

MAŁGORZATA PILOT*

*Muzeum i Instytut Zoologii PAN
Wilcza 64, 00-679 Warszawa
E-mail: mpilot@miiz.waw.pl*

MECHANIZMY PROWADZĄCE DO RÓŻNICOWANIA GENETYCZNEGO MIĘDZY POPULACJAMI W OBRĘBIE GATUNKU

CZYNNIKI PROWADZĄCE DO GENETYCZNEGO RÓŻNICOWANIA SIĘ POPULACJI

Proces genetycznego różnicowania się populacji w obrębie gatunku jest pierwszym etapem specjacji i jego zrozumienie jest kluczowe dla postępu badań nad ewolucją. Ekologiczne mechanizmy kontrolujące przepływ genów między populacjami, leżące u podstaw tego procesu, są jednak wciąż słabo poznane. Według klasycznej genetyki populacji o genetycznym różnicowaniu się populacji decydują głównie czynniki geograficzne, takie jak fizyczna izolacja, np. na wyspach morskich czy też wyspach środowiskowych, oraz bariery topograficzne, takie jak rzeki czy pasma górskie, całkowicie lub częściowo ograniczające możliwość dyspersji osobników (HARTL i CLARK 1997, AVISE 2000). Czynnikiem izolującym może też być odległość geograficzna. W populacji o ciągłym i bardzo rozległym zasięgu, mimo braku fizycznej izolacji, możliwość swobodnego krzyżowania się osobników jest ograniczana przez zasięg ich dyspersji. W wyniku tego powstaje zależność między odległością geograficzną dzielącą dane osobniki a dystansem genetycznym między tymi osobnikami. U gatunków o dalekich zasięgach dyspersji ta zależność jest słabsza niż u gatunków o krótszych zasięgach dyspersji.

Innym ważnym czynnikiem wpływającym na genetyczną strukturę populacji jest historia ewolucyjna danego gatunku. Współczesne zróżnicowanie genetyczne między populacjami może być skutkiem fragmentacji zasięgu

geograficznego gatunku w przeszłości, np. w wyniku izolacji w różnych refugiach lodowcowych podczas zlodowaceń plejstoceny. W Plejstocenie wraz z cyklicznymi zmianami klimatu, prowadzącymi do kolejnych zlodowaceń i interglacjalów, dochodziło do cyklicznych zmian zasięgu gatunków. Wiązało się to na przemian z wymieraniem i ekspansją terytorialną skrajnie położonych populacji, co każdorazowo prowadziło do istotnych zmian w puli genowej. W najzimniejszych okresach te gatunki, które nie były w stanie przeżyć w warunkach tundrowych, miały zasięgi ograniczone do tzw. refugium lodowcowych. W Europie istniały trzy główne refugia: iberyjskie, apenińskie i bałkańskie (TABERLET i współaut. 1998). Populacje izolowane od siebie w różnych refugiach lodowcowych ewoluowały niezależnie. Wskutek niskich liczebności silnie podlegały one działaniu dryfu genetycznego (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dryf genetyczny* w tym zeszycie KOSMOSU), powodującego losowe zanikanie alleli w polimorficznych loci, w wyniku czego różnicowały się one między sobą. Ponieważ warunki środowiskowe mogły się różnić pomiędzy poszczególnymi refugiami, populacje takie mogły się również różnicować pod wpływem doboru naturalnego. Gdy następnie zasięgi gatunków poszerzały się na północ, populacje z różnych refugium już silnie różniły się między sobą. Dodatkowo, ekspansji terytorialnej

*Małgorzata Pilot jest stypendystką Fundacji na rzecz Nauki Polskiej w ramach grantu wspomagającego dla laureatów Programu Kolumb.

towarzyszyła utrata zmienności genetycznej. Było to związane z tzw. efektem założyciela, polegającym na tym, że nowe populacje były zakładane przez niewielką liczbę migrujących osobników i w związku z tym różniły się one genetycznie (z przyczyn losowych) od populacji macierzystych, a ich zmienność była niższa ze względu na niewielką liczbę założycieli. Wskutek wielokrotnego efektu założyciela zmienność genetyczna populacji z północnej Europy jest zazwyczaj niższa niż populacji z południowej Europy (HEWITT 2000).

Klasyczne badania filogeograficzne zajmowały się odtwarzaniem przebiegu rekolonizacji kontynentu przez poszczególne gatunki roślin i zwierząt po ostatnim zlodowaceniu, w oparciu o współczesne rozmieszczenie geograficzne odrębnych linii ewolucyjnych. W oparciu o takie badania zaproponowano między innymi generalny przebieg postglacjalnej rekolonizacji Europy, na podstawie pokrywających się stref kontaktu między odrębnymi genetycznie populacjami, które w wielu przypadkach są już klasyfikowane jako należące do odrębnych, siostrzanych gatunków (TABERLET i współaut. 1998). Czas rozdzielenia się tych odrębnych linii ewolucyjnych w wielu przypadkach był szacowany (w oparciu o stopień zróżnicowania między sekwencjami mitochondrialnego DNA i wiedzę o tempie mutacji badanego fragmentu mitochondrialnego DNA; patrz artykuł SPALIKA i PIWCZYŃSKIEGO „Rekonstrukcja filogenezy i wnioskowanie filogenetyczne w badaniach ewolucyjnych” w tym zeszycie KOSMOSU) na kilka milionów lat, czyli wczesny Plejstocen lub Pliocen, co sugerowało długoterminową separację geograficzną populacji reprezentujących te linie ewolucyjne (AVISE i współaut. 1998, TABERLET i współaut. 1998, HEWITT 2000).

Jednak nowsze badania, oparte o analizę mitochondrialnego DNA zachowanego w szczątkach plejstocenijskich ssaków, pokazały, że związek między relacjami filogenetycznymi a lokalizacją geograficzną badanych populacji nie zawsze oznacza długoterminową izolację genetyczną (LEONARD i współaut. 2000, BARNES i współaut. 2002, HOFREITER i współaut. 2004, VALDIOSERA i współaut. 2007). Badania kilku gatunków ssaków drapieżnych żyjących w Europie przed ostatnim zlodowaniem: hien jaskiniowych (*Crocota crocuta spelaea*), niedźwiedzi jaskiniowych (*Ursus spelaeus*) i niedźwiedzi brunatnych (*U. arctos*) pokazały, że poszczególne linie ewolucyjne tych gatunków

nie były izolowane geograficznie, jak to się obserwuje u współczesnych gatunków, lecz współwystępowały na terenie Europy (HOFREITER i współaut. 2004). Na tej podstawie autorzy postawili hipotezę, że obserwowana obecnie u wielu gatunków nielosowa struktura populacji jest tylko przejściowym efektem zlodowaceń. Zaproponowali oni model, w którym populacje różnicują się wskutek izolacji w różnych refugiach lodowcowych, następnie wskutek ekspansji terytorialnej dochodzi do kontaktu i wymieszania się różnych linii ewolucyjnych, aż do kolejnej izolacji w refugiach podczas kolejnego zlodowacenia. Jednak nie wszystkie wyniki badań nad plejstocenijskimi drapieżnikami są zgodne z tym modelem. Badania niedźwiedzi brunatnych z Alaski i zachodniej Kanady pokazały, że niedźwiedzie żyjące na tym obszarze w okresie między 60 a 35 tysiącami lat temu, a więc niedługo przed ostatnim maksimum zlodowacenia, charakteryzowały się nielosową genetyczną strukturą populacji (BARNES i współaut. 2002). Przy tym rozmieszczenie poszczególnych linii ewolucyjnych było bardzo podobne do tego obserwowanego współcześnie, natomiast same linie ewolucyjne sprzed 35 tysięcy lat różniły się od tych współczesnych. Zatem genetyczna struktura populacji utrzymała się pomimo wymiany linii ewolucyjnych. Według autorów świadczy to o tym, że genetyczna struktura populacji jest kształtowana przez stałe bariery, mogące mieć charakter topograficzny, lecz także ekologiczny (BARNES i współaut. 2002). Ta hipoteza jest sprzeczna z modelem zbieżności populacji do panmiksji, natomiast jest ona zgodna z wynikami badań nad genetyczną strukturą populacji u współczesnych ssaków o dalekich zasięgach dyspersji. Zgodnie z modelem HOFREITERA i współaut. (2004) populacje zwierząt o zasięgach dyspersji rzędu setek kilometrów powinny być panmiktyczne w skali Europy, gdyż od ostatniego zlodowacenia upłynęło dostatecznie dużo czasu, aby ich możliwości dyspersji umożliwiły całkowite wymieszanie się populacji pochodzących z różnych refugiów. Mimo to, u wielu takich potencjalnie panmiktycznych gatunków obserwuje się tzw. kryptyczną strukturę populacji, czyli strukturę, której nie można wytłumaczyć czynnikami historycznymi ani wpływem barier topograficznych. Widoczny jest natomiast związek między zróżnicowaniem genetycznym a różnicami ekologicznymi między populacjami.

EKOLOGICZNE MECHANIZMY RÓŻNICOWANIA SIĘ POPULACJI

Nielosową strukturę genetyczną stwierdzono między innymi u orka (*Orcinus orca*), bardzo mobilnych waleni, u których obserwowano przypadki dyspersji na odległości przekraczające 1000 km. Mimo tak dużej mobilności stwierdzono silne zróżnicowanie genetyczne między sympatrycznie występującymi populacjami. Populacje te różniły się między sobą składem pokarmu: jedna z nich żywiła się rybami, zaś druga ssakami morskimi (HOELZEL i współaut. 2007). Podobnie, u lisów polarnych (*Alopex lagopus*) stwierdzono zróżnicowanie genetyczne między grupami osobników, których dominującym pokarmem były lemingi, a tymi, które odżywiały się głównie pokarmem znalezionym na brzegu morza (DALÉN i współaut. 2005).

Nielosową strukturę genetyczną stwierdzono również u rysia kanadyjskiego (*Lynx canadensis*), badanego na obszarze obejmującym większość zasięgu tego gatunku (RUENESS i współaut. 2003). Wyróżniono trzy odrębne genetycznie subpopulacje, których rozmieszczenie odpowiadało podziałowi na trzy grupy odrębne pod względem demograficznym (tzn. o zsynchronizowanych cyklach populacyjnych). Podział ten odpowiadał także podziałowi kontynentu na trzy regiony klimatyczne: atlantycki, kontynentalny i pacyficzny. Jednym ze skutków tych różnic klimatycznych jest zróżnicowanie warunków śniegowych, które silnie wpływają na sukces rysia w polowaniach na główną ofiarę, zającą amerykańskiego. Z tych badań wyłania się złożona zależność między klimatem, oddziaływaniem drapieżnik-ofiara między rysiem a zającem, dynamiką populacji, a jej strukturą genetyczną (RUENESS i współaut. 2003, STENSETH i współaut. 2004).

U wilków (*Canis lupus*) z kanadyjskiej tundry stwierdzono genetyczną strukturę populacji zgodną z rozmieszczeniem poszczególnych stad ich głównych ofiar, karibu (CARMICHAEL i współaut. 2001). Na tej podstawie wywnioskowano, że poszczególne grupy wilczych watah z tamtego regionu są związane z konkretnymi stadami karibu i migrują wraz z nimi (CARMICHAEL i współaut. 2001), co zostało później potwierdzone badaniami radiotelemetrycznymi (MUSIANI i współaut. 2007). Zaobserwowano również znaczne różnice genetyczne pomiędzy migrującymi wilkami zamieszkującymi tundrę a sąsiadującymi z nimi, osiadłymi wilkami z lasów borealnych (CARMICHAEL i współaut. 2007, MUSIA-

NI i współaut. 2007). Badania w skali całego zasięgu wilka na kontynencie północnoamerykańskim pokazały, że dystanse genetyczne między poszczególnymi populacjami są skorelowane z wielkością różnic klimatycznych i różnic w typach środowisk zamieszkiwanych przez te populacje (GEFFEN i współaut. 2004). Badania europejskich wilków przyniosły podobne wyniki. U wilków z Europy Środkowo-Wschodniej wykryto Nielosową strukturę genetyczną, której nie można wyjaśnić ani barierami geograficznymi, ani izolacją populacji w przeszłości (PILOT i współaut. 2006). Stwierdzono natomiast, że zróżnicowanie genetyczne można wyjaśnić wpływem czynników środowiskowych, takich jak klimat, typy roślinności oraz skład gatunkowy ssaków kopytnych będących głównym pokarmem wilka (PILOT i współaut. 2006). Badania późno-plejstocenijskich populacji wilków z Alaski przyniosły potwierdzenie silnej zależności odrębnych genetycznie populacji od składu gatunkowego ofiar (LEONARD i współaut. 2007). Stwierdzono wyginięcie całej linii ewolucyjnej wilków (zidentyfikowanej w oparciu o analizę mitochondrialnego DNA) około 12500 lat temu. Osobniki należące do tej linii ewolucyjnej były morfologicznie i ekologicznie odrębne od wilków współcześnie zamieszkujących Amerykę Północną i ich wyginięcie było skorelowane z wyginięciem na tym obszarze ich ofiar – dużych ssaków kopytnych takich jak żubry i konie (LEONARD i współaut. 2007).

Większość autorów jest zgodnych co do tego, że najbardziej prawdopodobnym mechanizmem tłumaczącym zależność między genetyczną strukturą populacji a czynnikami ekologicznymi jest Nielosowa dyspersja, wynikająca z zależności osobników od lokalnego środowiska i lokalnych typów ofiar. A zatem dyspersja i jej efektywność (rozumiana jako odsetek osobników, które rozmnożyły się po odbyciu dyspersji) mogą być najważniejszym czynnikiem kształtującym genetyczną strukturę populacji u mobilnych ssaków takich jak duże drapieżniki czy walenie. Duża mobilność tych zwierząt minimalizuje wpływ czynników geograficznych na przepływ genów i szybko redukuje zróżnicowanie genetyczne będące skutkiem czynników historycznych, a zatem wpływ czynników ekologicznych może być wyraźnie widoczny. Można się jednak spodziewać, że czynniki ekologiczne odgrywają również istotną rolę w różnicowaniu

się populacji u mniej mobilnych zwierząt, są one jednak trudniejsze do wykrycia ze względu na silniejszą zależność od czynników geograficznych. Coraz liczniejsze prace dokumentujące wpływ czynników ekologicznych na genetyczną strukturę populacji u różnych gatunków drobnych kręgowców (np. MILLER-BUTTERWORTH i współaut. 2003, SPINKS i SHAFFER 2005, FUNK i współaut. 2009) oraz bezkręgowców (SPONER i ROY 2002) potwierdzają to przypuszczenie.

Natomiast mechanizm prowadzący do ograniczonej dyspersji (przemieszczania się osobników) i w rezultacie do ograniczonego przepływu genów między zróżnicowanymi ekologicznie populacjami nie został jeszcze dobrze poznany. Możliwe jest, że określone cechy fenotypowe osobników mogą decydować o efektywności ich dyspersji, a nawet o skłonności do dyspersji do pewnych środowisk. Przykładowo, osobniki większe mogą odnosić większy sukces rozrodczy w pewnym typie środowiska niż w innym; może mieć to związek m. in. z dostępnością danego rodzaju ofiar, obecnością drapieżników, lub warunkami klimatycznymi. O ile różnice fenotypowe są zdeterminowane genetycznie, może to doprowadzić do genetycznego różnicowania się populacji zamieszkujących różne środowiska. Zjawisko takie stwierdzono u sikory bogatki *Parus major* w Anglii. Stwierdzono, że osobniki genetycznie predysponowane do bycia większymi i cięższymi preferowały osiedlanie się w środowisku o niższym zagęszczeniu populacji, co spowodowało zróżnicowanie się ptaków żyjących w dwóch środowiskach (GARANT i współaut. 2005).

Choć mogą istnieć genetycznie zdeterminowane różnice w niszach ekologicznych między osobnikami (BOLNICK i współaut. 2003, GARANT i współaut. 2005), na preferencje środowiskowe osobników oraz ich sukces rozrodczy w określonym środowisku może również wpływać ich doświadczenie z okresu juvenilnego (DAVIS i STAMPS 2004, SLAGSVOLD i WIEBE 2007). Uczenie się wykorzystywania nowego środowiska obciążone jest pewnym kosztem, a zatem osobniki, które wybierają podczas dyspersji środowiska podobne do środowiska w miejscu urodzenia (i zasiedlone przez podobne ofiary) zwiększają swoje szanse na przeżycie i reprodukcję (RUENESS i współaut. 2003, GEFFEN i współaut. 2004, SACKS i współaut. 2004). A zatem efektywność dys-

persji może spadać wraz z rosnącymi różnicami między środowiskiem w miejscu urodzenia a nowym środowiskiem, na przykład wzdłuż gradientu środowiskowego. Badania behawioralne szerokiej grupy zwierząt kręgowych i bezkręgowych pokazały, że zwierzęta podczas dyspersji wykazują preferencje w stosunku do środowisk zawierających bodźce podobne do tych występujących w miejscu ich urodzenia (DAVIS i STAMPS 2004). Takimi bodźcami są cechy środowiska ważne dla przeżycia i reprodukcji, które mogą być łatwo i szybko rozpoznane w trakcie dyspersji (STAMPS i SWAISGOOD 2007). W przypadku drapieżników, obecność znajomych gatunków ofiar jest uważana za najważniejszy bodziec środowiskowy (np. SACKS i współaut. 2005, PILOT i współaut. 2006, CARMICHAEL i współaut. 2007). Dyspersja ze środowiska, w którym dominuje jeden typ ofiar, do środowiska, w którym ten konkretny typ ofiar jest nieliczny, może być ograniczona, nawet przy wysokich zagęszczeniach innych potencjalnych ofiar. Można się spodziewać, że takie preferencje prowadzą do podziału na odrębne genetycznie populacje wzdłuż płynnych granic środowiskowych nie przedzielonych fizycznymi barierami, pomimo dużej mobilności osobników (SACKS i współaut. 2008). A zatem skłonność do dyspersji do środowisk podobnych do środowiska w miejscu urodzenia stanowi mechanizm wiążący dietę, mechanizmy behawioralne regulujące sposób dyspersji osobników i genetyczną strukturę populacji.

Skłonność do dyspersji do podobnych środowisk może być silniejsza lub słabsza zależnie od rodzaju lub jakości środowiska w miejscu urodzenia, z czego może wynikać nierówne tempo przepływu genów między populacjami w dwóch kierunkach. Takie zjawisko ma miejsce np. w przypadku kojotów z Kalifornii. Stwierdzono u nich genetyczną strukturę populacji zgodną z podziałem na regiony biogeograficzne (SACKS i współaut. 2004). Badania radiotelemetryczne wykazały, że przyczyną obserwowanej struktury genetycznej jest ograniczona dyspersja między regionami (SACKS i współaut. 2005). W dodatku ta dyspersja jest asymetryczna: więcej osobników migruje z regionu górskiego do dolin niż w przeciwnym kierunku. Skutkiem takiego asymetrycznego przepływu genów jest „bariera genetyczna” zaczynająca się ostrą granicą pokrywającą się z granicą między regionami i kończąca się dyfuzyjnie w regionie doliny (SACKS i współaut. 2005).

Obok nielosowej dyspersji, na różnicowanie się populacji wpływają również inne czynniki behawioralne, takie jak struktura socjalna i system kojarzenia. Klasyczne modele genetyki populacji opisywały procesy zachodzące w populacjach złożonych z izolowanych geograficznie subpopulacji, zakładając, że te ostatnie są panmiktyczne. Tymczasem takie subpopulacje w rzeczywistości rzadko stanowią zbiór losowo krzyżujących się osobników, lecz zazwyczaj posiadają złożoną strukturę socjalną i złożone mechanizmy regulujące dostęp poszczególnych osobników do rozrodu, co prowadzi do tego, że również w obrębie poszczegól-

nych subpopulacji istnieje nielosowa struktura genetyczna (SUGG i współaut. 1996). Może to mieć istotny wpływ na procesy genetycznego różnicowania się populacji. Przykładowo, u wielu gatunków ssaków samice są filopatryczne, a samce wykazują tendencję do dyspersji na dalsze odległości. Prowadzi to do powstawania skupisk blisko spokrewnionych samic i w rezultacie do wyraźnej struktury genetycznej w mitochondrialnym DNA (dziedziczonym po matce), podczas gdy wskutek przepływu genów wynikającego z dyspersji samców populacja może pozostawać panmiktyczna pod względem zmienności jądrowego DNA.

KOJARZENIE ASORTATYWNE

Ważnym mechanizmem behawioralnym mogącym prowadzić do genetycznego różnicowania się populacji pomimo braku fizycznych barier dla przepływu genów jest kojarzenie asortatywne, czyli nielosowe kojarzenie się osobników podobnych do siebie pod względem pewnych cech fenotypowych, na przykład morfologicznych (takich jak umaszczenie czy wielkość ciała) lub behawioralnych (takich jak sygnał głosowy czy czas podejmowania rozrodu). Przykładowo, u ciernika (*Gasterosteus aculeatus*) stwierdzono kojarzenie asortatywne ze względu na wielkość ciała, prowadzące do istotnych różnic wielkości osobników między populacjami zamieszkującymi strumienie i środowiska morskie, oraz do zróżnicowania genetycznego między tymi populacjami (MCKINNON i współaut. 2004). U wielu gatunków ryb z rodziny pielęgnicowatych (Cichlidae) obserwuje się kojarzenie asortatywne ze względu na ubarwienie, które uważa się za jedną z głównych przyczyn specjacji w obrębie tej rodziny (np. VAN OPPEN i współaut. 1998, SEEHAUSEN i współaut. 2008). Kojarzenie asortatywne może również odgrywać ważną rolę w procesie genetycznego różnicowania się populacji mobilnych ssaków drapieżnych. Przykładowo, MUSIANI i współaut. (2007) stwierdzili, że osiadłe wilki z kanadyjskich lasów borealnych i migrujące wilki z tundry są genetycznie odrębne, mimo że podczas sezonu rozrodczego zamieszkują to samo środowisko (w wyniku migracji wilków tundrowych na południe). Sugeruje to możliwość kojarzenia asortatywnego, któ-

rego podstawę mogłyby stanowić znaczne różnice morfologiczne między tymi ekotypami (m. in. w umaszczeniu; patrz niżej). U dwóch siostrzanych gatunków żab amazońskich, *Physalaemus petersi* i *P. freibergi*, stwierdzono, że zróżnicowanie genetyczne jest silniej skorelowane z podobieństwem sygnałów głosowych niż z izolacją geograficzną (FUNK i współaut. 2009), co może wynikać z kojarzenia asortatywnego o podłożu behawioralnym. Ciekawego przykładu kojarzenia asortatywnego dostarczyły badania pokrzewki czarnołbistej (*Sylvia atricapilla*), wędrownego ptaka z rzędu wróblowych. Wykazano, że dwie populacje tego ptaka, które zimują allopatricznie na Półwyspie Iberyjskim i na Wyspach Brytyjskich, łączą się asortatywnie w pary na terenach lęgowych w południowych Niemczech i Austrii, na których populacje te występują sympatrycznie (BEARHOP i współaut. 2005). W tym przypadku podłożem kojarzenia asortatywnego były różnice w czasie przystępowania do rozrodu, natomiast czynnikiem selekcyjnym mógł być kierunek wędrowki. Ponieważ jest on dziedziczony, a potomstwo osobników z dwóch różnych populacji obiera kierunki pośrednie w stosunku do rodziców (HELBIG 1991), taki pośredni kierunek wędrowki może prowadzić w miejsca nieodpowiednie do zimowania. Z drugiej strony, w niektórych przypadkach obranie nowego kierunku wędrowki może zakończyć się sukcesem i prowadzić do szybkiej mikroewolucji (BERTHOLD i współaut. 1992).

ZRÓŻNICOWANIE GENETYCZNE MIĘDZY POPULACJAMI A DOBÓR NATURALNY

Choć duża część zmienności genetycznej między naturalnymi populacjami może być skutkiem ograniczonego przepływu genów w połączeniu z dryfem genetycznym różnicującym populacje w sposób losowy, ważnym czynnikiem różnicującym populacje jest również dobór naturalny (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO „Dobór naturalny” w tym zeszycie KOSMOSU). Stwierdzenie, czy zróżnicowanie genetyczne między naturalnymi populacjami jest skutkiem działania doboru naturalnego nie jest jednak proste. Istnieje szereg metod statystycznych umożliwiających wskazanie loci-kandydatów (ang. candidate loci), potencjalnie podlegających działaniu doboru (patrz artykuł przeglądowy NIELSEN 2005). Najczęściej stosowana metoda oparta jest na porównywaniu stopnia zróżnicowania genetycznego między populacjami w poszczególnych loci. Dobór rozrywający (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU) prowadzi do zwiększenia stopnia zróżnicowania genetycznego między populacjami. Gdy dany locus wykazuje istotnie większe zróżnicowanie genetyczne w porównaniu z innymi loci, może to być interpretowane jako wynik działania doboru (LEWONTIN i KRAKAUER 1973, BEAUMONT i BALDING 2004).

Identyfikacja locus potencjalnie podlegającego selekcji otwiera kolejny etap badań, którego celem jest stwierdzenie, czy zróżnicowanie genetyczne w tym locus jest skorelowane z jakąś formą zróżnicowania fenotypowego, czy obserwowane różnice fenotypowe mogą być determinowane przez mutacje w tym locus, oraz czy mogą one mieć charakter adaptacyjny. Najnowsze osiągnięcia w dziedzinie biologii molekularnej przyniosły możliwość badania zmienności genetycznej naturalnych populacji na poziomie całych genomów (LUKART i współaut. 2003, RATKIEWICZ 2006). Jedną z najważniejszych zalet tego podejścia jest możliwość identyfikacji genetycznego podłoża cech wpływających na dostosowanie, które są kluczowe dla doboru naturalnego (ELLEGRÉN i SHELDON 2008).

Przykładowo, analiza porównawcza genomów północnoamerykańskich wilków i psów umożliwiła identyfikację genu odpowiedzialnego za melanizm (czarne umaszczenie) występujące u przedstawicieli obu gatunków (ANDERSON i współaut. 2009). Analiza ta pozwoliła również na stwierdzenie, że mutacja powodująca melanizm pojawiła się pierwotnie u psów i została przeniesiona do populacji wilków w wyniku hybrydyzacji z psami. Zmutowany gen osiągnął wysoką frekwencję w populacjach wilków zasiedlających środowiska leśne, a porównanie jego zmienności ze zmiennością markerów neutralnych w obrębie genomu wilków sugeruje, że podlegał on pozytywnej selekcji w tych środowiskach (ANDERSON i współaut. 2009). Natomiast na północy kontynentu, w środowisku tundrowym, mutacja ta występuje bardzo rzadko. Znaczenie adaptacyjne umaszczenia u wilków jest najprawdopodobniej związane z jego wpływem na możliwość dostarczenia drapieżnika przez ofiary (ANDERSON i współaut. 2009). Jak wspomniano powyżej, istnieją przesłanki pozwalające przypuszczać, że zróżnicowanie genetyczne między populacjami kanadyjskich wilków z tundry i z lasów borealnych może wynikać z kojarzenia asortatywnego, które może opierać się m. in. na umaszczeniu.

Wraz z rosnącą liczbą organizmów, dla których został zsekwencjonowany cały genom, poszerzają się możliwości analizy zmienności genetycznej w skali całego genomu w populacjach dzikich zwierząt i roślin, gdyż zsekwencjonowany genom jednego gatunku oznacza możliwość badań wielu spokrewnionych gatunków (KOHN i współaut. 2006). Dlatego gwałtownie rośnie liczba badań prowadzących do identyfikacji genetycznego podłoża cech fenotypowych wpływających na dostosowanie w naturalnych populacjach. Badania te przynoszą wiedzę, która może w najbliższej przyszłości zaowocować syntezą ekologicznego i molekularnego podejścia w biologii ewolucyjnej (ELLEGRÉN i SHELDON 2008).

MECHANIZMY PROWADZĄCE DO RÓŻNICOWANIA SIĘ GENETYCZNEJ STRUKTURY POPULACJI A MECHANIZMY SPECJACJI

Ponieważ proces genetycznego różnicowania się populacji w obrębie gatunku jest pierwszym etapem specjacji, mechanizmy

specjacji bezpośrednio wynikają z mechanizmów prowadzących do genetycznego różnicowania się populacji. A zatem różni-

cowanie się geograficznie izolowanych populacji może prowadzić do specjacji allopatrycznej, zaś różnicowanie się populacji, które nie są rozdzielone barierami geograficznymi, wskutek oddziaływania czynników ekologicznych i behawioralnych, może prowadzić do specjacji sympatycznej. Różnicowanie się populacji wskutek jednoczesnego oddziaływania czynników geograficznych (np. odległości geograficznej), ekologicznych i behawioralnych może prowadzić do specjacji parapatrycznej.

W ciągu ostatnich dziesięcioleci specjacja allopatryczna była uważana za najważniejszy mechanizm powstawania nowych gatunków (MAYR 1963). Jednak w ostatnich latach prace teoretyczne pokazały, że możliwa jest również specjacja mająca charakter sympatyczny bądź parapatryczny. Te prace powstały przy zastosowaniu nowego podejścia teoretycznego, nazywanego dynamiką adaptacyjną (GERITZ i współaut. 2004), wywodzącego się z teorii gier ewolucyjnych. Badania z zastosowaniem tego podejścia pokazały między innymi, że gradienty środowiskowe mogą być przyczyną różnicowania się populacji, prowadzącego do specjacji, pomimo braku fizycznych barier ograniczających przepływ genów (DOBELI i DIECKMANN 2003, MIZERA i MESZENA 2003). Istnienie genetycznej struktury populacji u mobilnych ssaków o rozległych, ciągłych zasięgach zawierających gradienty środowiskowe jest zatem zgodne z przewidywaniami teoretycznymi.

Zastosowanie podejścia dynamiki adaptacyjnej umożliwiło wykazanie, że specjacja sympatyczna i parapatryczna są teoretycznie możliwe. Natomiast dobrze udokumentowane, rzeczywiste przykłady tego rodzaju specjacji są nieliczne, gdyż bardzo trudno jest dowieść, że dany przypadek specjacji nie był związany z jakimś rodzajem geograficznej izolacji. Z tego względu coraz częściej używa się terminu specjacja ekologiczna, opisującego charakter procesu niezależnie od uwarunkowań geograficznych (np. SCHLUTER 2001, NOSIL i współaut. 2009).

Jedną z najczęściej wykorzystywanych w badaniu specjacji grup organizmów są ryby z rodziny pielęgnicowatych, zamieszkujące afrykańskie jeziora ryftowe. Bada-

nia geologiczne pozwoliły na określenie czasu powstania tych jezior i na tej podstawie stwierdzono, że w ciągu 10 mln lat wyewoluowało w nich około 2 tysięcy gatunków ryb pielęgnicowatych (KOCHER 2004). Radiacja tych ryb przebiegała w trzech etapach (DANLEY i KOCHER 2001). Pierwszy etap miał charakter allopatryczny i polegał na adaptacji do skalistych lub piaszczystych środowisk w jeziorze. Drugi etap polegał na różnicowaniu rodzaju pokarmu i tym samym różnicowaniu kształtu szczęk i pyska w obrębie jednego środowiska; ten proces miał charakter ekologiczny i mógł przebiegać zarówno w allopatrycznych, jak i sympatycznych populacjach. Trzeci etap polegał na różnicowaniu się wzorców kolorystycznych w obrębie poszczególnych linii ewolucyjnych (DANLEY i KOCHER 2001) i najprawdopodobniej był skutkiem działania doboru różnicującego (rozrywającego; patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Dobór naturalny* w tym zeszycie KOSMOSU) na system wzrokowy ryb (SEEHAUSEN i współaut. 2008). Także ten proces mógł mieć zarówno charakter allopatryczny, jak i sympatyczny. Proces różnicowania się wzorców kolorystycznych jest również obserwowany współcześnie w obrębie poszczególnych gatunków ryb pielęgnicowatych. Przykładem może być pyszczak błękitny (*Labeotropheus fuelleborni*) z jeziora Malawi. Badania zmienności genetycznej i fenotypowej tych ryb na przestrzeni około 30 km wybrzeża wykazały silne zróżnicowanie genetyczne między północną a południową częścią badanego obszaru, czemu towarzyszyło zróżnicowanie kolorystyczne samców: osobniki z części północnej miały bardziej jaskrawe i kontrastowe zabarwienie niż te z części południowej (ARNEGARD i współaut. 1999). Takie zróżnicowanie genetyczne i fenotypowe może być początkowym etapem specjacji, mającej podobny charakter jak ta opisywana dla istniejących już siostrzanych gatunków ryb pielęgnicowatych. Genetyczne różnicowanie się populacji pod wpływem czynników ekologicznych, obserwowane u różnych gatunków mobilnych ssaków opisywanych w tym rozdziale, również może być początkowym etapem procesu prowadzącego do specjacji.

PERSPEKTYWY I KIERUNKI PRZYSZŁYCH BADAŃ

Wyniki badań z ostatnich lat pokazały, że populacje mobilnych zwierząt o rozległych, ciągłych zasięgach mogą się różnicować pod wpływem czynników ekologicznych, pomimo braku fizycznych barier dla przepływu genów. Sugeruje to, że specjacja ekologiczna może mieć istotne znaczenie w procesie powstawania nowych gatunków. Największym utrudnieniem w badaniu związku między procesami ekologicznymi a genetyczną strukturą populacji były dotąd ograniczone możliwości precyzyjnego ustalenia relacji między

fenotypem a genotypem. Jednak postęp w dziedzinie biologii molekularnej pozwala na badanie zmienności genetycznej naturalnych populacji w skali całego genomu u coraz większej liczby gatunków roślin i zwierząt, dzięki czemu możliwa jest identyfikacja genetycznego podłoża cech wpływających na dostosowanie. Synteza ekologii i genetyki populacji wydaje się teraz możliwa i należy oczekiwać, że przyczyni się ona do burzliwego rozwoju biologii ewolucyjnej w najbliższej przyszłości.

MECHANISMS OF GENETIC DIFFERENTIATION AMONG CONSPECIFIC POPULATIONS

Summary

The process of genetic differentiation among conspecific populations constitutes the first stage of speciation, and its understanding is crucial for the advance of evolutionary studies. However, the underlying ecological mechanisms controlling gene flow between populations are still poorly known. According to the classical population genetic theory, genetic differentiation among populations results from spatial isolation due to physical barriers to dispersal. In the absence of such barriers in contemporary distribution of a species, genetic differentiation among populations was usually explained by past fragmentation of a species range, e.g. as a result of isolation in different refugia during the Pleistocene glaciations. In many extant species of animals and plants, distinct evolutionary lineages have non-overlapping geographical distributions, and the time of their splitting is often estimated at several million years, suggesting their long-term geographical separation. However, genetic studies on remains of Pleistocene mammals revealed that the correlation between phylogenetic relationships and geographical distribution does not necessarily imply long-term genetic isolation. The distribution of lineages was shown to dynamically change over time due to lo-

cal extinctions and reinvasions. In some cases, range boundaries between genetically distinct populations were surprisingly stable despite lineage shifts, suggesting that they could have been shaped by ecological barriers that were relatively constant through time. Consistently, recent studies on extant populations of highly mobile animals with wide continuous ranges revealed cryptic genetic structure in the absence of physical barriers to dispersal, which may be shaped by ecological factors.

This suggests that ecological speciation may play an important role in the process of formation of new species. Studies on the role of ecological factors in population differentiation have been constrained by limited knowledge of the relationship between phenotype and genotype. However, recent advances in molecular biology opened the possibility of studying genome-wide variability in natural populations, enabling identification of the genetic background of traits influencing fitness. The synthesis of population ecology and population genetics seems to become possible, and it may be expected to lead to a fast advance in evolutionary biology in the nearest future.

LITERATURA

- ANDERSON T. M., VONHOLDT B. M., CANDILLE S. I., MUISIANI M., GRECO C. G., STAHLER D. R., SMITH D. W., PADHUKASAHASRAM B., RANDI E., LEONARD J. A., BUSTAMANTE C. D., OSTRANDER E. A., TANG H., WAYNE R. K., BARSH G. S., 2009. *Molecular and evolutionary history of melanism in north american gray wolves*. *Science* 323, 1339–1343.
- ARNEGARD M. E., MARKERT J. A., DANLEY P. D., STAUFFER J. R., AMBALI A. J., KOCHER T. D., 1999. *Population structure and colour variation of the cichlid fishes Labeotropheus fuelleborni Ahl. along a recently formed archipelago of rocky habitat patches in southern Lake Malawi*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266, 119–130.
- AVISE J. C., 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- AVISE J. C., WALKER D., JOHNS G. G., 1998. *Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography*. *Proc. Roy. Soc. Lond. B* 265, 1707–1712.
- BARNES I., MATHEUS P., SHAPIRO B., JENSEN D., COOPER A., 2002. *Dynamics of Pleistocene population extinctions in Beringian brown bears*. *Science* 295, 2267–2270.
- BEARHOP S., FIEDLER W., FURNESS R. W., VOTIER S. C., WALDRON S., NEWTON J., BOWEN G. J., BERTHOLD P., FARNSWORTH K., 2005. *Assortative Mating as a mechanism for rapid evolution of a migratory divide*. *Science* 310, 502–504.
- BEAUMONT M. A., BALDING D. J., 2004. *Identifying adaptive genetic divergence among populations from genome scans*. *Mol. Ecol.* 13, 969–980.

- BERTHOLD P., HELBIG A. J., MOHR G., QUERNER U., 1992. *Rapid microevolution of migratory behavior in a wild bird species*. *Nature* 360, 668–670.
- BOLNICK D. I., SVANBACK R., FORDYCE J. A., YANG L. H., DAVIS J. M., HULSEY C. D., FORISTER M. L., 2003. *The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialisation*. *Am. Nat.* 160, 1–28.
- CARMICHAEL L. E., NAGY J. A., LARTER N. C., STROBECK C., 2001. *Prey specialization may influence patterns of gene flow in wolves of the Canadian Northwest*. *Mol. Ecol.* 10, 2787–2798.
- CARMICHAEL, L. E., KRIZAN, J., NAGY, J. A., FUGLEI, E., DUMOND, M., JOHNSON, D., VEITCH, A., BERTEAUX, D., STROBECK C., 2007. *Historical and ecological determinants of genetic structure in arctic canids*. *Mol. Ecol.* 16, 3466–3483.
- DALÉN L., FUGLEI E., HERSTEINSSON P., KAPEL C. M. O., ROTH J. D., SAMELIUS G., TANNERFELDT M., ANGERBJORN A., 2005. *Population history and genetic structure of a circumpolar species: the arctic fox*. *Biol. J. Linn. Soc.* 84, 79–89.
- DANLEY P. D., KOCHER T. D., 2001. *Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi*. *Mol. Ecol.* 10, 1075–1086.
- DAVIS J. M., STAMPS J. A., 2004. *The effect of natal experience on habitat preferences*. *Trends Ecol. Evol.* 19, 411–416.
- DOEBELI M., DIECKMANN U., 2003. *Speciation along environmental gradients*. *Nature* 421, 259–264.
- ELLEGREN H., SHELDON B. C., 2008. *Genetic basis of fitness differences in natural populations*. *Nature* 452, 169–175.
- FUNK W. C., CANNATELLA D. C., RYAN M. J., 2009. *Genetic divergence is more tightly related to call variation than landscape features in the Amazonian frogs *Physalaemus petersi* and *P. freibergi**. *J. Evol. Biol.* 22, 1839–1853.
- GARANT D., KRUK L. E. B., WILKIN T. A., MCCLEERY R. H., SHELDON B. C., 2005. *Evolution driven by differential dispersal within a wild bird population*. *Nature* 433, 60–65.
- GEFFEN E., ANDERSON M. J., WAYNE R. K., 2004. *Climate and habitat barriers to dispersal in the highly mobile grey wolf*. *Mol. Ecol.* 13, 2481–2490.
- GERITZ, S. A. H., KISDI É., MESZÉNA G., METZ J. A. J., 2004. *Adaptive dynamics of speciation: Ecological underpinnings*. [W:] *Adaptive speciation*. DIECKMANN U., DOEBELI M., METZ J. A. J., TAUTZ D. (red.). Cambridge University Press, 54–75.
- HARTL D. L., CLARK G. C., 1997. *Principles of Population Genetics*. Third ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- HELBIG A. J., 1991. *Inheritance of migratory direction in a bird species – a cross-breeding experiment with SE-migrating and SW-migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*)*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28, 9–12.
- HEWITT G. M., 2000. *The genetic legacy of the Quaternary ice ages*. *Nature* 405, 907–913.
- HOELZEL A. R., HEY J., DAHLHEIM M. E., NICHOLSON C., BURKANOV V., BLACK N., 2007. *Evolution of population structure in a highly social top predator, the killer whale*. *Mol. Biol. Evol.* 24, 1407–1415.
- HOFREITER M., SERRE D., ROHLAND N., REBEDER G., NAGEL D., CONRAD N., MÜNZEL S., PÄÄBO S., 2004. *Lack of phylogeography in European mammals before the last glaciation*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101, 12963–12968.
- KOCHER T. D., 2004. *Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model*. *Nature Rev. Genet.* 5, 288–298.
- KOHN M. H., MURPHY W. J., OSTRANDER E. A., WAYNE R. K., 2006. *Genomics and conservation genetics*. *Trends Ecol. Evol.* 21, 629–637.
- LEONARD J. A., VILÀ C., FOX-DOBBS K., KOCH P. L., WAYNE R. K., VAN VALKENBURGH B., 2007. *Megafaunal extinctions and the disappearance of a specialized wolf ecomorph*. *Current Biol.* 17, 1146–1150.
- LEONARD J. A., WAYNE R. K., COOPER A., 2000. *Population genetics of Ice Age brown bears*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97, 1651–1654.
- LEWONTIN R. C., KRAKAUER J., 1973. *Distribution of gene frequency as a test of theory of selective neutrality of polymorphisms*. *Genetics* 74, 175–195.
- LUIKART G., ENGLAND, P. R., TALLMON, D., JORDAN S., TABERLET P., 2003. *The power and the promise of population genomics: from genotyping to genome typing*. *Nature Rev. Genet.* 4, 981–994.
- MAYR E., 1963. *Animal Species and Evolution*. Belknap Press, Cambridge, MA.
- MCKINNON J. S., SEICHI MORI S., BLACKMAN B. K., DAVID L., KINGSLEY D. M., JAMIESON L., CHOU J., SCHLUTER D., 2004. *Evidence for ecology's role in speciation*. *Nature* 429, 294–298.
- MILLER-BUTTERWORTH C. M., JACOBS D. S., HARLEY E. H., 2003. *Strong population substructure is correlated with morphology and ecology in a migratory bat*. *Nature* 424, 187–191.
- MIZERA F., MESZÉNA G., 2003. *Spatial niche packing, character displacement, and adaptive speciation along an environmental gradient*. *Evol. Ecol. Res.* 5, 363–382.
- MUSIANI, M., LEONARD, J. A., CLUFF, H. D., GATES, C. C., MARIANI, S., PAQUET, P. C., VILÀ, C., WAYNE R. K., 2007. *Differentiation of tundra/taiga and boreal coniferous forest wolves: genetics, coat colour and association with migratory caribou*. *Mol. Ecol.* 16, 4149–4170.
- NIELSEN R., 2005. *Molecular signatures of natural selection*. *Annu. Rev. Genet.* 39, 197–218.
- NOSIL P., HARMON L. J., SEEHAUSEN O., 2009. *Ecological explanations for (incomplete) speciation*. *Trends Ecol. Evol.* 24, 145–156.
- PILOT M., JĘDRZEJSKI W., BRANICKI W., SIDOROVICH V. E., JĘDRZEJSKA B., STACHURA K., FUNK S. M., 2006. *Ecological factors influence population genetic structure of European grey wolves*. *Mol. Ecol.* 15, 533–553.
- RATKIEWICZ M., 2006. *Od genetyki do genomiki populacji: nowe perspektywy badań w ekologii i biologii ewolucyjnej*. *Kosmos* 55, 129–136.
- RUENESS É. K., STENSETH C., O'DONOGHUE M., BOUTIN S., ELLEGREN H., JACOBSEN S., 2003. *Ecological and genetic spatial structuring in the Canadian lynx*. *Nature* 425, 69–72.
- SACKS B. N., BROWN S. K., ERNEST H. B., 2004. *Population structure of California coyotes corresponds to habitat-specific breaks and illuminates species history*. *Mol. Ecol.* 13, 1265–1275.
- SACKS B. N., MITCHELL B. R., WILLIAMS C. R., ERNEST H. B., 2005. *Coyote movements and social structure along a cryptic population genetic subdivision*. *Mol. Ecol.* 14, 1241–1249.
- SACKS B. N., BANNASCH D. L., CHOMEL B. B., ERNEST H. B., 2008. *Coyotes demonstrate how habitat specialization by individuals of a generalist species can diversify populations in a heterogeneous ecoregion*. *Mol. Biol. Evol.* 25, 1384–1394.
- SCHLUTER D., 2001. *Ecology and the origin of species*. *Trends Ecol. Evol.* 16, 372–380.
- SEEHAUSEN O., TERAI Y., MAGALHAES I. S., CARLETON K. L., MROSSO H. D. J., MIYAGI R., VAN DER SLUIJS I., SCHNEIDER M. V., MAAN M. E., TACHIDA H., IMAI H., OKADA N., 2008. *Speciation through sensory drive in cichlid fish*. *Nature* 455, 620–626.
- SLAGSVOLD T., WIEBE K. L., 2007. *Learning the ecological niche*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 274, 19–23.

- SPINKS P. Q., SHAFFER H. B., 2005. *Range-wide molecular analysis of the western pond turtle (Emys marmorata): cryptic variation, isolation by distance, and their conservation implications*. Mol. Ecol. 14, 2047-2064.
- SPONER R., ROY M. S., 2002. *Phylogeographic analysis of the brooding brittle star Amphipholis squamata (Echinodermata) along the coast of New Zealand reveals high cryptic genetic variation and cryptic dispersal potential*. Evolution 56, 1954-1967.
- STAMPS J. A., SWAISGOOD R. R., 2007. *Someplace like home: Experience, habitat selection and conservation biology*. Appl. Anim. Behav. Sci. 102, 392-409.
- STENSETH N. C., SHABBAR A., CHAN K.-S., BOUTIN S., RUENESS E. K., EHRLICH D., HURRELL J. W. J., LINGJAERDE O. C., JAKOBSEN K. S., 2004. *Snow conditions may create an invisible barrier for lynx*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101, 10632-10634.
- SUGG D. W., CHESSEY R. K., DOBSON F. S., HOOGLAND J. L., 1996. *Population genetics meets behavioral ecology*. Trends Ecol. Evol. 11, 338-342.
- TABERLET P., FUMAGALLI L., WUST-SAUCY A. G., COSSON J. F., 1998. *Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe*. Mol. Ecol. 7, 453-464.
- VAN OPPEN M. J. H., TURNER G. F., RICO C., ROBINSON R. L., DEUTSCH J. C., GENNER M. J., HEWITT G. M., 1998. *Assortative mating among rock-dwelling cichlid fishes supports high estimates of species richness from Lake Malawi*. Mol. Ecol. 7, 991-1001.
- VALDIOSERA C. E., GARCÍA N., ANDERUNG C., DALÉN L., CRÉGUT-BONNOURE E., KAHLKE R.-D., STILLER M., BRANDSTRÖM M., THOMAS M. G., ARSUAGA J. L., GÖTHERSTRÖM A., BARNES I., 2007. *Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European brown bears*. Mol. Ecol. 16, 5140-5148.