

UDK 543.54 : 575 (497.1)

BRANKA TUCIĆ

TAKSONOMSKE I EVOLUCIONE IMPLIKACIJE ELEKTROFORETSKIH ISTRAŽIVANJA BILJAKA

Institut za biološka istraživanja „Siniša Stanković”, Beograd

Tucić, B. (1986): *Taxonomic and evolutionary inferences from electrophoretic studies of plants*. — Glasnik Instituta za botaniku i botaničke bašte Univerziteta u Beogradu, Tom XXI, 77–85.

The purpose of this paper is to illustrate the application of electrophoretic data to the study of genetic differentiation, taxonomy, and speciation in plants. The following topics are discussed: (1) genetic distance and evolutionary divergence in relation to levels of taxonomic separation, (2) electrophoretic evidence and polyploidy, (3) electrophoretic data and hybrid speciation, and (4) allozymes as diagnostic characters. It has been generally accepted that enzyme electrophoresis provides extremely valuable information for making phylogenetic and taxonomic inferences.

Key words: allozymes, genetic distance, evolutionary divergence, plant speciation, diagnostic characters.

Ključne reči: alozimi, genetička udaljenost, evolucionna divergencija, specijacija biljaka, dijagnostičke karakteristike.

UVOD

Izučavanje genetičkih osnova procesa specijacije postalo je tokom poslednje dve decenije veoma aktuelno zahvaljujući, pre svega, razvoju metoda molekularne biologije. Tehnike kao što su elektroforeza, sekvencionisanje proteina i hibridizacija DNK omogućile su, s jedne strane, direktan uvid u evolucionni proces na nivou makromolekula, dok s druge strane predstavljaju nov pristup rekonstruisanju evolucionne istorije bioloških vrsta. Među ovim metodama, najširu primenu u evolucionoj biologiji i taksonomiji našla je tehnika elektroforeze izoenzima.

Teorijska osnova upotrebne vrednosti elektroforeze izoenzima u evolucionim istraživanjima, sastoji se u tome, što se informacija sadržana u nukleotidnoj sekvenci strukturnih gena translatira sa visokim stepenom tačnosti u sekvencu aminokiselina koje grade određeni polipeptidni lanac. Zbog toga će se većina promena u nukleotidnom sastavu molekula DNK ispoljiti kao supstitucija, delecija ili adicija jedne aminokiseline u polipeptidnom lancu koji je kodiran genom u kome je došlo do takve supstitucije. Prema tome, svaka promena u aminokiselinskom sastavu nekog enzima ili proteina može se opisati kao alelska supstitucija genskog lokusa koji determiniše taj polipeptid. Različiti oblici proteina determinisani istim genskim lokusom nazivaju se alozimi. Na elektroforetskom medijumu (gelu) alozimi se ispoljavaju u obliku obojenih traka, čiji broj po jedinki zavisi od broja subjedinica koje grade određeni enzim. Dakle, iz svega iznetog se vidi da se suština elektroforetskog metoda zasniva na činjenici da su varijantni oblici proteina rezultat segregacije alela pojedinačnih genskih lokusa. Polazeći od ovoga postulata, u mogućnosti smo da na osnovu elektroforetske varijabilnosti proteina utvrdimo učestalost genotipova i gena svakog enzimskog lokusa u određenoj populaciji.

ELEKTROFORETSKI PODACI I GENETIČKA DIVERGENCIJA IZMEĐU TAKSONA

Tehnikom elektroforeze detektuju se kako polimorfni, tako i monomorfni genski lokusi. Analizom određenog broja uzoraka proteina koji su odabrani bez predhodne informacije da li su varijabilni ili nisu, moguće je proceniti količinu genetičke varijabilnosti unutar populacija, kao i stepen genetičke diferencijacije između populacija. Geni koji određuju ove proteine mogu se smatrati slučajnim uzorkom strukturnih gena organizama, u odnosu na ostvarenu diferencijaciju između populacija.

Poslednjih godina elektroforetski podaci najčešće se koriste za merenje genetičke diferencijacije između srodnih taksona u različitim grupama organizama. Učestalost gena i genotipova u populacijama koje se porede transformišu se u parametre koji pokazuju stepen genetičke sličnosti ili genetičke udaljenosti. Ova transformacija se vrši korišćenjem različitih statističkih metoda. Danas se najčešće koristi metod koji je razvio Nei (1972). U osnovi, Nei-ovim metodom procenjuje se koeficijent rodstva između OTU koje se analiziraju. Prema Nei-u, proporcija identičnih gena u dve populacije izračunava se preko parametra poznatog pod imenom koeficijent genetičke identičnosti — I , dok se broj alelskih zamena po genu koje su se odigrale od momenta razdvajanja dve populacije prikazuje koeficijentom genetičke udaljenosti — D . Genetička identičnost može imati vrednosti od nule (u dve populacije nema zajedničkih genskih alela) do jedinice (isti genski aleli sa istom učestalošću u obe populacije). Vrednost genetičke udaljenosti kreće se od nule (uopšte nema alelskih promena između dve populacije) do beskonačnosti (pošto se u svakom genu može ostvariti tokom vremena potpuna zamena genskih alela više puta).

Na osnovu analize genetičke identičnosti velikog broja biljnih i životinjskih vrsta, Thorpe (1983) je došao do sledećih zaključaka:

- većina parova konspicijskih populacija (analizirano je oko 7000 vrsta) ima vrednost I oko 0,9 (svega 2% procenjenih vrednosti za genetičku identičnost između lokalnih populacija ima vrednost manju od 0,9);
- vrednost I za vrste koje pripadaju istom rodu (analizirano je oko 900 vrsta) kod većine grupa je manji od 0,85 (svega 0,5% vrsta ima I iznad 0,9);

— oko 80% I između rodova koji pripadaju istoj porodici (analizirano ih je oko 160) ima vrednost manju od 0.35.

Jasno je, međutim, da podaci koje navodi Thorpe daju samo opštu sliku o veličini genetičke diferencijacije taksona koje svrstavamo u različite kategorije. Pitanje koje se odmah nameće bilo bi: da li se biljke, posmatrane izdvojeno iz opšte sheme, ponašaju na sličan način u odnosu na stepen taksonomske razdvojenosti. Razmotrićemo sada rezultate dobijene analizom elektroforetske varijabilnosti proteina kako unutar određene evolucione linije, tako i između različitih evolucionih linija biljaka. Na Tab. 1 prikazane su vrednosti koeficijenta genetičke udaljenosti — D između konspecijskih

Tab. 1. — Prosečna genetička udaljenost (D) između konspecijskih populacija biljaka.
Mean genetic distance (D) among conspecific populations of plants.

Vrsta Species	Prosečna genetička udaljenost (D) Mean genetic distance (D)	Literatura Literature
<i>Chenopodium incanum</i>		
var. <i>hians</i>	0.22	Crawford, 1983
var. <i>incanum</i>	0.06	
var. <i>occidentale</i>	0.00	
<i>Coreopsis cyclocarpa</i>		
var. <i>pinnatisecta</i>	0.05	Crawford i Bayer, 1981
<i>C. nuecensis</i>	0.03	Crawford i Smith, 1982
<i>Iris attica</i>	0.04	Tucić i sar., 1984
<i>I. pumila</i>	0.12	
<i>I. variegata</i>	0.13	
<i>I. pseudacorus</i>	0.07	Vujčić, 1985
<i>Machaeranthera parviflora</i>	0.07	Arnold i Jackson, 1978
<i>M. boltoniae</i>	0.06	
<i>Pinus nigra</i>	0.07	Nikolić i Tucić, 1983
<i>Pseudotsuga mensiesii</i>	0.01	Yeh i O'Malley, 1980
<i>Solanum johnstonii</i>	0.11	Whalen, 1979
<i>S. grayi</i>	0.05	
<i>S. rostratum</i>	0.00	
<i>S. tenuipes</i>	0.08	
<i>Sullivantia sullivanii</i>	0.08	Soltis, 1981
<i>S. hapemanii</i>	0.07	
<i>S. oregana</i>	0.00	

populacija biljaka. Može se uočiti da se vrednosti ovoga parametra kreću od nule do 0.22, sa prosekom od oko 0.10. Ova veličina je istog ranga utvrđenog za biološke vrste u celini. Interesantno je uporediti veličinu genetičke udaljenosti unutar i između populacija samooplodnih i stranooplodnih biljnih vrsta. Detaljnim pregledom velikog broja elektroforetskih podataka, Gottlieb (1981) je utvrdio da populacije stranooplodnih biljaka sadrže više genetičke varijabilnosti od samooplodnih. Takođe je zapaženo da kod stranooplodnih biljaka učestalost istih alela ima sličnu vrednost u svim populacijama, nasuprot samooplodnih biljaka u čijim su populacijama aleli fiksirani na većini genskih lokusa, ili su u različitim populacijama fiksirani različiti aleli, ili su, pak, učestalosti istih alela veoma različite. Na Tabeli 2 prikazane su vrednosti genetičke udaljenosti između

Tab. 2. — Prosečna genetička udaljenost (D) između podvrsta ili varijeteta,
Mean genetic distance (D) among subspecies or varieties.

Takson	Prosečna genetička udaljenost (D)	Literatura
Taxa	Mean genetic distance (D)	Literature
<i>Chenopodium incanum</i> var. <i>incanum</i> x var. <i>elatum</i>	0,05	Crawford, 1983
<i>C. incanum</i> var. <i>incanum</i> x var. <i>occidentale</i>	0,08	
<i>C. incanum</i> var. <i>occidentale</i> x var. <i>elatum</i>	0,05	
<i>Plantago major</i> var. <i>major</i> x var. <i>pleiosperma</i>	0,01	Levin, 1977
<i>Solanum heterodoxum</i> var. <i>heterodoxum</i> x var. <i>setigeroides</i>	0,18	Whalen, 1979
<i>S. citrullifolium</i> var. <i>citrullifolium</i> x var. <i>setigenum</i>	0,34	
<i>Pinus nigra</i> ssp. <i>austriaca</i> x ssp. <i>marocana</i>	0,17	Nikolić i Tucić, 1983
<i>P. nigra</i> ssp. <i>Cyprus</i> x ssp. <i>Villetta Barrea</i>	0,15	
<i>P. nigra</i> ssp. <i>dalmatica</i> x ssp. <i>gočensis</i>	0,08	
<i>P. nigra</i> ssp. <i>Fenzlii</i> x ssp. <i>austriaca</i>	0,02	
<i>P. nigra</i> ssp. <i>marocana</i> x ssp. <i>laricio</i>	0,40	

podvrsta i varijeteta. U većini slučajeva, nivo genetičke sličnosti između podvrsta i varijeteta je veoma visok, i često se ne razlikuje od vrednosti utvrđenih za konspicijske populacije. Može se pretpostaviti da podvrste pretstavljaju populacije koje su nedavno divergirale, tako da zbog vremenskog faktora nije moglo da dođe do promene na izoenzimskom nivou. Takođe se može pretpostaviti da povremena hibridizacija između podvrsta uslovljava nizak nivo divergencije među njima. Detaljnim razmatranjem stepena genetičke divergencije između kongeneričkih vrsta biljaka, G o t t l i e b (1977; 1981) je uočio povećanje genetičke udaljenosti u odnosu na konspicijske populacije. Na Tabeli 3 prikazane su vrednosti koeficijenta genetičke udaljenosti između određenog broja parova kongeneričkih vrsta. Može se uočiti da je raspon variranja ovoga parametra veliki, i da se kreće od 0,3–0,99.

Nivo genetičke varijabilnosti između vrsta može se upotrebiti kao kriterijum za utvrđivanje da li se dve posmatrane vrste mogu smatrati ili ne za vrste istog roda. Takvu jednu analizu izvršili su T u c i ć i S t e v a n o v i ć (1982) poređenjem tri visokoplaninske vrste biljaka: *Gentiana asclepiadea*, *G. pneumonanthe* i *Gentianella austriaca*. Dobijene vrednosti za genetičku distancu između tri analizirane vrste nalaze se na nivou kongeneričkih vrsta, što ide u prilog ranijem shvatanju taksonomskog statusa roda *Gentianella*, kao podroda roda *Gentiana*.

Na osnovu prikazanih rezultata o stepenu genetičke divergencije između različitih taksona može se zaključiti da se genetička sličnost i taksonomska razdvojenost nalaze u

obrnuto proporcionalnom odnosu. Drugim rečima, što je taksonomska razdvojenost veća, to je stepen genetsko–enzimske sličnosti između njih manji.

Tab. 3.– Prosečna genetička udaljenost (D) između kongeneričnih vrsta biljaka.
Mean genetic distance (D) between congeneric plant species.

Vrste Species	Prosečna genetička udaljenost (D) Mean genetic distance (D)	Literatura Literature
<i>Coreopsis nuecensis</i> x <i>C. nueccensoides</i>	0.03	Crawford i Smith, 1982a
<i>C. basalis</i> x <i>C. wrightii</i>	0.08	Crawford i Smith, 1982b
<i>C. wrightii</i> x <i>C. nuecensis</i>	0.31	
<i>Gentiana austriaca</i>		
<i>Gentiana austriaca</i> x <i>G. pneumonanthe</i>	0.16	Tucić i Stevanović, 1982
<i>G. ascleopiadea</i> x <i>G. pneumonanthe</i>	0.99	
<i>Iris attica</i> x <i>I. pumila</i>	0.83	Tucić i sar., 1984
<i>I. pumila</i> x <i>I. variegata</i>	0.89	
<i>I. attica</i> x <i>I. reichenbachii</i>	0.86	
<i>I. variegata</i> x <i>I. reichenbachii</i>	0.75	
<i>Machaeranthera boltoniae</i> x <i>M. breviligulata</i>	0.74	Arnold i Jackson, 1978
<i>M. parviflora</i> x <i>M. turneri</i>	0.26	
<i>M. tenuis</i> x <i>M. mexicana</i>	0.53	

Iako su prikazani rezultati očigledno u skladu sa hipotezom o adaptivnoj divergenciji populacija alopatričkog modela procesa specijacije, istovremeno se nameće pitanje da li je specijacija biljaka obavezno povezana sa divergencijom gena koji kodiraju solubilne proteine, ili se populacije mogu genetički diferencirati zbog delovanja stohastičkih procesa, kao što su Mayr-ov efekat osnivača ili Carson-ov model „osnivanja i procvata”. Poslednjih godina utvrđeni su brojni primeri parova morfološki i ekološki veoma sličnih, ali reproduktivno izolovanih kongeneričkih vrsta koje su veoma malo divergirale na nivou enzimskih gena. Relativno nizak stepen divergencije strukturnih gena uočava se po pravilu kod srodnih vrsta koje se međusobno razlikuju po brojevima hromozoma ili određenim hromozomskim rearanžmanima. Tako na primer, dve diploidne biljne vrste, *Clarkia biloba* i *C. lingulata*, koje se međusobno razlikuju po jednoj translokaciji, nekoliko paracentričnih inverzija i jednom ekstra hromozomu, kod *C. lingulata* imaju $D = 0.128$ tj. samo 13 alelskih supstitucija na 100 strukturnih gena. Ove se dve vrste mogu uzeti kao primer brze ili kvantne specijacije (Simon, 1944). Kao što se videlo iz navedenog primera, kvantna specijacija se odigrava bez divergencije enzimskih gena. Morfološka i ekološka sličnost ovih taksona ukazuje da je do specijacije došlo relativno skoro.

ELEKTROFORETSKI REZULTATI I HIBRIDNO POREKLO TAKSONA

Jedan od ne tako retkih načina specijacije biljnih vrsta je i hibridizacija između bliskih taksona, nakon čega dolazi do selekcije određenih rekombinantnih tipova. Pokazano je da elektroforetski rezultati mogu da posluže kao veoma pouzdan indikator

hibridnog porekla nekog taksona. Da bi se alozimi uspešno primenili u proučavanjima ovakvog postanka novih vrsta, neophodno je da su roditeljske vrste datog taksona genetički diferencirane, pri čemu je najpovoljnija okolnost ako se na istim genskim lokusima takvih vrsta nalaze različiti aleli. Kada se ovakva mogućnost ostvari, u hibridu će se ispoljiti species specifični aleli oba roditelja. U evolucionom smislu to znači da su roditeljske vrste bile različite u pogledu prisustva i učestalosti alela dijagnostičkih lokusa, i da se ti lokusi nisu promenili od trenutka hibridizacije u roditeljskim vrstama, a u potomačkom taksonu, od momenta njegovog nastanka. Koristeći ovakav teorijski pristup, T u c i ć i sar. (1984) su pokazali na osnovu broja alela istih genskih lokusa u vrstama *Iris pumila* i *I. attica* (od kojih je kod prve ovaj broj bio veći nego kod druge) da je *I. pumila* alotetraploid nastao ukrštanjem dve srodne vrste: *I. attica* i *I. pseudopumila*, kao što su još pedesetih godina pretpostavili R a n d o l p h i M i t r a na osnovu broja i strukture hromozoma.

ELEKTROFORETSKI REZULTATI I POLIPLOIDIJA

Alozimski podaci mogu da posluže kao potvrda autopoliploidnog porekla određenih vrsta. Pošto autopoliploidi sadrže dva ili više identičnih genoma kao što je genom diploida od koga su nastali, ne postoji mogućnost da se kod njih utvrde neki novi aleli koji bi se razlikovali od alela diploida. Preliminarni rezultati elektroforetskih istraživanja u dve vrste roda *Ramonda* (*R. nathaliae* i *R. serbica*) ukazuju na autopoliploidno poreklo vrste *R. serbica* od vrste *R. nathaliae*, što se je pretpostavljalo na osnovu njihovih hromozomskih brojeva i visoke morfološke sličnosti.

ALOZIMI KAO TAKSONOMSKE KARAKTERISTIKE

A y a l a i P o w e l (1972) su pokazali da su alozimi odlične dijagnostičke karakteristike za identifikovanje sestrinskih vrsta ili onih koje se morfološki ne mogu jasno razlikovati. Osnovni parametar koji se koristi u dijagnostičke svrhe je učestalost genotipova enzimskih gena. Primenu alozima kao dijagnostičkih karakteristika pokazaću na primeru dve vrste roda *Iris*: *I. pumila* i *I. attica*. Na Tabeli 4 prikazane su učestalosti alela pet genskih lokusa u ove dve vrste. U odnosu na Acph lokus, obe vrste imaju dva zajednička alela: Acph 8 i Acph 9. Korišćenjem H a r d y – W e i n b e r g- ovih formula izračunate su očekivane učestalosti genotipova koji sadrže jedan ili dva Acph alela:

	8/8	8/9	9/9
<i>I. attica</i>	0.1369	0.4662	0.3969
<i>I. pumila</i>	0.0100	0.0160	0.0064

Sabiranjem najnižih vrednosti za preklapajuće genotipove dobijamo iznos od 0.0324, čija polovina (0.0162) predstavlja verovatnoću pogrešne identifikacije jedne ili druge vrste u odnosu na taj enzimski lokus. Ako se procenjene vrednosti za svih pet lokusa uzmu zajedno (vidi poslednju kolonu na Tab. 4), verovatnoća pogrešne

Tab. 4.— Učestalost alela pet enzimskih lokusa u dve vrste roda *Iris*
 Frequencies of alleles at five enzyme loci in two species of the genus *Iris*.

Lokusi Loci	Aleli Alleles	<i>I. attica</i>	<i>I. pumilla</i>	Verovatnoća pogrešne identifikacije Probability of erroneous identification
AcpH	8	0.37	0.10	0.0162
	9	0.63	0.08	
	10	—	0.24	
	11	—	0.37	
	12	—	0.21	
Est C	13	0.28	0.31	0.2592
	15	0.44	0.45	
	16	—	0.24	
	18	0.28	—	
Gdh	6	1.00	0.41	0.0840
	7	—	0.59	
Lap	20	0.18	0.12	0.4490
	21	0.65	0.54	
	22	0.17	0.34	
Px	1	—	0.26	0.2654
	1,5	0.75	0.51	
	2,5	0.19	0.23	
	5	0.06	—	

identifikacije za ove dve vrste iznosi $4,2 \times 10^{-7}$. Dakle, na osnovu pet genetičkih markera u mogućnosti smo da sa apsolutnom sigurnošću razlikujemo *Iris pumilla* od *I. attica*.

LITERATURA

- Arnold, M. L., Jackson, R. C. (1978): Biochemical, cytogenetic and morphological relationships of a new species of *Machaeranthera* sect. *Arida* (Compositae). — Syst. Bot. 3: 208–217.
- Ayala, F. J. (1983): Enzymes as taxonomic characters. In: „Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance”. G.S. Oxford, D. Rollinson eds., Academic Press, London–New York, pp. 3–26.
- Ayala, F. J., Powell, J. R. (1972): Allozymes as diagnostic characters of sibling species of *Drosophila*. — Proc. Natl. Acad. Sci., USA 69: 1094–1096.
- Crawford, D. J. (1983): Phylogenetic and systematic inferences from electrophoretic studies. In: „Isozymes in Plant Genetics and Breeding”, Part A, S.D. Tanksley, T.J. Orton eds., Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, pp. 257–287.
- Crawford, D. J., Bayer, R. J. (1981): Allozyme divergence in *Coreopsis cyclocarpa* (Compositae). — Syst. Bot. 6: 373–379.
- Crawford, D. J., Smith, E. B. (1982a): Allozyme variation in *Coreopsis neucensoides* and *C. neucensis* (Compositae), a progenitor–derivative species pair. — Evolution 36: 379–386.
- Crawford, D. J., Smith, E. B. (1982b): Allozyme divergence between *Coreopsis basalis* and *C. wrightii* (Compositae). — Syst. Bot. 7: 359–364.
- Gottlieb, L. D. (1977): Electrophoretic evidence and plant systematics. — Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 161–180.

- Gottlieb, L. D. (1981): Electrophoretic evidence and plant populations. – *Progr. Phytochem.* 7: 1–46.
- Nei, M. (1972): Genetic distance between populations. – *Amer. Natur.* 106: 283–292.
- Nikolić, Đ., Tucić, N. (1983): Isoenzyme variation within and among populations of European black pine (*Pinus nigra* Arnold). – *Silvae Genet.* 32: 80–89.
- Levin, D. A. (1977): The organization of genetic variability in *Phlox drummondii*. – *Evolution* 31: 477–494.
- Simpson, G. G. (1944): *Tempo and mode in evolution.* (First edition). Columbia Univ. Press, New York.
- Soltis, D. E. (1981): Allozyme variability in *Sullivantia* (Saxifragaceae). – *Syst. Bot.* 7: 26–34.
- Thorpe, J. P. (1983): Enzyme variation, genetic distance and evolutionary divergence in relation to levels of taxonomic separation. In: „Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance”, G.S. Oxford, D. Rollinson eds., Academic Press, New York, pp. 131–152.
- Tucić, B., Stevanović, V. (1982): Electrophoretic investigation of systematic relationship in *Gentiana asclepiadea* L., *Gentiana pneumonanthe* L. and *Gentianella austriaca* (J. and A. Kerner). – *Genetika* 14: 243–248.
- Tucić, B., Rak – Šoltes, E., Stevanović, V., Tucić, N. (1984): Genetic distance and organization of isoenzyme variation in several *Iris* species. – *Biosistematika* 10: 13–23.
- Vujić, S. (1985): Genetička struktura i kvantitativne karakteristike u *Iris pseudoacorus* L. (Iridaceae, Liliatae), Magistarski rad, Univerzitet u Beogradu, Prirodno–matematički fakultet, Beograd.
- Whalen, M. D. (1979): Allozyme variation and evolution in *Solanum* section *Androceras*. – *Syst. Bot.* 4: 203–222.
- Yeh, F. C., O'Malley, D. (1980): Enzyme variations in natural populations of Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, from British Columbia. I. Genetic variation in coastal populations. – *Silvae Genet.* 29: 83–92.

Summary

BRANKA TUCIĆ

TAXONOMIC AND EVOLUTIONARY INFERENCES FROM
ELEKTROPHORETIC STUDIES OF PLANTS

Institute for Biological Research „Siniša Stanković”, Beograd

It is generally accepted that electrophoretic data provide valid information to the study of genetic differentiation, taxonomy and speciation of plants. The power of electrophoretic data lies in its precision and objectivity relative to most other comparative data traditionally employed in plant systematics and evolution. Electrophoretic pattern represented by coloured bands in the gel is determined by structural genes coding for polypeptide(s). Thus, differences in electrophoretic mobility of allozymes are usually the direct result of genetic differences. Therefore, the existence of genetic differences between members of the same populations in the fundamental segregational variation within a population from which the advanced levels of phylogenetic architectures evolved. Available electrophoretic data concerning the extent of genetic variation at the interpopulational level and above indicate that there is a high concordance between genetic (allozyme) diversity and level of taxonomic separation (Thorpé, 1983). Also, allozymes offer certain advantages as data for documenting the mode of plant speciation. There is evidence that quantum speciation is correlated with little or no divergence at genus coding for isoenzymes. By contrast, geographical modes of speciation have occurred by gradual divergence between populations through time. In addition, electrophoretic data are of considerable value for documenting the hybrid origin of plant species. In such a case, putative hybrid taxa display additive allozyme pattern. Similarly, allozymes could also be useful for examining auto- and allopolyploidy in plants. Autopolyploids display the same alleles as their diploid progenitors, whereas in allopolyploids simple additive electrophoretic profiles are found for the different isoenzymes inherited from the progenitor diploids.

It has been suggested (Ayala, 1983) that allozymes are often good taxonomic characters, particularly to identify incipient or sibling species. For diagnostic purposes, loci at which complete differentiation exist between populations can be used. Finally, levels of allozyme divergence between species could be employed as an indicator of whether or not two species should be regarded as congeneric (Thorpé, 1983).