

ӘОЖ 57.065

К.А. Темирбаева*, Ж.У. Мамутов, Т.А. Базарбаева,
А.Б. Керимкулова

Әл-Фараби атындағы Қазақ ұлттық университеті,
Қазақстан Республикасы, Алматы қ.

*E-mail: kamshat.temirbayeva@gmail.com

Филогеографиялық зерттеулерге қысқаша шолу

Мақалада эволюциялық биологияға негізделген генеалогия мен географияның тоғысуынан туындаған зерттеудің жаңа бағыты – филогеография туралы шолу жасалған. Филогеографияның зерттеу бағдарламасына, зерттеулер негізінде алынған мәліметтердің интерпретация (түсіндіру) сипатына көңіл аударылған және филогеографияның басқа ғылымдармен байланысы сипатталған. Филогеографияның зерттеу бағдарламасының зор келешегі демографиялық тарих және популяциялар мен түрлердің таралып орналасу тарихын талдауға негізделген, өйткені дәл осы жерде молекулалық мәліметтер морфологиялық және кез келген басқа талдаулардың алдында маңызды басымдылықтарға ие. Қазіргі уақытта филогения, таксономия және т.б. сияқты дәстүрлі зерттеулерде филогеографиялық әдіс пен тәсілдерді қолданбай жұмыс жүргізуді елестету қиын.

Түйін сөздер: филогеография, генеалогия, микроэволюциялық пәндер, макроэволюциялық пәндер, географиялық тосқауылдар.

K.A. Temirbayeva, Zh.U. Mamutov, T.A. Bazarbayeva, A.B. Kerimkulova

Brief review of phylogeographic studies

In the article is given an overview of the new direction of research – phylogeography, which appeared at the junction of geography with genealogy and lies as a base of evolutionary biology. Particular attention is paid to the research program of phylogeography and character of interpretation of the data obtained within the phylogeographic studies, described relationship of phylogeography with other disciplines. The research program of phylogeography is most promising in the analysis of the history of the settlement of populations and species, and demographic history, as it is here, molecular data have a significant advantage over morphological and any others. It is now difficult to imagine the traditional research on phylogeny, taxonomy, etc. without using methods and approaches of phylogeography.

Key words: phylogeography, genealogy, microevolutionary disciplines, macroevolutionary disciplines, geographic barriers.

К.А. Темирбаева, Ж.У. Мамутов, Т.А. Базарбаева, А.Б. Керимкулова

Краткий обзор филогеографических исследований

В статье дан обзор нового направления исследования – филогеография, которое появилось на стыке генеалогии с географией и лежит в основе эволюционной биологии. Особое внимание обращено на исследовательскую программу филогеографии и характер интерпретации полученных в рамках филогеографических исследований данных, описана взаимосвязь филогеографии с другими дисциплинами. Исследовательская программа филогеографии наиболее перспективна именно при анализе истории расселения популяций и видов и демографической истории, так как именно здесь молекулярные данные имеют существенное преимущество перед морфологическими и любыми другими. В настоящее время уже трудно представить традиционные исследования по филогении, таксономии и т.д. без применения методов и подходов филогеографии.

Ключевые слова: филогеография, генеалогия, микроэволюционные дисциплины, макроэволюционные дисциплины, географические преграды.

Өткен ғасырдың 80-жылдарының ортасынан бастап молекулалық-генетикалық әдістер классикалық зоологиялық және ботаникалық зерттеулер тәжірибесіне кеңінен енгізіле бастады. Бүгінгі күні оларды қолданбай систематика, популяциялық экология, филогенетика сияқты білім салаларының одан әрі дамуын елестету мүмкін емес. Соңғы 30 жылдай уақыттың ішінде қарқынды дамыған филогеографиялық зерттеулер эволюциялық генетикалық үдерістерде тың ойлардың қалыптасуына негіз болды.

«Филогеография» (phylogeography) терминін 1987 жылы Авайс және серіктес авторлар енгізді [1]. Филогеография гендік генеалогия (филогенетикалық ағаш) мен кеңістіктік паттерндерді біріктіреді. Басқаша сөзбен айтқанда, филогеография генеалогиялық топтардың кеңістіктік таралуын зерттейді. Гендер генеалогиясы мен географияның арасындағы әртүрлі қарым-қатынас – филогеографиялық паттерн деп аталады. ДНҚ түрішілік өзгерістері бойынша мәліметтер екі ұстаным арқылы талданады: а) ДНҚ молекулалары арасындағы генеалогиялық қарым-қатынастар ә) филогенетикалық топтардың географиялық таралуы. Осы екі элемент бірігіп, түрішілік филогеографияны құрайды [1, 2].

Филогеографияның басқа пәндермен өзара байланысы Авайстың монографиясында жан-жақты қарастырылған. Филогеографияның орны микроэволюцияны зерттеуге қатысты пәндер тобы мен макроэволюцияны зерттейтін пәндер тобы аралығындағы шекарада деп көрсетіледі. Бірінші топқа – этология, демография және популяциялық генетика, ал екінші топқа – тарихи география, палеонтология және филогенетика жатқызылады (1-сурет) [2].

Филогеографиялық зерттеулердің материалдары мен әдістеріне және зерттеу бағдарламасын құрайтын кезеңдерге тоқталайық. Филогеографиялық зерттеулердің көп бөлігі ДНҚ (митохондриялық, ядролық, хлоропластық) негізінде жүргізіледі. Жалпы зерттеу келесі мазмұннан тұрады:

1. Таңдап алынған молекулалық маркер бойынша түрішілік генетикалық өзгерістің филогенетикалық талдауы жасалады.

2. Алынған сиквенстер реттеліп, теңестіріледі және арақашықтықтық (ең жақын көрші әдісі – neighbour joining), дискреттік (максималды парсимония – maximum parsimony, максималды шындыққа ұқсастық – maximum likelihood) әдістері, сондай-ақ Баес талдауы (Bayes analysis) көмегімен (филогенетикалық) ағаштар тұрғызу жүргізіледі (2-сурет).

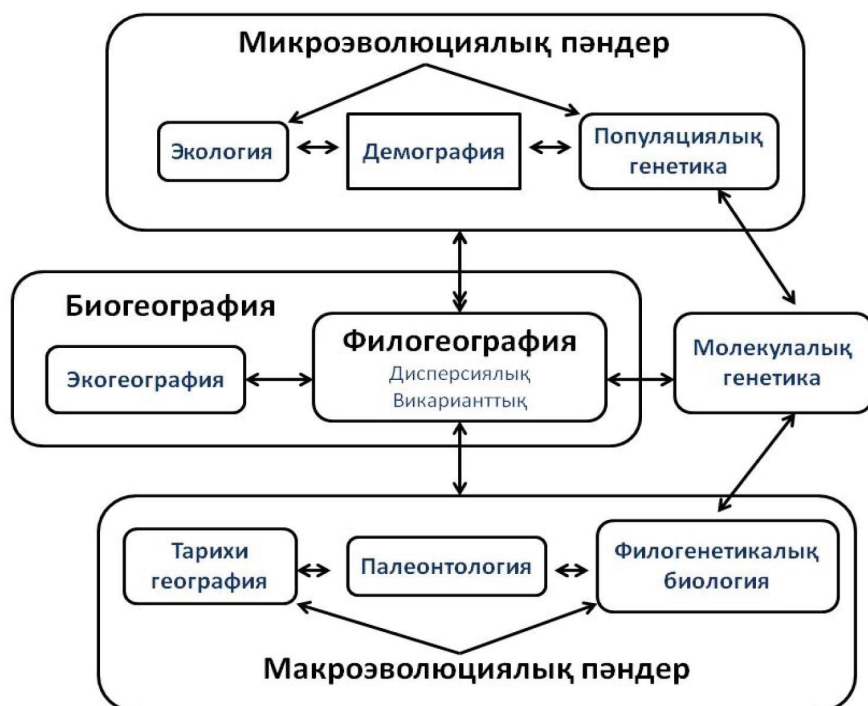
3. Зерттеу барысында айқындалған маңызды генеалогиялық сызықтардың (бағыттардың) географиялық таралуы талданады.

4. Популяцияның қазіргі генетикалық құрылымына палеотарихи (жекелеген рефугиумдардағы оқшаулану мен кейінгі жаңа жерге қоныстандырылу, ареал фрагментациясы мен дисперсия) және эволюциялық (мутациялар, гендер дрейфі, сұрыптау) оқиғалардың қаншалықты дәрежеде әсер ете алғаны бағаланады және соңында әрбір жеке ДНҚ кладасы үшін эволюциялық сценарий жасау жүргізіледі.

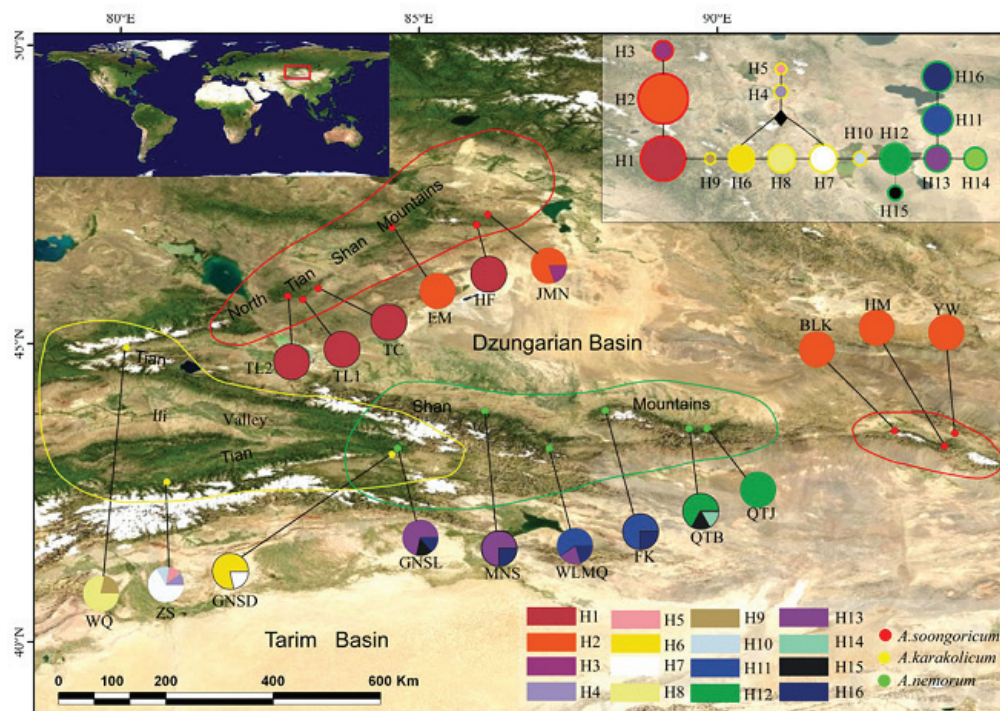
5. Алынған мәліметтер негізінде а) зерттелетін топтар филогениясы туралы (салыстырмалы филогения); ә) таксономиялық құрылым туралы (таксономия, систематика); б) негізгі сызықтардың (бағыттардың) дивергенция уақыты туралы қорытындылар жасалады; в) болуы ықтимал палеоклиматтық оқиғалар мен палеоландшафттар (палеонтология, палеогеография) реконструкциясы тұрғызылады [4].

Популяция тарихын реконструкциялаудың дәйектілігін жоғарылату жолы – бірлесіп тіршілік ететін алуан түрлі түрлердің филогеографиялық паттерндерін салыстыру. Мұндай тәсіл салыстырмалы филогеографияның негізінде жатыр және алуан түрлі түрлердің ұқсас паттерндері бірдей палеогеографиялық оқиғалардың ықпалынан қалыптасқанын айғақтайды. Палеарктика мен Неарктиканың қоңыржай және биік ендіктерін мекендеушілердің қазіргі генетикалық құрылымының қалыптасуына үлкен ықпалын тигізген мұндай макрогеографиялық оқиғаларға плейстоценнің дүркін-дүркін ірі масштабты мұзбасулары мысал бола алады [4, 11].

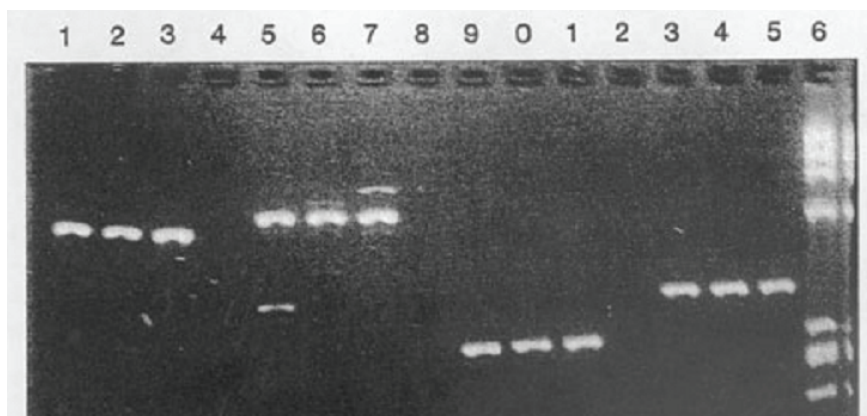
Филогеографияның негізгі жорамалдарының (постулаттарының) бірі – едәуір генетикалық арақашықтықтармен бөлінген түрішілік монофилетикалық топтаулар (кладалар) негізінен, популяциялар арасында гендердің еркін ағынына ұзақ сыртқы (биогеографиялық) кедергілердің нәтижесінде пайда болуынан тұрады деуінде [1]. Түр популяцияларының географиялық тосқауылдармен бөлінуі, ареалдың кеңеюі және таралып қоныстану сияқты факторлар қатары түрішілік генетикалық өзгеріштік сипатына тікелей әсер етеді. Осылайша, жекелеген локустар генеалогиясын, олардың географиялық таралуы мен жиілігін талдай отырып, генетикалық алуантүрліліктің қазіргі көрінісінің қалыптасу тарихын, сонымен қатар, климат пен ландшафттар тарихын реконструкциялауға болады.



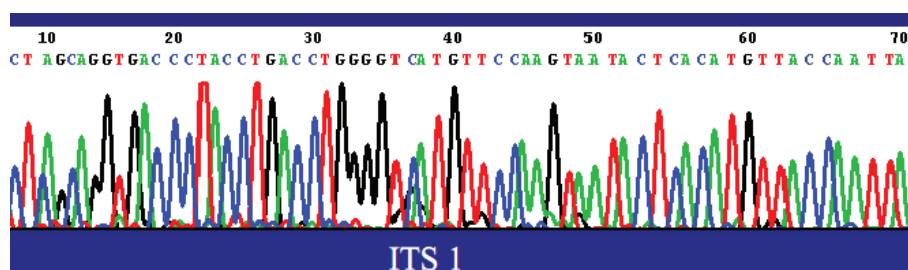
1-сурет – Биоалуантүрлілік ғылымдары арасындағы филогеографияның жалпы орны [3]



2-сурет – Филогеография бойынша типтік зерттеу алгоритмі
2 а – молекулалық талдауға мәлімет жинау [5]



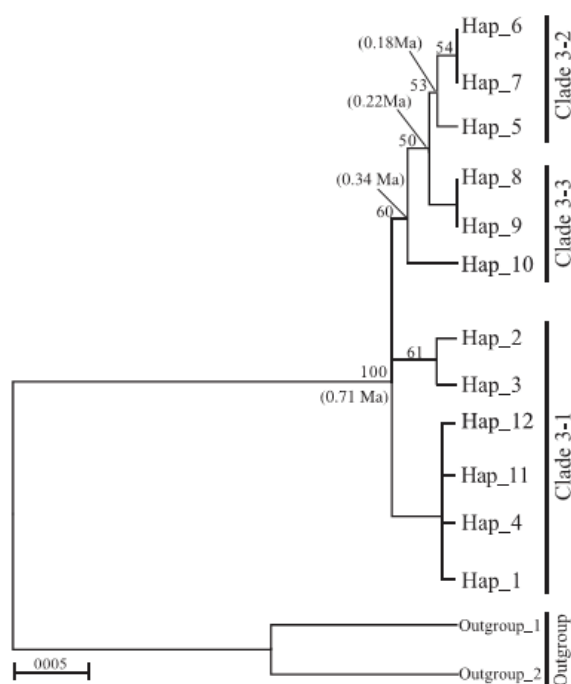
2 а – молекулалық маркерді амплификациялау
(митохондриялық, ядролық немесе хлоропластық ДНҚ-ның кез келген аймағы) [6]



2 б – автоматты капиллярлы секвенаторда нуклеотид жүйелілігін алу (сиквенстер) [7]

	1	2	3	50	4	5	100
	1	2	3	50	4	5	100
CAL	---	TCGGT	TTTAGTCTT	---	AATGTGTAGGAGTTAAATGAAAGGAGCAATACC	---	AACCCCTTGATAGAACAAGGAATTG
BRW	---	TCGGT	TTTAGTCTT	---	AATGTGTAGGAGTTAAATGAAAGGAGCAATACC	---	AACCCCTTGATAGAACAAGGAATTG
DEL	AATG.A.	.C.	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
LUT1	AATG.A.	.C.	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
LUT2	AATG.A.	.C.	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
ROC	AATG.A.	.C.	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
SPO	AATG.A.	.C.	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
SZE	AATG.A.	.C.	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
ANO	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
VEI	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
XIN	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
LAC	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
OBO	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
JAP	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
MAI	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
EMO	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
STE	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
CLU	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
RHO	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
MASH	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
MASM	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
BRT	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
COR	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
CAM	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
RUS	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
MLO	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
WIT	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
PER	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
BAN	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
ARI	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
HUM	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
OFF	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
PAR	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.
TEN	AATT.	---	.T.	.T.	.T.	.T.	.T.

2 в – сиквенстерді теңестіру [8]



2 с – (филогенетикалық) ағаш тұрғызу [9]

Филогеографиялық зерттеулерде кезекпен алмасқан суытулар мен жылынулар және солардың негізінде ландшафттық қайта құрылулар болған плейстоценнің палеотарихи оқиғалары мәнмәтініндегі генетикалық алуантүрлілікті талдау кезінен таралды. Популяциялардың рефугиумдарда окшаулануы, ареалдар фрагментациясы және кейінгі түрлердің жылдам қайта қоныстандырылуы түрішілік дифференциацияның қазіргі сипаты, сонымен қатар түр алуантүрлілігі ретінде де жорамалданады [10, 11]. Тағы бір пайымдау бар, ол жамылғы мұзбасуға ұшыраған аймақтардағы популяциялардың генетикалық өзгергіштігі жамылғы мұзбасуға ұшырамаған және бұрынғы рефугиумдар аймақтарын мекендейтін популяциялардікіне қарағанда төменірек болады [10]. Сонымен қатар, бірін-бірі ауыстырған суыту – жылыну (мұзбасу – аралық мұзбасу) кезеңдерінде көптеген түрлердің ареал шекараларының едәуір жылжулары жүрді, ал бұл өз кезегінде әртекті популяциялар арасындағы гендер ағынының күшеюіне, сондай-ақ жергілікті құрып бітуге де себеп болды (гендер дрейфінің күшеюі).

Филогеография бойынша көптеген жұмыстардың авторлары географиялық тосқауылдар мен оның әсерінен болған ареал фрагментациясын үлкен қашықтыққа орын ауыстыруы тән түрлерге қарағанда, дисперсияға шектеулі қабілеті бар түрлерге көбірек әсер етеді деп пай-

ымдайды. Сонымен қатар, филогеографиялық ажыраулардың (phylogeographic breaks) себебін түсіндіру және эволюциялық сценарийлерді құру барысында алынған кладалар үшін дисперсияға шектеулі қабілеті бар түрлерде генеалогиялық алшақтық өте үлкен ықтималдылықпен көріне бастауын ескеру қажет, олардың пайда болуы географиялық тосқауылдарға (мысалы, мұздықтар) байланысты емес және рефугиумдардағы окшауланудың салдарынан да емес.

Филогеографияның зерттеу бағдарламасының зор келешегі демографиялық тарих және популяциялар мен түрлердің таралып орналасу тарихын талдауға негізделген, өйткені дәл осы жерде молекулалық мәліметтер морфологиялық және кез келген басқа талдаулардың алдында маңызды басымдылықтарға ие. Қазіргі уақытта филогения, таксономия және т.б. сияқты дәстүрлі зерттеулерде филогеографиялық әдіс пен тәсілдерді қолданбай жұмыс жүргізуді елестету қиын. Бұл бағыттағы жұмыстар саны күрт артуда, әрі қарай түрлі байланысы жоқ молекулалық маркерлер ескерілуде, аймақтар мен провинциялар халқын зерттейтін салыстырмалы филогеография дамуда және зерттеулер репрезентативті іріктеулерге негізделуде.

Қазақстанмен шекаралас жатқан аридті Солтүстік-Батыс Қытайдың филогеографиялық зерттеулері күн санап өсіп, осы аймақта өсетін әртүрлі өсімдік түрлерінің типтік филогеогра-

фиялық паттерндерін қысқаша қорытындылауға мүмкіндік туғызуда [5, 9, 12]. Ресейдегі зоология саласындағы филогеографиялық зерттеулер

де белгілі [4]. Ал Қазақстанның кең-байтақ өлкесінің табиғатына арналған филогеографиялық зерттеулер жүргізу болашақтың еншісінде.

Әдебиеттер

1. Avise J.C., Arnold J., Ball R. et al. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 18. – P. 489 – 522.
2. Avise J.C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. – Cambridge, MA: Harvard University Press.
3. Avise J.C. 2008. *Phylogeography: retrospect and prospect*. *J. Biogeogr.* 36: 3–15.
4. Абрамсон Н.И. 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы // *Вестник ВОГиС*. – 11. – № 2. – С. 307-331.
5. Jiang X.L., Zhang M.L., Zhang H.X., Stewart C.S. 2014. Phylogeographic patterns of the *Aconitum nemorum* species group (Ranunculaceae) shaped by geological and climatic events in the Tianshan Mountains and their surroundings. *Plant Systematics and Evolution* 300: 51– 61.
6. White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M., Gelfand D., Sninsky J., White T. (eds.) *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, 315-322.
7. DNASTAR. 1999. SeqMan II (version 4.00). Madison, Wisconsin: DNASTAR, Inc.
8. Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, 84(8): 1120-113.
9. Meng H.H., Zhang M.L. 2011. Phylogeography of *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) in relation to Quaternary climatic oscillation and aridification in northern China. *Biochem Syst Ecol* 39:787 – 796.
10. Hewitt G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247 – 276.
11. Hewitt G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
12. Meng H.H., Gao X.Y., Huang J.F., Zhang M.L. 2015. Plant phylogeography in arid Northwest China: Retrospectives and perspectives. *Journal of Systematics and Evolution* 53 (1): 33-46.
13. Абрамсон Н.И., Родченкова Е.Н., Костыгов А.Ю. 2009. Генетическая изменчивость и филогеография рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) на территории России с анализом зоны интродукции мтДНК близкородственного вида – красной полевки (*Cl. rutilus*) // *Генетика*. – Т. 45. – № 5. – С. 610-623.

References

1. Avise J.C., Arnold J., Ball R. et al. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* V. 18. – P. 489 – 522.
2. Avise J.C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. – Cambridge, MA: Harvard University Press.
3. Avise J.C. 2008. *Phylogeography: retrospect and prospect*. *J. Biogeogr.* 36: 3–15.
4. Abramson N.I. 2007. *Filogeografija: itogi, problemy, perspektivy* // *Vestnik VOGiS*. – 11. – № 2. – S. 307-331.
5. Jiang X.L., Zhang M.L., Zhang H.X., Stewart C.S. 2014. Phylogeographic patterns of the *Aconitum nemorum* species group (Ranunculaceae) shaped by geological and climatic events in the Tianshan Mountains and their surroundings. *Plant Systematics and Evolution* 300: 51– 61.
6. White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: Innis M., Gelfand D., Sninsky J., White T. (eds.) *PCR protocols: a guide to methods and applications*. Academic Press, San Diego, 315-322.
7. DNASTAR. 1999. SeqMan II (version 4.00). Madison, Wisconsin: DNASTAR, Inc.
8. Sang T., Crawford D.J., Stuessy T.F. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany*, 84(8): 1120-113.
9. Meng H.H., Zhang M.L. 2011. Phylogeography of *Lagochilus ilicifolius* (Lamiaceae) in relation to Quaternary climatic oscillation and aridification in northern China. *Biochem Syst Ecol* 39:787 – 796.
10. Hewitt G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247 – 276.
11. Hewitt G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
12. Meng H.H., Gao X.Y., Huang J.F., Zhang M.L. 2015. Plant phylogeography in arid Northwest China: Retrospectives and perspectives. *Journal of Systematics and Evolution* 53 (1): 33-46.
13. Abramson N.I., Rodchenkova E.N., Kostygov A.Yu. 2009. *Geneticheskaja izmenchivost' i filogeografija ryzhej polevki (Clethrionomys glareolus, Arvicolinae, Rodentia) na territorii Rossii s analizom zony introgressii mtDNK blizkorodstvennogo vida – krasnoj polevki (Cl. rutilus)* // *Genetika*. – Т. 45. – № 5. – С. 610-623.
12. Meng H.H., Gao X.Y., Huang J.F., Zhang M.L. 2015. Plant phylogeography in arid Northwest China: Retrospectives and perspectives. *Journal of Systematics and Evolution* 53 (1): 33-46.
13. Abramson N.I., Rodchenkova E.N., Kostygov A.Y. 2009. *Geneticheskaja izmenchivost' i filogeografiya ryzhei polevki (Clethrionomys glareolus, Arvicolinae, Rodentia) na territorii Rossii s analizom zony introgressii mtDNK blizkorodstvennogo vida – krasnoj polevki (Cl. rutilus)*. *Genetika* T.45, – № 5: 610-623.