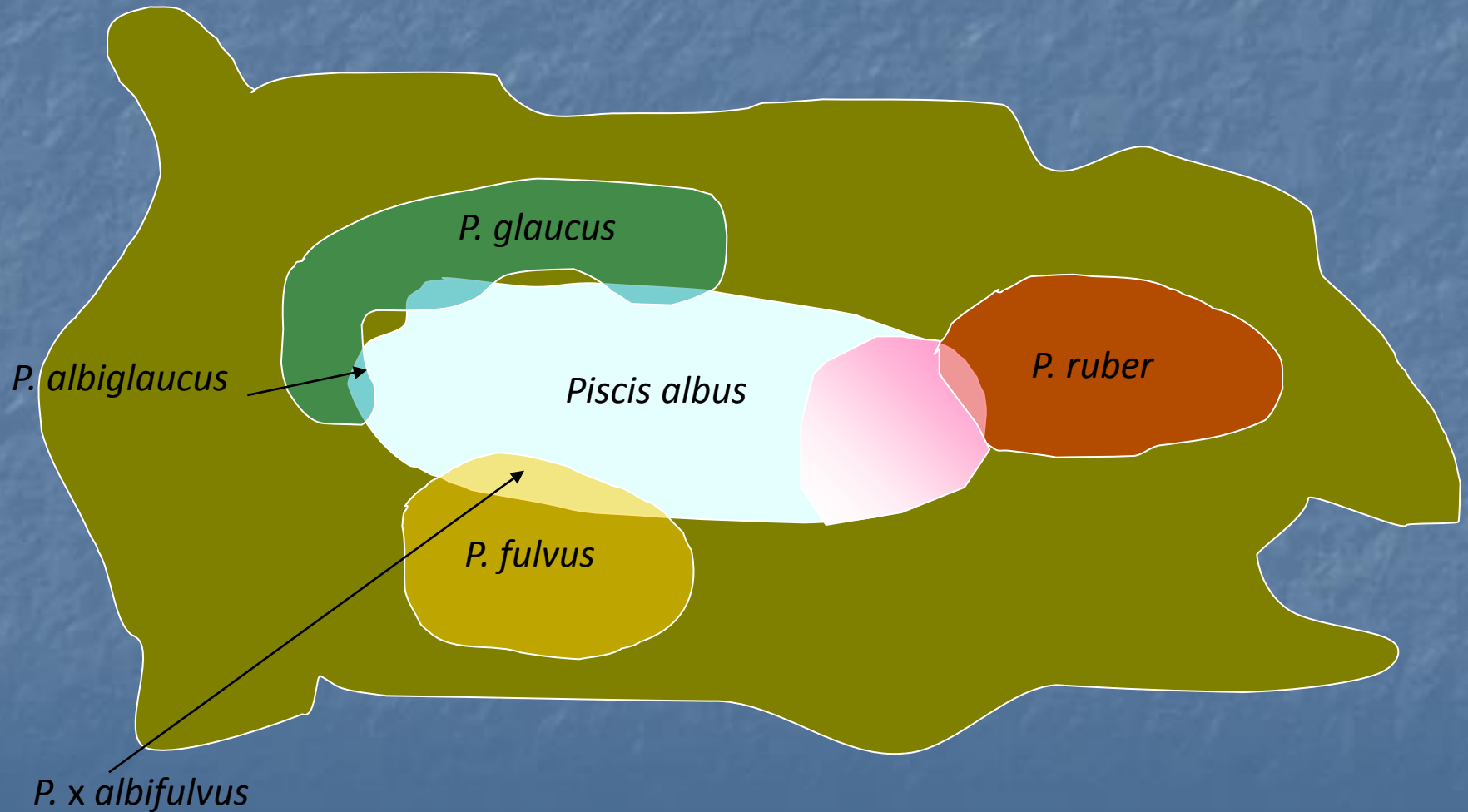


Fig. 2 Whitefish liver transcriptome divided into functional gene categories. Functional categories described in Table S1 (Supporting information) (Unknown: no Gene Ontology (GO) biological process term). Between parentheses: number of contigs represented; N > D: contigs significantly overexpressed in normal whitefish (χ^2 test, ≥ 10 reads, q -value ≤ 0.01); D > N: contigs significantly overexpressed in dwarf whitefish (χ^2 test, ≥ 10 reads, q -value ≤ 0.01); N > D and D > N: only nine major categories are represented, percentages are relative to the total number of overexpressed contigs; * P -value ≤ 0.05 (Fisher's exact test between N > D and D > N); ** P -value ≤ 0.01 ; *** P -value ≤ 0.001 .

Симпатрическое + сетчатое видообразование и таксономические проблемы



Гибридизация и море

Int. J. Mol. Sci. **2009**, *10*, 3836-3860; doi:10.3390/ijms10093836

International Journal of **Molecular Sciences**

ISSN 1422-0067

www.mdpi.com/journal/ijms

Review

Reticulate Evolution and Marine Organisms: The Final Frontier?

Michael L. Arnold ^{1,*} and Nicole D. Fogarty ²

¹ Department of Genetics, University of Georgia, Athens, GA 30602, USA

² Department of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, Florida 32306-4295, USA;

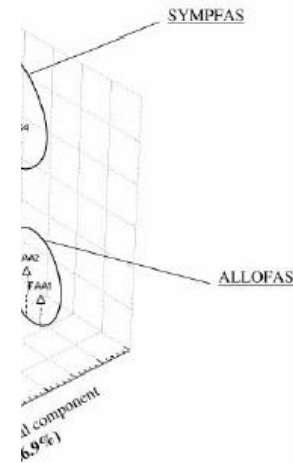
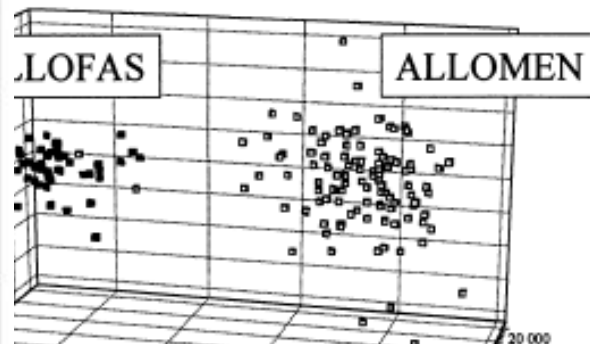
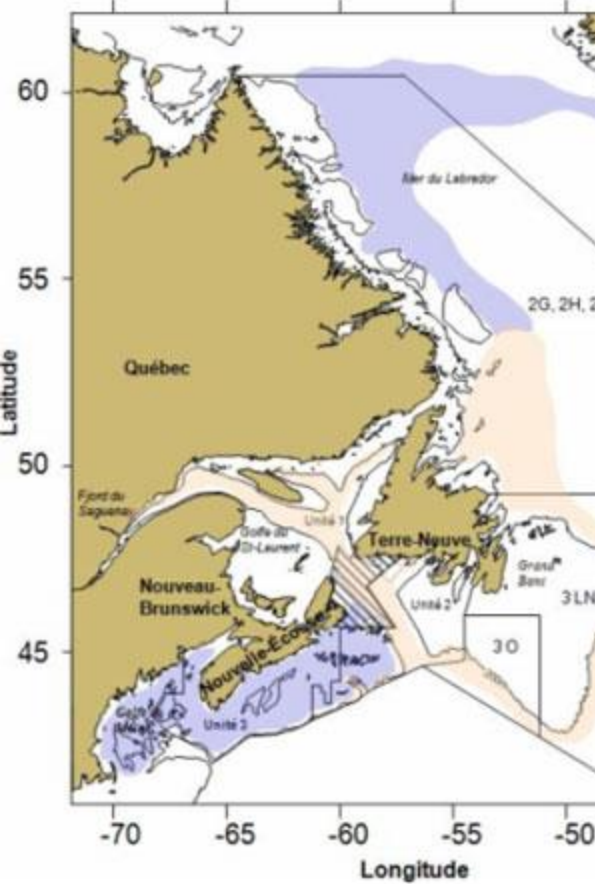
Существующие данные «поддерживают гипотезу, что естественная гибридизация менее обычна у морских рыб...»

Hubbs, C.L. Hybridization between fish species in nature. *Syst. Zool.* **1955**, 4, 1-20.

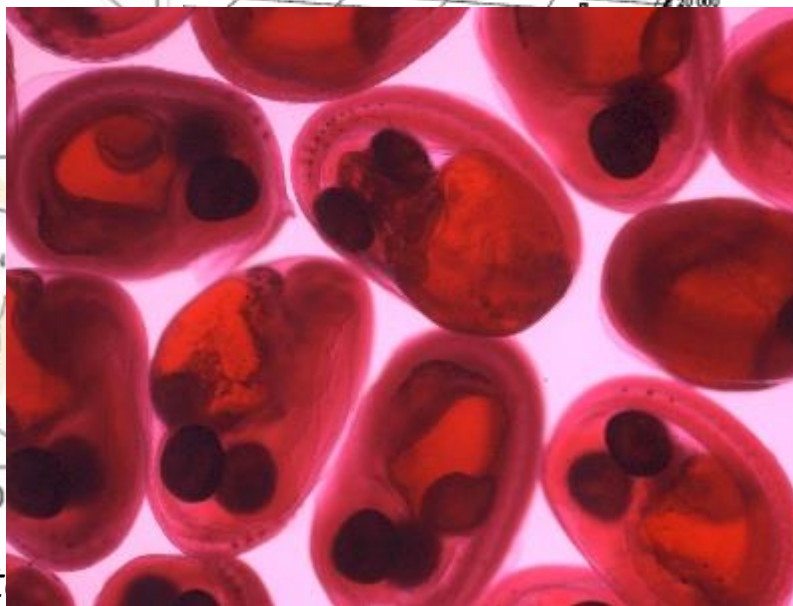
«...It is possible that in the marine realm reticulate evolution occurs at a similar frequency to that encountered for many non-marine clades, but the difficulty in collecting/observing the organisms has limited its detection»

Возможно, что в морском царстве сетчатая эволюция происходит с частотой, сходной с наблюдаемой во многих не-морских кладах, однако трудности сбора/наблюдения организмов являются факторами, ограничивающими ее обнаружение

Gardner, J.P.A. Hybridization in the sea. *Adv. Mar. Biol.* **1997**, 31, 1-78.

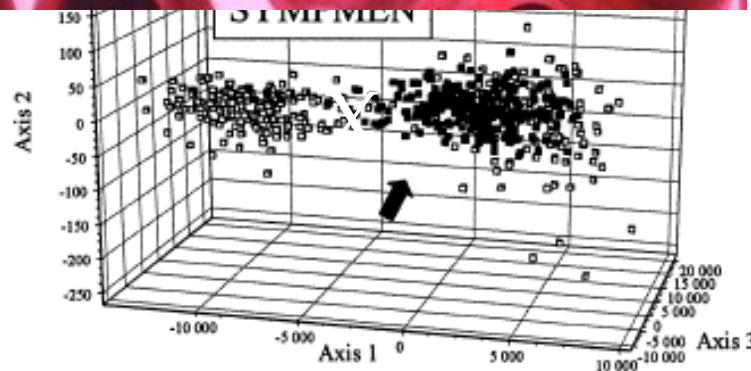


...samples in a three multidimensional space defined by ... (up to) are shown in percentage (%). The four groups described in Table 1.



ive hybridization
arine example. Mol.

Sebastes mentenator



S. fasciatus

the Factorial Correspondence Analysis (FCA) showing redfish individuals in a multidimensional space

Групперы р. *Plectropomus* (сем. Serranidae)

P. maculatus X *P. leopardus*

Ядерная и мтДНК (van Herwerden et al. Contrasting patterns of genetic structure in two species of the coral trout *Plectropomus* (Serranidae) from east and west Australia: Introgressive hybridisation or ancestral polymorphisms. *Mol. Phylogenet. Evol.* 2006, 41, 420-435.

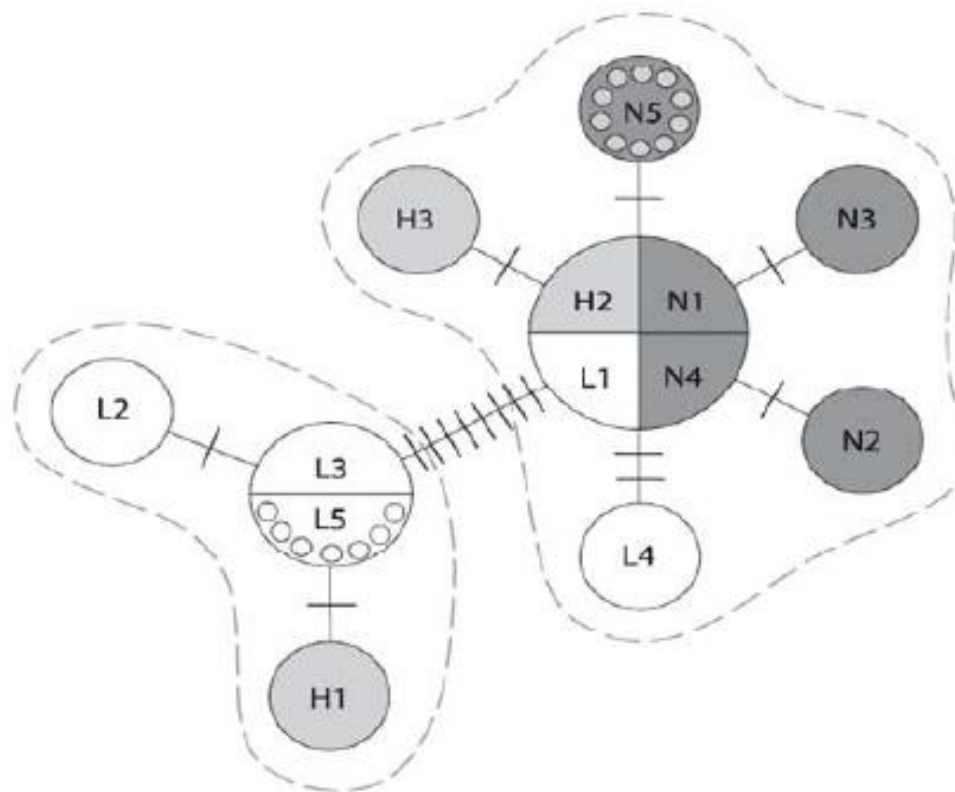
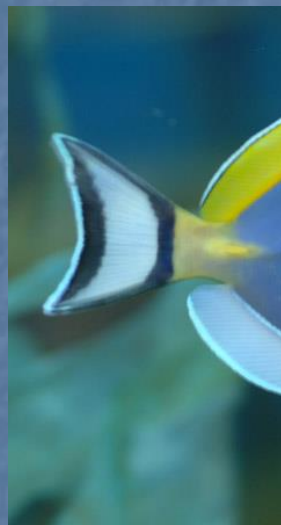







X



РЫБЫ

Marie et al. H



-  *A. leucosternon* from Christmas Island
-  *A. leucosternon* from Cocos Island
-  *A. cf. leucosternon* from Christmas Island
-  *A. nigricans* from Christmas Island
-  *A. nigricans* from Cocos Island
- | One change
- | Clades

ormes)

dy. Coral Reefs



Pomacanthidae (Perciformes)

Pyle, Richard L.; Randall, John E., 1994: A review of hybridization in marine angelfishes Perciformes: Pomacanthidae. *Environmental Biology of Fishes*. November; 411-4: 127-145



Рыбы-флейты *Aulostomus strigosus* x *A. maculatus*

B. W. Bowen, L. Bass, A. Rocha, S. Grant, R. Robertson Phylogeography of the trumpetfishes (*Aulostomus*): ring species complex on a global scale. *Evolution*, 55(5), 2001, pp. 1029–1039.



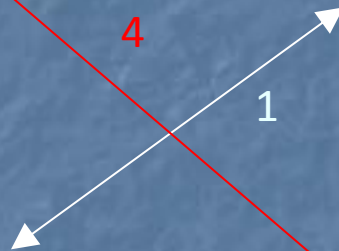
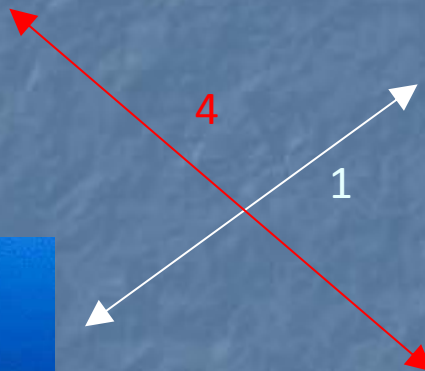
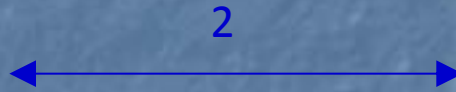
Морские черепахи (Cheloniidae)

Karl et al. 1995 Hybridization Among the Ancient Mariners: Characterization of Marine Turtle Hybrids With Molecular Genetic Assays. J. Hered.

Логгерхед - *Caretta caretta*



Бисса - *Eretmochelys imbricata*



Атлантическая ридлея - *Lepidochelys ketpii*

Зеленая черепаха - *Chelonia mydas*

Морские котики р. *Arctocephalus*

A. gazella x *A. tropicalis*;

A. gazella x *A. forsteri*;

A. tropicalis x *A. forsteri*

A. gazella x *A. tropicalis* x *A. forsteri*

A. gazella



A. forsteri



A. tropicalis

Беспозвоночные

- Кораллы *Montastraea* и *Acropora*
- Двустворчатые моллюски *Mytilus* и *Bathymodiolus*
- Морские ежи *Strongylocentrotus*
- Морские звезды *Asterias*
- Мизиды *Mysis*
- Морские желуди *Tetraclita*



Протисты

- Диатомея *Pseudonitzschia*



Условия для гибридизации и сетчатой эволюции

- Симпатрия близких видов
- Генетическая совместимость
- Высокая плодовитость
- Незрелость механизмов распознавания «свой - чужой»
- Низкая численность одного из видов («на безрыбье...»)
- Гомогенизация среды, разрушение и перестройки экологических ниш
- Инвазии / интродукции

Последствия гибридизации

- Спонтанные стерильные гибриды F_1 (эволюционный тупик)
- $F_1 \Rightarrow F_2 \Rightarrow F_N$ - гибридогенное видообразование, появление нового вида
- Интрогрессия с генетическим «загрязнением» части популяций вида-реципиента», возможно, повышающая адаптивные возможности
- Исчезновение видов, особенно редких (Rhymer & Simberloff 1996 Extinction through hybridization and introgression - Annual Review of Ecology and Systematics)
- ...

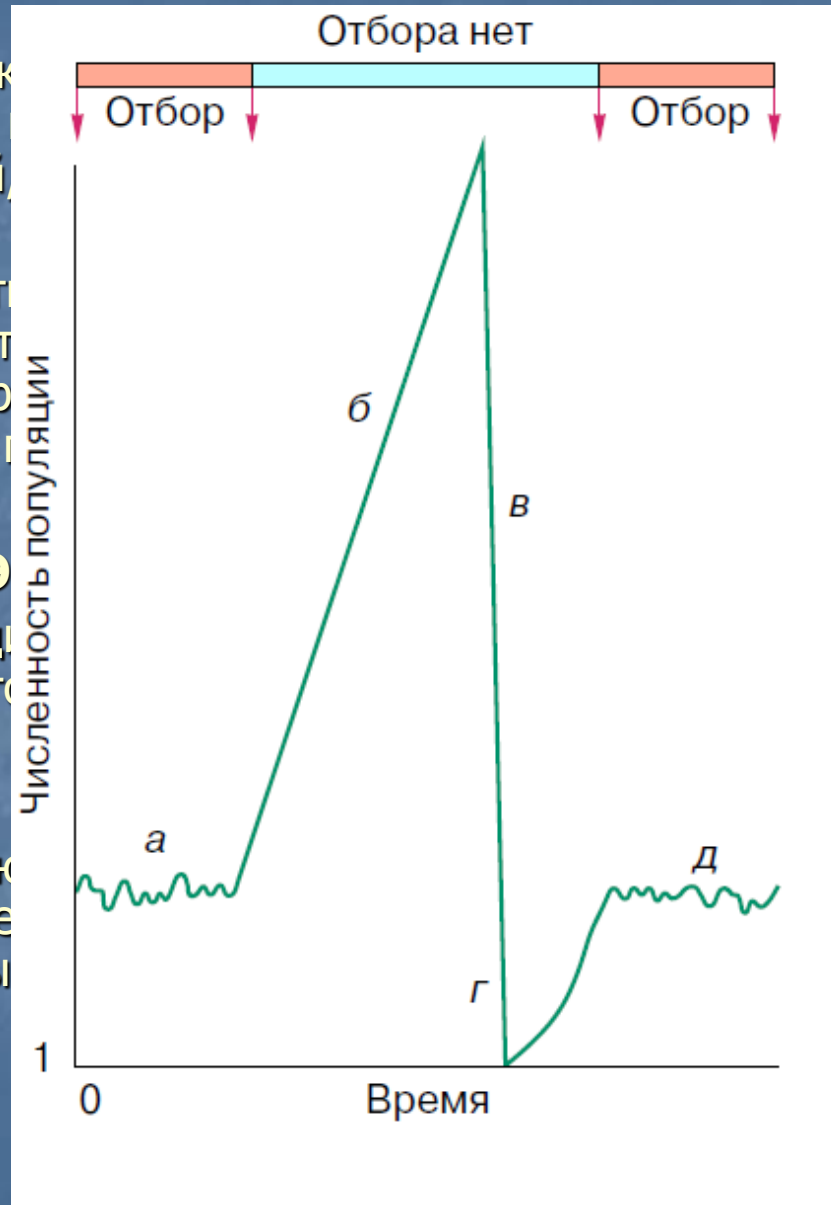
Роль отбора

- Не только и не столько дивергентным путем, в равновесии со средой, экосистема «держит»

- При симпатрии адаптации неполной изоляции от и генетическое (которое не кодирующей части г

Жерихин Вл. Вас. и Э. «Когерентная эволюция» эволюция возможна только в нише.

«Некогерентная эволюция» катастрофических преобразований претерпевают быстро слияние в результате



происхождении видов в динамическом равновесии, до тех пор пока виды сохраняются

адаптация/раса/вид при морфологическом, так как — структурным генам и

в стабильном состоянии, адаптации к своей

эпохи (кризисов) виды подвержены адаптивной радиации,

ОСНОВНЫЕ ВЫВОДЫ

- Симпатрическое видообразование возможно и широко распространено у рыб
- Гибридизация (поток генов между видами) ведет не только к исчезновению, но и возникновению новых и изменению генофонда существующих видов
- Сетчатая эволюция (гибридогенное видообразование, интрогрессия, и, возможно, горизонтальный перенос генов) – важные механизмы быстрой адаптации к динамично меняющейся среде



Спасибо
за
внимание!
!



The Ugly
Duckling is
growing up

Khiva
Bukhara Samarkand
The Great Silk Road