

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ПРИЛОЖЕНИЕ № 2

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ
БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ

Коллективная монография
под редакцией академика А.Ф. АЛИМОВА и С.Д. СТЕПАНЬЯНЦ



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2013

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

Приложение № 2

**СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМАТИКИ
BIOLOGICAL SYSTEMATICS: MODERN PROBLEMS**

ПО МАТЕРИАЛАМ ОДНОИМЕННОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
18–21 апреля 2010 г.

Совет по проблемам общей биологии в составе Совета по биологии и медицине
Санкт-Петербургского научного центра,
Зоологический институт Российской академии наук,
Ботанический институт им. Комарова Российской академии наук,
Палеонтологический институт Российской академии наук,
Зоологический музей Московского государственного университета,
Совет РАН по проблемам изучения, охраны и рационального использования животного мира

Под редакцией академика *А.Ф. Алимова* и *С.Д. Степаньянц*

Редакционная коллегия:

О.Н. Пугачев, Н.И. Абрамсон, А.О. Аверьянов, Н.Б. Ананьева, Л.Я. Боркин, Д.В. Гельтман, С.Ю. Синёв

Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 11-04-06019
Санкт-Петербургского научного центра;
Программы «Биоразнообразие и динамика генофондов»;
Программы «Биологические ресурсы России»;
Министерства образования и науки Российской Федерации

Товарищество научных изданий КМК

ПРЕДИСЛОВИЕ

Изучение биологического разнообразия еще не так давно представляло интерес для немногих специалистов естественнонаучных музеев и академических институтов. Ситуация кардинально изменилась во второй половине XX века. Появление новых цитологических и молекулярных методик позволило более надежно различать виды. В 2007 г. общее число открытых видов бактерий, грибов, растений и живых оценивалось в 1.7 миллионов. Число еще не открытых видов может превышать 10 миллионов.

В конце XX века национальные правительства осознали необходимость сохранения биологического разнообразия, поскольку в некоторых уязвимых районах Земли темпы вымирания видов оказались сопоставимыми с темпами описания новых видов. В 1992 г. большинство стран подписало «Конвенцию о биологическом разнообразии», взяв на себя обязательства по сохранению видов и их природной среды обитания. В рамках подготовки этой конвенции в 1990 г.

Зоологический и Ботанический институты РАН провели совещание на тему «Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению». Многие доклады на этой конференции были посвящены теоретическим вопросам систематики. Сохранение биологического разнообразия невозможно без развития систематики – научной дисциплины, основная задача которой – разработка принципов классификации живых организмов. Стратегия сохранения живых организмов во многом зависит от того, насколько правильно определено их систематическое положение и изучены их уникальные свойства.

Становление современной цивилизации связано с активным использованием растений, животных и микроорганизмов. Однако количество видов культурных растений и сельскохозяйственных животных ничтожно по сравнению с общим количеством видов. Зная положение видов в системе, мы можем предсказывать их свойства, в том числе полезные для человека. Эти знания стали особенно актуальными в последнее время в связи с развитием методов геномной инженерии.

Наконец, систематика имеет колоссальное значение для познания окружающего мира. Хорошо построенная система позволяет удобно хранить и извлекать информацию обо всем разнообразии

живых организмов. Систематика дает схему для организации любого курса зоологии или ботаники. Только объединяя виды в таксоны, обладающие общими свойствами и четкими отличиями от других таксонов, можно разобраться в их разнообразии. Адекватно построенная система отражает эволюцию органического мира и помогает понять, как возникло современное разнообразие живых организмов.

Выше я назвал систематику научной дисциплиной. Однако это положение далековато очевидно. Действительно, теоретические обоснования систематики нельзя выразить в виде математических законов и выводы из таксономических построений сложно проверить экспериментально. Можно ли в этом случае говорить о систематике как о науке? Мнения специалистов по этому поводу варьируют в широких пределах. На одном полюсе находятся те, кто считает классификацию живых организмов искусством, доступным лишь немногим специалистам высокого уровня. Надежность определения и адекватность системы, по их мнению, гарантируется опытом и авторитетом исследователя. На другом полюсе находятся те, кто считает, что классификацию организмов можно построить, исходя из небольшого набора простых правил, доступных для понимания студентов и начинающих специалистов. В этом случае классификация обычно является отражением филогенетической гипотезы, полученной в результате компьютерного анализа распределения большого числа морфологических признаков или нуклеотидных последовательностей. Данный подход безусловно более демократичен, поскольку открывает возможность заниматься систематикой огромному числу специалистов. Альтернативный подход, в таком случае, можно назвать аристократическим.

«Аристократам» не нравится, что систематикой занимаются теперь все, кто хочет, без многолетнего изучения своей группы организмов, часто без понимания их морфологических особенностей и образа жизни. Действительно, некоторые молекулярные систематики даже никогда не видели свой объект изучения! Претензии «демократов» сводятся к тому, что «аристократы» не могут доступно объяснить, на основании каких принципов они строят свои системы. Истина, как обычно, лежит где-то посередине. С одной стороны, нельзя стать хорошим специалистом по группе организ-

мов без многолетнего изучения коллекций и специальной литературы. С другой, в основу работы систематиков должны быть положены простые и понятные принципы, позволяющие представить системы организмов в виде научных гипотез.

Конференция «Современные проблемы биологической систематики» была призвана обсудить теоретические основания современной систематики. Закономерно, что такая конференция проводилась в Зоологическом институте РАН – одном из мовых центров систематики животных. В истекшем году Зоологическому институту исполнилось 180 лет. За это время сотрудники института проделали огромную работу по систематизации фауны нашей страны, а по отдельным группам – и мировой фауны. Всего выпущено 147 томов в серии «Фауна России» и около 200 томов Определителей по фауне России (и Советского Союза). Сотрудники Зоологического института РАН регулярно и с интересом участвуют в обсуждении теоретических основ систематики, в том числе на семинарах подсобета «Проблемы общей биологии», работающего с 2001 года в Санкт-Петербургском Научном Центре. В работе конференции «Современные проблемы биологической систематики» участвовали специалисты крупнейших зоологических и ботанических учреждений и университетов Москвы, Санкт-Петербурга и других научных центров.

Предлагаемая коллективная монография содержит статьи по докладам на этой конференции, вызвавшие наибольший интерес и дискуссии.

Академик РАН
А.Ф. Алимов

PREFACE

The biodiversity studies quite recently were of interest for only a few experts from natural science museums and academic institutions. The situation changed radically in the second half of the 20th century. The new cytological and molecular techniques allowed more accurate identification of species. In 2007 the total number of discovered species of bacteria, fungi, plants and animals amounted to 1.7 million. The number of yet undiscovered species may exceed 10 million. In the late 20th century the national governments became conscious of the necessity of biodiversity conservation because in some

vulnerable regions of the earth the rates of extinction of species were comparable to the rates of describing new species. In 1992 the majority of countries signed the Convention on Biological Diversity undertaking the obligations on conservation of species and their natural habitats. In the context of preparing this convention the Zoological and Botanical Institutes of the Russian Academy of Sciences held a conference “Biodiversity: Approaches to the Study and Conservation” in 1990. Many reports at that conference were dealing with the theoretical questions of systematics. The conservation of biodiversity is impossible without development of systematics, a scientific discipline, the major task of which is development of principles of classification of living organisms. The strategy of conservation of living organisms to a large extent depends on the accuracy of defining of their taxonomic position and on the knowledge of their unique characteristics.

Formation of the modern civilization is connected with active usage of plants, animals and microorganisms. However, the number of species of cultivated plants and farm animals is negligibly small as compared to the total number of species. Knowing the taxonomic position of species we can predict their properties including those useful to man. This knowledge has recently become particularly significant in the context of development of gene engineering methods.

Eventually, systematics is of immense significance for studying the surrounding world. A well-organized system permits convenient storage and retrieval of information about the entire diversity of living organisms. Systematics provides a scheme for organizing any course in zoology or botany. It is only by means of joining species into taxa possessing common features and distinct differences from other taxa that one can clarify their diversity. An adequate system reflects the evolution of the organic world and provides an insight into the origin of the present diversity of living organisms.

Above I termed systematics a scientific discipline. However, this statement is far from being evident. Theoretical corroboration of systematics cannot be formulated in the form of mathematical laws, and conclusions drawn from the taxonomic constructions are difficult to verify experimentally. Is it possible in this case to speak about systematics as a science? Opinions of specialists on this matter vary within a wide range. On the one pole are experts regarding

classification of living organisms as an art accessible to only a few high level experts. Reliability of identification and adequacy of the system, in their opinion, is provided by experience and authority of the researcher. On the other pole are those who think that classification of organisms can be based upon a small set of simple rules accessible for understanding by students and inexperienced specialists. In such a case the classification usually reflects the phylogenetic hypothesis based upon computer analysis of dispersal of a large number of morphological characters or nucleotide sequences. This approach is undoubtedly more “democratic” because it gives an opportunity to a great number of experts to conduct taxonomic studies. The alternative approach can in this case be called “aristocratic”. The “aristocrats” do not like that any specialist who has not previously performed a many-year study of a particular group of organisms and often even does not understand their morphological characteristics and mode of life can conduct a taxonomic study. It is true that some molecular taxonomists have not even seen the object of their study! The complaints of the “democrats” are that the “aristocrats” cannot explain in explicit terms the principles upon which they build their systems. The truth as usual is halfway between the two opposite opinions. On the one hand it is impossible to become a good expert on a group of organisms without a long-term study of collections and special literature. On the other hand taxonomist’s work should be based upon simple and clear principles allowing representation of organisms system as scientific hypotheses.

The goal of the Conference “The Modern Problems of Biological Systematics” was to discuss the theoretical bases of modern systematics. It was legitimate that such a conference was held at the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, a world centre of systematics of animals. In the past year the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences became 180 years. For the time past experts on the staff of the institute have carried out tremendous work on systematizing of fauna of Russia, and also for separate groups – of the world’s fauna. A total of 147 volumes of the series “The Fauna of Russia” and 200 volumes of Identification Keys to the Fauna of Russia (and the Soviet Union) have been published. Experts from the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences regularly participate in discussions of the theoretical bases of systematics, also in seminars of the subcouncil “Problems of General Biology” working since 2001 at the St. Petersburg Scientific Centre of the Russian Academy of Sciences. The Conference “The Modern Problems of Biological Systematics” was attended by experts of the largest zoological and botanical institutions and universities of Moscow, St. Petersburg and other research centers. This collective monograph includes articles reported at the conference that attracted the greatest interest and discussions.

Academician of the Russian
Academy of Sciences
A.F. Alimov



УДК 575.852

ФИЛОГЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ: ПЕРСПЕКТИВЫ ЗАВЕРШЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ КАК НАУКИ

В.В. Алёшин

*Научно-исследовательский институт физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 119991 Москва, Российская Федерация;
e-mail: Aleshin@genebee.msu.su*

РЕЗЮМЕ

Перечислены технические особенности использования молекулярных признаков в филогенетике и их перспективы в систематике. Сделан краткий обзор современных представлений о родственных связях крупнейших групп одноклеточных и многоклеточных; высказано мнение о скором, в историческом масштабе, решении филогенетикой основных стоящих перед ней задач. Разобран пример использования филогенетических данных для разработки эволюционного сценария (на примере происхождения многоклеточных животных).

Ключевые слова: беспозвоночные, двустороннесимметричные животные, заднежгутиковые, молекулярная эволюция, происхождение многоклеточных животных, систематика, филогенетика

INVERTEBRATE PHYLOGENY IN LIGHT OF MOLECULAR DATA: THE PROSPECT OF PHYLOGENETICS AS A FINISHED SCIENTIFIC DISCIPLINE

V.V. Aleoshin

Belozersky Institute for Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation; e-mail: Aleshin@genebee.msu.su

ABSTRACT

We are listing the technical features of using molecular characters in phylogenetics and the perspective for their application in systematics. We are giving a brief review of the current picture of phylogenetic relationship between the major groups of protists and metazoans, and expressing an opinion that phylogenetics will answer its main questions in the near future. We are considering a case of using phylogenetic data for constructing an evolutionary scenario, illustrated by the origin of Metazoa.

Key words: invertebrates, Bilateria, Opisthokonta, molecular evolution, the origin of Metazoa, systematics, phylogenetics

ВВЕДЕНИЕ

Изложенные здесь оценки были высказаны в Зоологическом институте РАН на конференции «Современные проблемы биологической систематики» (18 – 21 апреля 2011 г.). Мнение о скором завершении филогенетики как науки не получило одобрения, так что послефилогенетическая эпоха наступит неожиданно. Зато на конференции не утихали споры по якобы проблеме отношения систематики и филогенетики и месте молекулярных данных в зоологии и ботанике; они поднимались к таким философским вершинам, где оставалось не много от зоологии, ботаники и молекулярных данных, а эмоциональный накал подчас был достоин защиты святынь либо чего-то сугубо материального. Примечательно, что высказанная на конференции А.В. Мартыновым новая гипотеза о трансформации планов строения беспозвоночных (с приписанием эволюционного значения) и объявление новых таксонов надтипового ранга вызвали только краткое и самое поверхностное обсуждение. Ни поддержки, ни развернутой критики не последовало, хотя проблематика и основной материал знакомы дипломированным участникам хотя бы из общего курса зоологии. Это обстоятельство яснее формальных заявлений показывает снижение интереса в научном сообществе к филогенетическим гипотезам, подкрепляемым только традиционными методами сравнительной анатомии и эмбриологии.

Основные понятия: (1) систематика

Здесь принимается самое простое понимание задач систематики и филогенетики (Беклемишев [1927] 1994). Систематика используется для описания наиболее кратким способом всего известного разнообразия. Это требование внутренне противоречиво: сокращая описание, мы теряем в полноте. Точным соответствием объекту является сам объект, но заменив объектом (гербарным листом, живой культурой) его описание, мы ничего не выгадываем в научной картине. Решение противоречивой задачи систематики достигается созданием категорий (научных абстракций) двух видов (Беклемишев [1927] 1994).

Один вид абстракций – то, что называют признаками. В множестве объектов систематик вы-

деляет элементы, кажущиеся ему сходными и повторяющимися. Удобство выделения именно их для описания, а не каких-то альтернативных, как всегда, выявляется практикой: многократно повторяющимся анализом (разложением) объектов на элементы и синтезом. Например, удобство признака «целом» сильно зависит от уровня знаний, целей исследования, теоретических посылок: доступна ли гистологическая и ультрамикроскопическая техника, придается или нет значение различиям онтогенетических способов закладки целома, как интерпретируются и классифицируются «нетипичные» состояния (редукция одного или обоих эпителиальных листков (Заварзина и Цетлин 1990), полость тела «псевдоцеломических» животных и т. п.). Предмет систематики увеличивается каждым большим и малым открытием, он так же бесконечен, как познание. До изобретения микроскопа невидимые простым глазом объекты не входили в поле зрения зоологии; сегодня с помощью световой и электронной микроскопии мы разглядываем всё больше деталей, и они должны быть описаны и систематизированы, включены в диагнозы видов и других таксонов. Геномные структуры для их краткого описания должны быть формализованы и систематизированы, как и структуры, различимые в микроскоп. Типы дыхания и эмбрионального развития, электрическая и синаптическая связь нейронов, способы регуляции активности генов и детали поведения, гнезда муравьев и птиц, – всё, что уже открыто и будет открыто в будущем – всё это должно быть учтено в диагнозах таксонов, создаваемых систематикой, и повлиять на их объем. Приходится согласиться с идеей неопределенного диагноза и систематики, устремленной в бесконечность (Заренков 1976), хотя здесь на первый план выходит иная и более простая (не онтологическая, а гносеологическая) причина.

Другой вид абстракции в систематике – таксоны, то есть группы объектов, которым приписаны название и диагноз. Наиболее полезны таксоны, которым можно дать максимально подробный и однозначно строгий диагноз; в такие таксоны и стремится организовывать объекты систематик. Эта цель определяет типологическую природу систематики (Иванов 1996), независимо от того, удаётся диагноз строгий или только вероятностный, независимо от номотетического компонента в процедуре создания признаков и гомологизации.

Для цели экономного описания таксоны лучше всего организовать в иерархическую систему: в ней вместо перечисления множества признаков объекта достаточно указать на вхождение в род (вышестоящий таксон, которому диагноз дается один раз) и перечислить видовые отличия. Можно дать и другую, эквивалентную формулировку: полезные таксоны максимально крупные, при этом с максимально подробными и строгими диагнозами.

Между двумя видами абстракций систематики – созданием таксонов и признаков – устанавливается тесная связь: итеративно пересматривается объем первых и содержание вторых (Павлинов 2004) для лучшего описания разнообразия. Задача оптимизации системы по двум параметрам в общем виде не имеет решения, но иерархическая организация таксонов оказывается лучшим компромиссом: по мере увеличения ранга диагнозов обедняется, но объем возрастает. Объекты, нарушающие диагноз (четырёхногие имаго сатирид и нимфалид или восьминогие мутанты *bithoraxoid* среди *Hexaroda* – даже подобные случаи «ненастоящего» нарушения признака, здесь допускающие интерпретацию в рамках «шестиногости», а тем более настоящие отклонения от диагноза), должны болезненно восприниматься систематикой, приводить ради сохранения объема таксона к созданию более абстрактных и, таким образом, бедных диагнозов, в нарушение ее основной цели. А при эклектичном смешении систематики и филогенетики строгий диагноз для таксона-клады эквивалентен запрету на коренное изменение зафиксированных в диагнозе состояний в эволюции, то есть предсказанию эволюции.

Частью работы систематика, помимо выделения признаков и таксонов, является идентификация видового названия и систематического положения, например, экспресс-диагностика патогена в медицине. В момент идентификации не производится исчерпывающее описание. Если система имеет предсказательный характер, то идентификация одновременно является и гипотезой о неисследованных признаках и свойствах объекта (например, наличии у инфекционного возбудителя конкретных биохимических путей – мишеней, обуславливающих чувствительность к определенным антибиотикам). Поэтому система желательна максимально предсказательная (то есть диагнозы высших таксонов желательны содержательные, полные и по возможности при-

менимые к подчиненным таксонам). А методы идентификации желательны такие, чтобы однозначно отнести объект в нужное место системы наиболее простым способом, и, таким образом, без исследования множества признаков дать максимальное правдоподобные гипотезы об их состоянии. Понятность (рациональность, (Павлинов 2011)) линнеевской системы и появившиеся позднее определительные ключи выполняли эти задачи наилучшим образом два с половиной века при тогдашнем уровне техники. И обеспечили этим полезность – для исследований (эвристичность) и практики. Эвристичность сохраняется и сейчас: в современных молекулярно-филогенетических работах стараются выбирать представителей традиционных субтаксонов исследуемого таксона. Но почему традиционная форма системы останется наилучшей всегда? Например, сочетание мировых электронных баз данных и их мобильной доступности в любой точке Земли посредством телекоммуникации обещает простой доступ к информации и помимо иерархической системы, а ожидаемые в рамках научной фантастики инвентаризация биоразнообразия и появление микрометодов автоматического, в том числе полевого определения видов на основе ДНК-штрихкодирования (Шнеер 2009), в сочетании с информационными технологиями, делает необязательной не только рациональную (понятную) систематику, но вообще необязательным краткое описание разнообразия.

Терминология

Конструируемые системы бывают искусственные, т. е. построенные «по одному признаку», и «естественные» – учитывающие множество признаков и предполагающие применение для широкого круга задач, в том числе академических¹. Искусственная система выдерживает требование логики о едином основании деления, а также, в отличие от «естественной» системы, может быть истинной или ложной, это проверяется (в принципе). «Естественная» система учитывает особым образом множество признаков, но, конечно, не может реализовать адансонов принцип учета **всех** признаков – хотя бы ввиду конструктивного происхождения «признаков» как абстракций. Противоречия² между отдельными признаками в «естественной» системе решаются, помимо

пересмотра самих признаков и таксонов, также назначением «более важных» и «менее важных» признаков³. Процедуру систематизации можно кратко определить как взвешивание признаков⁴. Поскольку основное назначение системы (наиболее полное и краткое описание разнообразия) строго не определено, то удобство (пригодность) или неудобство (непригодность)⁵ системы для тех или иных нужд оценивается без особой формальности по содержанию и понятности диагнозов, их строгости, корреляции различных признаков друг с другом или мозаичности, легкости определения систематического положения конкретного экземпляра, предсказательной силе, соответствии божественному плану творения в представлении автора системы, согласованности с данными филогенетики и т. п. субъективным или посторонним свойствам.

Основные понятия: (2) филогенетика

Задача филогенетики по сравнению с систематикой намного конкретнее, она конечна – установить родственные связи безотносительно к сходству и различию в целом (Беклемишев [1927] 1994; Пономаренко и Расницын 1971; Шаталкин

1988; Клюге 2000; Павлинов 2005). По формальному признаку филогенетическая система, то есть совокупность записей о степени родства, должна рассматриваться как искусственная, то есть построенная по одному, пусть и особенному, признаку (порядку отделения ветви на родословном дереве). Как любая искусственная система, она выдерживает требование логики о едином основании деления и, в отличие от «естественной» системы, может быть истинной или ложной. Родственные отношения, в отличие от создаваемой человеком «естественной» системы, зависящей от методического уровня, степени изученности (см. выше) и философских позиций субъекта, – это объективная реальность. Филогенетическая система может, но не обязана быть наглядной, удобной, прогностичной. Единственное требование к ней – чтобы она была истинной.

Конечно, мы вправе надеяться, что филогенетическая система будет обладать также и некоторой прогностичностью в той степени, насколько монофилетические (т.е. голофилетические) таксоны характеризуются не одной-единственной синапоморфией. Что она будет наглядной и удобной в той степени, насколько общие признаки наследуются, а не приобретаются независимо, в эволюции при-

¹Исторически «естественной» системе ставилась задача отражать объективно существующий порядок в природе (например, реализующий идеальный, божественный план творения), который, однако, надлежало в новое время понять не из откровения, а познания природы в ее полноте. Позднее объективная основа, «естественность» объяснялась материальной причиной – эволюционной преемственностью. При всем познавательном значении такого объяснения, отождествление искомой, наиболее правильно, точно и полно описывающей разнообразие («естественной») системы с филогенетической логически уязвимо. Филогенетическая система окажется наиболее полно описывающей разнообразие только при выполнении некоторых дополнительных условий. Поскольку задачи «естественной» системы (наиболее полное описание разнообразия) и филогенетической системы (описание истинных родственных отношений) не идентичны и решаются разными (только частично совпадающими) методами, то здесь они в общем случае не отождествляются.

²Иначе, при отсутствии противоречий, по крайней мере для каждой группы в рамках одного ранга, можно было бы применять один-единственный признак – аналогично искусственной системе.

³Адансонова идея эквивалентности признаков с тем чтобы найти систему, удовлетворяющую большинству признаков, вместо их взвешивания, не имеет смысла, по крайней мере для признаков анатомии: там важный «признак» всегда можно разбить на 2 или 20 более или менее связанных между собой простых признаков (или, если это трудно, то дополнить нужным числом «отрицательных» признаков) чтобы сдвинуть счет к желаемому результату; из этого видно отсутствие принципиальных различий между взвешиванием признаков и их выделением.

⁴Этому не противоречит практика некоторых методик численной (нумерической) таксономии присуждать равный вес всем учитываемым признакам: ведь признакам, не принимаемым во внимание, при этом присваивается нулевой вес.

⁵Иногда непригодные для тех или иных академических целей системы ошибочно именуют «искусственными» (как синоним «плохие»), что создает терминологическую путаницу; при этом подразумевается существование «хороших» – «естественных» систем, будто бы объективных и не зависящих от целей, к которым их применяют.

скором будущем выявлены и исправлены. Таково общее ожидание.

После того как истинная филогения с достоверностью установлена, она, в контраст систематике, не нуждается в дальнейших исследованиях и переработках. Если взять ее для номенклатуры, то будет обеспечена превосходная стабильность. А при наличии простого способа идентификации (например, на основе ДНК-штрихкодирования) и единой мировой электронной базы данных, сегодняшние недостатки филогенетической системы по сравнению с линнеевской (отсутствие рациональности, немыслимость рангов – по числу узлов дерева, и др.) сохранят лишь историческое значение.

Технические особенности молекулярных признаков

Прогресс филогенетики, как и любой науки, связан с техническими достижениями. Так оказалось, что задача практической реконструкции филогении будет решаться на данных о последовательностях нуклеотидов или аминокислот (Шаталкин 2005). Молекулярные признаки многочисленны (сотни и тысячи, в ближайшей перспективе миллионы), их легко формализовать, а обработку автоматизировать, многие бесспорно гомологичны во всех типах или даже у животных и бактерий (то есть признаков не только **очень** много, но много пригодных для сравнения и для определения состояния во внешней группе, и просматриваются естественные способы их формализованного учета). Развитие методической и технической базы, их стандартизация и роботизация ведет к тому, что гигантские массивы молекулярных данных становится получить дешевле и проще, нежели данные по гистологии и ультраструктуре, располагая ничтожным количеством биологического материала, без привлечения дорогостоящего труда⁶ специалистов высшей квалификации (по некоторым группам такого может и не найтись в мире). Получаемые результаты отличаются хорошей воспроизводимостью независимо от лаборатории, деталей методики и

идеологических предпочтений исследователя как в фактическом плане (почти однозначная интерпретация в последовательность нуклеотидов), так и, в известной степени, результатов сравнения. Их, по сути, получить может каждый, применив стандартную (а при желании оригинальную) методику, без многолетнего изучения группы и будучи уверенным в доброкачественности фактического результата. Каждый в состоянии самостоятельно проверить контрольными опытами достоверность хоть биохимической, хоть вычислительной составляющей, причем хотя бы минимальный уровень такой проверки воспитывается этикой экспериментальной науки. Молекулярная эволюция независима от морфологической, легко принимается независимым способом проверки традиционных филогенетических гипотез. Причем независимость определяется не только тем тривиальным обстоятельством, что по признакам фенотипа невозможно предсказать генотип, следовательно, так называемый «отбор в некотором направлении», в понимании фенетиков, не предполагает отбора конкретной первичной структуры ДНК. Существенно важнее эффективная нейтральность (не в бытовом, а математическом смысле, см.: Кимура (1985)) огромной массы молекулярных признаков, и, ввиду этого, принципиально иной характер их эволюции: большая повторяемость, большая применимость статистических методов к описанию. В отношении молекулярных признаков легко выдвигать вероятностные гипотезы об их эволюции⁷ и тестировать, отвергать или уточнять их, выбирая модели, усредненные на больших выборках или же адаптированные к особенностям рассматриваемого гена в отдельных кладах. Такой подход полностью согласуется с парадигмой выявления филогении как решения вероятностной задачи (Лухтанов и Кузнецова 2009). Для признаков анатомии практически невозможно в настоящее время дать количественные оценки вероятностей независимого возникновения или редукции в том или другом случае. Это одна из главных причин беспомощности традиционных концепций (например, концепции Articulata) в противостоянии

⁶Если учитывать не зарплату, а издержки по многолетней подготовке и число экземпляров, определяемых систематиком в «трудной» группе за весь трудовой стаж.

⁷Т. е. матрицы вероятностей аминокислотных замещений, распределение признаков по степени консервативности с численными значениями параметров распределения и т. п., см.: (Ней и Кумар 2004; Лукашов 2009).

гипотезам, основанным на молекулярных данных. Практика показала реальную беспрецедентную устойчивость выводов, основанных на молекулярных данных: филогенетические гипотезы, выдвинутые при анализе отдельных генов, таких как ген 18S рРНК, теперь подтверждаются геномными данными – при увеличении объема учитываемой информации не в разы, а на порядки. Таковы основные причины удобства и повсеместного применения молекулярных признаков в филогенетике. Когда задача реконструкции всеобщей филогении будет решена, видно, что это будет сделано независимо от признаков анатомии, размещение состояний последних на дереве, может быть, уточнит закономерности морфологической эволюции (соотношение модусов и т. п.) без логического круга в рассуждениях. Возможно, уточненные знания об обычных в эволюции и редких способах трансформаций пригодятся для филогенетической интерпретации палеонтологического материала, недоступного молекулярным методам.

Особенности макромолекул как химических объектов оказывают техническое влияние на ход реконструкции филогении. Далеко не самым важным источником ошибок, тем не менее по небрежности не всегда выявляемых, являются лабораторные загрязнения, паразиты, присутствующие в тканях, непереваренные остатки пищи, микрообрастания и частицы осадка (Buckley et al. 2008; Wray et al. 1995; Pawlowski et al. 1996; Bourlat et al. 2003; Lecroq et al. 2009) – то, о чем в традиционной филогенетике не надо беспокоиться. В особых случаях загрязнение носит единый систематический характер (например, полимеразная цепная реакция (ПЦР) с «универсальными» праймерами при обычных условиях в разных лабораториях вместо гена 18S рРНК бороздчатобрюхих моллюсков приводит к амплификации гена их жертвы – гидроидов, даже при специальной препаровке тканей (Okusu and Gilbert 2003); причина не в физическом преобладании ДНК гидроидов, а вторичной структуре рДНК соленограстров, содержащей GC-богатые термостабильные шпильки (Meuser et al. 2010), препятствующие полимеразной реакции). Практически гораздо важнее лабораторных ошибок универсальные свойства ДНК и белков, проявляющиеся в эволюции. С ними сталкиваются независимо от степени аккуратности или необычных свойств объекта – всегда и неизбежно, по самому факту

работы. Так, при сравнении далеких видов нередко затруднены определение ортологичности генов и правильное выравнивание последовательностей (потенциальные источники ошибок!); требуется учитывать эффекты насыщения последовательностей заменами, гомоплазии, неодинаковость скоростей эволюции и вызываемый ими артефакт, известный как притяжение длинных ветвей (LBA в англоязычной литературе) (Felsenstein 1978; Philippe 2000; Anderson and Swofford 2004, и др.). Наоборот, при сравнении близких видов насыщения заменами не наблюдается, а гомоплазиями можно пренебречь, но вместо этого действуют факторы популяционной генетики: аллельного полиморфизма, независимой фиксации аллелей, гибридизации и связанным с ней замещением аллелей, которые не имеют значения при отдаленных сравнениях. Вызываемые перечисленными эффектами отклонения сконструированного дерева от истинного носят систематический характер и принципиально не могут быть обнаружены статистическими тестами, такими как индекс непараметрического бутстрэпа (Felsenstein 1985), который вполне может в таких случаях приписывать 100% поддержку ошибочному узлу. Это не значит, что статистические тесты не нужно применять: без них невозможна правильная интерпретация результатов сравнения первичных структур – ведь в их эволюции очень велик стохастический компонент. Для выявления и исправления систематических ошибок не разработано универсального инструмента, но они находятся, кроме наиболее тяжелых случаев, специальными средствами, да и в целом современные программы выравнивания последовательностей, построения деревьев, тестирования топологий существенно менее подвержены артефактам, чем десятилетие назад, а полногеномные проекты и специализированные базы данных снижают опасность ошибки выбора ортологов. Горизонтальный перенос традиционно рассматривается как потенциальный источник ошибок – он поражает воображение и заслоняет сходный эффект более обычных и всеобщих процессов: утраты генов (в том числе паралогов) в отдельных эволюционных линиях и разной скорости эволюции. Теоретически главная трудность горизонтального переноса не в проникновении и включении в геном чужеродной ДНК, а фиксации такого события в популяции и замещении хозяйского аналогичного гена. Фиксация должна

осуществляться стохастическим процессом, как правило – без помощи отбора – ввиду редкости эффективного функционирования гена в несогласованной системе (это знают биотехнологи, пытающиеся экспрессировать чужеродный ген, а получающие нередко тельца включения вместо нативного белка). Структурно и функционально макромолекулы в клетке скоррелированы, аналогично органам в организме (только корреляций больше, что и обуславливает большую консервативность молекулярных признаков и медленную молекулярную эволюцию по сравнению с морфологической; ср. с мнением Г. Спенсера (1870) о невозможности эволюции сложных органов без специального механизма, обеспечивающего согласованное изменение частей – для молекул подобных механизмов нет, в отличие от анатомических структур, подстраивающихся друг к другу за счет онтогенетических и эргономических корреляций). Не случайно даже в бактериальных системах наиболее известны как распространяющиеся горизонтально детерминанты устойчивости к лекарствам и солям тяжелых металлов: их абсолютная жизненная необходимость чаще компенсирует, в известных условиях, издержки переноса, чем, допустим, выигрыш от переноса гена для утилизации необычного углевода. Но в случаях длительной эволюции внутриклеточных симбионтов доказан успешный, закономерный и массовый перенос их генов в ядро хозяина; учитывая наличие первичных, вторичных, третичных эндосимбионтов у одноклеточных, перемежающееся с их утратой, горизонтальным переносом генов в протозоологии нельзя пренебречь, а его выявление становится трудной задачей.

Техническими являются также вопросы о законности суждений о филогении видов по одному гену, о различиях деревьев, сконструированных по разным генам, и чего надо больше для достоверной филогении сравнивать: генов или видов. Первый вопрос дипломатически маскирует наивный скепсис по отношению к применимости молекулярных данных для реконструкции филогении. Поскольку ген не существует сам по себе,

если б удалось реконструировать его достоверную филогению, она была бы и филогенией вида (исключая дубликации и горизонтальный перенос). Конечно, трудно рассчитывать, что любой ген столь изменчив, что каждый кладогенез в истории жизни на Земле отмечался в нем уникальной апоморфией, и столь консервативен, что сохранил все эти апоморфии в неизменном виде с докембрия до наших дней. В противном случае те или иные узлы дерева с его помощью будут реконструированы недостоверно или ошибочно. Поэтому филогенетические гипотезы, основанные на одном гене, на каких-то других генах обязательно не подтверждаются, но это не имеет значения, и в этом нет парадокса (Алёшин и др. 2007). Истинное дерево необходимо устанавливать не усреднением ошибок, а выявлением достоверных и недостоверных узлов для каждого гена (или рассматривать с тех же позиций объединенный массив, в случае необходимости подразделенный – не обязательно на гены, а, например, на консервативные и вариабельные области). Важный вопрос – о таксономической выборке. На первый взгляд, ее ограниченность не должна представлять проблемы при условии что у нас есть надежный способ реконструкции филогении⁸. Например, применим его к четверке видов: муха, кольчатый червь, круглый червь, моллюск, найдем ближайшую пару и узнаем какая гипотеза правильная – Articulata или Ecdysozoa. Практика выявила ограничения для такого оптимизма. Не в том причина, что по отдельным представителям, без абсолютно всех признаков абсолютно всех видов филогенетике не справиться. В отсутствие гомоплазий истинное дерево реконструируется методом максимальной экономии независимо от числа видов. Но при наличии гомоплазий – источнике артефактов реконструкции – выявить их можно только в достаточно больших наборах при использовании методов максимальной экономии, как учесть повторные замены, консолидировать группы с разной скоростью эволюции и внести поправки на гетерогенность – при использовании дистанционных методов, повысить точность оценки параметров – для методов максимального

⁸А если результат реконструкции зависит от выборки, то резонно задать вопрос о неописанных видах, вымерших в ходе дивергенции видах, разновидностях, гаплотипах – они навсегда останутся недоступны. Если все они необходимы для реконструкции, то это означает, что у нас нет способа реконструкции. Кстати, при их доступности способ реконструкции филогении был бы и не нужен (при абсолютно точном априорном знании наука с ее «законами» и методами установления истины не нужна).

правдоподобия. Таким образом, зависимость точности реконструкции от числа анализируемых таксонов носит не философский, а технический характер и, будь она проще, то вычислялась бы как параметр. Но теперь добропорядочная научная дискуссия чего надо секвенировать больше – генов или видов (Degtjareva et al. 2004) – подошла к промежуточному финалу: уже сейчас издержки на секвенирование меньше чем на компьютерную обработку. Уже ясно, что вскоре будут определены нуклеотидные последовательности сотен и тысяч генов многих тысяч видов, и вопрос не в выборе стратегии секвенирования, а обработки. И уже ясно, что простое увеличение объема данных не избавляет от известных прежде, по результатам сравнения отдельных генов, артефактов, а способно и усилить систематические ошибки. Например, нематоды, представленные одним видом *Caenorhabditis elegans*, на максимально правдоподобном дереве, построенном по конкатенированным 133 белоккодирующим генам (более 31000 аминокислотных позиций), группируются с плоскими червями (как «низшие черви *Scolecida*»), но они же группируются с тихоходками и членистоногими (в составе *Ecdysozoa*), если *Caenorhabditis* заменить на *Xiphinema*. Причина в меньшей скорости эволюции множества генов *Xiphinema* (меньшей длине ветви на дереве) (Baurain et al. 2007). Этот результат получен на выборке из 23 таксонов, но на расширенной выборке из 56 таксонов противоречие в топологии сконструированных деревьев исчезает: независимо от того, каким видом представлены нематоды, они оказываются в составе *Ecdysozoa* (Baurain et al. 2007). Остальные 20 (точнее, 19 независимых) внутренних узлов на двух деревьях из 23 таксонов полностью совпадают, если не учитывать положения нематод. И они замечательным образом полностью совместимы с топологией дерева из 56 таксонов. В то время как «простые» случаи однозначно разрешаются наличными средствами построения деревьев, для преодоления артефактов и выявления истинной филогении в «сложных» случаях потребуются и привлечение дополнительных данных, и разработка более совершенных способов их анализа.

Одно примечательное обстоятельство нынешнего переходного этапа филогенетики также можно назвать техническим, но его положение особенное. Теоретически известно, какой таксон

следует именовать монофилетическим: включающий всех потомков ближайшего общего предка. Не отказываясь формально от этого положения, молекулярная филогенетика злостно нарушает его на практике. Так, утверждается монофилия первичноротых животных (Philippe et al. 2005). В самом деле, обнаружены синапоморфии в первичных структурах белоккодирующих генов главных типов *Protostomia*. Но состояние этих признаков в некоторых группах потенциальных первичноротых (*Acoela*, *Nemertodermatida*, *Dicyemida*, *Orthonectida*, *Myxozoa*, *Lobatocerebrida*) пока не известно либо аутапоморфно; все они, кроме не исследованных молекулярными методами *Lobatocerebrida*, отличаются повышенной скоростью молекулярной эволюции, и их положение на сконструированных деревьях спорное ввиду эффектов притяжения длинных ветвей. Практика такова, что монофилия больших групп (не обязательно типов или классов) устанавливается не честно, а при условии исключения из рассмотрения отдельных проблемных или не исследованных таксонов, размещение которых на дереве, когда оно будет сделано с достоверностью, может изменить состав некоторых групп, выведенных сейчас как «монофилетические».

Данные о первичных структурах, если исключить видовую диагностику, геногеографию, генетику развития и совсем уж редкую молекулярную «физиологию», используются в зоологии как индикаторы родства. Это филогенетика по ее методологии и задачам. В этом смысле термин «геносистематика», введенный А.С. Антоновым (1974), неудачен, так как проводит границу не по ключевому признаку (методологии кладистики вместо систематики), а несущественному (использованию генотипа вместо фенотипа в традиционной «феносистематике»). Точнее, термин «геносистематика» был преждевременным. С удешевлением геномики взгляд на биоразнообразие будет всё более становится генетическим, а не анатомо-морфологическим, в метагеномах функционирование сообщества интерпретируется исходя из последовательностей, а не полевых наблюдений и т. д. Молекулярная филогенетика, ныне со своей бедной задачей конструирования математического объекта – графа без циклов, всё больше будет захватывать сектор содержательного биологического знания и ставить задачи истинной геносистематики (под именем «системной

биологии»). Так же, симметрично, систематика должна будет описывать **основное известное**, то есть генетическое, биоразнообразие адекватными способами – не просто «учитывать молекулярные признаки наравне с прочими», а создавать адекватные в первую очередь для генетического разнообразия мерономию (ее зачатками являются международные классификации и базы данных консервативных доменов, пространственных структур (фолдов), семейств белков, классов мРНК и т. п.) и таксономию (ее зачатком являются достоверные голофилетические таксоны).

Одноклеточные

Принципиально отличные от микроскопии технические средства создали новую ситуацию в филогенетике. Она добилась успехов даже на столь невыгодном поле, как радиация современных эвкариотов, где, казалось бы, должен навечно царить хаос. Пусть вместо устремленного к прогрессу дихотомического дерева она пока осторожно выбирает «филогенетическую розетку» (Baldauf 2003), в центре которой остаётся «белое пятно истории» (Рис. 1). Тем не менее она смело, где возможно, соединяет наивысшие таксономические категории – царства (например, грибов и животных) и типы (например: инфузорий с их уникальной аутопоморией – ядерным дуализмом, споровиков, типологически характеризующихся апикальным комплексом, – объект протозоологии с рудиментом пластиды, и панцирных жгутиконосцев – одноклеточных водорослей, “Mesokaryota”, отличающихся от всех прочих эвкариотов структурой интерфазных хромосом). В учебнике «Зоология беспозвоночных» под редакцией Ю.И. Полянского (Догель 1981) инфузории и споровики – это два типа из пяти, выделенных для одноклеточных; теперь они часть узкого монофилетического таксона *Alveolata*. Из трех оставшихся микроспоридии включены в грибы, миксоспоридии в Metazoa, а «тип сакромастигфоры» разбит на множество групп, распределен-

ных согласно выявленному родству. Для *Alveolata* найден общий ультраструктурный признак: мелкие пузырьки, лежащие под мембраной (у инфузорий), или «слившиеся» в один гигантский «пузырек» на всю клетку – две внутренние мембраны трехмембранной пелликулы споровиков. Соединять покровы инфузорий и споровиков в один морфологический ряд пришло в голову, конечно же, благодаря монофилии *Alveolata*, открытой на генах рРНК (Gajadhar et al. 1991; Wolters 1991) и впоследствии подтвержденной геномными данными. Выполняя свою исследовательскую программу, филогенетика постепенно «разгребает» мультифуркации филогенетической «розетки», например, объединяет stramenopiles, *Alveolata*, Rhizaria под аббревиатурой SAR или RAS (Burki et al. 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al. 2007). Правда, и раньше в разножгутиковых и *Alveolata* подозревали родственников: в литературе утвердилось неудачное название “Chomalveolata” (Cavalier-Smith 1999) как общее для монофилетических *Alveolata* и полифилетического “царства Chromista” (соединяющего разножгутиковых с гаптофитовыми и криптофитовыми и сохраняемого благодаря родству эндосимбионтов его фототрофных форм (Yoon et al. 2002)). Но монофилия *Alveolata* и разножгутиковых остается не доказанной, поскольку они объединены в составе неразрешенной пока трихотомии с Rhizaria, монофилетическим таксоном с исключительным разнообразием типов клеток и жизненных циклов⁹. Из разнообразия жизненных форм Rhizaria и SAR в целом, отсутствия каких-либо соответствий их объема с традиционными таксонами одноклеточных, ясно: о содержательных их морфологических диагнозах говорить не приходится. При этом филогенетика устанавливает единство и Rhizaria, и SAR, «взвешивая» структуры сотен генов. Пока уменьшение числа лепестков в «розетке» за счет объединения крупных таксонов компенсируется повышением ранга некоторых малочисленных или вновь открытых, например, показана обособленность *Telonema* (Burki et al. 2009). В дальней-

⁹К Rhizaria относятся многочисленные почвенные гетеротрофные жгутиконосцы и амёбофлагелляты, такие как церкомонады, тауматомонады, спонгомонады, образующие разветвленные плазмодиальные сети *Gymnophrys* и *Borkovia*, филозные амёбы *Massisteria*, раковинные филозные амёбы, такие как *Euglypha* и несущая цианеллы *Paulinella*, фототрофные, содержащие в виде пластиды зеленого эвкариотического эндосимбионта хлорарахнофитовые, десмоторацидные солнечники, паразиты животных гаплоспоридии и паразиты растений плазмодиофоровые, вампиреллиды, гигантские амёбы громииды, фораминиферы, радиолярии

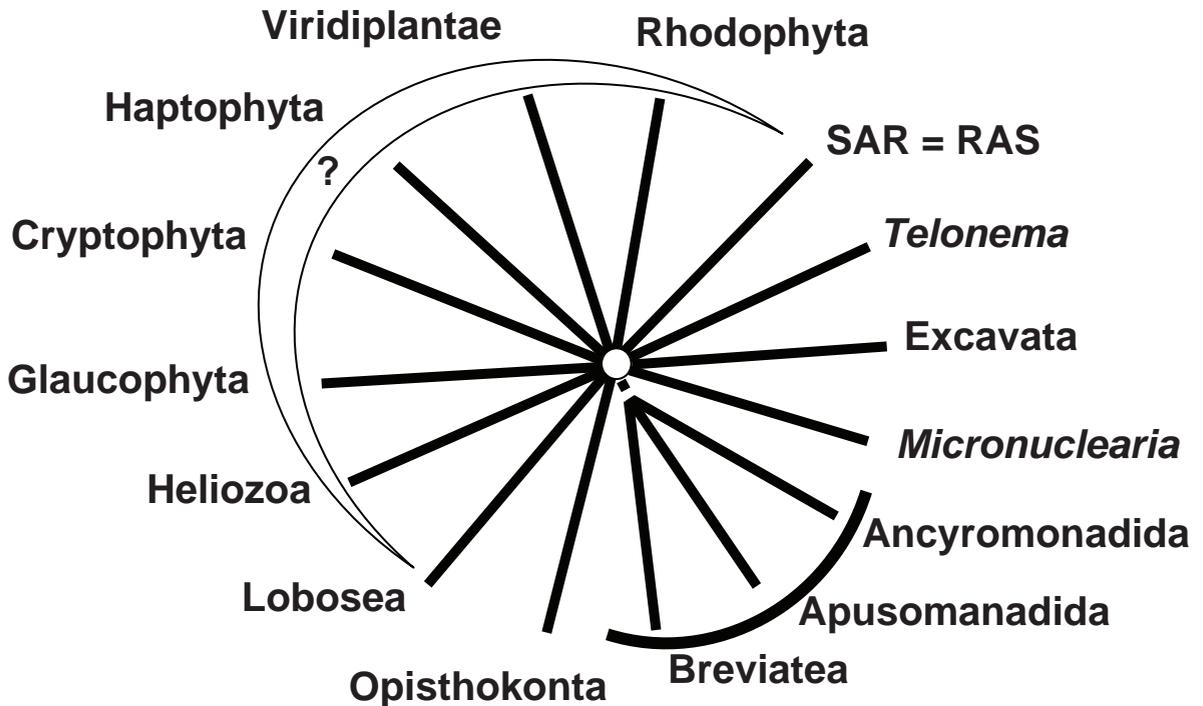


Рис. 1. Филогенетическая «розетка» эвкариотов (по: (Алёшин и др. 2005), с изменениями). Кружок в центре показывает не разрешенную к настоящему времени политомию, полумесяц объединяет предположительно монофилетическую группу “Plantae”. Обособленное положение Micronuclearia следует из работы (Cavalier-Smith et al. 2008), монофилия Apusomonas, Ancyromonas (syn. Planomonas), Breviata и близких родов (черная дуга) поддерживается ограниченными пока данными (Katz et al. 2011).

Fig. 1. Phylogenetic “bush” of eukaryotes (based on: (Алёшин и др. 2005), with modifications). The circle at the center shows currently unresolved tree polytomy, crescent unites putatively monophyletic group “Plantae”. The isolated position of Micronuclearia is based on Cavalier-Smith et al. 2008, the monophyly of Apusomonas, Ancyromonas (syn. Planomonas), Breviata and closely related genera (black arc) is supported by limited data at present (Katz et al. 2011).

шем этот род, может быть, войдет четвертой группой в SAR. Много собрано аргументов в пользу монофилии “Plantae” – глаукофитовых, красных водорослей, зеленых растений, криптофитовых, гаптофитовых, центрохелидных солнечников (полумесяц на рис. 1). Это как раз случай, требующий учета генов, перенесенных в ядро хозяина из геномов эвкариотических эндосимбионтов. «Розетка» эвкариотов заметно упростится, если будет окончательно доказана монофилия “Plantae”. Существенный прогресс достигнут в понимании сложнейшей, наверное, для молекулярной филогенетики клады Excavata (Hampl et al. 2009). Ядром ее оказалась выделенная в домолекулярную эпоху группа Discicristata¹⁰, объединяющая

автотрофных эвгленовых, гетеротрофных кинетопластид, жгутиконосцев *Percolomonas*, инфузориеподобных *Stephanopogon*, гетеролобозных амёбофлагеллят схизопиренид, в том числе социальных акразиевых амёб, подобных неродственным клеточным миксомицетам *Dictyostelium*. Для этих столь внешне непохожих форм характерны дисковидные кристы митохондрий, закрытый ортомитоз, отсутствие легко наблюдаемого полового процесса, разножгутиковость на основе двух или четырех жгутиков, из которых задний нередко снабжен ундулирующей мембраной. Четырехжгутиковость свойственна анаэробным несущим гидрогеносомы парабазалиям и полимеризованным их родственникам гипермастигидам, а также без-

¹⁰Только амёбы нуклеари исключены из их состава, поскольку оказались родственниками грибов.

митохондриальным дипломонадам, оксимонадам и ретортамонадам. По нуклеотидным последовательностям генов рРНК (а также и других генов) *Excavata*, в особенности безмитохондриальные, сильно отличаются от других организмов и между собой, то есть их эволюция была либо ускоренная, либо независимая в течение очень длительного времени. Сначала общественное мнение склонялось в пользу второй возможности под влиянием концепции молекулярных часов, предложенного для предков эвкариотов анаэробноза, атипичности аппарата Гольджи, не выявляемого у многих анаэробных форм по ультраструктуре. Анаэробные *Excavata*, анаэробные лобозные амебы и микроспоридии¹¹ были противопоставлены всем прочим эвкариотам как первично безмитохондриальные “*Archezoa*” (Табл. 1). В настоящее время эта ошибка преодолена. Однако вопрос о монофилии *Excavata* и их отношении к другим клатам остается дискуссионным. Его значение только усиливается, благодаря описанию большого числа неизвестных ранее и частью сильно генетически обособленных форм: аэробных или микроаэрофильных, как *Malawimonas*, *Histiona*, *Reclinomonas*, *Jacoba* (с кристами различной формы), а большей частью анаэробных из различных местообитаний: от мангровых болот и кишечника термитов до глубоководных гидротермалей. Помимо оформления таксонов в монофилетические супертаксоны, филогенетика должна построить бинарное дерево и правильно его укоренить. Например, небольшое число эвкариотов, в первую очередь заднежгутиковые, сохраняют плезиоморфное (свойственное прокариотам) состояние генов пиримидинового метаболизма, тогда как в большинстве таксонов (названных *Vikonta*) обнаруживается синапоморфия – слияние генов дигидрофлатредуктазы и тимидилатсинтазы (Stechmann and Cavalier-Smith 2002). Кладистический анализ подобных редко возникающих в эволюции признаков при пополнении геномных данных кажется потенциально действенным способом преодоления артефактов, вызываемых насыщением и неравной скоростью накопления замен.

Молекулярная филогенетика для любых таксономических уровней

Предложения по новым комбинациям типов и царств кажутся выигрышным и пропагандируются, что создает иллюзию, будто применимость молекулярных данных ограничена высоким таксономическим уровнем, не важным для повседневной работы, к тому же в малой степени подверженным проверке иными методами. Это не так. При известных модификациях (выбору, в зависимости от задачи, изменчивых либо эволюционно консервативных маркеров и т. п.), молекулярные данные применяют на любых уровнях, вплоть до экологических исследований видов-двойников и ложнокриптических видов одноклеточных (Scheckenbach et al. 2006) и многоклеточных (Абрамсон 2009). Группой с наиболее исследованным молекулярными методами разнообразием является вирус гриппа. Каждый год производится полногеномное секвенирование новых и новых штаммов в азартной надежде сорвать банк в эволюционной рулетке – угадать на разветвленном филогенетическом дереве предка следующего пандемического штамма, загодя наработать вакцину к нему и тем снизить экономический ущерб от гриппа в мировом масштабе. Естественно, прямая задача решается при этом с эффективностью игры в рулетку, однако ценность получаемых при этом данных для понимания закономерностей молекулярной эволюции несомненна и оправдывает расходы по секвенированию близких геномов.

Радиация многоклеточных

Ко времени появления методологии филогенетического анализа и богатых (молекулярных) наборов признаков в зоологии не существовало общепринятых представлений о Большой Системе. Каждая морфологическая школа разработала собственные оригинальные схемы эволюции, которые считались – в рамках школы – общепринятыми. Хорошо известные отечественные

¹¹Микроспоридии, живое воплощение исправляемых ошибок молекулярной филогенетики, за двадцать лет проделали путь от основания филогенетического дерева как предполагаемая ближайшая к бактериям группа эвкариотов с рибосомами «прокариотического» типа (Vossbrinck et al. 1987) в крону филогенетического древа, в состав грибов-зигомицетов (Keeling 2003) или, по другой версии, как одна из ранних ветвей *Holomycota* (Liu et al. 2006).

примеры – учебник «Зоология беспозвоночных» под редакцией Ю.И. Полянского (Догель 1981: с. 578) и прямая филогенетическая интерпретация планов строения К.В. Беклемишевым (1974) – от обеих, при их кардинальных различиях и минимуме сходства, очень мало остается принимаемого в нынешней картине крупномасштабной филогении (Табл. 2). То же справедливо в большей или меньшей степени и по отношению к другим отечественным (Ливанов 1955; Федотов 1966) и зарубежным системам. Каждая из школ выдвигала корпус правдоподобных аргументов в пользу «своей» схемы против «чужих», и не существовало в рамках фактического багажа сравнительной анатомии и эмбриологии способа преодоления антиномий зоологии.

Стороннему наблюдателю может показаться, что молекулярная филогенетика не изменила ситуации, если не ухудшила, поскольку в ряду новейших публикаций, иногда тех же самых авторов, нетрудно отыскать кладограммы на любой вкус (Рис. 2). Может показаться: раз коллеги не в состоянии прийти к согласию относительно, скажем, места *Trichoplax*, когда его геном уже полностью секвенирован, нынешние гипотезы ничем не лучше прежних, и надежды на реконструкцию истинного филогенетического дерева не остается. Однако, несмотря на противоречивость, неустойчивость многих нынешних реконструкций, авторы, работающие в молекулярной филогенетике, имеют пусть не идентичное, но сходное понимание того, **какого рода** аргументы убедили бы их в ошибочности выдвигаемой гипотезы, что сильно отличает их от лидеров традиционных школ. И с другой стороны от груды трудных и не решенных на сегодня вопросов мы видим немало старинных проблем, которые решены (Табл. 2), по крайней мере не вызывают споров, даже если решение оказалось неожиданным или парадоксальным. Не видно, за исключением отдельных попыток, уже ставших достоянием истории (Conway Morris et al. 1996; Wägele et al. 1999), желания оспорить принадлежность брахиопод или погонофор к первичноротым или обосновать монофилию *Articulata* на молекулярно-генетическом материале: критика, если кто-то на нее решается (Иванова-Казас 2007), новые данные игнорирует.

Беспорно, пересмотр и реинтерпретация традиционных сравнительно-анатомических и эмбриологических данных остро необходимы, ведь

животные – это не английские названия в таксономическом браузере NCBI, которые достаточно приписать к концам отрезков, нарисованных на бумаге. Морфологию беспозвоночных XIX в. можно кратко охарактеризовать постановкой проблемы единства плана строения в противовес теории типов и ее «окончательного» решения сквозной гомологизацией зародышевых листков. Сейчас, с включением миксоспоридий (у которых нет эктодермы и энтодермы) в крону дерева *Metazoa* (для обзора см.: Evans et al. 2010), животные потеряли содержательный морфологический диагноз (о бластулородной стадии *Buddenbrockia allmani* см.: (Canning et al. 2007)). Об одноклеточных млекопитающих официального рода *Helacyton* (Van Valen and Maiorana 1991) у териологов не принято вспоминать при обсуждении диагноза класса. Ссылка на «искусственность» поддержания HeLa неосновательна: с такой аргументацией пришлось бы изъять из системы и виды домашних животных, да и любой природный вид (который существует в рамках, узких или широких, задаваемых доминирующими или иными видами биоценоза). Природные аналоги *Helacyton* – одноклеточные млекопитающие: возбудители лицевого рака таманийских дьяволов (DFTD) и трансмиссивной венерической саркомы собак (CTVT) – поддерживаются самостоятельно, без помощи человека, причем CTVT – в течение тысяч лет. Кстати, практическое значение перевиваемых человеком клеточных линий определяется именно их сходством с многоклеточными родственниками с точки зрения клеточной биологии или биотехнологии: в рамках рассматриваемых ими признаков *Helacyton* – вполне обычное млекопитающее. Миксоспоридий, богатую видами ветвь филогенетического дерева многоклеточных, важную для паразитологии, игнорировать, в отличие от *Helacyton*, DFTD, CTVT, не получается. В результате не остается признаков анатомии или эмбриологии, общих для всех *Metazoa*. Отсутствие диагноза не имеет значения для филогенетики, но недопустимо для систематики.

Пока что потеря морфологического диагноза животных никого из теоретиков систематики не беспокоит. Самым известным и болезненным итогом применения молекулярной филогенетики в зоологии беспозвоночных считается отказ в монофилии старейшему, лучше всего обоснованному типу *Articulata* (Aguinaldo et al. 1997); он тоже

Таблица 2. Основные факты филогении беспозвоночных, установленные по молекулярным данным, и текущие филогенетические гипотезы, представляющиеся правдоподобными (ссылки на соответствующие оригинальные работы опущены).

Table 2. The main assertions of invertebrate phylogeny established on the basis of molecular data, and currently plausible phylogenetic hypotheses (the references to original works are omitted).

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Монофилия Metazoa (с включением миксоспоридий)	Бесспорно показана монофилия (голофилия) Metazoa относительно современных воротничковых жгутиконосцев; по-видимому, Metazoa находятся в сестринских отношениях с хоанофлагеллятами в узком понимании, либо в комбинации с одноклеточным <i>Crallochytium</i> (и/или, мене вероятно, <i>Ministeria</i>).	Обычно принималась монофилия Metazoa, однако мнение о независимом происхождении губок (аргументируемое сходством хоаноцитов и хоанофлагеллят, в том числе в организации корешков, большой автономией клеток, особенностями эмбриогенеза) не считалось маргинальным, начиная с монографии В. Кента.
Гребневники представляют одну из ранних ветвей дерева Metazoa, не являющуюся сестринской ни Cnidaria, ни Bilateria	Наиболее правдоподобным выглядит ответвление гребневников вслед за расхождением губок и Eumetazoa, однако не исключается базальное положение. Предлагаемая в отдельных работах монофилия “Diploblastica” обзана, по-видимому, вычислительным артефактам.	В зависимости от научной школы, гребневники рассматривали как независимую линию с неясными связями с кишечнополостными, либо как вершину эволюции двуслойных животных и форму, подобную предку Bilateria либо Deuterostomia.
Принадлежность <i>Trichoplax</i> к Parahoxozoa (= Bilateria + Cnidaria + Placozoa) скорее, чем базальное положение среди Metazoa	Подтверждена изолированность <i>Trichoplax</i> как отдельной филогенетической линии Metazoa. На основании сходных массивов данных, обработанных похожими методами, получены свидетельства в пользу несовместимых гипотез, однако предпочтительнее выглядит гипотеза о позднем обособлении линии <i>Trichoplax</i> , из чего вытекает вывод об утрате нервной, мышечной ткани, рецепторов, кишечника, гонад, свойственных предку Placozoa.	Первоначально описанный как простейший живой представитель многоклеточных, <i>Trichoplax</i> длительное время рассматривался как аберрантная личинка гидроидных, а в конце XX в. вновь как низшее многоклеточное.
Принадлежность миксоспоридий к Metazoa	С включением миксоспоридий животные теряют содержательный морфологический диагноз (у миксоспоридий нельзя с уверенностью установить эктодерму и энтодерму). Считаются видоизмененными Cnidaria, но не исключена и принадлежность к Bilateria: такой разброс мнений обусловлен недостатком данных и экстремально высокой скоростью молекулярной эволюции.	Обычно полагались типом простейших, хотя и высказывалось предположение о происхождении от кишечнополостных из-за сходства полярных капсул и стрекательных клеток.
Принадлежность <i>Buddenbrockia</i> к миксоспоридиям (в составе класса Malacosporaea)	Имеющие в жизненном цикле червеобразную целомиарную стадию, <i>Buddenbrockia</i> , в случае их родства с кишечнополостными, могут оказаться ключевой формой для понимания организации общего предка Bilateria и Cnidaria.	<i>Buddenbrockia</i> , паразиты пресноводных мшанок, считались аберрантными нематодами или особым типом животных.
Обособленное положение в рамках или вне кишечнополостных <i>Polypodium hydriforme</i>	На основании анализа единственного известного гена, 18S рРНК, высказана гипотеза о монофилии <i>P. hydriforme</i> с миксоспоридиям; при определенных условиях построения дерева экстремально длинная ветвь <i>P. hydriforme</i> представляется сестринской по отношению к Bilateria	Вид считался гидроидным неясного систематического положения, сочетающим признаки полипа и медузы.
Монофилия Bilateria (с включением “Mesozoa”)	Установлена монофилия Bilateria, включая Dicyemida и Orthonectida (положение миксоспоридий – в составе Cnidaria либо Bilateria – остается спорным).	Антиномия: в зависимости от научной школы, предполагалась монофилия Bilateria либо более или менее широкая полифилия (независимое происхождение типов от двуслойного предка).

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Дивергенция Bilateria на Protostomia и Deuterostomia, а не «высших» и «низших», «целомических» и «ацеломических»	Подтверждена дихотомия Bilateria на клады первичноротых и вторичноротых (без учета бескишечных турбеллярий, положение которых спорно).	В разных школах принималось несовместимые гипотезы о начальной дивергенции Bilateria и их крупнейших группах.
Принадлежность актинотрохных и трохофорных к Lophotrochozoa в составе первичноротых животных	Первоначально установлена близость брахиопод и форонид к трохофорным, далее группа пополнилась другими «целомическими» и ацеломическими Lophotrochozoa. Ее состав вполне определен, в отличие от внутренней структуры.	Антиномия: в зависимости от научной школы, «щупальцевые» (брахиоподы, форониды, мшанки) рассматривали как родственные или не родственные типы в основании первичноротых или, позднее, преимущественно, вторичноротых (по признакам дробления, трехраздельности целома и его закладки)
Плоские черви (без учета бескишечных) не являются ранней группой Bilateria, а входят в состав Lophotrochozoa либо кластеризуются с последними	На современных сконструированных деревьях периферия Lophotrochozoa занята ацеломическими “Platyzoa” (Giribet et al. 2000): плоскими, брюхохресничными червями, гнатостомулидами, коловратками. Внешними группами, по мере удаления, кажутся Ecdysozoa (в их составе целомические членистоногие и онихофоры), целомические щетинкочелюстные и целомические вторичноротые.	Антиномия: в зависимости от научной школы, плоских червей рассматривали либо как низших Bilateria, либо как вторично упростившихся целомических животных
Гнатостомулиды не являются ранней группой Bilateria, а входят в состав Lophotrochozoa либо кластеризуются с последними	На современных сконструированных деревьях периферия Lophotrochozoa занята ацеломическими плоскими и брюхохресничными червями, гнатостомулидами, коловратками.	Антиномия: в зависимости от научной школы, гнатостомулид трактовали либо как наиболее примитивных Bilateria (ввиду моноцилиарного эпителия во взрослом состоянии), либо как группу, родственную плоским или первичнополостным червям.
«Турбеллярии» являются парафилетической группой, а все «классы» Neodermata – единая монофилетическая группа.	Если не рассматривать бескишечных турбеллярий, то плоские черви монофилетичны, первой из современных отделены клада Catenulida, второй – Macrostomida, в полном соответствии с традиционными представлениями.	Парафилия «турбеллярий» и монофилия Neodermata не вызывали сомнений, однако первая оставалась в учебниках единой, а вторая рассматривалась подробно из дидактических и практических соображений.
Монофилия Syndermata	Монофилия Syndermata подтвердилась, но скорее неожиданностью явилась парафилия коловраток относительно колбочеголовых.	Объединялись по уникальному строению покровов, осевому мозгу и другим признакам.
Немертины входят в состав Lophotrochozoa, и, по-видимому, наиболее родственны целомическим животным	Не обнаруживается специфической связи немертин с плоскими червями, а, скорее, с ядром целомических Lophotrochozoa. С идеей утраты немертинами целома, аналогично другой группе гипермиарных животных, пиявок, согласуется ряд особенностей их анатомии. В последнее время отмечается группировка немертин с брахиоподами и форонидами, которая не находит поддержки в каких-либо немоллекулярных признаках, и нуждается в дополнительной проверке.	Антиномия: в зависимости от научной школы, немертины считались вершиной эволюции паренхиматозных червей или деградировавшими аннелидами.
Камптозоа входят в состав клады целомических Lophotrochozoa	Положение по отношению к другим типам нуждается в уточнении; имеются данные в пользу объединения в одну кладу Entoprocta и Ectoprocta.	Родство ацеломических Камптозоа с целомическими трохофорными животными предполагалось ввиду сходства личинок.

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Принадлежность Echiura, Clitellata и, предположительно, Sipunculida к “Polychaeta”	Обнаружилась парафилия «полихет» относительно класса Clitellata и некоторых типов, причем Clitellata и эхиуриды оказываются родственны семейству Capitellidae. Таким образом, поднимается вопрос о детальном исследовании объема аннелид и их взаимоотношении с другими типами Lophotrochozoa.	В последние годы дискуссия о родственных связях эхиурид потеряла остроту, так как их происхождение от сегментированных предков было хорошо аргументировано, в том числе с использованием конфокальной микроскопии. Однако тесное родство эхиурид и поясковых червей с вполне конкретными семействами «полихет» не предполагалось.
Принадлежность погонофор к аннелидам	Анализ различных молекулярно-генетических маркеров показал монофилию погонофор и вестиментифер и несомненную их близость к аннелидам, что выразилось в понижении их ранга в системе от типа до семейства. Однако, ввиду включения в состав «полихет» и других групп высокого ранга, оказывающихся эквивалентными отдельным семействам, требуется исследование всех известных семейств аннелид для уточнения объема группы.	Во второй половине XX в. типовой ранг погонофор, а позднее и вестиментифер, был широко принят, притом иногда допускалась их близость к Deuterostomia или переходное положение между первичноротыми и вторичноротыми.
Принадлежность щетинкочелюстных к Protostomia	Принадлежность щетинкочелюстных к первичноротым не вызывает сомнения. По-видимому, это наиболее ранняя современная кладка Protostomia, хотя последнее нуждается в подтверждении.	Щетинкочелюстным свойственна вторичноротость и другие особенности развития, сближающие их с Deuterostomia.
Парафилия Articulata и монофилия Ecdysozoa	Предложенная в 1997 г. группой авторов концепция Ecdysozoa была обоснована вначале довольно слабо, встретила умеренную критику с позиций альтернативного анализа молекулярных данных, но расширение данных способствует только ее упрочению.	Единство плана строения Articulata считалось одним из наиболее твердо установленных фактов сравнительной анатомии. Идеи о более тесном родстве трохофорных (аннелид и моллюсков), происхождении нематод от неотенических членистоногих и др. высказывались отдельными авторами, но не имели сколько-нибудь широкой поддержки.
Полифилия “Cycloneuralia” (Nematoda и Gastrotricha)	Брюхоресничные оказываются на периферии Lophotrochozoa, тогда как другие “Cycloneuralia” (Scalidophora, Nematomorpha, Nematoda) принадлежат к кладке Ecdysozoa (однако нет весомых оснований и остаток “Cycloneuralia” считать монофилетическим).	В концепции первичнополостных червей нематоды, самый многочисленный их таксон, казался и наиболее изолированным; брюхоресничным придавалось значение переходного звена между турбелляриями и нематодами.
Монофилия Pancrustacea (парафилия Atelocerata)	Обоснована монофилия Pancrustacea, то есть Hexapoda + Crustacea. Найдены также немногочисленные не-молекулярные синапоморфии, например, в строении омматидия. В настоящее время более вероятной кажется парафилия ракообразных относительно Hexapoda.	Гипотеза о происхождении насекомых от ракообразных неоднократно высказывалась, но не имела признания: почти всеми признавалось родство насекомых и многоножек в составе подтипа Atelocerata или Tracheata с синапоморфией – редукцией антенн II, другими общими признаками.
Монофилия Hexapoda	Подтверждена монофилия Ectognatha и Entognatha.	В разных научных школах принималась либо монофилия скрыточелюстных и открыточелюстных насекомых, либо первых сближали с многоножками.

Таблица 2. Продолжение

Table 2. Continued

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Монофилия Myriapoda	Монофилия Myriapoda (Chilopoda, Symphyla, Paucipoda, Diplopoda) обоснована.	Высказывались различные мнения о парафилии многоножек относительно насекомых.
Принадлежность <i>Xenoturbella</i> к Deuterostomia	Первоначально анализ нуклеотидных последовательностей, полученных от <i>Xenoturbella</i> , обнаружил сходство с моллюсками, а в паренхиме были найдены личинки, похожие на велигеры. В настоящее время эти последовательности признаны происходящими от пищевых объектов <i>Xenoturbella</i> . Анализ множественных молекулярных данных бесспорно относит <i>Xenoturbella</i> ко вторичноротым, отделившимся, предположительно, от основания клады Ambulacraria.	В разных научных школах <i>Xenoturbella</i> полагались либо близкой к плоским червям группой, либо, на основании многослойного эпидермиса, субэпидермального «статоциста» со множественными «литоцитами», спермиев плезиоморфного строения – неотеническими вторичноротыми.
Монофилия полухордовых и иглокожих	Установлена на начальных этапах анализа первичных структур и подтверждается геномными данными.	Объединение И.И. Мечниковым иглокожих и полухордовых в Ambulacraria по сходству личинок не имело признания. Ископаемые переходные формы между хордовыми и иглокожими трактовались в рамках кальцихордатной теории как звенья на эволюционном пути от беспозвоночных к позвоночным.
Монофилия оболочников и хордовых (без бесчерепных)	Анализ мультигенных данных выявил более тесное родство хордовых с оболочниками, нежели ланцетником.	Бесчерепные обычно считались группой, наиболее близкой к хордовым

(как и включение Muxozoa в Metazoa) требует ревизии прежних интерпретаций и понятийного аппарата сравнительной анатомии в целом. Обычная в журнальных статьях оговорка, что монофилия Ecdysozoa свидетельствует о независимом возникновении метамерии в эволюции животных, по сути дела замазывает остроту вопроса, так как Articulata объединяет не признак метамерии, а его особый вид:

- с общим планом взаиморасположения метамерных и неметамерных частей: предротовой и анальной лопасти, обычно лишенных целома, и сегментов; зоны роста обычно непосредственно перед пигидием или тельсоном;

- с единым планом строения метамер-сегментов (парные целомические мешки, вентро-латеральные придатки-конечности с мускулатурой, нейромеры, нефридии);

- со специальным способом развития сегментов в онтогенезе (т. н. гетерономностью), при котором определенные, специфические для таксона сег-

менты, вне связи с тагмозисом современных видов, закладываются как «ларвальные», а другая часть – как «постларвальные» (при справедливости замечаний что под «ларвальной» и «постларвальной» сегментацией у разных видов понимается далеко не одно и то же); развитие «постларвальных» сегментов в зоне роста обычно происходит в порядке их следования спереди назад и начинается с зачаточных парных целомических мешков;

- с принципиальным способом построения усложненного тела за счет тагмозиса.

Articulata как таксон в традиционной системе объединяет также:

- сходный набор и взаиморасположение основных органов внутреннего и наружного строения, в том числе придатков предротовой лопасти и сегментов тела;

- малосегментные личинки метатрохофора и науплиус (или соответствующие им эмбриональные стадии) с предротовой и анальной лопастью, ларвальным телом и зоной роста;

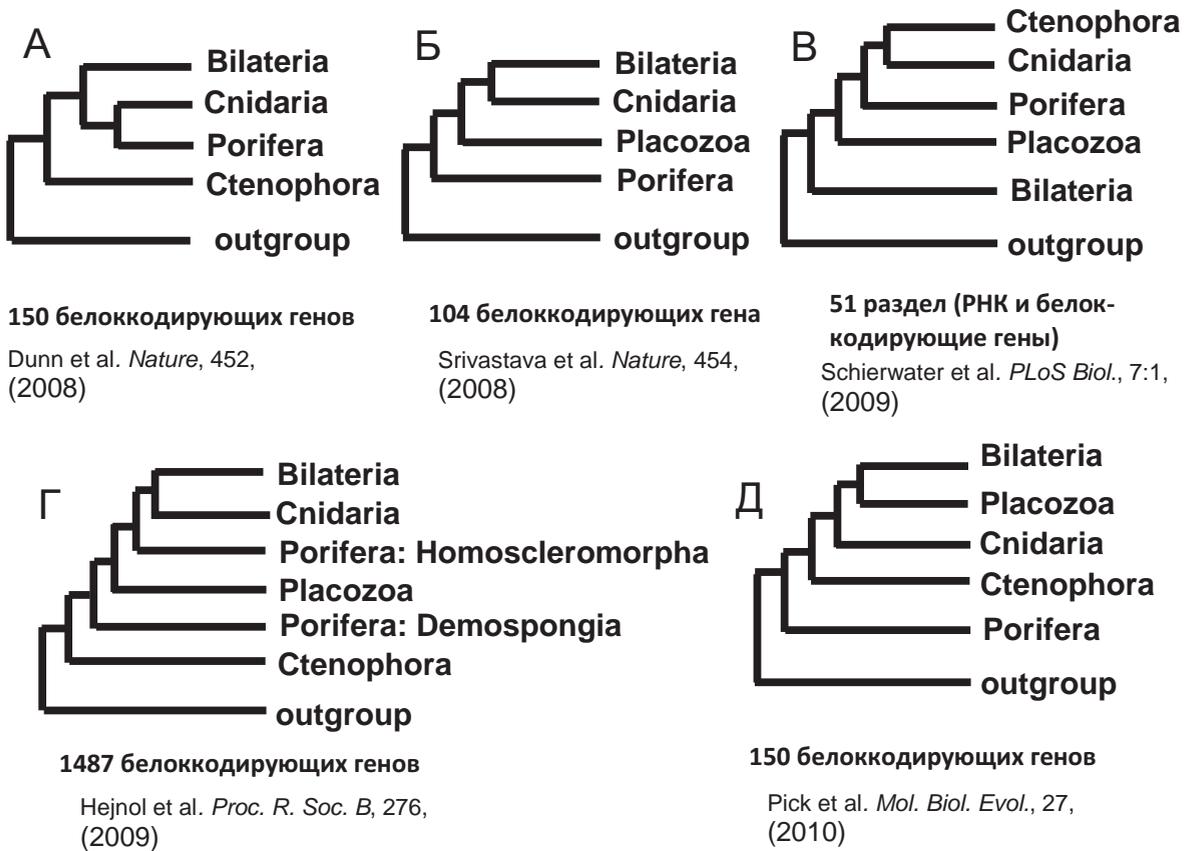


Рис. 2. Противоречивые современные гипотезы о родственных отношениях крупнейших групп многоклеточных животных по результатам мультигенного анализа. Кладистический анализ молекулярных признаков, редко подверженных гомоплазиям (Алёшин и Петров 2002), свидетельствует в пользу вариантов Б или Д и отвергает прочие.

Fig. 2. Contemporary conflicting hypotheses regarding the phylogenetic relationship of major groups of multicellular animals based on multigene data. Cladistic analysis of molecular data, which are less prone to homoplasy (Алёшин и Петров 2002), supports scenarios Б or Д, and rejects any other scenario.

– сходные по положению личиночный теменной орган и науплиальный глаз (несмотря на спорность их гомологии ввиду парной закладки последнего);

– принципиально сходное устройство нервной системы, включающей: окологлоточное нервное кольцо с надглоточным ганглием (который принято гомологизировать с первичным мозгом, хотя интерпретация – это не особенность строения) с парными грибовидными телами и нейромеры с однотипными парными брюшными ганглиями, коннективами, комиссурами, боковыми нервами;

– спинное сердце;
– связанные с диссипиментами нефридии;
– отсутствие признаков других типов (ортогональной нервной системы, не включенного в

надглоточный ганглий осевого нервного центра и статоциста, развитой паренхимы, ктенидиев, диссимметрии целомов)...

А теперь даже авторы, не согласные с монофилией Ecdysozoa, не берутся защищать Articulata, а только монофилию целомических животных (например: Rogozin et al. 2007a, 2007b). Все перечисленные признаки Articulata уже не выглядят весомым аргументом и не используются в дискуссии об их статусе.

Филогенетически аннелиды объединяются с другим кювьеровским типом – моллюсками. Такие преобразования недешево стоят. Таксонам, соединяющим разные типы – моллюсков с аннелидами и нематод с членистоногими – не дать особо богатого морфологического диагно-

за. Правда, ближайшая история ярко осветила субъективизм в этом вопросе: если из старых морфологических работ в очень немногих предполагалось родство тех или иных типов из нынешних Ecdysozoa (последняя по времени и самая масштабная – А.Ю. Журавлева (1995)) и широко известна только одна работа (Eernisse et al. 1992), в которой отдается предпочтение трохофорным перед членистыми по результатам построения дендрограмм по матрице кодированных состояний признаков, то после 1997 г. таких работ сразу появилось множество. При такой контрастной статистике до и после 1997 г. трудно отделаться от мысли об осознанной либо неосознанной подгонке авторами результатов путем выбора «нужных» признаков и их «правильного» кодирования – ведь объем фактических знаний по анатомии и развитию беспозвоночных вырос за несколько лет не так сильно. Кроме формального вопроса систематики о содержательности диагнозов Ecdysozoa и Lophotrochozoa, поднимается вопрос по объективной эволюции: мы вынуждены теперь все черты единства Articulata либо признать конвергенцией (но тогда какова цена всей сравнительной анатомии?), либо «провалить» их в симплезиоморфии – как диагноз общего предка (Малахов 2009). Второй способ не требует независимого возникновения сходств аннелид и членистоногих и, на первый взгляд, кажется более щадящим. Однако тогда придется согласиться с почти бесследной утратой признаков Articulata другими типами первичноротых (нематодами, приапидами, сипункулидами, моллюсками, брахиоподами, форонидами, мшанками, плоскими, брюхоресничными червями, коловратками, гнатостомулидами и др.). А это немногим лучше для характеристики нашего прежнего незнания морфологической эволюции (в данном случае – насколько способен к трансформации план строения). Новая интерпретация морфологических характеристик всех типов Bilateria с учетом известной или вероятной филогении (Малахов 2009) становится крайне настоятельной задачей.

Постепенно готовится второй акт ревизии Articulata – на этот раз его остатка в виде кольчатых червей. Потеряло значение деление на многощетинковых и малощетинковых, так как поясковые черви входят в состав многощетинковых (Рис. 3). Среди поясковых установлена парафилия олигохет относительно пиявок.

Эхиуриды, группа олигомеризованных полихет, иногда полагавшаяся типом, не просто включены в состав аннелид, но сближаются с конкретным семейством Capitellidae (Рис. 3) (выборка исследованных семейств на сегодня ограничена). Приходится ожидать, что какие-то семейства «полихет» окажутся скрытородственными таксонами (по терминологии В.С. Чупова (2002)) прежних классов и типов.

Ревизия, осуществляемая благодаря молекулярным признакам, может показаться не такой уж революционной по сравнению с поднятой шумихой, ведь большинство традиционных типов, классов и таксонов более низкого ранга признаются монофилетическим. Факты монофилии первичноротых, принадлежности *Xenoturbella* к Deuterostomia или монофилии Syndermata не содержат особой новизны, парафилия коловраток относительно колючеголовых и даже родство нематод и членистоногих предполагались. Но что из того? Поддержку получают далеко не все прежние гипотезы, и если раньше они были одинаково недоказуемы, то теперь есть новый эффективный способ проверки прежних и выдвижения независимых филогенетических гипотез. Пока молекулярной филогенетикой не преодолен поисковый (научный) этап развития, нерешенных вопросов больше чем решенных, не решены содержательно важные вопросы прикладного (Табл. 3) и методического плана. Не обходится без казусов, как предварительное отнесение *Xenoturbella* к моллюскам по специфической причине загрязнения ДНК. Однако прогресс последних лет и привлечение больших людских и финансовых ресурсов в эту область дают надежду на скорое объективное решение стоящих перед филогенетикой задач на основании, в первую очередь, использования транскриптомных и геномных данных, а также развития аналитического аппарата.

Эволюция многоклеточности в свете филогенетики

Происхождение многоклеточных считалось трудной эволюционной проблемой. Со времени первой попытки ее научного решения – модели Гастреи, опубликовано множество вариаций и оригинальных идей (Иванов 1968), не преодолевших, однако, в должной мере умозрительности. Ситуация стала решительно меняться в последние

Таблица 3. Текущие вопросы по филогении крупных групп многоклеточных животных.**Table 3.** Present-day phylogenetic problems concerning the major groups of multicellular animals

Нерешенная проблема	Комментарий
Парафилия или монофилия губок	Если будет доказана предполагаемая в ряде работ парафилия губок, это сделает наиболее экономным предположение о наличии водоносной системы у общего предка Metazoa и его преимущественном образе жизни во взрослой фазе жизненного цикла как сидячего фильтратора.
Положение гребневиков как начальной или следующей за губками линии Metazoa	Если обнаружится парафилия Eumetazoa, то существенно расширится область доказанных случаев глобальной редукции организации животных в эволюции, одновременно это создаст определенные трудности перед гипотезой преимущественно сидячего предка Metazoa.
Уточнение положения <i>Trichoplax</i> среди Metazoa	Несмотря на правдоподобие гипотезы монофилии Parahoxozoa (=Bilateria+Cnidaria+Placozoa), противоречия в реконструкциях (более раннее отделение <i>Trichoplax</i> , согласно некоторым исследованиям) в настоящее время не должны игнорироваться и нуждаются в прояснении для обоснованного исключения ошибочных вариантов.
Принадлежность микроспоридий к Cnidaria или Bilateria	Микроспоридии – наиболее морфологически специализированная группа Metazoa, утратившая основные признаки многоклеточных, считается дериватом Cnidaria или, реже, Bilateria. Показано, что приписываемые ранее микроспоридиям Нох гены свойственного Bilateria типа принадлежат хозяину. Однако недостаток данных и крайне высокая скорость молекулярной эволюции не позволяют в настоящее время с уверенностью исключить происхождение микроспоридий от Bilateria или Cnidaria.
Положение <i>Polypodium hydriforme</i> по отношению к микроспоридиям, кишечноротовым и Bilateria	На основании анализа единственного известного гена, 18S рРНК, высказана гипотеза о монофилии <i>P. hydriforme</i> с микроспоридиями; при определенных условиях построения дерева экстремально длинная ветвь <i>P. hydriforme</i> представляется сестринской по отношению к Bilateria.
Положение бескишечных Acoela и Nemertodermatida на древе Bilateria	Филогенетическое положение бескишечных турбеллярий в корне или кроне дерева Bilateria всегда представлялось крайне важным для оценки планулоидной гипотезы происхождения Bilateria. В настоящее время планулоидная гипотеза не в ходу, а положение бескишечных остается одной из тяжелейших загадок ввиду экстремальной скорости молекулярной эволюции и вызываемых этим артефактов притяжения длинных ветвей. Предлагаются несовместимые варианты базального положения бескишечных на древе Bilateria, включения их в состав плоских червей, а недавно – в состав вторичноротых. Аргументы в пользу монофилии Acoela и Nemertodermatida нуждаются в усилении.
Положение ацеломических групп Lophotrochozoa (Platyhelminthes, Gastrotricha, Gnathostomulida, Syndermata) относительно «целомических»	На большинстве сконструированных деревьев ацеломические Platyhelminthes, Gastrotricha, Gnathostomulida, Syndermata (вместе обозначаемые как “Platyzoa”) группируются вместе и занимают сестринское положение к кладе «целомических» (включая ацеломических Nemertini, Kamptozoa, Cyclophora) Lophotrochozoa. Ветвь, ведущая на древе к любому виду “Platyzoa”, заметно длиннее, что заставляет подозревать эффекты притяжения длинных ветвей как в их объединении, так и противопоставлении на древе «целомическим» Lophotrochozoa.
Причина объединения брахиопод и форонид с немертинами на деревьях, построенных по транскриптомным данным: родство или следствие артефакта?	В нескольких работах получено статистически значимое объединение брахиопод и форонид с немертинами на деревьях, построенных по обширным транскриптомным данным. Ветви, ведущие к этим группам, не отличаются особой длиной, не видно потенциальных источников артефактов. Каких-либо морфологических признаков такой группы неизвестно.

Таблица 3. Продолжение

Table 3. Continued

Нерешенная проблема	Комментарий
Положение мшанок относительно других Lophotrochozoa	На масштабированных деревьях ветви, ведущие к мшанкам Gymnolaemata и Stenolaemata, относятся к наиболее длинным среди Lophotrochozoa. Это снижает доверие к обычно выводимой топологии, согласно которой мшанки на сконструированных деревьях отвечают сразу вслед за "Platyzoa" и представляются сестринской группой остальных «целомических» Lophotrochozoa. При учете только Phylactolaemata, не проявляющих повышенной скорости молекулярной эволюции, обнаружена традиционная и давно отвергнутая группировка Entoprocta и Ectoprocta, реальность которой нуждается в подтверждении.
Объем и радиация "Annelida"	Показана парафилия полихет относительно олигохет и пиявок, эхиурид и предполагается относительно сипункулид и погонофор; ввиду недостаточности выборки обстоятельно исследованных «полихет», не доказана монофилия аннелид (в расширенном понимании, включая перечисленные группы) относительно других типов Lophotrochozoa.
Положение Myzostomida относительно "Annelida"	Требуется уточнение ввиду недостатка выборки геномных и транскриптомных данных по «полихетам» и повышенной скорости эволюции генов Myzostomida, приводившей к их объединению на сконструированных деревьях с плоскими, а в других случаях с колючеголовыми червями (для таких нетрадиционных группировок авторы подбирали поддерживающие их морфологические признаки).
Положение некоторых групп «архианнелид»	Положение некоторых родов микроскопических беспозвоночных определено на основании поверхностного исследования, и не исключена ревизия с переносом их в другой тип. В частности, на основании новых морфологических и ограниченных молекулярных данных предложено перенести род <i>Diurodrilus</i> из состава «архианнелид» к Micrognathozoa.
Положение Lobatocerebrida и некоторых других групп предположительно высокого ранга, по которым молекулярные данные к настоящему времени не опубликованы	По некоторому числу родов микроскопических беспозвоночных (<i>Lobatocerebrum</i> , <i>Jennaria</i>), предположительно представляющих таксоны высокого ранга (типы), до сих пор отсутствуют молекулярные данные. Степень филогенетической обособленности их, таким образом, остается неизвестной.
Положение "Mesozoa": Dicyemida и Orthonectida на древе Bilateria	Описываемые в XIX в. как переходные между одноклеточными и многоклеточными, Mesozoa к настоящему времени потеряли большинство таксонов по причине установления их положения либо сомнительности описаний. В XX в. простота Mesozoa обычно полагалась не первичной, а результатом упрощения в связи с паразитизмом. Анализ молекулярных признаков относит Dicyemida и Orthonectida к Bilateria, но недостаток данных и высокая скорость молекулярной эволюции не позволяют в настоящее время определить, являются ли они монофилетической группой и каким современным группам родственны.
Статус Spiralia	В текущей версии родословного дерева таксоны, хотя бы единичные представители которых обладают спиральным дроблением, понимая под таковым не только геометрию, а перспективное значение blastomeres, полностью сосредоточены в рамках Lophotrochozoa, что послужило основанием для гипотезы о его возникновении в линии Lophotrochozoa. Однако распределение таких таксонов на текущей версии дерева соответствует крайне неэкономному сценарию независимой утраты спирального дробления, заменяемого как развитием с многоклеточными закладками, так и иными способами детерминированного дробления. Учитывая проблемы построения точного дерева Lophotrochozoa, возникает вопрос: является ли неэкономный сценарий следствием ошибочности топологии текущей версии дерева или особенностью эволюции дробления.

Таблица 3. Продолжение
Table 3. Continued

Нерешенная проблема	Комментарий
Радиация брюхоногих моллюсков	Информация по отдельным генам достоверно выявляет крупные группы брюхоногих, но их расхождение в условиях нынешнего недостатка данные представляется полнотой.
Радиация Ecdysozoa	Достоверно установлена монофилия Scalidophora как надтипового таксона в составе Ecdysozoa. Относительно группировки остальных типов имеются крайне противоречивые, в разной степени обоснованные гипотезы.
Разрешение трихотомии в основании дерева круглых червей	Установлены три крупнейшие клады круглых червей: Enoplia, Dorylaimia, Chromadoria, однако не известно, какая из них ответвилась первой на дереве нематод. Учитывая, что нематоды – наиболее изолированная группа Ecdysozoa, точный порядок отхождения ветвей в основании их родословного дерева может быть полезен для реконструкции ближайшего общего предка.
Положение многоножек среди членистоногих	Обсуждается два альтернативных варианта: сестринские отношения многоножек с Pancrustacea в группе Mandibulata традиционного состава (но нетрадиционной структуры), и сестринские отношения с хелицерными (“Paradoxoroda” = “Mugeochelata”), в пользу последнего приводятся исключительно молекулярные признаки. Начальный перевес в популярности гипотезы “Paradoxoroda” был связан скорее с новизной; теперь видно, что для выбора между указанными альтернативами необходима дополнительная информация.
Положение насекомых среди Pancrustacea	Более вероятной кажется парафилия ракообразных относительно Hexaroda, но данные о том, какая группа ракообразных сестринская Hexaroda, противоречивы. Гипотеза о близком родстве Hexaroda и Remipedia имеет весомую поддержку, принадлежность к этой кладе Cephalocarida нуждается в дополнительных подтверждениях.
Точное положение щетинкочелюстных по отношению к другим первичноротым	Принадлежность щетинкочелюстных к линии первичноротых сомнений не вызывает; по-видимому, их обособление предшествовало дивергенции на Lophotrochozoa и Ecdysozoa, однако исключение сестринских отношений с одной из названных клад требует дополнительного подтверждения.
Отношения классов иглокожих	Обсуждается не так много вариантов отношений классов иглокожих, но ограниченные данные, используемые для реконструкции филогении, дают противоречивые результаты. Для решения вопроса потребуется анализ транскриптомных или геномных данных по всем классам.

15 лет благодаря двум факторам: появлению более обоснованных филогенетических гипотез (Рис. 4) и сведений о генах, управляющих эмбриональным развитием и клеточной дифференцировкой. Они фальсифицируют (в позитивистском понимании) гипотезу Гастреи. С учетом генетики развития и филогенетики вырисовывается высоко правдоподобный сценарий происхождения Metazoa – конкретизация гипотезы синзооспоры А.А. Захваткина (1949), он описан в деталях (Mikhailov et al. 2009); за прошедшие три года получены новые согласующиеся с ним факты (Brown et al. 2009; Carr et al. 2010; Sebé-Pedrós et al. 2011), а оснований к фальсификации не известно, поэтому здесь он рассматривается не в полном объеме, а лишь как

иллюстрация использования филогенетики для разработки эволюционного сценария.

Наиболее крупным субтаксонам заднежгутиковых (Opisthokonta) – животным и грибам, после выделения последних из низших растений, – в системах присваивали наивысший таксономический ранг – царства, так что вопрос об их объединении с чем-то не стоял. Для кладистика не существует наивысшего ранга, она требует любому таксону найти сестринскую группу (и присвоить ей эквивалентный ранг). И она находит множество синапоморфий двух «царств» в первичных структурах макромолекул, начиная с фактора элонгации, EF1A (Baldauf and Palmer 1993), первоначально для нескольких видов. Затем признак

грибов и животных в EF1A обнаружился у других Opisthokonta, в том числе у воротничковых жгутиконосцев, микроспоридий и одноклеточных, принадлежность которых к заднежгутиковым в момент описания синаноморфии не была известна (Steenkamp et al. 2006). Предсказательная сила филогенетической системы вполне иллюстрируется этим примером. Казалось бы, ввиду значения животных и грибов, их родственники должны быть давно выявлены. Действительно, подтвердились сестринские отношения воротничковых жгутиконосцев и животных, как многие и ожидали. Однако «животная» линия Holozoa «пополнилась» грибообразными Mesomycetozoa (Kerk et al. 1995; Ragan et al. 1996; Mendoza et al. 2002) – паразитами позвоночных и беспозвоночных, некоторыми «трихомицетами», а также свободноживущими *Corallochytrium* и *Ministeria*. Родство животных и Mesomycetozoa заставляет вспомнить казавшееся парадоксальным предположение А.Н. Белозерского, А.С. Антонова и Б.М. Медникова (1972) о происхождении животных от многоклеточных грибообразных форм. В свою очередь, «грибная» линия Holomycota «пополнилась» амeboидными и фаготрофными криптомицетами (Lara et al. 2010; Jones et al. 2011), а в ее основании утвердились амобы нуклеарии (Medina et al. 2003; Liu et al. 2009). Два года назад среди нуклеарий обнаружилась (Brown et al. 2009) социальная амeba *Fonticula alba*, подобная диктиостелию и акразию. Любопытно, что этот вид был описан и пролежал 30 лет в музее как акразиевый, его принадлежность к Opisthokonta выявилась неожиданно при молекулярных исследованиях. Ранее на основании распределения на филогенетическом дереве гомологов генов, регулирующих развитие Metazoa, была обоснована способность к агрегации низших Opisthokonta, которая предшествовала появлению клональной палинтомической синзооспоры в жизненном цикле Metazoa (Mikhailov et al. 2009). Находку социальной амобы *Fonticula alba* среди Opisthokonta можно рассматривать как исполнившееся предсказание этой гипотезы.

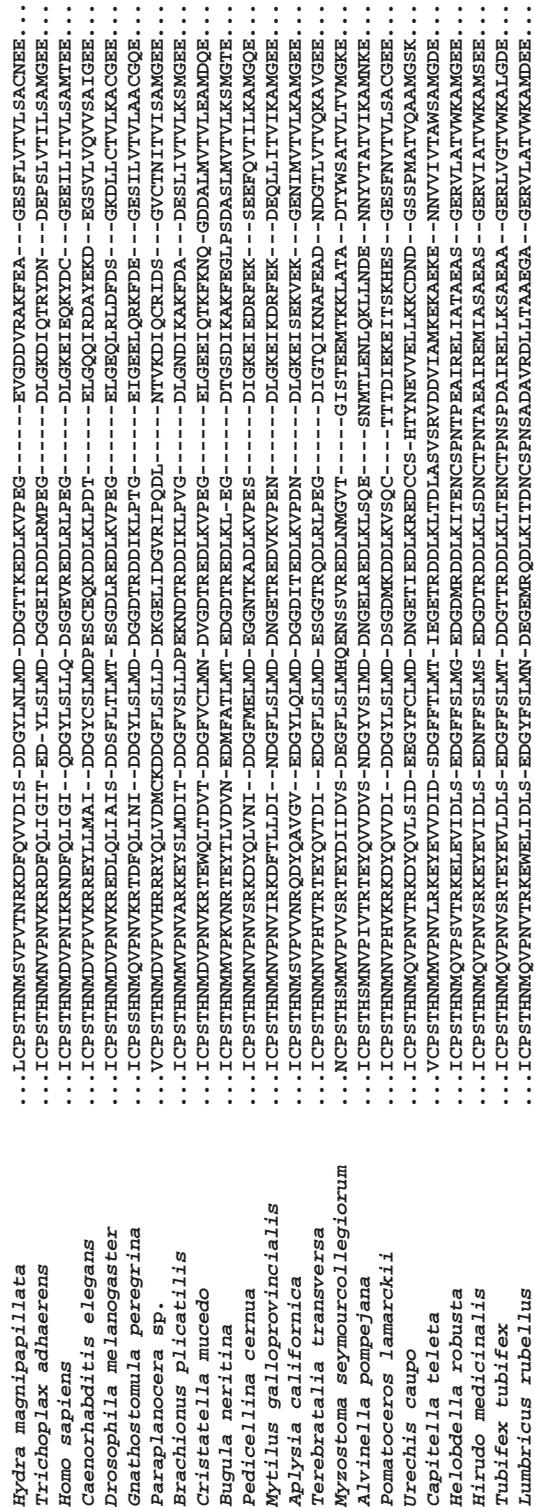


Рис. 3. Фрагмент выравнивания предсказанного белка e1F5A, включающий синаноморфию (инсерцию блока аминокислотных остатков) поясковых червей, эхиурид, многощетинковых червей семейства Capitellidae.

Fig. 3. Fragment of predicted e1F5A alignment that demonstrates a synapomorphy (insertion of a block of aminoacids) of clitellates, echuirs, and Capitellidae family of annelids.

Изучение радиации заднежгутиковых дает два урока. Первый – мало продуктивный: наше знание даже в «филогенетической окрестности» животных и грибов недостаточное, если открываются неизвестные жизненные формы, а известным таксонам должен быть присвоен ранг, эквивалентный рангу грибов (*Rozella* и другие криптомицеты), или более высокий, чем у грибов (нуклеарии) и животных (*Mesomycetozoea*). Второй урок: большинство новых форм – это недавно найденные в природе и описанные по канонам микологии и протозоологии виды, но ведущая, почти исключительная роль в распознавании их родственных связей принадлежит молекулярным методам. Еще 3–5 лет назад в принимаемой кладограмме *Opisthokonta* допускался плюрализм. Теперь он постепенно изживается, и мы близки к реконструкции объективных родственных отношений. Часть узлов родословного дерева обосновывается с лёгкостью. Если взять наудачу два–три белоккодирующих гена, то в них найдется достаточно молекулярных синапоморфий нетрадиционной и лишённой морфологического диагноза группы *Holozoa*, а традиционную группу *Metazoa*+*Choanoflagellata* так легко не доказать: для этого потребуется намного больше генов (Алёшин и др. 2007). Равная лёгкость реконструкции каждого узла была бы возможна при равномерности кладогенезов и их редкости по отношению к филетической эволюции, что вряд ли исполняется во все времена. Нынешняя версия родословного дерева *Opisthokonta* наверняка дополнится новыми, пока еще не описанными таксонами высокого ранга, возможно даже будет перестроена (см: Torruella et al. 2012), но вряд ли значительно.

Что дает нам филогенетическое дерево *Opisthokonta* (Рис. 4)? Заселим его современными формами. Среди *Holozoa* в современной биоте есть жгутиковые, амебоидные, дрожжевидные, нитчатые, мицелиальные формы, а также виды с отчетливой клеточной дифференцировкой, когда в жизненном цикле сменяют друг друга амеба, мицелий, покоящаяся циста, присутствуют многоклеточные или многоядерные агрегаты, как у *Ichthyophonus hoferi*. Те же клеточные типы, только в других соотношениях, если рассчитывать на число видов, есть и в «грибной» линии *Holomycota*. Опрометчиво сбрасывать со счетов всю эту родню *Metazoa*. Можно представить ее как про-

явление эволюционной пластичности, широкой конвергенции, независимого возникновения. Но, с учетом дополнительных сведений, такое предположение выглядит малопривлекательным. **Во-первых**, разнообразие типов клеток сохраняется во всей эволюции *Opisthokonta*, только немногие таксоны характеризуются одним–двумя типами, да и то, по-видимому, как результат плохой изученности. Воротничковые – заднежгутиковые с упрощенным жизненным циклом, в учебниках огрубленно подаются как существа однотипные. В действительности у части видов отмечено два типа клеток, отличающихся по морфометрии: один свойственен преимущественно сидячим, другой – преимущественно плавающим жгутиконосцам. Обычно, при недостатке наблюдений, их относят к разным родам, что не способствует правильной интерпретации жизненного цикла (Maldonado 2004). У других, лучше изученных видов, репертуар включает не менее четырех типов вегетативных клеток без учета цист (Карпов 1980), в том числе безжгутиковые клетки (Leadbeater 1983; Dayel et al. 2011). Клеточная дифференцировка у *Mesomycetozoea* еще богаче. **Во-вторых**, у одноклеточных *Opisthokonta* имеются гомологи генов, обеспечивающих у *Metazoa* прикрепление клеток к матриксу, к другим клеткам, миграцию в пределах зародыша, дифференцировку (King et al. 2003; Shalchian-Tabrizi et al. 2008; Mikhailov et al. 2009; Sebé-Pedrós et al. 2011). Их функции у одноклеточных неизвестны, но экономнее предположить участие хотя бы некоторых в управлении превращением клеток и в онтогенезе *Metazoa*, и по ходу жизненного цикла остальных *Opisthokonta*. Это предположение, конечно, не останется в рамках философии, а будет проверено экспериментально, правда, вряд ли очень скоро. Таким образом, пластичность, повторное возникновение определенных типов клеток если и имели место в эволюции *Opisthokonta*, то на основе сохранения общих генетических регуляторных элементов и, предположительно, их преемственности – хотя бы в некоторой степени. При эволюционном переходе к *Metazoa* не происходило сначала создание многоклеточности, а затем клеточной дифференцировки в колонии однородных клеток (превращения на протяжении миллионов лет Бластем в Гастрей), а был использован существовавший потенциал «одноклеточных» по адгезии, регуляции пролиферации и клеточной дифференцировке (Mikhailov et

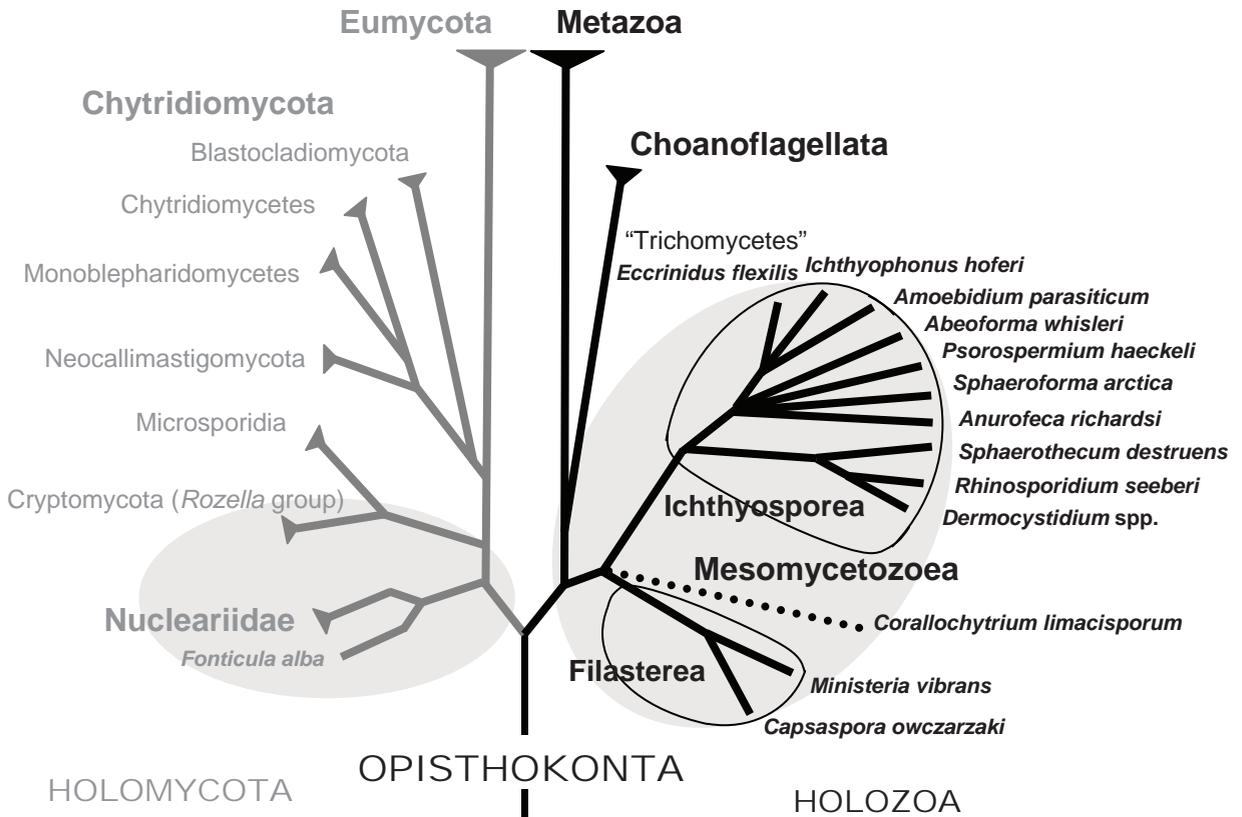


Рис. 4. Родословное дерево заднежутиковых (по: (Mikhailov et al. 2009), с изменениями). Альтернативные варианты (Torruella et al. 2012) подразумевают независимое ответвление Filasterea и Ichthyosporia в кладе Holozoa и независимое ответвление Chytridiomycetes и Blastocladiomycetes в кладе Holomycota. Клады, богатые амебоидными формами, даны на сером фоне.

Fig. 4. Phylogenetic tree of opisthokonts (based on: (Mikhailov et al. 2009), with modifications). Alternative variants (Torruella et al. 2012) include independent branching of Filasterea and Ichthyosporia within Holozoa, and independent branching of Chytridiomycetes and Blastocladiomycetes within Holomycota. Clades with an excess of amoeboid forms are shaded grey.

al. 2009). Социальное поведение и клеточная дифференцировка, распространенные у Амеевозоа (Серавин и Гудков 2005) и других «одноклеточных», не являющихся близкими родственниками Metazoa, не основаны на использовании очевидно гомологичных генетических программ, не приводят к формированию аналогичных синзооспоре клональных колоний и не являются реальными промежуточными этапами становления Metazoa, хотя наводят на мысль о плезиоморфности сложного жизненного цикла у простейших, возможно имеющего общее начало с глобальными системами регуляции бактерий. Естественно, интеграция жизненного цикла «одноклеточных» Opisthokonta в онтогенез Metazoa (Захваткин 2008) не подразумевает чудесного скачка: предложен (Mikhailov

et al. 2009) гипотетический сценарий постепенных, селективно оправданных преобразований, поддержанный актуальными физиологическими характеристиками ранжированных на филогенетическом дереве форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Филогенетика в настоящее время переросла зачаточную стадию бытового знания или искусства, но не поднялась до высшего уровня – инженерии, то есть остается наукой. В ней сегодня больше вопросов, чем ответов, и много ошибочных гипотез и ненадежных методов, что характерно для науки. Однако, с учетом скорости ее развития в последнюю пару десятилетий, кажется близким день,

когда все сколько-нибудь важные ее задачи будут разрешены. Всякая наука когда-то возникла, в случае филогенетики мы видим необычную (если не уникальную) для науки близкую перспективу ее завершения в связи с выполнением стоявших перед ней задач. Это не значит, что ей не нужны финансирование и авторитет: сейчас они как никогда высоки в мире, и чем выше будет авторитет и щедрее финансирование, тем скорее современное научное поколение своей добротной работой уничтожит филогенетику, выведет ее навсегда из статьи расходов на фундаментальную науку. Наверное, и дальше для нее останется ограниченное поле деятельности в связи с описанием новых или ошибочно этикетированных старых видов, в филогеографии и эпидемиологии. Однако, если родственные связи миллиона видов будут достоверно реконструированы, это значит, что методология и техника реконструкции будут настолько разработаны, что проблема новых видов станет не научной, а чисто технической, почти как идентификация бактерий в клинической лаборатории. В академической науке достоверная филогения даст каркас для спекулятивных эволюционных сценариев. Закончившись как наука, филогенетика оставит метод, который будет применяться как техническое средство.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен организаторам конференции «Современные проблемы биологической систематики» и руководству Зоологического института РАН за предоставленную прекрасную возможность обмена мнениями с коллегами, В.А. Лухтанову, С.Д. Степаньянц и Л.Я. Боркину за комментарии по рукописи и ее правку. Оригинальные данные получены при финансировании из средств госбюджета, грантов Российского фонда фундаментальных исследований и Министерства образования и науки РФ.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И. 2009.** Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. В кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (Ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. *Труды Зоологического института РАН*, **313**(Приложение 1). Зоологический институт РАН, Товарищество научных изданий КМК, Санкт-Петербург: 185–198.
- Алёшин В.В. и Петров Н.Б. 2002.** Молекулярные свидетельства регресса в эволюции многоклеточных животных. *Журнал общей биологии*, **63**(3): 195–208.
- Алёшин В.В., Мыльников А.П. и Петров Н.Б. 2005.** Дерево корненожек. *Природа*, 8: 40–46, 9: 65–72.
- Алёшин В.В., Константинова А.В., Михайлов К.В., Никитин М.А. и Петров Н.Б. 2007.** Нужно ли много генов для филогенетического дерева? *Биохимия*, **72**(12): 1610–1623.
- Антонов А.С. 1974.** Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы. *Успехи современной биологии*, **77**(2): 31–47.
- Белозерский А.Н., Антонов А.С. и Медников Б.М. 1972.** Введение. В кн.: А.Н. Белозерский и А.С. Антонов (Ред.). Строение ДНК и положение организмов в системе. Издательство Московского университета, Москва: 3–16.
- Беклемишев В.Н. 1994.** Методология систематики. КМК Scientific Press Ltd., Москва, 250 с.
- Беклемишев К.В. 1974.** О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных. *Журнал общей биологии*, **35**(2): 209–222.
- Догель В.А. 1981.** Зоология беспозвоночных. 7-е изд., перераб. Ю.И. Полянский (Ред.). Высшая школа, Москва, 606 с.
- Журавлев А.Ю. 1995.** Мир, которого не может быть. *Природа*, 12: 21–28.
- Заварзина Е.Г. и Цетлин А.Б. 1990.** Строение полости тела некоторых аннелид. Предварительные результаты. *Зоологический журнал*, **69**(1): 31–34.
- Заренков Н.А. 1976.** Лекции по теории систематики. Издательство Московского университета, Москва, 140 с.
- Захваткин А.А. 1949.** Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). Советская наука, Москва, 395 с.
- Захваткин А.Ю. 2008.** Преемственность поколений и их интеграция. *Журнал общей биологии*, **69**(4): 243–263.
- Иванов А.В. 1968.** Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Наука, Ленинград, 287 с.
- Иванов Д.Л. 1996.** Типология как метод описания таксономического разнообразия (Декларация типологии). *Труды Зоологического музея МГУ*, **34**: 155–164.
- Иванова-Казас О.М. 2007.** Эмбриологическая характеристика и происхождение Pogonophora. В кн.: Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. *Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Серия 1, 3*. Издательство Санкт-Петербургского университета, Санкт-Петербург: 141–157.
- Карпов С.А. 1980.** Изменчивость *Monosiga ovata* (Choanoflagellida, Monosigidae) в культуре. *Зоологический журнал*, **59**(2): 295–299.

- Кимура М. 1985.** Молекулярная эволюция: теория нейтральности. Мир, Москва, 394 с.
- Клоге Н.Ю. 2000.** Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. Лань, Санкт-Петербург, 333 с.
- Ливанов Н.А. 1955.** Пути эволюции животного мира. Анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. Советская наука, Москва, 400 с.
- Лукашов В.В. 2009.** Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. БИНОМ. Лаборатория знаний, Москва, 256 с.
- Лухтанов В.А. и Кузнецова В.Г. 2009.** Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики. *Журнал общей биологии*, **70**(5): 415–433.
- Малахов В.В. 2009.** Революция в зоологии: новая система билатерий. *Природа*, **3**: 40–54.
- Ней М. и Кумар С. 2004.** Молекулярная эволюция и филогенетика. КВИЦ, Киев, 418 с.
- Павлинов И.Я. 2004.** Замечания о соотношении таксона и признака в систематике (по поводу статьи А.А. Стекольниковой «Проблема истины...»). *Журн. общ. биологии*. 2003. Т. 64. № 4. С. 357–368). *Журнал общей биологии*, **65**(2): 187–192.
- Павлинов И.Я. 2005.** *Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект)*. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 391 с.
- Павлинов И.Я. 2011.** Концепции рациональной систематики в биологии. *Журнал общей биологии*, **72**(1): 3–26.
- Пономаренко А.Г. и Расницын А.П. 1971.** О фенетической и филогенетической системах. *Зоологический журнал*, **50**(1): 5–14.
- Серавин Л.Н. 1993.** Основные типы и формы тонкого строения крист митохондрий, степень их эволюционной стабильности (способность к морфологическим трансформациям). *Цитология*, **35**(1): 3–34.
- Серавин Л.Н. и Гудков А.В. 2005.** Амебоидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa. *Журнал общей биологии*, **66**(3): 212–223.
- Спенсер Г. 1870.** Основания биологии. В кн.: Сочинения. А. Герд (Ред. пер. с англ.). Поляков, Санкт-Петербург, **1**: 370 с., **2**: 440 с.
- Федотов Д.М. 1966.** Эволюция и филогения беспозвоночных животных. Наука, Москва, 404 с.
- Чупов В.С. 2001.** Анализ отражения эволюционного процесса в системе современных организмов. *Успехи современной биологии*, **121**(3) 241–251.
- Чупов В.С. 2002.** Форма боковой филогенетической ветви у растений по данным неонтолого-таксономической летописи эволюции. *Успехи современной биологии*, **122**(3) 227–238.
- Шаталкин А.И. 1988.** *Биологическая систематика*. Издательство Московского университета, Москва, 184 с.
- Шаталкин А.И. 2005.** Молекулярные филогении – революционный прорыв в систематике. В кн.: Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. Товарищество научных изданий КМК, Москва: 30–43.
- Шнеер В.С. 2009.** ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия. *Журнал общей биологии*, **70**(4): 296–309.
- Aguineldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A. and Lake J.A. 1997.** Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, **387**(6632): 489–493.
- Anderson F.E. and Swofford D.L. 2004.** Should we be worried about long-branch attraction in real data sets? Investigations using metazoan 18S rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**(2): 440–451.
- Baldauf S.L. 2003.** The deep roots of eukaryotes. *Science*, **300**(5626): 1703–1706.
- Baldauf S.L. and Palmer J.D. 1993.** Animals and fungi are each other's closest relatives: congruent evidence from multiple proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **90**(24): 11558–11562.
- Baurain D., Brinkmann H. and Philippe H. 2007.** Lack of resolution in the animal phylogeny: closely spaced cladogeneses or undetected systematic errors? *Molecular Biology and Evolution*, **24**(1): 6–9.
- Brown M.W., Spiegel F.W. and Silberman J.D. 2009.** Phylogeny of the “forgotten” cellular slime mold, *Fusicularia albica*, reveals a key evolutionary branch within Opisthokonta. *Molecular Biology and Evolution*, **26**(12): 2699–2709.
- Bourlat S.J., Nielsen C., Lockyer A.E., Littlewood D.T. and Telford M.J. 2003.** *Xenoturbella* is a deuterostome that eats mollusks. *Nature*, **424**(6951): 925–928.
- Buckley M., Walker A., Ho S.Y., Yang Y., Smith C., Ashton P., Oates J.T., Cappellini E., Koon H., Penkman K., Elsworth B., Ashford D., Solazzo C., Andrews P., Strahler J., Shapiro B., Ostrom P., Gandhi H., Miller W., Raney B., Zylber M.I., Gilbert M.T., Prigodich R.V., Ryan M., Rijdsdijk K.F., Janoo A. and Collins M.J. 2008.** Comment on “Protein sequences from mastodon and *Tyrannosaurus rex* revealed by mass spectrometry”. *Science*, **319**(5859): 33c.
- Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M., Skjaeveland A., Nikolaev S.I., Jakobsen K.S. and Pawlowski J. 2007.** Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS ONE*, **2**(8): e790.
- Burki F., Inagaki Y., Bråte J., Archibald J.M., Keeling P.J., Cavalier-Smith T., Sakaguchi M., Hashimoto T., Horak A., Kumar S., Klaveness D., Jakobsen K.S., Pawlowski J. and Shalchian-Tabrizi K.**

2009. Large-scale phylogenomic analyses reveal that two enigmatic protist lineages, Telonemia and Centroheliozoa, are related to photosynthetic chromalveolates. *Genome Biology and Evolution*, **1**: 231–238.
- Canning E.U., Curry A., Hill S.L. and Okamura B. 2007.** Ultrastructure of *Buddenbrockia allmani* n. sp. (Myxozoa, Malacosporae), a parasite of *Lophopus crystallinus* (Bryozoa, Phylactolaemata). *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, **54**(3): 247–262.
- Carr M., Leadbeater B.S. and Baldauf S.L. 2010.** Conserved meiotic genes point to sex in the choanoflagellates. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, **57**(1): 56–62.
- Cavalier-Smith T. 1999.** Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, **46**(4): 347–366.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E., Stechmann A., Oates B. and Nikolaev S. 2008.** Planomonadida ord. nov. (Apusozoa): ultrastructural affinity with *Micronuclearia podovernalis* and deep divergences within *Planomonas* gen. nov. *Protist*, **159**(4): 535–562.
- Conway Morris S., Cohen B.L., Gawthrop A.B., Cavalier-Smith T. and Winnepenninckx B. 1996.** Lophophorate phylogeny. *Science*, **272**(5259): 282–283.
- Dayel M.J., Alegado R.A., Fairclough S.R., Levin T.C., Nichols S.A., McDonald K. and King N. 2011.** Cell differentiation and morphogenesis in the colony-forming choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Developmental Biology*, **357**(1): 73–82.
- Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Sokoloff D.D. and Valiejo-Roman C.M. 2004.** Gene sampling versus taxon sampling: Is *Amborella* (Amborellaceae) a sister group to all other extant angiosperms? *Ботанический журнал*, **89**(6): 896–907.
- Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q., Pang K., Browne W.E., Smith S.A., Seaver E., Rouse G.W., Obst M., Edgecombe G.D., Sørensen M.V., Haddock S.H., Schmidt-Rhaesa A., Okusu A., Kristensen R.M., Wheeler W.C., Martindale M.Q. and Giribet G. 2008.** Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, **452**(7188): 745–749.
- Eernisse D.J., Albert J. S. and Anderson F.E. 1992.** Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Systematic Biology*, **41**(3): 305–330.
- Evans N.M., Holder M.T., Barbeitos M.S., Okamura B. and Cartwright P. 2010.** The phylogenetic position of Myxozoa: exploring conflicting signals in phylogenomic and ribosomal data sets. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(12): 2733–2746.
- Felsenstein J. 1978.** Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology*, **27**(4): 401–410.
- Felsenstein J. 1985.** Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, **39**(4): 783–791.
- Gajadhar A.A., Marquardt W.C., Hall R., Gunderson J., Ariztia-Carmona E.V. and Sogin M.L. 1991.** Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptosporidium parvum* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates, and ciliates. *Molecular and Biochemical Parasitology*, **45**(1): 147–154.
- Giribet G., Distel D., Polz M., Sterrer W. and Wheeler W.C. 2000.** Triploblastic relationships with emphasis on the acelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: A combined approach of 18S rDNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, **49**(3): 539–562.
- Hapl V., Hug L., Leigh J.W., Dacks J.B., Lang B.F., Simpson A.G. and Roger A.J. 2009.** Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**(10): 3859–3864.
- Hejnol A., Obst M., Stamatakis A., Ott M., Rouse G.W., Edgecombe G.D., Martinez P., Baguña J., Bailly X., Jondelius U., Wiens M., Müller W.E., Seaver E., Wheeler W.C., Martindale M.Q., Giribet G. and Dunn C.W. 2009.** Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **276**(1677): 4261–4270.
- Jones M.D., Forn I., Gadelha C., Egan M.J., Bass D., Massana R. and Richards T.A. 2011.** Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature*, **474**(7350): 200–203.
- Katz L.A., Grant J., Parfrey L.W., Gant A., O’Kelly C.J., Anderson O.R., Molestina R.E. and Nerad T. 2011.** *Subulatomonas tetraspora* nov. gen. nov. sp. is a member of a previously unrecognized major clade of eukaryotes. *Protist*, **162**(5): 762–773.
- Keeling P.J. 2003.** Congruent evidence from alpha-tubulin and beta-tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of microsporidia. *Fungal Genetics and Biology*, **38**(3): 298–309.
- Kerk D., Gee A., Standish M., Wainwright P.O., Drum A.S., Elston R.A. and Sogin M.L. 1995.** The rosette agent of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) is closely related to choanoflagellates, as determined by the phylogenetic analyses of its small ribosomal subunit RNA. *Marine Biology*, **122**(2): 187–192.
- King N., Hittinger C.T. and Carroll S.B. 2003.** Evolution of key cell signaling and adhesion protein families predates animal origins. *Science*, **301**(5631): 361–363.
- Lara E., Moreira D. and López-García P. 2010.** The environmental clade LKM11 and Rozella form the deepest branching clade of fungi. *Protist*, **161**(1): 116–121.

- Leadbeater B.S.C. 1983.** Life-history and ultrastructure of a new marine species of *Proterospongia* (Choanoflagellida). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **63**(1): 135–160.
- Lecroq B., Gooday A., Cedhagen T., Sabbatini A. and Pawlowski J. 2009.** Molecular analyses reveal high levels of eukaryotic richness associated with enigmatic deep-sea protists (Komokiacea). *Marine Biodiversity*, **39**(1): 45–55.
- Liu Y.J., Hodson M.C. and Hall B.D. 2006.** Loss of the flagellum happened only once in the fungal lineage: phylogenetic structure of kingdom Fungi inferred from RNA polymerase II subunit genes. *BMC Evolutionary Biology*, **6**: 74.
- Liu Y., Steenkamp E.T., Brinkmann H., Forget L., Philippe H. and Lang B.F. 2009.** Phylogenomic analyses predict sistergroup relationship of nucleariids and fungi and paraphyly of zygomycetes with significant support. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 272.
- Maldonado M. 2004.** Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity. *Invertebrate Biology*, **123**(1): 1–22.
- Medina M., Collins A.G., Taylor J.W., Valentine J.W., Lipps J.H., Amaral-Zettler L. and Sogin M.L. 2003.** Phylogeny of Opisthokonta and the evolution of multicellularity and complexity in Fungi and Metazoa. *International Journal of Astrobiology*, **2**(3): 203–211
- Mendoza L., Taylor J.W. and Ajello L. 2002.** The class Mesomycetozoa: a heterogeneous group of microorganisms at the animal-fungal boundary. *Annual Review of Microbiology*, **56**: 315–344.
- Meyer A., Todt Ch., Mikkelsen N.T. and Lieb B. 2010.** Fast evolving 18S rRNA sequences from Solenogastres (Mollusca) resist standard PCR amplification and give new insights into mollusk substitution rate heterogeneity. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 70.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A., Troshin P.V., Rusin L.Y., Lyubetsky V.A., Panchin Y.V., Mylnikov A.P., Moroz L.L., Kumar S. and Aleoshin V.V. 2009.** The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation. *Bioessays*, **31**(7): 758–768.
- Okusu A. and Giribet G. 2003.** New 18S rRNA sequences from neomenioid aplousobranchs and the possible origin of persistent exogenous contamination. *Journal of Molluscan Studies*, **69**(4): 385–387.
- Patterson D.J. 1999.** The diversity of eukaryotes. *The American Naturalist*, **154**: S96–S124.
- Pawlowski J., Bolivar I., Fahrni J.F., Cavalier-Smith T. and Gouy M. 1996.** Early origin of foraminifera suggested by SSU rRNA gene sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **13**(3): 445–450.
- Philippe H. 2000.** Opinion: Long branch attraction and protist phylogeny. *Protist*, **151**(4): 307–316.
- Philippe H., Lartillot N. and Brinkmann H. 2005.** Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molecular Biology and Evolution*, **22**(5): 1246–1253.
- Pick K.S., Philippe H., Schreiber F., Erpenbeck D., Jackson D.J., Wrede P., Wiens M., Alié A., Morgenstern B., Manuel M. and Wörheide G. 2010.** Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(9):1983–1987.
- Ragan M.A., Goggin C.L., Cawthorn R.J., Cerenius L., Jamieson A.V., Plourde S.M., Rand T.G., Söderhäll K. and Gutell R.R. 1996.** A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**(21): 11907–11912.
- Rodriguez-Ezpeleta N., Brinkmann H., Burger G., Rogger A.J., Gray M.W., Philippe H. and Lang B.F. 2007.** Toward resolving the eukaryotic tree: the phylogenetic positions of jakobids and cercozoans. *Current Biology*, **17**(16): 1420–1425.
- Rogozin I.B., Wolf Y.I., Carmel L. and Koonin E.V. 2007a.** Ecdysozoan clade rejected by genome-wide analysis of rare amino acid replacements. *Molecular Biology and Evolution*, **24**(4):1080–1090.
- Rogozin I.B., Wolf Y.I., Carmel L. and Koonin E.V. 2007b.** Analysis of rare amino acid replacements supports the Coelomata clade. *Molecular Biology and Evolution*, **24**(12): 2594–2597.
- Scheckenbach F., Wylezich C., Mylnikov A.P., Weitere M. and Arndt H. 2006.** Molecular comparisons of freshwater and marine isolates of the same morphospecies of heterotrophic flagellates. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**(10): 6638–6643.
- Schierwater B., Eitel M., Jakob W., Osigus H.-J., Hadrys H., Dellaporta S.L., Kolokotronis S.-O. and DeSalle R. 2009.** Concatenated analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern “urmetazoon” hypothesis. *PLoS Biology*, **7**(1): e20.
- Sebé-Pedrós A., de Mendoza A., Lang B.F., Degnan B.M. and Ruiz-Trillo I. 2011.** Unexpected repertoire of metazoan transcription factors in the unicellular holozoan *Capsaspora oeczarzaki*. *Molecular Biology and Evolution*, **28**(3): 1241–1254.
- Shalchian-Tabrizi K., Minge M.A., Espelund M., Orr R., Ruden T., Jakobsen K.S. and Cavalier-Smith T. 2008.** Multigene phylogeny of choanozoa and the origin of animals. *PLoS ONE*, **3**: 2098.
- Srivastava M., Begovic E., Chapman J., Putnam N.H., Hellsten U., Kawashima T., Kuo A., Mitros T., Salamov A., Carpenter M.L., Signorovitch A.Y., Moreno M.A., Kamm K., Grimwood J., Schmutz J., Shapiro H., Grigoriev I.V., Buss L.W., Schierwater B., Dellaporta S.L. and Rokhsar D.S. 2008.** The Trichoplax genome and the nature of placozoans. *Nature*, **454**(7207): 955–960.

- Stechmann A. and Cavalier-Smith T. 2002.** Rooting the eukaryote tree by using a derived gene fusion. *Science*, **297**(5578): 89–91.
- Steenkamp E.T., Wright J. and Baldauf S.L. 2006.** The protistan origins of animals and fungi. *Molecular Biology and Evolution*, **23**(1): 93–106.
- Torruella G., Derelle R., Paps J., Lang B.F., Roger A.J., Shalchian-Tabrizi K. and Ruiz-Trillo I. 2012.** Phylogenetic relationships within the Opisthokonta based on phylogenomic analyses of conserved single copy protein domains. *Molecular Biology and Evolution*, **29**(2): 531–544.
- Van Valen L.M. and Maiorana V.C. 1991.** HeLa, a new microbial species. *Evolutionary Theory*, **10**: 71–74.
- Vossbrinck C.R., Maddox J.V., Friedman S., Debrunner-Vossbrinck B.A. and Woese C.R. 1987.** Ribosomal RNA sequence suggests microsporidia are extremely ancient eukaryotes. *Nature*, **326**(6111): 411–414.
- Wägele J.W., Erikson T., Lockhart P. and Misof B. 1999.** The Ecdysozoa: Artifact or monophylum? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **37**(4): 211–223.
- Wolters J. 1991.** The troublesome parasites – molecular and morphological evidence that Apicomplexa belong to the dinoflagellate-ciliate clade. *Biosystems*, **25**(1-2): 75-83.
- Wray C.G., Langer M.R., DeSalle R., Lee J.J. and Lipps J.H. 1995.** Origin of the Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**(7): 141–145.
- Yoon H.S., Hackett J.D., Pinto G. and Bhattacharya D. 2002.** The single, ancient origin of chromist plastids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**(24): 15507–15512.



УДК 575

ПРИНЦИПЫ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНЕЗОВ: ПРИЗНАКИ, МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИИ И МЕТОДЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

В.А. Лухтанов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; Санкт-Петербургский государственный университет, Университетская наб. 7/9, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: lukhtanov@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Предлагаемый вниманию читателя краткий обзор, ни в коей мере не претендуя на полноту и глубину анализа, направлен на то, чтобы дать представление о базовых принципах, на которых основаны современные методы реконструкции филогенезов. В статье рассмотрены исторические связи между такими подходами как интуитивная геккелевская филогенетика, ручная хенниговская кладистика, метод максимальной парсимонии, метод максимального правдоподобия, Байесова филогенетика и методы, основанные на анализе генетических дистанций. Показаны основные преимущества и некоторые принципиальные ограничения каждого из этих методов.

Ключевые слова: Байесова филогенетика, геккелевская филогенетика, генетические дистанции, хенниговская кладистика, метод максимального правдоподобия, метод максимальной парсимонии, модель эволюции, признак, филогенез, филогенетический анализ

PHYLOGENETIC RECONSTRUCTIONS: CHARACTERS, MODELS OF EVOLUTION AND METHODS OF PHYLOGENETIC INFERENCE

V.A. Lukhtanov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; Saint Petersburg State University, Universitetskaya Emb.7/9, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: lukhtanov@mail.ru

ABSTRACT

The paper considers some general principles of different methods of phylogeny reconstruction. It demonstrates historical relationships between such approaches as intuitive Haeckel's phylogenetics, Hennig's hand cladistics, method of maximum parsimony, method of maximum likelihood, Bayesian inference and distance methods. The advantages and shortcomings of these methods are briefly discussed.

Key words: Bayesian Inference, Haeckel's phylogenetics, genetic distances, Hennig's cladistics, method of maximum parsimony, method of maximum likelihood, model of evolution, character, phylogenesis, phylogenetic analysis

ВВЕДЕНИЕ

По определению Эрнста Геккеля, которое принимается и многими современными биологами, под филогенетикой следует понимать науку о путях, закономерностях и причинах исторического

развития организмов. Нетрудно видеть, что при таком определении филогенетика по существу совпадает с эволюционной биологией (Татаринов 1984). На практике, однако, содержание филогенетики уже, и она занимается лишь выявлением родственных связей между организмами и рекон-

струкцией путей исторического развития, изображая последние в виде филогенетических схем. Эти схемы могут быть получены посредством филогенетического анализа, в основе которого лежит идея генеалогической передачи признаков. Если распределения признаков, которые наблюдаются у организмов, как рецентных, так и ископаемых, унаследованы от общего предка, то анализируя эти распределения, теоретически можно получить филогенетические траектории отдельных признаков, а затем на этом основании восстановить эволюционные истории таксонов. Для решения этой задачи необходимо, чтобы в наличии были: (1) сами признаки, (2) модели эволюции этих признаков и (3) методы филогенетического анализа, т.е. обоснованные и систематизированные совокупности шагов и действий, которые необходимо предпринять, чтобы на основании изучения признаков и с учетом модели эволюции этих признаков осуществить филогенетическую реконструкцию.

ПРИЗНАКИ

Теоретически для получения филогенетической реконструкции можно использовать изменчивые признаки любой природы, например, экологические и поведенческие. На практике в настоящее время чаще всего используются морфологические, молекулярные и цитогенетические признаки. Главное требование, которое предъявляется к признакам в филогенетике, состоит в том, что признаки должны быть гомологичными. Негомологичные состояния организмов, даже если они похожи, не несут информацию об общем предке, и их нет смысла сравнивать и использовать для филогенетических целей. Конкретные пути и алгоритмы гомологизации признаков разной природы могут быть различными. Принципы выявления гомологии морфологических структур подробно описаны во многих статьях и руководствах (например: Haszprunar 1992, 1998; Клюге 2000; Павлинов 2005; Wiley and Lieberman 2011). Для молекулярных признаков процедура гомологизации включает различение между ортологичными и паралогичными локусами (Рис. 1А–В) с последующим выравниванием нуклеотидных последовательностей (Рис. 1С) (Page and Holmes 1998). Эта процедура сильно отличается от выявления гомологии морфологических признаков. Однако в любом случае гомологизация признаков – это

первый и важнейший компонент любого филогенетического анализа. Об этом особенно важно помнить при исследовании молекулярных признаков. Слово гомология, как правило, отсутствует в статьях по молекулярной филогенетике, однако никогда нельзя забывать о том, что нуклеотидное или аминокислотное выравнивание – это не просто матрица признаков, но и гипотеза о гомологии нуклеотидных или аминокислотных сайтов.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ПРИЗНАКА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ТАКСОНА

Некоторую сложность при проведении филогенетической реконструкции представляет тот факт, что эволюционные траектории разных признаков, принадлежащие одной и той же группе таксонов, могут различаться. Это можно пояснить следующей схемой (Рис. 2). Допустим, что А и В – разные признаки. Их исходные (плезиоморфные) состояния – A_0 и B_0 . Допустим далее, что реальная филогения группы такова, как она показана на схеме слева. A_1 и B_1 – апоморфии (показаны также горизонтальными штрихами). Реконструкции с использованием признаков А и В приводят к разным кладограммам, причем реконструкция по признаку А неправильная.

На рисунке 2В – показано все то же самое, что и на рис. 1А, но не в виде линий, а в виде изменения частот разных генотипов. Вначале мутации в генах, кодирующих признаки A_0 и B_0 , приводят к возникновению аллелей A_1 и B_1 . До момента физического разделения эволюционных линий идет свободное скрещивание, которое приводит к формированию четырех генотипов. Возникает стадия анцестрального полиморфизма по генам А и В. Затем в ходе сортировки аллелей (в этот процесс может быть вовлечен как генетический дрейф, так и естественный отбор) все три линии приходят к стадии мономорфизма, но генотипы в каждой из линий разные. Реконструкции филогенетической истории этих линий с использованием генов А и В приводят к разным кладограммам.

Таким образом, используя жаргон филогенетиков, можно сказать, что филогения признака – не обязательно то же самое, что филогения таксона (Nichols 2001). В то же время достаточно очевидно, что генеалогические линии разных признаков, относящихся к одной и той же эволюционной линии организмов, должны быть в среднем более или ме-

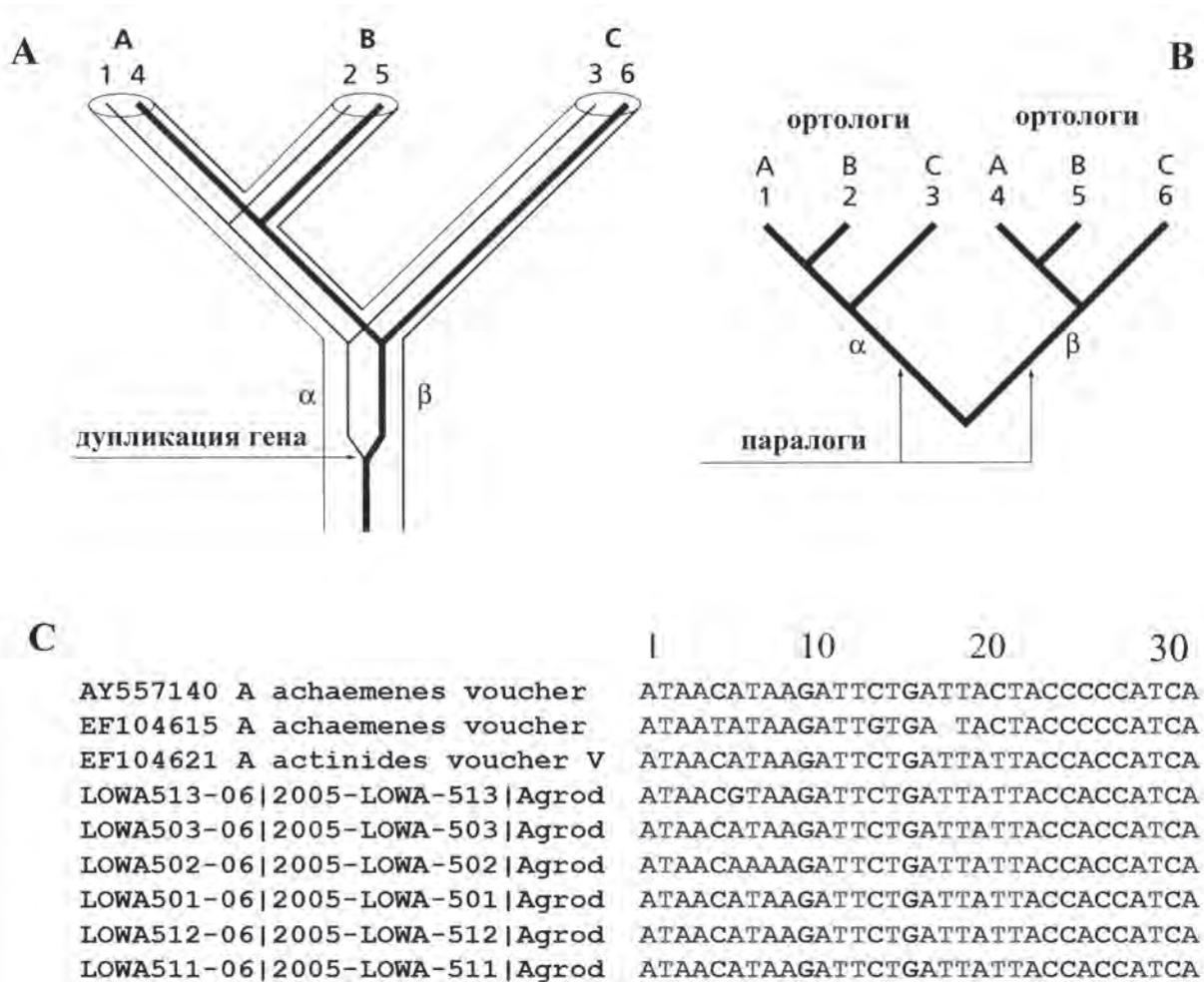


Рис. 1. Гомологизация молекулярных признаков. А – в результате дупликаций возникает пара похожих, но не гомологичных генов α и β . Они занимают разные локусы в геноме и эволюционируют независимо. В – неразличение настоящих гомологичных (=ортологичных) и структурно похожих негомологичных (=паралогичных) генов ведет к ошибочной реконструкции филогенеза (по: Page and Holmes 1998). С – нуклеотидное выравнивание является примером позиционной гомологии: нуклеотиды в пределах каждой из 32 показанных позиций (32 вертикальных столбцов) гомологичны. А, В и С – таксоны. 1, 2 и 3 – ортологичные варианты гена α . 4, 5 и 6 – ортологичные варианты гена β . α и β – паралоги.

Fig. 1. Homology of molecular characters. А – as a result of a duplication, a pair of similar (but not homologous) genes α and β arise. These genes have different position in genome and evolve independently. В – confusion of true homologous (=orthologous) and non-homologous (=paralogous) genes results in false phylogeny reconstruction (after: Page and Holmes 1998). С – nucleotide alignment is an example of position homology: nucleotides are homologous within each of the 32 indicated positions. А, В and С are taxa. 1, 2 and 3 are orthologs of the gene α . 4, 5 and 6 are orthologs of the gene β . α and β are paralogs.

нее конгруэнтны (изоморфны), и реконструкция филогении по их совокупности возможна.

МОДЕЛИ ЭВОЛЮЦИИ ПРИЗНАКОВ

Второй важнейший компонент филогенетического анализа – это выбор модели эволюции при-

знаков. Модели – это или словесные, или имеющие вид математических формул описания закономерностей эволюционных преобразований признаков. На ранних этапах развития филогенетики в качестве моделей часто использовались нечетко сформулированные (а иногда не сформулированные вообще) интуитивные представления о том, как могла идти эволюция изучаемых признаков.

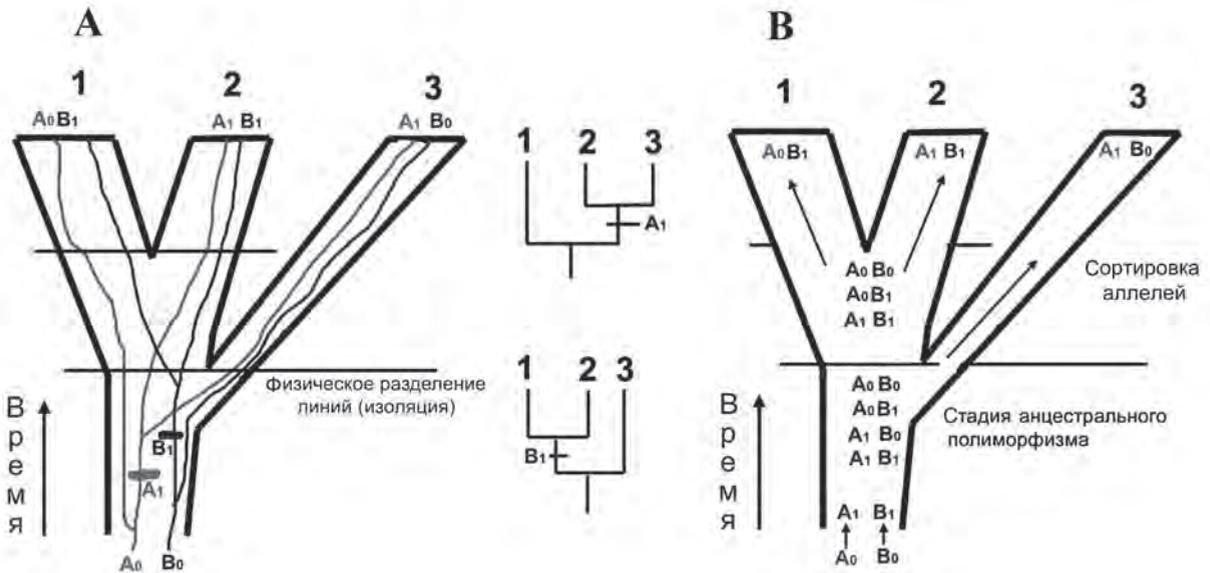


Рис. 2. Филогения признака – совсем не обязательно то же самое, что филогения таксона (по: Лухтанов и Кузнецова 2009) (см. объяснения в тексте).

Fig. 2. Phylogeny of a character and phylogeny of a taxon are not the same (after: Лухтанов и Кузнецова 2009) (see explanations in the text).

Обязательный компонент любой филогенетической модели – это топология, то есть геометрическая, обычно двухмерная схема, показывающая генеалогические связи между единицами филогенетического анализа. Часто топология задается в виде ветвящегося дерева, имеющего корень (Рис. 3А). Такая модель допускает передачу признака только от предка к потомку и не разрешает обмен признаками между разными филогенетическими линиями. Для представления филогении в случаях ретикулярной эволюции или в случаях, когда есть конфликт между признаками (см. Рис. 2), удобно использовать модель укорененной филогенетической сети (Рис. 3В) (Huson et al. 2010). Если направление передачи признака неизвестно, можно использовать модель неукорененного дерева (для случаев строго дивергентной эволюции) или модель неукорененной сети (для эволюции, включающей случаи ретикулогенеза).

Кроме того, у филогенетических моделей могут быть различные качественные и количественные параметры, выраженные словами, числами, соотношениями и вероятностями. Примеры таких параметров: признак, который был потерян организмом в ходе эволюции, не может снова появиться в своем исходном виде (модель Долло) (Wiley et al. 1991; Погозин и др. 2005); или:

эволюционные изменения признака полностью обратимы (модель Фитча-Вагнера) (Wiley et al. 1991; Felsenstein 2004).

МЕТОДЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО АНАЛИЗА И ИНТУИТИВНАЯ ГЕККЕЛЕВСКАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА

Третий компонент филогенетического анализа – это собственно построение дерева (или сети) с использованием определенного метода. Каждый метод должен иметь теоретическое обоснование возможности его применения, а также включать набор алгоритмов, которые позволяют с учетом выбранной модели трансформировать изученное распределение признаков в филогенетическую реконструкцию. Эти алгоритмы могут быть неявным, интуитивным, или они могут быть различным образом формализованы.

Эти три компонента анализа – признаки, модели и методы – одинаково важны для реконструкции филогении, но осознание этого пришло не сразу. **Классическая геккелевская филогенетика** преуспела лишь в первой из этих трех составляющих филогенетического анализа – в сравнительном изучении признаков. Многие

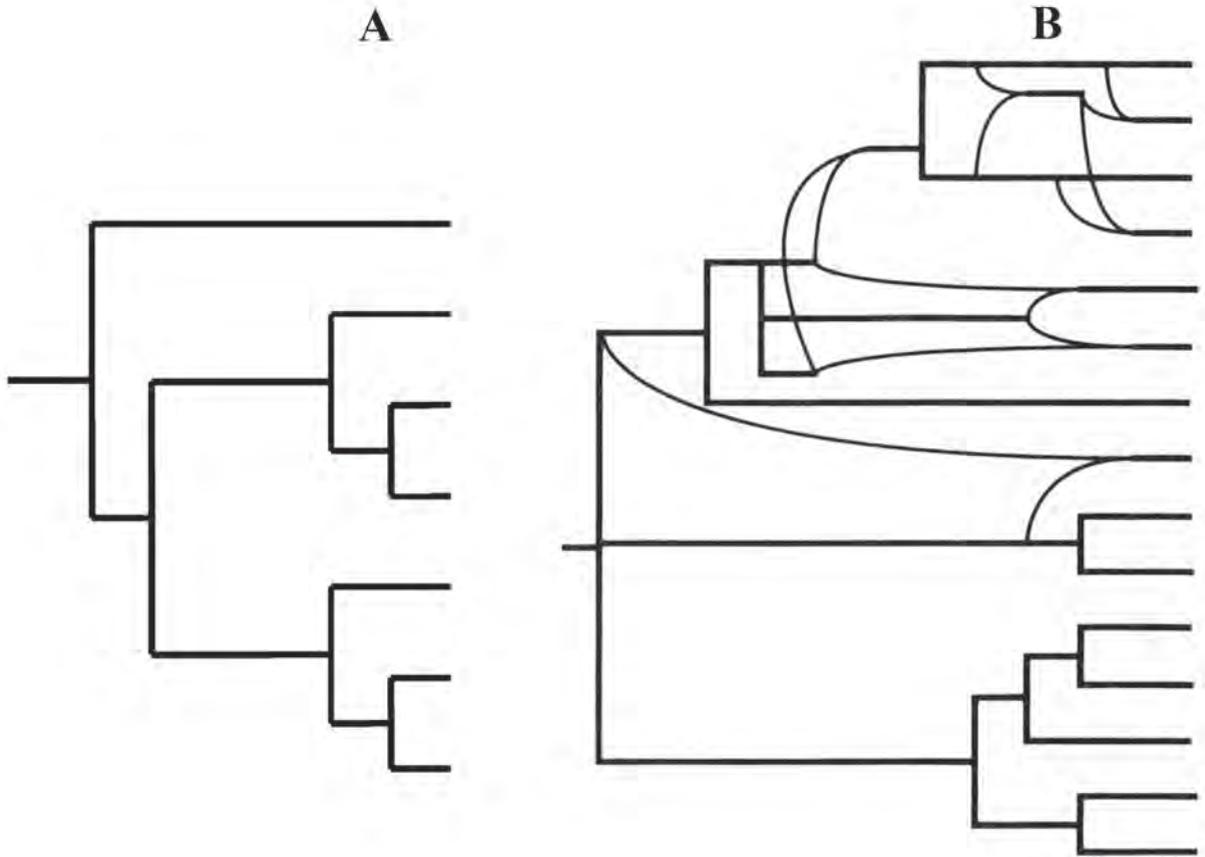


Рис. 3. Примеры топологии в виде укорененного дихотомически ветвящегося дерева (А) и в виде укорененной филогенетической сети (В).

Fig. 3. Examples of topology: A – rooted dichotomous tree; B – rooted phylogenetic network.

зоологи и ботаники второй половины XIX и начала XX века были прекрасными морфологами и оставили великолепные, не утратившие до настоящего времени сравнительно-морфологические исследования, легшие в основу филогенетических построений. Что касается собственно алгоритмов филогенетического анализа, то они были совсем не разработаны, и зачастую обоснование филогений ограничивалось словами: «я предлагаю принять филогенетические отношения, представленные на рисунках» (Кузнецов 1915).

ХЕННИГОВСКАЯ, ИЛИ РУЧНАЯ КЛАДИСТИКА

В середине XX века появляется **хенниговская кладистика** (Hennig 1950, 1965, 1966), и ситуация

резко меняется. Хенниговская кладистика тщательный анализ признаков дополнила абсолютно четким алгоритмом перехода от признаков к филогениям. Этот алгоритм основан на последовательном выявлении соподчиненных монофилетических линий с использованием анализа синапоморфий (Рис. 4). При этом филогении выводятся на основании анализа относительно небольшого числа «надежных» синапоморфий. Основополагающим является принцип, согласно которому одна истинная синапоморфия может разрешить узел ветвления филогенетического дерева. Если возникает конфликт между потенциальными синапоморфиями, то основной путь его решения – переисследование материала, поиск и изучение дополнительных признаков и таксонов.

Этот подход теоретически и методологически весьма совершенен, что и предопределило его

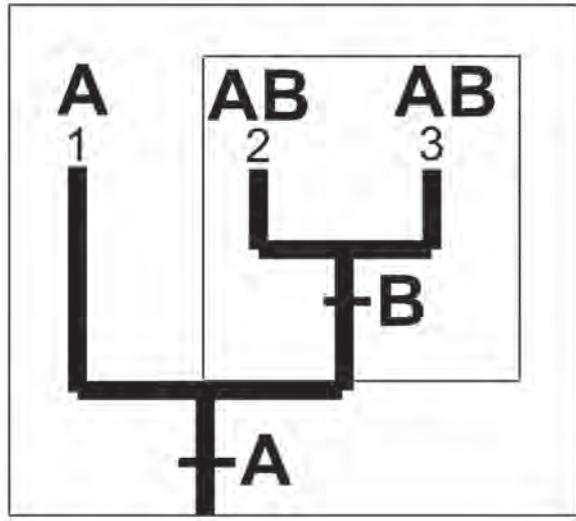


Рис. 4. Построение филогенетического дерева с использованием метода, основанного на анализе синапоморфий.

Монофилетический таксон – группа, которая включает предка и всех его потомков. На рисунке показаны два соподчиненных (один вложен в другой) монофилетических таксона. А – это синапоморфия таксона $(1+(2+3))$, которая однозначно характеризует таксон $(1+(2+3))$. В – это синапоморфия таксона $(2+3)$, которая однозначно характеризует таксон $(2+3)$. Другие варианты монофилетических таксонов не существуют.

Fig. 4. Phylogeny reconstruction based on analysis of synapomorphies. Two nested monophyletic taxa are shown. A is a synapomorphy of the taxon $(1+(2+3))$ that characterizes this taxon unambiguously. B is a synapomorphy of the taxon $(2+3)$ that characterizes this taxon unambiguously. Other variants of monophyletic taxa do not exist.

успех. Неудивительно, что он часто и успешно используется в современных исследованиях (см. например: Клюге 2000; Krell 2005). Однако у этой методологии есть серьезные недостатки. В частности Хенниг и его последователи фактически предложили отказаться от использования большей части гомологичных признаков, а именно от плезиоморфных и простых апоморфных (несинапоморфных) признаков. Отбрасывая такие признаки, мы теряем содержащуюся в них филогенетическую информацию. Это приводит к снижению разрешающей способности анализа и исчезновению информации об анагенетической составляющей эволюции. В итоге, реконструкции, получаемые с использованием кладистики по Хеннигу, как правило, чрезвычайно схематичны, что вызывает неудовлетворение у многих биологов.

Проблемой хенниговской кладистики, имеющей непосредственное отношение к систематике,

является сложность выявления парафилетических таксонов. Дело в том, что принцип монофилии лежит в самой основе алгоритма построения дерева в хенниговской кладистике. Синапоморфии однозначно определяют только монофилетические линии, а немонофилетические группы таксонов, например, парафилетические группировки не могут быть определены однозначно (Рис. 5). Таким образом, истинная причина отказа от парафилетических групп, который пропагандируют кладисты, лежит не в том, что парафилетические группы неестественны, а в том, что кладизм в принципе не умеет с ними работать. Фактически это является слабостью подхода, но кладисты нашли блестящий выход из положения, заявив, что парафилетические таксоны не реальны и так преуспели в распространении этого мифа, что многие биологи убеждены в том, что есть какой-то естественный биологический закон, запрещающий парафилетические группировки.

В действительности, парафилетические таксоны широко распространены на видовом уровне. Например, к парафилии приводит распространенное в природе перипатрическое видообразование, когда новые дочерние виды отпочковываются от исходного материнского вида, а последний не вымирает (Coyne and Orr 2004). Так как в этом случае филогенетическая линия, представленная материнским видом, не включает всех потомков, то она по определению является парафилетической. Де факто парафилетическими являются и почти все таксоны высокого ранга в том объеме, в каком мы их знаем, ведь почти все они не включают один или несколько вымерших видов, о существовании которых мы, скорее всего, никогда не узнаем.

МЕТОД МАКСИМАЛЬНОЙ ПАРСИМОНИИ

Решить некоторые из проблем традиционной хенниговской кладистики позволяет увеличение числа анализируемых признаков, и развитие филогенетики в этом направлении привело к появлению **метода максимальной парсимонии**, который вместо того, чтобы сконцентрироваться на изучении немногих **«надежных»** синапоморфий, пытается оперировать максимально возможным числом **потенциальных** синапоморфий. На этом пути сразу возникает другая сложность: противоречия между предполагаемыми **синапоморфиями**, которые на практике существуют почти

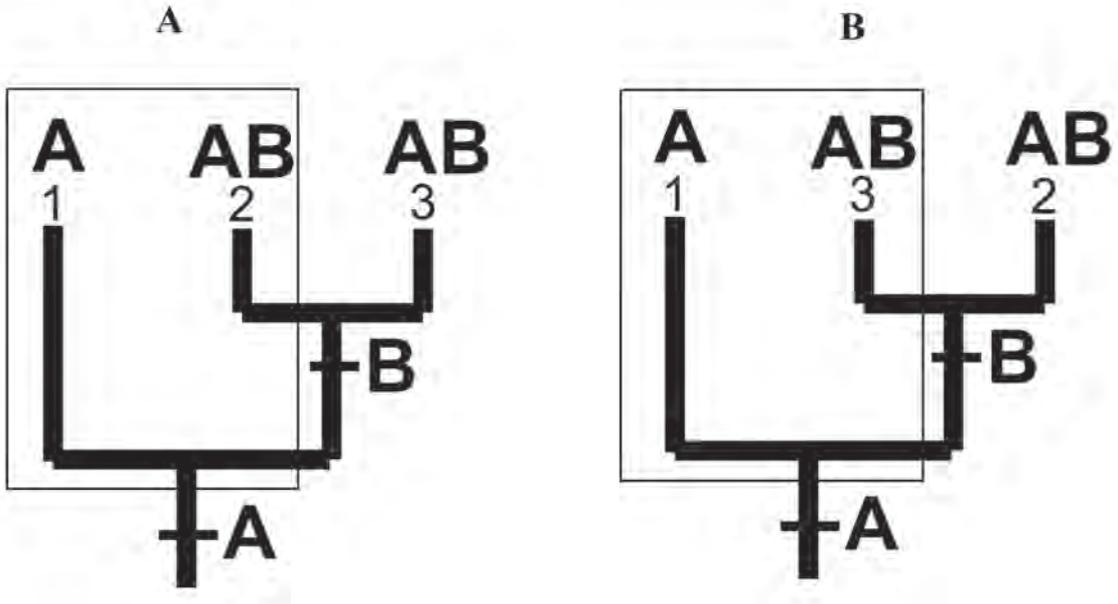


Рис. 5. Парафилетические таксоны, даже если они реальны, не могут быть распознаны с использованием метода синапоморфий. На филогении всегда существует несколько вариантов частично пересекающихся парафилетических группировок, и ни одна из них не имеет уникальной комбинации признаков. Например, для парафилетической группы (1+2) (рис. 5А) признак А не уникален, а признак В характеризует лишь часть таксона (1+2) и тоже не уникален. То же самое можно сказать в отношении парафилетической группы (1+3) (рис. 5В).

Fig. 5. Paraphyletic taxa, even if they are real, can not be recognized by using the method of synapomorphies. There are two variants of partially overlapping paraphyletic groups, and none of them has a unique combination of characters. For example (fig. 5A), the character A is not unique for the group (1+2), and the character B can be found in only a part of the group (1+2). The same can be said concerning the paraphyletic group (1+3) (fig. 5B).

всегда, свидетельствуя о наличии **гомоплазий**¹, т.е. независимо приобретенных одинаковых состояний признаков.

Метод максимальной парсимонии решает это противоречие, исходя из предположения о том, что эволюция «экономна», и поэтому при выборе филогенетической гипотезы при прочих равных условиях предпочтительнее та, в которой число параллелизмов минимально (Павлинов 2005, с. 51). Этот критерий имеет теоретическое обоснование: если эволюционные события редки, то гипотеза, в которой их число минимизировано, может быть хорошим приближением к действительности (Page and Holmes 1998). Однако в общем виде критерий парсимонии несостоятелен, и было теоретически показано, что при некоторых условиях его использование приводит к ошибочным реконструкциям (Felsenstein 1978, 2004).

Так, к искажению результатов филогенетической реконструкции с использованием метода максимальной парсимонии приводит эффект притяжения длинных ветвей (long branch attraction), который особенно остро дает о себе знать при работе с молекулярными признаками. Если в пределах какой-либо филогении две или большее число ветвей эволюционировали быстрее, то в силу случайных причин они имеют шанс накопить больше гомоплазий. Поскольку одна из презумпций кладистического анализа – рассмотрение одинаковых состояний признаков в качестве синапоморфий, а не гомоплазий (Hennig 1966; Расницын 2005), то формальный анализ приведет к тому, что такие линии могут появиться на реконструкции как сестринские, даже если фактическая филогения была другой.

¹Терминологические и эволюционные проблемы, связанные с использованием этого термина, обсуждены в работе Скоттланда (Scotland 2011).

Это можно пояснить на следующем примере (Рис. 6). Допустим, филогения таксонов А, В, С и D известна (Рис. 6А). После расхождения линий в точках 0 , 0_1 и 0_2 , линия А приобрела новое состояние для одного признака (обозначено как 1), остальные признаки сохранили плезиоморфное состояние 0; линия В приобрела новое состояние для 6 признаков (обозначены как 2, 7, 8, 9, 10, 12); линия С приобрела новое состояние для 7 признаков (обозначены как 3, 5, 6, 7, 11, 13, 14); линия D

приобрела новое состояние для одного признака (обозначено как 4). Таким образом, линии В и С эволюционировали быстрее и приобрели новые состояния для большего числа признаков, чем линии А и D. Чем больше новых состояний признаков появилось в каждой из независимо эволюционирующих линий, тем больше вероятность, что хотя бы некоторые из них будут одинаковы. Так, при сравнении коротких ветвей А и D общих новых состояний признаков не обнаруживается.

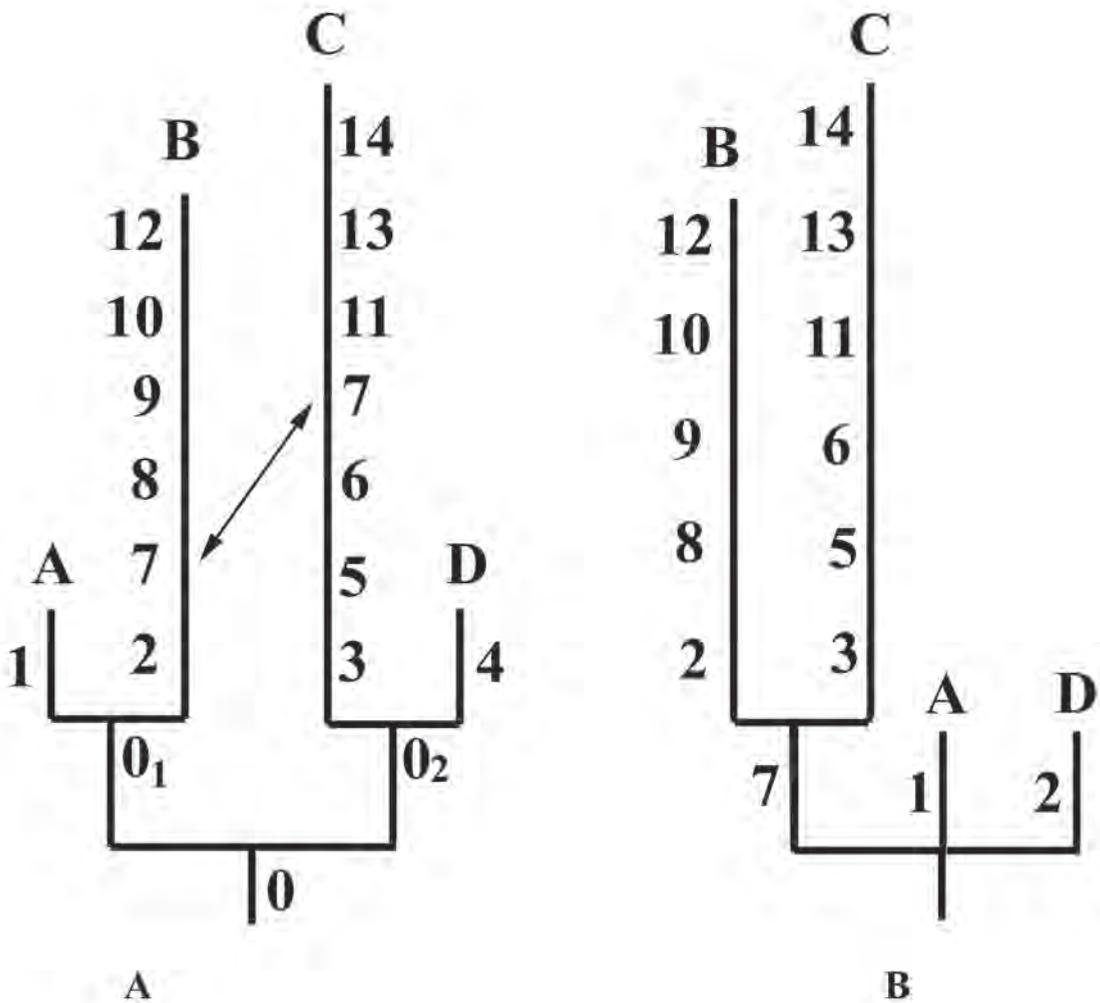


Рис. 6. Влияние эффекта притяжения длинных ветвей на результаты парсимониального филогенетического анализа таксонов А, В, С и D (по: Лухтанов, 2010). 0 – плезиоморфный признак, 1–14 – апоморфные признаки. А – реальная (истинная) филогения и распределение на ней признаков. В – ложная реконструкция филогении А, получаемая при проведении кладистического анализа с использованием метода максимальной парсимонии (см. объяснения в тексте).

Fig. 6. Long branch attraction affects the result of parsimony phylogenetic analysis of the taxa A, B, C and D (after: Лухтанов, 2010). 0 is a plesiomorphy. 1–14 are apomorphies. – A is a true phylogeny. B is a false reconstruction resulted from using the method of maximum parsimony (see explanations in the text).

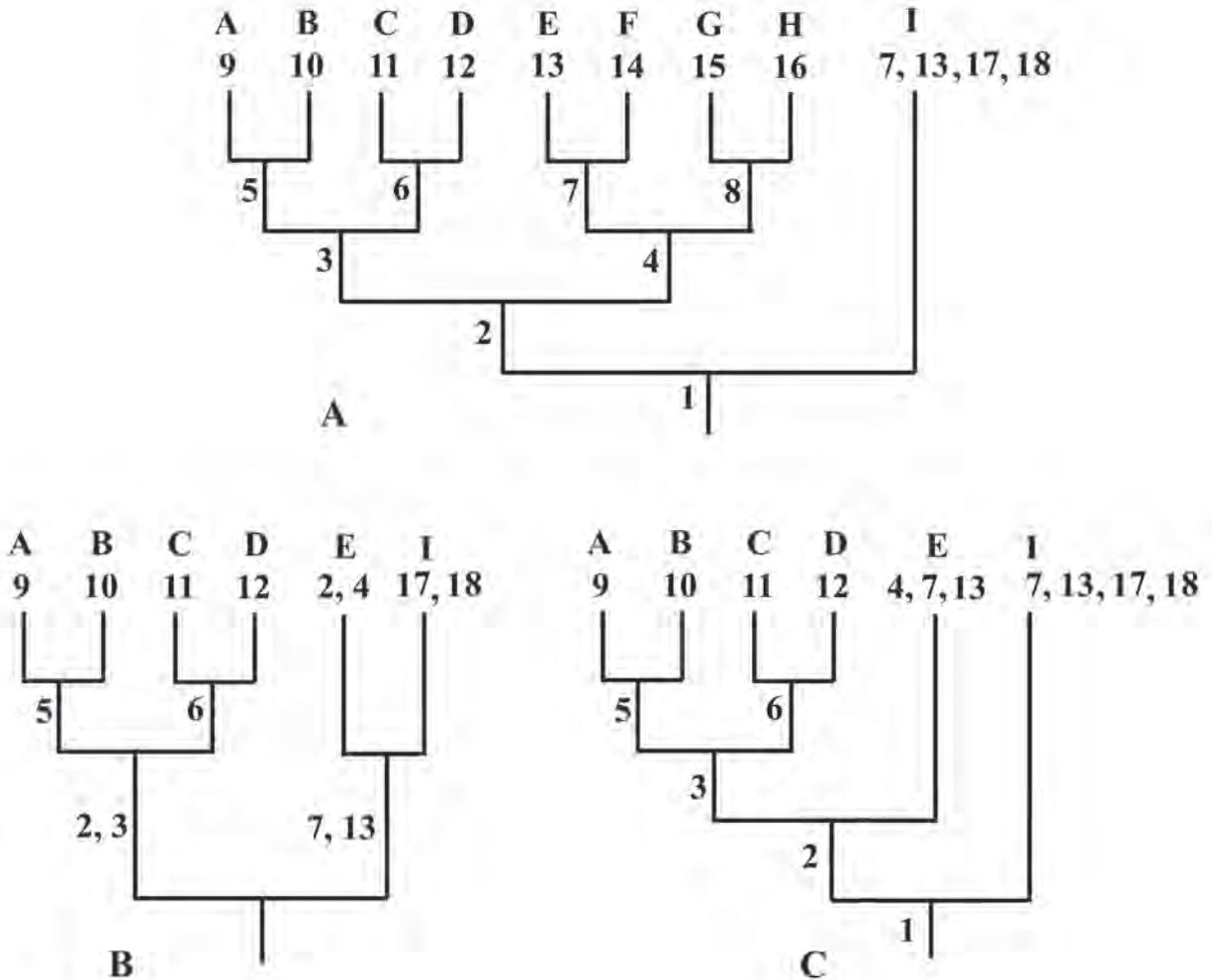


Рис. 7. Влияние неполноты выборки таксонов на результаты парсимониального кладистического анализа (см. объяснения в тексте) (по: Лухтанов, 2010).

Fig. 7. Influence of incomplete taxa sampling on results of parsimony cladistic analysis (after: Лухтанов, 2010) (see explanations in the text).

При сравнении длинных ветвей В и С выявляется новое общее состояние признака (7) (показано стрелкой). Если мы ничего не знаем о филогении и пытаемся ее реконструировать, исходя из признаков, то мы вынуждены рассматривать признак (7) как синапоморфию (хотя в действительности он является гомоплазией). В итоге мы вынуждены остановиться на филогенетической гипотезе, показанной на Рис. 6В и представляющей таксоны В и С как сестринские, хотя она и не верна.

Кроме того, к неправильной реконструкции может приводить неполнота выборки изучаемой

группы. Это можно пояснить на следующем примере (Рис. 7). Допустим, филогения таксонов А, В, С, D, E, F, G, H и I известна (Рис. 7А). Скорость эволюции в разных линиях одинакова, поэтому все таксоны накопили равное число изменений состояний признаков, начиная от момента расхождения от общего предка. Арабские цифры у узлов ветвлений показывают синапоморфии соответствующих клад. Арабские цифры у вершин ветвей показывают аутопоморфии. Состояния 7 и 13 являются гомоплазиями для таксонов E и I. Несмотря на это, наличие синапоморфии 4 по-

звояет в ходе анализа с использованием метода максимальной парсимонии получить правильную реконструкцию. Допустим далее, что таксоны F, G и H не участвуют в реконструкции (или вымерли, не оставив следов в палеонтологической летописи; или сохранились, но не изучены). В этом случае состояние 4 не может быть распознано как синапоморфия, и наоборот, состояния 7 и 13 должны быть интерпретированы как синапоморфии. В итоге использование метода максимальной парсимонии даст неверную реконструкцию, представленную на Рис. 7В, на которой ветви E и I появляются как сестринские таксоны, хотя они таковыми не являются. Признак 2 в линии E интерпретируется на этой реконструкции в качестве единственной гомоплазии. Правильная реконструкция для таксонов A, B, C, D, E и I показана на Рис. 7С, и она не является наиболее парсимониальной, так как содержит две гомоплазии (7 и 13).

Наличие этих недостатков не говорит о том, методом максимальной парсимонии не следует пользоваться. Его неоспоримым достоинством является то, что он основан на минимальных допущениях о закономерностях эволюции используемых признаков, и это важно для тех случаев, когда эти закономерности недостаточно изучены. Этот подход продолжает оставаться рабочим инструментом современной филогенетики, особенно в тех случаях, когда речь идет об анализе морфологических признаков. Его сторонники продолжают разрабатывать теоретические основы метода (Farris 2008) и писать новые программы анализа признаков (Goloboff 2008), однако пользоваться методом максимальной парсимонии (как, впрочем, и другими подходами) следует с осторожностью, имея в виду его ограничения.

МЕТОД МАКСИМАЛЬНОГО ПРАВДОПОДОБИЯ

Принципиальным прорывом в филогенетике стала разработка во второй половине XX века метода **максимального правдоподобия** (Felsenstein 2004). Суть этого метода может быть сформулирована следующим образом. Если имеется информация о закономерностях эволюционных преобразований признаков (иными словами, если разработана модель эволюции признака) и известно распределение состояний признаков у изучаемых организмов, то можно рассчитать ве-

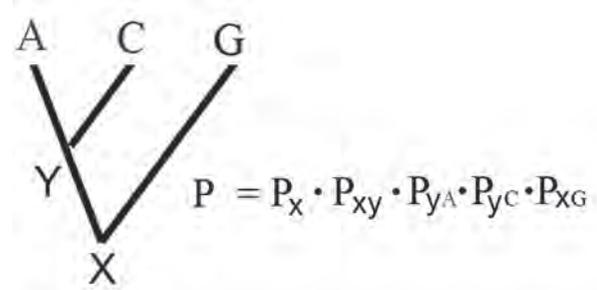


Рис. 8. Принцип реконструкции филогении с использованием метода максимального правдоподобия (см. объяснения в тексте).

Fig. 8. Principle of phylogeny reconstruction by using the method of maximum likelihood (see explanations in the text).

роятности различных эволюционных траекторий, которые могли привести к современным формам, а затем выбрать наиболее вероятную из них.

Например, для дерева, состоящего из трех таксонов (Рис. 8), характеризующихся признаками A, C и G, вероятность наблюдения имеющихся состояний равна вероятности сочетания отдельных эволюционных событий, которые привели к имеющимся данным. Согласно теореме умножения вероятностей эта величина равна произведению вероятности того, что в основании дерева был признак *x*, умноженной на вероятность перехода признака *x* в признак *y*, умноженной на вероятность перехода признака *x* в признак G, умноженной на вероятность перехода признака *y* в признак A и умноженной на вероятность перехода признака *y* в признак C. Эта величина называется правдоподобием эволюционной гипотезы, и метод максимального правдоподобия ищет такое дерево, в контексте которого и в контексте имеющейся эволюционной модели получение наблюдаемого распределения признаков наиболее вероятно.

Таким образом, метод максимального правдоподобия не нуждается в теоретически несостоятельном принципе парсимонии как в критерии истинности филогенетической реконструкции. Совершенно на иных принципах, чем в традиционной кладистике, происходит и построение дерева: вместо анализа синапоморфий производится расчет вероятностей различных эволюционных трансформаций признаков. Преимущество этого подхода состоит в возможности использования для реконструкции филогений любых гомологичных признаков: не только синапоморфий, но и простых апоморфий и плезиоморфий. Так, важная состав-

ляющая этого метода при работе с молекулярными признаками – это учет так называемых инвариантных, т.е. константных сайтов, которые представляют собой не что иное, как плезиоморфии.

Метод максимального правдоподобия дает количественную информацию об анагенетической составляющей эволюции в виде дистанций между узлами ветвлений, что классическая кладистика по Хеннигу даже не пытается делать, а геккелевская филогенетика делает очень приблизительно. Кроме того, он гораздо эффективнее, чем методы, основанные на парсимонии, выявляет ретикулогенез – случаи интрогрессии и гибридизации. Наконец, хотя и не абсолютно иммунен, этот метод на порядок менее чувствителен к эффекту притяжения длинных ветвей.

Различия между более традиционным, основанным на парсимонии, и современными, основанным на вероятностях, подходами состоят не только в принципах, но и в конкретных особенностях работы и даже в терминологии. Для традиционного кладиста поиск синапоморфий, выявление монофилии и боязнь парафилии – существенная часть методологии, часть его работы. Для современных вероятностных методов это не так важно. Эти методы не нуждаются в понятиях «синапоморфия», «монофилия» и «парафилия», хотя термины, обозначающие эти понятия, могут быть полезны при обсуждении уже полученных результатов.

В качестве недостатка метода максимального правдоподобия можно рассматривать зависимость получаемых реконструкций от выбора модели эволюции признака. К счастью, этот подход устойчив даже к существенным отклонениям выбираемых моделей от оптимальных (Felsenstein 2004), однако выбор принципиально неправильной модели эволюции может привести к серьезным ошибкам. Поэтому сравнительный анализ признаков (в том числе молекулярных) с целью выявления их соответствия выбранным моделям является более важной частью анализа, чем формальный процесс получения дерева с помощью той или иной компьютерной программы.

БАЙЕСОВА ФИЛОГЕНЕТИКА (BAYESIAN INFERENCE)

При изучении многих вероятностных процессов часто бывает так, что полученных наблюдений недостаточно для выявления статистически

значимых заключений о вероятностях, а в то же время процессы этого рода уже ранее кем-то изучались, и мы что-то о них знаем. Иначе говоря, у нас есть какие-то идеи, некоторые предварительные гипотезы (priors) в отношении вероятностей изучаемых процессов. В работе ученого эта ситуация является чрезвычайно обычной, так как фактов почти никогда не бывает слишком много, а работать с совсем неизученными явлениями приходится редко.

В такой ситуации для расчета вероятностей целесообразно использовать Байесову статистику, которая позволяет комбинировать информацию, извлекаемую из предварительных гипотез, с информацией, получаемую из опытов (наблюдений), для расчета так называемых постериорных вероятностей, т.е. априорных вероятностей, скорректированных с учетом проведенных эмпирических испытаний. Затем эти постериорные вероятности можно и нужно использовать для оценки значимости тестируемых гипотез.

Таким образом, Байесова статистика позволяет более эффективно находить вероятности в условиях недостатка информации. В принципе метод Байеса можно применять и в тех ситуациях, когда конкретные предварительные гипотезы отсутствуют. В этих случаях возможно (и часто это бывает полезно) использование неспецифических априорных вероятностей, которые предполагают, что разные состояния изучаемых параметров одинаково возможны. Однако этот метод становится гораздо более эффективным, если используемые априорные гипотезы специфичны и позволяют отсеять те значения, которые невозможны или маловероятны.

Байесов подход в филогенетике занимается поиском деревьев с наибольшим уровнем правдоподобия (и в этом отношении похож на метод максимального правдоподобия), однако для расчета вероятностей использует Байесову статистику (Ronquist, Huelsenbeck 2003), что дает ряд преимуществ:

- 1) использование предварительных гипотез в филогенетике фактически означает применение системы запретов и ограничений на определенные топологии дерева и/или определенные переходы признаков из одного состояния в другое. Это потенциально делает этот метод более мощным, чем метод максимального правдоподобия в его классическом виде;

2) в методе Байеса напрямую проверяется, в какой степени получаемая филогенетическая гипотеза соответствует эмпирическим данным, т.е. распределению признаков. В качестве меры соответствия выступает постериорная вероятность параметров получаемых деревьев. В методе максимального правдоподобия соответствие дерева данным напрямую не тестируется, вместо этого выбирается дерево, которое максимизирует степень соответствия наблюдаемых признаков выбранной модели их эволюции;

3) в результате анализа появляется не одно дерево, как в методе максимального правдоподобия, а набор наиболее правдоподобных деревьев, сравнение которых позволяет количественно оценивать уровень неопределенности получаемых топологий и длин ветвей.

Потенциальным недостатком Байесова подхода по сравнению с методом максимального правдоподобия в его классическом виде является то, что использование дополнительной информации в виде предварительных гипотез может быть как плюсом, так и минусом. Так, выбор принципиально неправильных априорных распределений может ухудшать результаты анализа. Однако важно отметить, что правильность этого выбора достаточно легко контролировать, сравнивая значения правдоподобий деревьев, ассоциированных с разными предварительными распределениями. В целом метод Байеса следует признать одним из наиболее эффективных подходов к решению филогенетических задач.

МЕТОДЫ, ОСНОВАННЫЕ НА АНАЛИЗЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ДИСТАНЦИЙ

Эта группа включает два достаточно разных метода, называемых дистантными и применяемых только в «молекулярной» филогенетике. Один из них основан на ДНК–ДНК гибридизации, позволяющей установить степень тотального сходства сравниваемых геномов (в процентах) и использовать полученные величины для реконструкции филогенезов. Он имеет два неустраняемых недостатка. Во-первых, он является фенетическим методом и несет с собой главную проблему фенетики, которая состоит в том, что последняя направлена на выявление сходства, а не родства.

Во-вторых, феномен так называемого С-парадокса (крайне неравномерного накопления не-

кодирующих нуклеотидных повторов даже у близких видов) (Gregory 2001) приводит к тому, что филогенетическая интерпретация значений общего генетического сходства, как правило, затруднительна. Хотя в отдельных случаях этот метод позволяет получить очень красивые результаты (Caccone and Powell 1989), это скорее исключение, чем правило, и с начала 90-х годов XX в. он в филогенетике практически не используется.

Другой метод основан на том, что матрицы дискретных молекулярных признаков преобразуются в генетические дистанции. Построение деревьев затем производится на основании анализа полученных дистанций, а не признаков как таковых. Принципиальным недостатком этого подхода является то, что при преобразовании дискретных признаков в дистанции происходят исчезновение индивидуальности каждого признака и потеря филогенетической информации. Однако в отличие от ДНК–ДНК гибридизации метод не является чисто фенетическим (Page and Holmes 1989). Поскольку при расчете генетических дистанций используют модели молекулярной эволюции (те же самые, что применяются при анализе с помощью метода максимального правдоподобия и метода Байеса), в итоге получают так называемые скорректированные генетические дистанции, которые несут довольно высокий филогенетический сигнал (Felsenstein 2004).

Подходы, основанные на расчете дистанций, были очень популярны в 90-е годы прошлого века, поскольку программы, основанные на алгоритмах этих методов, отличаются быстродействием. Соответственно они не требовательны к мощности компьютеров. В настоящее время их значение сильно уменьшилось, однако они до сих пор достаточно широко применяются, особенно там, где требования к качеству анализа не очень высокие, а матрицы признаков чрезвычайно велики.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ: ЕЩЕ РАЗ О МОДЕЛЯХ ЭВОЛЮЦИИ

Сравнивая перечисленные выше методы, нужно отметить, что все они основываются на моделях эволюции признаков, хотя содержание и форма этих моделей сильно различаются. Модели эволюции, которые в неявном виде возникают в головах эволюционных филогенетиков на основании изучения морфологических рядов, могут

быть очень сложными. Как правило, филогенетики-традиционалисты – это зоологи или ботаники, великолепно знающие свои группы, и все нюансы этого знания они учитывают при разработке филогений. Беда только в том, что эти модели так и остаются в голове, а не на бумаге, и в этом нет ничего удивительного: явное выражение моделей эволюции признаков в виде слов и тем более формул – дело очень нетривиальное.

Кладисты, использующие методологию парсимонии, впадают в другую крайность: схема эволюции, которую они применяют, основана на предположении о строго дихотомической дивергенции таксонов и модели экономной эволюции признаков. Очевидно, что эта схема слишком проста для того, чтобы быть универсальной. Модель эволюции, которую используют филогенетики, исповедующие ручной кладизм по Хеннигу, по необходимости также чрезмерно упрощена и описывается схемой, согласно которой строго дихотомическая дивергенция сопровождается накоплением синапоморфий, при этом предполагается, что синапоморфии возникают чаще, чем гомоплазии.

Современные подходы, основанных на методах максимального правдоподобия и Байеса, в каком-то отношении являются золотой серединой между интуитивной геккелевской филогенетикой и традиционным парсимониальным кладизмом. Они используют такие модели эволюции, которые (1) достаточно адекватно описывают закономерности эволюционных трансформаций признаков, (2) могут быть эксплицитно описаны и формализованы в виде алгоритмов и формул, и (3) по возможности просты (но не чрезмерно упрощены), что позволяет их практическое использование в филогенетике. К настоящему моменту времени в деле разработки моделей эволюции признаков молекулярные биологи продвинулись значительно дальше, чем морфологи, по той причине, что закономерности молекулярной эволюции проще изучать. Кроме того, модели молекулярной эволюции легко формализуются, они хорошо изучены теоретически, а их соответствие реальности проверено на огромном фактическом материале (Page and Holmes 1998; Felsenstein 2004). Конкретные параметры этих моделей, необходимые для построения филогений, легко рассчитываются на основании сравнения частот нуклеотидных замен разного типа у изучаемых организмов. По этой причине метод максимального правдоподобия и

метод Байеса пока широко применяются только для анализа молекулярных признаков. Однако эта ситуация, вероятно, временная, и первые попытки использования признаков морфологии в рамках современных параметрических методов филогенетического анализа уже сделаны (Lewis 2001; Ronquist and Huelsenbeck 2003; Nylander et al. 2004; Ronquist 2004; Müller and Reisz 2006).

В заключение следует еще раз отметить, что ни один из методов филогенетического анализа не является идеальным, однако преимущества и недостатки разных подходов не совпадают. Неудивительно поэтому, что многие филогенетики, особенно исследователи, работающие с молекулярными признаками, используют для получения реконструкций современную «классическую триаду» методов – парсимонию, правдоподобие и Байесов анализ. Как правило, эти три метода дают очень похожие филогенетические реконструкции. В то же время получение поддержанных статистическими тестами, но несовпадающих результатов свидетельствует о наличии систематических ошибок при проведении анализов, и это дает импульс для дальнейших исследований признаков и моделей их эволюции.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен организаторам конференции «Современные проблемы биологической систематики» за предоставленную возможность обмена мнениями с коллегами, а также А.В. Бочкову за неформальное обсуждение излагаемых вопросов и высказанные критические замечания. Работа выполнена при финансовой поддержке программ президиума РАН «Динамика и сохранение генофондов» и «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем» и Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 11-04-01119, 11-04-00734, 11-04-00076 и 12-04-00490).

ЛИТЕРАТУРА

- Клоре Н. Ю. 2000.** Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая систематика насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. Лань, Санкт-Петербург, 336 с.
- Кузнецов Н. Я. 1915.** Насекомые чешуекрылые (Insecta, Lepidoptera). Том 1. Введение. Danaidae (Pieridae + Leptaliidae auct.). Выпуск 1. Петроград: Зоологический музей Императорской Академии Наук, 337 с.

- Лухтанов В.А. 2010.** От геккелевской филогенетики и генниговской кладистики к методу максимального правдоподобия: возможности и ограничения современных и традиционных подходов к реконструкции филогенезов. *Энтомологическое обозрение*, **89**(1): 133–149.
- Лухтанов В. А. и Кузнецова В. Г. 2009.** Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики. *Журнал общей биологии*, **70**(5): 415–437.
- Павлинов И. Я. 2005.** Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). Товарищество научных изданий КМК, Москва, 391 с.
- Расницын А.П. 2005.** Избранные труды по эволюционной биологии. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 347 с.
- Рогозин И.Б., Вульф Ю.И., Бабенко В.Н. и Кунин Е.В. 2005.** Эволюция геномов эукариот и принцип максимальной парсимонии. *Вестник ВОГиС*, **9**(2): 141–152.
- Татаринев Л.П. 1984.** Кладистический анализ и филогенетика. *Палеонтологический журнал*, **1984**(3): 3–16.
- Caccione A. and Powell J. R 1989.** DNA divergence among hominoids. *Evolution*, **43**: 926–942.
- Coyne J.A. and Orr H.A. 2004.** Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 545 p.
- Farris J.S. 2008.** Parsimony and explanatory power. *Cladistics*, **24**: 825–847.
- Felsenstein J. 1978.** Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology*, **27**: 401–410.
- Felsenstein J. 2004.** Inferring phylogenies. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, 664 p.
- Goloboff P.A., Farris J.S. and Nixon K.C. 2008.** TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**: 774–786.
- Gregory T.R. 2001.** Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **76**(1): 65–101.
- Haszprunar G. 1992.** The types of homology and their significance for evolutionary biology and phylogenetics. *Journal of Evolutionary Biology*, **5**: 13–24.
- Haszprunar G. 1998.** Parsimony analysis as specific kind of homology estimation and the implications for character weighting. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**: 333–339.
- Hennig W. 1950.** Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralverlag, Berlin, 370 p.
- Hennig W. 1965.** Phylogenetic Systematics. *Annual Review of Entomology*, **10**: 97–116.
- Hennig W. 1966.** Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 284 p.
- Huson D.H., Rupp R. and Scornavacca C. 2010.** Phylogenetic networks: concepts, algorithms and applications. Cambridge University Press, New York, 362 p.
- Krell F.-T. 2005.** A Hennigian monument on vertebrate phylogeny. *Systematics and Biodiversity*, **3**(3): 339–341.
- Lewis P.O. 2001.** A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology*, **50**: 913–925.
- Müller J. and Reisz R. 2006.** The phylogeny of early Eureptiles: comparing parsimony and Bayesian approaches in the investigation of a basal fossil clade. *Systematic Biology*, **55**: 503–511.
- Nichols R. 2001.** Gene trees and species trees are not the same. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**: 358–364.
- Nylander J.A.A., Ronquist F., Huelsenbeck J.P. and Nieves-Aldrey J.L. 2004.** Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, **53**(1): 47–67.
- Page R.D.M. and Holmes E.C. 1998.** Molecular evolution: a phylogenetic approach. Blackwell Publishing, Oxford, 346 p.
- Ronquist F. 2004.** Bayesian inference of character evolution. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**(9): 475–481.
- Ronquist F. and Huelsenbeck J.P. 2003.** MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, **19**(12): 1572–1574.
- Scotland R.W. 2011.** What is parallelism? *Evolution and development*, **13**(2): 214–227.
- Wiley E.O., Siegel-Causey D., Brooks D.R. and Funk V.A. 1991.** The complete cladist: a primer of phylogenetic procedures. Lawrence, Kansas: The University of Kansas. 158 pp.
- Wiley E.O. and Lieberman B.C. 2011.** Phylogenetics. Theory and practice of phylogenetic systematics. Second Edition. Wiley-Blackwell Publishing, New Jersey, 406 p.



УДК 575.826: 575.86

МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В ФИЛОГЕНЕТИКЕ (ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ)

Е.Г. Потапова

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Ленинский пр., 33, 119071, Москва, Россия;
e-mail: lena-potapova@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ

Кратко изложена специфика морфо-биологического направления в морфологии, предметом которого являются морфологические адаптации, пути их становления и смены. В филогенетических исследованиях этот подход наиболее плодотворен при изучении, прежде всего, адаптивной и анагенетической составляющих филогенеза. Обсуждаются его возможности и ограничения в реконструкции генеалогических отношений групп организмов. Изложены основные методологические принципы таких построений. Рассмотрены значимость выбора признаков, процедура анализа и аргументация в принятии решений о природе сходства.

Ключевые слова: реконструкция филогенеза, адаптагенез, семофилез морфо-функциональных систем, признак в филогенетике.

MORPHO-BIOLOGICAL APPROACH IN PHYLOGENETICS (POSSIBILITIES AND LIMITATIONS)

E.G. Potapova

*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution Russian Academy of Sciences, Leninskii pr., 33, 119071, Moscow, Russia;
e-mail: lena-potapova@yandex.ru*

ABSTRACT

Specifics of morpho-biological approach in morphology is briefly outlined. Its subject is defined as analysis of morphological adaptations including their formation and changes. In the phylogenetic studies, this approach is most fruitful in the study of, above all, adaptive and anagenetic components of phylogenesis. Possibilities and limitations of this approach in the reconstruction of genealogical relationships of organisms are also discussed. The basic methodological principles, of phylogenetic reconstructions of the morphological and functional systems are set out. Significance of the characters choice, the procedure of analysis and reasoning in making decisions about the nature of similarity are discussed.

Key words: phylogenetic reconstruction, adaptogenesis, semophylysis of morpho-functional systems, character in phylogenetics

ВВЕДЕНИЕ

Ключевые понятия филогенетики

Цель данной публикации – обсудить возможности одного из разделов морфологии, направленного на изучение адаптаций, в решении задач филогенетики. Филогенетика переживала взлеты и падения, ее цели и задачи расширялись и сужались, менялась концептуальная база и методы исследования (обзор: Павлинов 2005)¹. Поэтому прежде чем перейти к рассмотрению существа вопроса, считаю важным кратко охарактеризовать основные положения и понятия филогенетики.

Предметом исследования филогенетики является **филогенез**, то есть историческое развитие конкретных групп организмов, в результате которого складывается их определенным образом структурированное разнообразие – филогенетический паттерн (Eldredge, Cracraft 1980; Павлинов 2005). По большому счету филогенетика призвана объяснить с исторических позиций процесс формирования этого разнообразия.

Филогенетика теснейшим образом связана с систематикой, причем в историческом плане систематика предшествует филогенетике. Но и на практике, выбор группы, ее предполагаемый состав и даже представления об отношениях с другими группами предваряют филогенетический анализ. В свою очередь, с появлением филогенетики расширяется и видоизменяется концептуальная база и структура систематики, выдвигается требование согласованности (или даже изоморфизма) системы и филогении.

Исходно термин «филогенез» обозначал «историю миротворения» (Haeckel 1866) или «племенное развитие форм организмов на Земле» (Haeckel 1894, перевод: Геккель 1908). По мере развития эволюционных представлений, значение термина несколько видоизменялось и то расширялось, то сужалось.

Классическая филогенетика основывалась на концепции адаптивной эволюции и опиралась

на широкую трактовку филогенеза, как процесса исторического развития групп организмов во всем многообразии его проявлений, включая последовательность возникновения новых групп, феноменологию и закономерности эволюционных изменений свойств этих групп, и даже механизмы, причинно-следственные связи и движущие факторы этого процесса. Модернистская филогенетика – кладизм, «новая филогенетика» (=«молекулярная филогенетика») наоборот, существенно сузила понятие филогенеза, полностью отказавшись от рассмотрения его содержательной стороны.

В понятии филогенеза, как всякого исторического процесса, заложена определенная двойственность. Филогенез можно рассматривать, с одной стороны, с точки зрения *последовательности* составляющих его *событий*, с другой – с позиций изменений его сущностных характеристик, выражающихся в *изменении свойств групп* организмов. Эти два аспекта филогенеза соответствуют двум его составляющим: *генеалогической (кладогенетической)* и *анагенетической* (в широкой трактовке термина – см., например, Песенко 1989), или в иной интерпретации: *кладогенезу* и *семогенезу* (см. подробнее Павлинов 2005).

Изменения свойств², происходящие в ходе филогенеза, в свою очередь, тоже могут быть оценены двояко: с точки зрения *изменения уровня организации и плана строения* входящих в группу организмов (собственно *анагенетическая* составляющая филогенеза), и с точки зрения *изменения приспособленности (адаптивная* составляющая филогенеза). Эти составляющие отражают два разных аспекта проявления и, соответственно, два разных аспекта рассмотрения филогенетического изменения свойств. Эти компоненты взаимосвязаны, но между ними нет взаимно-однозначного соответствия. Например, повышение адаптивности может происходить в рамках одного и того же уровня организации или может сопровождаться его повышением или понижением и, наоборот.

Анагенетическая составляющая филогенеза отражает изменение структурного разнообразия

¹В статье я намерено отказалась от обширных ссылок к положениям общего порядка. Определение ряда понятий, с необходимыми уточнениями и разъяснениями, а также исторические справки основаны на обзорной работе И.Я. Павлинова (2005).

²Следует отметить, что поскольку понятие филогенез применяется к группе организмов, то к морфологическим свойствам групп относятся не только особенности строения организма и его онтогенеза, но и надорганизменные характеристики групп такие, например, как структура их морфологического разнообразия.

групп. Она описывает появление, исчезновение, *изменение* единичных элементов или их комплекса, характеризующих различные (морфологические, физиологические, поведенческие и др.) *свойства* групп, с точки зрения *изменения сложности, степени дифференциации и интеграции образуемых ими систем (уровень организации)*, а также через *изменение сочетания и характера связи элементов системы (план строения)*.

План строения и уровень организации могут быть определены для групп любого таксономического ранга (как структурный аспект их морфо-биологической специфики) и рассмотрены на уровне группы, целостного организма, отдельных органов или морфологических конструкций.

Анагенез в классической трактовке этого термина (Huxley 1957) как эволюционное развитие групп в направлении повышения уровня организации, является частным проявлением анагенетических преобразований, наблюдаемых при макромасштабном рассмотрении филогенеза. В историческом развитии конкретных групп анагенетические изменения свойств могут быть связаны как с повышением, так и с понижением уровня организации не только отдельных морфосистем, но и организма и группы в целом или могут проходить без изменения их уровня организации.

Адаптивная составляющая филогенеза отражает отношения групп с точки зрения изменения структуры их адаптаций и проявляется в изменении тех свойств или их элементов, которые характеризуют изменение направления и уровня специализации групп. Адаптивная компонента, так же как и анагенетическая, может быть рассмотрена для групп разного таксономического ранга и описана на уровне группы, организма или отдельных морфо-функциональных узлов.

Адаптивная значимость изменений может быть определена с точки зрения их влияния на эффективность выполнения определенных функций, лежащих в основе конкретных адаптаций. Понятно, что одни и те же элементы (например, элементы морфоструктур) могут быть компонентами разных адаптаций. Их изменение в рамках одной адаптации может быть расценено как адаптивно полезное, а по отношению к другим – как адаптивно нейтральное или даже минимально вредное.

Для описания анагенетических и адаптивных преобразований подбираются разные наборы признаков (даже при рассмотрении одной и той

же системы в рамках одной и той же группы). Выбор признаков зависит от таксономического ранга рассматриваемых групп и масштаба рассмотрения названных составляющих филогенеза (на уровне группы, организма или отдельных систем).

Анагенетическая и адаптивная составляющие «порождают» разные объединения групп: первая «порождает» грады (группы, характеризующиеся определенным уровнем организации организма в целом или его отдельных систем), вторая – жизненные формы (группы, сходные по внешнему облику, отражающему их приспособленность к существованию в определенных условиях среды). Ни грады, ни жизненные формы *без анализа истории их становления* нельзя считать элементами филогенетического паттерна.

Как аспект филогенеза каждая из этих составляющих имеет временную компоненту, которая проявляется в последовательности описываемых ими событий. Эта компонента может быть выявлена только в контексте группы и в конечном итоге, задается ее генеалогией.

Кладогенетическая (=генеалогическая) составляющая филогенеза проявляется в последовательности **филогенетических событий** (т.е. в последовательности возникновения или исчезновения групп) и выражается в структуре родственных отношений групп. Именно эту компоненту часто считают специфическим предметом изучения филогенетики.

Все составляющие филогенеза (кладогенетическая и обе сегоменетические: анагенетическая и адаптивная) выделяются условно. Как разные аспекты проявления одного сложного многогранного процесса онтологически они едины и одинаково важны для понимания сущности процесса исторического развития групп. Однако в силу специфики каждой из компонент рассматривать их целесообразно по отдельности, основываясь на соответствующей методологии и применяя для анализа каждой из них соответствующие приемы и методы.

Разные направления филогенетики концентрируют внимание на разных сторонах филогенеза. Классическое эволюционно-морфологическое направление главное внимание уделяет истории изменения уровней организации и морфологическим закономерностям эволюции; в рамках адапционистского направления приоритеты смещены на изучение исторического развития адаптаций; все

кладогенетические направления, как классическое, так и модернистского толка, сосредоточены на реконструкции родственных отношений.

Кладизм (Hennig 1950, 1965), появившийся в середине прошлого века, как одно из направлений систематики, существенным образом изменил положение дел в филогенетике. Он отказался от анализа содержательной стороны филогенеза, и сосредоточил внимание только на разработке принципов выявления его генеалогической составляющей, которую свел к последовательности реконструируемых особым образом кладистических событий. Сходные приоритеты и сходная основа характерны и для молекулярной филогенетики.

Под влиянием кладизма возрос интерес к анализу генеалогических отношений и со стороны классической филогенетики, что выразилось в разработке более строгих правил такого анализа (Старобогатов 1989; Скарлато, Старобогатов 1974; Мейен 1988; Песенко 1989; Расницын 2002), но на базе классических представлений о сущности эволюционного процесса. Особенно плодотворной на этом поприще оказалась филистика (Rasnitsyn 1996; Расницын 1988, 2002 и др.).

Все это привело к тому, что в настоящее время филогенетику все чаще стали понимать как «теорию, методологию и совокупность методов реконструкции только родственных отношений» (Расницын 1988, 2002; Павлинов 2005.).

Понятие **родства** является одним из ключевых понятий в филогенетике и, несмотря на существование разных трактовок (генеалогическое, филогенетическое, кладистическое, генетическое, эволюционное, и пр. – обзор, см. Павлинов 2005), в целом, отражает *отношения групп по происхождению*.

Родство может быть задано **в абсолютной** (по вертикали) и **относительной** (по горизонтали) **форме**. Для определения родства в абсолютной (прямой) форме «необходимым и достаточным условием является прямая ссылка на предка» (*генеалогическое родство*). В этом случае родство групп устанавливается в виде структуры отношений предок-потомок (т.е. в виде *родословного древа*). В относительной форме родство двух групп определяется по отношению к третьей (внешней) группе, не родственной им на рассматриваемом уровне. В этом случае родство задается иерархией сестринских групп без указания на предка (*кладистическое родство*). Для установления родства

в относительной форме достаточно показать, что две группы являются сестринскими (т.е. группами, имеющими общего ближайшего предка) относительно третьей группы.

Степень родства оценивается по количеству филогенетических событий, разделяющих группы, или по абсолютному времени, прошедшему с момента деления групп (*филогенетическое родство*).

Понятно, что структура родственных отношений групп организмов, определенных вышеназванным способом, не тождественна структуре их морфо-биологической дифференциации, поскольку филогенетические события могут довольно существенно различаться по «качеству» морфологических проявлений (по анагенетической компоненте) и, следовательно, равное количество событий, а, значит, по определению, и равная степень родства, может характеризовать разную степень дифференциации. Чтобы разрешить это противоречие в ряде случаев при определении родства учитывается также и единство эволюционной тенденции развития групп (*эволюционное родство*).

Родственные отношения групп организмов устанавливаются на основе анализа сходства. Основанием для этого служит взаимоподобие кладогенетической и сегогенетических составляющих филогенеза. Но поскольку между ними нет однозначного соответствия, проблема реконструкции родства на основе анализа сходства оказывается довольно сложной и неоднозначной. Методологическая основа и, соответственно, правила, процедуры и методы таких реконструкций, равно как и трактовки понятия родства, в разных направлениях филогенетики различны (обзор, см. Павлинов 2005).

Например, концептуальная база всех направлений классической филогенетики, в которой важное место занимает понятие предка (как правило, реконструируемого), позволяет устанавливать родство как в прямой, так и в относительной форме. Для модернистских направлений (кладистики и новой филогенетики) – отношения предок-потомок формально не доступны, в их рамках концепция предка считается неоперациональной, а родство оценивается только в относительной форме.

В настоящее время сложилась точка зрения, согласно которой изучение генеалогических отношений является прерогативой «молекулярной» филогенетики, которая уже в обозримом будущем

сможет выстроить достаточно непротиворечивую систему, отражающую родство ныне живущих форм. И на этом, образно говоря, филогенетика и закончится.

С этим тезисом можно было бы даже согласиться, если бы филогенетика сводилась только к изучению кладогенеза современных форм, а структура родственных отношений групп была бы тождественна структуре сходства выбираемых для анализа генов, причем структуре, выстроенной в соответствии с базовыми концепциями кладизма.

Морфо-биологическое направление («морфо-биологическая» филогенетика – Юдин 1974), которому посвящена данная публикация, по сути своей, является полной противоположностью кладогенетическим направлениям филогенетики. Главная его задача – изучения содержательной стороны филогенеза, который приравнивается к адаптагенезу (а в крайнем выражении, даже полностью отождествляется с ним – Gutmann 1977). Генеалогические отношения устанавливаются как результат реконструкции адаптагенеза, исходя из общих представлений о последовательности событий, связанных со сменой адаптаций. Целенаправленный анализ кладогенетических отношений, и обоснование правил и процедуры такого анализа – долгое время не входили в сферу интересов данного направления. Ниже сделана попытка, в какой-то мере, заполнить этот пробел, и обсудить методологические основы и возможности данного направления, прежде всего, в установлении именно генеалогических связей.

Специфика морфо-биологического направления

Морфо-биологическое направление³ это направление в морфологии, специфический предмет изучения которого – морфологические адаптации, пути их становления и смены. Его основная задача – разработка принципов и осуществление комплексного анализа морфологических структур с целью изучения адаптаций. При таком подходе морфологический объект рассматривается не только с точки зрения его формы и внутреннего строения, но и анализируется в соответствии с его функцией и адаптивной значимостью (см., например, Юдин 1965; Дзержинский 1980, 1982;

Воск 1981; Дзержинский, Корзун 1981; Корзун 1981, 1996; Потапова 2000; и др.)

Объектами исследования этого направления являются отдельные морфо-функциональные системы, которые должны удовлетворять определенным требованиям. Они должны: 1) обладать бесспорной целостностью; 2) иметь достаточно сложное устройство; 3) выполнять интерпретируемые механические функции и 4) обеспечивать кардинально важные стороны жизнедеятельности.

Например, этим требованиям удовлетворяют сложные морфо-функциональные системы, обеспечивающие локомоцию, питание, слух и т.п. Геометрические особенности их скелетных элементов, связок и мышц прямо определяют механические (а значит – функциональные) свойства этих узлов, и позволяют исследователю достаточно уверенно и надежно о них судить (Дзержинский 1977). Однако такие повышенные требования к объекту исследования накладывают определенные ограничения на использование морфо-биологического подхода в филогенетике. Часто морфологические преобразования, маркирующие филогенетические события, например, происходящие на видовом уровне, функционально не интерпретируемы и к ним не может быть применен морфо-биологический анализ.

Морфо-биологический подход основан на гипотетико-дедуктивном методе и рассматривает изучаемый морфологический объект как целостную структуру. Анализ проводится с помощью комплекса методов сравнительной и функциональной морфологии и экологии.

Конечная цель исследования – установить специфику морфологических адаптаций, понять путь их становления и смены, и выяснить последовательность их эволюционных преобразований. Одним из аспектов такого анализа является реконструкция развития адаптаций в процессе исторического развития групп организмов.

Обоснование правомочности филогенетических реконструкций на основе анализа адаптаций

Применение морфо-биологического подхода в целях филогенетики теоретически обосновано и наиболее продуктивно лишь в рамках эволюцион-

³О специфике данного направления, как направления в филогенетике см. Юдин 1974.

ной доктрины, признающей приспособительный характер эволюции и опирающейся на широкую трактовку филогенеза как процесса исторического развития групп организмов, протекающего путем становления и смены адаптаций. В таком контексте история группы может быть представлена в виде адаптивного процесса, протекающего в соответствии с меняющимися условиями жизни, а значит, реконструкция адаптагенеза группы теоретически может быть приравнена к реконструкции их филогенеза.

Однако задача реконструкции адаптагенеза группы как целого, исходя только из ее строения, практически не выполнима (учитывая неравномерность темпов адаптагенеза; высокую вероятность смены ведущей адаптации в истории группы и смены направления преобразования одной и той же адаптации; возможность развития адаптаций, не связанных с морфологическими преобразованиями рассматриваемых морфо-функциональных структур и т.п.).

На практике приходится ограничиваться анализом отдельных систем. В этом случае выдвигаемая гипотеза адаптагенеза будет отражать адаптагенез не целого, а части. Филогенетическому преобразованию части эволюирующей системы соответствует понятие *семофилез* (Мейен 1977). Поэтому *история преобразования отдельного морфо-функционального узла в историческом развитии исследуемой группы*, будет соответствовать семофилезу этого узла. Термин семофилез предполагает указания на то, какие свойства или какие системы и в какой группе рассматриваются. Например, семофилез челюстного аппарата в группе тушканчиковых, или семофилез передней конечности рукокрылых.

Следует подчеркнуть, что в такой трактовке семофилез выступает как «часть» филогенеза, и также проявляется двояко: в изменении свойств конструкции, и в последовательности этих изменений.

Понятно, что между адаптагенезом, представленным в виде адаптивных семофилезов отдельных систем, и кладогенезом носителей этих адаптаций, нет полного соответствия. Однако в силу единства части и целого, можно судить о филогении целого (группы), изучая его часть, но лишь в той мере, в какой филогенетическая судьба части соответствует филогенетической судьбе целого, т.е. в той мере, в какой последовательность преобразований морфо-функционального узла

соответствует последовательности возникновения новых групп.

Понятно, что схемы семофилезов разных систем могут и даже должны различаться, хотя бы потому, что в эволюции конкретных таксонов скорость развития одной и той же адаптации может быть непостоянна, кроме того, может происходить смена ведущей адаптации, определяющей развитие группы на определенном этапе и т.п. В этих случаях развитие системы, отражающей эту адаптацию, не будет соответствовать филогенезу группы.

Семофилезы отдельных систем по отношению к филогенезу таксонов всегда имеют вероятностный характер.

Построение компромиссной непротиворечивой схемы семофилезов нескольких систем повышает надежность такой схемы. Чем большему количеству семофилезов соответствует такая модель, тем выше ее надежность.

Проверка модели осуществляется не путем верификации (подтверждения), а путем фальсификации (опровержения) выдвигаемой гипотезы.

Строго говоря, и филогении, построенные по молекулярным данным – это тоже семофилезы, а именно семофилезы элементов молекулы ДНК. В этих семофилезах, в отличие от семофилезов морфо-функциональных конструкций, определяющим принято считать исторический фактор. Важным основанием для такого предположения служат определенное постоянство собственной скорости изменения элементов данной структуры (разной не только для разных генов, но и для их частей) и условная «нейтральность» этого процесса. В связи с этим, разрешающая способность молекулярно-генетических реконструкций кладогенеза считается более высокой, нежели реконструкций, основанных на морфологическом материале. Однако нельзя забывать, что как всякий семофилез, семофилез молекулярно-генетических единиц не тождествен филогенезу группы. И потому ключевой вопрос о степени их взаимосоответствия требует пристального рассмотрения.

Семофилез морфо-функционального узла, наоборот, имеет ярко выраженную многофакторную обусловленность (не только историческую, но и функциональную, адаптивную, композиционную и др.). Каждый из этих факторов может быть причиной становления довольно глубокого сходства в строении рассматриваемого узла. Поскольку родство оценивается по сходству, упомянутая

многофакторная обусловленность создает значительный элемент неопределенности в воссоздании структуры относительного родства групп и требует особо тщательной проверки природы сходства. Чтобы выделить историческую составляющую в сходстве изучаемой конструкции, необходимо оценить относительное влияние на это сходство других факторов.

Рассматриваемый подход в какой-то мере позволяет это сделать. В результате сравнительного, функционального и экологического анализов особенности морфо-функциональных систем могут быть оценены с разных позиций: и с точки зрения их функциональной значимости; и с позиции влияния экологических факторов; и как проявление морфогенетических закономерностей, и др. Путем последовательных проверок можно оценить возможную роль каждой из этих составляющих в формировании наблюдаемого сходства, и с определенной долей вероятности вычленив его историческую компоненту. Важную роль в выяснении природы сходства и, соответственно, в установлении возможных родственных связей, играет раздельное рассмотрение анагенетической и адаптивной составляющих семофилии. Реконструкция семофилии одного узла всегда предполагает построение нескольких схем, соответствующих разным отношениям групп.

Процедура филогенетического анализа сложных морфо-функциональных узлов представляет собой последовательное выдвижение и проверку разного рода гипотез. Все начинается с трансформационной гипотезы, в соответствии с которой осуществляется выделение и гомологизация признаков. Затем последовательно выдвигаются и проверяются «анагенетическая», «функциональная», «адаптационная» гипотезы, в результате проверки которых выстраиваются представления о линиях морфо-биологической специализации рассматриваемого узла. И завершается анализ построением эволюционного сценария путем обоснования эволюционной и филогенетической гипотез.

Методологические основы реконструкции филогенеза в рамках морфо-биологического направления

Методологические основы реконструкции филогенеза в рамках морфо-биологического направ-

ления во многом сходны с таковыми классической филогенетики. Основные различия проявляются в том, что в рамках морфо-биологического подхода, анализ объекта осуществляется с позиций целостности

В кратком изложении основные методологические положения сводятся к следующему.

Филогенетический анализ в рамках обсуждаемого подхода основан на признании **приспособительного** характера эволюции и использует **широкую трактовку филогенеза**.

Реконструкция филогенеза осуществляется на основе определения **гомологий** и выяснения направлений преобразований **целостных систем**.

Подбор признаков для описания системы и критерий их гомологизации производится в соответствии с гипотезой о генезисе системы и зависит от целей исследования.

Направленность развития оценивается через призму изменений системы как целого и определяется направлением специализации и повышением ее уровня (т.е. от менее приспособленных в конкретном направлении к более приспособленным) с учетом структурного усовершенствования системы. Эти критерии относительны, и вне контекста группы можно говорить лишь о более или менее вероятной направленности процесса.

Родство оценивается как в абсолютной (через отношения «предок-потомок»), так и в относительной форме (через отношения сестринских групп).

Монофилия понимается в широком смысле – как голо- и парафилия.

Генеалогические отношения выясняются в ходе реконструкции адаптагенеза, через фальсификацию гипотезы о монофилии группы, путем обоснования независимости линий развития.

Родство выявляется по сходству, но не по совокупному сходству: признается неравноценность признаков для установления родственных отношений, причем эта неравноценность касается существенных характеристик признаков. Для оценки независимости филогенетических линий значимыми считаются адаптивно интерпретируемые признаки, отражающие способ реализации адаптации. Для обоснования монофилии этих линий, решающее значение имеют структурные признаки функционально не интерпретируемые в рамках рассматриваемой адаптации, но устойчиво проявляющиеся в определенной группе. Это

признаки, отражающие способ реализации адаптации, включая и следы предыдущих адаптаций, или признаки, описывающие план строения (=базовые элементы) конструкции. В расчет принимается сходство не только по апоморфным, но, при определенных условиях, и по плезиоморфным признакам. Оценка полярности признаков и их взвешивание осуществляются априорно.

Рассмотрим наиболее важные из этих положений более подробно

Выбор и идентификация признаков

Ключевая проблема в филогенетике – проблема выбора, идентификации и гомологизации признаков. Даже анализируя структуру, как целостный объект, для описания её «разбивают» на отдельные элементы или признаки. От правильности выбора признаков и грамотного описания конструкции зависит надежность и достоверность полученных реконструкций (специальное исследование этого вопроса с применением кладистических методов – см. Neff 1986, Павлинов и др. 1993).

Мы рассматриваем признак не как некий очерченный в пространстве материальный объект или его свойство, а как элемент, позволяющий описать определенный аспект отношений системы, т.е. как «гипотезу», которая зависит от целей исследования. Например, для оценки различий в качестве признаков могут быть использованы любые особенности, которые отличают один объект от другого. Для реконструкция процесса, в роли признаков будут выступать те элементы, которые этот процесс определяют и описывают.

Поэтому, при реконструкции филогенеза, который реализуется через трансформацию одних форм в другие, процедуре выбора признаков предшествует выдвижение гипотезы трансформации морфологической системы как целостного объекта. Эта гипотеза формулируется на основе общих представлений о конструкции анализируемой системы, принципах её работы, и предположениях о процессах, которые могли бы вызвать наблюдаемое разнообразие. А признаки выделяются как элементы, позволяющие описать эту трансформацию. Именно выбор *процесса определяет выбор признаков и оценку их значимости*, он же определяет и выбор практического критерия их гомологизации, и позволяет оценить направленность преобразований в соответствии с

представлениями о морфологическом и функциональном совершенстве системы как целого. И в соответствии с выбранной гипотезой подбирается комплекс признаков, позволяющий дать адекватное описание конструкции и ее разнообразию. И таких комплексов может быть несколько.

Поясню сказанное на примере. Разнообразии строения мастоидного отдела слухового барабана (анализ которого широко применяется для обсуждения проблем систематики и филогенетики некоторых групп млекопитающих), выражается в наличии разного количества полостей, разделенных перегородками, которые различаются размерами, расположением и наклоном. Для гомологизации этих элементов выдвигается гипотеза об их формировании, согласно которой, камеры – это результат проникновения в мастоид барабанной полости. Это проникновение происходит разными путями и с разной интенсивностью. На месте встречи «фронтов» пневматизации формируются перегородки. Именно пути пневматизации и их интенсивность определяют размеры полостей и параметры перегородок (размеры, положение, наклон и пр.). Выбрав в качестве критерия идентификации полостей – путь их формирования, мы можем гомологизировать и перегородки.

На данном примере, видно, что описать конструкцию мастоида можно с помощью, по крайней мере, двух комплектов признаков – один описывает полости, другой перегородки. В данном случае понимание существа процесса позволяет не только грамотно выбрать необходимые и достаточные признаки для описания, но и избежать дублирования, которое может возникать, если одно и то же свойство будет отражено дважды посредством формализации разных признаков.

Поскольку признаки представляют собой иерархически организованное множество, в качестве признака можно рассматривать и сложно организованный структурный элемент, например, тип строения мастоида.

Одним из преимуществ рассматриваемого подхода, является возможность обоснованно оценивать признаки по функциональной значимости (т.е. по их влиянию на характер и эффективность функции) и по «филогенетическому весу» (т.е. по их значимости для реконструкции генеалогических отношений).

В рассмотренном выше примере с функциональной точки зрения значимы изменения объема

полостей, тогда как конкретный путь их формирования в значительной мере определяется «историческими» причинами.

«Филогенетический вес» признака

«Филогенетический вес» признака определяется «надежностью признаков в отражении родственных отношений между таксонами и их важностью в оценках сходства между организмами». Определить филогенетический вес признаков, значит, определить вероятность того, что сходство этих признаков обусловлено общностью происхождения (Старобогатов 1989).

Однозначной связи между филогенетическим весом признаков и их функциональной значимостью и сложностью организации нет. Много зависит от целого ряда факторов. Однако в самом общем виде можно сказать, что филогенетический вес сложных признаков выше, чем простых. Что касается филогенетического веса адаптивных и неадаптивных, функционально-значимых и незначимых признаков, то в разных направлениях филогенетики он оценивается по-разному.

В рамках кладогенетического и эволюционно-морфологического направлений классической филогенетики более значимыми считаются признаки, не связанные с адаптациями. Их даже называют «филогенетическими» и противопоставляют «адаптивным» признакам. Подчеркивается, что «филогенетические» признаки преимущественно консервативны: они унаследованы от ближайших или отдаленных предков и потому свидетельствуют о филогенетической общности их потомков. Такой подход был впервые определен ещё Ч. Дарвином (см: Дарвин 1939).

Морфо-биологическое направление при выделении независимых филетических линий отдает предпочтение адаптивно интерпретируемым признакам, поскольку преобразования именно этих признаков определяют направленность и ход адаптагенеза (Юдин 1970, 1974). При решении вопроса о монофилии этих линий, так же как и в классической филогенетике, наиболее значимыми оказываются адаптивно-нейтральные параметры, хотя в расчет принимаются и адаптивно значимые признаки. Причем в силу характерного для данного подхода целостного рассмотрения конструкции, как правило, это будут не отдельные признаки, а их уникальные комплексы, каждый из

которых выступает в роли сложного и филогенетически более весомого апоморфного признака. Но даже в том случае, когда группы объединяются в единую линию на основании сходства комплекса адаптивных признаков, обязательной является оценка возможной гомоплазии этого сходства. В тех случаях, когда адаптивное сходство проявляется на фоне различий базовых элементов, группы рассматриваются как независимые.

По результатам морфо-биологического анализа филогенетические построения можно проводить путем анализа признаков с применением методов классической филогенетики или кладистики, но уже по другим правилам. В этом случае оценка филогенетического веса признаков будет иная, соответствующая идеологии выбранного направления.

Аргументация в оценке родственных отношений

Реконструкция семофилеза морфо-функционального узла осуществляется путем выделения обособленных линий развития и последующей оценки характера связей между ними.

Самостоятельными считаются линии, для которых характерны разные направления адаптивной специализации рассматриваемого узла, а также линии, в которых сходные морфологические адаптации реализованы разными способами.

Группы разного уровня продвинутости, относящиеся к одному направлению морфологической специализации, в соответствии с презумпцией родства, первоначально рассматриваются как члены одной филетической линии. Они могут быть признаны обособленными в случае: а) если они различаются по базовым характеристикам узла; б) если удастся показать, что сходство конструкции у них обусловлено разными экологическими факторами (например, в тех случаях, когда один и тот же механизм задействован для решения разных экологических задач); в) если предполагается, что сходство обусловлено проявлением морфогенетических закономерностей или определяется пространственными особенностями анализируемого узла, ограничивающими возможные структурные решения функциональной проблемы.

Взаимоотношения отдельных филетических линий устанавливаются на основе сходства признаков, которые отражают способ реализации адаптации, или на основе сходства базовых элементов конструкции, определяющих план строе-

ния рассматриваемого узла (см., например, Юдин 1965; Потапова 1998, 2000, 2005; Россолимо и др. 2001). Единство путей трансформации плана строения может быть решающим аргументом для признания монофилии групп, при условии, что в других группах направленность его изменений иная. На уровне отдельных признаков «план строения» включает в себя не только апоморфные, но и плезиоморфные признаки.

Основанием для объединения линий может служить и наличие следов общей «предковой адаптации» (Корзун 1981, 1996; Dzerzhinsky 1995; и др.), т.е. признаков, которые определяли специфику адаптации предка, а у потомков являются основой, на которой осуществляются специфические для каждой из групп адаптивные преобразования.

Поскольку родственные связи устанавливаются на основе анализа сходства, оценить взаимоотношения групп, развивавшихся в разных направлениях и под воздействием разных факторов, бывает весьма затруднительно. Глубина морфологических различий позволяет оценивать лишь их анагенетическое своеобразие и ничего не говорит о степени их родства.

Эволюционный сценарий

По результатам морфо-биологического исследования строится эволюционный сценарий, выраженный в форме словесных повествований или в форме графических схем адаптагенеза морфо-функциональных систем. В теории он должен соответствовать гипотезе о филогении конкретной группы (Юдин 1965, 1974). Однако на практике он часто соответствует не филогенетической гипотезе, а эволюционной.

Филогенетическая гипотеза должна отражать историю развития адаптаций в конкретной группе (т.е. семофилез морфо-функционального узла) и потому строится на основе анализа этой группы, представленной по возможности максимально полно.

Эволюционная гипотеза – отражает **потенциально** возможные взаимосвязи морфологических адаптаций, последовательность их становления и смены. Эта гипотеза может строиться и вне контекста конкретной группы, на основе сравнения неродственных модельных форм с разным типом и разным уровнем рассматриваемой адаптации.

В процедуре филогенетических реконструкций в рамках морфо-биологического направления эволюционная гипотеза предшествует филогенетической.

Примером построения эволюционной гипотезы может служить недавно проведенное очень интересное исследование по становлению полета у рукокрылых (Панютина, Корзун 2009; Панютина, Корзун, Кузнецов 2010, 2011).

На основе сравнения неродственных форм с разным типом локомоции (тупайи, шерстокрыла и нескольких видов рукокрылых), был построен сценарий перехода от квадрупедальной локомоции к машущему полету, в котором найдено функциональное и экологическое объяснение последовательности предлагаемых гипотезой стадий развития адаптаций. Показано, что морфологическими предпосылками такого перехода послужили дорсальное смещение лопатки и изменение положения зубчатой мышцы. Они дали старт цепочке последовательных морфо-функциональных событий, в которой каждое предшествующее событие предопределяло последующее (создавало предпосылки для последующего шага).

Вопрос о филогенетических взаимоотношениях исследованных групп, естественно, даже не ставился и не мог быть рассмотрен. Для перехода от эволюционной гипотезы к филогенетической, потребуется специальный анализ с иным подбором групп сравнения и более широким набором анализируемых признаков.

Однако полученные в упомянутом исследовании результаты имеют выход и в филогенетику группы, поскольку позволяют предположить, какими морфо-экологическими особенностями, в случае правоты предложенной гипотезы, должен обладать предок рукокрылых. По аналогии с шерстокрылом, с высокой вероятностью его следует искать среди специализированных форм с особым строением лопатки, использующих сочетание двух способов передвижения: планирование и передвижение на расставленных конечностях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Возможности и ограничения морфо-функционального анализа в реконструкции филогенетических отношений

Подведем краткий итог сказанному выше. Исходя из задач и методов исследования, «морфо-био-

логическое направление» следует рассматривать не как направление филогенетики, а как раздел морфологии, который занимается всесторонним изучением адаптаций. Определенные ограничения для его применения в целях филогенетики, вытекают из особых требований, предъявляемых к материалу и к объектам исследования. Полноценный анализ требует по возможности широкого представительства группы и строится на изучении только сложно организованных конструкций. Морфологические адаптации, как правило, наиболее ярко проявляются на довольно высоком таксономическом уровне, на низких уровнях системы применение рассматриваемого подхода может оказаться невозможным, либо слишком умозрительным. Хотя, опыт наших исследований показал, что в зависимости от специфики группы и специфики выбранной для анализа конструкции метод успешно может быть применен и на родовом уровне (Павлинов и др. 1990; Россолимо и др. 2001; Потапова 2005, 2009; и др.).

Бесспорна значимость этого подхода для анализа адаптивной и анагенетической составляющих филогенеза. Однако его можно применять и для реконструкции родственных связей групп, правда, в этом отношении его возможности более ограничены.

Морфо-биологический анализ наиболее состоятелен в выделении отдельных линий развития, и, что важно, позволяет охарактеризовать их содержательно. Существующая неопределенность при решении вопроса о взаимоотношении линий связана с потенциально высоким уровнем конвергенций и параллелизмов морфо-функциональных систем (причем не только на уровне отдельных элементов, но даже их комплексов), а также с неравномерностью темпов эволюции этих систем, которые меняются как от группы к группе, так и на разных этапах эволюции одной и той же группы.

Реконструкция генеалогических отношений требует особого подхода и возможна с помощью специального анализа, методологические основы и принципы которого были описаны выше. На практике процедура анализа требует соблюдения определенных правил в последовательном выдвижении гипотез.

Отличительная черта морфо-биологического подхода заключается в том, что он осуществляется на основе изучения конструкции как целостной системы. Это заметно снижает возможность фор-

мализации анализа, но зато повышает его надежность, предоставляя дополнительные критерии при решении вопроса о природе сходства – конвергентном (параллельном) или унаследованном.

В описании конструкции как целостного объекта появляется очень важный параметр, который характеризует взаимоотношения отдельных элементов системы, но не сводится к их комбинаторике. Кроме того, рассмотрение конструкции с позиций ее целостности позволяет оценивать ее по степени функционального (и адаптивного) совершенства. Сравнение морфологического сходства функционально равноценных конструкций также важно для оценки природы сходства. И, наконец, целостный подход позволяет при сравнении апеллировать к такой характеристике системы как ее образ.

Следует признать, что в этих оценках многое зависит от квалификации и интуиции исследователя. Однако мнение о том, что результаты таких исследований не воспроизводимы и ненаучны – не состоятельно.

Это одна из традиций в познании, связанная с диалектикой соотношения того, что можно назвать «правильностью» и «точностью» знания (см. Голубовский, 2000). Это традиция, которая отражает стремление к целостному видению и ставит во главу угла поиск наиболее общих и существенных закономерностей. Она диалектически противостоит другой традиции, которая стремится к точности и математизации знания.

Возможность формализовать описание морфо-функциональной системы позволяет применять для ее анализа количественные методы и проводить реконструкции филогенеза на основе анализа признаков, естественно, на иной, соответствующей методу, методологической базе. При этом характеристики признаков, такие как полярность, направленность и филогенетический вес, определяются в ходе морфо-биологического анализа системы как целого.

Мы пробовали сопоставлять гипотезы семофилиза морфо-функциональных систем, полученные на основе морфо-биологического анализа, с результатами кладистических реконструкций (Потапова 2000, 2005, 2005а; Pavlinov, Rotarova 2003; и др.). Как правило, кладограммы, построенные без предварительных условий с учетом всех категорий признаков конструкции, в большей степени соответствовали «функцио-

нальной» или даже «эволюционной» гипотезе, и отражали не родство групп, а их отношение по уровню адаптивной специализации анализируемой системы.

Однако предварительное «ордирование» и «взвешивание» признаков в соответствии с представлением о сути адаптагенеза, дают результаты, вполне сопоставимые с представлениями о семофилезе рассматриваемого узла, полученными при анализе системы как целого. Это позволяет (с соответствующей корректировкой) применять математический аппарат кладистики для семофилетических построений.

Ключевой вопрос о глубине параллелизмов в развитии адаптивных конструкций, решается при сравнении различных семофилезов. И хотя я не склонна абсолютизировать «молекулярные» филогении, использовать именно их для тестирования семофилетических гипотез, на сегодняшний день представляется весьма продуктивным. Предварительные результаты такого тестирования вполне обнадеживают.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы». Автор выражает искреннюю благодарность – Ф.Я. Держинскому, Л.П. Корзуну, А.Н. Кузнецову, М.В. Калякину, В.Б. Суханову за развитие обсуждаемого направления и за ценные вопросы и замечания по рассматриваемой проблеме. Автор особо признателен И.Я. Павлинову за поддержку и критическое обсуждение темы на разных этапах работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Геккель Э. 1908.** *Естественная история миротворения. Ч. 1. Общее учение о развитии.* Издательство «Мысль». Санкт-Петербург, 274 с.
- Голубовский М.Д. 2000.** *Век генетики: эволюция идей и понятий.* Издательство «Борей-Арт», Санкт-Петербург: 262 с.
- Дарвин Ч. 1939.** *Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятнейших пород в борьбе за жизнь.* Издательство академии наук СССР, Москва, Ленинград: 253–678.
- Держинский Ф.Я. 1977.** О значении биомеханического анализа в реконструкции филогении птиц. *Адаптивные особенности и эволюция птиц.* Издательство «Наука», Москва: 53–60.
- Держинский Ф.Я. 1980.** Адаптивные преобразования челюстного аппарата в эволюции курообразных птиц. *Морфологические аспекты эволюции.* Издательство «Наука», Москва: 148–158.
- Держинский Ф.Я. 1982.** Адаптивные особенности строения челюстного аппарата у некоторых гусеобразных Anseriformes и вероятные пути эволюции отряда. *Зоологический журнал*, **61**(11): 1030–1041.
- Держинский Ф.Я. и Корзун Л.П. 1981.** К вопросу об эволюции и родственных связях пингвинов. *Орнитология.* Издательство МГУ, Москва, **6**: 3–129.
- Корзун Л.П. 1981.** К вопросу о филогенетических взаимоотношениях между гагарами и поганками. *Зоологический журнал*, **60**(10): 1523–1532.
- Корзун Л.П. 1996.** Ключевая трофическая адаптация трогонов (Trogoniformes) и морфо-функциональные особенности их челюстного аппарата. *Зоологический журнал*, **75**(9): 1382–1393.
- Мейен С.В. 1977.** Таксономия и мерономия. *Вопросы методологии в геологических науках.* Издательство «Наукова Думка», Киев: 25–33.
- Мейен С.В. 1988.** Проблемы филогенетической классификации организмов. *Современная палеонтология (методы, направления, проблемы, практическое приложение). Т. 1.* Издательство «Недра», Москва: 497–510.
- Павлинов И.Я. 2005.** *Введение в современную филогенетику.* Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва, 391 с.
- Павлинов И.Я., Дубровский Ю.А., Россолимо О.Л., Потапова Е.Г. 1990.** *Песчанки мировой фауны.* Издательство «Наука», Москва: 368 с.
- Павлинов И.Я., Потапова Е.Г., Яхонтов Е.Л. 1993.** Количественный анализ влияния начальных условий на результаты филогенетических реконструкций. *Журнал общей биологии*, **54**(2): 149–165.
- Панютина А.А. и Корзун Л.П. 2009.** Морфо-функциональные предпосылки возникновения полёта у млекопитающих. *Зоологический журнал*, **88**(5): 573–587.
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2010.** Уникальная роль зубчатого мускула в локомоции рукокрылых. *Plecotus et al., pars specialis*, **13**: 5–13
- Панютина А.А., Корзун Л.П., Кузнецов А.Н. 2011.** Кинематика плечевого пояса рукокрылых. *Доклады Академии наук*, **439**(4): 570–573.
- Парамонов А.А. 1967.** Пути и закономерности эволюционного процесса. *Современные проблемы эволюционной теории.* /Ред. Полянский В.И., Полянский Ю.И. Издательство «Наука», Ленинград: 342–441.
- Песенко Ю.А. 1989.** Методологический анализ систематики. 1. Постановка проблемы, основные таксономические школы. *Принципы и методы зоологической систематики.* Тр. Зоол. ин-та. **206.** Ленинград: 8–119.

- Потапова Е.Г. 1998.** Пути преобразования костного среднего уха тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea). *Зоологический журнал*, **77**(1): 80–87.
- Потапова Е.Г. 2000.** Пути преобразования нижней челюсти тушканчикообразных (Rodentia, Dipodoidea) и роль разных адаптаций в становлении ее специфики. *Зоологический журнал*, **79**(12): 1445–1456.
- Потапова Е.Г. 2005.** Филогенетические взаимоотношения палеарктических хомяковых Cricetinae (Rodentia, Muroidea), основанные на строении слуховых барабанов. *Систематика, палеонтология и филогения грызунов*. Под ред. Н.И. Абрамсон и А.О. Аверьянова. Труды Зоол. Института РАН. **306**, Санкт-Петербург: 116–141.
- Потапова Е.Г. 2005а.** О взаимоотношении эколого-морфологического и кладистического подходов в филогенетике, на материалах по строению слуховой капсулы грызунов. *Эволюционные факторы формирования биоразнообразия животного мира*. Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва: 60–70.
- Потапова Е.Г. 2009.** Внутривидовая изменчивость морфо-функциональных систем черепа в связи с вопросом о роли адаптаций на начальных стадиях таксономической дифференциации. *Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных условиях*. Сборник трудов Зоол. Музея МГУ. Т. 50. Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва: 337–366.
- Расницын А.П. 1988.** Филогенетика. *Современная палеонтология (методы, направления, проблемы, практическое приложение)*. Т. 1. Издательство «Недра», Москва: 480–497.
- Расницын А.П. 2002.** *Процесс эволюции и методология систематики*. Тр. Русск. энтомол. об-ва, **73**: 1–108.
- Россолимо О.Л., Потапова Е.Г., Павлинов И.Я., Крускоп С.В., Волцит О.В. 2001.** *Сони (Muxoridae) мировой фауны*. Издательство Московского университета, Москва: 229 с.
- Скарлато О.А. и Старобогатов Я.И. 1974.** Филогенетика и принципы построения естественной системы. *Труды Зоологического института АН СССР*, **53**: 30–46.
- Старобогатов Я.И. 1989.** Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований. *Принципы и методы зоологической систематики*. Труды Зоологического института, **206**. Ленинград: 191–222.
- Юдин К.А. 1965.** *Филогения и классификация ржанкообразных Charadriiformes, Aves.* Фауна СССР. Птицы. Т. 23. Вып. 1. Часть 1. Издательство «Наука», Москва-Ленинград: 260 с.
- Юдин К.А. 1970.** О принципах и уровнях развития систематики животных. *Зоологический журнал*, **49**(9): 735–749.
- Юдин К.А. 1974.** О понятии «признак» и уровнях развития систематики животных. *Труды Зоологического института АН СССР*, **53**: 5–29.
- Bock W.J. 1981.** Functional-adaptive analysis in evolutionary classification. *American Zoologist*, **21**: 5–20.
- Dzerzhinsky F.Ya. 1995.** Evidence for common ancestry of the Galliformes and Anseriformes. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*. **181**: 325–336.
- Eldredge N. and Cracraft J. 1980.** *Phylogenetic patterns and the evolutionary process*. Columbia Univ. press, New York: 349 p.
- Gutmann W.F. 1977.** Phylogenetic reconstruction: theory, methodology, and application to chordate evolution. *Major patterns in vertebrate evolution*. Eds. M.K. Hecht, P.C. Goody, B.M. Hecht. Plenum press, New York and London: 645–669.
- Haeckel E. 1866.** *Generelle Morphologie die Organismen*. G. Reimer, Berlin: 567 S. (цит. по: Павлинов 2005).
- Haeckel E. 1894.** *Systematische Phylogenie*. Bd. 1.2. Berlin. (цит. по: Парамонов 1967).
- Hennig W. 1950.** *Grundzuge einiger Theorie der phylogenetische Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin: 370 p.
- Hennig W. 1965.** Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology*, **10**: 97–116.
- Huxley J.S. 1957.** The three types of evolutionary process. *Nature*. **180**(4584): 454–455.
- Neff N.A. 1986.** A rational basis for a priori character weighting. *Systematic Zoology*. **35**: 110–123.
- Pavlinov I.Ya. and Potapova E.G. 2003.** Cladistic analysis of the dormice genus *Graphiurus* Smuts, 1832 (Rodentia, Gliridae) with comments on evolution of its zygomasseteric construction and subgeneric taxonomy. *Russian Journal of Theriology. (Русский териологический журнал)*. **2**(1): 49–58.
- Rasnitsyn A.P. 1996.** Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology*. **66**(1): 3–41. Перевод: Расницын А.П. 2005. Концептуальные проблемы филогенетики, систематики и номенклатуры. *Избранные труды по эволюционной биологии*. Издательство «Товарищество научных изданий КМК». Москва: 142–184.



УДК 57.06

МЕТОДОЛОГИЯ КЛАССИФИКАЦИИ: ПОДХОДЫ ПРОКРУСТА, ПЛАТОНА И ЛИННЕЯ

А.П. Расницын

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва и Natural History Museum, London
e-mail: rasna36@yahoo.com*

РЕЗЮМЕ

Альтернативные подходы к классификации биологического разнообразия можно связать с именами Платона и Линнея с одной стороны (анализируя, «резать природу по сочленениям», по естественным границам, поэтому «признак не определяет род, но род – признак»), и Прокруста – с другой (наложение на биоразнообразие априорной мерки, заранее выбранной системы признаков). Оба подхода имеют свои достоинства, но общей системе организмов, той единственной, что вправе давать научные имена таксонам, адекватен подход Платона-Линнея. Оптимальной представляется система в форме монофилетического континуума.

Ключевые слова: теория систематики, признак, кладистика, филетика, молекулярная систематика, филогенетика, монофилетический континуум

TAXONOMIC METHODOLOGY: APPROACHES BY PLATO, LINNÉ, AND PROCRUSTES

A.P. Rasnitsyn

A.A. Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Profsoyuznaya ul. 123, Moscow, 117997 Russia, and Natural History Museum, London S W7, 5 BD, United Kingdom: e-mail rasna36@yahoo.com

АБСТРАКТ

There are two alternative approaches as to how to classify the biological diversity which are derivable either from Plato and Linné, or from Procrustes. The former approach means “to cut nature at the joints” (along natural borderlines), therefore “the character does not constitute the genus, but the genus the character”. The latter approach denotes an apriori measure (a set of characters defined beforehand) which is applied to the diversity (ignoring a possible immanent structure of the diversity). Each approach has its own merits, but the General System, the only one authorized to assign scientific names to taxa, agrees with Plato and Linné rather than with Procrustes. Monophyletic continuum is considered to be the best to fit the aims of the System.

Key words: taxonomic theory, character, cladistics, phyletics, molecular taxonomy, phylogenetics, monophyletic continuum

Мир настолько сложен и многообразен, что без классификации его невозможно познавать и, соответственно, существовать и действовать в нем. А цели классификации и адекватность ее методов этим целям были недостаточно ясно сфор-

мулированы и в прошлом, и сейчас (Расницын 2002; 2008). Попробуем продвинуться немного дальше, используя опыт, накопленный в течение последних десятилетий (обзор: Павлинов и Любарский 2010).

Главный вопрос касается априорных установок, определяющих характер классификации. Классифицировать, не опираясь на какие-то априорные положения, по-видимому невозможно. По меньшей мере мы должны сделать осознанный выбор: либо мы принимаем, хотя бы в форме гипотезы, что наличное разнообразие имеет выраженную структуру, которую стоит выявить и использовать для классифицирования. Либо, отрицая или игнорируя существование такой структуры, мы накладываем на анализируемое разнообразие априорную схему. В первом случае мы следуем рекомендации Платона: анализируя (т.е. мысленно расчлняя) природу, надо резать по ее сочленениям (Hull 1983). Что это значит в применении к систематике организмов, несколько иносказательно описал Карл Линней: «То, что в одном роде важно для установления рода, в другом – вообще не имеет значения. Знай: признак не определяет род, но род – признак. Признак вытекает из рода, а не род из признака. Признак существует не для того, чтобы учредить род, а для того, чтобы его познать [опознать, – А.Р.]» (Линней 1989, §169). Это значит, что некая группа сначала очерчивается, пусть предварительно и неточно, но по каким-то естественным границам, и лишь затем выявляются ее диагностические признаки.

Платону и Линнею противостоит Прокруст. Следуя ему, мы считаем существование имманентной структуры разнообразия сомнительным или несущественным для наших целей. Поэтому мы классифицируем с помощью признаков, выбранных заранее согласно тем или иным априорным критериям. В этом случае мы накладываем априорную классификационную схему на естественное многообразие объектов, как Прокруст накладывал априорную мерку своего ложа на несчастного путника.

Конечно, эта дихотомия сильно упрощает ситуацию: на самом деле два описанных подхода представляют только концы непрерывного ряда. Действительно, мы не можем выявить исходную (имманентную) структуру многообразия напрямую, а только с помощью доступных нам признаков. Мы не знаем механизмов, задающих разнообразие, поэтому значение признаков для выявления структуры многообразия нам заранее не дано и постигается лишь апостериорно (см. цитату из Линнея выше). Если, уповая на Платона, мы хотим полностью избежать априорных

конструкций, нам следует опробовать ВСЕ возможные признаки, что недостижимо. Поэтому мы начинаем с использования наиболее доступных признаков, но в этом уже есть несомненная априорная составляющая, так как распределение наиболее доступных признаков (обычно это яркие признаки внешней морфологии) не обязательно случайно по отношению к искомой структуре многообразия (статистически адекватно ей).

С другой стороны, мы можем строить сугубо служебную, т.е. заведомо прокрустову классификацию с помощью признаков, отобранных по априорным критериям. Тогда нам не следует претендовать на естественность классификации, ее адекватность структуре многообразия. Подобные классификации, от алфавитного указателя до классификации жизненных форм или видов по характеру их ареала, бывают весьма востребованными по причине их удобства или ради конкретных практических целей. Но даже в алфавитном списке не исключена возможность отражения, пусть самого отдаленного, каких-то аспектов структуры многообразия, потому что названия даются не совсем случайно. Весьма обычно, например, название одного организма дается как модификация имени другого, ему близкого, и в алфавитном указателе эти названия будут соседствовать, отражая близость соответствующих организмов.

Очевиден и промежуточный пример: строго филогенетическая (кладистическая) система строится по признакам, отобранным по априорному критерию значимости признака для установления родства. Поскольку структура природного многообразия в той или иной мере обусловлена его историей и в частности генеалогией организмов, такие системы должны более или менее соответствовать исходной структуре многообразия. Но как мы знаем, степень этого соответствия варьирует в очень широких пределах.

Таким образом, использование априорных критериев часто полезно, но эта полезность всегда требует обоснования и имеет свои границы.

Сравнение классификаций по их эффективности, совершенству, по тому, насколько они адекватны имманентной структуре многообразия, представляется возможным, несмотря на то, что эта структура никогда не бывает известна в окончательном виде. Техника сравнения – вопрос особый, здесь ее разбирать едва ли возможно. Очевидно только, что одним из решающих кри-

териев должна быть устойчивость системы при включении в анализ все новых групп организмов и новых признаков. При этом важно, чтобы среди классификаций, участвующих в сравнении, присутствовали те, что построены наименее априорными методами. Вопрос в том, что это за методы.

Люди так давно занимаются систематизацией окружающего мира и классификацией его объектов, что вполне могли чисто практически, еще на донаучном этапе, нащупать адекватную процедуру классифицирования и ввести ее, пусть в не вполне явном виде, в научный оборот. Более того, на мой взгляд это действительно было сделано давно и сформулировано, хотя и в несколько индифферентной форме, уже Линнеем («не признак определяет род, но род – признак», см. выше). Представленная выше простая и, возможно, для кого-то неожиданная интерпретация этого афоризма состоит в том, что методологически таксон первичен, а его диагностические признаки вторичны. Как уже говорилось, человек (безразлично, сегодняшний профессиональный систематик или член первобытного племени) сначала выделяет некую группу, и лишь потом ищет ее диагностические признаки, чтобы легче ее опознавать в самых разных условиях и обстоятельствах.

Тот, кто много занимался классификацией и сталкивался с новой или мало изученной группой, особенно большой и разнообразной, наверное замечал, что вначале объект изучения производит впечатление бесструктурной каши. Потом, когда мы все более и более внимательно знакомимся с этой группой, проверяем распределение все новых и новых признаков, мы обнаруживаем в ней какие-то сгущения, группировки более сходных между собой объектов. Отталкиваясь от этих центров кристаллизации, мы пытаемся разобраться с тем, что находится между ними, на кого более похожи те виды, что остались в промежутках, и нет ли еще подобных сгущений. По ходу дела мы пытаемся понять, что именно, какие признаки объединяют наши предварительные группировки, постоянно убеждаемся, что тот или иной признак, вначале казавшийся надежным, где-то перестает хорошо работать, например, начинает варьировать внутри казалась бы хорошо очерченной группы. Другой признак срывается в ином месте, и т.д. Перебирая все новые и новые признаки, мы в конце концов обычно приходим к некоторому представлению о структуре группы, о ее подчиненных группиров-

ках и соответственно о положении границ между ними и о признаках, маркирующих эти границы. Теперь можно уже окончательно проверять характеристики группировок и фиксировать их диагностические признаки, формулировать диагнозы, описания и сравнения, строить ключи. В результате такой работы приходит понимание, что таксон определяется именно положением границ, гиатусов, а признаки (строго по Линнею!) диагностируют таксон, но не создают, не определяют его. В точном соответствии с этимологией слова: признак это то, что позволяет признать, опознать нечто, что уже существует. Признак это метка, но не суть, не сущность.

Вопрос о сути совершенно отдельный, и здесь не место его разбирать подробно. Эту проблему исследует эпигенетическая теория эволюции (Шишкин 1987; 2006; Расницын 2002; 2008), однако самая яркая формулировка сущности таксона, того, что обуславливает его устойчивость и обособленность (наличие границ, гиатусов, отделяющих его от других таксонов), предложена знаменитым проponentом альтернативной (синтетической, а точнее генетической) теории эволюции Эрнстом Майром: «эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям» (1974, с. 353). Механизм стабилизации эпигенотипа, который обеспечивает дискретность (устойчивость и обособленность) таксонов естественной системы организмов, был обозначен автором как адаптивный компромисс (Расницын 1987).

Итак, традиционный таксон определяется гиатусом и соответствует понятию континуума. Континуум есть цепь или сеть, составленная из объектов, каждый из которых по совокупности признаков более сходен со своими соседями по цепи, чем с любыми другими объектами (членами других континуумов). Соответственно, континуумы разделены линиями наименьшего сходства (гиатусами). Важное преимущество классификации путем прослеживания гиатусов состоит в том, что в этом случае многообразие может быть разделено на таксоны-континуумы без перекрывания и без остатка (обособленные формы, уникальные по своим признакам, не составляют остатка, а рассматриваются как континуумы минимального объема – монотипические таксоны того или иного ранга).

Напротив, наложение на многообразие прокрустова набора априорных признаков дает либо широкое перекрывание этих признаков, либо, если мы принимаем каждое сочетание перекрывающихся признаков как маркер отдельного таксона и тем избегаем перекрывания, то получаем множество пустых таксонов, поскольку многие сочетания признаков в природе не реализуются.

Таксон-континуум это чисто фенетическое понятие, отражающее сходство объектов. Соответственно, предлагаемый подход выглядит как оппозиция привычной, практически общепринятой и зарекомендовавшей себя практике учета родственных отношения организмов при построении системы. Действительно, додарвинские и многие последарвинские системы, строившиеся как чисто фенетические (без всяких ссылок на родственные отношения), часто хорошо согласуются с последующими филогенетическими схемами. И это конечно не случайно. Структура биологического многообразия во многом определяется его историей и более узко – генеалогией составляющих его организмов. Во многом, но не во всем. Иначе познание филогенеза не было бы таким трудным делом. Иначе не существовали бы группы, в которых филогенез, надежно установленный тем или иным способом (часто по последовательности оснований ДНК), не противоречил бы столь разительно сходственным отношениям организмов, отраженным в прежних классификациях. Таковы, например, прокариоты (см. Заварзин 1987), многие группы растений (Соколов 2006) и даже млекопитающие, как в скандальном случае афротериев (см. Банникова 2009; Агаджанян 2011; Абрамсон, 2013).

Есть и другие свидетельства того, что структура биологического разнообразия определяется не одним только кладогенезом (особенностями процесса дивергенции), но во многом еще и параллелизмами (сходными морфогенетическими потенциями родственных форм), и особенно – дифференциальным вымиранием, в частности быстрой элиминацией промежуточных, недостаточно сбалансированных форм («принцип вымирания»: Дарвин 1991, с. 107). Именно этот процесс, названный созреванием таксона (Rasnitsyn 1996; Расницын 2002), вероятно ответственен за парадоксальное, но широко распространенное явление, когда родственные отношения старших таксонов (семейств, отрядов) выявляются легче

и выглядят более понятными, чем связи родов и видов, хотя очевидно, что дивергенция последних происходила относительно недавно, и ее следы в распределении признаков должны были сохраниться лучше.

Несмотря на все эти оговорки, филогенез обладает большими прогностическими свойствами: он умеет предсказывать распределение еще не известных и недостаточно изученных признаков, учет которых мог бы значительно изменить видимую структуру сходств и различий. Однако эти прогностические свойства ограничены, а наши знания филогенеза всегда неполны и несовершенны, как это хорошо показывает практика кладизма и молекулярной филогенетики. В частности, даже эта последняя, считающаяся наиболее надежным методом реконструкции генеалогии, оказалась далеко не лучшей по такому важному показателю, как ее соответствие палеонтологической летописи. Летопись представляет собой не идеальное, но независимое отображение эволюционного процесса, и можно ожидать, что хорошая кладограмма (правильно отражающая кладогенез группы) будет в среднем лучше соответствовать палеонтологической истории группы. Однако на материале насекомых было показано, что молекулярная кладограмма по этому критерию ничуть не более успешна, чем морфологическая кладистика, и намного уступает традиционным (интуитивным по терминологии кладистов) методам реконструкции филогенеза (Расницын 2010).

Поэтому требование сделать классификацию ВСЕГДА изоморфной кладограмме, т.е. нашим сегодняшним представлениям о генеалогии группы, – это экстремизм. Построенные таким образом кладистические и молекулярные классификации не только часто и во многом противоречат распределению сходств и различий, но и оказываются неустойчивыми. Порой их приходится существенно перестраивать чуть ли ни после каждого нового исследования.

В то же время существует более мягкий и гибкий способ учитывать филогенез при классификации организмов, метод монофилетического континуума (филетика). По существу, филетическая таксономия это просто формализация традиционного последарвинского метода построения системы организмов. Филетический метод многократно описан (Пономаренко и Расницын 1971; Расницын 1988; 1992; 2008) и не требует

подробного изложения. Кратко можно сказать, что фенетический метод континуума (выделение таксонов по линиям гиатусов, как они прослеживаются при анализе распределения доступных признаков) дает черновую версию системы, далее анализируемую филогенетически. В этом анализе мы прежде всего проверяем полученные таксоны на предмет их монофилии. Здесь важно отметить, что монофилия понимается шире, чем в кладизме, и включает парафилию наряду с голофилией. Другими словами, монофилетическим мы – вполне традиционно – считаем любой таксон, возникший единым корнем, независимо от того, включает ли он все ветви от этого корня, как в голофилетическом таксоне, или некоторые его ветви выходят за пределы таксона, как в случае парафилии.

Если при таком анализе мы не обнаружили признаков полифилии таксонов, система принимается для дальнейшего использования. Если же признаки полифилии обнаружены (неважно, в ходе ли данного исследования или в любой последующий момент), система не отбрасывается, а выполняется ее новый анализ на более широком материале, чтобы проверить, насколько надежны как вновь обнаруженные свидетельства полифилии, так и те признаки сходства, которыми ранее было обосновано выделение соответствующих таксонов. Опыт показывает, что более широкий анализ обычно позволяет найти новый компромисс между филогенией и распределением признаков. Систему удается либо сохранить в прежнем виде, либо реорганизовать, восстановив монофилию (в указанном смысле) всех ее таксонов.

Традиционный метод построения системы требует от систематика глубоких и разносторонних знаний – знания морфологии, онтогенеза, экологии, палеонтологии, закономерностей эволюции данной и смежных, а лучше и более далеких групп, палеоэкологии, палеоландшафтов, палеоклимата и т.п. Этот метод не свободен от личностных особенностей исследователя и, соответственно, от субъективности, и его нельзя целиком перепоручить компьютеру. Но ведь субъективность неискоренима и из других, будто бы строго объективных методов. Просто там она заматывается под ковер: меняются параметры расчетов, убираются признаки, влияющие на результат неприемлемым образом, и т.д. Считается, что для кладистического и молекулярного изучения филогении и систематики (что для них практически одно и то же) нужно, по-

мимо владения соответствующими методиками и аппаратурой, иметь лишь надежно определенный материал и, в случае кладизма, умение набрать достаточное число филогенетически важных признаков. Однако эта скромность в запросах по части глубины знания объекта и ориентация на внеличностное (строго объективное) знание оборачивается потерями в отношении глубины и надежности результатов исследования.

Все сказанное позволяет заключить, что Прокрустов топор может служить весьма эффективным инструментом для решения определенного круга задач, но стратегически, имея в виду создание общей системы организмов как междисциплинарного языка и как отображения таксономического аспекта биологического многообразия, скальпель Платона безусловно предпочтительнее.

Пользуясь случаем выразить свою искреннюю признательность организаторам Совещания «Современные проблемы биологической систематики» (Санкт-Петербург, апрель 2011) за приглашение и помощь на Совещании и при подготовке рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И.** 2013. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию. *Наст. сборник*, С. 221–231.
- Агаджанян А.К.** 2011. Геносистематика и морфогенез млекопитающих. *Конференция «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии»*. 16–18 марта 2011 г. Тезисы. ПИН РАН. Москва: 1–3.
- Банникова А.А.** 2009. Молекулярные маркеры и современная филогенетика Млекопитающих. *Журнал общей биологии*. 65(4): 287–305.
- Дарвин Ч.** 1991. *Происхождение видов путем естественного отбора*. Издательство «Наука», Санкт-Петербург. 540 с.
- Заварзин Г.А.** 1987. Особенности эволюции прокариот В: Л.П. Татаринов, А.П. Расницын (ред.). *Эволюция и биоэкологические кризисы*. Издательство «Наука», Москва: 144–158.
- Линней К.** 1989 *Философия ботаники*. Издательство «Наука». Москва. 453 с.
- Майр Э** 1974. *Популяции, виды и эволюция*. Издательство «Мир». Москва. 460 с.
- Павлинов И.Я., Любарский Г.Ю.** 2010. Биологическая систематика: эволюция идей. Сборник трудов Зоологического музея МГУ, 51. 667 с.
- Пономаренко А.Г., Расницын А.П** 1971. О фенетической и филогенетической системах *Зоологический журнал*. 50(1): 5–14.

- Расницын А.П. 1987.** Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) В: Татаринов Л.П., Расницын А.П. (ред.) *Эволюция и биоэкологические кризисы*. М., Наука. С. 46–64.
- Расницын А.П. 1988.** *Филогенетика*. В: Меннер В.В., Макридин В.П. (ред.) *Современная палеонтология*. Т. 1. Издательство «Недра». Москва: 480–497.
- Расницын А.П. 1992.** Принципы филогенетики и систематики. *Журнал общей биологии*. **53**(2): 172–185.
- Расницын А.П. 2002.** Процесс эволюции и методология систематики. *Труды Русского энтомологического общества*. 73. Санкт-Петербург. 107 с.
- Расницын А.П. 2008.** Теоретические основы эволюционной биологии. В: Жерихин В.В., Пономаренко А.Г., Расницын А.П. Введение в палеоэнтомологию. Издательство КМК. Москва: 6–79.
- Расницын А.П. 2010.** Молекулярная филогенетика, морфологическая кладистика и Ископаемые. *Энтомологическое обозрение*. **89**(1): 85–132.
- Соколов Д.Д. 2006.** Эволюционная ботаника: так много вопросов на поставленные ответы. Мастер-класс для Пантоподы. Издательство КМК. Москва: 149–166.
- Шишкин М.А. 1987.** Индивидуальное развитие и эволюционная теория. *Эволюция и биоэкологические кризисы*. Издательство «Наука», Москва: 76–124.
- Шишкин М.А. 2006.** Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма. *Онтогенез*. **37**: 179–198.
- Hull D.L. 1983.** Karl Popper and Plato's metaphor. In: Platnick, V.A. Funk (eds.). *Advances in cladistics*. **2**: 177–189.
- Rasnitsyn A.P. 1996.** Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature. *Contributions to Zoology*. **66**: 3–41.



УДК 56:57

ЗНАЧЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ДЛЯ РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ

А. О. Аверьянов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; Кафедра палеонтологии, Геологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, 16 линия ВО 29, 199178 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: dzharakuduk@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Число современных видов организмов составляет примерно 0.5–1% от общего числа когда-либо существовавших видов, которое оценивается в 0.9–1.6 миллиардов. Из этого числа современных видов организмов ученым известно не более 10%. Таким образом, для молекулярной систематики доступна выборка в 0.1% от общего числа видов, что не достаточно для построения адекватной филогении органического мира на видовом уровне молекулярными методами. Метод скрытых интервалов позволяет количественно оценить степень совпадения кладограммы и геологической летописи, что является мощным инструментом независимо тестирования филогенетических гипотез. Близкие высокие значения индексов скрытых интервалов для большого количества современных филогенетических гипотез, свидетельствуют о том, что геологическая летопись адекватна для познания филогении органического мира. Включение ископаемых в филогенетический анализ может кардинально изменить топологию итоговой кладограммы, поскольку они могут нести существенную информацию об утраченной эволюционной истории. Палеонтологические данные являются единственным источником для калибровки молекулярных часов. Две трети истории жизни на планете Земля уже находятся в прошлом. Поэтому познание филогении органического мира без учета палеонтологических данных принципиально невозможно.

Ключевые слова: молекулярная систематика, палеонтология, филогенетический анализ, филогения

THE IMPORTANCE OF FOSSILS IN PHYLOGENY RECONSTRUCTION

A. O. Averianov

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; Department of Paleontology, Geological Faculty, Saint Petersburg State University, 16 liniya VO 29, 199178 Saint Petersburg, Russia; e-mail: dzharakuduk@mail.ru

ABSTRACT

The number of extant species of organisms is approximately 0.5–1% from the total number of species ever lived, which can be estimated as 0.9–1.6 billions. From this number of extant species, only 10% or less is known to the scientists. Thus, a sample of only 0.1% from the total number of species is available for the molecular systematics. This is not enough for an adequate phylogeny of the organic world on the species level based on molecular data. The method of ghost lineages allows quantitative estimation of the fit of the phylogenetic hypotheses to the fossil record. This method is a robust instrument for the testing of the phylogenetic hypothesis. A close coincidence of different measures of ghost lineages for a large number of recent phylogenetic analyses advocates for the adequacy of the fossil record for the understanding of the phylogeny of organic world. Inclusion of fossils into the phylogenetic analysis may dramatically change the topology of the final cladogram, because fossils may bear significant information on the lost evolutionary history. The paleontological data is the only way for calibrating of the molecular clocks. Two thirds of history of life on the Earth is already in the past. Thus, the understanding of the phylogeny of the organic world is not possible without the paleontological data.

Key words: molecular systematics, paleontology, phylogenetic analysis, phylogeny

ВВЕДЕНИЕ

В классической филогенетике XIX в., оформившейся после распространения эволюционной теории Ч. Дарвина, палеонтология играла одну из ведущих ролей. Тогда был сформулирован принцип «тройного параллелизма», согласно которому родословные древа (= филогенетические гипотезы) должны строиться на основе сочетания данных эмбриологии, анатомии и палеонтологии (Hossfeld and Lennart 2003). Процедура построения родословных деревьев при этом не была формализована. В современном кладизме способ определения полярности признаков во многом соответствует принципу «тройного параллелизма» (Bryant 1995). Развитие молекулярной биологии открыло новые перспективы филогенетики. Стало возможно строить филогенетические гипотезы на основе анализа распределения нуклеотидных замещений ДНК и РНК, без привлечения данных о внешней морфологии организмов. Несоответствие некоторых филогенетических гипотез, полученных путем анализа молекулярных и морфологических данных, позволило предположить, что морфологические данные не адекватны для реконструкции филогении, по крайней мере, у млекопитающих (Springer et al. 2007). Широко распространилось убеждение, что адекватная филогения всех организмов может быть построена уже в обозримом будущем исключительно на молекулярных данных. Если морфология не адекватна для реконструкции филогении, что тогда говорить о палеонтологии, оперирующей теми же морфологическими данными, но в гораздо меньшем объеме, поскольку из-за неполноты геологической летописи от вымерших организмов сохраняются почти исключительно твердые части их тела, часто не полностью и далеко не от всех живших на Земле видов. Группы организмов, не имеющих твердых частей тела, либо не известны в ископаемом состоянии, либо представлены исключительно редкими находками. В качестве примера можно привести гребневиков (*Stenophora*) – последний тип животных, для которого не была известна палеонтологическая летопись. Сейчас ископаемые гребневики известны по редким отпечаткам в девонских и кембрийских отложениях (Stanley and Stürmer 1983, 1989; Conway Morris and Collins 1996). Так важны ли вообще палеонтологические данные для реконструкции филогении органического мира? В данной работе я попытаюсь показать, что без палеонтологических данных такая задача не выполнима. Для начала необходимо рассмотреть сложный вопрос, какую часть современное разнообразие организмов представляет от бывшего разнообразия.

РАЗНООБРАЗИЕ СОВРЕМЕННЫХ И ВЫМЕРШИХ ОРГАНИЗМОВ

Количество живущих на нашей планете видов организмов можно оценить только приблизительно. Согласно недавним расчетам (Mora et al. 2011), количество современных видов эукариот составляет 8.7 ± 1.3 миллионов. Из них ученым известно только 14% наземных и 9% океанических видов. Количество вымерших видов оценить еще сложнее. Из-за неполноты геологической летописи палеонтологам известна только небольшая доля существовавших видов. Ясно, что биологическое разнообразие не было постоянным во времени, а постепенно увеличивалось. Согласно принципу дивергентной эволюции Ч. Дарвина, все ныне живущие организмы являются потомками одного «последнего универсального общего предка», жившего 3.5–3.8 миллиардов лет назад (Glansdorff et al. 2008; Theobald 2010). При этом нарастание таксономического разнообразия было не линейным, а колебательным: разнообразие существенно сокращалось в периоды массовых вымираний и затем вновь восстанавливалось. Следует иметь в виду, что некоторые из известных эпизодов массовых «вымираний» могут оказаться артефактами неполноты геологической летописи (Peters and Foote 2001; Smith 2007; Mc Gowan and Smith 2008; Wall et al. 2009). Степень утраты эволюционной истории разных групп при вымираниях оценивается различно (Nee and May 1997; Heard and Mooers 2000).

Кидвелл и Сепкоски (Kidwell and Sepkoski 1999) пытались оценить количество видов морских многоклеточных животных, исходя из следующих параметров: число современных видов (250000), число известных ископаемых видов (200000), возраст древнейшего вида (600 млн. лет), средняя продолжительность существования вида (4 млн. лет). По их расчетам получилось, что общее количество видов морских многоклеточных организмов, существовавших или ныне живущих на Земле равно 18.75 миллионов. Коли-

чество современных видов от общего числа видов составляет всего 1.3%. Эти расчеты не точны, поскольку исходят из предпосылки постоянного количества видов и используют заниженные оценки современного и прошлого разнообразия морской биоты. По другим расчетам (см. обзор в Raup and Stanley 1971), число современных и вымерших видов на Земле может составлять 0.9–1.6 миллиардов. Таким образом, число современных видов организмов составляет порядка 0.5–1% от общего числа видов, когда-либо живших на Земле, и из этого числа ученым известно сейчас только около 10% видов. Очевидно, что доступная молекулярным систематикам выборка в 0.1% от общего числа видов не достаточна для построения адекватной филогении органического мира

на видовом уровне. Адекватность геологической летописи возрастает по мере увеличения ранга таксона (Рис. 1). Если для видов она ничтожна, то для родов и семейств она на порядок выше и именно на этом таксономическом уровне наиболее часто проводятся расчеты динамики разнообразия (Raup 1972; Markov and Korotayev 2007). Возможно, нам уже известна значительная часть существовавших когда-либо типов и классов организмов. Однако открытие новых классов и типов происходит даже среди современных животных (Funch and Kristensen 1995; Bourlat et al. 2006). В древности, особенно в палеозое, структурное разнообразие многих групп животных было выше современного. Нельзя также исключать, что существовали особые вымершие типы организмов,

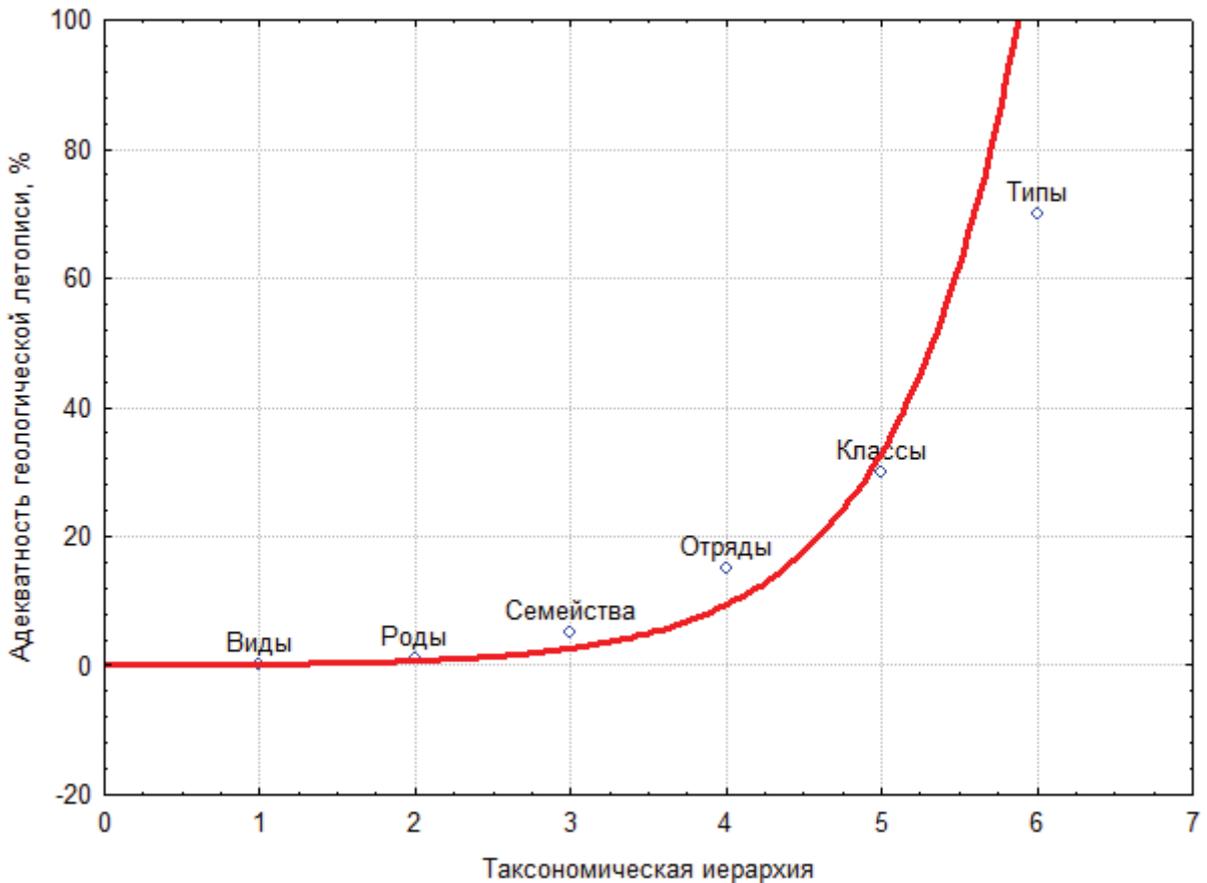


Рис. 1. Примерное соотношение адекватности геологической летописи (процент известного числа таксонов от их предполагаемого общего количества) и ранга таксонов.

Fig. 1. Approximate correlation between the adequacy of the fossil record, specified by the percent of the known fossil taxa from the estimated whole number of fossil taxa, and taxon rank.

не имевших каких-либо твердых частей тела и потому не попавших в геологическую летопись. Если не учитывать последнюю категорию, возможно через 50–100 лет нам будут известны все типы организмов, живущих ныне или сохранившихся в геологической летописи. Значительно больше времени потребуется для открытия всех классов и отрядов. Что касается родов и видов, я думаю, у цивилизации уже не хватит времени для их полной инвентаризации как в современной биоте, так и в геологической летописи. В целом, уже в обозримом будущем может быть получена адекватная филогенетическая гипотеза о связях таксонов крупного ранга (типы, классы). На этом уровне отсутствие данных о вымерших кладах будет, видимо, слабо влиять на адекватность реконструкции. Для более детальных филогенетических гипотез, отсутствие таких данных будет играть все более возрастающее значение по мере уменьшения таксономического ранга анализируемых групп, поскольку выборка доступных для анализа таксонов по сравнению с их общим количеством будет постоянно уменьшаться.

ТЕСТИРОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ГИПОТЕЗ МЕТОДОМ СКРЫТЫХ ИНТЕРВАЛОВ

На основе анализа геологической летописи был разработан метод независимого тестирования филогенетических гипотез, формализованных методами кладистического анализа. Поскольку сестринские группы возникают в результате дивергенции предкового вида, они должны появляться одновременно в геологической летописи (Рис. 2). Однако, поскольку летопись не полна, реальные древнейшие находки сестринских групп обычно датируются разным временем. Разница между этими датировками (вычисляемая в млн. лет) называется скрытым интервалом (ghost lineage; Weishampel 1996). Естественно, чем меньше общая величина скрытых интервалов, тем больше данная филогенетическая гипотеза соответствует геологической летописи. Разработано несколько индексов, позволяющих оценить степень соответствия кладограммы и геологической летописи количественно (Benton et al. 2000; Pol et al. 2004; Angielczyk and Fox 2006; Cavin and Forey 2007; Lelièvre et al. 2008). Понятно, что негативный результат (плохое соответствие кладограммы и

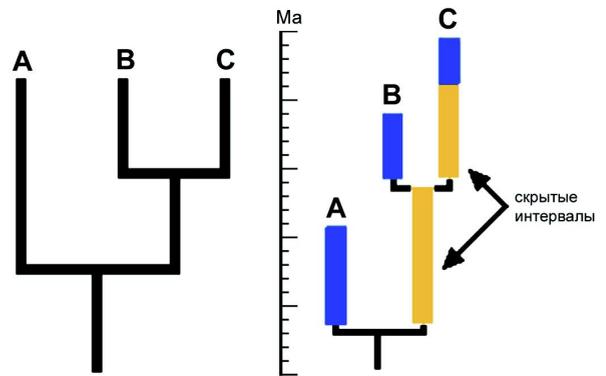


Рис. 2. Филогенетические связи таксонов А, В и С показанные на кладограмме (слева) и на филогенетическом древе (справа), на котором показаны временная шкала (в млн. лет), стратиграфическое распространение таксонов и скрытые интервалы. В и С и А и В+С — сестринские группы, появляющиеся в одно время в результате дивергенции предкового вида. Скрытый интервал — разница между временем появления двух сестринских групп, наблюдаемым в геологической летописи.

Fig. 2. Phylogenetic relationships between taxa A, B, C exemplified by a cladogram (left) and a phylogenetic tree (right) with a time scale (in Mya), stratigraphic occurrence of taxa, and ghost lineages. B and C and A and B+C are sister taxa that appeared simultaneously by divergence from a common species. The ghost lineage is a differential between the time of appearance of two sister taxa known from the fossil record.

летописи) может быть вызван как недостатками самого филогенетического анализа, так и неполнотой летописи для данной группы организмов. Но позитивный результат (хорошее совпадение кладограммы и летописи) говорит, что наше представление о филогении группы достаточно адекватно. Метод скрытых интервалов позволил прояснить еще один важный вопрос, касающийся полноты геологической летописи. Хотя она далеко не полна, близкие высокие значения индексов скрытых интервалов для большого количества современных филогенетических гипотез, свидетельствуют о том, что геологическая летопись адекватна для познания филогении органического мира (Benton et al. 2000).

ИСКОПАЕМЫЕ В ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ

Неполнота геологической летописи проявляется не только в том, что далеко не все вымершие таксоны в ней представлены, но также и в том,

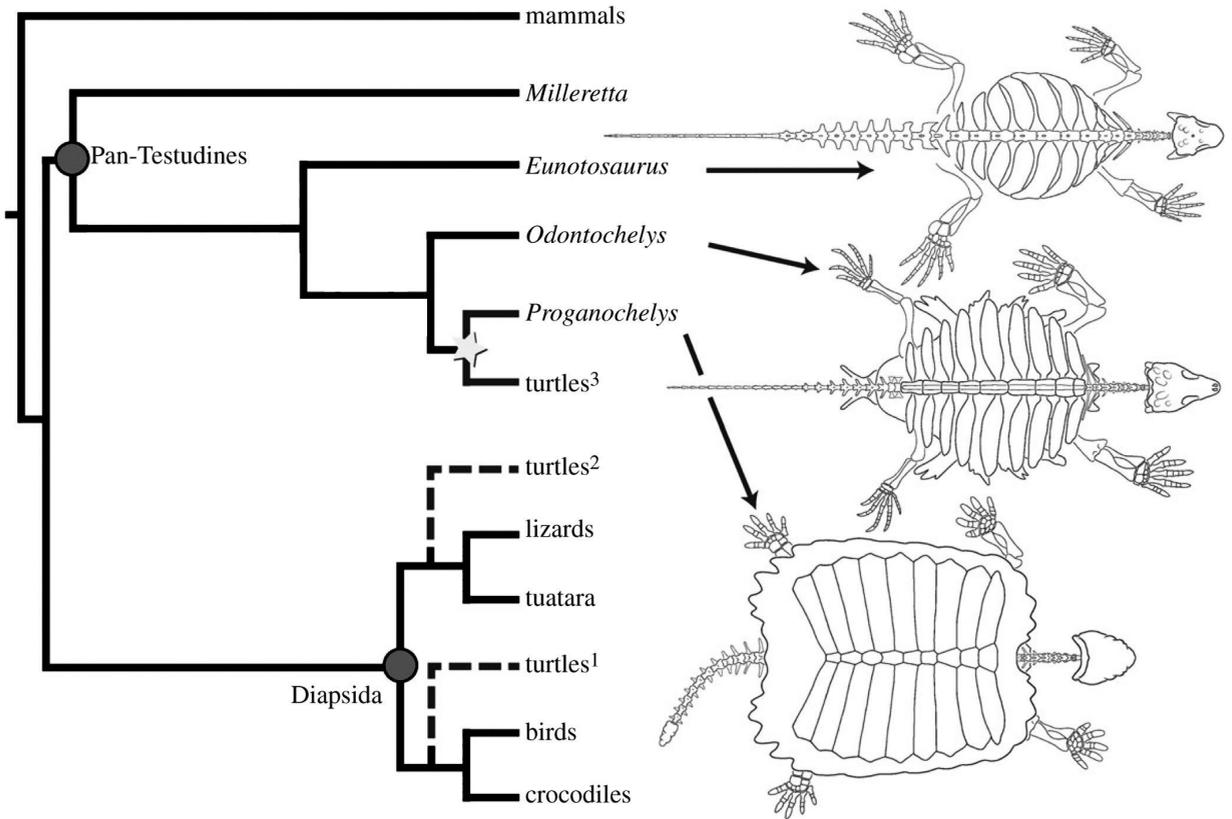


Рис. 3. Филогенетическое положение черепах (по Lyson et al. 2010), согласно молекулярным данным (1), морфологическим данным по современным группам (2) и с учетом ключевых вымерших таксонов (3).

Fig. 3. Phylogenetic relationships of turtles (after Lyson et al. 2010) according to the molecular data (1), morphological data based on modern taxa (2), and morphological data with the key fossil taxa included (3).

что информация об известных ископаемых несопоставима по своей полноте с аналогичными современными таксонами. В ископаемом состоянии сохраняются, как правило, только твердые части тела (наружный или внутренний скелет), хотя в последние годы заметно возросло количество находок различных ископаемых с остатками мягких тканей, в отложениях разного возраста, от докембрия до плейстоцена. Более того, многие таксоны известны только по фрагментам скелетов. Например, большинство таксонов мезозойских млекопитающих описано по изолированным зубам или фрагментам челюстей (Luo 2007). Поэтому в филогенетических матрицах, общих для современных и вымерших таксонов, последние характеризуются большой долей неизвестных данных (missing data). Включение таксонов с большим количеством неизвестных данных обыч-

но существенно снижает разрешение итоговой кладограммы (Wiens 2003a, b; Wiens and Morrill 2011). Естественно, ископаемые не могут использоваться в работах по молекулярной филогении, кроме самых поздних находок, возрастом до 300 тыс. лет, в которых возможно сохранение некоторых фрагментов ДНК (я не рассматриваю здесь сомнительные недавние публикации о сохранении белковых молекул у меловых динозавров). Неполнота ископаемых иногда используется как аргумент против включения их в филогенетический анализ наряду с современными таксонами.

Несмотря на неполноту ископаемых, их включение в филогенетический анализ часто может кардинально изменить топологию итоговой кладограммы, поскольку они могут нести существенную информацию об утраченной эволюционной истории группы (Donoghue et al. 1989; Gauthier et

al. 1998; Wilson 1992; Cobbett et al. 2007). В частности, ископаемые могут показывать комбинации признаков, неизвестные для современных организмов. Включение ископаемых может прояснить полярность и пути преобразования конкретных признаков. Связи между современными таксонами иногда трудно установить из-за параллельного развития многих признаков и вымирания промежуточных форм. Ископаемые могут находиться в основании филогенетических линий и заполнять морфологический разрыв между крупными таксонами. В качестве примера можно привести черепа. Сравнение морфологии современных таксонов говорит в пользу их родства с лепидозаврами (*Lepidosauria*), по молекулярным данным они сближаются с архозаврами (*Archosauria*), тогда как анализ ископаемых предковых форм показывает, что они принадлежат совершенно другой группе рептилий (*Parareptilia*), из которой только черепахи дожили до современности (Lyson et al. 2010).

КАЛИБРОВКА МОЛЕКУЛЯРНЫХ ЧАСОВ

Концепция молекулярных часов основана на разной степени нуклеотидных замен конкретных генов у разных организмов. Если уровень нуклеотидных замен, выраженный в процентах, между таксонами А и В в два раза превышает уровень различия между таксонами В и С, то можно предположить, что время дивергенции таксона А и общего предка В+С в два раза больше времени дивергенции таксонов В и С (при условии, что скорость нуклеотидных замен была постоянной). Молекулярные часы сами по себе дают только относительную оценку времени дивергенции таксонов, для абсолютной датировки необходима калибровка молекулярных часов по внешним данным. В качестве таких внешних данных могут выступать только палеонтологические находки (Benton and Donoghue 2007). Применение современных методов, основанных на концепции «свободных» молекулярных часов (*relaxed molecular clock*), позволило сократить временной разрыв между молекулярными оценками дивергенции и палеонтологическими данными (Douzery et al. 2004; Lepage et al. 2007). Частично проблема несоответствия молекулярных и палеонтологических данных о дивергенции таксонов может объясняться тем, что оба метода датируют

разные дивергенции (Archibald and Deutschman 2001). Молекулярный метод дает оценку времени дивергенции генов, носители которых могут не различаться морфологически, а в геологической летописи о появлении новых групп можно судить только при наличии ископаемых остатков их уже вполне сформированных (морфологически) представителей. Ясно, что между первым и вторым событием может пройти достаточно большой промежуток времени.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

Органическая жизнь (включая разумную жизнь) известна только на планете Земля. Эволюция жизни тесно связано с развитием Земли и Солнца, появившихся почти одновременно примерно 4.5 млрд. лет назад. Примерно 4 млрд. лет назад на Земле сложились условия, благоприятные для возникновения жизни. Возможно, происхождение жизни является закономерным процессом, неизбежно наступающим при наличии благоприятных условий. Однако, даже если жизнь существует на других планетах, времени существования цивилизации может не хватить, чтобы узнать об этом. Жизнь уже существует на Земле почти 4 млрд. лет, но эволюция Солнца делает условия невозможными для жизни в течение ближайших 2 млрд. лет. Возрастание светимости Солнца в результате термоядерных реакций в его недрах приведет постепенно к испарению океанов на земной поверхности. Примерно через 5 млрд. лет Солнце превратится в красного гиганта, звезду с радиусом, равным нынешнему расстоянию от Земли до Солнца. Еще через млрд. лет Солнце превратится в белого карлика. Земля как физическое тело может существовать в это время, но на этой планете уже никогда не возникнут условия для зарождения новой жизни. Таким образом, две трети истории жизни на Земле уже относятся к прошлому. Современное биологическое разнообразие стремительно сокращается в результате «хозяйственной» деятельности человека. Вымирание, наблюдаемое в наше время, может превысить по масштабам самые крупные массовые вымирания в прошлом. При этом возможности прогрессивной эволюции для многих групп организмов, в первую очередь позвоночных животных, резко сокращаются из-за разрушения биосферы человеком. Отмеченные факторы способствуют

тому, что роль палеонтологических данных для реконструкции филогении органического мира будет только возрастать.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен И.Г. Данилову (Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург) и П.П. Скучасу (Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург) за прочтение рукописи и высказанные замечания. Работа поддержана грантом Санкт-Петербургского университета (НИР 3.39.148.2011) и Министерства образования и науки РФ (контракт 16.518.11.7070).

ЛИТЕРАТУРА

- Angielczyk K.D. and Fox D.L. 2006.** Exploring new uses for measures of fit of phylogenetic hypotheses to the fossil record. *Paleobiology*, **32**: 147–165.
- Archibald J.D. and Deutschman D.H. 2001.** Quantitative analysis of the timing of the origin and diversification of extant placental orders. *Journal of Mammalian Evolution*, **8**: 107–124.
- Benton M.J. and Donoghue P.C.J. 2007.** Paleontological evidence to date the tree of life. *Molecular Biology and Evolution*, **24**: 889–891.
- Benton M.J., Wills M.A. and Hitchin R. 2000.** Quality of the fossil record through time. *Nature*, **403**: 534–537.
- Bourlat S.J., Juliusdottir T., Lowe C.J., Freeman R., Aronowicz J., Kirschner M., Lander E.S., Thorndyke M., Nakano H., Kohn A., Heyland A., Moroz L.L., Copley R.R. and Telford M.J. 2006.** Deuterostome phylogeny reveals monophyletic chordates and the new phylum Xenoturbellida. *Nature*, **444**: 85–88.
- Bryant H.N. 1995.** The threefold parallelism of Agassiz and Haeckel, and polarity determination in phylogenetic systematics. *Biology and Philosophy*, **10**: 197–217.
- Cavin L. and Forey P.L. 2007.** Using ghost lineages to identify diversification events in the fossil record. *Biology Letters*, **3**: 201–204.
- Cobbett A., Wilkinson M. and Wills M.A. 2007.** Fossils impact as hard as living taxa in parsimony analyses of morphology. *Systematic Biology*, **56**: 753–766.
- Conway Morris S. and Collins D.H. 1996.** Middle Cambrian ctenophores from the Stephen Formation, British Columbia, Canada. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, **351**: 279–308.
- Donoghue M.J., Doyle J.A., Gauthier J.A., Kluge A.G. and Rowe T.B. 1989.** The importance of fossils in phylogeny reconstruction. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 431–460.
- Douzery E.J.P., Snell E.A., Baptiste E., Delsuc F. and Philippe H. 2004.** The timing of eukaryotic evolution: Does a relaxed molecular clock reconcile proteins and fossils? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**: 15386–15391.
- Funch P. and Kristensen R.M. 1995.** Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta. *Nature*, **378**: 711–714.
- Gauthier J.A., Kluge A.G. and Rowe T.B. 1988.** Amniote phylogeny and the importance of fossils. *Cladistics*, **4**: 105–209.
- Glansdorff N., Xu Y. and Labedan B. 2008.** The Last Universal Common Ancestor: emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner. *Biology Direct*, **3**: 29.
- Heard S.B. and Mooers A.O. 2000.** Phylogenetically patterned speciation rates and extinction risks change the loss of evolutionary history during extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**: 613–620.
- Hossfeld U. and Lennart O. 2003.** The road from Haeckel: the Jena tradition in evolutionary morphology and the origins of “Evo-Devo”. *Biology and Philosophy*, **18**: 285–307.
- Kidwell S. and Sepkoski J.J., Jr. 1999.** The nature of the fossil record. *Paleontological Society Special Publication*, **9**: 61–76.
- Lelièvre H., Baglis R.Z. and Rouget I. 2008.** Temporal information, fossil record and phylogeny. *Comptes Rendus Palevol*, **7**: 27–36.
- Lepage T., Bryant D., Philippe H. and Lartillot N. 2007.** A general comparison of relaxed molecular clock models. *Molecular Biology and Evolution*, **24**: 2669–2680.
- Luo Z.-X. 2007.** Transformation and diversification in early mammal evolution. *Nature*, **450**: 1011–1019.
- Lyson T.R., Bever G.S., Bhullar B.-A.S., Joyce W.G. and Gauthier J.A. 2010.** Transitional fossils and the origin of turtles. *Biology Letters*, **6**: 830–833.
- Markov A.V. and Korotayev A.V. 2007.** Phanerozoic marine biodiversity follows a hyperbolic trend. *Palaeworld*, **16**: 311–318.
- McGowan A.J. and Smith A.B. 2008.** Are global Phanerozoic marine diversity curves truly global? A study of the relationship between regional rock records and global Phanerozoic marine diversity. *Paleobiology*, **34**: 80–103.
- Mora C., Tittensor D.P., Adl S., Simpson A.G.B. and Worm B. 2011.** How many species are there on Earth and in the Ocean? *PLoS Biol*, **9**: e1001127.
- Nee S. and May R.M. 1997.** Extinction and the loss of evolutionary history. *Science*, **278**: 692–694.
- Peters S.E. and Foote M. 2001.** Biodiversity in the Phanerozoic: a reinterpretation. *Paleobiology*, **27**: 583–601.
- Pol D., Norell M.A. and Siddall M.E. 2004.** Measures of stratigraphic fit to phylogeny and their sensitivity to tree size, tree shape, and scale. *Cladistics*, **20**: 64–75.
- Raup D.M. 1972.** Taxonomic diversity during the Phanerozoic. *Science*, **177**: 1065–1071.

- Raup D.M. and Stanley S.M. 1971.** Principles of Paleontology. San Francisco, Reading, W.H. Freeman & Co. X+388 p.
- Smith A.B. 2007.** Marine diversity through the Phanerozoic: problems and prospects. *Journal of the Geological Society*, **164**: 731–745.
- Springer M.S., Burk-Herrick A., Meredith R., Eizirik E., Teeling E.C., O'Brien S.J. and Murphy W.J. 2007.** The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals. *Systematic Biology*, **56**: 673–684.
- Stanley G.D. and Stürmer W. 1983.** The first fossil ctenophore from the Lower Devonian of West Germany. *Nature*, **303**: 518–520.
- Stanley G.D. and Stürmer W. 1987.** A new fossil ctenophore discovered by X-rays. *Nature*, **328**: 61–63.
- Theobald D.L. 2010.** A formal test of the theory of universal common ancestry. *Nature*, **465**: 219–222.
- Wall P.D., Ivany L.C. and Wilkinson B.H. 2009.** Revisiting Raup: exploring the influence of outcrop area on diversity in light of modern sample-standardization techniques. *Paleobiology*, **35**: 146–167.
- Weishampel D.B. 1996.** Fossils, phylogeny, and discovery: a cladistic study of the history of tree topologies and ghost lineage durations. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16**: 191–197.
- Wiens J.J. 2003a.** Incomplete taxa, incomplete characters, and phylogenetic accuracy: is there a missing data problem? *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**: 297–310.
- Wiens J.J. 2003b.** Missing data, incomplete taxa, and phylogenetic accuracy. *Systematic Biology*, **52**: 528–538.
- Wiens J.J. and Morrill M.C. 2011.** Missing data in phylogenetic analysis: Reconciling results from simulations and empirical data. *Systematic Biology*, **60**: 719–731.
- Wilson M.V.H. 1992.** Importance for phylogeny of single and multiple stem-group fossil species with examples from freshwater fishes. *Systematic Biology*, **41**: 462–470.



УДК 575.3/7 + 576.1 + 591.158

ГИБРИДИЗАЦИЯ, ВИДООБРАЗОВАНИЕ И СИСТЕМАТИКА ЖИВОТНЫХ

Л.Я. Боркин¹ и С.Н. Литвинчук²

¹Зоологический институт, Российская академия наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: lacerta@zin.ru

²Институт цитологии, Российская академия наук, Тихорецкий пр. 4, 194064 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

РЕЗЮМЕ

Гибридизация видов – широко распространённое явление в эволюции животных. Она имеет важное значение в видообразовании. Кратко рассмотрена история проблемы. Даны определения основных терминов и их обсуждение. Рассмотрены различные категории гибридизации и гибридных зон по их форме (узкие, широкие), генетической и пространственной структуре (клинальные, мозаичные, сетчатые, остаточные; симпатрические; уни- и бимодальные), билатеральная и асимметричная интрогрессия генов, механизмы формирования и поддержания гибридных зон, стабильность и подвижность зон, а также связь гибридизации с таксономией, зоогеографией и охраной видов.

Ключевые слова: гибридизация, гибридные зоны, видообразование, зоогеография, интрогрессия, охрана видов, систематика

ANIMAL HYBRIDIZATION, SPECIATION AND SYSTEMATICS

L.J. Borkin¹ and S.N. Litvinchuk²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia;
e-mail: lacerta@zin.ru

²Institute of Cytology, Russian Academy of Sciences, Tikhoretskiy Pr. 4, 194064 St. Petersburg, Russia;
e-mail: slitvinchuk@yahoo.com

ABSTRACT

Hybridization is a widely distributed phenomenon among animals. It is an important factor of speciation. The history of problem is briefly outlined. Principal terms are defined and discussed. Various categories of hybridization and hybrid zones in terms of their shape (narrow, broad), genetic and spatial structure (clinal, mosaic, reticulate, and residual; sympatric; uni- and bimodal zones), bidirectional and asymmetric introgression, mechanisms of origin and maintenance of hybrid zones, stability and movement of zones, as well as the relation of hybridization to taxonomy, zoogeography and conservation are considered.

Key words: conservation, hybridization, hybrid zone, introgression, speciation, systematics, zoogeography

«<...> доводов недостаточно, необходим опыт»
Роджер Бэкон (1267) «Opus Majus»¹

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о роли гибридизации в образовании видов был поставлен ещё в XVIII веке. Великий шведский реформатор систематики Карл Линней (Carl Linnaeus, 1707–1778) на основе опытов по скрещиванию растений предположил, что так называемые *первичные*, или изначально сотворённые виды могли, скрещиваясь между собой, дать множество *вторичных* видов. Он полагал, что гибридизация протекала в два этапа. Согласно 12-му изданию «Systema Naturae» (1767), сначала за счёт смешения возникло столько растений, сколько сейчас родов, а потом смешение последних привело к образованию существующих ныне видов (см. Комаров 1940: 21; Гайсинович 1988: 38–43; Боркин 2009: 47). Карл Линней, по-видимому, первым отметил значительно бóльшую редкость межвидовых гибридов у животных по сравнению с растениями (Linnaeus 1751: 3).

Другой, не менее знаменитый натуралист XVIII века, «французский Плиний» и антагонист Линнея, Жорж Бюффон (Georges Louis Leclerc, Comte de Buffon, 1707–1788) также много внимания уделил проблеме гибридизации. Обсуждая её у животных, он предложил в качестве критерия вида так называемый «половой метод»: отсутствие потомства или бесплодность гибридов указывают на принадлежность скрещиваемых родителей к разным видам, а плодовитость гибридов – к одному. Он также заметил, что птицы более склонны к межвидовым скрещиваниям, чем млекопитающие (см. Канаев 1966: 91, 168–184 и 211).

Замечательный российский учёный Пётр Симон Паллас (Peter Simon Pallas, 1741–1811) в 1780 г. в своей академической речи об изменчивости животных отверг гипотезу Линнея, который распространял её и на животных (Паллас 2011: 75 и 79). Более того, Паллас даже перечислил

четыре «препятствия» для скрещивания между дикими видами (с. 86).² Это – непреодолимость инстинкта («взаимное отвращение»), бесплодие гибридов, их слабость и несовершенство (низкая жизнеспособность, выражаясь современным языком), а также рассеивание видов по различным пределам земного шара (т.е. географическая изоляция). Таким образом, он предвосхитил концепцию механизмов репродуктивной изоляции, детально разработанную в рамках синтетической теории эволюции в XX веке (Dobzhansky 1953; Майр 1968, 1974).

Основоположник современной эволюционной теории Чарлз Дарвин (Charles Robert Darwin, 1809–1882) посвятил анализу гибридизации целую главу IX «Происхождения видов» (1859). Он, как и большинство тогдашних натуралистов, признавал, что скрещивание разных видов приводит к бесплодным гибридам, но предлагал различать две категории стерильности: у гибридов первого поколения и у последующих гибридов (Дарвин 1991: 237). Следует заметить, что почти вся глава была построена преимущественно на опытах по скрещиванию растений, проведённых Йозефом Кёльрейтером³ (Joseph Gottlieb Koelreuter, 1733–1806) и Карлом Гертнером (Carl Friedrich Gärtner, 1772–1850), а сведения о животных были незначительны.

Современник Дарвина, французский ботаник Шарль Ноден (Charles Naudin, 1815–1899)⁴ также прославился своими исследованиями по межвидовой гибридизации у растений. Он был сторонником эволюционного развития и полагал (независимо от Дарвина), что качественного различия между видами, расами и разновидностями нет. Поэтому, по его мнению, на практике очень трудно разграничивать так называемые *гибриды* (результат скрещивания разных видов) и *помеси* (результат скрещивания рас или разновидностей). Надо заметить, что другие ботаники того времени, например француз Доминик Годрон (Dominique Alexandre Godron, 1807–1880), настаивали на том,

¹Роджер Бэкон (Roger Bacon, около 1214–1292) – английский монах-францисканец, профессор Оксфордского университета.

²П.С. Паллас допускал гибридное происхождение домашних животных.

³Результаты этих опытов и взгляды петербургского академика Йозефа Готлиба Кёльрейтера проанализировал А.Е. Гайсинович (1935: 32–49, 1988: 86–95).

⁴Подробнее о работах Ш. Нодена по гибридизации и проблеме вида см. А.Е. Гайсинович (1935: 71–94, 1988: 110–123).

что стерильность или плодовитость гибридов может служить критерием вида или разновидности соответственно (см. Гайсинович 1935: 76–77). В 1861 г. Ш. Ноден признавал дивергентный характер видообразования и отрицал возможность слияния разных видов в один путём гибридизации (см. Нодэн 1935: 231).

Тем не менее в начале XX века голландский ботаник Ян Лотси (Jan Paulus Lotsy, 1867–1931) выдвинул концепцию эволюции через гибридизацию видов, которая оставила свой след в истории науки, хотя и была названа историком генетики А.Е. Гайсиновичем (1988: 229) «абсурдной».⁵ Лотси определял вид как группу генетически идентичных особей, т.е. понимал его очень узко. В таком случае логически все животные, размножающиеся половым путём, должны рассматриваться как гибриды, поскольку все особи, кроме клонов, генетически гетерогенны, а процесс видообразования неизбежно ассоциируется с гибридизацией. «Основа некоторых странных теорий Лотси о процессе видообразования лежит, таким образом, в его концепции вида» (Майр 1947: 191).

Идея формообразующей роли гибридизации высказывалась в первой трети XX века и некоторыми зоологами. Возникновение гибридных популяций в зоне вторичного контакта близкородственных видов среди птиц обсуждал в 1919 г. немецкий орнитолог Эрвин Штресеманн (Erwin Stresemann, 1889–1972) и другие (см. Дементьев 1940: 619–621). Под влиянием ботаников и «менделистов» (р. 22), в том числе Яна Лотси, британский орнитолог Перси Р. Лоу (Percy R. Lowe) выдвинул в декабре 1929 г. концепцию *миктогонии* (или *плетогамии*), объясняющую поразительное многообразие некоторых групп птиц на островах, например, вымерших моа Новой Зеландии (38 ви-

дов 5 родов) или галапагосских вьюрков (22 вида) с помощью гибридизации (Lowe 1930: 26; 1936: 320). Хотя это предположение было полностью отвергнуто в отношении последних, как и птиц вообще (Лэк 1949: 114 и 143)⁶, сейчас оно вновь привлекает к себе внимание (Arnold 2006: 13–14). Классик советской генетики Александр Сергеевич Серебровский (1892–1948) в 1935 г. опубликовал интересную монографию, посвящённую гибридизации животных.

Лишь примерно в 1920-е годы стали появляться первые результаты изучения гибридизации в природе (Howard et al. 2003: 298). В Советском Союзе гибридизации как фактору эволюции особенно большое внимание уделяли ботаники (Комаров 1940; Розанова 1946; Синская 1948; Завадский 1968; Рубцова 1983; Камелин 2009). Формирование в 1930-е и доминирование в последующие десятилетия биологической концепции вида как генетически замкнутой системы популяций привело к подчёркиванию исключительно важной роли механизмов репродуктивной изоляции⁷ и отрицанию гибридного происхождения видов животных, допуская в качестве исключения лишь возможность образования гибридных внутривидовых единиц (Майр 1947: 409) или интрогрессивную гибридизацию (Dobzhansky 1953: 297).⁸ С другой стороны, идея об усилении репродуктивной изоляции в зонах вторичного контакта ранее аллопатрически дивергировавших популяций (близко родственных видов или полувидов) путём отбора против гибридов привела к интенсивному изучению таких зон в разных группах животных и растений (Hubbs 1961; Sibley 1961; Bigelow 1965; Howard et al. 2003).

Развитие цитогенетических и молекулярных методов во второй половине XX столетия позво-

⁵Хотя основная книга Лотси «Evolution by means of hybridization» вышла в Гааге в 1916 г., имеется более ранний конспект его концепции на русском языке (Лотси 1914). Взгляды Лотси с критических позиций наиболее подробно рассмотрены В.Л. Комаровым (1940: 66–71 и 123), сжато Н.Г. Рубайловой (1965: 181–182), К.М. Завадским (1973: 281–282) и З.М. Рубцовой (1983: 118) и более благожелательно Р.В. Камелиным (2004: 133 и 157–159).

⁶Последние исследования обнаружили интрогрессивную гибридизацию между видами земляных вьюрков *Geospiza* (Grant and Grant 1992, 2004, 2008).

⁷Сам термин «изолирующие механизмы» был введён Ф.Г. Добржанским в 1937 г. (см. Dobzhansky 1953: 180).

⁸По справедливому замечанию Е.Н. Панова (1993: 67), строгие сторонники биологической концепции вида принимали межвидовую гибридизацию за некое аномальное явление. Действительно, они признавали её с различными оговорками, как бы нехотя, в лучшем случае лишь как нарушение репродуктивных изолирующих механизмов, чаще всего в условиях антропогенного изменения среды. Сейчас уже почти никто не сомневается, что гибридизация – широко распространённое, обычное явление в эволюции видов, а не некое отклонение.

лило, в отличие от внешнеморфологических признаков, адекватно оценивать гибридную природу каждой особи.⁹ В многочисленных работах было показано весьма широкое распространение межвидовой гибридизации среди животных в природе. Это неизбежно привело к новой оценке значения гибридизации как фактора эволюции, а также к новому, более глубокому пониманию проблемы вида и видообразования (например, Anderson and Stebbins 1954; Lewontin and Birch 1966; White 1968; Key 1968; Даревский 1974, 1986; Боркин и Даревский 1980; Грант 1984; Васильев 1985; Панов 1986, 1989, 1993, 2001; Bullini and Nascetti 1990; Arnold 1992, 2006; Grant and Grant 1992; Россолимо 1993; Dowling and Secor 1997; Воронцов 1999; Крюков 1990, 2000; Barton 2001; Mallet 2005, 2007, 2008; Schwenk et al. 2008). Более подробный анализ истории исследований по гибридизации в XX столетии можно найти в других работах (Рубайлова 1965; Рубцова 1983; Howard et al. 2003; Schwenk et al. 2008; Камелин 2004: 132–146, 2009).

В последние десятилетия гибридизация стала одной из основных тем эволюционной биологии. Статьями по этой тематике в течение уже многих лет насыщен один из главных международных журналов «*Evolution*». Широкий анализ процессов интрогрессивной гибридизации в природе как обмена генами вместе с так называемым латеральным (или горизонтальным) переносом генов среди микроорганизмов, растений, грибов и животных приводит к осмыслению эволюционной диверсификации не в виде дерева, а скорее как сети жизни (Arnold 2006: VII и 189).

Основные понятия и их обсуждение

К настоящему времени накопилось огромное количество работ по гибридизации. Однако их ав-

торы нередко применяли различную терминологию для одних и тех же явлений или же, наоборот, предлагали разное толкование одних и тех же терминов, что становилось источником разногласий. С одной стороны, указывалось на семантическую и концептуальную путаницу у нескольких поколений учёных (Woodruff 1973: 213), а с другой, осуждалось подчинение «догмам априорных дефиниций» (Панов 1989: 27). Для того, чтобы избежать непонимания, ниже мы приводим формулировки, принятые в данной статье. Заметим, что в ней рассматривается только естественная гибридизация, т.е. та, которая происходит в природе.

Под *систематикой* мы понимаем науку о таксономическом разнообразии живых существ (видов), т.е. она заведомо шире, чем просто правила классификации (таксономия).

Термином *гибридизация* мы, как ранее А.С. Серебровский (1935: 7), обозначаем скрещивание между особями, принадлежащими к разным видам.¹⁰ Соответственно *гибрид* – продукт гибридизации в данном смысле (первое и последующие поколения). Таким образом, мы говорим о межвидовой гибридизации. Это лишь частично совпадает с формулировкой, принятой в Международном кодексе зоологической номенклатуры (2004, Словарь: 146): *гибрид* – потомок двух особей, относящихся к разным таксонам, поскольку подвиды также являются таксонами (с. 159 и 166).

В литературе можно встретить весьма различные определения гибридизации. Под это понятие подвели и подводят очень обширный спектр явлений: от скрещивания генетически несходных особей из одной популяции, между разными популяциями, хромосомными расами, подвидами до обмена генами между видами, в том числе принадлежащими к разным таксонам более высокого

⁹Использование только внешних признаков, генетическая основа которых не всегда ясна или сложна, обычно не позволяет надёжно идентифицировать гибриды, приводя как к завышению, так и занижению данных (Боркин и Даревский 1980: 487; Панов 1986: 231; Крюков 1990: 25; Smith 1992: 42 и 43; Allendorf et al. 2001: 614; Harpert and Hart 2007: 381; Neaves et al. 2010: 507). Например, электрофоретический анализ белков позволил кардинальным образом пересмотреть предыдущие взгляды на природу ряда кавказских скальных ящериц (Даревский 1967: 140, 189–190 и 197), установив гибридное происхождение партеновидов и негибридность обоеполой *Lacerta mixta* (Аззелл и Даревский 1974: 558; Uzzell and Darevsky 1973, 1975). Карты интрогрессии, построенные по морфологическим и биохимическим признакам, у гребенчатых тритонов Закарпатья заметно различаются (Литвинчук и Боркин 2009: 159). Таким образом, с одной стороны, не все гибриды, даже первого поколения, морфологически промежуточны между родительскими видами, а с другой, не все морфологически промежуточные особи являются гибридами (Dowling and Secor 1997: 605).

¹⁰Мы придерживаемся эволюционной концепции вида, полагая, что она включает всё ценное, что разработано биологической концепцией вида (см.: Боркин и др. 2004: 939).

ранга (род, триба, семейство). Весьма характерной в этом отношении была позиция ботаника вавилонской школы Е.Н. Синской (1948: 317), которая выделяла *микро-* и *макрогибридизацию*, или отдалённую гибридизацию, с промежуточными вариантами между ними.

«Следовательно, нужно отличать различные ступени проявления встречаемых процессов: 1) гибридизацию внутри отдельных конкретных естественных популяций одного вида – микрогибридизацию; 2) гибридизацию между экотипами одного вида; 3) гибридизацию близких видов в очаге их происхождения; 4) гибридизацию близких молодых видов, недавно вышедших из одного исходного комплекса, при встречах их за пределами центра происхождения; 5) гибридизацию отдалённых видов, которые давно и в сильной степени дивергировали из общих истоков» (Синская 1948: 320).

Различные «хорошо выраженные гибридные зоны», «межподвидовые гибриды»¹¹ и «широкая зона вторичной интеграции, обусловленная практически неограниченной гибридизацией» «между пограничными видами скальных ящериц» Кавказа были отмечены И.С. Даревским (1967: 188–189). Гибридизация между генетически сходными популяциями одного и того же вида, или внутривидовая гибридизация обсуждается в обзоре Фреда Аллендорфа с соавторами (Allendorf et al. 2001: 617).

Выдающийся американский эволюционист и орнитолог Эрнст Майр (1968: 297) чётко указал на то, что распространение термина «гибридизация» к любому потоку генов от популяции к популяции приводит к «логичной, но явно абсурдной крайности», когда любую популяцию называют гибридной. Ещё ранее А.С. Серебровский (1935: 8) справедливо заметил, что наличие переходов между различными категориями скрещиваний (особей, рас, подвидов, видов и т.д.) не должно мешать пониманию глубоких качественных различий между ними. Он полагал, что, несмотря на некоторую условность в определении границ вида, отрицание целесообразности и правомерности выделения межвидовой гибридизации в более или менее специфическую область может приве-

сти к выхолащиванию всего понятия о гибридах. Оставляя термины «гибридизация» и «гибриды» за областью межвидовых скрещиваний, А.С. Серебровский (1935: 9) предложил скрещивания на внутривидовом уровне (подвиды, расы, породы) называть *субгибридизацией* (*субгибриды*), а выше семейства *ультрагибридизацией* (*ультрагибриды*), например, опыты по гибридизации морских ежей с моллюсками (с. 143). Межвидовое скрещивание он называл также *гетерогенным* (с. 50).

В отечественной литературе, особенно связанной с прикладной генетикой и селекцией, межвидовые (и межродовые) скрещивания относили к так называемой *отдалённой гибридизации* (Рубайлова 1965: 8; Завадский 1968: 111 и 334; Рубцова 1983: 126–127). Этот термин, ставший широко использоваться с 1930-х годов после работ генетика Г.Д. Карпеченко,¹² иногда применяется зоологами и сейчас (см. Панов 1989: 20; Крюков 1990: 27). Однако сам Г.Д. Карпеченко писал в 1935 г. следующее:

«При рассмотрении различных скрещиваний по характеру получаемых гибридов представляется трудным делить их на внутривидовые, межвидовые и межродовые. Генетическая дивергенция форм не всегда соответствует тем морфологическим признакам, по которым строятся современные системы, и вследствие этого некоторые межвидовые гибриды не отличаются по своему поведению от внутривидовых, а гибриды некоторых разновидностей ведут себя как типичные межвидовые и пр. Представляется правильнее делить скрещивания на близкие и отдалённые в той или иной степени, разумея под отдалённостью различие генетических структур скрещивающихся форм, непосредственно отражающееся на характере и поведении гибридов. Это различие структур определяется генным составом, строением хромосом, числом их, а иногда и дифференциацией плазмы» (Карпеченко 1971: 147).

Эрнст Майр различал обмен генами между популяциями одного и того же вида и гибридизацию. Под последней он понимал «<...> скрещивание между особями, принадлежащими к *двум несходным природным популяциям*, которые вторично вступили в контакт» (Maug 1963: 110; цит. по: Майр 1968: 101)¹³ или просто как «скрещивание

¹¹Некоторые из перечисленных им подвидов сейчас считаются видами.

¹²«Изучение отдаленной гибридизации растений в СССР» (1934) и «Теория отдаленной гибридизации» (1935), где речь шла о скрещивании видов и родов растений в целях селекции (см. Карпеченко 1971: 134 и 147). Однако сочетание «отдалённая гибридизация» животных попадает в официальных документах 1931 г. (Серебровский 1935: 47).

¹³Эта формулировка вскоре была подвергнута критике (Bigelow 1965: 457), но её приняли некоторые другие орнитологи (например, Rising 1983: 133).

между особями, принадлежащими к *разным естественным популяциям*» (с. 515; курсив наш – Л.Б. и С.Л.). Это довольно расплывчатое определение не во всём совпадает с его же критикой других авторов, а также с собственным более ранним толкованием (Майр 1947: 393):

«Изолирующие механизмы не непогрешимы и когда они отказывают, то формы, которые более или менее дивергировали по своему генетическому составу и систематическим отношениям, скрещиваются. Такое скрещивание называется гибридизацией. Очень трудно определить этот термин или хотя бы отграничить его от различных форм внутривидовых скрещиваний. *Употребление термина гибридизация безусловно оправдано в тех случаях, когда речь идет о скрещиваниях между особями различных семейств, родов или хороших видов.* Но в какой мере можно называть гибридизацией скрещивание между особями различных подвидов или просто отличающихся популяций одного вида?» (курсив наш – Л.Б. и С.Л.).

В известной статье (Bigelow 1965: 458) под гибридизацией понималось «<...> скрещивание между естественными популяциями, достаточно дивергентными, чтобы проявлять эффект генетической несовместимости, распознаваемой как таковой». Однако такое определение трудно использовать на практике (Woodruff 1973: 213). Е.Н. Панов (1989: 14) предложил ограничить применение этого термина к проблемам репродуктивной изоляции и видообразования.¹⁴ Мы принимаем этот разумный подход в контексте

проблемы границы вида, т.е. начиная со стадии «мегаподвидов», полувинов (*semispecies*)¹⁵ или зарождающихся видов (*in statu nascendi*).

Многие авторы (Woodruff 1973: 214; Harrison 1990, цит. по: Крюков 2000: 12; Dowling and Secor 1997: 595; Gardner 1997: 2; Arnold 2006: 25 и 192) под гибридизацией понимают скрещивание особей двух популяций (или групп популяций), различимых по одному или более наследственным признакам. Такое определение, по их мнению, универсально для любой концепции вида и не оперирует с таксономической оценкой форм.¹⁶ Это якобы позволяет избежать логически порочного круга, если под гибридизацией рассматривать только скрещивание видов, поскольку границы вида (по крайней мере, в биологической концепции) определяются нескрещиваемостью с близкородственными формами (см. также Майр 1968: 101). Однако это не так, поскольку наличие гибридизации само по себе ещё не отрицает видового статуса форм. Например, А.П. Крюков (2000: 43 и 45), несмотря на наличие устойчивых гибридных зон в Европе и Сибири, придаёт гибридизирующим серой и черной воронам статус видов. Это же он сделал и в отношении сорокопутов-жуланов (там же), придерживаясь так называемой филогенетической концепции вида, что соответствует рангу полувида в биологической концепции вида.¹⁷ На наш взгляд, под

¹⁴ Немного ранее Е.Н. Панов (1986: 224) определял гибридизацию как «<...> скрещивание особей, принадлежащих к разным популяциям, если между такими популяциями в норме имеется разрыв (хиатус) по каким-либо морфологическим признакам – будь то размерные характеристики, особенности окраски или различия в структуре кариотипа».

¹⁵ Понятие «*полувид*» (*semispecies*) было предложено Э. Майром (Mayr 1940: 256). Хотя термин вошёл в практику, особенно среди орнитологов (например, Short 1969a: 89; Степанян 1978: 1466; Haffer 1986: 178; Крюков 2000: 7), некоторые авторы (Key 1982: 441) считали его бесполезным. Близким можно считать понятие «*мегаподвид*» (*megasubspecies*), которым обозначают группы подвидов, образующие при контакте узкую гибридную зону и приближающиеся к статусу биологического вида, тогда как просто подвиды дают широкую зону интерградации (Haffer 1986: 178). «Неоперациональность» этих понятий отметил Е.Н. Панов (1989: 11).

¹⁶ На наш взгляд, данное определение весьма расплывчато и менее удачно, чем предложение Е.Н. Панова. Ранее А.П. Крюков (1990: 25) под гибридизацией понимал «<...> скрещивание особей из отчетливо различающихся популяций, независимо от их таксономического ранга». Близкое определение, но без концовки о таксономическом ранге, можно найти и у других авторов (Green 1996: 96). Отказ от оценки ранга таких популяций, как и от истории их контакта, т.е. различия интерградации или вторичного контакта форм (Woodruff 1973: 214), вряд ли можно приветствовать.

¹⁷ Согласно филогенетической концепции, вид – это наименьшая диагностируемая группа (*diagnosable cluster*) особей, связанных родством предка–потомка (Cracraft 1983: 170). Иначе говоря, популяции с апоморфными признаками признаются эволюционными единицами и таксономическими видами. Другие орнитологи-эволюционисты (Haffer 1986: 178; Панов 1993: 63 и 66) соотносят «филогенетический вид» с подвидом в рамках биологической концепции, а категорию полувида (или мегаподвида) приравнивают к эволюционной концепции вида. О возможности единой общей концепции вида см. de Queiroz (1999).

предложенное выше определение гибридизации можно подвести весьма широкий круг явлений, поскольку многие популяции *внутри* вида могут различаться хотя бы по одному наследственному признаку.

*Первичная интерградация*¹⁸ – первичный географически непрерывный переход между дивергирующими группами популяций (подвидами) в пределах ареала одного и того же вида (до их географического обособления). Термин был предложен в 1942 г. Эрнстом Майром (1947: 163, 1968: 296). Интерградация является результатом расселения вида и адаптации его локальных популяций к местным условиям с сохранением целостности вида за счёт потока генов между популяциями.

Вторичная интерградация – пространственное схождение ранее географически обособленных групп популяций вида (например, подвидов или полувидов).

Контактная зона – зона соприкосновения или перекрывания ареалов близко родственных видов.

Гибридная зона – контактная зона с признаками гибридизации. Иные определения приведены в соответствующем разделе.

Согласно Э. Майру (1947: 164, 1968: 297), систематики предпочитают называть зоны вторичной интерградации зонами гибридизации. Однако при вторичном контакте гибридизация может и не происходить, если сильно дивергировавшие в условиях географической изоляции группы популяций достигли уровня видов с надёжной репродуктивной изоляцией (см. также Майр 1971: 223). Поэтому, на наш взгляд, лучше разграничивать эти разные явления. В ряде случаев трудно провести чёткую грань между гибридизацией и вторичной интерградацией, поскольку это зависит от признания контактирующих форм подвидами или видами. В первую очередь это относится к ситуации с незавершённым видообразованием или к близко родственным видам с парапатрическими ареалами. Приведём несколько разных примеров.

У бескрылой акриды *Podisma pedestris* (Orthoptera, Acrididae) выявлены две хромосомные расы, которые различаются также по содержанию ядер-

ной ДНК, но не по внешним признакам. Полагают, что после окончания ледникового периода по мере потепления климата эти ранее аллопатрические расы стали заселять горный юг Франции, по крайней мере, по двум разным направлениям. Образовавшаяся после их встречи узкая гибридная зона шириной в 580–800 м и длиной в 140 км существует, по-видимому, более 8000 лет и поддерживается за счёт баланса между вселением рас в эту зону и отбором против гибридов, обусловленным генетической несовместимостью хромосомных рас. На основании опытов по скрещиванию предполагается, что свой вклад в пониженную жизнеспособность гибридов вносят почти 150 независимых локусов (Barton and Hewitt 1981a, 1981b: 378; Nichols and Hewitt, 1988: 40 и 47; Hewitt 1990: 1705–1706; Keller et al. 2008).¹⁹

Использование микросателлитов подтвердило наличие трёх чётких подвидов у западноамериканской неясыти *Strix occidentalis* и позволило очертить границы их распространения. Оказалось, что птицы северного и калифорнийского подвидов гибридизируют в узкой зоне интродукции и, возможно, являются разными видами (Barrowclough et al. 2005: 1117; Funk et al. 2008: 168). Заметная интродукция была обнаружена даже между географически изолированными северным и мексиканским подвидами, что свидетельствует о далёких залётах мигрантов в пределы другого подвида.

Аллозимный анализ показал, что горная и равнинная формы североамериканской безлёгочной саламандры (*Eurycea bislineata* complex), считавшиеся подвидами, генетически различны ($D=0.22$) и при отсутствии явных географических преград образуют узкую контактную зону практически без обмена генами. Это позволяет рассматривать их как разные виды, *Eurycea wilderae* и *Eurycea cirrigera* (Kozak and Montanucci 2001: 30).

Две кариологически различных формы с парапатрическим распространением были обнаружены у североамериканских ящериц *Sceloporus grammicus*. В контактной зоне шириной в 400 м были обнаружены гибриды первого поколения

¹⁸Обычно термин «интерградация» используется без эпитета «географическая» и включает как первичную, так и вторичную интерградацию. Этот же объём сохранился и при добавлении слова «географическая» (Key 1982: 430).

¹⁹Возникает законный вопрос, а не являются ли эти хромосомные расы разными криптическими биологическими видами?

(F_1) и беккроссы (B_1) с обеими формами. Однако следов интрогрессии не было, и обе формы сохраняют свои генетические (аллозимы) различия, что позволяет считать их молодыми криптическими видами (Hall and Selander 1973: 240).

Ранее, когда дунайский тритон считался подвидом гребенчатого тритона (*Triturus cristatus dobrogicus*), его контактную зону в Закарпатье с номинативным подвидом (Рис. 1) можно было вполне оправданно рассматривать как зону вторичной интерградации. Однако сейчас, когда вопрос об их видовом статусе практически ни у кого не вызывает сомнения, лучше говорить о парапатрической гибридизации *Triturus cristatus* и *Triturus dobrogicus* (Литвинчук и Боркин 2009: 154).

Интрогрессивная гибридизация (introgressive hybridization: Anderson and Hubricht 1938: 396), или *интрогрессия* (introgression) – постепенная инфильтрация генов одного вида в генный пул²⁰ другого за счёт повторных возвратных скрещиваний гибридов с родителями (беккроссинг).

Надо заметить, что в литературе практически все рассмотренные термины подвергаются различному толкованию, сомнению или критике. Например, даже сам термин «гибрид», поскольку он может ошибочно предполагать, что имеется лишь один гибридный фенотип, а не широкий спектр рекомбинантов, и в таком случае не лучше ли использовать частоты генотипов (Anderson and Hubricht 1938: 396; Barton and Hewitt 1985: 115). Термин «интрогрессия» нередко понимают очень широко, как обмен генами между любыми дифференцированными популяционными системами, включая расы и подвиды, и используют для довольно разных явлений (Schwenk and Spaak 1995: 467). Не всегда ясно, является ли клинальная изменчивость результатом первичной интерградации (дифференциации) или вторичной интерградации (Майр 1968: 297 и 305; Barton and Hewitt 1985: 133), хотя предлагаются методы их идентификации (Thorpe 1984).²¹ В ряде моделей

было показано, что даже очень крутые клины²² могут развиваться вдоль градиента среды без географической изоляции, а не как результат вторичного контакта (Clarke 1966: 401; Endler 1973: 249; Slatkin 1973: 752). Однако применение термина «интрогрессия» к первичной интерградации делает его бессмысленным (Dobzhansky 1953: 299). Ясно, что каждый случай требует внимательного изучения с использованием адекватных методов.

Несмотря на сложности, рассмотренные термины, если их правильно применять, в целом позволяют в логичной последовательности описывать процесс видообразования. В ходе начального расселения вида возникает его неоднородность на ареале (*первичная интерградация*). После периода географического обособления популяций (или их групп), например, в ледниковых рефугиумах, они проходят стадию вторичной экспансии и при встречном движении могут достичь друг друга (*вторичная интерградация*). В результате может образоваться *контактная зона*. Если дивергенция контактирующих популяций достигла видовой стадии, но без выработки полной репродуктивной изоляции, то в контактной зоне может происходить *гибридизация*, одним из результатов которой может стать проникновение генов через серию возвратных скрещиваний в родительские популяции (*интрогрессия*). Контактная зона превращается в *гибридную зону*.

Судьба же этой зоны, родительских видов и гибридов зависит от многих факторов (см. Barton and Hewitt 1985). Теоретически возможны несколько сценариев. Во-первых, гибридная зона может существовать весьма долго в случае равновесия между дисперсией (иммиграцией в зону) родительских видов, производством и расселением гибридов и отбором против последних. Во-вторых, она может исчезнуть, если репродуктивная изоляция между видами будет усиливаться. В-третьих, при ослаблении такой изоляции, вплоть до её полного разрушения, виды могут

²⁰Американские ботаники использовали термин «genoplasm». Близкого определения придерживался Ф.Г. Добжанский (Dobzhansky 1953: 298). Имеется и другое, более пространное толкование (Dowling and Secor 1997: 595): «интрогрессия – это перманентное инкорпорирование генов из одной группы дифференцированных популяций в другую, т.е. инкорпорирование чужих генов в новую репродуктивно интегрированную популяционную систему».

²¹На наш взгляд, в таких случаях лучше использовать нейтральный термин «переходная зона» (transition zone).

²²Сам термин *клина* (cline) был предложен Джулианом Хаксли (Huxley 1939: 493), который различал несколько её вариантов.

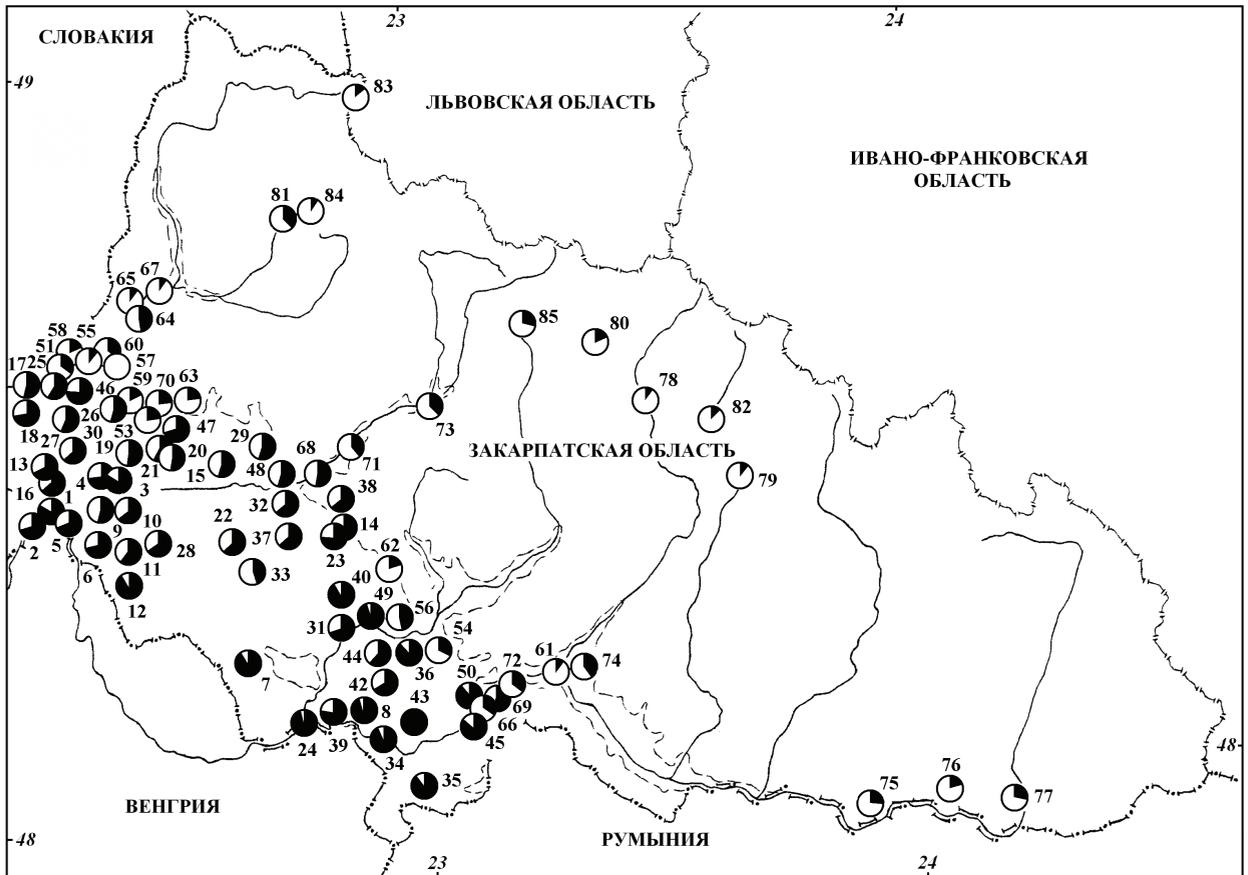


Рис. 1. Изменчивость гибридного индекса (величина сектора) по средним значениям индекса Pa/LiE у самок *Triturus dobrogicus* (номера выборок 1–50) и *T. cristatus* (51–85) в Закарпатской области Украины. Чёрный круг соответствует индексу, равному 0 (*dobrogicus*), а белый – 1 (*cristatus*); у гибридов F_1 он должен быть равен 0.5. С увеличением высоты значения индекса падают. Более подробно см. Литвинчук и Боркин (2009: 164).

Fig. 1. Hybrid scores based on mean Pa/LiE in females of *Triturus dobrogicus* (samples 1–50) and *T. cristatus* (samples 51–85) in Zakarpatskaya Province, Ukraine. Solid circle would be equal to 0 (*dobrogicus*), full open circle – 1 (*cristatus*), in hybrid F_1 0.5. Hybrid scores tend to be lower at higher elevations. More details in Litvinchuk and Borkin (2009: 164).

сливаться. В-четвертых, гибридная популяция может стать самостоятельным видом в случае селективного преимущества гибридов и её пространственной изоляции. Наконец, в-пятых, один из родительских видов может исчезнуть из-за поглочительного скрещивания.

Распространение межвидовой гибридизации в разных группах

Причины межвидовой гибридизации у животных могут быть весьма различными (Hubbs 1955: 17–18, 1961: 8–10; Майр 1968: 112, 1974: 91; Gardner 1997). Конечно, чтобы произошло само

скрещивание особей, они должны оказаться в одном месте и в одно время, т.е. виды должны быть хотя бы частично синтопичными и синхронными. Такая ситуация может возникать в случае постепенного, широкого перехода одного биотопа в другой (например, Montanucci 1983: 9), вдоль экологического коридора или вдоль границы разных биотопов (экотон), занимаемых видами, при естественном или антропогенном изменении ландшафтов, при естественных или искусственных инвазиях одного вида в ареал другого (например, залёты птиц, интродукции и т.д.). Гибридизации может способствовать и демографическая обстановка, как в случае недо-, так и перенаселения

(т.е. относительной редкости одного из видов), образования смешанных колоний, особенностей поведения (Hubbs 1961: 9; Панов 1986: 238, 1989: 59–61 и 320). Она может поддерживаться так называемым частотно-зависимым отбором (в пользу более редких аллелей) и т.д.

Общепринято, что в природе гибридизация у растений встречается гораздо чаще, чем у животных (например, Майр 1968: 115, 1974: 93). Как заметил известный американский ботаник Верн Грант (1984: 197):

«<...>. Несколько поколений ботаников считали, что гибридизация играет важную роль в эволюции растений <...>. А несколько поколений зоологов пришли к выводу, что гибридизация не играет важной роли в эволюции животных <...>».

В настоящее время от последнего мнения можно отказаться и межвидовую гибридизацию среди животных рассматривать как довольно обычное явление, хотя существенные различия в её частоте между ними и растениями сохраняются. Так, во флоре Соединённого Королевства гибридизация известна у 25% видов сосудистых растений, среди европейских бабочек такие виды составляют более 12%, а у европейских млекопитающих 6% (Mallet 2005: 3, Table 1). В отличие от наземной биоты, парадоксальная ситуация была обнаружена в морях. Здесь случаи гибридизации в группе растений и водорослей зарегистрированы значительно реже (6 против 94%), чем среди животных (Gardner 1997: 41, Table 1).

Таксономические группы животных, как и среди растений, весьма различаются по встречаемости межвидовой гибридизации. Среди позвоночных наиболее склонны к ней птицы. Общее число гибридизирующих видов в этом классе оценивается примерно от 10 до 19% мировой фауны (Панов 1989: 20; Grant and Grant 1992: 194; Aliabadian and Nijman 2007: 60).²³ Хотя достоверная статистика нам не известна, но судя по литературе, межвидовая гибридизация у амфибий²⁴ и рыб явно ниже, чем у птиц, но выше, чем у рептилий и млекопи-

тающих. Среди последних она чаще у грызунов, но встречается также в таких разных группах как сумчатые (Neaves et al. 2010), насекомоядные, приматы (Evans et al. 2001; Shurtliff 2011: 3) и киты (Gardner 1997: 41). Пресноводные рыбы по частоте гибридизации заметно превосходят морских (Hubbs 1955: 17). По нашим данным, среди амфибий Палеарктики межвидовая гибридизация выявлена в 9 из 51 таксона родового уровня (включая подроды и видовые группы); 24% видов парапатричны (Боркин и Литвинчук 2012: 44). В фауне бывшего СССР она обнаружена лишь в 4 из 10 родовых групп, хотя парапатрия существует в 6 из них.

Ранжирование позвоночных по встречаемости межвидовой гибридизации в целом не совпадает со средним уровнем дивергенции между видами (в пределах одного рода) в этих классах, оцениваемым по аллозимам с помощью так называемого генетического расстояния, D_{Nei} (Боркин и Литвинчук 2010: 241). Наименьшие межвидовые различия характерны для птиц ($D = 0.10$), примерно в три раза они сильнее у млекопитающих и рыб, в пять раз у рептилий и более чем в 10 раз у амфибий. Тем не менее птицы, дающие наибольшую частоту гибридизации, одновременно демонстрируют и самую низкую генетическую дивергенцию между видами (см. также Панов 1989: 38).

В классе насекомых гибридизация наиболее хорошо известна у прямокрылых (Hewitt 1990: 1705; Bridle et al. 2001: 1833), палочников (Bullini and Nascetti 1990: 1748; Mantovani and Scali 1992) и бабочек (Porter 1989; Sperling 1990: 1790; Sperling and Harrison 1994: 409; Jiggins et al. 1996, 1997; Porter et al. 1997; Gompert et al. 2008: 5241). Некоторые из них представляют собой детально изученные примеры, попавшие в обзоры (Hewitt 1990, Table 1; Mallet 2005, Table 1).²⁵ Межвидовая гибридизация довольно обычна у муравьёв (Feldhaar et al. 2008:

²³Любопытно, что Э. Майр (1968: 113, 1974: 85), сам известный орнитолог, относил птиц к животным с низкой частотой гибридизации.

²⁴ 20 августа 1991 г. в Венгрии в рамках 6-го съезда Европейского герпетологического общества прошёл рабочий семинар «Экологические аспекты гибридизации амфибий». 3 января 1994 г. в Аделаиде, Австралия в рамках Второго всемирного конгресса по герпетологии состоялся симпозиум «Гибридизация и систематика в герпетологии» (см.: Israel Journal of Zoology, 1996, vol. 42, n. 2, p. 91–202).

²⁵ 6 июля 1988 г. в Ванкувере, Канада прошёл специальный симпозиум «Эволюционное значение гибридизации и интрогрессии у насекомых» (см.: Canadian Journal of Zoology, 1990, vol. 68, n. 8, p. 1697–1805).

2892, Table 1), встречается в отрядах Coleoptera (Mossakowski et al. 1990: 1783), Homoptera и Hemiptera (O'Rourke 1980: 1110; Spence 1990: 1770 и 1779; Klingenberg et al. 2000: 756), а также Diptera (Gooding 1990). В обширном и хорошо изученном роде *Drosophila* природные гибриды найдены лишь между 9 парами видов, хотя лабораторные скрещивания охватили 191 вид в 266 комбинациях (Kaneshiro 1990: 1800; Lopart et al. 2005: 2602). В целом уровень гибридизации среди дрозофил оценивается в 1% (Mallet 2005, Table 1). Выявлены десятки клональных видов насекомых гибридного происхождения (Bullini and Nascetti 1990).

Гибридизация обнаружена среди различных паразитических червей, включая трематод, цестод, моногеней, нематод, а также у паразитических простейших (Chilton et al. 1997; Huysse et al. 2009; Detwiler and Criscione 2010). У пресноводных беспозвоночных она обычна у дафний, но редка в родах *Bosmina*, *Simocephalus*, *Pleuroxus* и неизвестна в ряде групп ветвистоусых рачков Cladocera (Hebert 1985: 216; Schwenk and Spaak 1995: 468 и 476; Taylor et al. 2005: 526; Petrusek et al. 2008: 2931), по-видимому, нередка у раков (Perry et al. 2001a: 1664), найдена у лёгочных моллюсков (Межжерин и др. 2010: 145). Среди многочисленных и разнообразных морских беспозвоночных животных зарегистрирован лишь 51 случай гибридизации между видами (Gardner 1997: 39, Table 1; Foltz 1997). Однако 98% из них падает на иглокожих (морские ежи и морские звёзды), двустворчатых и брюхоногих моллюсков, а также ракообразных из отрядов Decapoda и Isopoda. Гибридизация и гибридные виды обнаружены среди кораллов (Gardner 1997: 53–54; Diekman et al. 2001: 230; Vollmer and Palumbi 2002; Mcfadden and Hutchinson 2004: 1495; Willis et al. 2006). Для очень многих крупных групп беспозвоночных случаи межвидовой гибридизации пока неизвестны. Следует, однако, учитывать, что разработанность их систематики на видовом уровне значительно уступает позвоночным или некоторым группам насекомых, а изучение процессов видообразования с помощью современных методов у большинства групп беспозвоночных пока только начинается, на что указывал ещё Э. Майр (1968: 112).

Полагают (Hubbs 1955: 18; Майр 1968: 105 и 113, 1974: 91), что более частая гибридизация может быть связана с наружным оплодотворением,

как это наблюдается у рыб и амфибий. Однако это вряд ли является единственным фактором, что видно у амфибий (Майр 1968: 113, 1974: 91). У морских сидячих организмов с наружным оплодотворением, у большинства из которых нет специального брачного поведения, гибридизации должен способствовать широкий пассивный разнос гамет. Тем не менее она нередка и среди десятиногих раков со сложным брачным ритуалом (Gardner 1997: 33 и 40).

Действительно, способность видов к гибридизации может заметно различаться даже у относительно близких таксономических групп. Так, жабы, иногда из разных видовых групп *Bufo* (подродов или родов), могут легко скрещиваться в лаборатории и природе. Виды так называемых зелёных лягушек (группа *Rana esculenta*), выделяемых сейчас в род *Pelophylax*, легко скрещиваются в эксперименте, реже в природе (описаны даже виды гибридного происхождения). Однако у не менее многочисленных бурых лягушек (группа *Rana temporaria*) природные гибриды не выявлены, а лабораторные, как правило, нежизнеспособны (Боркин 1999: 14).

В классе птиц гибридизация не зарегистрирована для ряда обширных семейств, однако, возможно, это связано с неполнотой наших знаний. Например, виды открытых ландшафтов более доступны детальному изучению, чем лесные. С другой стороны, выяснилось, что семейства с моногамными видами могут опережать по частоте гибридизации семейства птиц с «неразборчивым» половым поведением (промискуитет), хотя ранее считалось наоборот (Панов 1989: 24–25; Aliabadian and Nijman 2007: 60).

Обращают внимание также на то, что межвидовая гибридизация чаще встречается там, где экологические условия подвергаются заметным изменениям, например, в северных регионах с резкими колебаниями климата и трансформацией ландшафтов в четвертичном периоде, по сравнению с более устойчивыми тропиками (Hubbs 1961: 10; Майр 1968: 115; Панов 1989: 21). С этим согласуется и меньшая встречаемость гибридизации в морях, где экологические условия более стабильны (Hubbs 1955: 18; Gardner 1997: 3). Однако, с другой стороны, следует учитывать несравненно лучшую изученность животных во внетропической части Северного полушария (Серебровский 1935: 53; Панов 1989: 22) и на суше.

Категории гибридизации

В 1942 г.²⁶ Э. Майр (1947: 394) предложил различать две категории гибридизации: *симпатрическую* и *аллопатрическую*.²⁷ К первой он отнёс все случаи гибридизации, обусловленные разрушением механизмов, препятствующих неограниченному спариванию между видами. Так, два хороших вида, сосуществующие на обширных частях своих ареалов и обычно не скрещивающиеся, могут давать случайных гибридов. Аллопатрическая гибридизация обусловлена разрушением механизмов, препятствующих свободному расселению видов. В первую очередь эта категория включает скопления гибридов (*hybrid swarms*), возникающие из-за преждевременного разрушения какой-либо географической преграды в пограничной зоне, где встречаются ареалы двух не вполне разделённых видов. Позднее, в 1965 г. Э. Майр (1968: 297) опубликовал не менее расплывчатую формулировку:

«Скрещивание между **двумя прежде изолированными популяциями в зоне контакта** было названо *аллопатрической гибридизацией* (Майр, 1942). Этот термин обладает теми же недостатками, что и любое другое приложение термина «гибридизация» к скрещиванию между индивидуумами одного и того же вида, сколь бы они не были несходными фенотипически. В тех случаях, когда скрещивающиеся популяции еще не достигли уровня вида, иногда надежнее использовать более нейтральный термин *вторичная интерградация*» (курсив оригинала; полужирный шрифт наш – Л.Б. и С.Л.).

²⁶В книгах Э. Майра американское издание «Systematics and the origin of species» (New York, Columbia University Press) датируется 1942 г., но в русском издании этой книги (Майр 1947: 2) указан 1944 г.

²⁷Эдгар Андерсон (Anderson 1953: 293) параллельно использовал понятия *симпатрической* и *аллопатрической* интрогрессии.

²⁸Для обозначения встречаемости (или нет) разных видов в одном и том же местообитании были предложены (Rivas 1964: 42) термины *синтопичный* (*syntopic*) и *аллотопичный* (*allotopic*).

²⁹К истинной аллопатрической гибридизации можно относить случаи, возникающие в результате естественной или искусственной инвазии вида в чужой географически явно удалённый ареал (например, залёты птиц или бабочек; различные интродукции – см. с. 89 и 127).

³⁰Термин *парапатрия* (*parapatry*) был предложен американским зоологом-герпетологом Хобартом Смитом в 1955 г. (см. Smith 1965: 57) как особый случай аллопатрии. Затем парапатрию стали трактовать как особый случай симпатрии (Key 1968: 22; Woodruff 1973: 215), поскольку наличие контакта уже предполагает хотя бы небольшое перекрывание в пространстве. Различают три категории парапатрии (Key 1982: 432; Haffer 1986: 170). При *экологической* парапатрии (*ecological parapatry*) соприкасающиеся границы видов связаны с резкими различиями в местообитаниях, что может усиливаться конкуренцией между видами. *Гибридизационная* парапатрия (*hybridization parapatry*) обусловлена тем, что более или менее свободно спаривающиеся формы не дают фертильных гибридов или же фертильность у них понижена. *Конкурентная* парапатрия (*competition parapatry*) образуется за счёт конкурентного исключения видов в однородной зоне из-за их близких экологических требований (Haffer 1986: 171).

В качестве хорошо изученного примера аллопатрической гибридизации он привёл случай с серой (*Corvus corone*) и чёрной (*Corvus cornix*) воронами (см. также Майр 1974: 245). Однако сам термин явно неудачен, так как несёт в себе логическое противоречие. Для скрещивания виды должны встречаться вместе на одной территории, в одном и том же местообитании²⁸ и в одно и то же время, что не предполагает аллопатрии. Поэтому выделение аллопатрической гибридизации не имеет смысла как противоречащее термину аллопатрия (Bigelow 1965: 455; Key 1982: 430; Крюков 2000: 13).²⁹ Заметим, что сам Э. Майр (1971: 223) различал 5 типов «аллопатричности», четыре из которых признают контакт популяций и скорее относятся к парапатрии.³⁰

Рассматривая гибридизацию как популяционное явление, Э. Майр (1968: 103) выделил пять её типов (см. также Gardner 1997: 5).

1) Случайное скрещивание симпатрических видов с появлением стерильных или нежизнеспособных гибридов.

2) Случайное или частое появление плодовитых гибридов между симпатрическими видами, способными к возвратному скрещиванию.

3) Образование вторичной зоны контактов и частичного перекрывания у двух первоначально изолированных популяций с неполной репродуктивной изоляцией.

4) Скопления гибридов, возникающие в результате полного локального нарушения репро-

дуктивной изоляции между симпатрическими видами.

5) «Возникновение в результате гибридизации и последующего удвоения числа хромосом (аллополиплоидия, распространенная главным образом у растений) нового видового единства».

Американский орнитолог Лестер Шорт (Short 1969a) выделил шесть категорий гибридизации. Это –

1) редкая гибридизация (infrequent and rare hybridization);

2) зоны перекрывания и гибридизации (zones of overlap and hybridization), в которых родительские виды сосуществуют с гибридами;³¹

3) гибридные зоны, где встречаются только гибриды;

4) гибридные скопления (hybrid swarms);

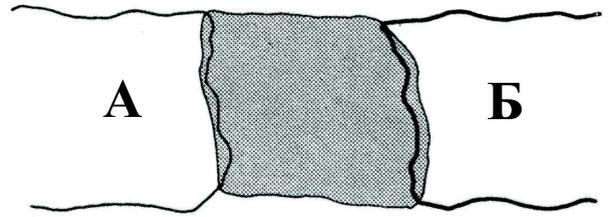
5) комбинации предыдущих и

6) кольцевое (circular) перекрывание.

Эта схема в несколько изменённом виде была принята отечественными орнитологами (Панов 1986: 227; Крюков 1990: 28), хотя и подверглась критике (Панов 1989: 17).

Вскоре в соответствии с пространственными взаимоотношениями видов было выделено три типа гибридизации в природе (Woodruff 1973: 215, Table 2). При аллопатрической гибридизации, которая соответствует гибридной зоне Л. Шорта, виды разделены зоной, заселённой только гибридами (Рис. 2). В случае парапатрической гибридизации границы ареалов родительских видов находятся в контакте, а особой зоны, населённой только гибридами, нет (Рис. 2). Наконец, симпатрическая гибридизация означает широкое перекрывание ареалов. В свою очередь, она может быть разделена на три варианта (Рис. 3): периферическая – гибридизация происходит на периферии ареала одного из видов; широкая – по всей зоне перекрывания ареалов (соответствует зоне перекрывания и гибридизации Шорта), и локализованная – скрещивание идёт лишь на отдельных, изолированных участках зоны симпатрии.

АЛЛОПАТРИЧЕСКАЯ



ПАРАПАТРИЧЕСКАЯ

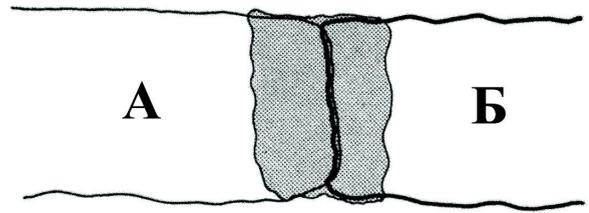


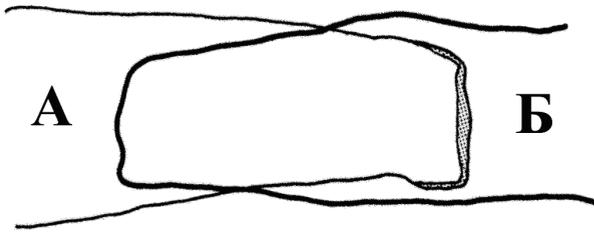
Рис. 2. Аллопатрическая и парапатрическая гибридизации (по: Woodruff 1973: 215, с изменениями). А и Б – ареалы двух таксонов; серым цветом обозначена зона встречаемости гибридов.

Fig. 2. Allopatric and parapatric hybridization (Woodruff 1973: 215, with modifications): A and B are the geographic ranges of two taxa; the zone of hybrid occurrence is shaded.

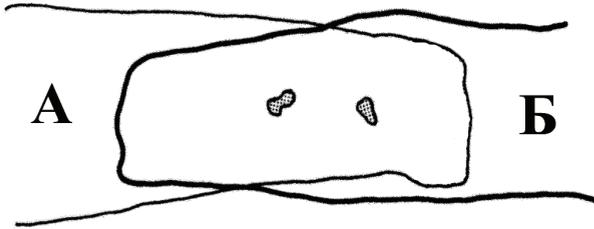
На практике разделение алло- и парапатрической гибридизации имеет определённые сложности. Так, не всегда ясно, где кончается собственно гибридизация и начинается интрогрессия генов в популяции родительских видов: считать ли гибридами только особей первого и второго поколений (F_1 , F_2 и B_1). Приведём хорошо изученный случай гибридизации в группе гребенчатых тритонов (Литвинчук и Боркин 2009: 157), виды которых, нередко объединяемые в надвид (superspecies) *Triturus cristatus*, в различных попарных комбинациях образуют парапатрические контактные зоны (Arntzen 1995: 29, Fig. 4). В Закарпатской области Украины дунайский (*Triturus dobrogicus*) и собственно гребенчатый (*Triturus cristatus*) три-

³¹В зоне перекрывания и гибридизации совместная доля родителей должна составлять не менее 5%, а в гибридной – менее 5% (Short 1969a: 89 и 92). Ясно, что это – весьма условный критерий, и между обеими категориями могут существовать переходы. Поэтому другие авторы (Moore 1977: 263) отнесли их к единой гибридной категории. Тем не менее данный термин используется в ряде работ (Haffer 1986: 178; Howard 1986: 34; Панов 1989: 19; Howard and Waring 1991: 1120; Блинов и Крюков 1992: 1085; Уфыркина и др. 1995: 883), в том числе как «зона симпатрии и гибридизации» (Johnson and Johnson 1985: 2 и 5; Крюков и Блинов 1989: 128; Крюков 1990: 28; Блинов и др. 1992: 97) или как «зона гибридизации и перекрывания» (Harrison and Arnold 1982: 549; Ross and Harrison 2002: 2305).

СИМПАТРИЧЕСКАЯ (1)



СИМПАТРИЧЕСКАЯ (2)



СИМПАТРИЧЕСКАЯ (3)

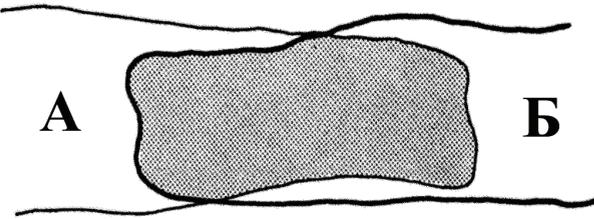


Рис. 3. Три варианта симпатрической гибридизации (по: Woodruff 1973: 215, с изменениями). 1 – периферическая, 2 – локализованная и 3 – широкая; серым цветом обозначена зона встречаемости гибридов.

Fig. 3. Three types of sympatric hybridization (Woodruff 1973: 215, with modifications): 1 – at range periphery, 2 – localized, and 3 – widespread; the zone of hybrid occurrence is shaded.

тоны пространственно обособлены территорией шириной не менее 3–5 км, что можно рассматривать формально как признаки «аллопатрической» зоны, где гибриды также не обнаружены. Однако гибриды F_2 и B_1 были выявлены в соседних к этой «ничейной» полосе популяциях, что позволяет считать гибридную зону «парапатрической». Это подтверждается находкой единственной особи F_1 вместе с гребенчатым тритоном (Морозов-Леонов и др. 2003: 89). Более того, на западе Румынии было обнаружено синтопичное обитание *Triturus dobrogicus* и *Triturus cristatus* (Wallis and Arntzen 1989: 101, Table 1, Fig. 2, пункты 33 и 34), что подтверждает парапатричный характер их гибридизации. Возможно, подобная смешанная популяция

существовала ранее в закарпатском селе Минай. Однако подобные находки в комплексе *Triturus cristatus* всё же скорее являются исключением, чем правилом (Литвинчук и Боркин 2009: 175).

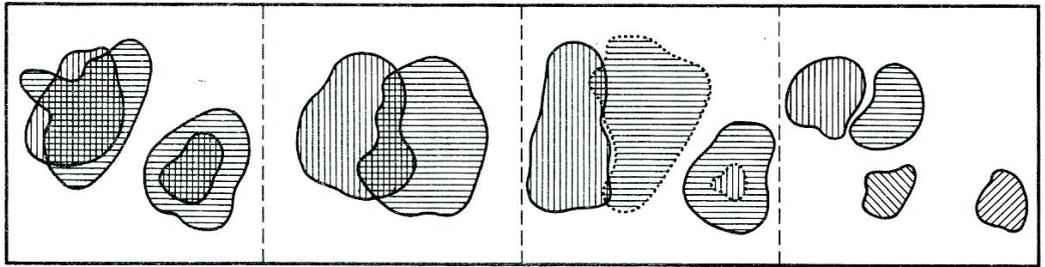
Нами (Боркин и Даревский 1980) было предложено различать три ранга гибридов. Во-первых, это – *единичные гибридные особи* как результат случайной гибридизации. Во-вторых, это – *гибридные популяции или зоны* как результат массового взаимодействия между контактирующими видами. К третьей категории были отнесены *гибридогенные виды*, т.е. стабилизированные совокупности популяций и/или клонов, эволюирующие независимо от других видов и имеющие таксономический статус.

Е.Н. Панов (1989: 10) выделял *эпизодическую* (случайную), *регулярную* ограниченную, а также *массовую* (интрогрессивную) гибридизацию, рассмотрев их в контексте расположения ареалов (Рис. 4). Он также отметил, что между этими категориями нет резкой границы (там же, с. 36).

Другая классификация (Allendorf et al. 2001: 616) включает шесть типов межвидовой гибридизации, среди которых первые три считаются естественными, а возникновение остальных связывается с деятельностью человека, хотя они вполне могут реализовываться и в природе. Первый тип – это *таксон гибридного происхождения*. Второй тип составляет *интрогрессия*, возникшая в результате случайной гибридизации между симпатрическими видами, ведущей к «просачиванию» нейтральных и взаимно выгодных генов. Под третьим типом понимается *узкая гибридная зона*. Четвёртый тип образует *гибридизация без интрогрессии*. В этом случае аборигенные виды обитают совместно, широко скрещиваются, но далее гибридов первого поколения (F_1) гибридизация, как правило, не идёт. К пятому и шестому типам принадлежат соответственно *широкая интрогрессия* (гибридизация) и *полное смешивание*, возникающие после интродукции одного из видов.

Случайная гибридизация

К этой категории обычно относят случаи обнаружения единичных или редких гибридов между двумя симпатрическими видами. Однако эпизодическое скрещивание может происходить и между пара- или аллопатрическими видами (Панов 1989: 10; см. Рис. 4). По мнению Э. Майра



	Симпатрия	Семисимпатрия	Парапатрия	Аллопатрия
Полная репродуктивная изоляция	1. Синвиды/транссекторы Виды		2. Паравиды/парасекторы Виды	3. Алловиды/аллосекторы Виды или подвиды?
Эпизодическая (случайная) гибридизация	4. Случайная симпатрическая гибридизация Синвиды/транссекторы Виды		5. Случайная гибридизация при парапатрии Паравиды/парасекторы Виды или полуvidы	6. Случайная аллопатрическая гибридизация Алловиды/аллосекторы Подвиды или виды?
Регулярная ограниченная гибридизация	7. Зона перекрывания ареалов с гибридизацией —/транссекторы Полуvidы		8. Регулярная гибридизация при парапатрии —/парасекторы Полуvidы	9. Регулярная гибридизация при алло- или аллопарапатрии —/аллосекторы Полуvidы
Массовая (интрогрессивная) гибридизация	10. Скопление гибридов Квазивиды Подвиды/??	11. Широкая гибридная зона Члены бывшего единого вида (ex-conspecies) Подвиды		12. Узкая гибридная зона Мегалоподвиды
				13. Гибридная популяция в ареале одной из двух аллопатрических близкородственных форм Полуvidы

Рис. 4. Категории гибридизации и соотношения ареалов видов (по: Панов 1989: 10).

Fig. 4. Categories of hybridization and relations between species' geographical ranges (from Panov 1989: 10).

(1968: 104), случайная гибридизация очень редка среди птиц (1 гибрид к 60 000 особей по коллекциям) и млекопитающих (6 к 100 000), она ещё реже среди рептилий,³² но заметно чаще встречается у амфибий и рыб. По другим данным (Крюков 1990: 25), случайная гибридизация отмечена у 3% видов птиц. По подсчётам Е.Н. Панова (1989: 19), число таких видов равно 489 и их гораздо больше, чем видов, дающих широкую гибридизацию на стыке ареалов. Спорадическая гибридизация происходит у гавайских дрозофил (Kaneshiro 1990: 1802–1803), где у двух пар видов гибриды составили 1.1% (6 на 534 особи) и 2% (4 / 180).

В отличие от традиционного мнения, что случайная гибридизация не имеет каких-либо эволю-

ционных последствий, Е.Н. Панов (1989: 19, 31 и 376) полагал, что при некоторых обстоятельствах она может перерасти в массовую гибридизацию, приводящую к формированию жизнеспособных гибридных популяций, например между серебристой чайкой (*Larus argentatus*) и бургомистром (*Larus hyperboreus*). Возможно, такой случай наблюдается и среди четырёх видов рачков комплекса *Jaera albifrons*, обитающих на литорали Западной Европы. В смешанных популяциях доля гибридов невелика (не более 1%), и на 1748 особей пришлось лишь 11 гибридов. Однако в трёх из нескольких сотен пунктов гибриды составляли до трети выборки (Solignac 1982: 396). Среди морских животных случайная гибридизация со-

³²Позже (Майр 1974: 85) для млекопитающих, птиц и рептилий «в качестве грубой оценки» частота гибридизации была оценена как 1 гибрид на 50 000 особей.

ставляет две трети от зарегистрированных 102 фактов гибридизации (Gardner 1997: 15). Случайная гибридизация между двумя симпатрическими видами кенгуру, возможно, вызвана колебаниями в численности видов, что в свою очередь обусловлено колебаниями в осадках (Neaves et al. 2010: 509). Даже низкий уровень гибридизации может привести к существенной интрогрессии генов (Goodman et al. 1999: 355). При оценке частоты гибридизации необходимо также учитывать возможность её колебаний. Так, например, если в 1967 г. гибриды между макрелями *Scomberomorus commerson* и *Scomberomorus guttatus* составляли 68 и 59% от выборок в двух заливах, то в 1968 г. лишь 0 и 5.6%, т.е. число гибридов упало на 100 и 91% (Gardner 1997: 19).

Гибридные зоны

Гибридные зоны, возникающие при вторичном контакте, привлекают пристальное внимание эволюционистов уже в течение нескольких десятилетий (Bigelow 1965; Майр 1968: 300; White 1968; Key 1968, 1982; Woodruff 1973; Moore 1977; Barton 1979, 2001; Barton and Hewitt 1981c, 1985, 1989; Harrison 1986; Панов 1986, 1989, Hewitt 1989, 1990, 1996, 2001, 2011; Крюков 1990, 2000; Smith 1992; Gardner 1997; Arnold 2006). Изучение таких зон позволяет понять взаимодействие дивергентных генотипов, механизмы видообразования, а также работу естественного отбора. Не зря их называют «природными лабораториями для эволюционных исследований» (Barton and Hewitt 1989: 497) или «окнами в эволюционный процесс» (Harrison 1990). Упрощённо говоря, гибридные зоны – это районы, где «генетически отличные популяции»³³ встречаются, спариваются и производят гибридов» (Barton and Hewitt 1985: 113, 1989: 497). Однако ранее эти же авторы определяли гибридную зону как «узкую клину, поддерживаемую некоторой гибридной неприспособленностью» (Barton and Hewitt 1981c: 109), т.е. сводили понятие к варианту узкой клинальной зоны (см. ниже). Предлагалось также сходное понимание гибридных зон как «узких поясов, внутри которых имеется сильно увеличенная вариабельность по приспособленности» (Endler 1977; цит. по: Barton and Hewitt 1981c: 109).

Всё же шире распространено другое определение: гибридные зоны представляют собой области, где скрещиваются генетически различающиеся группы организмов, давая хотя бы часть смешанного потомства (Harrison 1990: 72, цит. по: Gardner 1997: 2; Arntzen and Wallis 1991: 808; Крюков 2000: 13), или близкое к нему (Jiggins and Mallet 2000: 250). В отличие от случайной симпатрической гибридизации, в гибридных зонах ареалы видов чаще всего соприкасаются или слегка заходят друга за друга (парапатричны). Иногда относительно небольшое (по сравнению с ареалами целиком) перекрывание ареалов называют *семисимпатрией* (например, Панов 1989: 10; Крюков 1990: 28). Известны также случаи *симпатрической* гибридной зоны (Green 1984, 1996: 98; см. с. 108). А.П. Крюков (1990: 28) разработал наиболее детальную классификацию гибридных зон из 9 категорий, наметив их взаимоотношения (Рис. 5).

Иногда одна и та же пара видов может давать несколько географически обособленных гибридных зон. Если, например, у североамериканских птиц-древесниц рода *Dendroica* они примерно одинаковы по ширине (Rohwer et al. 2001: 415), то у европейских жерлянок различны (Szymura 1993: 263; см. с. 100 и 108). Три гибридных зоны между сорокопутами *Lanius collurio* и *Lanius phoenicuroides* также своеобразны. В южном Прикаспии имеется перекрывание их ареалов и скопление гибридов, на севере Прикаспия обнаружена разреженная популяция, стабилизированная по промежуточному фенотипу, а в центре самой большой зоны на востоке Казахстана большинство птиц представлено промежуточными фенотипами, доля которых уменьшается по мере удаления от центра зоны (Крюков 2000: 17).

Размер гибридных зон заметно варьирует от 100 м в ширину до нескольких сотен километров в длину (Майр 1968: 304; Barton and Hewitt 1985: 113; Hewitt 1990, Table 1) с максимумом у птиц свыше 2000 км (Панов 1989: 16). Так, длина гибридной зоны между двумя видами австралийских квакш рода *Litoria* составляет около 100 км при ширине от 4.5 до 11 км (Watson 1972: 432), а у европейских жерлянок *Bombina bombina* и *Bombina variegata* простирается на 3000–4000 км при ширине в Польше около 6 км (Szymura and Barton 1991: 237; Szymura 1993: 271 и 275).

³³Или «два таксона» (Hewitt 1990: 1704).

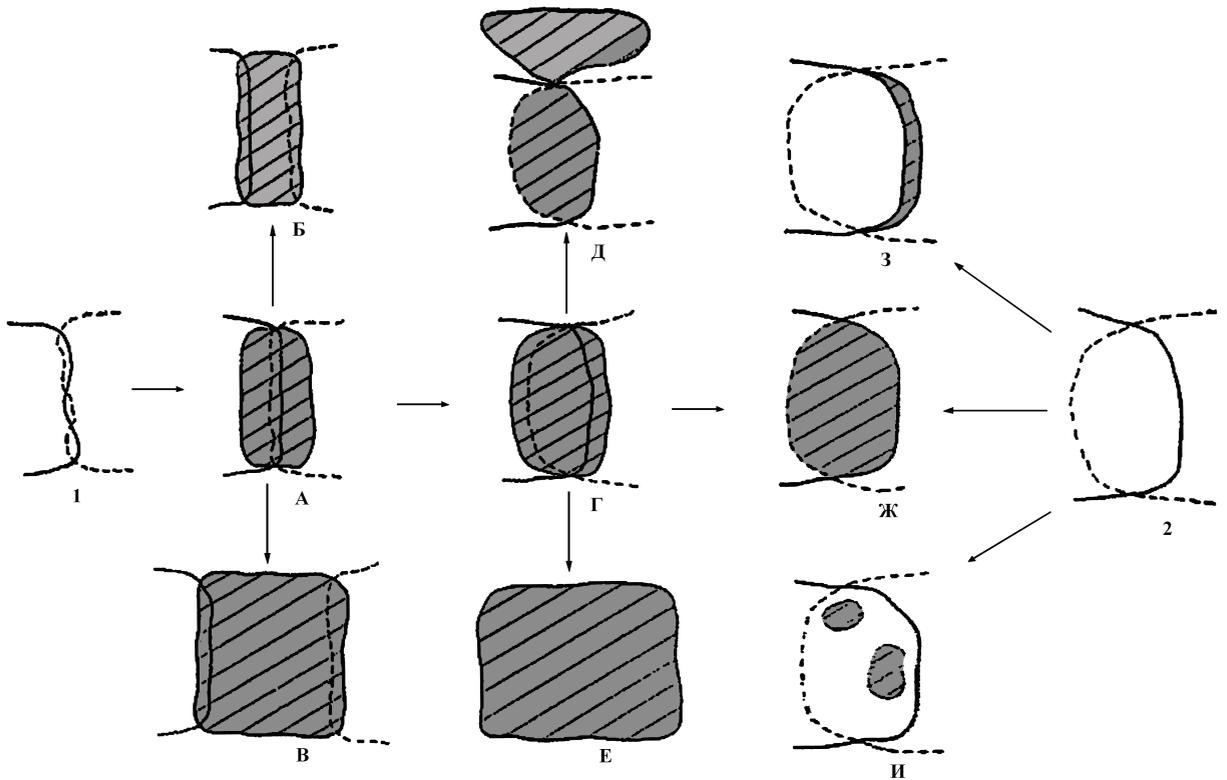


Рис. 5. Гибридные зоны и их развитие (по: Крюков 1990: 28). Исходные ситуации: 1 – парапатрия и 2 – семипатрия. Гибридные зоны: А – парапатрическая гибридная зона, В – ситуация «репродуктивного самоуничтожения», В – аллопатрическая гибридная зона, Г – зона симпатрии и гибридизации, Д – стабилизация гибридной популяции, Е – слияние исходных форм, Ж – широкая симпатрическая зона, З – периферическая симпатрическая зона, И – локализованная симпатрическая зона (скопление гибридов).

Fig. 5. Hybrid zones and their evolution (from Kryukov 1990: 28). Initial situations: 1 – parapatry, and 2 – semipatry. Hybrid zones: А – parapatric hybrid zone, В – a case of “reproductive self-destruction”, В – allopatric hybrid zone, Г – zone of sympatry and hybridization, Д – stabilization of hybrid population, Е – fusion of initial forms, Ж – widespread sympatric zone, З – peripheral sympatric zone, И – localized sympatric zone (hybrid swarms).

Гибридная зона между японскими журами шириной 1 км в длину достигает 10 км (Sota and Kubota 1998: 1507). Между воронами в Европе она проходит от Шотландии до Италии при ширине 65–150 км (Крюков 2000: 19). Однако обычно говорят о ширине зоны, которая у птиц может занимать от 1 км до 1000 км (Крюков 1990: 29). Среди 19 наиболее изученных гибридных зон у различных животных ширина зоны составляла от 1 до 150 км, а между «хромосомными расами» ящерицы *Sceloporus grammicus* в Мексике всего лишь 0.2 км (Barton and Hewitt 1985, Table 1). Обращает на себя внимание узость зон у многих амфибий: от 730 м до 36 км (Watson 1972: 432; Littlejohn and Watson 1977: 848; Blackwell and Bull 1978: 22; Woodruff 1981: 175; Barton and Hewitt 1985, Table 1; Kocher and Sage 1986: 23; Good 1989:

742; Szymura 1993: 277; Alexandrino et al. 2005: 1342; Литвинчук и Боркин 2009: 158). Среди рыб гибридизация может быть *локальной*, охватывая одно озеро или часть реки, *линейной* вдоль реки или *широкой* в рамках речного бассейна (Smith 1992: 44). Несмотря на вариабельность, всё же принято различать *узкие* и *широкие* гибридные зоны, хотя различия между ними условны.

Одна и та же ширина зоны для подвижных видов, способных к дальним перемещениям, может считаться узкой, а для оседлых и малоподвижных животных она будет широкой. Действительно, способность к расселению у прыгающей саранчи, лягушек или мышей весьма различна, но всё же явно меньше, чем у летающих жуков, бабочек или птиц. В целом имеется корреляция между шириной гибридной зоны и способностью к расселению

вида (Hewitt 1990: 1711). Эта зависимость видна на примере различных представителей Canidae в Северной Америке. Так, между более мелкими видами (лисицы *Vulpes macrotis* и *Vulpes velox*) со средним расстоянием расселения около 11 км зона гибридизации охватывает несколько сотен километров, тогда как между крупными (волк и койот) несколько тысяч; у койотов среднее расстояние расселения составляет 50–100 км (Mercure et al. 1994: 1313 и 1323).

Оценка ширины гибридной зоны также зависит от используемых критериев и признаков (Крюков 1990: 29). Полагают (Short 1969a: 92; Harrison 1990: 72, цит. по: Gardner 1997: 2), что гибридная зона должна включать только гибридов, пространственно обособляя родительские виды. Однако зоны интрогрессии генов в популяции видов могут быть значительно шире, чем зона собственно гибридизации этих видов, определяемая наличием первых двух поколений гибридов. Так, в гибридной зоне между жерлянками в Польше 90% изменений по диагностическим локусам (ферменты) происходит на расстоянии около 6 км, хотя «чужие» аллели были найдены в 38 км от середины зоны (Barton and Hewitt 1989: 499). Широкий «хвост интрогрессии» (до 125 км) был найден и по обе стороны узкой гибридной зоны бабочек *Pontia daplidice* и *Pontia edusa* в Италии (Porter et al. 1997: 1566). Идентификация зон по внешним (например, окраска), ядерным или митохондриальным маркерам может приводить к неодинаковым результатам. Например, чужеродная мтДНК проникает на 750 км от гибридной зоны между двумя видами домашних мышей, ширина которой по ядерным генам была определена в 50 км (Gyllenstein and Wilson 1987: 27). Ширина гибридной зоны между двумя парапатрическими подвидами³⁴ нелетающей луговой саранчи *Chorthippus parallelus* в Пиренеях оценивается от 0.6 км (по ядрышковому организатору) до 2.1 км (брачная песнь) и 15–20 км (эстераза Est-2). Между жерлянками в Польше она равна 5.5–7.3 км по разным ферментам,

а между домовыми мышами *Mus musculus* и *Mus domesticus* составляла от 2 км до 20–40 км по разным признакам (Hewitt 1989, Table 2).

Если ширина гибридной зоны не всегда адекватно измерена даже для многих наземных животных, то для большинства случаев в море она просто неизвестна. Имеющиеся данные также говорят о её высокой вариабельности (Gardner 1997: 35). Максимальная ширина зоны зарегистрирована между европейскими мидиями *Mytilus edulis* и *Mytilus galloprovincialis* (1000 км), американскими двустворками *Mercenaria mercenaria* и *Mercenaria campechiensis* (1100 км), а также европейскими равноногими рачками комплекса *Jaera albifrons* (1200 км).³⁵ Следует также заметить, что, в отличие от наземных, гибридные зоны в водоёмах для пелагических животных, например, для планктона, имеют трёхмерное измерение и, по-видимому, менее стабильны (Petrušek et al. 2008: 2939). Это делает их ещё более сложными в плане возможного пространственного и генетического анализа.

Ширина гибридной зоны между двумя видами на разных участках может заметно варьировать. Так, полоса со встречаемостью гибридов не менее 1% на разных участках гибридной зоны серой и чёрной ворон достигала в ширину от 20–30 км до 400 км (Крюков и Блинов 1989: 133; Блинов и Крюков 1992: 1085). Между «подвидами» саранчи *Chorthippus parallelus* ширина зоны составляла на западе Пиренеев от 9.7 до 11.3 км, а на востоке 42.3 км (Vasquez et al. 1994: 442). У хорошо изученных жерлянок она также колеблется. В предгорьях Карпат на юге Польши она равна около 6 км (Szymura and Barton 1991: 253; Szymura 1993: 271), на западе Украины 2.3 км во Львовской области (Yanchukov et al. 2006: 590) и 1–5 км в Закарпатской области (Халтурин и др. 2001: 313). Однако в Хорватии (Пещеница) достигает почти 10 км (MacCallum et al. 1998: 228), а в Румынии доходит даже до сотни километров (Vines et al. 2003: 1880).

Большинство гибридных зон являются узкими по отношению к величине ареалов у вовлечённых

³⁴Оба «подвида» были первоначально описаны как разные виды. Они различаются по внешней морфологии, песням и брачному поведению, а в лабораторных скрещиваниях производят стерильных самцов, хотя гибридные самки, по-видимому, нормальны (Hewitt 1990: 1706–1707). Таким образом, эти «подвиды» вполне соответствуют биологическим видам с незавершённой репродуктивной изоляцией.

³⁵Поскольку эти рачки обитают на литорали Северной Атлантики, то скорее надо говорить о длине, а не ширине зоны гибридизации. Кроме того, в гибридизацию вовлечены пять видов в разных комбинациях (см. Solignac 1981: 388 и 396).

видов. Для отнесения гибридной зоны к узкой или широкой было предложено в качестве особого критерия применять скорость дисперсии (dispersion rate, σ), которая вычисляется с учётом дистанции расселения между родителями и потомством, проходимой за одно поколение (Barton 1979: 342; Barton and Hewitt 1989: 497; Kinziger and Riesly 2001: 310). Ширина большинства гибридных зон менее 50 σ . Так, гибридные зоны между двумя птицами рода *Dendroica* на северо-западе США шириной в 100–150 км считаются узкими по отношению к оценке скорости расселения этих птиц в 31 км (Rohwer and Wood 1998: 298; Rohwer et al. 2001: 405). Гибридная зона между чайками *Larus glaucenses* и *Larus occidentalis* в США шириной в 654 км также отнесена к узкой зоне напряжения (см. ниже), так как $\sigma = 136$ –144 км (Gay et al. 2008: 2797–2798). Однако зона гибридизации между бабочками *Lycaeides idas* и *Lycaeides melissa* в районе Скалистых гор (256 км), несомненно, широкая, и для её формирования необходима почти 21 тысяча поколений или более 6000 лет при среднем расселении в 500 м на поколение (Gompert et al. 2010: 3186).

Судя по литературе, узкие гибридные зоны преобладают, им посвящено наибольшее количество исследований. Они обнаружены у самых разных животных, например, среди наземных моллюсков (Woodruff 1981: 186, 1989), прямокрылых насекомых (White 1968: 1067; Harrison and Arnold 1982; Harrison et al. 1987; Hewitt 1990: 1704–1707; Bridle et al. 2001: 1840), бабочек (Porter 1989; Collins et al. 1993: 87; Jiggins et al. 1996: 234, 1997), жуков (Sota and Kubota 1998: 1507); рыб (Kinziger and Raesly 2001), амфибий (Watson 1972; Littlejohn and Watson 1977: 848; Blackwell and Bull 1978; Woodruff 1981: 175; Green 1983; Kocher and Sage 1986: 23; Szymura and Barton 1986, 1991; Good 1989: 742; Kozak and Montanucci 2001; Alexandrino et al. 2005: 1342; Литвинчук и Боркин 2009: 157), рептилий (Jackson 1973; Hall and Selander 1973; Montanucci 1983; Dessauer and Cole 1991; Phillips et al. 2004: 1543), птиц (Майр 1968; Панов 1989; Крюков 2000; Barrowclough et al. 2005; Toews et al. 2011), млекопитающих (Patton 1973: 575; Nevo and Bar-El 1977, Table 1; Gyllenstein and Wilson 1987; Hauffle and Searle 1994; Evans et al. 2001: 1698; Chavez et al. 2011), различных морских обитателей (Gardner 1997: 35). Множество примеров (до 170) и ссылок можно найти в обзорах (Key 1982; Barton and Hewitt 1981c, 1985; Hewitt 1989, 1990).

Теоретически наличие узкой зоны может объясняться несколькими причинами (Barton 1979: 341). Это может быть просто смешение селективно одинаковых типов, стык разных экологических условий (*экотон*), например между лесным и открытым ландшафтами, неприспособленность гибридов (их стерильность, низкая жизнеспособность и т.д.). Сопоставление узких гибридных зон (от 0.25 до 3.1 км) между четырьмя «хромосомными видами» ($2n = 52$ –60) палестинского слепыша, *Spalax ehrenbergi* показало, что между шириной зоны и степенью кариологических различий имеется строгая негативная корреляция, т.е. чем сильнее парапатрические кариоформы различаются по числу хромосом, тем уже гибридная зона между ними (Nevo and Bar-El 1977: 835).

Клиальные зоны

Различают несколько категорий гибридных зон в зависимости от их пространственной и генетической структуры. Наиболее изучены так называемые *клиальные* зоны, которые нередко рассматриваются почти как синонимы гибридных зон вообще (например, Barton 1969: 341; Barton and Hewitt 1981c: 109, 1985: 115), что неверно. К этой категории относятся гибридные зоны, в которых обнаружен переход (градиент) по каким-либо признакам (по морфологии или локусам) от одного вида к другому (например, Green 1983, 1996: 98; Kocher and Sage 1986; Dessauer and Cole 1991; Szymura and Barton 1986: 1148, 1991: 247; Szymura 1993: 275; Vasquez et al. 1994; Virdee and Hewitt 1994; Porter et al. 1997: 1568; Phillips et al. 2004: 1541; Chavez et al. 2011; Toews et al. 2011: 440). Обычно на графиках это выражается в виде гладкой сигмоидной кривой (Рис. 6), что указывает на отсутствие физических барьеров или очень слабый отбор. Более резкий, ступенчатый вид перехода, например у европейских жерлянок, указывает на наличие барьера той или иной силы, препятствующего свободной диффузии аллелей. Силу этого барьера предложено определять по форме клины и выражать в метрике расстояния по отношению к скорости дисперсии (σ). Так, например, сила барьера для потока генов от *Bombina bombina* к *Bombina variegata* равна 51 км при скорости дисперсии 0.99 км и ширине клины 6.1 км (Barton and Hewitt 1989: 499; Szymura and Barton 1991: 253, Table 5). Средняя ширина

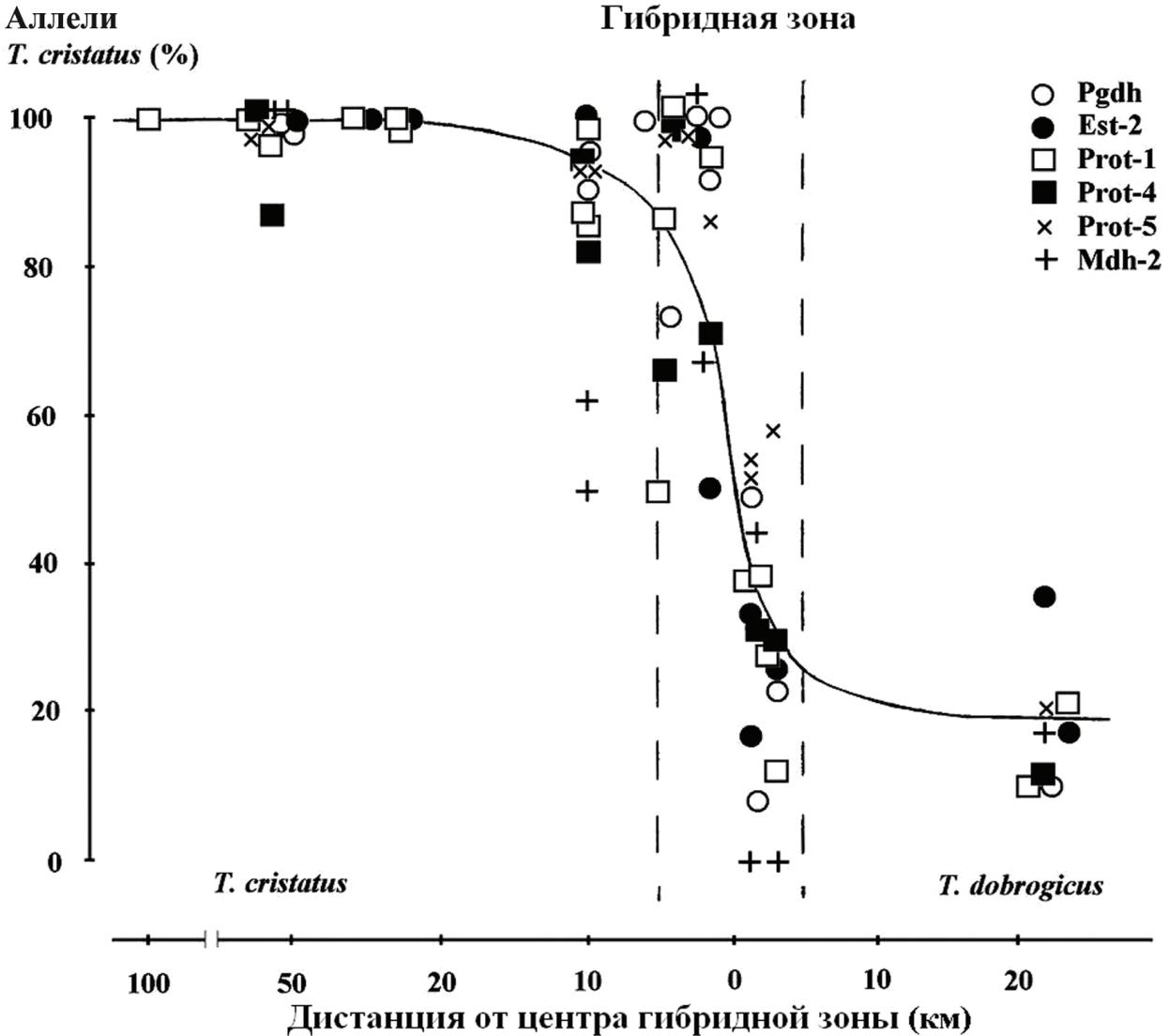


Рис. 6. Сигмоидная кривая изменения доли аллелей «*cristatus*» (непрерывная линия), усреднённая по 6 диагностическим локусам, в выборках тритонов *Triturus cristatus* и *T. dobrogicus* из Закарпатской области Украины, находящихся на различном расстоянии от центра гибридной зоны (по: Litvinchuk et al. 2005: 57, с изменениями).

Fig. 6. Sigmoid change in the «*cristatus*» allele percentage (continuous line) in the study samples of *Triturus cristatus* and *T. dobrogicus* in Zakarpatskaya Province, Ukraine, situated at various distance (kilometers) from presumed hybrid zone center (from Litvinchuk et al. 2005: 57, with modifications). Based on the average of six diagnostic loci.

клины между двумя видами леопардовых лягушек в Техасе составляла 20 км (Kocher and Sage 1986: 23). Ширина клины определяется балансом между дисперсией и отбором. Теоретически, чем уже клина относительно дисперсии, тем сильнее

должен быть отбор для её поддержания (Szymura and Barton 1986: 1154)³⁶.

Клина между двумя формами по различающимся аллелям одного локуса может возникать, как минимум, по шести причинам. Это – 1) невыгод-

³⁶На Украине была обнаружена уникальная гибридная зона между жерлянками, где необычно узкая клина сочетается со слабым барьером для потока генов (Yanchukov et al. 2006: 594).

ность гетерозиготы, 2) различный средовой отбор по обеим гомозиготам, 3) селективное равенство гомо- и гетерозигот, 4) частотно-зависимый отбор по гомозиготам, 5) преимущество одной гомозиготы над другой и, наконец, 6) преимущество гетерозиготы над гомозиготой в определённых условиях зоны. Первые четыре причины подтверждены многими примерами (Hewitt 1989: 86).

Известно много случаев многолокусных клин, когда в гибридной зоне клины по многим разным признакам (локусам) совпадают (например, Szymura et al. 1985; Szymura and Barton 1991: 245; Szymura 1993: 272; Nürnberger et al. 1996: 1234; Phillips et al. 2004: 1544; Alexandrino et al. 2005: 1342; Литвинчук и Боркин 2009: 157; Рис. 6). Известный британский эволюционист Годфри Хьюитт (Hewitt 1989: 88, 1990: 1707) считал это широко распространённой и удивительной чертой множественных клин. Более того, он обратил внимание на то, что отдельные клины не только совпадают (coincident) по месту, но и часто согласуются (concordant) по ширине. Несогласованность же различных клин по ширине может быть вызвана разными модусами или разной интенсивностью отбора по каждому из локусов. Наибольшей ширины клины, по-видимому, будет у действительно нейтральных признаков. Для объяснения совпадения клин было предложено два механизма: это – наличие градиента среды (экологические клины) или формирование так называемой зоны напряжения (см. ниже). Однако они не исключают друг друга, и первый может трансформироваться во второй. Согласованность и совпадемость клин может быть также обусловлена структурой популяций (распределение плотности населения) и пульсацией ареала, т.е. сжатием и расширением со вторичным контактом (Hewitt 1989: 89).

Тем не менее известны, хотя пока и немногие, случаи явного несовпадения (noncoincidence)

клин по разным признакам, которые распадаются на два типа по своему пространственному расположению (Jaarola et al. 1997: 246; Brumfield et al. 2001: 2081). К первому относятся так называемые *эшелонированные* клины (Barton and Hewitt 1981b: 374, 1981c: 119, staggered clines), когда образуется серия клин по отдельным признакам, близко следующих друг за другом. Каждая клина сдвинута на небольшое расстояние, обычно равное ширине одной клины. Такой тип найден у мышей комплекса *Mus musculus*, бурозубок *Sorex araneus*, полёвок *Microtus agrestis*, бабочек *Zygaena ephialtes* и саранчи *Chorthippus parallelus* (Searle 1991: 48; Virdee and Hewitt 1994: 405; Jaarola et al. 1997: 246). Возможны разные причины формирования таких эшелонированных клин, в том числе относительно большая неприспособленность множественных гетерозигот по сравнению с единичными. Эти различия могли вызвать пространственное обособление ранее согласованных клин (Searle 1991: 51).

Второй тип несовпадающих клин обусловлен асимметричной интрогрессией одного или нескольких признаков за пределы основной контактной зоны. «Аберрантная» клина значительно шире остальных, а её центр смещён далеко вне главного кластера клин. Такое значительное несогласие наиболее часто обнаруживается для митохондриальной ДНК. Большие сдвиги клин этого типа могут объясняться нейтральной интрогрессией, подвижностью гибридной зоны, эффектом основателя или селективным преимуществом. Данный тип смещения клин был обнаружен у птиц (*Manacus*) в Панаме (Brumfield et al. 2001: 2081).

Резкая смена в центре многих зон указывает на барьеры для потока генов, что можно объяснить с помощью неравновесия по сцеплению,³⁷ поскольку в центре такой зоны каждый аллель связан с другими из предковой популяции, и отбор идёт

³⁷*Неравновесие по сцеплению* (linkage disequilibrium) – ассоциация неаллельных генов, фактическая частота которых отличается от ожидаемой при случайной комбинаторике аллелей; другое более позднее название – *гаметическое неравновесие* (gametic disequilibrium). Взаимозависимость популяционно-генетических процессов, протекающих по разным локусам, обусловленную межлокусными корреляциями (гаметическим неравновесием), предложено называть *гаметической интеграцией* (Животовский 1984: 9). В ассоциации могут вовлекаться не только сцепленные гены, но и гены, локализованные в разных хромосомах. Часто гаметическая интеграция обнаруживается по функционально связанным локусам. Она приводит к большей приспособленности особей, что объясняют большей гетерозиготностью или важностью функционального единства интегрированного комплекса генов в пределах гаплоидного генотипа (там же, с. 11). Помимо потока генов (миграции особей между генетически различными популяциями), гаметическая интеграция (или ассоциация) может вызываться внутри гибридной популяции ассортативным скрещиванием и/или эпистатическим отбором (Jiggins and Mallet 2000: 250).

по коррелированному набору локусов (Barton and Hewitt 1989: 500). Сама ассоциация и сходное клинальное поведение разных признаков, по-видимому, указывают на то, что отбор в гибридной зоне работает со всем геномом, а не сконцентрирован на немногих локусах. Замечательный пример согласованности клин и сильного неравновесия по сцеплению описан у жерлянок в Польше, что можно объяснить кумулятивным действием слабого отбора (2%), действующего по каждому из 55 весьма различных локусов (Szymura and Barton 1991: 238, 245 и 255; Szymura 1993: 280).³⁸ Математически было также показано, что неравновесие по сцеплению, особенно в случае несцепленных нейтральных маркеров, скорее всего вызвано притоком чистых генотипов из периферии (Kruuk et al. 1999a: 1963; Vines et al. 2003: 1884). Имеется также связь между неравновесием по сцеплению и шириной клины: чем шире клина, тем слабее неравновесие (Szymura and Barton 1986: 1151). В центре гибридной зоны неравновесие по сцеплению значительно сильнее (Szymura and Barton 1991: 247).

Различают два класса клинальных узких зон (Barton and Hewitt 1985: 116). К первому относятся клины, *независимые от расселения, или дисперсии* особей (dispersal-independent clines). В клинальных узких зонах второго класса гомогенизирующий эффект дисперсии особей сталкивается с некоей причинно-обусловленной пространственной гетерогенностью.

Полевые исследования показывают, что во многих случаях клинальная зона формируется на стыке разных местообитаний (экотон). В качестве примера можно привести гибридную зону между жабами *Bufo hemiophrys* (степной вид) и *Bufo americanus* (лесной вид) в провинции Манитоба (Канада), привязанную к переходу от прерии к лесу, что совпадает со сменой почв и градиентом осадков: «гибридные» участки экотона были заняты гибридными особями (Green 1983: 38, 1996: 98).³⁹ Аналогичные случаи известны и для многих

других животных: например, у американских ящериц *Sceloporus* (Jackson 1973: 67; Sites et al. 1995: 24), кобылок *Chorthippus* на севере Испании (Bridle et al. 2001: 1840), красных белок *Tamiasciurus* в переходной зоне между влажным прибрежным и сухим внутренним лесом в районе Каскадных гор (Chavez et al. 2011), у дрозофил на стыке ареалов равнинных и горных видов на острове Сан-Томе в западной Африке (Llopart et al. 2005: 2603), у гребенчатых тритонов в Закарпатье (Литвинчук и Боркин 2009) и жерлянок в центральной и восточной Европе (Szymura and Barton 1991: 258; Szymura 1993: 272). Узкие гибридные зоны между «хромосомными видами» палестинского слепыша, *Spalax ehrenbergi* приходится на границы между климатическими районами с разным индексом влажности в рамках возрастающей аридности (Nevo and Bar-El 1977: 837). Если на юге Польши центр гибридной зоны у жерлянок не совпадает непосредственно с узким экотоном, а сам переход от равнины к Карпатам, выраженный в фауне, флоре и почве, значительно шире, чем собственно гибридная зона в 6 км, расположенная в пределах поймы реки Висла (Szymura and Barton 1986: 1145), то рядом на Украине обнаружена очень узкая зона (2.3 км), лежащая в зоне резкого перехода (Yanchukov et al. 2006: 599).

Однако узкие гибридные зоны между двумя видами-двойниками лягушек рода *Ranidella* на западе Австралии (Blackwell and Bull, 1978: 23), гигантскими амбистомы рода *Dicamptodon* в Калифорнии (Good, 1989: 742), а также между «расами» нелетающей акриды *Podisma pedestris* (Nichols and Hewitt 1988: 47), по-видимому, не обусловлены экологическими факторами (см. также с. 120. У птиц не был обнаружен какой-либо экологический градиент в гибридной клине между двумя видами манакинов в Панаме (Brumfield et al. 2001: 2082) или древесниц на северо-западе США (Rohwer and Wood 1998: 303; Rohwer et al. 2001: 405).

³⁸Ранее (Szymura and Barton 1986: 1150 и 1155) число локусов оценивалось в 300 (80–2000).

³⁹Ботаник Эдгар Андерсон (Anderson 1948: 5) предложил даже понятие *гибридизация биотопов* (a hybridization of the habitat). Оно включало не только промежуточные местообитания, но и все возможные сочетания контрастирующих различий первоначальных местообитаний, где могли бы выжить второе и последующие поколения гибридов, поскольку рекомбинанты могут отличаться большим разнообразием своих физиологических и экологических особенностей. Гибридизированные местообитания активно создаются человеком в ходе строительства дорог, лесоразработок и т.д. (см. Грант 1984: 196).

Теоретически разработано несколько моделей (Barton and Hewitt 1985: 116; Hewitt 1990: 1710), которые включают: а) *нейтральные клины*, в которых изначально крутой градиент разрушается со временем; б) *волны продвижения* (waves of advance) успешных аллелей и в) *баланс между расселением и отбором* против гибридов (dispersal/selection balance). Последний вариант называют также *зоной напряжения*, tension zone (Key 1968: 19). Название связано с тем, что эти зоны, действуя как полупроницаемые мембраны, свободно пропускают одни и блокируют другие гены или хромосомные перестройки и могут двигаться как фронт в сторону менее адаптивной или менее плотно распределённой формы, минимизируя свою ширину (Barton 1979: 344; Barton and Hewitt 1985: 115, 1989: 500).⁴⁰ Особенностью зоны напряжения является приток генов, обусловленный расселением (дисперсией) из районов с высокой плотностью особей в участки с низкой плотностью, что с обеих сторон толкает такую зону в область низкой плотности. Периодические изменения в распределении плотности могут вызывать подвижность зоны (Hewitt 1989: 89).

Таким образом, теоретически динамика клины (её форма и подвижность) может определяться разными причинами и разными формами естественного отбора. Если клина поддерживается так называемым *эндогенным* отбором, направленным против гибридов, то она будет относительно независима от среды. Если же работает *экзогенный* отбор, обусловленный неоднородностью, градиентом среды, то клина будет расположена в зоне экологического перехода (Alexandrino et al. 2005: 1135–1136).

Мозаичные зоны

Другим типом гибридных зон является так называемая *мозаичная* гибридная зона (Harrison

1986: 346), что отражает её внутреннюю структуру. Поэтому не следует путать её с мозаичным распределением гибридных зон, возникающим при контакте двух видов на разных участках своих ареалов (Schwenk and Spaak 1995: 470; Hewitt 1996: 256; Redenbach and Taylor 2002: 1030, Fig. 4). В чётко выраженной мозаичной гибридной зоне в принципе не должно быть клинального перехода признаков (но см. с. 108 и 110). Пространственное распределение родителей и гибридов имеет мозаичный (откуда и название), лоскутный характер. Впервые такая зона была выявлена у североамериканских сверчков родов *Gryllus* (Harrison 1986; Harrison and Bogdanowicz 1997; Harrison and Rand 1989; Rand and Harrison 1989; Ross and Harrison 2002) и *Allonemobius* (Howard 1986;⁴¹ Howard et al. 1993). Затем она была обнаружена и у различных других сухопутных и водных животных (Mossakowski et al. 1990; Dowling and Hoeh 1991: 945; Garcia and Davis 1994: 385; Sites et al. 1995: 10; Gardner 1997: 36; Szymura 1993: 273; Крюков 2000: 21; Bierne et al. 2003: 448 и 455; Vines et al. 2003; Fitzpatrick and Shaffer 2004: 1288).

Мозаичность может определяться историей заселения зоны (её колонизация и вымирание популяций во время вторичного контакта, локальная конкуренция, ведущая к взаимному исключению) или отражать мозаичный характер среды и соответствующее локальное давление отбора (Harrison 1986: 346; Harrison and Rand 1989: 128). Например, мозаичная структура гибридной зоны у сверчков связана с мозаичным распределением двух вариантов почвы (Rand and Harrison 1989: 444; Ross and Harrison 2002: 2304). Пятнистым распределением местообитаний объясняется мозаичный тип некоторых гибридных зон у европейских жерлянок (Szymura 1993: 272; см. ниже). Таким образом, мозаичная структура гибридной зоны во многом обусловлена заметными различиями между видами в их экологическом предпочтении одного из биотопов.

⁴⁰Сам автор термина объяснял его происхождение несколько иначе. По его словам (Key 1982: 432), гибридизационная парапатрия характеризуется «репродуктивной конфронтацией» (reproductive confrontation), т.е. отбором против гибридов, из-за которой узкие гибридные зоны и были названы «зонами напряжения».

⁴¹Формально статья Дэниела Хауарда вышла раньше (14 января), чем статья Ричарда Харрисона. Однако если первый из них (Howard 1986: 40 и 41) использовал выражение «мозаичный тип распространения» (mosaic pattern of distribution), то второй (Harrison 1986: 346), помимо этого (the pattern of mosaic, a mosaic of populations и другие), предложил и сам термин «a mosaic hybrid zone». Кроме того, Д. Хауард благодарит Р. Харрисона «за стимулирующие беседы о гибридных зонах» (р. 42) и за поддержку своей работы грантом Харрисона. Любопытно, что оба американца работали со сверчками, правда, разных родов.

Неравновесие по сцеплению генетических маркеров, отмеченное выше для клинальных зон, может наблюдаться и в мозаичных зонах (например, Harrison and Bogdanovicz 1997: 498; MacCallum et al. 1998: 232; Bierne et al. 2003: 456). Однако здесь оно вызвано различиями в экологическом предпочтении видов. Чем они сильнее, тем меньше перемещение особей между соседними участками с различающимися биотопами. Тем не менее взрослые особи, всё же попадающие из одного биотопа в другой, вносят комбинации аллелей, типичные для популяций, из которых они мигрировали. На примере жерлянок, которые предпочитают постоянные пруды (*Bombina bombina*) или временные мелкие водоёмы типа луж на дороге (*Bombina variegata*), была показана существенная связь между генотипом и биотопом, т.е. биотопически неслучайное перемещение особей в гибридной зоне (Vines et al. 2003: 1884).

Привязка к биотопу может поддерживаться сильным отбором, если мозаичные участки достаточно крупные относительно расстояния дисперсии. Однако даже свободное расселение может приводить к возникновению мозаичной зоны, если различные генотипы будут избирательно двигаться к различным биотопам. Доказательство активного биотопического предпочтения было получено при изучении гибридной зоны между жерлянками в Хорватии (MacCallum et al. 1998: 227). Биотопическое предпочтение может двойным образом влиять на поток генов. С одной стороны, доля рекомбинантов должна уменьшаться, а сами они становиться менее приспособленными, что усиливает барьер для генов, а с другой, широкая смесь местообитаний может расширять гибридную зону и, следовательно, давать больше возможностей для обмена генами. Внутри самой зоны может происходить отбор как на усиление брачного выбора, так и на эволюцию биотопического предпочтения, которое уменьшается «заблачивающим» эффектом потока генов. Мозаичные гибридные зоны могут способствовать обоим вариантам дивергенции по двум причинам (MacCallum et al. 1998: 238):

1) уменьшение рекомбинации будет сохранять связь между локусами, ответственными за неслучайное спаривание и неприспособленность гибридов,

2) отбор может действовать на более широкой территории, если гибридная зона будет шире, и

следовать вдоль извилистого хода биотопических границ.

Мозаичная структура может возникать также в результате случайного дрейфа генов, если число мигрантов между местными популяциями мало. Случайный дрейф и вымирание местных популяций могут давать различные варианты мозаичности. Особо важная форма дрейфа может быть обусловлена заметной иммиграцией в пространство между двумя расширяющимися популяциями или в незанятые участки мозаики из родительских популяций (см.: Vines et al. 2003: 1877). Лоскутное распределение, вероятно, вызванное дисперсией и дрейфом, а не привязанностью к местообитаниям, обнаружено у домовых мышей (Hauffle and Searle 1994: 1385), креветок (Garcia and Davis 1994: 385), интродуцированных муравьёв (Shoemaker et al. 1996: 1966), клопов-водомерок (Klingenberg et al., 2000: 763). Такие случаи, когда пятнистое распределение не обусловлено биотопическим предпочтением, как у сверчков, было предложено относить к категории «крапчатых гибридных зон», *mottled hybrid zone* (Searle 1993 – цит. по: Hauffle and Searle 1994: 1392). Однако нельзя полностью разделить влияния дрейфа на локальных участках и адаптации к различным биотопам (Sites et al. 1995: 24).

По мнению Закарии Гомперта с соавторами (Gompert et al. 2010: 3186), само по себе лоскутное (patchy) распределение популяций в гибридной зоне, если оно не состоит из перемежаемых участков биотопов, предпочитаемых родительскими видами, с соответствующими беккроссами, не может рассматриваться как доказательство мозаичного типа гибридной зоны. Такое распределение скорее отражает динамику метапопуляции с локальным вымиранием и реколонизацией.

В отличие от клинальных зон, мозаичные гибридные зоны могут иметь разную ширину. Так, у жерлянок она варьирует от нескольких, с зоной интрогрессии в 15–25 км (Szymura 1993: 284), до сотни километров (Vines et al. 2003: 1880), у сверчков рода *Allonemobius* от 5 до 200 км (Howard 1986: 40), а у сверчков рода *Gryllus* от десятков до сотен километров (Harrison and Arnold 1982: 549; Ross and Harrison 2002: 2305). Широкие мозаичные зоны связаны с симпатрией. У пиренейских жуужелиц подрода *Chrysocarabus* (род *Carabus*) с редуцированными задними крыльями гибридизация охватывает территорию в 120 км шириной

при скорости расселения в несколько сотен метров на поколение (Mossakowski et al. 1990: 1787).

Если для объяснения клинальных гибридных зон предложены различные математические модели (например, Bartton and Hewitt 1985, 1989), то мозаичные зоны в этом аспекте разработаны недостаточно, хотя выводы из клинальных моделей не всегда могут быть применимы к мозаичным (Mossakowski et al. 1990: 1787; Cain et al. 1999: 1343; M'Gonigle and FitzJohn 2009: 453). В случае одного локуса локально адаптивный аллель будет сохраняться, если отбор в его пользу будет сильнее скорости иммиграции. В случае многих локусов динамика гибридной зоны будет обусловлена как отбором по отдельным локусам, так и общим отбором по всем локусам. Биотопически обусловленный отбор будет влиять как на аллели, вносимые иммигрантами, так и на аллели их гибридного потомства. В случае достаточно крупной местной популяции иммигранты будут составлять явно меньшую долю и соответственно аллельные различия между популяциями могут поддерживаться менее слабым отбором. Так может обеспечиваться стабильность мозаичной гибридной зоны. Компьютерный анализ показал, что при сильном отборе такие зоны могли возникнуть вскоре после ледникового периода, а при слабом отборе несколько сотен лет назад (Vines et al. 2003: 1886).

Мозаичная гибридная зона может поддерживаться как экзогенным отбором в гетерогенной среде, так и эндогенным отбором против гибридов. Биотопическое предпочтение, докопуляционные механизмы репродуктивной изоляции и/или отбор на фертильность также вносят свой вклад в формирование мозаичной зоны (Ross and Harrison 2002: 2296).

Сетчатые зоны

Изучение гибридной зоны между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus marmoratus* во Франции показало, что она не укладывается в хорошо известные категории парапатрической (клинальной) и мозаичной зон, а совмещает в себе их признаки. Для обозначения такой ситуации был предложен новый термин «сетчатая гибридная зона», *reticulate hybrid zone* (Arntzen and Wallis 1991: 817). На наш взгляд, термин парапатрия вряд ли подходит к указанной паре видов, по-

скольку их ареалы перекрываются во Франции на протяжении 300 км, а гибриды отмечены по всей зоне симпатрии (там же, р. 806 и 808, Fig. 1). Поэтому данный случай должен рассматриваться как локализованная симпатрическая гибридизация (Рис. 3, 2), на что указали и сами авторы (Arntzen and Wallis 1991: 817). Однако внутри зоны перекрывания ареалов виды распространены, как правило, локально соседствуя и взаимно исключая друг друга (т.е. в данном месте только один вид). В центральной же части зоны, в департаменте Майен, где виды синтопичны (т.е. сосуществуют в одном и том же водоёме) и гибридизируют в подавляющем большинстве прудов, обнаружено 80% гибридов: здесь зона гибридизации достигала 20 км в ширину (Arntzen and Wallis 1991: 806, Fig. 1; Arntzen 1996: 114).

К сожалению, авторы не дали чёткого определения выделенной ими категории гибридной зоны, с указанием свойственных ей черт. Вероятно, поэтому она не получила признания в последующих работах, хотя смешанные гибридные зоны были обнаружены и при изучении других животных, например у ящериц *Sceloporus* (Sites et al. 1995: 21) и у жерлянок (см. с. 108). Сопоставление гибридных зон показало, что жерлянки лучше подходят под градиентную (клинальную) модель, но также демонстрируют и мозаичную структуру, тогда как у тритонов выражена мозаичная модель, но с признаками градиентности (на распределение тритонов и соотношение их численностей влияет степень облесённости и холмистости местности). Возможно, в природе существует непрерывный переход между этими двумя типами моделей, но для выяснения связи между ними необходимо одновременно изучать как экологические, так и генетические параметры с использованием разных масштабов пространственного наблюдения (Arntzen 1996: 117).

Остаточные зоны

Помимо клинальной («гладкие клины», *smooth clines*) и мозаичной гибридных зон, выделяют третий тип, названный *остаточной* зоной («relict zone», Szymura and Barton 1991: 258; «residual hybrid zone», Szymura 1993: 272–273). В отличие от первых двух, в ней центральная часть зоны исчезла из-за разрушения местообитаний, и сама зона состоит из двух пространственно обособлен-

ных участков с родительскими и гибридными (но не F₁) особями (Рис. 7). Полагают, что такие зоны могут быть остатком как клинальной, так и мозаичной гибридных зон (Szymura 1993: 273). Так, в Нижней Австрии (Waldviertel) была обнаружена остаточная зона, произошедшая от ранее мозаичной зоны (Gollmann 1996: 127). Изученная нами гибридная зона между гребенчатыми тритонами в Закарпатье также может быть отнесена к остаточной зоне, но, по-видимому, является производной от клинальной зоны (Литвинчук и Боркин 2009: 158). Остаточная зона была идентифицирована нами в Закарпатье и между жерлянками (Халтурин и др. 2001: 313).

Разнообразие форм гибридных зон в пределах одной пары видов

Иногда два вида могут образовывать на контактных участках своих ареалов гибридные зоны разного типа. Хорошим примером может служить генетическое взаимодействие между краснобрюхой (*Bombina bombina*) и желтобрюхой (*Bombina variegata*) жерлянками, которые, несмотря на хорошо выраженные различия в морфологии, экологии, поведении и по биохимическим признакам, образуют в Европе узкую гибридную зону длиной в несколько тысяч километров (Szymura 1993: 271). Детально описанные в предгорьях Карпат в южной Польше два участка гибридной зоны клинального типа (Szymura et al. 1985; Szymura and Barton 1986, 1991; Szymura 1993: 273–281) стали одним из парадных примеров, попавшим в различные обзоры и руководства по эволюционной биологии. Самая узкая клина в 2.3 км расположена в Прикарпатье Украины (река Стрый) и привязана к экотону (Yanchukov et al. 2006: 592). В украинском Закарпатье на большей части участков зону шириной от 1 до 10 км можно отнести к клинальному типу (с сигмовидным переходом), но в ряде мест к мозаичному или остаточному типу (Khalturin et al. 1996: 45; Халтурин и др. 2001: 313). В Хорватии близ Пещеницы (20 км от Загреба) клинальная гибридная зона шириной в 9.5 км включает черты мозаичного варианта

(Szymura 1993: 273–281 и 287; MacCallum et al. 1998: 236; Vines et al. 2003: 1876 и 1884). Расположенный от неё всего лишь в 50 км на границе Хорватии и Боснии (Костайница) другой участок гибридной зоны заметно отличается и имеет явно мозаичный характер (Szymura 1993: 281; Szymura et al. 2003: 891). Мозаичная зона обнаружена также на северо-западе Трансильванской долины в Румынии в районе Клуж (Vines et al. 2003). Остаточные гибридные зоны у жерлянок выявлены на юго-востоке Австрии и западнее Загреба (Szymura 1993: 273; Gollmann 1996: 127).

У клопов-водомерок (*Limnoporus*) обширная гибридная зона в Северной Америке также имеет явно выраженную широкую крутую клину в одной своей части, к которой применима модель «зоны напряжения», и мозаичность в другой (Sperling and Spence 1991: 1380). Следует иметь в виду, что отнесение гибридной зоны к клинальной или мозаичной зависит от масштаба анализа: на одной шкале расстояний можно обнаружить клину, а на другой мозаику (Futuyma and Shapiro 1995: 225; Sites et al. 1995: 24; Harrison and Bogdanowicz 1997: 500; Ross and Harrison 2002: 2306). Известны случаи, которые не укладываются в модели клины или мозаики (Bridle et al. 2001: 1842).

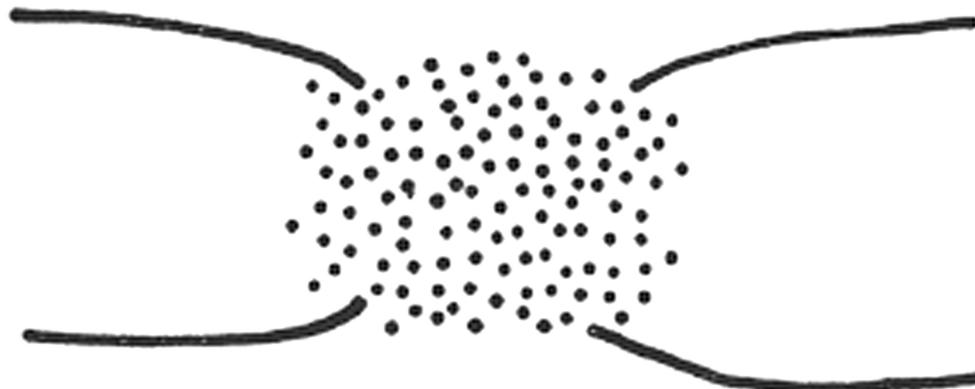
Любопытный случай был обнаружен на острове Сан-Томе, западная Африка, где равнинный и горный виды дрозофил в районе совместного обитания образуют обычную гибридную зону. Однако ещё выше была выявлена другая гибридная зона мозаичного типа, населённая только гибридными самцами и редкими особями одного из родительских видов *Drosophila santomea* (Llopert et al. 2005: 2605).

Симпатрические гибридные зоны

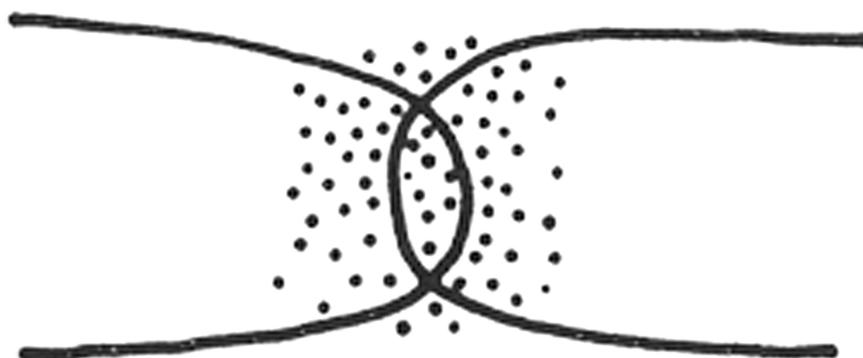
Существует мнение (Bigelow 1965: 455), что все гибридные зоны – симпатрические, так как если скрещивание происходит, то это само по себе уже указывает на определённое пространственное перекрывание.⁴² Однако в то время термин парапатрия ещё не получил такого широкого применения, как сейчас (см. сноску 30). Мы к симпатри-

⁴²Данный автор (Bigelow 1965: 455–456) полагал, что понятия алло- и симпатрии надо применять не только к видам, но и к популяциям и даже особям. Скрещивание может происходить лишь между симпатрическими особями. На наш взгляд, это – излишне широкая трактовка понятий.

КЛИНАЛЬНАЯ



МОЗАИЧНАЯ



ОСТАТОЧНАЯ

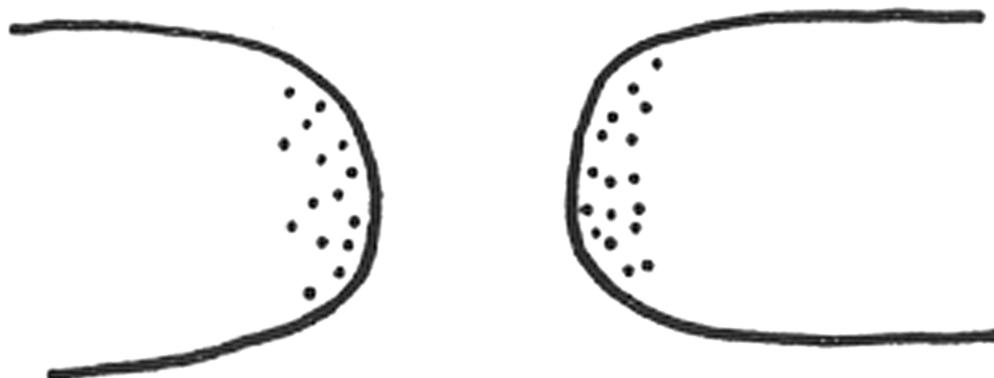


Рис. 7. Типы гибридных зон: клинальная, мозаичная и остаточная (по: Szymura 1993: 272, с изменениями).

Fig. 7. Clinal, mosaic, and residual hybrid zones (from Szymura 1993: 272, with modifications).

ческим гибридным зонам относим случаи явного перекрытия ареалов гибридирующих видов (Рис. 3). Примеры таких зон немногочисленны, хотя известны у таких разных животных, как бабочки, клопы-водомерки, дрозофилы, бесхвостые амфибии и грызуны.

Так, ареалы жёлтой и оранжевой рас бабочек *Colias chrysotheme* (по факту соответствуют разным видам) перекрываются на огромной территории от Каскадных гор на западе США до побережья Атлантического океана на востоке и от южной Канады до Мексики, занимая различные экологические ниши. Однако в некоторых местах обе расы обитают вместе и образуют гибриды, около 10% (Novanitz 1943: 44 и 50), что, на наш взгляд, укладывается в понятие локализованной симпатрической гибридной зоны (см. Рис. 3, 2). Гибриды между симпатрическими квакшами *Hyla cinerea* и *Hyla gratiosa* были обнаружены в штатах Алабама и Джорджия в США (Mecham 1960: 445; Gerhardt et al. 1980: 579, Table 1). Гибридизация между североамериканскими жабами *Bufo americanus* и *Bufo fowleri* выявлена в разных местах их симпатрии от Флориды до юга Канады, но не везде, где можно было бы ожидать; число гибридов при этом варьирует (Green 1984: 23 1996: 100). Клиальная изменчивость, в отличие от узких парапатрических зон, не обнаружена, как и достоверная интрогрессия, а существование самой гибридной зоны можно объяснить пониженной жизнеспособностью гибридов (Green 1984: 39). Позднее ситуация между этими видами жаб была описана как локализованная симпатрическая гибридная или мозаичная зона (Green and Parent 2003: 41). Однако последний термин в данном случае вряд ли соответствует собственно мозаичному типу гибридной зоны, рассмотренному выше.

Другая ситуация была найдена у упомянутых выше двух видов клопов-водомерок рода *Limnoperus*. Их огромная симпатрическая гибридная зона, достигающая 500–600 км, имеет необычную пространственную структуру, сочетая широкую клину и мозаичность в разных своих частях (Sperling and Spence 1991: 1380). Ширина и особенности такой гибридной зоны, вероятно, связаны с расселением взрослых особей на большие расстояния, отбором против гибридов, а также влиянием биотопического распределения. Резкий сдвиг в частотах признаков совпадает с региональным экотонном вдоль восточного склона

Скалистых гор. Вероятно, к категории симпатрической гибридной зоны можно отнести некоторые случаи широких мозаичных зон, а также «сетчатую зону», описанную у тритонов (см. выше).

На западе Северной Америки ареал *Drosophila persimilis* полностью лежит в значительно более протяжённом ареале *Drosophila pseudoobscura*; гибридизация этих видов-двойников была выявлена по митохондриальным генам (Powell 1983: 493).

Два завезённых вида муравьёв *Solenopsis invicta* и *Solenopsis richteri* широко распространились на юго-востоке США, образовав большую гибридную зону в несколько сотен километров (Goodisman et al. 1998: 1431), в которой мозаичность сочетается с клиальностью (Shoemaker et al. 1996: 1966; Goodisman et al. 1998: 1437). С учётом возможностей естественного расселения муравьёв максимум 1–10 км за поколение такую зону следует считать широкой.

Гибридизация в широкой зоне перекрытия ареалов в северном полушарии обнаружена у дафний комплекса *Daphnia longispina* (Taylor et al. 2005: 526).

Поскольку модель, основанная на изучении узких клиальных зон (Barton and Hewitt 1985), не работает в случае широких симпатрических зон гибридизации, где может не быть расселения особей на большие расстояния или между различающимися местообитаниями, было предложено рассматривать такие зоны как некий набор многих узких зон, которые существуют на уровне локальных популяций. Кроме того, можно различать два варианта широких зон: *реально узкие* (effectively narrow), где способность видов к расселению высока, и *реально широкие* (effectively broad) с незначительной дисперсией (Mossakowski et al. 1990: 1789). Однако «узость» гибридной зоны – понятие относительное и может оцениваться как к величине ареалов гибридирующих видов, так и по скорости расселения (σ). Ширина узких зон менее 50σ (см. с. 101). В этом смысле гибридная зона между нелетающими жужелицами (Mossakowski et al. 1990: 1788), несомненно, является широкой.

Унимодальные и бимодальные гибридные зоны

При анализе фенетической изменчивости как свидетельства гибридизации были выделены две ситуации. В случае *свободной гибридизации* (без ограничений для случайного спаривания в гибрид-

ной зоне) все популяции будут унимодальными на гистограмме, а при *ограниченной гибридизации* (отбор против некоторых категорий промежуточных особей) картина будет би- или тримодальной (Schueler and Rising 1976: 284). Через 30 лет была предложена сходная генетическая классификация структуры гибридной зоны. По своей генетической структуре, т.е. по составу классов генотипов, такие зоны могут быть разделены на три категории (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503; Jiggins and Mallet 2000: 250; Allendorf et al. 2001: 614; Gay et al. 2008: 2790). К *унимодальным*, т.е. с одним пиком в середине, относят зоны, в которых преобладают гибриды («гибридные скопления»). В *бимодальных* зонах (с двумя пиками) явно выражены главным образом два класса генотипов, напоминающие родительские виды.⁴³ Наконец, в третьей, промежуточной *плоской* (flat) категории классы гибридных и родительских генотипов представлены примерно одинаково (Рис. 8).

Унимодальное распределение генотипов в гибридной зоне было найдено у жаб в Канаде (Green 1983: 39), жерлянок в Польше (Yanchukov et al. 2006: 597), тритонов в Австрии (Maletzky et al. 2008: 12), бабочек-махаонов в Канаде (Sperling 1990: 1791), бабочек рода *Lycaeides* в Скалистых горах (Gompert et al. 2010: 3185), вероятно, у пресноводных черепах рода *Pseudemys* (см. Stenshaw 1965, Table 2). Строго бимодальная структура выражена у сверчков рода *Gryllus* в Северной Америке (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503; Ross and Harrison 2002: 2309); бабочек рода *Heliconius* в Эквадоре (Jiggins et al. 1997: 499, Fig. 3). Бимодальной можно считать ситуацию в зоне симпатрической гибридизации между мидиями *Mytilus edulis* и *Mytilus galloprovincialis* в Девоне и Корнуэлле на юго-западе Англии, где гибриды составляли 5.4% и 2.1% соответственно (Skibinski et al. 1978: 363), а также на атлантическом побережье юго-запада Европы (Bierne et al. 2003: 454 и 456, Fig. 5). Сходный случай найден между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus marmoratus* во Франции примерно с 4% гибридов (Arntzen et al. 2009: 1191,

Table 3). Узкие гибридные зоны между «хромосомными видами» палестинского слепыша, *Spalax ehrenbergi* дают плоскую или унимодальную картину (Nevo and Bar-El 1977, Table 1). Известны также и другие примеры (см. Jiggins and Mallet 2000: 251–253).

Подобные ситуации могут быть получены и по фенотипическим признакам, например, по окраске или пропорциям тела, в том числе с помощью так называемого гибридного индекса (например, Hovanitz 1943: 49; Schueler and Rising 1976: 284; Johnson and Johnson 1985: 8).⁴⁴ Однако в таких случаях возникает проблема адекватной идентификации каждой особи (см. примечание 9). Так, анализ генетически определённого материала по квакшам *Hyla cinerea* и *Hyla gratiosa*, хорошо различимым внешне, показал, что на основе только морфологических признаков 50–56% беккроссов и 17% F₁ не отличить от родителей, а 27% беккроссов от F₁ (Lamb and Avise 1987: 162). Полагают также, что использование гибридного индекса приводит к значительной потере информации (Jiggins and Mallet 2000: 251).

Рассматриваемые категории зон не являются застывшими, и между ними в природе встречаются различные промежуточные варианты даже в пределах одной и той же пары гибридизирующих видов, что было обнаружено у рыб, лягушек, сверчков и бабочек (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503). Так, переход от плоского к бимодальному распределению отмечен у сверчков рода *Allonemobius* в США (Howard and Waring 1991: 1125). Он также, вероятно, существует в зоне гибридизации квакш *Hyla cinerea* и *Hyla gratiosa* (Алабама, США), где гибриды различных классов в сумме составляли 46.5% (Lamb and Avise 1986: 2527). У жерлянок нашли переходы от унимодального варианта к плоскому в Хорватии и к бимодальному на Украине (Yanchukov et al. 2006: 597).

По составу классов генотипов гибридные зоны также могут весьма различаться. Так, например, среди гибридов между квакшами *Hyla cinerea* и

⁴³Если один из двух классов беккроссов будет отсутствовать, например, в случае однонаправленной (асимметричной) интрогрессии генов (см. ниже), то структура гибридной зоны формально тоже будет выглядеть унимодальной. Однако очевидно, что такая унимодальность отличается от обсуждаемой, и поэтому лучше избегать от применения этого термина к подобным ситуациям.

⁴⁴Гибридный индекс признаков впервые был использован американским ботаником Эдгаром Андерсоном (Anderson 1936: 505).

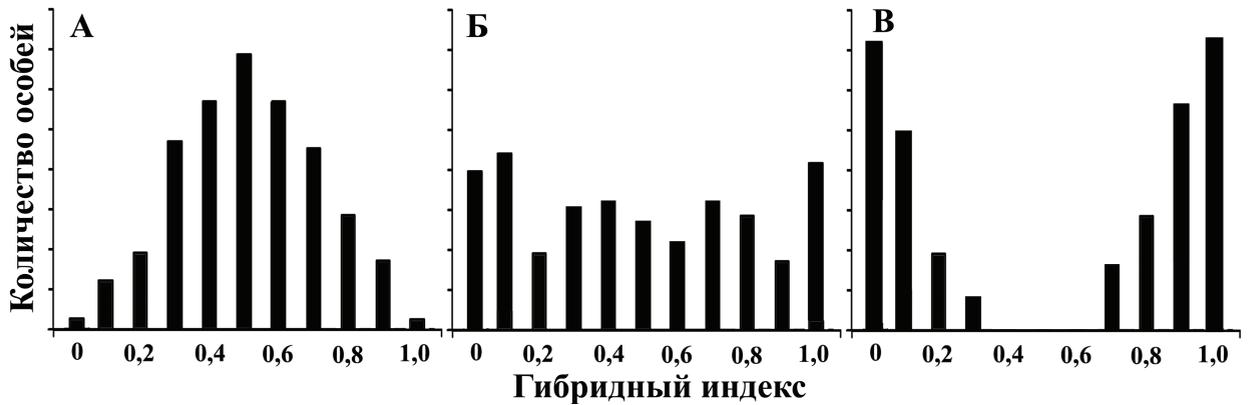


Рис. 8. Унимодальная (А), плоская (Б) и бимодальная (В) гибридные зоны.

Fig. 8. Unimodal, bimodal (A), and flat (B) and hybrid (B) zones.

Hyla gratiosa на F_1 пришлось 6.5%, на беккроссы 19.0 и 17.4% соответственно, а на более поздние поколения 3.6% (Lamb and Avise 1986: 2527, Table 1). В гибридной зоне между бабочками *Heliconius erato* и *Heliconius himera* гибриды составляли 10% всех особей, из них около половины были F_1 (Jiggins and Mallet 2000: 251). В остаточной гибридной зоне между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus dobrogicus* в Закарпатье Украины основная доля среди гибридов пришлась на беккроссы V_1 и V_2 , гибриды F_2 были найдены только в двух популяциях, а F_1 исключительно редки (Литвинчук и Боркин 2009: 159). Помимо сложностей с идентификацией генотипов,⁴⁵ на их состав и распределение могут влиять эндогенный и экзогенный (средовой) отбор, а также ассортативное скрещивание, которые способны уменьшать общее генетическое разнообразие в гибридных популяциях (Rieseberg and Linder 1999: 367).

Предполагают, что унимодальное распределение генотипических классов в гибридной зоне указывает на преимущество гибридов в промежуточной зоне между родителями и, соответственно, отбор в их пользу (Green 1983: 39). Бимодальную структуру, которую считают типичной для гибридных зон (Harrison and Bogdanovicz 1997: 503), связывают с сильным отбором против гибридов первого поколения и/или с ассортативным скрещиванием. Даже при случайном спаривании мо-

жет происходить ассортативное оплодотворение (распознавание гамет), как это было выяснено у сверчков рода *Allonemobius*. В случае мозаичных зон ассортативное скрещивание может развиваться в качестве побочного эффекта привязанности гибридизирующих видов к разным местообитаниям, даже если внутри каждого из этих местообитаний спаривания будут иметь случайный характер. Этот эффект будет не только уменьшать поток генов между популяциями и понижать уровень рекомбинации, но и способствовать адаптации к разным нишам (MacCallum et al. 1998: 228). Однако, согласно некоторым моделям (Грабовский 1995: 307), повышение ассортативности спаривания никак не может служить механизмом репродуктивной изоляции, как это представляется в классических работах.

Таким образом, бимодальность зоны во многом обусловлена сильной презиготической изоляцией. Постзиготические барьеры сходны как в уни-, так и бимодальных зонах (Jiggins and Mallet 2000: 252). Развитие бимодальной структуры связано с дизруптивным отбором, по крайней мере, по фенотипическим признакам, который может быть двояким (Gay et al. 2008: 2802). Считается, что экзогенный отбор, когда приспособленность зависит от условий обитания, в сочетании с ассортативным скрещиванием является главным фактором, обеспечивающим стабильность бимодальной

⁴⁵Их определение может быть затруднительно даже при использовании генетических маркеров. Математически показано, что для отграничения первых двух поколений (F_1 , V_1) и отдаленных беккроссов (V_{4-5}) от чистых родительских особей соответственно требуется от нескольких до 70 независимых локусов (Boecklen and Howard 1997: 2615).

зоны, тогда как эндогенный отбор, связанный с несовместимостью геномов, во многих случаях играет меньшую роль.

С экзогенным отбором связана биотопическая адаптация, а эндогенный отбор может быть обусловлен аллопатрической реорганизацией геномов, эффектом основателя или плейотропным эффектом, зависимым от адаптивной эволюции других признаков (Jiggins and Mallet 2000: 254). Любопытно, что оба типа отбора дают неразличимые формы клинальной гибридной зоны как в одно-, так и в многолокусных моделях (Kruuk et al. 1999a: 1968). Однако, по справедливому замечанию (Futuyma and Shapiro 1995: 225), некоторые гибридные зоны могут поддерживаться комбинацией экзо- и эндогенного отбора, как, например, в случае с мозаичной зоной сверчков рода *Gryllus*. Обе формы отбора работают и в гибридной зоне европейских жерлянок, где доказана адаптация обоих видов к разным условиям среды и одновременно гибридная дисфункция. Поэтому приписывать исключительную роль только экзо- или только эндогенному отбору было бы явным упрощением (Kruuk et al. 1999a: 1968).

Унимодальность зоны, т.е. большое количество гибридов, связывают с недавним вторичным контактом видов, за которым следует их быстрое перемешивание и образование единой панмиктической популяции или «гибридного скопления» (Gyllenstein et al. 1985: 911; Echelle and Connor 1989: 725; Harrison and Bogdanovicz 1997: 503). Любопытные сведения были получены при изучении гибридной зоны между серой и чёрной воронами в Сибири (Блинов и Крюков 1992: 1085). Судя по доле явных гибридов (33%) в центре зоны, в целом этот участок может относиться к «плоской» категории зон, переходящей к бимодальности к краям зоны. Это подтверждается и обнаружением ассортативности скрещивания, обнаруженной в центре зоны (с. 1086).

Полагают, что переход осуществляется от унимодальной зоны через плоскую к бимодальной, развитие которой может означать усиление механизмов репродуктивной изоляции между видами (Jiggins and Mallet 2000: 254). Однако, на наш взгляд, бимодальное распределение может быть и первичным в тех случаях, когда в зоне вторичного контакта встречаются бывшие аллопатрические виды с уже развитыми, но неполностью, изолирующими механизмами. Случайная гибридизация

между видами даст строгую бимодальную картину с небольшой долей промежуточных гибридов. Однако дальнейшее размывание этих механизмов и усиление гибридизации может привести через плоскую зону к возникновению унимодальной гибридной зоны.

В пользу высказанного нами мнения может свидетельствовать и невыраженность связи между категорией зоны и уровнем генетической дивергенции (D) между видами. Так, унимодальная гибридная зона известна в том числе и у пар видов с высоким значением D_{Nei} и заметными различиями по разным признакам, а бимодальная – с небольшим значением D_{Nei} и незначительными морфологическими отличиями (Jiggins and Mallet 2000: 253). Более того, у жерлянок *Bombina bombina* и *Bombina variegata* со средним $D_{Nei} = 0.37–0.59$ на разных участках гибридной зоны можно встретить все три категории: уни-, плоскую и бимодальную (см. Szymura 1993: 280, 283 и 285; Yanchukov et al. 2006: 597).

Билатеральная и асимметричная интрогрессия

Рассмотренную выше уни- и бимодальную структуру гибридных зон не следует путать с двумя вариантами интрогрессии генов, которые к настоящему времени уже неплохо изучены. Использование молекулярных маркеров показало, что интрогрессивная гибридизация может осуществляться как в сторону обоих родительских видов, что получило название *двунаправленной* (bidirectional), *билатеральной* или *симметричной* интрогрессии, так и только одного из них, т.е. быть *асимметричной*. Судя по литературе, симметричная интрогрессия встречается реже, хотя она описана у разных животных, например, у паразитических червей (Huysse et al. 2009: 4), дрозофил (Powell 1983: 494), рыб (Smith 1992, Table 1; Esa et al. 2000: 335; Shaddick et al. 2011: 1223), тритонов (Maletzky et al. 2008: 12) и млекопитающих (Chavez et al. 2011: 3359).

Асимметричная интрогрессия происходит, по-видимому, чаще и зарегистрирована у различных водных и наземных животных (Green 1983: 36, 1996: 99; Spence 1990: 1779; Smith 1992, Table 1; Collins et al. 1993: 86; Schwenk 1993: 1293; Garcia and Davis 1994: 385; Rawson and Hilbish 1998: 106; Brumfield et al. 2001: 2082; Evans et al. 2001: 1696; Rohwer et al. 2001: 413; Redenbach and Taylor 2002:

1030; Bierne et al. 2003: 457; Green and Parent 2003: 40; Harpert and Hart 2007: 381; Metcalf et al. 2008: 153; Cabria et al. 2011: 1187).

В зоне симпатрии морских окуней *Sebastes fasciatus* и *Sebastes mentella* была обнаружена интрогрессия генов в обоих направлениях, однако количественно преобладала инфильтрация генов от первого вида ко второму (Roques et al. 2001: 161). Такая же ситуация обнаружена у бабочек рода *Pontia* (Porter et al. 1997: 1569). Среди дарвиновских вьюрков интрогрессия микросателлитных генов от *Geospiza fortis* в геном *Geospiza scandens* была в три раза больше, чем в обратном направлении (Grant et al. 2004: 1595). У полевых сверчков интрогрессия ядерных генов шла в обоих направлениях, тогда как перенос митохондриальной ДНК был асимметричным: от *Gryllus pennsylvanicus* к *Gryllus firmus* (Harrison and Bogdanowicz 1997: 501–502; Ross and Harrison 2002: 2309). Близкая ситуация была обнаружена в зоне гибридизации двух видов макак на острове Сулавеси (Evans et al. 2001: 1698).

Асимметричная интрогрессия через гибридную зону отражает асимметрию потока генов между популяциями родительских видов, которая в свою очередь зависит от асимметрии барьеров, позволяющих генам больше распространяться в одном направлении, нежели в другом. Так, например, барьер для интрогрессии генов в сторону краснобрюхой жерлянки (*Bombina bombina*) заметно сильнее, чем в сторону другого вида, *Bombina variegata*, причём для разных белковых локусов он различен (Szymura and Barton 1991, Table 4). Теоретически асимметрия может быть обусловлена различиями в приспособленности, структуре популяции или сдвигом клины (Barton and Hewitt 1985: 120). Степень асимметричности может варьировать географически, даже меняя своё направление на противоположное. Так, в текущих на восток реках перенос митохондриальной ДНК среди карповых рыб шёл от *Luxilus* (ранее *Notropis*) *chrysocephalus* к *Luxilus cornutus*, а в реках, текущих на запад, наоборот (Dowling et al. 1989: 630, 1997: 1581).

Асимметричная интрогрессия может объясняться различными причинами: асимметричным отбором (разная выживаемость гибридов от разных направлений скрещиваний – Arntzen et al. 2009: 1198), разной численностью видов (Dowling et al. 1989: 630; Perry et al. 2001b: 1160), поведени-

ем (Lamb and Avise 1986: 2529; Spence 1990: 1779; Evans et al. 2001: 1696; McDonald et al. 2001: 1448; Perry et al. 2001b: 1160; Redenbach and Taylor 2002: 1030; Metcalf et al. 2008: 153), особенностями исторического расселения видов (Dowling and Hoeh 1991: 952, 1997: 1581). Например, асимметричная интрогрессия у двух видов сверчков в гибридной зоне совпала с асимметрией результатов лабораторных скрещиваний этих видов, когда скрещивание ♀ *Gryllus pennsylvanicus* × ♂ *Gryllus firmus* давало жизнеспособное и фертильное потомство, а реципрокное нет (Harrison and Rand 1989: 118; Rand and Harrison 1989: 447). Она также связана с асимметричной системой спаривания у креветок (Garcia and Davis 1994: 386), североамериканских бурундуков (Good et al. 2003: 1910), между европейской норкой и лесным хорьком (Cabria et al. 2011: 1186). Однако известны случаи, когда скрещивания между видами происходят в обоих направлениях, но интрогрессия генов асимметрична (Vollmer and Palumbi 2002: 2024). Любопытный факт был обнаружен при паразитологическом обследовании гибридной зоны между карповыми рыбами на юге Франции. Оказалось, что встречаемость гельминтов совпадает с направлением асимметричной интрогрессии у этих рыб (Moullia 1999: 394).

Нередко существует определённая разница в результатах, полученных с помощью ядерных и митохондриальных генов (Ferris et al. 1983: 2293; Dowling et al. 1989: 629; Shaw 2002: 16127; Gompert et al. 2008: 5240). Например, в зоне симпатрии видов-двойников *Drosophila pseudoobscura* и *Drosophila persimilis* существует интрогрессия митохондриальных генов, но не ядерных (Powell 1983: 494). Такая же ситуация обнаружена у зайцев на Пиренейском полуострове (Alves et al. 2008: 2834). Это обусловлено тем, что митохондриальная ДНК значительно легче передаётся через видовые границы благодаря своему материнскому наследованию и отсутствию рекомбинации. Интрогрессия ядерных генов может приводить к более суровым последствиям, поскольку чужие кодирующие гены могут прямо влиять на морфологические и экологические особенности особей, и, соответственно, отбор будет строго действовать против них в беккроссах. Тем не менее были обнаружены случаи интрогрессии ядерных генов при отсутствии (или незначительности) интрогрессии мтДНК (Di Candia and Routman 2007: 573).

Любопытная система двойного наследования мтДНК была обнаружена у съедобных мидий (Riginos et al. 2004: 2438). Выяснилось, что у них есть два митотипа, которые наследуются по материнской или отцовской линии. Самки содержат только самочный тип (F-mtDNA), а самцы как этот, так и самцовый тип (M-mtDNA). В некоторых гибридных зонах происходит асимметричная интрогрессия F-mtDNA *Mytilus edulis* в *Mytilus galloprovincialis* и *Mytilus trossulus*, но асимметричной интрогрессии M-mtDNA не наблюдается, а при скрещивании первых двух видов M-mtDNA от *Mytilus edulis* диспропорционально элиминируется (Riginos et al. 2004: 2448–2449).

Терминальным проявлением асимметричной интрогрессии следует считать так называемую *поглощающую* гибридизацию, когда митохондриальный геном одного вида полностью замещается геномом другого, при этом первый вид сохраняет свою идентичность по внешним и ядерным признакам. Такие случаи фиксации чужой мтДНК известны среди рыб (Dowling and Hoeh 1991: 954; Dowling and DeMarais 1993: 444; Wilson and Bernatchez 1998: 130; Gerber et al. 2001: 2032), тритонов (Babik et al. 2005), птиц (Gill 1997: 523; Рубцов 2010: 267 и 269) и млекопитающих (Ferris et al. 1983: 2292). Обычно они объясняются интенсивной интрогрессивной гибридизацией или историческими особенностями расселения видов небольшими популяциями смешанного происхождения. Предложены два механизма заимствования чужой мтДНК (Рубцов 2010: 267). При так называемом *митохондриальном (селективном) подметании* определённый митохондриальный гаплотип, обладая селективным преимуществом, быстро распространяется по ареалу своего вида и через гибридизацию внедряется в близкородственный вид. В случае *экспансии передового края* чужая мтДНК через гибридизацию с другим видом попадает после быстрого расширения его ареала в периферические гомозиготизированные разреженные популяции.

Следует, однако, отметить, что гибридизация видов не всегда сопровождается интрогрессией генов в родительские популяции за пределами гибридной зоны (например, Patton 1973: 580; Sage and Selander 1980: 1081).

Механизмы формирования и поддержания гибридной зоны

Долгое время считалось, что гибридные зоны весьма недолговечны, эфемерны и неизбежно должны закончиться или слиянием гибридизирующих видов, или усовершенствованием репродуктивной изоляции между ними. Такой взгляд получил название гипотезы *эфемерной зоны*, ephemeral-zone hypothesis (Moore 1977: 263). Однако уже Э. Майр (1968: 304) признал, что «<...> существует еще и третья альтернатива». Действительно, огромное число фактов показывает, что гибридные зоны могут быть весьма стабильными и существовать длительное время. Возникновение многих из них (до 37%), по-видимому, связано с событиями послеледникового периода (Remington 1968: 329; Barton and Hewitt 1985: 133; Hewitt 1989: 91, 1999: 105),⁴⁶ хотя есть и более молодые, порядка 50–200 лет (Hauffle and Searle 1994: 1388; Patton 1973: 581; Hafner et al. 1998: 278) и вызванные деятельностью человека (Hewitt 1989, Table 4). Так, гибридная зона между жерлянками около Кракова, по-видимому, существует порядка 2300–3000 поколений, т.е. около 8000–9000 лет (Szymura and Barton 1986: 1146), между жабами *Bufo americanus* и *Bufo hemiophrys* в Манитобе, Канада около 8000 лет на протяжении 4000 поколений (Green 1983: 38), у бабочек *Heliconius melpomene* в Суринаме 2000 поколений (Turner 1971: 480)⁴⁷. К послеледниковым событиям относят и формирование гибридной зоны между серой и чёрной воронами в Европе (Майр 1968: 298). Возраст узкой парапатрической гибридной зоны между ящерицами *Sceloporus undulatus* и *Sceloporus woodi* во Флориде оцени-

⁴⁶Имеющаяся тенденция косвенно оценивать возраст гибридной зоны событиями ледникового периода иногда при проверке фактами даёт осечку. Так, узкая гибридная зона между двумя подвидами гофера *Thomomys bottae* в долине Рио-Гранде в Нью-Мексико была передатирована в 50 лет (наводнение 1929 г.) вместо 10 000, предполагавшихся ранее по модели нейтральной диффузии (Hafner et al. 1998: 278).

⁴⁷ По мнению автора (Turner 1971: 480), речь идёт о гибридной зоне шириной не более 50 км, образованной тремя подвидами этого вида и существующей, судя по литературным данным, не менее 200 лет.

вается в 100 000 лет (Jackson 1973: 67). Процесс гибридизации у багамских наземных моллюсков рода *Cerion* на основании морфометрии раковины и радиоуглеродного анализа прослежен на протяжении минимум 13 000 лет (Goodfriend and Gould 1996: 1896).

Почему узкие гибридные зоны остаются стабильными в течение долгого времени, остаётся большой загадкой (Майр 1968: 304; Barton and Hewitt 1985: 138). Накопление данных привело к развитию нескольких гипотез или моделей образования и поддержания гибридной зоны (Moore 1977: 264; Moore and Buchanan 1985: 135–136; Schwenk and Spaak 1995: 466; Крюков 2000: 35).

1. *Модель нейтральной диффузии* (Endler 1977: 91–93, цит. по: Hafner et al. 1983: 16). Гибридная зона возникает как простое смешивание нейтральных аллелей в зоне вторичного контакта. Ширина клины является функцией скорости генного потока и времени с момента контакта. Хотя нейтральное перемешивание и предполагается для ряда случаев (см. Hewitt 1989, Table 1, 5; Turgeon and Bernatchez 2001: 2282⁴⁸), в целом эта гипотеза не получила широкой поддержки,⁴⁹ и значительно большую популярность набрали модели, построенные на действии отбора и эмпирически подтверждённые при анализе природных случаев.

2. *Модель динамического равновесия* (Moore 1977: 264). Это – наиболее разработанная, в том числе математически (с 1930-х годов), концепция получила также название *балансовой гипотезы*. Стабильность гибридной зоны объясняется балансом между иммиграцией (дисперсией) родительских видов в гибридную зону и отбором против гибридов (Bigelow 1965: 452; Майр 1968: 304 и 417; Barton 1979a, 1979b; Barton and Hewitt 1981c: 110, 1985: 116 и 131, 1989: 498). По-видимому, именно эта модель работает в большинстве, но не во всех, изученных случаях, особенно для узких клин (см. выше). Во многих работах была показана пониженная приспособленность гибридов,

которая может быть выражена в их повышенной смертности на разных стадиях развития, появлении аномалий, пониженной плодовитости или стерильности и т.д. (Заславский 1967: 4; Watson 1972: 432; Nevo and Bar-El 1977: 839; Barton and Hewitt 1981b: 370; Woodruff 1981: 180; Dowling and Moore 1985: 155; Kocher and Sage 1986: 31; Szymura and Barton 1986: 1151, 1991: 254; Virdee and Hewitt 1994: 396; Reed and Sites 1995: 66; Nichols and Hewitt 1988: 41; Kruuk et al. 1999b: 1615). У японских жужелиц в зоне гибридизации были выявлены повреждения полового аппарата самцов и самок, что ведёт к повышению смертности родительских особей и уменьшению численности гибридного потомства, т.е. сильному отбору против гибридизации (Sota and Kubota 1998: 1511–1512). В ряде случаев наблюдается заметная вариабельность в уровне фертильности (стерильности) гибридов (Hewitt et al. 1987: 29; Turner et al. 2012: 452).

Особое развитие данная модель получила в виде так называемой *модели зоны напряжения (tension zone model)*, когда факторы среды не вовлечены в поддержание гибридной зоны (Barton and Hewitt 1985: 116, 1989: 498; Hewitt 1990: 1704). Сильным аргументом в пользу этой гипотезы считается согласованность клинальной изменчивости в разных категориях признаков (морфологических, ядерных и митохондриальных генов), поскольку вряд ли по столь разным признакам отбор действует одинаково. Возможность количественной оценки изучаемых случаев гибридизации по данной модели с помощью ряда параметров (ширина и форма клины, скорость расселения, давление отбора, число локусов, неравновесие по сцеплению и т.д.) сделали её весьма привлекательной и широко известной (например, Alexandrino et al. 2005: 1336).

Тем не менее она подверглась критике за несоответствие ряду ситуаций в природе (Moore 1977: 267; Moore and Buchanan 1985: 146; Woodruff 1989: 292; Howard et al. 2003: 303; Gompert et al.

⁴⁸Следует иметь в виду, что в данной работе речь идёт об интерградации двух ледниковых рас сига Артеди (*Coregonus artedi*), оцениваемой по микросателлитным локусам, а не о межвидовой гибридизации.

⁴⁹Любопытный пример действенности этой модели был получен при изучении гибридной зоны между древесными славками рода *Dendroica*, предполагаемый возраст которой равен 7500 лет до нашей эры (Bagrowclough 1980: 663). Ширина зоны, предсказанная, исходя из простой диффузии адаптивно нейтральных аллелей, почти точно совпала с реальной. Это, в частности, указывает на то, что интрогрессия генов может быть очень медленным процессом (Moore and Buchanan 1985: 147). Но см. сноску 46!

2010: 3186). Известен случай клинальной (сигмоидной) гибридной зоны, но без отбора против гибридов (Крюков и Блинов 1989: 133; Блинов и др. 1993: 103). Сам отбор против гибридов может быть двояким: *эндогенным*, что связано с понижением жизнеспособности гетерозигот из-за смешения коадаптированных геномов родителей, и *экзогенным*, что обусловлено адаптацией родительских видов к разным экологическим условиям и, соответственно, меньшей адаптивностью гибридов (Крюков 2000: 35). Кроме того, не всегда гибриды демонстрируют пониженную жизнеспособность и уменьшенную фертильность (Bull 1979: 388; Moore and Koenig 1986: 49;⁵⁰ Nürnbergger et al. 1996: 1234).

3. *Модель превосходства гибридов* (Moore 1977: 264). Родительские виды адаптированы к разным условиям, но гибриды имеют преимущество перед ними в некоторых биотопах. Эта гипотеза была разработана ботаниками, но зоологи ранее её игнорировали. С учётом того, что большая приспособленность гибридов приурочена к географически ограниченному участку гибридной зоны, данная концепция получила уточнённое название «*пограничного превосходства гибридов*» (bounded hybrid superiority – Moore and Buchanan 1985: 136; Moore and Koenig 1986: 42; Крюков 2000: 36). Хотя Уильям Мур применил её для объяснения узких клинальных зон, сама модель пригодна для стабильных гибридных зон любой формы и размера (Moore 1977: 275). Она была также отнесена к классу клинальных моделей, независимых от расселения, *dispersal-independent clines* (Barton and Hewitt 1985: 116).

В отличие от двух предыдущих, эта модель в первую очередь учитывает влияние экологических факторов, которые определяют приспособленность гибридов. Соответственно, ширина гибридной зоны обусловлена географическим распространением тех условий, к которым гибриды более адаптированы, чем родительские виды. Поэтому не удивительно, что модель превосходства гибридов в первую очередь применяют к гибридным зонам на стыке разных ландшафтов (экотоны). Она также может работать в случае ме-

стообитаний, маргинальных для обоих родителей и т.д. (Moore 1977: 273). Несмотря на её поддержку (например, Littlejohn and Watson 1977: 850; Green 1983: 39; Grant and Grant 1992: 196; Крюков 2000: 21 и 36; Perry et al. 2001b: 1160), всё же считают (Barton and Hewitt 1989: 498), что данная модель не может объяснить длинные узкие полосы примерно равной ширины, что типично для большинства гибридных зон. По-видимому, она не применима к случаям отсутствия какого-либо экологического или климатического перехода в гибридной зоне (Rohwer and Wood 1998: 303).

4. *Отбор, благоприятствующий разным аллелям в разных условиях среды*. Истоки этой модели ведут своё начало с 1930-х годов, а сама модель использовалась для построения теории клины (Haldane 1948: 277), и в ней можно найти элементы всех трёх предыдущих концепций. Отбор может действовать на аллели независимо на каждой стороне гибридной зоны, поддерживая родительские типы, что может влиять на распределение аллелей (и гибридов) в гибридной зоне. Вариантом модели может служить гипотеза экологического градиента. Она также может быть полезна для объяснения возникновения гибридной зоны мозаичного типа.

Несмотря на разные, конфликтующие друг с другом модели, трудно ожидать, что всё многообразие гибридных зон можно объяснить с помощью какой-либо одной из предложенных концепций (см. например, Gompert et al. 2010: 3186). Как было справедливо замечено (Futuyma and Shapiro 1995: 225), реальные и теоретические гибридные зоны нередко существенно различаются. Например, имеется целый ряд клинальных гибридных зон, ширина которых больше, чем это можно ожидать, исходя из модели нейтральной диффузии или зоны напряжения (Hewitt 1990: 1711). Во-первых, все модели являются сверхупрощениями (Harrison and Rand 1989: 114). Во-вторых, наличие разного типа гибридных зон и разнообразия пространственной и генетической структуры на разных участках у одной и той же пары видов (например, у жерлянок, см. с. 108) может свидетельствовать в пользу разных причин

⁵⁰ Следует иметь в виду, что данные авторы изучали гибридную зону между подвидами североамериканского дятла *Colaptes auratus auratus* и *Colaptes auratus cafer*, различающимися по 5–6 признакам окраски оперения, которая у гибридов имеет промежуточный характер (Moore and Koenig 1986: 43). Поэтому в целом не удивительно, что «гибриды» не имеют пониженной жизнеспособности и фертильности.

(или их комбинаций) возникновения и существования зоны (Крюков 2000: 37).

Так, экологически обусловленные клины могут переходить в зоны напряжения или, по крайней мере, они не являются взаимно исключающимися (Hewitt 1989: 89). Клинальные гибридные зоны часто расположены в районах экологического (климатического, ландшафтного и т.д.) градиента. Однако это вовсе не означает, что именно экологический градиент является причиной возникновения такой зоны, и возможны различные объяснения (Blackwell and Bull 1978: 23; Barton and Hewitt 1985: 131; Harrison and Rand 1989: 14). С другой стороны, мозаичные гибридные зоны в значительной мере обусловлены экологическими различиями гибридирующих видов (см. с. 105). Они также опровергают доминировавшее ранее мнение, что все гибридные зоны имеют клинальный характер или находятся в условиях пространственного градиента среды (Harrison and Rand 1989: 14).

Отмечалось также, что математические модели зон напряжения (эндогенный отбор) и географического градиента приспособленности (экзогенный отбор) предсказывают сходные паттерны, а различные варианты отбора могут встречаться одновременно в одной и той же гибридной зоне (Barton and Gale 1993; цит. по: Gollmann 1996: 122; Kruuk et al. 1999a).

Пространственное постоянство и подвижность гибридной зоны

Помимо стабильности во времени, не менее интересна проблема пространственного постоянства или подвижности гибридных зон. Под последней мы будем иметь в виду географическое смещение всей зоны, её фронта в случае клинальной узкой зоны (Рис. 9), а не просто изменение её формы (сужение или расширение) без перемещения. Поскольку маловероятно, что гибридирующие виды будут селективно одинаковы, уже само это факт делает гибридную зону пространственно нестабильной.

После образования клинальной гибридной зоны возможны три варианта её развития (Rising 1983: 150). Во-первых, гибридирующие популяции могут находиться под отрицательным отбором, что должно привести к исчезновению зоны. Во-вторых, гибриды могут быть селективно

равны с особями родительских видов или превосходить их в гибридной зоне. В таком случае можно ожидать расширение, уплощение и возможное исчезновение ступенчатой клины. В-третьих, гибриды могут быть селективно равны или превосходить родительские виды в гибридной зоне, но подвергаться отрицательному отбору вне этой зоны. В такой ситуации клина должна быть стабильной по ширине и конфигурации, но может смещаться географически. Аналогичная картина может быть и при географической изменчивости без вторичного контакта и гибридизации, когда клина поддерживается отбором и стабильна во времени. Однако явная стабильность клины не может сама по себе служить доказательством действия отбора, по крайней мере, для птиц, чьё реальное расселение превышает имеющиеся оценки, и поэтому невозможно определить изменения в гибридной зоне при анализе немногих поколений. После начала гибридизации такие «нейтральные» зоны могут расширяться настолько медленно, что сам этот процесс становится очевидным лишь через многие, возможно, тысячи поколений (Rising 1983: 151).

Согласно гипотезе зоны напряжения и соответствующей математической модели, узкая клинальная зона должна сдвигаться в сторону менее адаптивных или менее плотных популяций, но останавливаться там, где приспособленности обоих видов одинаковы и где достигается равновесие (Barton 1979: 345; Barton and Hewitt 1981c: 111, 1985: 131, 1989: 500; Hewitt 1989: 89). Сдвиг гибридной зоны в сторону одного из родительских видов может вызываться асимметричной гибридизацией и другими причинами, как-то: асимметричная миграция (расселение) родительских видов, вытеснение рецессивного аллеля доминантным, конкуренция, гибридная приспособленность, климатическое изменение границ видов, изменение ландшафта человеком и т.д. (Rohwer and Wood 1998: 303; Buggs 2007: 301, Table 1; Gay et al. 2008: 2803). Например, подвижность двух гибридных зон, образованных древесными славками на северо-западе США, скорее всего, объясняется поведенческим доминированием одного вида этих птиц над другим (Rohwer and Wood 1998: 303). В свою очередь, при оценке стабильности зоны необходимо различать клины, вызванные вторичным контактом таксонов и гибридизацией, и клины, обусловленные клинальной изменчиво-

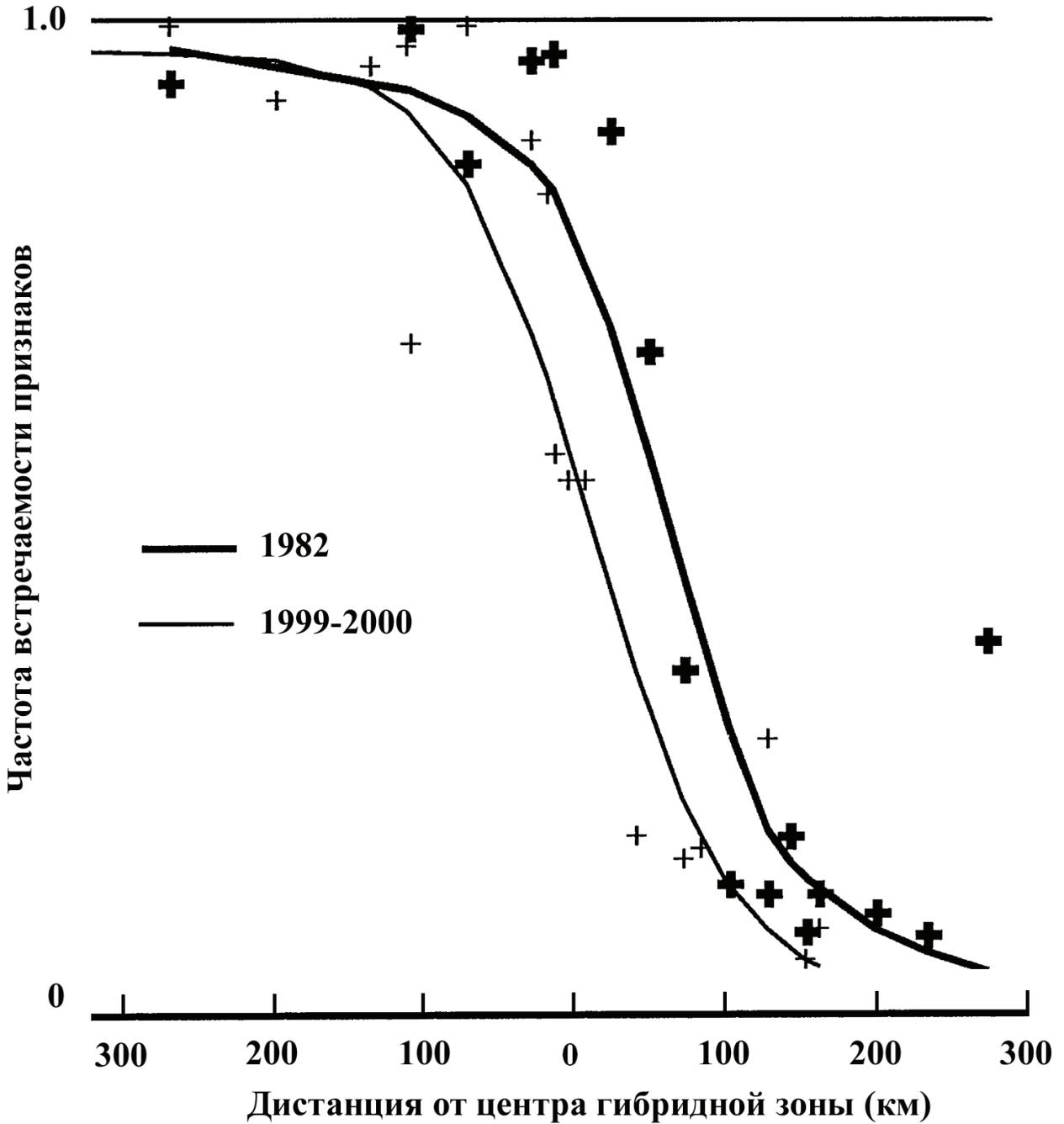


Рис. 9. Сдвиг клинального перехода (примерно на 47 км за 18–19 лет) между бабочками *Heliconius erato hydara* и *H. e. petiverana* в Панаме (по: Blum 2002: 1996, с изменениями).

Fig. 9. Shift of cline center (approximately 47 km in 18–19 years) between butterflies *Heliconius erato hydara* and *H. e. petiverana* in Panama (from Blum 2002: 1996, with modifications).

стью и отбором (Rising 1983: 149). Стабильность гибридной зоны может объясняться и моделью превосходства гибридов, поскольку более высокая приспособленность гибридов ограничена в пространстве.

Возможны два подхода к оценке стабильности или подвижности гибридной зоны. Это – сопоставление новых данных с опубликованными ранее и повторяющийся анализ (сбор данных) по трансекте через зону. Некоторые факты, действительно, говорят в пользу пространственного постоянства зон. Так, прямая проверка через 3 и 5 лет не показала заметного сдвига в положении клинальной зоны между двумя видами леопардовых лягушек (Kocher and Sage 1986: 28). Такая же стабильная картина наблюдалась при сопоставлении данных по австралийским лягушкам комплекса *Geocrinia laevis* через 7 лет (Littlejohn and Watson 1977: 850) и европейским жерлянкам в Прикарпатье через 20–80 лет (Szymura and Barton 1986: 1145, 1991: 258; Szymura 1993: 262 и 281). Гибридная зона между двумя видами птиц (*Manacus*) в Панаме за 100 лет сдвинулась лишь на несколько километров (Brumfield et al. 2001: 2082).

С другой стороны, получены сведения о подвижности гибридной зоны. Так, гибридная зона между жабами *Bufo americanus* и *Bufo hemiophrys* в Манитобе за десяток лет переместилась к западу примерно на 10 км (Green 1983: 36, 1996: 99). В Шотландии зарегистрировано смещение гибридной зоны между серой и чёрной воронами с 1928 по 1981 год, в том числе на 30 км за последние 15 лет. Зона смещалась также в Дании, но в других районах она стабильна (Крюков 2000: 21). Изменилась картина «сетчатой» гибридной зоны между тритонами *Triturus cristatus* и *Triturus marmoratus* в центральной Франции: за 25–35 лет первый вид продвинулся на юго-запад минимум на 30 км (Arntzen and Wallis 1991: 816).

В недавнем обзоре эмпирических исследований приведён 21 документированный случай сдвига гибридных зон у самых разных животных (бабочки, сверчки, муравьи, клещи, речные раки, рыбы, хвостатые и бесхвостые амфибии, ящерицы, птицы, млекопитающие) на расстояние от нескольких сотен метров до 300 км (Buggs 2007, Table 1). Кроме того, в 12 случаях смещение зоны предполагается на основе молекулярных данных по интрогрессии (например, Rohwer et al. 2001:

415). Предложен метод косвенной оценки смещения зоны путём сопоставления её центра (по генетическим маркерам) и пиком встречаемости промежуточных фенотипов (Gay et al. 2008: 2790 и 2800). Особый интерес представляет подвижность фронта гибридизации с последующим вытеснением эволюционно более слабого вида (Gill 1997: 519). Такие случаи нередки при вселении видов, и их анализ важен для охраны аборигенных видов (см. с. 127).

Таким образом, подвижность гибридных зон – это достаточно широко распространённое явление, которое, однако, не так просто зарегистрировать, поскольку требуется хорошая изученность объекта. Движущиеся гибридные зоны представляют собой превосходные примеры эволюции в действии, позволяющие изучать различные проблемы видообразования и важные для выработки стратегии охраны видов (Buggs 2007: 307).

Гибридные зоны и зоогеография

Гибридные зоны многих видов часто находятся в одних и тех районах. Так, на Великих равнинах Северной Америки расположены гибридные зоны 11 пар различных видов птиц (Rising 1983: 131 и 153), а в центральном Техасе и в центральной Калифорнии выявлены контактные зоны ряда амфибий и птиц (Sage and Selander 1980: 1080; Good 1989: 742). На западе Канады совпадают широкие гибридные зоны у клопов-водомеров рода *Limnoporus* и бабочек рода *Papilio* (Sperling and Spence 1991: 1380). Это же происходит в Закарпатье у жерлянок *Bombina* и тритонов *Triturus* (Халтурин и др. 2001; Литвинчук и Боркин 2009: 158). Большим числом гибридных зон среди морских животных характеризуется район Бельга, соединяющего более солёное Северное море с менее солёным Балтийским. В целом 38% случаев гибридизации приходится на границы между морскими биогеографическими зонами (Gardner 1997: 34, 43–46).

В 1968 г. американский энтомолог Чарлз Ремингтон обратил внимание на то, что многие гибридные зоны расположены не случайно, а совпадают с областями, где стыкуются различные биоты. Он назвал такие места «шовными зонами» (*suture zones*) гибридного взаимодействия между недавно соединёнными биотами (Remington 1968:

322).⁵¹ По его мнению (р. 329), эти зоны возникли в результате исчезновения барьеров для расселения в постледниковую эпоху (8000–11000 лет назад). Они не имеют ничего общего с «гибридизацией биотопов» Эдгара Андерсона (см. сноску 39), но ранее отмечались Э. Майром (1968: 298–299). На территории Неарктики Ч. Ремингтон идентифицировал шесть крупных (шириной до 100 миль) и семь более мелких или мало изученных зон. Он также предположил наличие других зон в Арктике, центральной Мексике, Южной Америке, Австралии, Палеарктике и признал, что часть гибридных зон находится вне выделенных им шовных зон. Для зон Северной Америки, Мексики и Австралии им были приведены списки контактных пар видов насекомых, наземных позвоночных и растений.

Хотя первоначально концепция «шовных зон» встретила довольно прохладный приём (Short 1969b), позже её с энтузиазмом поддержал Годфри Хьюитт (Hewitt 1996: 257, 1999: 105, 2001: 540), полагавший, по крайней мере, для северного полушария, что такие районы совпадения многих гибридных зон возникли в результате встречного расселения из ледниковых рефугиумов. Идея «шовных зон» Ремингтона была воспринята и другими авторами (Avice 2000: 226; Redenbach and Taylor 2002: 1027; Phillips et al. 2004: 1544; Toews et al. 2011: 434).

Однако ГИС-анализ⁵² 117 наземных гибридных зон у насекомых (16), амфибий (17), рептилий (4), птиц (15) и млекопитающих (19), а также растений (46) в США и Канаде показал, что лишь 46.2% этих зон хотя бы частично совпали с шовными зонами Ч. Ремингтона (Swenson and Howard 2004: 2394). Тем не менее географическое распределение 117 гибридных зон не было случайным, и кластерный анализ выявил 23 района, причём расположение многих из них соответствовало идеям Г. Хьюитта (р. 2396). Более широкий анализ с привлечением множества картографических данных по контактным зонам и филогеографии птиц, млекопитающих и деревьев показал, что барьеры (горы, в меньшей степени крупные реки)

и ледниковые рефугиумы, как и в Европе, во многом определяют совпадение (кластеризацию) зон в Северной Америке (Swenson and Howard 2005: 590). Полагают, что положение шовных зон определяется сложным взаимодействием исторических и современных экологических факторов, включая типы ландшафтов (физиография), климат и расстояние от ледникового рефугиума (Rissler and Smith 2010). В ряде случаев, например, в Калифорнии (Good 1989: 742) и Панаме (Brumfield et al. 2001: 2082), какой-либо экологический переход в шовной зоне обнаружен не был.

Гибридизация, генетическая дивергенция и надвидовые таксономические ранги

В природе гибридизация обнаружена среди видов разных категорий. С одной стороны, она известна у криптических видов (Hall and Selander 1973: 240; Blackwell and Bull 1978; Howard 1986; Good 1989; Dowling and Hoeh 1991; Боркин и др. 2004), а с другой, и у морфологически различающихся видов. Среди европейских тритонов рода *Triturus* гибридные зоны образуют как близкие виды одного комплекса (Боркин и Литвинчук 2009, глава 6), так и виды из близких комплексов (Arntzen and Wallis 1991; Arntzen et al. 2009). В Северной Америке гибридизируют бурундуки *Tamias ruficaudus* и *Tamias amoenus*, принадлежащие к разным видовым группам (Good et al. 2003: 1901).

В среднем генетическое расстояние (D_{Nei}) между формами, образующими гибридную зону, равно 0.26 (Barton and Hewitt 1989: 497), что в целом соответствует уровню вида (см. Боркин и Литвинчук 2010: 239). Например, между видами тритонов комплекса *Triturus cristatus* в среднем $D=0.2$ (Литвинчук и Боркин 2009: 128). Повидимому, самые большие значения генетической дивергенции ($D=0.91$) между гибридизирующими в природе видами были получены для североамериканских жаб *Bufo boreas* и *Bufo punctatus* (Feder 1980: 1094), а также для тритонов *Triturus cristatus*

⁵¹Такой же термин (suture zone) геологи используют для обозначения районов столкновения континентальных плит. В качестве примера зоны можно привести Гималаи, образованные в результате встречи Индийской субконтинентальной плиты и Азиатской континентальной плиты.

⁵²Компьютерный подход с помощью так называемой географической информационной системы (GIS) позволяет количественно анализировать пространственные взаимоотношения между географически локализованными параметрами.

и *Triturus marmoratus*, $D=0.64-0.86$ по разным оценкам (Arntzen et al. 2009: 1192). В первом случае, вероятно, оба пола полностью стерильны, а во втором гибридные самцы F_1 стерильны, но самки с низкой фертильностью (Arntzen and Wallis 1991: 817). Для сравнения укажем, что уровень генетического сходства между домовыми мышами *Mus musculus* и *Mus domesticus* (Gyllenstein and Wilson 1987: 28) в два раза выше, чем между жабами ($I=0.836$ против $I=0.40$). Постзиготическая изоляция (нежизнеспособность и стерильность гибридов) может наступать при $D=0.25$ у бесхвостых и $D=0.4$ у хвостатых амфибий и менее 0.5 у дрозофил (Боркин и Литвинчук 2010: 247). Однако в целом использование показателей генетического расстояния (D) или сходства (I), по справедливому замечанию Е.Н. Панова (1989: 39), не позволяет предсказывать поведение видов в контактной зоне. Так, у птиц широкая гибридизация происходит при $D=0.001-0.072$, хотя последние значения характерны также и для жёстко изолированных симпатрических видов ($D=0.044-0.060$).

Согласно иммунологическим оценкам (см. Dubois 1988: 47), средний возраст дивергенции между гибридизирующими видами у плацентарных млекопитающих значительно меньше, чем у птиц и бесхвостых амфибий, что указывает на более высокую скорость эволюции первых. У рыб гибридизация (интрогрессия) может происходить даже между видами, дивергировавшими не менее 5 миллионов лет, как кета и горбуша (Smith 1992: 45). Оба вида европейских жерлянок ($D=0.37-0.59$), образующие гибриды везде, где они встречаются, возникли ещё до плейстоцена, примерно 2–7 миллионов лет назад (Szymura 1993: 265). В лабораторных условиях они успешно скрещиваются с дальневосточной *Bombina orientalis*, хотя дивергенция с последней датируется в 10–12 миллионов лет (Uteshev and Borokin 1985: 366).

Мысль о том, что результаты скрещивания могут указывать на степень родства и, соответственно, таксономический ранг скрещиваемых (искусственно или в природе) особей, прослеживается уже в XVIII веке. Так, Ж. Бюффон в статье «О мулах» 1776 г. писал: «<...>». Как можно было бы иначе узнать степень родства животных разных видов, если не по результатам их спаривания «<...>?» (цит. по: Канаев 1966: 182). Нередко полагают, что вероятность гибридизации и плодовитость гибридов в целом пропорциональны

генетическому сходству, которое может быть выражено в таксономических рангах (Hubbs 1961: 12; Van Gelder 1977: 18; Dubois 1988: 53; Smith 1992: 41 и 45).

Ряд авторов предложил использовать способность видов к гибридизации как показатель реальности рода, который можно применять для выяснения его границ, в том числе в практических целях таксономии. Действительно, по своим параметрам род не может быть, по определению, меньше вида. Поэтому если виды – репродуктивно изолированные системы популяций, то роды должны включать виды, не способные скрещиваться с видами другого рода (Van Gelder 1977: 21). Иначе говоря, если два вида, относимые к разным родам, дают взрослых гибридов, плодовых или нет, то такие роды надо объединять в один (Dubois 1988: 56). Соответственно, к разным под родам следует относить группы видов одного рода, которые различаются морфологически и экологически, но могут давать жизнеспособных взрослых гибридов (Dubois 1988: 105).

Однако среди костистых рыб, млекопитающих и особенно среди птиц известно большое число межродовых гибридов, образуемых в природе (Van Gelder 1977: 5–18; Dubois 1988: 68–71; Smith 1992, Table 1; Gill 1998: 281). Среди амфибий и рептилий их число незначительно, например, известны случаи гибридизации в природе между несколькими родами морских черепах (James et al. 2004: 580). Межродовая гибридизация встречается и среди морских животных (11 из 102 случаев), включая по 1 у морских ежей и звёзд и 9 случаев у рыб (Gardner 1997: 41, Table 1). Известный американский ихтиолог Карл Хаббс (Hubbs 1955: 7, 1961: 12) пришёл к выводу, что в природе гибриды могут появляться даже у рыб из разных родов, но эти роды близко родственны и могут быть отнесены к одной трибе. Поэтому особый интерес представляют редкие гибриды между зелёной черепахой (*Chelonia mydas*) и логгерхедом (*Caretta caretta*), поскольку эти виды относятся к разным трибам, которые дивергировали более 50 миллионов лет назад (James et al. 2004: 581). В связи с этим можно напомнить вывод А.С. Серебровского (1935: 72) о том, что пределы гибридизации (получения жизнеспособных гибридов) у животных лежат в рамках семейства.

Отмечая существование межродовых гибридов и возможность сохранения геномной совмести-

сти даже у внешне разных птиц, американский орнитолог Фрэнк Гилл (Gill 1998: 281) даже заявил: «Идеология, что гибридирующие виды должны быть близкородственными, мертва». Возможно, это и соответствует действительности, но скорее всего в пределах семейства.

Гибридизация как важный фактор видообразования

Сейчас очевидно, что гибридизация видов – широко распространённое явление среди животных, которое вряд ли ограничивается только нашим временем. Так, на основе генетических и палеогеографических данных предполагается, что интрогрессия между мальмой (*Salvelinus malma*) и кунджей (*Salvelinus confluentus*) происходила ещё до последнего оледенения на северо-западе Америки (Redenbach and Taylor 2002: 1028). Сами авторы назвали это «исторической интрогрессией» (historical introgression, p. 1029), поскольку она не осуществляется сейчас. Полная фиксация митохондриальной ДНК арктического гольца (*Salvelinus alpinus*) была обнаружена в популяции озёрной палии (*Salvelinus namaycush*) в провинции Квебек, Канада. Поскольку первый вид здесь не водится, то предполагают, что интрогрессия имела место в ледниковый период (Wilson and Bernatchez 1998: 130). Любопытно, что в других озёрах оба вида гибридируют в зоне контакта с интрогрессией в обе стороны. Сценарии, базирующиеся на признании «бывшей» гибридизации и интрогрессии генов, можно найти и в других работах (Di Candia and Routman 2007: 572; Dowling and Hoeh 1991: 953; Ferris et al. 1983: 2294; Gyllenstein and Wilson 1987: 28; Gerber et al. 2001: 2032).

Ископаемые наземные моллюски рода *Cerion* на острове Большой Инагуа (Багамы), судя по морфометрии раковины, гибридного происхождения обитали от 3000 до 16600 лет тому назад (Goodfriend and Gould 1996: 1896). С конца плейстоцена происходит гибридизация между наземными моллюсками рода *Mandarina*, эндемика тихоокеанских островов Бонин (Chiba 1994: 1552). Возможные ископаемые гибриды между карповыми рыбами *Mylocheilus robustus*

и *Acrocheilus latus*, идентифицированные по наличию уникальных синапоморфий обоих видов, были обнаружены в позднемiocеновых и плиоценовых отложениях США. Иначе говоря, гибриды существовали в течение не менее 2 миллионов лет (Smith 1992: 46). Предполагаемые на основе промежуточной морфометрии гибриды между двумя парами видов ископаемых сердцевидных морских ежей рода *Micraster* описаны из верхнего мела Англии. Многовариантный статистический анализ трёх особей вымерших морских лилий выявил их промежуточный характер между хорошо очерченными *Eretmocrinus magnificus* и *Eretmocrinus praegravis*, жившими 325–345 миллионов лет назад. Наконец, гибридизация привлекается для объяснения морфологически промежуточных трилобитов группы *Viola* из ордовика США (см. Gardner 1997: 47–48). Согласно некоторым фантазиям (Williamson 2006: 599), благодаря гибридизации в докембрии (!) возникли многоклеточные животные и многие типы беспозвоночных, что якобы обеспечило кембрийский «взрыв» в эволюции.

Хотя в книгах Э. Майра (1947, 1968, 1971, 1974) межвидовой гибридизации уделялось немало внимания, тем не менее из биологической концепции вида вытекало, что гибридизация как явление – это всего лишь нарушение механизмов репродуктивной изоляции⁵³ и поэтому она не может рассматриваться как некий фактор видообразования. Однако тогда же экспериментально была обоснована противоположная позиция (Lewontin and Birch 1966: 335), согласно которой гибридизация (интрогрессия генов) может быть источником генетической изменчивости для адаптации в новых условиях среды и вести к быстрой адаптивной эволюции. Она может приводить к быстрым генетическим изменениям, включая хромосомные перестройки, изменения в экспрессии генов и размере генома (Vaack and Rieseberg 2007: 515). Более того, даже исключительно низкая жизнеспособность или плодовитость первых поколений гибридов не всегда предотвращает экстенсивный поток генов и возникновение новых эволюционных линий, так как редкие гибридные генотипы с более высокой приспособленностью к некоторым условиям сре-

⁵³Такое скорее негативное понимание отражено даже в названии главы 6, посвящённой гибридизации (Майр 1968: 101, 1974: 83): «Нарушение изолирующих механизмов (гибридизация)».

ды могут рассматриваться как редкие мутации, обеспечивающие селективное преимущество своим носителям (Arnold et al. 1999: 372).

Во многих работах было подтверждено, что гибридизация, действительно, приводит к повышению фенотипической и генетической изменчивости (Крюков и др. 1992: 139; Smith 1992: 44; Уфыркина и др. 1995: 886; Gardner 1997: 38; Roques et al. 2001: 160). Она способствует появлению новых фенотипов, отсутствующих у родителей (Turner 1971: 481; Wilkens 1971: 542; Tobler and Carson 2010: 1483). Общая гетерозиготность выше в гибридной зоне, а гибридные особи гетерозиготны по локусам, по которым различаются родительские виды. Более того, во многих работах с применением электрофореза белков (Sage and Selander 1980: 1080; Woodruff 1981: 186; Barton et al. 1983; Barton and Hewitt 1985: 135; Kocher and Sage 1986: 28; Крюков и др. 1992: 138; Collins et al. 1993: 87; Chiba 1994: 1549; Arntzen 2001: 983) в гибридной зоне было выявлено повышение частоты редких аллелей и даже обнаружены новые, отсутствующие у родительских видов формы ферментов, получившие название «гибризмы» (Woodruff 1989: 282). Хотя возможны различные причины (изменение селективного значения аллелей в новой генетической обстановке, более высокое мутирование у гибридов, внутрицистронная рекомбинация, генетический дрейф), это явление пока не нашло ещё своего чёткого объяснения, а в ряде изученных случаев оно не было обнаружено (Sperling and Spence 1991: 1374 и 1380).

Гибридизация среди паразитических видов позволяет осваивать новые виды хозяев (Schwartz et al. 2009: 255), увеличивать или понижать вирулентность и даже переходить к другому способу размножения, например, от полового к бесполому (Detwiler and Criscione 2010: 111).

Интересный случай, названный «зональным расхождением» (Searle 1991: 51; Hauffle and Searle 1994: 1388, zonal rasciation), был обнаружен в комплексе домовых мышей на севере Италии, где новая хромосомная раса возникла в гибридной зоне.

Многие исследования показали, что в результате межвидовой гибридизации могут появляться новые подвиды и виды животных, как диплоидные, так и полиплоидные (Bullini and Nascetti 1990; Dowling and Secor 1997). Различают два довольно различных варианта гибридного видообразования (Dowling and Secor 1997: 598; Baack and Rieseberg

2007: 515; Chapman and Burke 2007: 1774; Mallet 2007: 279). В тех случаях, когда уровень пloidности у гибридного таксона в результате гибридизации не изменился (иначе говоря, остался диплоидным, как у родителей), говорят о *гомоплоидии*. Такие виды представлены бисексуальными (менделевскими) популяциями, в которых сохраняется процесс рекомбинации. Поэтому данный вариант гибридного видообразования в ботанике также называют *рекомбинационным* (Грант 1984: 242).

Среди животных гомоплоидные гибридные виды, представленные бисексуальными (менделевскими) популяциями, довольно редки. Их список из более чем 20 предполагаемых видов и подвидов моллюсков, ракообразных, насекомых и позвоночных был опубликован 15 лет назад (Dowling and Secor 1997: 608). Сейчас они достоверно известны, например, среди насекомых (Sperling and Harrison 1994: 416; Mavárez et al. 2006: 868; Gompert et al. 2006: 1923, 2008: 5241; Mavárez and Linares 2008: 4182; Duenez-Guzman et al. 2009: 2613; Schwartz et al. 2009: 255; Salazar et al. 2010: 6; Кузнецова и др. 2011: 20). Среди рыб гибридное происхождение доказано для пресноводных карповых *Gila seminuda* и *Gila jordani*, которые ранее рассматривались как подвиды (DeMarais et al. 1992: 2750; Dowling and DeMarais 1993: 444; Gerber et al. 2001: 2033), а также для мексиканского меченосца *Xiphophorus clemenciae* (Meyer et al. 2006: 727). Молодая эволюционная линия бычка-подкаменщика (*Cottus* sp.) гибридного происхождения найдена в низовьях Рейна (Nolte et al. 2005: 2381, 2009: 2616). Итальянский воробей (*Passer italiae*) – давно известный вид гибридного происхождения среди птиц (Панов 1989: 227, 332 и 427–428; Brelsford 2011: 3705). Другой пример гомоплоидного вида среди птиц – древесная славка *Dendroica auduboni* на западе США (Brelsford et al. 2011: 2384). Японская домовая мышь (*Mus musculus molossinus*) и карибский фруктоядный листонос (*Artibeus jamaicensis schwartzi*) являются продуктом гибридизации других (под)видов, медвежий макак (*Macaca arctoides*) – двух видов, а недавно описанный бабуиноподобный *Rungwecebus kipunji* – даже двух родов (Shurtliff 2011: 9–10). Гибридное происхождение показано для диплоидного подвида *Daphnia galeata mendotae* в Северной Америке (Taylor et al. 2005: 535).

Полагают, что гомоплоидное гибридное видообразование осуществляется относительно быстро,

хотя полная стабилизация гибридного генома может занимать сотни поколений (Buerkle and Rieseberg 2010: 274). Сам этот модус выдвигает несколько важных проблем: это – образование стабилизированной гибридной популяции, способной к самостоятельному развитию, и её экологическое и репродуктивное обособление от родительских видов. Действительно, если родительские виды неполностью репродуктивно изолированы, то такая изоляция у зарождающегося гибридного вида должна быть ещё слабее.

Были предложены два основных механизма гомоплоидного видообразования. Согласно первому из них, в череде гибридных поколений возникает новая рекомбинационная форма, гомозиготная по разным независимым хромосомным перестройкам, по которым различались родительские виды. Это позволяет новому рекомбинационному виду (recombinational species) быть плодовитым при скрещиваниях внутри себя и стерильным при скрещиваниях с любым из родительских видов. Другой механизм приводит новую гибридную форму к стабилизации через сегрегацию внешними барьерами, под которыми подразумеваются экологический отбор и дифференциация ниш. Другими словами, гибридная форма, возникая в условиях симпатрии с родительскими видами, затем должна занимать экологическую нишу, неприемлемую для родителей. Компьютерное моделирование показало важность как генетических, так и экологических факторов при гомоплоидном гибридном видообразовании, включая пространственную изоляцию через эффект основателя (Buerkle et al. 2000: 449). Хотя это было разработано для растений, но случай колонизации гибридным видом экстремальных условий, где не обитают родительские виды, недавно был обнаружен для бабочек рода *Lycæides* (Gompert et al. 2006: 1923). Гибридный бычок-подкаменщик (*Cottus* sp.) также занял участки в низовьях Рейна, где не обитают родительские формы (Nolte et al. 2005: 2379).

Однако при географической изоляции гибридная популяция может стабилизироваться в гомоплоидный гибридный вид и без адаптации к новым или экстремальным условиям среды (Brelsford 2011: 3706). Тем не менее среди животных известны как алло- или парапатрические, так и симпатрические хотя бы с одним из родителей виды (Mavárez and Linares 2008: 4183).

Проблема репродуктивной изоляции значительно легче решается в случае ухода гибридной формы от менделевского наследования. В качестве примера можно привести карибский рифовый коралл *Acropora prolifera*, который фактически представляет собою гибрид первого поколения (F_1) между симпатрическими *Acropora cervicornis* и *Acropora palmata*. Несмотря на свою диплоидность, *Acropora prolifera* не является гомоплоидным, или рекомбинационным видом в строгом смысле этого термина, так как способен клонально размножаться через бесполоую фрагментацию, что позволяет ему существовать потенциально очень долгое время (Vollmer and Palumbi 2002: 2025; Willis et al. 2006: 502). Мягкий европейский коралл *Alcyonium hibernicum*, хотя и симпатричен только с одним из предполагаемых родительских видов, также имеет гибридное происхождение (Mcfadden and Hutchinson 2004: 1501) и, по-видимому, характеризуется мейотическим партеногенезом или облигатным самооплодотворением (selfing, «самоопыление»).

Виды, сочетающие гибридное происхождение, разные варианты клонального наследования и полиплоидию, гораздо многочисленнее гомоплоидных или рекомбинационных видов. Анализ разнообразных данных привёл к формулированию концепции сетчатой эволюции (Боркин и Даревский 1980; Васильев 1985; Даревский 1986, 1995; Гребельный 2008; Васильев и др. 2010). В результате первоначальной гибридизации диплоидных двуполых (менделевских) видов могут возникать диплоидные клональные, чаще всего однополые виды, которые путем возвратной гибридизации образуют виды с более высокой плоидностью. Переход от ди- к полиплоидии осуществляется через так называемый *триплоидный мост* ($3n$ стадию), хотя теоретически возможны и другие варианты. На растениях было показано, что уровень генетической дивергенции между родительскими видами при гомоплоидном гибридном видообразовании в среднем ниже, чем при полиплоидном (Chapman and Burke 2007: 1778). Предполагается, что полиплоидия чаще должна возникать в условиях нестабильности среды в период размножения, что больше соответствует умеренным, нежели тропическим регионам (Mable 2004: 459).

Большинство полиплоидных видов среди многоклеточных животных – тетраплоиды ($4n$), но некоторые достигают $12n$ (например, среди

африканских шпорцевых лягушек рода *Xenopus*). В настоящее время природные полиплоидные комплексы известны у самых разных животных: среди различных групп червей, моллюсков, ракообразных, многоножек, тихоходок, паукообразных, насекомых и позвоночных, кроме птиц (см. Dowling and Secor 1997: 600; Гребельный 2008, таб. 2). В горах Азии от Памира до Западных Гималаев обнаружены даже первые *двуполые* гибридные виды позвоночных с *нечётной* ($3n$) полиплоидией (Stöck et al. 1999, 2011; Боркин и др. 2011; Litvinchuk et al. 2011; Литвинчук и др. 2012), сама возможность которых ранее отрицалась.

Таким образом, счёт известных гибридогенных видов среди животных в природе уже идёт на сотни, хотя изучение этого сложного процесса эволюции с помощью адекватных современных методов началось относительно недавно (Боркин и Даревский 1980: 502).

Однако, помимо положительных черт, гибридизация может приводить к изменению генофонда, вытеснению и вымиранию видов (см. ниже).

Гибридизация и проблема охраны видов

Эрнст Майр (1968: 114) полагал, что у животных гибридизация чаще всего происходит в изменённых человеком природных экосистемах, где были разрушены преграды между биотопами (см. также Anderson and Stebbins 1954: 380). Хотя сейчас уже хорошо известно, гибридизация видов – это естественный эволюционный процесс, часто происходящий в дикой природе, однако, несомненно, что вмешательство человека способствует его ускорению путём массового изменения мест обитания, а также искусственного расселения видов (Remington 1968: 380–381; Hewitt 1989, Table 4; Gardner 1997: 51; Allendorf et al. 2001: 616). Это может привести к потере экологической разнородности и к генетической гомогенизации, что должно привлечь внимание экспертов в области охраны природы (Seehausen et al. 2008).

Стивен О'Брайен и Э. Майр (O'Brien and Mayr 1991: 1187) указали на опасность неправильного толкования процессов гибридизации для охраны видов (см. также Allendorf et al. 2001: 614–615). Согласно законодательству США, гибриды между исчезающими видами, подвидами или популяциями не должны подлежать охране. Однако уже охраняемые виды и подвиды могут иметь гибридное происхождение или быть генетически модифицированы за счёт заимствования чужих генов. В качестве примеров были приведены так называемая флоридская пантера, подвид прибрежного воробья *Ammodromus maritimus nigrescens*, вымерший в 1987 г.,⁵⁴ асимметричная интрогрессия генов койота (*Canis latrans*) в геномы серого (*Canis lupus*) и рыжего (*Canis rufus*) волков. Указанные авторы поддержали изложенную выше «гибридную политику» (Hybrid Policy) только в отношении собственно гибридов между биологическими видами (в понимании Э. Майра). Однако, по их мнению, существование стабильных гибридных зон не дезинтегрирует генетическую целостность контактирующих видов, как и случайная интрогрессия.

Тем не менее иногда может возникать проблема потери строгой идентичности того или иного вида, как, например, в случае рыжего волка. Действительно, разрушение биотопа и падение численности *Canis rufus* позволяет койоту внедряться в его ареал. Их гибридизация привела к исчезновению почти всех популяций рыжего волка из-за генетического смешения.⁵⁵ В литературе обсуждается вопрос о возможном гибридном происхождении и таксономическом статусе рыжего волка в результате скрещивания серого волка и койота, причём даются различные оценки возраста вида (от сотен до тысяч лет), хотя есть и противники этой гибридной концепции (см. Rhymer and Simberloff 1996: 87; Allendorf et al. 2001: 619; Shurtliff 2011: 9). Полагают, что биологическая концепция вида (Майр 1968) не очень пригодна в отношении гибридизирующих

⁵⁴В 1980 г. пять особей были скрещены в неволе с морфологически близким и также флоридским подвидом *Ammodromus maritimus peninsulae*. Однако в 1981 г. было высказано официальное мнение, что гибриды между ними (как и между любыми другими подвидами) не могут представлять интереса в плане спасения вымирающих видов (The Endangered Species Act).

⁵⁵К 1980 г. рыжий волк рассматривался как полностью вымерший в природе. Вся нынешняя популяция рыжих волков произошла от 14 особей, содержащихся в неволе. Сейчас в мире насчитывается примерно 270 особей, 100 из которых было выпущено на волю в Северной Каролине. Видовой статус рыжего волка, как и его гибридность, оспаривается; большинство авторов полагает, что он произошёл от койотоподобного предка (см. Shurtliff 2011: 9).

видов в плане их охраны (Perry et al. 2001a: 1664, 2001b: 1163).

Карповые рыбы рода *Gila*, обитающие в бассейне реки Колорадо на северо-западе США и находящиеся в угрожаемом состоянии, также вызывают озабоченность. Необычное морфологическое и генетическое разнообразие, обусловленное гибридизацией, приводящей не только к интрогрессии генов, но даже к возникновению гибридных видов (см. выше), предполагает разработку мер по охране всего комплекса этих рыб, а не только отдельных его членов (видов и подвидов), с тем, чтобы ценная генетическая изменчивость не была утрачена навсегда (DeMarais et al. 1992: 2750).

Особую проблему представляют различного рода вселения и интродукции разных видов в чужие зоны обитания (Mooney and Cleland 2001: 548), что может вызвать гибридизацию с местными видами. Это показано в целом ряде работ по рыбам (Gyllenstein et al. 1985; Echelle and Connor 1989; Child et al. 1996; Allendorf et al. 2001; Hitt et al. 2003; Metcalf et al. 2008), речным ракам (Perry et al. 2001a, 2001b), хвостатым амфибиям (Arntzen 2001: 983; Ryan et al. 2009: 11169; Литвинчук и Боркин 2009: 177) и оленям (Goodman et al. 1999).

В ряде случаев гибридизация может приводить к вытеснению и вымиранию видов. Особую остроту это приобретает при контакте более многочисленного вида с редким, на что указал ещё В.А. Заславский (1967: 7). Интродукция североамериканской кряквы *Anas platyrhynchos* в Новую Зеландию привела к гибридизации с местной *Anas superciliosa* с образованием репродуктивно успешных гибридов и билатеральной интрогрессией, что, по-видимому, приведёт к потере идентичности аборигенной утки как отдельного вида (Rhymer et al. 1994: 976). Известно много аналогичных случаев, как с птицами, так и другими животными (Панов 1989: 37; Rhymer and Simberloff 1996; Gill 1997: 523, 1998: 282; Perry et al. 2001a: 1664, 2001b: 1163; Chan et al. 2006: 503).

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы искренне признательны А.О. Аверьянову, Ф.Н. Голенищеву и особенно А.П. Крюкову и С.Д. Степаньянц за внимательное прочтение рукописи и полезные замечания. Данное исследование частично поддержано грантами РФФИ № 12-04-01277 и № 13-04-90410, а также НШ-6560.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

- Аззелл Т.М. и Даревский И.С. 1974. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta*. *Журнал общей биологии*, **35**(4): 553–561.
- Блинов В.Н. и Крюков А.П. 1992. Эволюционная стабильность гибридных зон: ассортативность вместо элиминации гибридов серой и черной ворон. *Доклады Академии наук*, **325**(5): 1085–1087.
- Блинов В.Н., Блинова Т.К. и Крюков А.П. 1993. Взаимодействие серой и черной ворон (*Cortus cortix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: структура зоны и возможные факторы изоляции. С. 97–117 в кн.: О.Л. Россолимо (ред.). *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. [Москва]: издательство Московского университета.
- Боркин Л.Я. 1999. Проблема вида и видообразования у амфибий. С. 13–15 в кн.: *Методологические проблемы развития зоологии*. Международная конференция, посвященная 275-летию Российской академии наук 26–29 октября 1999 г. Тезисы докладов. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН.
- Боркин Л.Я. 2009. Карл Линней (1707–1778) как зоолог. С. 9–78 в кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (ред.). *Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций*. Санкт-Петербург. (Труды Зоологического института Российской академии наук, Приложение № 1).
- Боркин Л.Я. и Даревский И.С. 1980. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. *Журнал общей биологии*, **41**(4): 485–506.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2010. Вид и видообразование: молекулярно-генетическая оценка (генетические расстояния). С. 236–250 в кн.: Э.И. Колчинский (ред.). *Чарльз Дарвин и современная биология*. Труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Боркин Л.Я. и Литвинчук С.Н. 2012. Амфибии Палеарктики: таксономический и эйдологический анализ. С. 42–45 в кн.: Р.В. Новицкий (ред.). Вопросы гернетологии. Материалы V съезда Гернетологического общества им. А.М. Никольского. 25–28 сентября 2012 г. Минск, Беларусь. Минск: Право и экономика.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н. и Розанов Ю.М. 2011. Полиплоидное видообразование у амфибий горноаридной зоны Палеарктической Азии: эволюционные, генетические и географические особенности. С. 6–8 в кн.: *Отчётная научная сессия по итогам работ 2010 г. Тезисы докладов. 12–14 апреля 2011 г.* Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН.
- Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. и Скоринин Д.В. 2004. О криптических видах (на примере амфибий). *Зоологический журнал*, **83**(8): 936–960.

- Васильев В.П.** 1985. *Эволюционная кариология рыб*. Москва: Наука, 300 с.
- Васильев В.П., Лебедева Е.Б. и Васильева Е.Д.** 2010. Сетчатое видообразование и полиплоидная эволюция у рыб. С. 148–177 в кн.: Д.С. Павлов, Ю.Ю. Дгебуадзе и М.И. Шатуновский (ред.). *Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского)*. Москва: товарищество научных изданий КМК.
- Воронцов Н.Н.** 1999. *Развитие эволюционных идей в биологии*. Москва: Прогресс, Традиция, АБФ, 640 с.
- Гайсинович А.[Е.]** 1935. Грегор Мендель и его предшественники. С. 9–155 в кн.: Огюстен Сажрэ, Шарль Нодэн, Грегор Мендель. *Избранные работы о растительных гибридах*. Москва–Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы (Классики биологии и медицины).
- Гайсинович А.Е.** 1988. *Зарождение и развитие генетики*. Москва: Наука, 423 с.
- Грабовский В.И.** 1995. Зоны вторичного контакта: эффекты отбора против гибридов, ассортативности спариваний и конкуренции. *Журнал общей биологии*, 56(3): 291–309.
- Грант В.** 1984. *Видообразование у растений*. Москва: Мир, 528 с.
- Гребельный С.Д.** 2008. *Клонирование в природе. Роль остановки генетической рекомбинации в формировании фауны и флоры*. Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 287 с.
- Дарвин Ч.** 1991. *Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь*. Перевод с шестого издания (Лондон 1872). Санкт-Петербург: Наука, 539 с. (Классики науки).
- Даревский И.С.** 1967. *Скальные ящерицы Кавказа (систематика, экология и филогения полиморфной группы кавказских ящериц подрода *Archaeolacerta*)*. Ленинград: Наука, 214 с.
- Даревский И.С.** 1974. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся. С. 335–348 в кн.: К.А. Бродский (ред.). *Теоретические вопросы систематики и филогении животных*. Ленинград: Наука (Труды Зоологического института Академии наук СССР, 53).
- Даревский И.С.** 1986. Видообразование путем гибридизации у животных. С. 34–75 в кн.: Л.Ю. Зыкова и Е.Н. Панов (ред.). *Методы исследования в экологии и этологии*. Пушино: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пушино.
- Даревский И.С.** 1995. Эпистандартная эволюция и гибридогенное видообразование у пресмыкающихся. *Журнал общей биологии*, 56(3): 310–316.
- Дементьев Г.П.** 1940. *Руководство по зоологии. Том шестой. Позвоночные. Птицы*. Москва – Ленинград: издательство Академии наук СССР, 856 с.
- Животовский Л.А.** 1984. *Интеграция полигенных систем в популяциях. Проблемы анализа комплекса признаков*. Москва: Наука, 183 с.
- Завадский К.М.** 1968. *Вид и видообразование*. Ленинград: Наука, 404 с.
- Завадский К.М.** 1973. *Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859–1920-е годы)*. Ленинград: Наука, 423 с.
- Заславский В.А.** 1967. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций). *Журнал общей биологии* 28(1): 3–11.
- Камелин Р.В.** 2004. *Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений*. Барнаул: Азбука, 227 с.
- Камелин Р.В.** 2009. Особенности видообразования у цветковых растений. С. 141–149 в кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (ред.). *Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций*. Санкт-Петербург. (Труды Зоологического института Российской академии наук, Приложение № 1).
- Канаев И.И.** 1966. *Жорж Луи Леклер де Бюффон. 1707–1788*. Москва–Ленинград: Наука, 266 с.
- Карпеченко Г.Д.** 1971. *Избранные труды*. Москва: Наука, 304 с.
- Комаров В.Л.** 1940. *Учение о виде у растений (страница из истории биологии)*. Москва – Ленинград: издательство Академии наук СССР, 212 с.
- Крюков А.П.** 1990 [«1989»].⁵⁶ Гибридные зоны животных: классификация и методы изучения. С. 25–31 в кн.: А.П. Крюков, Г.Н. Челомина и М.В. Павленко (ред.). *Современные подходы к изучению изменчивости*. Владивосток: Дальневосточное отделение АН СССР.
- Крюков А.П.** 2000. *Гибридные зоны животных: эволюционные и генетические аспекты*. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук. Владивосток, 49 с.
- Крюков А.П. и Блинов В.Н.** 1989. Взаимодействие серой и черной ворон (*Corvus cornix* L., *C. corone* L.) в зоне симпатрии и гибридизации: есть ли отбор против гибридов? *Журнал общей биологии*, 50(1): 128–135.
- Крюков А.П., Уфыркина О.В. и Челомина Г.Н.** 1992. Анализ геномов ворон (*Corvidae*, *Passerimorphes*) из зоны перекрывающихся ареалов и гибридизации. *Генетика* 28(6): 136–140.
- Кузнецова В.Г., Лухтанов В.А., Шаповал Н.А. и Анохин Б.А.** 2011. Молекулярно-цитогенетические исследования беспозвоночных животных с

⁵⁶Сборник был подписан к печати лишь «11.10.90».

- использованием методов флуоресцентной (FISH) и геномной (GISH) гибридизации ДНК *in situ*. С. 19–20 в кн.: *Отчётная научная сессия по итогам работ 2010 г. Тезисы докладов. 12–14 апреля 2011 г.* Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН.
- Литвинчук С.Н. и Боркин Л.Я. 2009.** *Эволюция, систематика и распространение гребенчатых тритонов (*Triturus cristatus complex*) на территории России и сопредельных стран.* Санкт-Петербург: Европейский Дом, 590 с. + 24 с. цветной вклейки.
- Литвинчук С.Н., Боркин Л.Я., Скоринов Д.В., Мазепа Г.А., Пасынкова Р.А., Дедух Д.В., Красикова А.В. и Розанов Ю.М. 2012.** Необычное триплоидное видоразнообразие у зеленых жаб комплекса *Vivo viridis* высокогорной Азии. *Вопросы герпетологии*. Минск: 160–165.
- Лотси «И.» [Я.] П. 1914.** Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве видов. С. 112–123 в кн.: *Новые идеи в биологии*. Сборник 4. С Наследственность I. СПб.: Образование.
- Лэк Д. 1949.** *Дарвиновы вьюрки*. Москва: Издательство иностранной литературы, 200 с.
- Майр Э. 1947.** *Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога*. Москва: Государственное издательство иностранной литературы, 504 с.
- Майр Э. 1968.** *Зоологический вид и эволюция*. Москва: Мир, 597 с.
- Майр Э. 1971.** *Принципы зоологической систематики*. Москва: Мир, 454 с.
- Майр Э. 1974.** *Популяции, виды и эволюция*. Москва: Мир, 460 с.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры*. Издание четвертое. 2004. Второе, исправленное издание русского перевода. Москва: товарищество научных изданий КМК 223 с.
- Межжерин С.В., Титар В.М., Гарбар А.В., Гарбар Д.А., Коршунова Е.Д. и Жалай Е.И. 2010.** Механизмы стабилизации гибридных зон у пресноводных моллюсков (Gastropoda, Pulmonata): тестирование гипотез путем моделирования экологической ниши. *Доповіді Національної Академії наук України, математика, природознавство, технічні науки* 12: 144–149.
- Морозов-Леонов С.Ю., Межжерин С.В. и Куртяк Ф.Ф. 2003.** О гибридизации гребенчатого (*Triturus cristatus*) и дунайского (*Triturus dobrogicus*) тритонов в Закарпатье. *Вестник зоологии*, Киев, 37(2): 88–91.
- Нодэн Ш. 1935.** Новые исследования над гибриднойстью у растений. С. 9–155 в кн.: Огюстен Сажрэ, Шарль Нодэн, Грегор Мендель. *Избранные работы о растительных гибридах*. Москва–Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы (Классики биологии и медицины).
- Паллас П.С. 2011.** Мемуар об изменчивости животных (Mémoire sur la Variation des Animaux). *Историко-биологические исследования*. Санкт-Петербург, 3(3): 72–87.
- Панов Е.Н. 1986.** Перспективы изучения гибридных популяций у птиц. С. 224–242 в кн.: Л.Ю. Зыкова и Е.Н. Панов (ред.). *Методы исследования в экологии и этологии*. Пушино: Научный центр биологических исследований АН СССР в Пушино.
- Панов Е.Н. 1989.** *Гибридизация и этологическая изоляция у птиц*. Москва: Наука, 510 с.
- Панов Е.Н. 1993.** Граница вида и гибридизация у птиц. С. 53–96 в кн.: О.Л. Россолимо (ред.). *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. [Москва]: издательство Московского университета.
- Панов Е.Н. 2001.** Межвидовая гибридизация у птиц: эволюция в действии. *Природа*, 6: 51–59.
- Розанова М.А. 1946.** *Экспериментальные основы систематики растений*. Москва – Ленинград: издательство Академии наук СССР, 255 с.
- Россолимо О.Л. (ред.) 1993.** *Гибридизация и проблема вида у позвоночных*. [Москва]: издательство Московского университета, 221 с.
- Рубайлова Н.Г. 1965.** *Отдаленная гибридизация домашних животных*. *Исторический очерк*. Москва: Наука, 267 с.
- Рубцов А.С. 2010.** Эволюционная роль гибридизации у птиц на примере обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной (*E. leucosephalos*) овсянок. С. 260–271 в кн.: Э.И. Колчинский (ред.). *Чарльз Дарвин и современная биология*. Труды Международной научной конференции 21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург. Санкт-Петербург: Нестор-История.
- Рубцова З.М. 1983.** Глава 6. Эволюционное значение гибридизации. С. 116–129 в кн.: С.Р. Микулинский и Ю.И. Полянский (ред.). *Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е годы)*. Ленинград: Наука.
- Серебровский А.С. 1935.** *Гибридизация животных*. Москва – Ленинград: Государственное издательство биологической и медицинской литературы, 290 с.
- Синская Е.Н. 1948.** *Динамика вида*. Москва – Ленинград: Огиз-Сельхозгиз, 526 с.
- Степанян Л.С. 1978.** Репродуктивная изоляция популяций и критерий вида у птиц. *Зоологический журнал*, 57(10): 1461–1471.
- Уфыркина О.В., Васильев В.А., Крюков А.П. и Рысков А.П. 1995.** Геномная дактилоскопия ворон: изучение генетической структуры популяций гибридной зоны. *Генетика*, 31(7): 883–888.
- Халтурин М.Д., Розанов Ю.М., Литвинчук С.Н. и Боркин Л.Я. 2001.** Гибридизация между жерлянками *Vombina vombina* и *V. variegata* в Закарпатье. С. 312–313 в кн.: *Вопросы герпетологии. Материалы Первого съезда Герпетологического общества имени А.М. Никольского 4–7 декабря 2000 г. Пушино-на-Оке*. Пушино–Москва.

- Alexandrino J., Baird S.J.E., Lawson L., Macey J.R., Moritz C. and Wake D. 2005.** Strong selection against hybrids at a hybrid zone in the *Ensatina* ring species complex and its evolutionary implications. *Evolution*, **59**(6): 1334–1347.
- Aliabadian M. and Nijman V. 2007.** Avian hybrids: incidence and geographic distribution of hybridisation in birds. *Contribution to Zoology*, **76**(1): 59–61.
- Allendorf F.W., Leary R.F., Spruell P. and Wenburg J.K. 2001.** The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* **16**(11): 613–622.
- Alves P.C., Melo-Ferreira J., Freitas H. and Boursot P. 2008.** The ubiquitous mountain hare mitochondria: multiple introgressive hybridization in hares, genus *Lepus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society, B: Biological Sciences*, **363**: 2831–2839.
- Anderson E. 1936.** The species problem in *Iris*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **23**: 457–509.
- Anderson E. 1948.** Hybridization of the habitat. *Evolution*, **2**(1): 1–9.
- Anderson E. 1953.** Introgressive hybridization. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **28**(3): 280–307.
- Anderson E. and Hubricht L. 1938.** Hybridization in *Tradescantia*. III. The evidence for introgressive hybridization. *American Journal of Botany* **25**(6): 396–402.
- Anderson E. and Stebbins G.L. 1954.** Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution*, **8**(4): 378–388.
- Arnold M.L. 1992.** Natural hybridization as an evolutionary process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **23**: 237–261.
- Arnold M.L. 2006.** Evolution Through Genetic Exchange. OxfordP: Oxford University Press, XIV+252 p.
- Arnold M.L., Bulger M.R., Burke J.M., Hempel A.L. and Williams J.H. 1999.** Natural hybridization: how low can you go and still be important? *Ecology*, **80**(2): 371–381.
- Arntzen J.W. 1995.** European newts: a model system for evolutionary studies. P. 26–32 in: Llorente G.A., Monitori A., Santos X. and Carretero M.A. (eds.). *Scientia Herpetologica*. Barcelona: Asociación Herpetológica Española.
- Arntzen J.W. 1996.** Parameters of ecology and scale integrate the gradient and mosaic models of hybrid zone structure in *Bombina* toads and *Triturus* newts. *Israel Journal of Zoology*, **42**(2): 111–119.
- Arntzen J.W. 2001.** Genetic variation in the Italian crested newt, *Triturus cristatus*, and the origin of a non-native population north of the Alps. *Biodiversity and Conservation*, **10**(6): 971–987
- Arntzen J.W., Jehle R., Bardacki F., Burke T. and Wallis G.P. 2009.** Asymmetric viability of reciprocal-cross hybrids between crested and marbled newts (*Triturus cristatus* and *T. marmoratus*). *Evolution*, **63**(5): 1191–1202.
- Arntzen J.W. and Wallis G.P. 1991.** Restricted gene flow in a moving hybrid zone of the newts *Triturus cristatus* and *T. marmoratus* in western France. *Evolution*, **45**(4): 805–826.
- Avise J.C. 2000.** *Phylogeography. The History and Formation of Species*. Cambridge (Massachusetts) and London: Harvard University Press, VIII+447 p.
- Baack E.J. and Rieseberg L.H. 2007.** A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics and Development*, **17**: 513–518.
- Babik W., Branicki W., Crnobrnja-Isailović J., Cogălniceanu D., Sas I., Olgun K., Poyarkov N.A., Garcia-Paris M. and Arntzen J.W. 2005.** Phylogeography of two European newt species – discordance between mtDNA and morphology. *Molecular Ecology*, **14**(8): 2475–2491.
- Barrowclough G.F. 1980.** Genetic and phenotypic differentiation in a Wood Warbler (genus *Dendroica*) hybrid zone. *The Auk*, **97**(4): 655–668.
- Barrowclough G.F., Groth J.G., Mertz L.A. and Gutiérrez R.J. 2005.** Genetic structure, introgression, and a narrow hybrid zone between northern and California spotted owls (*Strix occidentalis*). *Molecular Ecology*, **14**: 1109–1120.
- Barton N.H. 1979a.** Gene flow past a cline. *Heredity*, **43**(3): 333–339.
- Barton N.H. 1979b.** The dynamics of hybrid zone. *Heredity*, **43**(3): 341–359.
- Barton N.H. 2001.** The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology*, **10**: 551–568.
- Barton N.H. and Gale K.S. 1993.** Genetic analysis of hybrid zones. P. 13–45 in: R.G. Harrison (ed.). *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Barton N.H., Halliday R.B. and Hewitt G.M. 1983.** Rare electrophoretic variants in a hybrid zone. *Heredity*, **50**(2): 139–146.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1981a.** A chromosome cline in the grasshopper *Podisma pedestris*. *Evolution*, **35**(5): 1008–1018.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1981b.** The genetic basis of hybrid inviability in the grasshopper *Podisma pedestris*. *Heredity*, **47**(3): 367–383.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1981c.** Hybrid zones and speciation. P. 109–145 in: W.R. Atchley and D.S. Woodruff (eds.). *Evolution and Speciation*. Essays in honor of M.J.D. White. Cambridge – London – New York – New Rochelle – Melbourne – Sydney: Cambridge University Press.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1985.** Analysis of hybrid zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **16**: 113–148.
- Barton N.H. and Hewitt G.M. 1989.** Adaptation, speciation and hybrid zones. *Nature*, **341** (6242): 497–503.
- Bierne N., Borsa P., Daguin C., Jollivet D., Viard F., Bonhomme F. and David P. 2003.** Introgression patterns in

- the mosaic hybrid zone between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Molecular Ecology*, **12**: 447–461.
- Bigelow R.S. 1965.** Hybrid zones and reproductive isolation. *Evolution*, **19**(4): 449–458.
- Blackwell J.M. and Bull C.M. 1978.** A narrow hybrid zone between two Western Australian frog species *Ranidella insignifera* and *R. pseudinsignifera*: the extent of introgression. *Heredity*, **40**(1): 13–25.
- Blum M.J. 2002.** Rapid movement of a *Heliconius* hybrid zone: evidence for phase III of Wright's shifting balance theory? *Evolution*, **56**(10): 1992–1998.
- Boecklen W.J. and Howard D.J. 1997.** Genetic analysis of hybrid zones: numbers of markers and power of resolution. *Ecology*, **78**(8): 2611–2616.
- Brelsford A. 2011.** Hybrid speciation in birds: allopatry more important than ecology? *Molecular Ecology*, **20**: 3707–3707.
- Brelsford A., Milá B. and Irwin D.E. 2011.** Hybrid origin of Audubon's warbler. *Molecular Ecology*, **20**(11): 2380–2389.
- Bridle J.R., Baird S.J.E. and Butlin R.K. 2001.** Spatial structure and habitat variation in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **55**(9): 1717–1733.
- Brumfield R.T., Jernigan R.W., McDonald D.B. and Braun M.J. 2001.** Evolutionary implications of divergent clines in an avian (*Manacus*: Aves) hybrid zone. *Evolution*, **55**(10): 2070–2087.
- Buerkle C.A., Morris R.J., Asmussen M.A. and Rieseberg L.H. 2000.** The likelihood of homoploid hybrid speciation. *Heredity*, **84**: 441–451.
- Buerkle C.A. and Rieseberg L.H. 2008.** The rate of genome stabilization in homoploid hybrid species. *Evolution*, **62**(2): 266–275.
- Buggs R.J.A. 2007.** Empirical study of hybrid zone movement. *Heredity*, **99**: 301–312.
- Bull C.M. 1979.** A narrow hybrid zone between two Western Australian frog species *Ranidella insignifera* and *R. pseudinsignifera*: the fitness of hybrids. *Heredity*, **42**(3): 381–389.
- Bullini L. and Nascetti G. 1990.** Speciation by hybridization in phasmid and other insects. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1747–1760.
- Cabria M.T., Michaux J.R., Gómez-Moliner B.J., Skumatov D., Maran T., Fournier P., López de Lurzuriaga J. and Zardoya R. 2011.** Bayesian analysis of hybridization and introgression between the endangered European mink (*Mustela lutreola*) and the polecat (*Mustela putorius*). *Molecular Ecology*, **20**: 1176–1190.
- Cain M.L., Andreasen V. and Howard D.J. 1999.** Reinforcing selection is effective under a relatively broad set of conditions in a mosaic zone. *Evolution*, **53**(5): 1343–1353.
- Chan C.-h., Balantyne K.N., Aikman H., Fastier D., Daugherty C.H. and Chambers G.K. 2006.** Genetic analysis of interspecific hybridization in the world's only Forbes' parakeet (*Cyanoramphus forbesi*) natural population. *Conservation Genetics*, **7**: 493–506.
- Chapman M.A. and Burke J.M. 2007.** Genetic divergence and hybrid speciation. *Evolution*, **61**(7): 1773–1780.
- Chavez A.S., Saltzberg C.J. and Kenagy G.J. 2011.** Genetic and phenotypic variation across a hybrid zone between ecologically divergent tree squirrels (*Tamiasciurus*). *Molecular Ecology*, **20**: 3350–3366.
- Chiba S. 1994 "1993".⁵⁷** Modern and historical evidence for natural hybridization between sympatric species in *Mandarina* (Pulmonata: Camaenidae). *Evolution*, **47**(5): 1539–1556.
- Child M.R., Echelle A.A. and Dowling T.E. 1996.** Development of the hybrid swarm between pecos pupfish (Cyprinodontidae: *Cyprinodon pecosensis*) and sheepshead minnow (*Cyprinodon variegatus*): a perspective from allozymes and mtDNA. *Evolution*, **50**(5): 2014–2022.
- Chilton N.B., Beveridge I., Hoste H. and Gasser R.B. 1997.** Evidence for hybridisation between *Paramacrostrongylus iugalis* and *P. typicus* (Nematoda: Strongyloidea) in grey kangaroos, *Macropus fuliginosus* and *M. giganteus*, in a zone of sympatry in eastern Australia. *International Journal of Parasitology*, **27**(5): 475–482.
- Clarke B.C. 1966.** The evolution of morph-ratio clines. *The American Naturalist*, **100**(914): 389–402.
- Collins M.M., Britten H.B. and Rivers V. 1993.** Allozyme analysis of a known hybrid zone between *Hyalophora euryalus* and *H. columbia gloveri* (Lepidoptera: Saturniidae) in the California Sierra Nevada. *Journal of Research on the Lepidoptera*, **32**: 79–88.
- Cracraft J. 1983.** Species concepts and speciation analysis. P. 159–187 in: R.F. Johnston (ed.). Current Ornithology. Volume 1. New York and London: Plenum Press.
- Crenshaw J.W. 1965.** Serum protein variation in an interspecific hybrid swarm of turtles of the genus *Pseudemys*. *Evolution*, **19**(1): 1–15.
- DeMarais B.D., Dowling T.E., Douglas M.E., Minckley W.L. and Marsh P.C. 1992.** Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization: implications for evolution and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **89**(7): 2747–2751.
- Dessauer H.C. and Cole C.J. 1991.** Genetics of whiptail lizards (Reptilia: Teiidae: *Cnemidophorus*) in a hybrid zone in southwestern New Mexico. *Copeia*, **3**: 622–637.
- Detwiler J.T. and Criscione C.D. 2010.** An infectious topic in reticulate evolution: introgression and hybridization in animal parasites. *Genes*, **1**: 102–123.

⁵⁷ Данный номер журнала вышел 17 мая 1994, как указано на его обложке.

- Di Candia M.R. and Routman E.J. 2007.** Cytonuclear discordance across a leopard frog contact zone. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**(2): 564–575.
- Diekman O.E., Bak R.P.M., Stam W.T. and Olsen J.L. 2001.** Molecular genetic evidence for probable reticulate speciation in the coral genus *Madracis* from a Caribbean fringing reef slope. *Marine Biology*, **139**(2): 221–233.
- Dobzhansky Th. 1953.** *Genetics and the Origin of Species*. Third edition, revised. Second printing. New York: Columbia University Press, X+364 p.
- Dowling T.E., Broughton R.E. and DeMarais B.D. 1997.** Significant role for historical effects in the evolution of reproductive isolation: evidence from patterns of introgression between the cyprinid fishes, *Luxilus cornutus* and *Luxilus chrysocephalus*. *Evolution*, **51**(5): 1574–1583.
- Dowling T.E. and DeMarais B.D. 1993.** Evolutionary significance of introgressive hybridization in cyprinid fishes. *Nature*, **362**(6419): 444–446.
- Dowling T.E. and Hoeh W.R. 1991.** The extent of introgression outside the contact zone between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (Teleostei: Cyprinidae). *Evolution*, **45**(4): 944–956.
- Dowling T.E. and Moore W.S. 1985.** Evidence for selection against hybrids in the family Cyprinidae (genus *Notropis*). *Evolution*, **39**(1): 152–158.
- Dowling T.E. and Secor C.L. 1997.** The role of hybridization and introgression in the diversification of animals. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **28**: 593–619.
- Dowling T.E., Smith G.R. and Brown W.M. 1989.** Reproductive isolation and introgression between *Notropis cornutus* and *Notropis chrysocephalus* (family Cyprinidae): comparison of morphology, allozymes, and mitochondrial DNA. *Evolution*, **43**(3): 620–634.
- Dubois A. 1988.** The genus in zoology: a contribution to the theory of evolutionary systematics. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, série A, zoologie, **140**: 1–122.
- Duenez-Guzman E.A., Mavárez J., Vose M.D. and Gavrilietz S. 2009.** Case studies and mathematical models of ecological speciation. 4. Hybrid speciation in butterflies in a jungle. *Evolution*, **63**(10): 2611–2626.
- Echelle A.A. and Connor P.J. 1989.** Rapid, geographically extensive genetic introgression after secondary contact between two pupfish species (*Cyprinodon*, Cyprinodontidae). *Evolution*, **43**(4): 717–727.
- Endler J.A. 1973.** Gene flow and population differentiation. *Science*, **179**(4070): 243–250.
- Endler J.A. 1977.** Geographic variation, speciation and clines. Princeton: Princeton University Press.
- Esa Y.B., Waters J.M. and Wallis G.P. 2000.** Introgresive hybridization between *Galaxias depressiceps* and *Galaxias* sp. D (Teleostei: Galaxiidae) in Otago, New Zealand: secondary contact mediated by water races. *Conservation Genetics*, **1**: 329–339.
- Evans B.J., Supriatna J. and Melnick D.J. 2001.** Hybridization and population genetics of two macaque species in Sulawesi, Indonesia. *Evolution*, **55**(8): 1686–1702.
- Feder J.H. 1980 “1979”⁵⁸** Natural hybridization and genetic divergence between the toads *Bufo boreas* and *Bufo punctatus*. *Evolution*, **33**(4): 1089–1097.
- Feldhaar H., Foitzik S. and Heinze J. 2008.** Lifelong commitment to the wrong partner: hybridization in ants. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**: 2991–2999.
- Ferris S.D., Sage R.D., Huang Ch.-M., Nielsen J.T., Ritte U. and Wilson A.C. 1983.** Flow of mitochondrial DNA across a species boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Biological Sciences, **80**(8): 2290–2294.
- Fitzpatrick B.M. and Shaffer H.B. 2004.** Environment-dependent admixture dynamics in a tiger salamander hybrid zone. *Evolution*, **58**(6): 1282–1293.
- Foltz D.W. 1997.** Hybridization frequency is negatively correlated with divergence time of mitochondrial DNA haplotypes in a sea star (*Leptasterias* spp.) species complex. *Evolution*, **51**(1): 283–288.
- Funk W.C., Forsman E.D., Mullins T.D. and Haig S.M. 2008.** Introgression and dispersal among spotted owl (*Strix occidentalis*) subspecies. *Evolutionary Applications*, **1**: 161–171.
- Futuyma D.J. and Shapiro L.H. 1995.** [Book review]. Hybrid zones. *Evolution*, **49**(1): 222–226.
- Garcia D.K. and Davis S.K. 1994.** Evidence for a mosaic hybrid zone in the grass shrimp *Palaemonetes kadiakensis* (Palaemonidae) as revealed by multiple genetic markers. *Evolution*, **48**(2): 376–391.
- Gardner J.P.A. 1997.** Hybridization in the sea. P. 1–78 in: J.H.S. Blaxter, A.J. Southward (eds.). *Advances in Marine Biology*. Volume 31. San Diego – London – New York – Boston – Sydney – Tokyo – Toronto: Academic Press.
- Gay L., Crochet P.-A., Bell D.A. and Lenormand T. 2008.** Comparing clines on molecular and phenotypic traits in hybrid zones: a window on tension zone models. *Evolution*, **62**(11): 2789–2806.
- Gerber A.S., Tibbets C.A. and Dowling T.E. 2001.** The role of introgressive hybridization in the evolution of the *Gila robusta* complex (Teleostei: Cyprinidae). *Evolution*, **55**(10): 2028–2039.
- Gerhardt H.C., Guttman S.I. and Karlin A.A. 1980.** Natural hybrids between *Hyla cinerea* and *Hyla gratiosa*: morphology, vocalization and electrophoretic analysis. *Copeia*, **4**: 577–584.
- Gill F.B. 1997.** Local cytonuclear extinction of the golden-winged warbler. *Evolution*, **51**(2): 519–525.

⁵⁸ Данный номер журнала вышел не в декабре 1979, а 21 февраля 1980, как указано на его обложке.

- Gill F.B. 1998.** Hybridization in birds. *The Auk*, **115**(2): 282–283.
- Gollman G. 1996.** Structure and dynamics of a hybrid zone in *Bombina* (Amphibia: Anura: Discoglossidae). *Israel Journal of Zoology*, **42**(2): 121–133.
- Gompert Z., Fordyce J.A., Forister M.L., Shapiro A.M. and Nice C.C. 2006.** Homoploid hybrid speciation in an extreme habitat. *Science*, **314**(5807): 1923–1925.
- Gompert Z., Forister M.L., Fordyce J.A. and Nice C.C. 2008.** Wide-spread mito-nuclear discordance with evidence for introgressive hybridization and selective sweeps in *Lycaeides*. *Molecular Ecology*, **17**: 5231–5244.
- Gompert Z., Lucas L.K., Fordyce J.A., Forister M.L. and Nice C.C. 2010.** Secondary contact between *Lycaeides idas* and *L. melissa* in the Rocky Mountains: extensive admixture and a patchy hybrid zone. *Molecular Ecology*, **19**: 3171–3192.
- Good D.A. 1989.** Hybridization and cryptic species in *Dicamptodon* (Caudata: Dicamptodontidae). *Evolution*, **43**(4): 728–744.
- Good J.M., Demboski J.R., Nagorsen D.W. and Sullivan J. 2003.** Phylogeography and introgressive hybridization: chipmunks (genus *Tamias*) in the northern Rocky Mountains. *Evolution*, **57**(8): 1900–1916.
- Goodfriend G.A. and Gould S.J. 1996.** Paleontology and chronology of two evolutionary transitions by hybridization in the Bahamian land snail *Cerion*. *Science*, **274**(5294): 1894–1897.
- Gooding R.H. 1990.** Postmating barriers to gene flow among species and subspecies of tsetse flies (Diptera: Glossinidae). *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1727–1734.
- Goodisman M.A., Shoemaker D.D. and Asmussen M.A. 1998.** Cytonuclear theory for haplodiploid species and x-linked genes. II. Stepping-stone models of gene flow and application to a fire ant hybrid zone. *Evolution*, **52**(5): 1423–1440.
- Goodman S.J., Barton N.H., Swanson G., Abernethy K. and Pemberton J.M. 1999.** Introgression through rare hybridization: a genetic study of a hybrid zone between red and sika deer (genus *Cervus*) in Argyll, Scotland. *Genetics*, **152**(1): 355–371.
- Grant B.R. and Grant P.R. 2008.** Fission and fusion of Darwin's finches populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**(1505): 2821–2829.
- Grant P.R. and Grant B.R. 1992.** Hybridization of bird species. *Science*, **256**(5054): 193–197.
- Grant P.R., Grant B.R., Markert J.A., Keller L.F. and Petren K. 2004.** Convergent evolution of Darwin's finches caused by introgressive hybridization and selection. *Evolution*, **58**(7): 1588–1599.
- Green D.M. 1983.** Allozyme variation through a clinal hybrid zone between the toads *Bufo americanus* and *B. hemiohryus* in southeastern Manitoba. *Herpetologica*, **39**(1): 28–40.
- Green D.M. 1984.** Sympatric hybridization and allozyme variation in the toads *Bufo americanus* and *B. fowleri* in southern Ontario. *Copeia*, **1**: 18–26.
- Green D.M. 1996.** The bounds of species: hybridization in the *Bufo americanus* group of North American toads. *Israel Journal of Zoology*, **42**(2): 95–109.
- Green D.M. and Parent C. 2003.** Variable and asymmetric introgression in a hybrid zone in the toads, *Bufo americanus* and *Bufo fowleri*. *Copeia*, **1**: 34–43.
- Gyllenstein U., Leary R.F., Allendorf F.W. and Wilson A.C. 1985.** Introgression between two cutthroat trout subspecies with substantial karyotypic, nuclear and mitochondrial genomic divergence. *Genetics*, **111**(4): 905–915.
- Gyllenstein U. and Wilson A.C. 1987.** Interspecific mitochondrial DNA transfer and the colonization of Scandinavia by mice. *Genetical Research*, Cambridge, **49**(1): 25–29.
- Haffer J. 1986.** Superspecies and species limits in vertebrates. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **24**(3): 169–190.
- Hafner J.C., Hafner D.J., Patton J.L. and Smith M.F. 1983.** Contact zones and the genetics of differentiation in the pocket gopher *Thomomys bottae* (Rodentia, Geomyidae). *Systematic Zoology*, **32**(1): 1–20.
- Hafner M.S., Demastes J.W., Hafner D.J., Spradling T.A., Sudman P.D. and Nadler S.A. 1998.** Age and movement of a hybrid zone: implications for dispersal distance in pocket gophers and their chewing lice. *Evolution*, **52**(1): 278–282.
- Haldane J.B.S. 1948.** The theory of a cline. *Journal of Genetics*, **48**(3): 277–284.
- Hall W.P. and Selander R.K. 1973.** Hybridization of karyotypically differentiated populations in the *Sceloporus grammicus* complex (Iguanidae). *Evolution*, **27**(2): 226–242.
- Harpert F.M. and Hart M.W. 2007.** Morphological and phylogenetic evidence for hybridization and introgression in a sea star secondary contact zone. *Invertebrate Biology*, **126**(4): 373–384.
- Harrison R.G. 1986.** Pattern and process in a narrow hybrid zone. *Heredity*, **56**(3): 337–349.
- Harrison R.G. 1990.** Hybrid zones: windows on the evolutionary process. P. 69–128 in: D.J. Futuyma and J. Antonovics (eds.). *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, Vol. 7. Oxford (UK): Oxford University Press.
- Harrison R.G. and Arnold J. 1982.** A narrow hybrid zone between closely related cricket species. *Evolution*, **36**(3): 535–552.
- Harrison R.G. and Bogdanowicz S.M. 1997.** Patterns of variation and linkage disequilibrium in a field cricket hybrid zone. *Evolution*, **51**(2): 493–505.
- Harrison R.G. and Rand D.M. 1989.** Mosaic hybrid zones and the nature of species boundaries. P. 111–133 in:

- D. Otte and J.A. Endler (eds.). *Speciation and its Consequences*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.-Publishers.
- Harrison R.G., Rand D.M. and Wheeler W.C. 1987.** Mitochondrial DNA variation in field crickets across a narrow hybrid zone. *Molecular Biology and Evolution*, **4**(2): 144–158.
- Hauffle H.C. and Searle J.B. 1994** “1993”.⁵⁹ Extreme karyotypic variation in a *Mus musculus domesticus* hybrid zone: the tobacco mouse story revisited. *Evolution*, **47**(5): 1374–1395.
- Hebert P.D.N. 1985.** Interspecific hybridization between cyclic parthenogens. *Evolution*, **39**(1): 216–220.
- Hewitt G.M. 1989.** The subdivision of species by hybrid zones. P. 85–110 in: D. Otte and J.A. Endler (eds.). *Speciation and its Consequences*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc.-Publishers.
- Hewitt G.M. 1990.** Divergence and speciation as viewed from an insect hybrid zone. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1701–1715.
- 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.
- Hewitt G.M. 1999.** Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society*, **68**(1–2): 87–112.
- Hewitt G.M. 2001.** Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, **10**: 537–549.
- Hewitt G.M. 2011.** Quaternary phylogeography: the roots of hybrid zones. *Genetica*, **139**: 617–638.
- Hewitt G.M., Butlin R.K. and East T.M. 1987.** Testicular dysfunction in hybrids between parapatric subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, **31**(1): 25–34.
- Hitt N.P., Frissell C.A., Muhlfeld C.C. and Allendorf F.W. 2003.** Spread of hybridization between native westslope cutthroat trout, *Oncorhynchus clarkii lewisi*, and nonnative rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**(12): 1440–1451.
- Hovanitz W. 1943.** Hybridization and seasonal segregation in two races of a butterfly occurring together in two localities. *The Biological Bulletin*, **85**(1): 44–51.
- Howard D.J. 1986.** A zone of overlap and hybridization between two ground cricket species. *Evolution*, **40**(1): 34–43.
- Howard D.J., Britch S.C., Braswell W.E. and Marshall J.L. 2003.** Evolution in hybrid zones. P. 297–314 in: R.K. Singh and M.K. Uyenoyama (eds.). *The Evolution of Population Biology*. Cambridge University Press.
- Howard D.J. and Waring G.L. 1991.** Topographic diversity, zone width, and the strength of reproductive isolation in a zone of overlap and hybridization. *Evolution*, **45**(5): 1120–1135.
- Howard D.J., Waring G.L., Tibbets C.A. and Gregory P.G. 1993.** Survival of hybrids in a mosaic zone. *Evolution*, **47**(3): 789–800.
- Hubbs C.L. 1955.** Hybridization between fish species in nature. *Systematic Zoology*, **4**(1): 1–20.
- Hubbs C.L. 1961.** Isolating mechanisms in the speciation of fishes. P. 5–23 in: W.F. Blair (ed.). *Vertebrate Speciation*. A University of Texas Symposium. Austin: University of Texas Press.
- Huxley J.S. 1939.** Clines: an auxiliary method in taxonomy. *Bijdragen tot de Dierkunde*, **27**: 491–520.
- Huysse T., Webster B.L., Geldof S., Stothard J.R., Diaw O.T., Polman K. and Rollinson D. 2009.** Bidirectional introgressive hybridization between a cattle and human schistosome species. *PLoS Pathogens*, **5**(9): 1–9 (e1000571. doi:10.1371/journal.ppat.1000571).
- Jaarola M., Tegelström H. and Fredga K. 1997.** A contact zone with noncoincident clines for sex-specific markers in the field voice (*Microtus agrestis*). *Evolution*, **51**(1): 241–249.
- Jackson J.F. 1973.** The phenetics and ecology of a narrow hybrid zone. *Evolution*, **27**(1): 58–68.
- James M.C., Martin K. and Dutton P.H. 2004.** Hybridization between a green turtle, *Chelonia mydas*, and loggerhead turtle, *Caretta caretta*, and the first record of a green turtle in Atlantic Canada. *Canadian Field-Naturalist*, **118**(4): 579–582.
- Jiggins C.D. and Mallet J. 2000.** Bimodal hybrid zone and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **15**(6): 250–255.
- Jiggins C.D., McMillan W.O., King P. and Mallet J. 1997.** The maintenance of species differences across a *Heliconius* hybrid zone. *Heredity*, **79**: 495–505.
- Jiggins C.D., McMillan W.O., Neukirchen W. and Mallet J. 1996.** What can hybrid zones tell us about speciation? The case of *Heliconius erato* and *H. himera* (Lepidoptera Nymphalidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **59**(3): 221–242.
- Johnson N.K. and Johnson C.D. 1985.** Speciation in sapsuckers (*Sphyrapicus*): II. Sympatry, hybridization, and mate preference in *S. ruber daggetti* and *S. nuchalis*. *The Auk*, **102**(1): 1–15.
- Kaneshiro K.Y. 1990.** Natural hybridization in *Drosophila*, with special reference to species from Hawaii. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1790–1799.
- Keller I., Veltsos P. and Nichols R.A. 2008.** The frequency of rDNA variants within individuals provides evidence of population history and gene flow across a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **62**(4): 833–844.
- Key K.H.L. 1968.** The concept of stasipatric speciation. *Systematic Zoology*, **17**(1): 14–22.

⁵⁹ Данный номер журнала вышел 17 мая 1994, как указано на его обложке.

- Key K.H.L. 1982** "1981".⁶⁰ Species, parapatry, and the morabine grasshoppers. *Systematic Zoology*, **30**(4): 425–458.
- Khalturin M.D., Borkin L.J., Litvinchuk S.N. and Rosanov J.M. 1996.** Hybridization between *Bombina bombina* and *Bombina variegata* in the Ukrainian Transcarpathians: electrophoretic and genome size data. S. 45–46 in: *Biologia plazow i gadow. Materiały konferencyjne. IV Ogólnopolska Konferencja Herpetologiczna. Kraków. 26–27 wrzesnia 1996.* Kraków, Wydawnictwo Naukowe WSP.
- Kinziger A.P. and Roesly R.L. 2001.** A narrow hybrid zone between two *Cottus* species in Wills Creek, Potomac Drainage. *The Journal of Heredity*, **92**(4): 309–314.
- Klingenberg C.P., Spence J.R. and Mirth C.K. 2000.** Introgressive hybridization between two species of waterstriders (Hemiptera: Gerridae: *Limnoporus*): geographical structure and temporal change of a hybrid zone. *Journal of Evolutionary Biology*, **13**: 756–765.
- Kocher T.D. and Sage R.D. 1986.** Further genetic analyses of a hybrid zone between leopard frogs (*Rana pipiens* complex) in central Texas. *Evolution*, **40**(1): 21–33.
- Kozak K.H. and Montanucci R.R. 2001.** Genetic variation across a contact zone between montane and lowland forms of two-lined salamander (*Eurycea bislineata*) species complex: a test of species limits. *Copeia*, **1**: 25–34.
- Kruuk L.E.B., Baird S.J.E., Gale K.S. and Barton N.H. 1999a.** A comparison of multilocus clines maintained by environmental adaptation or by selection against hybrids. *Genetics*, **153**(4): 1959–1971.
- Kruuk L.E.B., Gilchrist J.S. and Barton N.H. 1999b.** Hybrid dysfunction in fire-bellied toads (*Bombina*). *Evolution*, **53**(5): 1611–1616.
- Lamb T. and Avise J.C. 1986.** Directional introgression of mitochondrial DNA in a hybrid population of tree frogs: the influence of mating behavior. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **83**(8): 2526–2530.
- Lamb T. and Avise J.C. 1987.** Morphological variability in genetically defined categories of anuran hybrids. *Evolution*, **41**(1): 157–165.
- Lewontin R.C. and Birch L.C. 1966.** Hybridization as a source of variation for adaptation to new environments. *Evolution*, **20**(3): 315–336.
- [Linnaeus C. 1751].** D. D. *Plantae Hybridae*, quas, annuent. exper. et nobiliss. fac. med. in illustri Acad. Upsaliensi, sub praesidio viri nobiliss. atque experientissimi Dn. Doct. Caroli Linnaei, Sae R.æ M. tis Archiatri, Med. et Botan. Prof. Reg. et Ord. Acad. Imp. N.C. Monsp. Stockh. Ber. Ups. Tol. Socii, speciminis academici loco publicae bonorum disquisitione sistit Stipendiarius Nesselianus Johan. J. nis Haartman, austro-finlandus. In aud. Car. Maj. ad diem XXIII. Nov. Anni MDCCLI. Horis ante meridiem, solitis. Upsaliae, [4]+30 p.
- Littlejohn M.J. and Watson G.F. 1977** "1976".⁶¹ Mating-call structure in a hybrid population of the *Geocrinia laevis* complex (Anura: Leptodactylidae) over a seven-year period. *Evolution*, **30**(4): 848–850.
- Litvinchuk S.N., Borkin L.J., Rosanov J.M., Skorinov D.V., Khalturin M.D., Džukić G., Kalezić M.L. and Mazanaeva L.F. 2005.** Geographic differentiation in newts (*Triturus*) of eastern Europe: genome size, allozymes, and morphology. P. 57–60 in: Ananjeva N. and Tsinenko O. (eds.). *Herpetologia Petropolitana*. St. Petersburg.
- Litvinchuk S.N., Mazepa G.O., Pasyukova R.A., Saidov A., Satorov T., Chikin Yu.A., Shabanov D.A., Crotini A., Borkin L.J., Rosanov J.M., and Stöck M. 2011.** Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asian green toads with three ploidy levels. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **49**(3): 233–239.
- Llopart A., Lachaise D. and Coyne J.A. 2005.** An anomalous hybrid zone in *Drosophila*. *Evolution*, **59**(12): 2602–2607.
- [Lowe P.R.] 1930.** Chairman's Annual Address. Part I. (Abstract). [Hybridization in birds in its possible relation to the evolution of the species]. *Bulletin of the British Ornithologists' Club*, London, **50**(337): 22–29.
- Lowe P.R. 1936.** The finches of Galapagos in relation to Darwin's conception of species. *The Ibis*, London **13** series, **6**(2): 310–321.
- Mable B.K. 2004.** "Why polyploidy is rarer in animals than in plants": myths and mechanisms. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**(4): 453–466.
- MacCallum C.J., Nürnberger B., Barton N.H. and Szymura J.M. 1998.** Habitat preference in the *Bombina* hybrid zone in Croatia. *Evolution*, **52**(1): 227–239.
- Maletzky A., Mikulíček P., Franzen M., Goldschmid A., Gruber H.-J., Horák A. and Kyek M. 2008.** Hybridization and introgression between two species of crested newts (*Triturus cristatus* and *T. carnifex*) along contact zones in Germany and Austria: morphological and molecular data. *The Herpetological Journal*, **18**(1): 1–15.
- Mallet J. 2005.** Hybridization as an invasion of genome. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**(5): 229–237.
- Mallet J. 2007.** Hybrid speciation. *Nature*, **446**(7133): 279–283.
- Mallet J. 2008.** Hybridization, ecological races and the nature of species: empiric evidence for ease of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**(1506): 2971–2986.

⁶⁰ Журнал был разослан 12 февраля 1982 (см. титульную обложку номера).

⁶¹ Данный номер журнала вышел 20 января 1977, как указано на его обложке.

- Mantovani D. and Scali V. 1992.** Hybridogenesis and androgenesis in the stick-insect *Bacillus rossius* – *grandii benazzii* (Insecta, Phasmatodea). *Evolution*, **46**(3): 783–796.
- Mavárez J. and Linares M. 2008.** Homoploid hybrid speciation in animals. *Molecular Ecology*, **17**: 4181–4185.
- Mavárez J., Salazar C.A., Bermingham E., Salcedo C., Jiggins C.D. and Linares M. 2006.** Speciation by hybridization in *Heliconius* butterflies. *Nature*, **441**(7095): 868–871.
- Mayr E. 1940.** Speciation phenomena in birds. *The American Naturalist*, **74**(752): 249–278.
- McDonald D.B., Clay R.P., Brumfield R.T. and Braun M.J. 2001.** Sexual selection on plumage and behavior in an avian hybrid zone: experimental tests of male–male interactions. *Evolution*, **55**(7): 1443–1451.
- Mcfadden C.S. and Hutchinson M.B. 2004.** Molecular evidence for the hybrid origin of species in the soft coral genus *Alcyonium* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia). *Molecular Ecology*, **13**: 1495–1505.
- Mecham J.S. 1960.** Introgressive hybridization between two southeastern treefrogs. *Evolution*, **14**(4): 445–457.
- Mercure A., Ralls K., Koepfli K.P. and Wayne R.K. 1994 “1993”.**⁶² Genetic subdivisions among small canids: mitochondrial DNA differentiation of swift, kit, and arctic foxes. *Evolution*, **47**(5): 1313–1328.
- Metcalfe J.L., Siegle M.R. and Martin A.P. 2008.** Hybridization dynamics between Colorado’s native cutthroat trout and introduced rainbow trout. *Journal of Heredity*, **99**(2): 149–156.
- Meyer A., Salzburger W. and Schartl M. 2006.** Hybrid origin of swordtail species (Teleostei: *Xiphophorus clemenciae*) driven by sexual selection. *Molecular Ecology*, **15**: 721–730.
- M’Gonigle L.K. and FitzJohn R.J. 2009.** Assortative mating and spatial structure in hybrid zones. *Evolution*, **64**(2): 444–455.
- Montanucci R.R. 1983.** Natural hybridization between two species of collared lizards (*Crotaphytus*). *Copeia*, **1**: 1–11.
- Mooney H.A. and Cleland E.E. 2001.** Evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**(10): 5446–5451.
- Moore W.S. 1977.** An evaluation of narrow hybrid zones in vertebrates. *The Quarterly Review of Biology*, **52**(3): 263–277.
- Moore W.S. and Buchanan D.B. 1985.** Stability of the Northern Flicker hybrid zone in historical times: implications for adaptive speciation theory. *Evolution*, **39**(1): 135–151.
- Moore W.S. and Koenig W.D. 1986.** Comparative reproductive success of yellow-shafted, red-shafted and hybrid flickers across a hybrid zone. *The Auk*, **103**(1): 42–51.
- Mossakowski D., Braun S. and Roschen A. 1990.** Hybridization in natural populations of ground beetles (Coleoptera, Carabidae). *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1783–1789.
- Mouliá C. 1999.** Parasitism of plant and animal hybrids: are facts and fates the same? *Ecology*, **80**(2): 392–406.
- Neaves L.E., Zenger K.R., Cooper D.W. and Eldridge M.D.B. 2010.** Molecular detection of hybridization between sympatric kangaroo species in south-eastern Australia. *Heredity*, **104**(5): 502–512.
- Nevo E. and Bar-El H. 1977 “1976”.** Hybridization and speciation in fossorial mole rats. *Evolution*, **30**(4): 831–840.
- Nichols R.A. and Hewitt G.M. 1988.** Genetical and ecological differentiation across a hybrid zone. *Ecological Entomology*, **13**(1): 39–49.
- Nolte A.W., Freyhof J., Stemshom K.C. and Tautz D. 2005.** An invasive lineage of sculpins, *Cottus* sp. (Pisces, Teleostei) in the Rhine with new habitat adaptations has originated from hybridization between old phylogeographic groups. *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **272**: 2379–2387.
- Nolte A.W., Gompert Z. and Buerkle C.A. 2009.** Variable patterns of introgression in two sculpin hybrid zones suggest the genomic isolation differs among populations. *Molecular Ecology*, **18**: 2615–2627.
- Nürnberg B., Barton N., MacCallum C., Gilchrist J. and Appleby M. 1996 “1995”.**⁶³ Natural selection on quantitative traits in the *Bombina* hybrid zone. *Evolution*, **49**(6): 1224–1238.
- O’Brien S.J. and Mayr E. 1991.** Bureaucratic mischief: recognizing endangered species and subspecies. *Science*, **251**(4998): 1187–1188.
- O’Rourke F.A. 1980 “1979”.**⁶⁴ Hybridization in milkweed bugs of the genus *Oncopeltus* (Hemiptera: Lygaeidae). *Evolution*, **33**(4): 1098–1113.
- Patton J.L. 1973.** An analysis of natural hybridization between the pocket gophers, *Thomomys bottae* and *Thomomys umbrinus*, in Arizona. *Journal of Mammalogy*, **54**(3): 561–584.
- Perry W.L., Feder J.L. and Lodge D.M. 2001a.** Implications of hybridization between introduced and resident *Orconectes* crayfishes. *Conservation Biology*, **15**(6): 1656–1666.
- Perry W.L., Feder J.L., Dwyer G. and Lodge D.M. 2001b.** Hybrid zone dynamics and species replacement

⁶²Данный номер журнала вышел 17 мая 1994, как указано на его обложке.

⁶³Данный номер журнала вышел 25 января 1996, как указано на его обложке.

⁶⁴Данный номер журнала вышел 21 февраля 1980, как указано на его обложке.

- between *Orconectes* crayfishes in a northern Wisconsin lake. *Evolution*, **55**(6): 1153–1166.
- Petrusek A., Seda J., Macháček J., Ruthová S. and Smilauer P. 2008.** *Daphnia* hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**: 2931–2941.
- Phillips B.L., Baird S.J.E. and Moritz C. 2004.** When vicars meet: a narrow contact zone between morphologically cryptic phylogeographic lineages of the rainforest skink, *Carlia rubrigularis*. *Evolution*, **58**(7): 1536–1548.
- Porter A.H. 1989.** Genetic evidence for reproductive isolation between hybridizing *Limenitis* butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae) in southwestern New Mexico. *The American Midland Naturalist*, **122**(2): 275–280.
- Porter A.H., Wenger R., Geiger H., Scholl A. and Shapiro A.M. 1997.** The *Pontia daplidice* – *edusa* hybrid zone in northwestern Italy. *Evolution*, **51**(5): 1561–1573.
- Powell J.R. 1983.** Interspecific cytoplasmic gene flow in the absence of nuclear gene flow: evidence from *Drosophila*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **80**(2): 492–495.
- de Queiroz K. 1999.** The general lineage concept of species and the defining properties of the species category. P. 49–89 in: R.A. Wilson (ed.). *Species: New Interdisciplinary Essays*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press.
- Rand D.M. and Harrison R.G. 1989.** Ecological genetics of a mosaic hybrid zone: mitochondrial, nuclear, and reproductive differentiation of crickets by soil type. *Evolution*, **43**(2): 432–449.
- Rawson P.D. and Hilbish T.J. 1998.** Asymmetric introgression of mitochondrial DNA among European populations of blue mussels (*Mytilus* spp.). *Evolution*, **52**(1): 100–108.
- Redenbach Z. and Taylor E.B. 2002.** Evidence for historical introgression along a contact zone between two species of char (Pisces: Salmonidae) in northwestern North America. *Evolution*, **56**(5): 1021–1035.
- Reed K.M. and Sites J.W. 1995.** Female fecundity in a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae). *Evolution*, **49**(1): 61–69.
- Remington C.L. 1968.** Suture-zones of hybrid interaction between recently joined biotas. P. 321–428 in: T. Dobzhansky, M.K. Hecht and W.C. Steere (eds.). *Evolutionary Biology*. Volume 2. Amsterdam: North Holland Publishing Company.
- Rhymer J.M. and Simberloff D. 1996.** Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**: 83–109.
- Rhymer J.M., Williams M.J. and Braun M.J. 1994.** Mitochondrial analysis of gene flow between New Zealand mallards (*Anas platyrhynchos*) and grey ducks (*Anas superciliosa*). *The Auk*, **111**(4): 970–978.
- Riginos S., Hickerson M.J., Henzler C.M. and Cunningham C.W. 2004.** Differential patterns of male and female mtDNA exchange across the Atlantic Ocean in the blue mussel, *Mytilus edulis*. *Evolution*, **58**(11): 2438–2451.
- Rieseberg L.H. and Linder C.R. 1999.** Hybrid classification: insights from genetic map-based studies of experimental hybrids. *Ecology*, **80**(2): 361–370.
- Rising J.D. 1983.** The Great Plains hybrid zones. P. 131–157 in: R.F. Johnston (ed.). *Current Ornithology*. Volume 1. New York and London: Plenum Press.
- Rissler L.J. and Smith W.H. 2010.** Mapping amphibian contact zones and phylogeographical break hotspots across the United States. *Molecular Ecology*, **19**: 5404–5416.
- Rivas L.R. 1964.** A reinterpretation of the concepts “sympatric” and “allopatric” with proposal of the additional terms “syntopic” and “allotopic”. *Systematic Zoology*, **13**(1): 42–43.
- Rohwer S., Bermingham E. and Wood C. 2001.** Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution*, **55**(2): 405–422.
- Rohwer S. and Wood C. 1998.** Three hybrid zones between Hermit and Townsend’s Warblers in Washington and Oregon. *The Auk*, **115**(2): 284–310.
- Roques S., Sévigny J.-M. and Bernatchez L. 2001.** Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: a rare marine example. *Molecular Ecology*, **10**: 149–165.
- Ross C.L. and Harrison R.G. 2002.** A fine-scale spatial analysis of the mosaic hybrid zone between *Gryllus firmus* and *Gryllus pennsylvanicus*. *Evolution*, **56**(11): 2296–2312.
- Ryan M.E., Johnson J.R. and Fitzpatrick B.M. 2009.** Invasive hybrid tiger salamander genotypes impact native amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**(2): 11166–11171.
- Sage R.D. and Selander R.K. 1980** “1979”⁶⁵. Hybridization between species of the *Rana pipiens* complex in central Texas. *Evolution*, **33**(4): 1069–1088.
- Salazar C., Baxter S.W., Pardo-Diaz C., Wu G., Surridge A., Linares M., Bermingham E. and Jiggins C. 2010.** Genetic evidence for hybrid trait speciation in *Heliconius* butterflies. *PLoS Genetics*, **6**(4): 1–12. e1000930. doi:10.1371/journal.pgen.1000930.
- Schueler F.W. and Rising J.D. 1976.** Phenetic evidence of natural hybridization. *Systematic Zoology*, **25**(3): 283–289.

⁶⁵ Данный номер журнала вышел 21 февраля 1980, как указано на его обложке.

- Schwartz D., Shoemaker K.D., Botteri N.L. and McPherson B.A. 2007.** A novel preference for an invasive plant as a mechanism for animal hybrid speciation. *Evolution*, **61**(2): 245–256.
- Schwenk K. 1993.** Interspecific hybridization in *Daphnia*: distinction and origin of hybrid matriline. *Molecular Biology and Evolution*, **10**(6): 1289–1302.
- Schwenk K., Brede N. and Streit B. 2008.** Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society. B. Biological Sciences*, **363**: 2805–2811.
- Schwenk K. and Spaak P. 1995.** Evolutionary and ecological consequences of interspecific hybridization in cladocerans. *Experientia*, **51**: 465–481.
- Searle J.B. 1991.** A hybrid zone comprising staggered chromosomal clines in the house mouse (*Mus musculus domesticus*). *Proceedings of the Royal Society of London, series B, Biological Sciences*, **246**(1315): 47–52.
- Seehausen O., Takimoto G., Roy D. and Jokela J. 2008.** Speciation reversal and biodiversity dynamics with hybridization in changing environments. *Molecular Ecology*, **17**: 30–44.
- Seneviratne S.S., Toews D.P.L., Brelsford A. and Irwin D.E. 2012.** Concordance of genetic and phenotypic characters across a sapsucker hybrid zone. *Journal of Avian Biology*, **43**: 119–130.
- Shaddick K., Burridge C.P., Jerry D.R., Schwartz T.S., Truong K., Gilligan D.M. and Beheregaray L.D. 2011.** A hybrid zone and bidirectional introgression between two catadromous species: Australian bass *Macquaria novemaculeata* and estuary perch *Macquaria colonorum*. *Journal of Fish Biology*, **79**: 1214–1235.
- Shaw K.L. 2002.** Conflict between nuclear and mitochondrial DNA phylogenies of a recent species radiation: what mtDNA reveals and conceals about modes of speciation in Hawaiian crickets. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**(25): 16122–16127.
- Shoemaker D.D., Ross K.G. and Arnold M.L. 1996.** Genetic structure and evolution of a fire ant hybrid zone. *Evolution*, **50**(5): 1958–1976.
- Short L.L. 1969a.** Taxonomic aspects of avian hybridization. *The Auk*, **86**(1): 84–105.
- Short L.L. 1969b.** “Suture-zones”, secondary contacts, and hybridization. *Systematic Zoology*, **18**(4): 458–460.
- Shurtliff Q.R. 2011.** Mammalian hybrid zone: a review. *Mammal Review* 2011: 1–29.
- Sibley C.G. 1961.** Hybridization and isolating mechanisms. P. 69–88 in: W.F. Blair (ed.). *Vertebrate Speciation*. A University of Texas Symposium. Austin: University of Texas Press.
- Sites J.W., Barton N.H. and Reed K.M. 1995.** The genetic structure of a hybrid zone between two chromosome races of the *Sceloporus grammicus* complex (Sauria, Phrynosomatidae) in central Mexico. *Evolution*, **49**(1): 9–36.
- Skibinski D.O.F., Ahmad M. and Beardmore J.A. 1978.** Genetic evidence for naturally occurring hybrids between *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*. *Evolution*, **32**(2): 354–364.
- Slatkin M. 1973.** Gene flow and selection in a cline. *Genetics*, **75**(4): 733–756.
- Smith G.R. 1992.** Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates. *Systematic Biology*, **41**(1): 41–57.
- Smith H.M. 1965.** More evolutionary terms. *Systematic Zoology*, **14**(1): 57–58.
- Solignac M. 1982 “1981”.**⁶⁶ Isolating mechanisms and modalities of speciation in the *Jaera albifrons* species complex (Crustacea, Isopoda). *Systematic Zoology*, **30**(4): 387–405.
- Sota T. and Kubota K. 1998.** Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution*, **52**(5): 1507–1513.
- Spence J.R. 1990.** Introgressive hybridization in Heteroptera: the example of *Limnopus* Ståhl (Gerridae) species in western Canada. *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1770–1782.
- Sperling F.A.H. 1990.** Natural hybrids of *Papilio* (Insecta: Lepidoptera): poor taxonomy or interesting evolutionary problem? *Canadian Journal of Zoology*, **68**(8): 1790–1799.
- Sperling F.A.H. and Harrison R.G. 1994.** Mitochondrial DNA variation within and between species of the *Papilio machaon* group of swallowtail butterflies. *Evolution*, **48**(2): 408–422.
- Sperling F.A.H. and Spence J.R. 1991.** Structure of an asymmetric hybrid zone between two water strider species (Hemiptera: Gerridae: *Limnopus*). *Evolution*, **45**(6): 1370–1383.
- Stöck M., Schmid M., Steinlein C., and Grosse W.-R. 1999.** Mosaicism in somatic triploid specimens of the *Bufo viridis* complex in the Karakoram with examination of calls, morphology and taxonomic conclusions. *Italian Journal of Zoology*, **66**(3): 215–232.
- Stöck M., Ustinova J., Betto-Colliard C., Schartl M., Moritz C. and Perrin N. 2011 (2012).** Simultaneous Mendelian and clonal genome transmission in a sexually reproducing, all-triploid vertebrate. *Proceedings of the Royal Society, B* 2012, Biological Sciences, **279**: 1293–1299 (online publication 12 October 2011).
- Swenson N.G. and Howard D.J. 2004.** Do suture zones exist? *Evolution*, **58**(11): 23917–2397.

⁶⁶Журнал был разослан 12 февраля 1982 (см. титульную обложку номера).

- Swenson N.G. and Howard D.J. 2005.** Clustering of contact zones, hybrid zones, and phylogeographic breaks in North America. *The American Naturalist*, **166**(5): 581–591.
- Szymura J.M. 1993.** Analysis of hybrid zones with *Bombina*. P. 261–289 in: R.G. Harrison (ed.). *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. New York and Oxford: Oxford University Press.
- Szymura J.M. and Barton N.H. 1986.** Genetic analysis of a hybrid zone between the fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*, near Cracow in southern Poland. *Evolution*, **40**(6): 1141–1159.
- Szymura J.M. and Barton N.H. 1991.** The genetic structure of the hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*: comparison between transects and between loci. *Evolution*, **45**(2): 237–261.
- Szymura J.M., Spolsky C. and Uzzell T. 1985.** Concordant change in mitochondrial and nuclear genes in a hybrid zone between two frog species (genus *Bombina*). *Experientia*, **41**(11): 1469–1470.
- Szymura J.M., Uzzell T. and Spolsky C. 2003.** Mitochondrial DNA variation in the hybridizing fire-bellied toads, *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Molecular Ecology*, **9**: 891–899.
- Thorpe R.S. 1984.** Primary and secondary transition zones in speciation and population differentiation: a phylogenetic analysis of range expansion. *Evolution*, **38**(2): 233–243.
- Tobler M. and Carson E.W. 2010.** Environmental variation, hybridization, and phenotypic diversification in Cuatro Ciénegas pupfishes. *Journal of Evolutionary Biology*, **23**: 1475–1489.
- Toews D.P.L., Brelsford A. and Irwin D.E. 2011.** Hybridization between Townsend's *Dendroica townsendi* and black-throated green warblers *Dendroica virens* in an avian suture zone. *Journal of Avian Biology*, **42**: 434–446.
- Turgeon J. and Bernatchez L. 2001.** Clinal variation at microsatellite loci reveals historical secondary intergradation between glacial races of *Coregonus artedii* (Teleostei: Coregonidae). *Evolution*, **55**(11): 2274–2286.
- Turner J.R.G. 1971.** Two thousand generations of hybridisation in a *Heliconius* butterfly. *Evolution*, **25**(3): 471–482.
- Turner L.M., Schwahn D.J. and Harr B. 2012.** Reduced male fertility is common but highly variable in form and severity in a natural house mouse hybrid zone. *Evolution*, **66**(2): 443–458.
- Uteshev V.K. and Borkin L.J. 1985.** On interspecific hybridization of European and Far Eastern discoglossid toads of the genus *Bombina*. *Zoologischer Anzeiger*, **215**(5/6): 355–367.
- Uzzell T. and Darevsky I.S. 1973.** Electrophoretic examination of *Lacerta mixta*, a possible hybrid species (Sauria, Lacertidae). *Journal of Herpetology*, **7**(1): 11–15.
- Uzzell T. and Darevsky I.S. 1975.** Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria: Lacertidae), with a discussion of some ecological and evolutionary implications. *Copeia*, **2**: 204–222.
- Van Gelder R.G. 1977.** Mammalian hybrids and generic limits. *American Museum Novitates*, 2635: 1–25.
- Vazquez P., Cooper S.J.B., Gosalvez J. and Hewitt G.M. 1994.** Nuclear DNA introgression across a Pyrenean hybrid zone between parapatric subspecies of the grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Heredity*, **73**: 436–443.
- Vines T.H., Köhler S.C., Thiel M., Ghira I., Sands T.R., MacCallum C.J., Barton N.H. and Nürnberger N.H. 2003.** The maintenance of reproductive isolation in a mosaic hybrid zone between the fire-bellied toads *Bombina bombina* and *B. variegata*. *Evolution*, **57**(8): 1876–1888.
- Virdee S.R. and Hewitt G.M. 1994.** Clines for hybrid dysfunction in a grasshopper hybrid zone. *Evolution*, **48**(2): 392–407.
- Vollmer S.V. and Palumbi S.R. 2002.** Hybridization and the evolution of reef coral diversity. *Science*, **296**(5575): 2023–2025.
- Wallis G.P. and Arntzen J.W. 1989.** Mitochondrial-DNA variation in the crested newt superspecies: limited cytoplasmic gene flow among species. *Evolution*, **43**(1): 88–104.
- Watson G.F. 1972.** The *Litoria ewingi* complex (Anura: Hylidae) in south-eastern Australia. II. Genetic incompatibility and delimitation of a narrow hybrid zone between *L. ewingi* and *L. paraewingi*. *Australian Journal of Zoology*, **20**(4): 423–433.
- White M.J.D. 1968.** Modes of speciation. *Science*, **159**(3819): 1065–1070.
- Wilkens H. 1971.** Genetic interpretation of regressive evolutionary processes: studies on hybrid eyes of two *Astyanax* cave populations (Characidae, Pisces). *Evolution*, **25**(3): 530–544.
- Williamson D.I. 2006.** Hybridization in the evolution of animal form and life-cycle. *Zoological Journal of the Linnean Society, London*, **148**(4): 585–602.
- Woodruff D.S. 1981.** Towards a genodynamics of hybrid zones: studies of Australian frogs and West Indian land snails. P. 171–197 in: W.R. Atchley and D.S. Woodruff (eds.). *Evolution and Speciation*. Essays in honor of M. J. D. White. Cambridge – London – New York – New Rochelle – Melbourne – Sydney: Cambridge University Press.
- Woodruff D.S. 1989.** Genetic anomalies associated with *Cerion* hybrid zones: the origin and maintenance of new electromorphic variants called hybridzymes. *Biological Journal of the Linnean Society*, **36**(3): 281–294.
- Yanchukov A., Hofman S., Szymura J.M., Mezhzherin S.V., Morozov-Leonov S.Y., Barton N.H. and Nürnberger B. 2006.** Hybridization of *Bombina bombina* and *B. variegata* (Anura, Discoglossidae) at a sharp ecotone in western Ukraine: comparisons across transects and over time. *Evolution*, **60**(3): 583–600.



УДК 591.3 : 591.473 : 597

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ РАННИХ СТАДИЙ РАЗВИТИЯ В РЕКОНСТРУКЦИИ ФИЛОГЕНИИ И СИСТЕМАТИКЕ (НА ПРИМЕРЕ КОСТИСТЫХ РЫБ)

О.С. Воскобойникова

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: vosk@zin.ru*

РЕЗЮМЕ

Рассмотрена история и современное состояние проблемы использования признаков ранних стадий развития в реконструкции филогении и систематике. Принимается точка зрения современных филогенетиков об отсутствии в настоящее время определенных критериев для поляризации признаков методом онтогенетического предшествования и о возможности использования онтогенетических трансформационных серий в качестве обычных признаков для реконструкции филогении. Дана характеристика современных представлений о событиях морфогенеза. Подчеркивается, что разработка упорядоченной классификации событий морфогенеза в рамках морфологических терминов остается незавершенной до настоящего времени. Приведены примеры применения признаков ранних стадий развития для построения системы костистых рыб.

Ключевые слова: морфологические признаки, онтогенез, систематика, филогенез

USE OF CHARACTERS OF THE EARLY STAGES OF DEVELOPMENT IN RECONSTRUCTION OF PHYLOGENY AND SYSTEMATICS (ON THE EXAMPLE OF TELEOST FISHES)

O.S. Voskoboinikova

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: vosk@zin.ru*

ABSTRACT

The history and current state of a problem of use of characters of early stages of development in reconstruction of phylogeny and systematics is considered. The point of view of modern phylogenetics on absence certain criteria for polarization of characters by ontogenetic method and on use possibility ontogenetic transformation series as usual characters for reconstruction of phylogeny is accepted now. The characteristic of modern representations about events of morphogenesis is given. It is underlined that working out of the ordered classification of events of morphogenesis within the limits of morphological terms remains not finished till now. Examples of application of characters of early stages of development for construction of system of bony fishes are resulted.

Key words: morphological characters, ontogeny, phylogeny, systematics

Краткая история проблемы соотношения онто- и филогенеза

Данная статья посвящена рассмотрению вопроса использования морфологических признаков ранних стадий онтогенеза в филогенетиче-

ской систематике, методы которой в применении к морфологическим признакам на текущий момент представляются наиболее обоснованными и разработанными. К настоящему времени опубликован целый ряд исторических обзоров, посвященных исследованиям проблемы соотношения

онто- и филогенетических аспектов в эволюции (Мирзоян 1963; Gould 1977; Мартынов 2011 и др.), поэтому я намечу лишь основные вехи их развития, опираясь на приведенные работы. Рекапитуляции или повторения в индивидуальном развитии признаков, свойственных предковым формам, были отмечены уже самыми ранними биологами, в том числе выдающимися зоологами XVIII и начала XIX века, среди которых можно назвать Жоффруа Сент-Илера и Николаса Меккеля-младшего. Карл Бэр (Baer 1828) первым описал явление рекапитуляции и сформулировал закон зародышевого сходства, включающий 4 самостоятельных положения. Согласно второму закону зародышевого сходства Бэра, индивидуальное развитие протекает от общего к частному. В онтогенезе происходит повторение признаков зародышей предковых групп у потомков в пределах одного морфологического типа. После публикации теории эволюции Дарвина Эрнст Геккель (Haeckel 1874) создал первое в истории биологии филогенетическое древо известных тогда живых организмов, по существу, явившись основателем филогенетики. При построении филогенетического древа Геккель опирался на разработанный им метод тройного параллелизма (Haeckel 1866), ныне известный как триада Геккеля: исследования морфологии, онтогенеза и палеонтологии. В этой же работе Геккель ввел ныне общепринятые термины «онтогенез», «филогенез», «гетерохрония» и сформулировал основной биогенетический закон, согласно которому онтогенез есть краткое и сжатое повторение (рекапитуляция) филогенеза. Основные положения биогенетического закона сводятся к приобретению потомками новых признаков путем надставок конечных стадий развития предков и конденсации или акселерации в развитии признаков взрослых предков, в результате чего появление этих признаков в онтогенезе потомков переносится на все более ранние стадии развития. Однако полное повторение взрослых стадий предков в развитии потомков нарушается ценогенезами (эмбриональными или личиночными адаптациями) с неравномерным темпом акселерации органов или гетерохрониями.

Уже Гегенбаур (Gegenbaur 1889) выступил с критикой биогенетического закона, отмечая, что онтогенез не является строгой рекапитуляцией филогенеза. Он разделял точку зрения Геккеля, что онтогенез представляет собой важный ис-

точник информации для филогении, однако, из-за осложнений, привносимых в развитие ценогенетическими модификациями, любая последовательность развития должна критически оцениваться по сравнению с другим таким рядом и анатомией взрослых организмов прежде, чем стать доказательством для филогенетических построений. Несколько позднее исследования ранних генетиков (Morgan, 1934; Golgshmidt, 1938; Ford and Huxley 1927) выявили искусственность биогенетического закона и несостоятельность взглядов о развитии новых признаков лишь способом надставок онтогенеза предков.

Онтогенетический метод

В связи с появлением новой методологии филогенетического анализа (кладизма) в научной литературе 70–80-х годов прошлого века вновь возникла дискуссия о значении признаков развития морфологических структур в онтогенезе для поляризации преобразований признаков взрослых организмов в филогенезе (онтогенетический метод). Основатель кладизма Хенниг (Hennig 1966) выступал против использования признаков развивающегося организма в филогенетической систематике. Сравнительный анализ видов в его работе ограничен только признаками их взрослого состояния. При этом в дальнейшем Хенниг все же пытался определить различные степени доступа развития в онтогенезе для систематики (Hennig 1982).

Большинство последующих исследователей по-прежнему признают исключительную важность исследования ранних стадий онтогенеза для реконструкции филогении (Nelson 1973, 1978; Lundberg 1973; De Queiroz 1985; Kluge and Strauss 1985; Williams et al. 1990). Нельсон (Nelson 1973, 1978) предпринял попытку представить биогенетический закон в виде теоремы об эволюционной полярности признаков. Он высказал мнение, что использование онтогенеза для поляризации признаков основано на сохранении у потомков предковых онтогенезов, поэтому терминальная надставка является основным способом эволюции онтогенеза. Нельсоном был выдвинут ряд положений, связанных с фальсификацией биогенетического закона. Биогенетический закон признается фальсифицируемым. Более широко распространенный признак рассматривается как

примитивный, менее широко распространенный – продвинутой. Нельсон формулирует три способа определения полярности признаков (Nelson 1978), основанных на методе тройного параллелизма Геккеля. Метод внешней группы: признак, обнаруженный за пределами таксономической группы и внутри нее, признается плезиоморфным, признак внутри таксономической группы – апоморфным. Палеонтологический метод: признак, найденный у более древнего ископаемого, признается плезиоморфным. Онтогенетический метод: предковым признается наиболее широко распространенный признак; использование этого метода ограничено случаями, при которых временная последовательность онтогенетических трансформаций происходит от более общей или широко распространенной к менее общей. Нельсон (Nelson 1978) рассматривает две версии онтогенетического метода. Первая из них представляет собой второй закон Бэра. С точки зрения Нельсона, она имеет сомнительную ценность, так как основана на универсальной встречаемости филогенетического изменения посредством модификации терминальной онтогенетической стадии. По второй версии (самого Нельсона), онтогенетический метод может быть выведен из аксиомы филогении. Он основан на генерализации и ограничен случаями, в которых онтогенетические преобразования происходят от более широко распространенного признака к менее распространенному. Таким образом, с точки зрения Нельсона, онтогенетический метод дает прямую валидную оценку филогенетического признака; метод внешней группы дает косвенную оценку; палеонтологический метод – неопределенную оценку филогенетического признака. Филогенетическая реконструкция полностью соответствует исторической последовательности развития.

Программная статья Де Квереса (De Queiroz 1985) посвящена оценке метода тройного параллелизма, и в частности онтогенетического метода, с позиций филогенетической систематики. Понятие филогении принято здесь в качестве аксиомы, из которой выведены методы систематики. Критически оценивая второй закон Бэра и биогенетический закон в формулировке Нельсона с позиций фальсификации (тестирования) их основных положений, Де Кверес делает ряд основных выводов о возможности применения онтогенетических признаков в филогенетической систематике:

1) Второй закон Бэра об онтогенетическом предшествовании более генерализованных признаков, не является универсальным, поддерживается и является фальсифицируемым лишь в случае генерализованного онтогенетического предшественника. В то же время онтогенетический предшественник может быть более генерализованным, менее генерализованным или равно генерализованным.

2) Биогенетический закон в формулировке Нельсона не является прямым отражением второго закона Бэра, и его валидность не зависит от валидности закона Бэра.

3) Как теория об отношениях между онтогенезом и филогенезом, биогенетический закон Нельсона может только быть тестирован только уже известным филогенезом. Методы внешней группы, а также палеонтологический и онтогенетический имеют определенные ограничения в использовании для определения полярности признаков.

4) полноценность онтогенетического метода опирается на предположение о сохранении предковых признаков. Если предковые признаки будут сохранены в онтогенезе потомков, то предковые признаки будут более генерализованными, чем их филогенетические производные. Общность (частота встречаемости) не является критерием генерализованности.

5) последовательность онтогенетического преобразования не важна для полноценности онтогенетического метода; генерализация – решающий фактор для поляризации признаков.

6) Онтогенетический метод, основанный на общности, может быть полезным для определения эволюционной полярности, если признак относится к конкретному моменту развития (одномоментный). Однако при филогенетическом анализе более уместно принимать за признаки онтогенетические последовательности. Когда они рассматриваются как признаки, для того, чтобы определить эволюционную полярность признака, онтогенетический метод становится ненужным.

7) Онтогенетические полярности отличаются от филогенетических полярностей; они соотносятся как часть к целому.

8) Рассмотрение в роли признаков онтогенетических последовательностей, а не одномоментных признаков имеет определенные последствия для филогенетической систематики. Для установления гомологии в связи с этой концепцией призна-

ков все еще применим метод внешней группы. Палеонтологический метод с наибольшей пользой рассматривается как особый случай метода внешней группы, того, в котором признаки (преобразования) обычно малоизвестны. Онтогенетические преобразования не теряют своей важности, так как они теперь формируют основные признаки.

9) В филогенетической систематике нет никакого тройного параллелизма. Сравнительная анатомия, палеонтология, и эмбриология не три отдельных дисциплины в пределах систематики; скорее они формируют единственный сравнительный метод, объединенный в организме концепцией эволюции.

Достаточно убедительные аргументы против универсальности принципа онтогенетического предшествования были разработаны Мэйби (Mabee 1993). Ее исследование посвящено филогенетическому содержанию онтогенеза у рыб семейства Centrarchidae (Percoidei). Мэйби, как и другие современные филогенетики, считает, что исследование эволюции любого набора признаков, включая онтогенетические, необходимо основывать на уже имеющейся филогенетической гипотезе и сравнительных данных. Ею было предложено восемь типов онтогенетических изменений (Рис. 1). Мэйби были построены три кладограммы родственных отношений рыб семейства Centrarchidae с учетом двух первых типов онтогенетических

преобразований. В качестве исходной для сравнения она приняла кладограмму, при построении которой онтогенетические признаки были поляризованы с помощью критерия внешней группы. Вторая кладограмма была укоренена и построена с использованием критерия онтогенетического предшествования (терминальные надставки). Третья кладограмма была построена с использованием обратной поляризации, сравнение онтогенетических и филогенетических изменений в этой обратной гипотезе представили минимальную оценку существования терминальной надставки. В итоге Майби было показано, что лишь от 20 до 50% признаков демонстрируют прямое развитие способом терминальных надставок последних этапов личиночного развития (Рис. 2). В связи с этим она делает вывод о невозможности использования онтогенетического метода для поляризации признаков в филогенетическом анализе.

Тем не менее, из таблицы, приведенной Мэйби (Рис. 2) очевидно, что в целом терминальные преобразования составляют до 75% всех событий онтогенеза. Встречаются примеры развития признаков в онтогенезе, состоящего полностью из терминальных надставок и соответствующего таковому в филогенезе. К ним относится соответствие последовательности закладки в онтогенезе и появления в филогенезе позвоночных хрящевой, покровной и замещающей костной тканей (Вос-

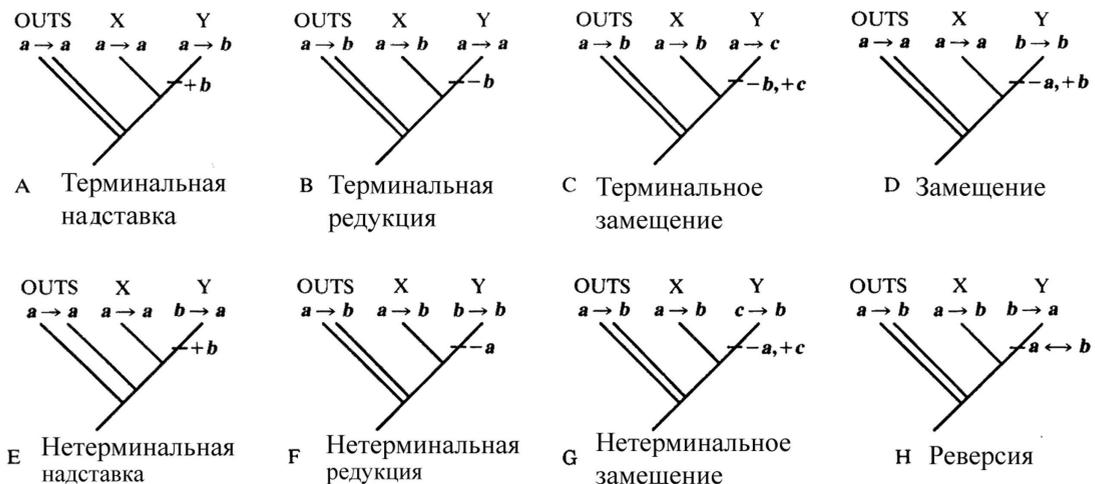


Рис. 1. Типы онтогенетических преобразований по Мэйби (Mabee, 1993) с изменениями: a, b, c – признаки; outs – внешние группы; x, y – сестринские таксоны.

Fig. 1. The types of ontogenetic patterns according to Mabee (1993) with changes: a, b, c – characters; outs – outgroups; x, y – sister-groups.

	TA	TD	TS	NTA	NTD	NTS	S	> 1	Total
(A) Outgroup phylogeny									
Frequency of ontogenetic change (%)	32.1	40.5	4.7	3.6	0.6	1.2	15.5	1.8	100.0
Number of character state changes	(55)	(67)	(8)	(6)	(1)	(2)	(26)	(3)	(168)
(B) Ontogenetic phylogeny									
Frequency of ontogenetic change (%)	51.9	24.0	1.6	4.3	0.5	1.1	15.0	1.6	100.0
Number of character state changes	(97)	(45)	(3)	(8)	(1)	(2)	(28)	(3)	(187)
(C) 'Reverse' ontogenetic phylogeny									
Frequency of ontogenetic change (%)	20.8	53.4	1.7	0.5	4.5	1.1	16.3	1.7	100.0
Number of character state changes	(37)	(95)	(3)	(1)	(8)	(2)	(29)	(3)	(178)

TA, Terminal addition; TD, terminal deletion; TS, terminal substitution; NTA, non-terminal addition; NTD, non-terminal deletion; NTS, non-terminal substitution; S, substitution.

Рис. 2. Частота встречаемости различных типов онтогенетических преобразований в развитии признаков according to Мэйби (Mabee, 1993).

Fig. 2. Frequency of different types of ontogenetic patterns in character development according to Mabee (1993).

кобойникова 2010 а). При этом, по-видимому, терминальная надставка характерна не только для морфологических, но и для молекулярных признаков развития. Так при изучении экспрессии гомеобоксных генов *HoxD* 9-13 в передней конечности позвоночных обнаружено, что у костистой рыбы *Danio rerio* (Hamilton 1822) экспрессия происходит в два этапа, а у тетрапод – в три этапа. Поскольку последний этап экспрессии был обнаружен в той области зачатка передней конечности, где происходит образование пальцев, было высказано предположение, что третий этап экспрессии *HoxD* 9-13 формируется в связи с появлением этих костных структур у тетрапод (Sordino and Duboul 1996; Shubin et al. 1997). Очевидно, что здесь мы встречаемся с терминальной надставкой развития в онто- и филогенезе. Учитывая ведущую роль терминальных преобразований в онтогенезе, можно предположить, что в перспективе будут найдены и разработаны условия их использования для поляризации филогенетических признаков.

Онтогенетические события

Здесь представляется важным установить, какие же процессы определяются термином онтогенетическое событие или преобразование. Теккель различал среди событий онтогенеза палингенезы, или развитие признаков взрослых организмов, и ценогенезы – развитие личиночных адаптаций. Северцов был первым, кто предложил классификацию, связавшую онтогенетические и

филогенетические процессы (1939). Его теория филэмбриогенеза описывает появление новых признаков путем трех возможных модусов филэмбриогенеза: архаллаксиса, девиации и анаболии, различающихся по времени их появления в морфогенезе и роли в эволюционном процессе. Это события, привязанные к началу, середине или концу эмбрионального и личиночного периодов развития и вызывающие более или менее существенные перестройки взрослых организмов.

Направление классификации событий онтогенеза, начатое Северцовым, по существу продолжает Мэйби (Mabee 1993), не знакомая с его работами. Из упомянутых выше восьми типов выделяемых ею онтогенетических изменений, три первые можно интерпретировать как анаболию, четвертый тип – как архаллаксис, следующие два, по существу, являются ценогенезами. С точки зрения Мэйби, два последних типа ранее не выделялись и обусловлены выбранной ею методикой исследования. При этом реверсия не была выявлена и самой Мэйби в ее материале. И Северцов, и Мэйби не признают значительной роли гетерохроний в эволюции живых организмов.

В отличие от теории Северцова классификация модусов возникновения новых признаков в онтогенезе Дебира (De Veer 1930, 1958) основана на изменениях темпа их развития. Дебир внес значительный вклад в развитие эволюционной теории, разработав понятие единого феномена временного сдвига или гетерохронии. Под гетерохронией им понимается изменение в относи-

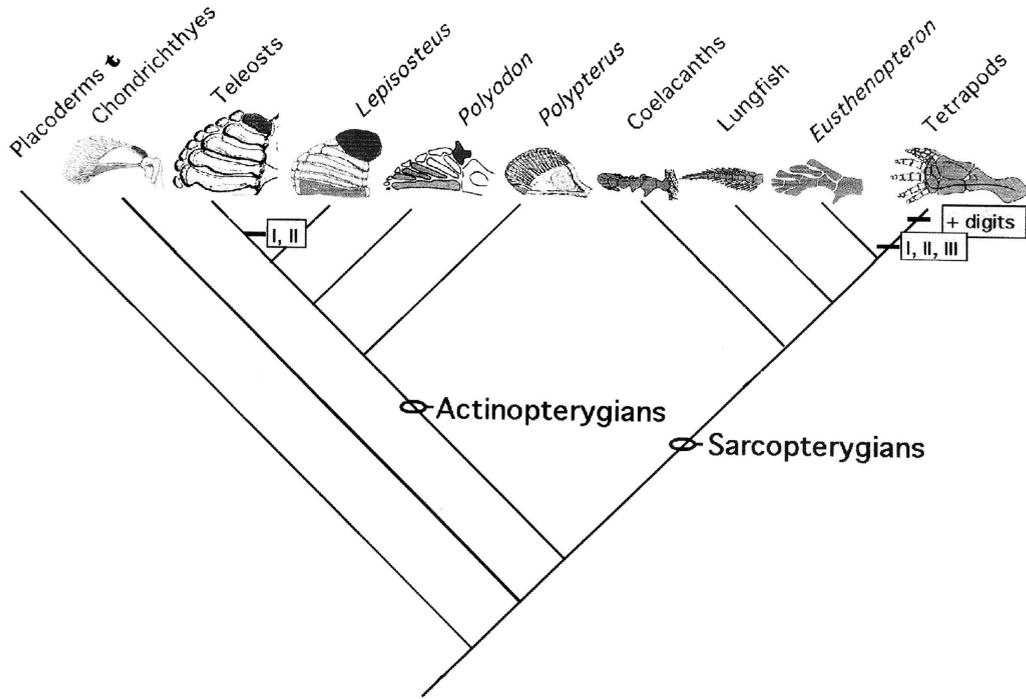


Рис. 3. Экспрессия *HoxD* 9-13 генов в передней конечности позвоночных (Sordino & Duboul, 1996; Shubin et al. 1997).

Fig. 3. *HoxD* 9-13 gene expression in arm of vertebrates (Sordino & Duboul, 1996; Shubin et al. 1997).

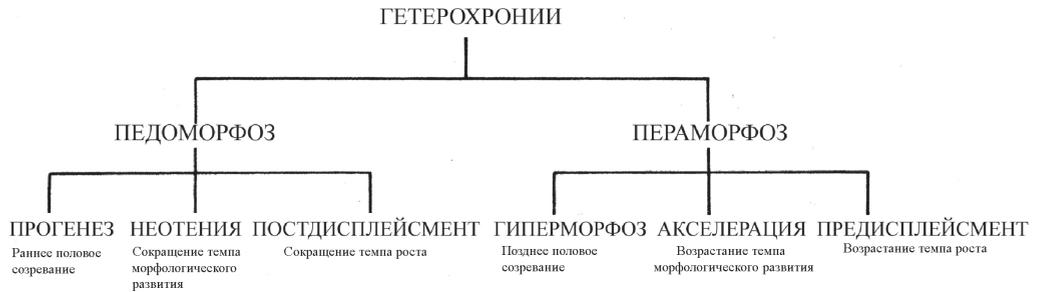


Рис. 4. Номенклатура гетерохроний по Макнамара (MacNamara, 1986) с изменениями.

Fig. 4. The nomenclature of heterochronies according to MacNamara (1986) with changes.

тельном времени появления и темпе развития признаков потомка по отношению к признакам предка. Это определение, первоначально данное Дебиром (DeBeer 1930), позднее без изменений принято в работах Гоулда (Gould 1977) и Макнамары (MacNamara 1986). В настоящее время большинство исследователей считает гетерохронии важнейшим механизмом преобразований организации в филогенезе. Многочисленные синонимы гетерохроний разного типа, предложенные раз-

личными авторами, требовали упорядочения. С этой целью Макнамара (MacNamara 1986) предложил удобную и четкую номенклатуру, учитывающую соотношение сроков закладки, темпов развития и роста как соматических, так и половых органов (Рис. 4).

Дондуа (2005) представляет классификацию изменения эмбрионального и личиночного развития, истолковываемую им на основе генетических процессов, лежащих в основе морфогенеза. Им

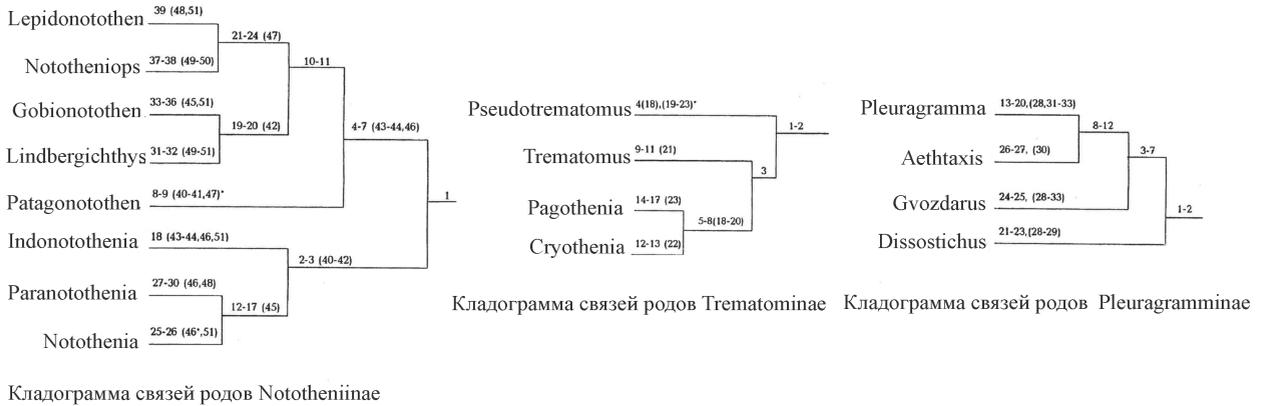


Рис. 5. Родственные отношения трех подсемейств Nototheniidae (Balushkin 2000).

Fig. 5. The relationships of three subfamilies of Nototheniidae (Balushkin 2000).

Таблица 1. Выявление родственных отношений костистых рыб кладистическими методами с использованием признаков ранних стадий развития.

Table 1. Use of early ontogenetic characters for the cladistic analysis of phylogenetic relationships within the teleost fishes

Таксоны / Taxa	Авторы / Authors	Год / Year
Gempylidae	Russo J.L.	1983
Argentinoidei	Ahlstrom E.N. et al.	1984
Mictophidae	Paxton J.R. et al.	1984
Scopelarchidae	Johnson R.K.	1984
Evermannellidae	Johnson R.K.	1984
Lophiiformes	Pietsch T.V.	1984
Beloniformes	Collette B.B. et al.a	1984
Scomberomorini	Collette B.B. et al.b	1984
Stromateoidei	Horn M.H.	1984
Scombroidei	Johnson G. D.	1986
Serranidae	Baldwin C.C.	1990
Congrogadinae	Mooi R.D. et al.	1990
Scorpaeniformes	Imamura H.M. and Jabe M.	2002
Brotulotaenia and Lamprogrammus	Fahay M.P. and Nielsen J.G.	2003
Pleuronectidae	Roje D.M.	2010

выделены три основных эволюционных способа: разобщение (диссоциация) процессов развития во времени и в пространстве, умножение (дупликация) частей с последующей их дивергенцией и замещение функции той или иной структуры. К первому способу относятся гетерохронии, гетеротопии, аллометрическое изменение скорости роста частей тела. Ко второму способу онтогенетических преобразований – полимеризация и олигомеризация. По-видимому, сюда же можно

добавить комплексацию по Мамкаеву (1996). К третьему типу относятся коаптации. В настоящее время, как подчеркивает Дондуа (2005), проблема взаимоотношений индивидуального развития и филогенеза далеко вышла за пределы морфологических исследований и решается с учетом современного понимания закономерностей эволюции генетических систем, управляющих развитием. Возможно, именно в связи со сменой приоритетов эмбриологических исследований

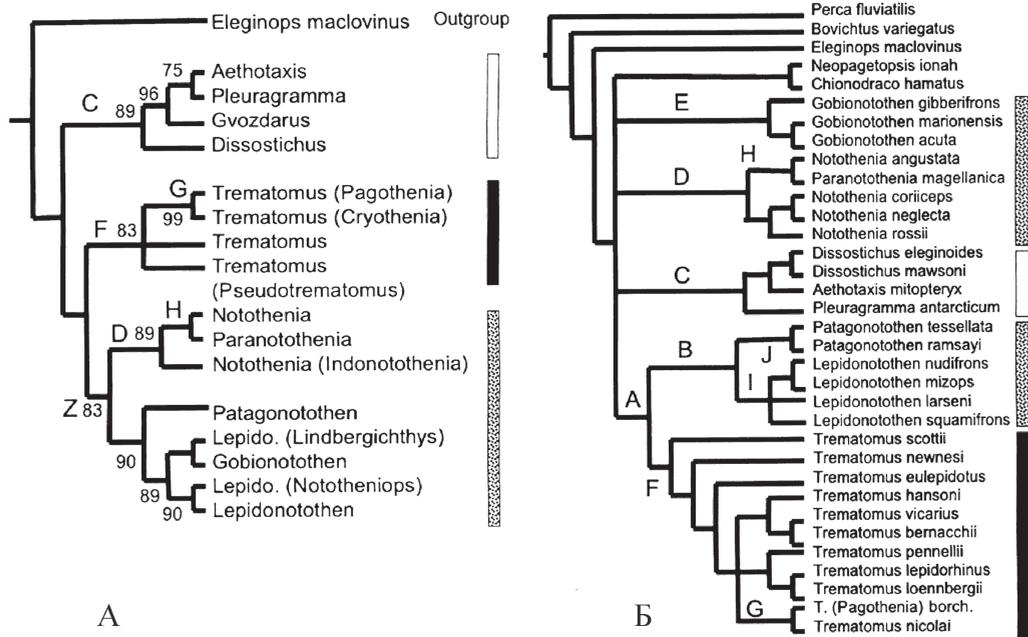


Рис. 6. Родственные отношения семейства Nototheniidae (Sanches et al. 2007). А – объединенное консенсусное дерево по Балужкину (Balushkin 2000): 106 признаков, 2 дерева, L 125, Ci 85, Ri 86; Б – консенсусное дерево по Санчес с соавторами.

Fig. 6. The relationships of the family Nototheniidae (Sanches et al. 2007). А – consensus tree on Balushkin (2000): 106 characters, 2 trees, L 125, Ci 85, Ri 86; В – consensus tree on Sanches and others (2007).

к настоящему времени не осуществлена упорядоченная классификация событий морфогенеза в рамках морфологических терминов, как было справедливо отмечено Мэйби (Mabee 1993). В немалой степени этому способствовало и происходящее в последнее два десятилетия вытеснение морфологических данных молекулярными при реконструкции родственных отношений.

Использование признаков развития в реконструкции филогении и систематике костистых рыб

Сборник «Онтогенез и систематика» («Ontogeny and Systematics» 1984), объединивший исследования онтогенеза и систематики костистых рыб, отразил дискуссию 70–80-х годов прошлого века о значении онтогенетических признаков для реконструкции филогении. Редакторы издания подчеркивали, что, несмотря на теоретическую важность объекта, онтогенетические исследования костистых рыб редки. Несмотря на частое использование для реконструкции филогении и

построения системы признаков строения икринок, связанных с их размерами, формой и структурой яичевой оболочки, большинство полезной информации включает личиночное развитие и сроки появления покровных и замещающих костей (Arratia 2004). Монофилия Teleostei и их основные клады поддержаны в основном остеологическими признаками (Wiley and Johnson 2009). Следует отметить, что в работах, реконструирующих филогению крупных таксономических групп рыб, до сих пор не так часто применяются методы кладистического анализа. Данные по развитию на ранних этапах онтогенеза еще реже используются при реконструкции филогении кладистическими методами (Табл. 1).

В качестве примера возможностей использования в реконструкции филогении и систематике рыб признаков ранних стадий развития можно привести исследование, выполненное на нототениевых рыбах из сложного в таксономическом отношении семейства Nototheniidae (Воскобойникова 2010б). Балужкиным (Balushkin 2000) были предложены кладограммы, демонстрирую-

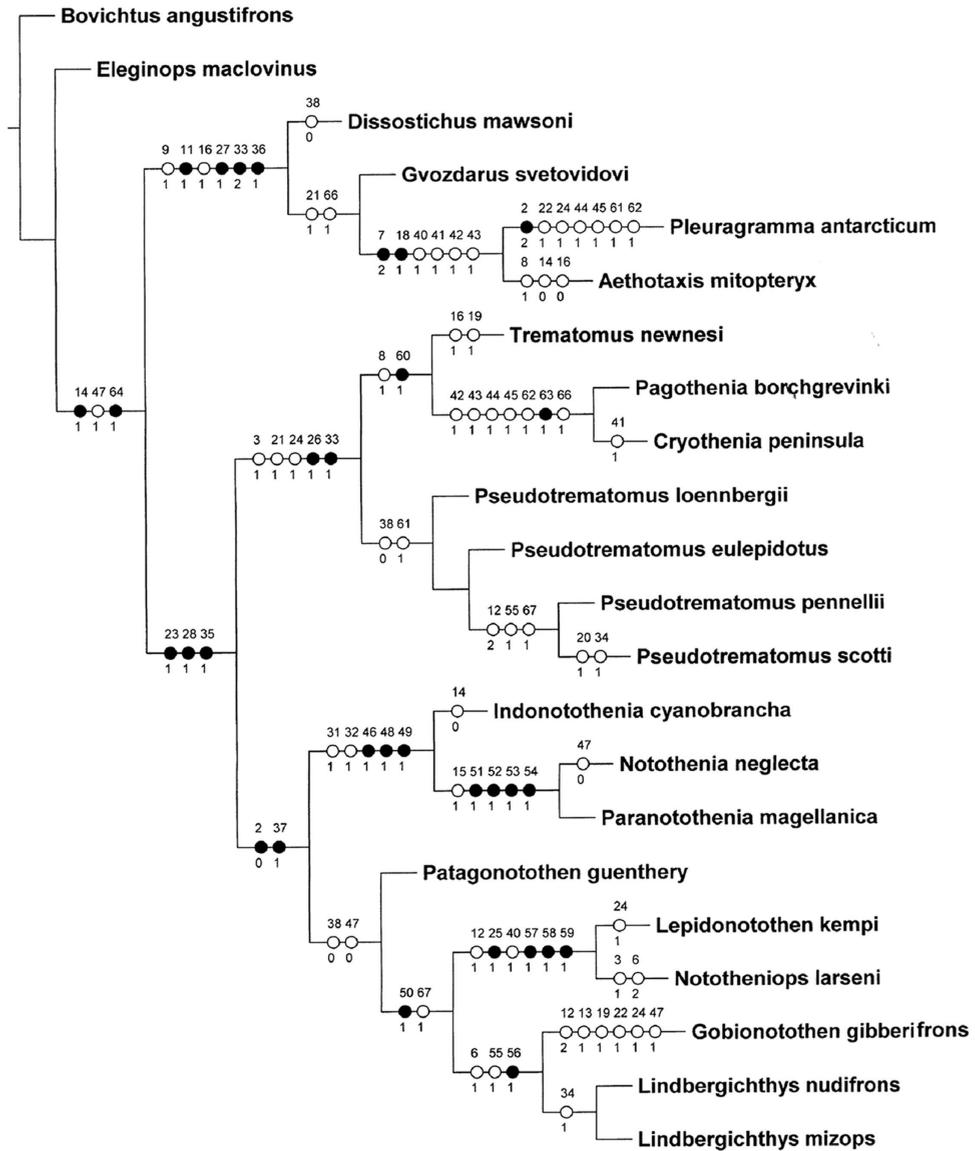


Рис. 7. Кладограмма родственных отношений Nototheniidae (Воскобойникова 2010 б).

Fig. 7. The cladogram of relationships of Nototheniidae (Voskoboinikova, 2010).

ющие родственные отношения трех подсемейств нототениевых, выделенных в разные годы различными авторами (Andersen and Nugeau 1979; Балашкин 1982) (Рис. 5).

В работе, посвященной филогении нототениевых рыб, Санчес с соавторами (Sanchez et al. 2007) в таксон-признаковой матрице объединили

106 морфологических признаков представителей трех подсемейств Nototheniidae, использованные Балашкиным. В результате кладистического анализа было получено консенсусное дерево, содержащее политомию родов подсемейства Trematominae (Рис. 6А). Самими авторами были секвенированы четыре независимых набора мо-

лекулярных данных и получено консенсусное дерево (Рис. 6Б), в котором не удалось выявить клады, соответствующие ранее предложенным подсемействам нототениевых.

Для уточнения родственных отношений мною были использованы данные онтогенетического анализа нототениевых рыб (Воскобойникова 2010б). В результате объединения данных по развитию костного скелета *Nototheniidae* и по строению скелета у взрослых рыб (Балушкин 1976, 1982, 1984; Andersen and Nugeau 1979; Балушкин и Воскобойникова 1979; Воскобойникова 1980, 1986; Andersen 1984) была получена таксон-признаковая матрица, включающая 21 вид из 16 родов нототениевых рыб и 67 признаков, включая 22 – признака, основанных на онтогенетических последовательностях. Множественные признаки были кодированы как аддитивные. Матрица была анализирована при помощи компьютерных программ *Nona* и *Winclada*. В результате получено 1 дерево длиной 135 шагов с индексами $Ci\ 57$, $Ri\ 74$ (Рис. 7). В этой кладограмме синапоморфии признаков развития скелета поддерживают наличие трех подсемейств *Nototheniinae*, *Trematominae* и *Pleuragramminae*. Использование признаков развития скелета при реконструкции филогении *Nototheniidae* позволило получить одно дерево и сократить число используемых признаков.

Можно отметить, что использование онтогенетических последовательностей в качестве самостоятельных признаков при реконструкции филогении еще двух семейств нототениевидных рыб – *Bathydraconidae* и *Channichthyidae*, а также группы подотрядов *Blennioidei* s.l. способствовали не только возрастанию стабильности представлений о родственных отношениях *Bathydraconidae* и *Channichthyidae*, но и подтвердили необходимость повышения таксономического статуса *Parachaenichthyinae* в *Bathydraconidae* до уровня подсемейства (Воскобойникова 2010б). В подотряде *Notothenioidei* было предложено повысить таксономический ранг семейства *Vovichtidae* до надсемейственного (*Vovichtioidea*), при этом остальные семейства подотряда объединить в надсемейство *Notothenioidea*. Последняя таксономическая процедура в настоящее время признана и другими авторами (Eastman 2006; Federico et al. 2006; Eastman and Lannoo 2007).

В заключении можно отметить, что признаки развития могут быть с успехом применены и при

картировании морфологическими признаками филогенетических реконструкций, полученных с использованием молекулярных признаков. К данному выводу пришел Рож (Roje 2010), объединивший в исследовании родственных отношений рыб семейства *Pleuronectidae* данные личиночной морфологии и генных последовательностей. Он указывает, что среди ограниченного числа личиночных признаков, положенных на кладограмму, почти все они представили дополнительную поддержку полученной филогении. Таким образом, исследования преобразований морфологических структур на ранних стадиях онтогенеза до настоящего времени представляют собой важный инструмент систематики.

БЛАГОДАРНОСТИ

Моя искренняя благодарность сотрудникам ЗИН РАН А.О. Аверьянову, А.В. Бочкову, А.В. Балушкину и Е.П. Ворониной за обсуждение и ценные замечания во время подготовки рукописи, позволившие сделать изложение более логичным и содержательным. Работа поддержана Подпрограммой ФЦНТП «Изучение и исследование Антарктики» (проект «Проведение комплексного исследования антарктической биоты»).

ЛИТЕРАТУРА

- Балушкин А.В. 1976.** Краткая ревизия нототений (*Notothenia* Richardson и близкие роды) из сем. *Nototheniidae*. В кн. В.М. Коровина (ред.). Зоогеография и систематика рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград: 113–117.
- Балушкин А.В. 1982.** Классификация трематомовых рыб Антарктики // Тезисы докладов конференции. «Биология шельфовых зон Мирового океана». Дальневосточный научный центр АН СССР, Владивосток. 2: 9–10.
- Балушкин А.В. 1984.** Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 141 с.
- Балушкин А.В. и Воскобойникова О.С. 1979.** Об особенностях висцерального скелета нототениевых рыб. *Биология моря*, 5: 70–77.
- Воскобойникова О.С. 1980.** Висцеральный скелет представителей рода *Trematomus* Boulenger (*Nototheniidae*). *Вопросы ихтиологии*, 20(5): 859–865.
- Воскобойникова О.С. 1986.** Эволюционные преобразования висцерального скелета и вопрос филогении нототениевых рыб (*Nototheniidae*). *Труды Зоологического института АН СССР*, 153: С. 46–66.

- Воскобойникова О.С. 2010 а.** Об использовании критерия онтогенетического предшествования на примере развития скелета нототениевидных рыб. *Труды Зоологического института*, **314**(4): 387–404.
- Воскобойникова О.С. 2010б.** Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. Наука, Санкт-Петербург, 318 с.
- Дондуа А.К. 2005.** Биология развития. Т. 1. Санкт-Петербургский университет, Санкт-Петербург: 295 с.
- Мамкаев Ю.В. 1996.** Морфологические механизмы систематизации биоразнообразия. Журнал общей биологии, **57**(2): 40–51.
- Мартьянов А.В. 2011.** Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 286 с.
- Мирзоян Э.Н. 1963.** Индивидуальное развитие и эволюция. Издательство АН СССР, Москва, 275 с.
- Северцов А.Н. 1939.** Морфологические закономерности эволюции. Академия Наук СССР, Москва – Ленинград, 610 с.
- Ahlstrom E.H., Amaoka K., Hensley D.A., Moser H.G. and Sumida B.Y. 1984.** Pleuronectiformes: development. In: Moser H. G., Richards W. J., Cohen D. M. et al., eds. *Ontogeny and Systematics of Fish. American Society of Ichthyologists and Herpetologists*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence: 640–670.
- Andersen N.C. 1984.** Genera and subfamilies of the family Nototheniidae (Pisces, Perciformes) from the Antarctic and Subantarctic. *Steenstrupia*, **10**(1): 1–34.
- Andersen N.C., Hureau J.-C. 1979.** Proposition pour une nouvelle classification des Nototheniinae (Pisces, Perciformes, Nototheniidae). *Cybium*, **3**(6): 47–53.
- Arratia G. 2004.** Ontogeny and phylogeny of teleosts with special reference to cypriniforms. *Estonian Marine Institute Report Series*, **12**: 99.
- Baer K.E. 1828.** Über Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion. 1, xxii + 271; 2, 315. Bornträger, Königsberg.
- Baldwin C.C. 1990** Morphology of the larvae of American Anthiinae (Teleostei: Serranidae), with comments on relationships within the subfamily. *Copeia*, **4**: 913–955.
- Balushkin A.V. 2000.** Morphology, classification, and evolution of notothenioid fishes of the Southern Ocean (Notothenioidei, Perciformes). *Journal of Ichthyology*, **40**(S1): S74–S109.
- Collette B.B., McGowen G.E., Parin N.V., and Mito S. 1984.** Beloniformes: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, , 335–354.
- Collette B. B., Ollette B. B., Potthoff T., Richards W.J., Ueyanagi S., Russo J. L. and Nishikawa Y. 1984.** Scombroidei: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, **1**. Allen Press Inc., Lawrence, 591–620.
- De Beer G.R. 1930.** Embryology and evolution. Clarendon, Oxford, 116 p.
- De Beer G.R. 1958.** Embryos and ancestors. Clarendon, Oxford, 197 p.
- De Queiroz K. 1985.** The Ontogenetic Method for Determining Character Polarity and its Relevance to Phylogenetic Systematics. *Systematic Zoology*, **34**(3): 280–299.
- Eastman J.T. 2006.** Aspects of the morphology of phylogenetically basal bovichtid fishes of the Antarctic suborder Notothenioidei (Perciformes). *Polar Biology*, **29**: 754–763.
- Eastman J.T. and M.J. Lannoo. 2007.** Brain and sense organ anatomy and histology of two species of phylogenetically basal non-Antarctic thornfishes of the Antarctic suborder Notothenioidei (Perciformes: Bovichtidae). *Journal of Morphology*, **268**: 485–503.
- Mazzei F., Ghigliotti L., Lecointre G., Ozouf-Costaz C, Coutanceau J-C., Detrich HW III, Pisano E Ozouf-Costaz C, Coutanceau J-C., Detrich HW III, Pisano E. 2006.** Karyotypes of basal lineages in notothenioid fishes: the genus Bovichtus. *Polar Biology*, **29**(12): 1071–1076.
- Fahay M.P. and Nielsen J.G. 2003.** Ontogenetic evidence supporting a relationship between *Brotulotaenia* and *Lamprogrammus* (Ophidiiformes: Ophidiidae) based on the morphology of exterilium and rubaniform larvae. *Ichthyological Research*, **50**: 209–220.
- Ford E.B. and Huxley J.S. 1927.** Mendelian genes and rates of development in *Gammarus chevreuxi*. *British Journal of Experimental Biology*, **5**: 112–134.
- Gegenbaur C. 1898.** Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1. Engelmann, Leipzig, 978.
- Goldschmidt R. 1938.** Physiological genetics. McGraw-Hill, New York, 375.
- Gould S.J. 1977.** Ontogeny and phylogeny. Belknap. Cambridge. P. 1–501.
- Haeckel E. 1866.** Generelle Morphologie der Organismen. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mecanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie. **1**, xxxii + 574; **2**, cxi + 462. Verlag von Georg Reimer, Berlin.
- Haeckel E. 1874.** Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Gemeinverständliche wissenschaftliche Vorträge über die Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. Bd. 2, 473. Engelmann, Leipzig.
- Hennig W. 1966.** Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana, 263.
- Hennig W. 1982.** Phylogenetische systematik. Paul Parey Verlag, Berlin & Hamburg, 246.
- Horn M.H. 1984.** Stromateoidei: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen

- D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1. Allen Press Inc., Lawrence, 620–628.
- Imamura, I. and Yabe, M. 2002.** Demise of the Scorpaeniformes (Actinopterygii: Percomorpha): an alternative phylogenetic hypothesis. *Bulletin of Fishery Society of Hokkaido University*, **53**: 107–128.
- Johnson R.K. 1984a.** Scopelarchidae: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1. Allen Press Inc., Lawrence, 245–250.
- Johnson R.K. 1984b.** Evermannellidae: development and relationships. In: Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1. Allen Press Inc., Lawrence, 250–254.
- Johnson G.D. 1986.** Scombroid phylogeny: an alternative hypothesis. *Bulletin of marine science*, **39**(1): 1–41.
- Kluge A.G. and Strauss R.E. 1985.** Ontogeny and systematics. *Annual Reviews of Ecological Systematics*, **16**: 247–268.
- Lundberg J.G. 1973.** More on primitiveness, higher level phylogenies and ontogenetic transformations. *Systematic Zoology*, **22**(3):327–329.
- Mabee P.M. 1993.** Phylogenetic interpretation of ontogenetic change: sorting out the actual and artefactual in an empirical case study of centrarchid fishes. *Zoological Journal of Linnean Society*, **107**: 175–291.
- McNamara K.J. 1986.** A guide to the nomenclature of heterochrony. *Journal of Paleontology*, **60**(1): 4–13.
- Mooi R.D., Winterbottom R. and Burrige M. 1990.** Egg surface morphology, development and evolution in the Congrogadinae (Pisces, Perciformes, Pseudochromidae). *Canadian Journal of Zoology*, **68**: 923–934.
- Morgan T.H. 1934.** Embryology and genetics. Columbia University Press, New York. 258.
- Nelson G. 1973.** Classification as an expression of phylogenetic relationships. *Systematic Zoology*, **22**: 344–359.
- Nelson G. 1978.** Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Systematic Zoology*, **27**(3): 324–345.
- Ontogeny and Systematics. 1984.** Moser H.G., Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1. Allen Press Inc., Lawrence, 1–760.
- Paxton J.R., Ahlstrom E.H. and Moser H.G. 1984.** Myctophidae: Relationships. In “Ontogeny and Systematics of Fishes”. H.G. Moser, Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1. Allen Press Inc., Lawrence, 239–244.
- Pietsch T.W. 1984.** Lophiiformes: Development and relationships. In “Ontogeny and Systematics of Fishes”. H.G. Moser, Richards W.J., Cohen D.M. et al., eds. *American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*, 1. Allen Press Inc., Lawrence, 320–325.
- Roje D.M. 2010.** Incorporating molecular phylogenetics with larval morphology while mitigating the effects of substitution saturation on phylogeny estimation: A new hypothesis of relationships for the flatfish family Pleuronectidae (Percomorpha: Pleuronectiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 586–600.
- Russo J.L. 1983.** Interrelationships of the gempylid fishes (Teleostei, Scombroidei). Unpubl. Ph.D. Dissertation, George Washington University, Washington, 248 pp.
- Sanchez S., Dettai A., Bonillo C., Ozouf-Costaz C., Detrich H.W. and Lecointre G. 2007.** Molecular and morphological phylogenies of the Antarctic teleostean family Nototheniidae, with emphasis on the Trematominae. *Polar Biology*, **30**(3): 155–166.
- Shubin, N., C. Tabin, and S. Carroll. 1997.** Fossils, genes and the evolution of animal limbs. *Nature*, **388**: 639–648.
- Sordino P. and Duboul D. 1996.** A molecular approach to the evolution of vertebrate paired appendages. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**: 114–119.
- Wiley E.O. and Johnson G.D. 2009.** A teleost classification based on monophyletic groups. In: J.S. Nelson, H.-P. Schultze and M.V.H. Wilson (eds.). Origin and phylogenetic interrelationships of teleosts. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 123–182.
- Williams D.M., R.W. Scotland, and S. Blackmore. 1990.** Is There a Direct Ontogenetic Criterion in Systematics? *Biological Journal of the Linnean Society*, **39**: 99–108.



УДК 595.7

ОБЗОР СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О СИСТЕМЕ КЛАССА НАСЕКОМЫХ

С.Ю. Синёв

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: sinev@zin.ru*

РЕЗЮМЕ

Статья содержит краткий обзор представлений о системе высших таксонов класса насекомых и лежащих в их основе филогенетических построений. Рассматриваются различные, нередко альтернативные точки зрения на характер основных ветвлений филогенетического древа на таксономических уровнях выше отряда. Очерчены наиболее серьезные проблемы объективного и субъективного плана, существующие в систематической энтомологии, и намечены перспективы дальнейших исследований.

Ключевые слова: гексаподы, насекомые, система, филогения, зоологическая номенклатура

SYSTEM OF THE CLASS INSECTA: AN OVERVIEW OF MODERN CONCEPTS

S. Yu. Sinev

*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, St. Petersburg, Russia;
e-mail: sinev@zin.ru*

ABSTRACT

The paper provides a brief overview of the existent concepts on the phylogeny of higher taxa of insects, discussing different and sometimes alternative hypotheses on the relationships between the main (supraordinal) branches of the phylogenetic tree. The most urgent objective and subjective problems of the systematic entomology are traced and the prospectives of further investigations are outlined.

Key words: Hexapoda, Insecta, system, phylogeny, zoological nomenclature

ВВЕДЕНИЕ

Сейчас нет особых сомнений в том, что членистоногие, или артроподы, стали первыми животными, завоевавшими сушу и воздушную среду. Более чем 400 миллионов лет их эволюции в новых условиях существования привели к впечатляющему результату: в наши дни членистоногие составляют более 3/4 всех известных видов, образуя ключевой компонент наземной биоты. Одним из многочисленных их таксонов высокого ранга и являются насекомые. Впрочем, насекомые – это далеко не рядовой таксон животного царства, а самый крупный и по многим показателям самый

успешный. Гигантское обилие и выдающееся разнообразие высоко адаптивных форм организации насекомых имеют закономерное следствие – они относятся к числу наиболее сложных для изучения групп животных. Не претендуя, в силу ограниченности места и «безразмерности» темы, на исчерпывающий анализ проблемы, попытаемся показать, в каком состоянии находится сейчас система этой уникальной группы.

БАЗАЛЬНАЯ ФИЛОГЕНИЯ ГЕКСАПОД

Долгое время в ходу была широкая трактовка класса насекомых, в который включали всех чле-

нистоногих, обладающих тремя парами грудных ног. Такое понимание было характерно для отечественных учебников, например, для «Общей энтомологии» Г.Я. Бей-Биенко (1966–1980). В современной литературе ранг шестиногих обычно повышают до надкласса (или даже подтипа) Hexapoda, и рассматривают собственно насекомых в качестве подчиненного таксона. Исчерпывающий обзор коллизий в применении названий высших таксонов, возникающих в результате противоречий ранговой и объемной номенклатуры, дан в книге Н.Ю. Клюге «Современная систематика насекомых» (2000). Однако проблемы, с которыми сталкиваются специалисты в области систематики насекомых, носят не только и не столько номенклатурный характер; весьма запутанными остаются многие вопросы так называемой «базальной» филогении ряда таксонов высокого ранга, что не позволяет построить стройную и непротиворечивую систему группы в целом.

Подавляющее большинство исследователей признают монофилию гексапод, наиболее яркой аутапоморфией которых является наличие 3 пар ног на сегментах груди. Кроме того, для них характерен еще ряд уникальных апоморфий, например, своеобразное строение максилл, 11-сегментное брюшко с сильно редуцированными вентральными придатками или без них, 6-сегментные конечности и др. Иногда, впрочем, предполагается и полифилия Hexapoda, а именно независимое происхождение собственно насекомых и так называемых энтогнатных гексапод, то есть Diplura, Protura и Collembola (Remington 1955; Sharov 1966; Расницын 1980). Однако синапоморфий каждой из этих групп с какими либо другими группами наземных членистоногих до сих пор не обнаружено, поэтому такая гипотеза выглядит довольно умозрительной.

До недавних пор на основании морфологических данных сестринской для гексапод группой считались многоножки (или их часть), что давало повод объединить обе группы в составе мегатаксона Atelocerata, или Tracheata (Haeckel 1866; Heumons 1901 и др.). Однако особенности строения нервной системы и некоторых сенсорных органов, а также накапливающиеся данные молекулярных исследований довольно убедительно свидетельствуют в пользу иной гипотезы – о близком родстве Hexapoda с ракообразными в рамках мегатаксона Pancrustacea (Zrzavý and Štys 1997; Nardi et al. 2003).

Давней традицией было деление насекомых-гексапод на первичнобескрылых Apterygota и крылатых Pterygota (Lang 1888; Remington 1955), но последующие исследования показали, что таксон Apterygota, включающий Diplura, Protura и Collembola, с одной стороны, и Triplura, с другой, является парафилетическим и очевидно предковым для действительно монофилетического таксона Pterygota. Поэтому сейчас более принято иное деление Hexapoda – на скрыточелюстных Entognatha и открыточелюстных Ectognatha (Grimaldi and Engel 2005a; Gullan and Cranston 2010). Такая классификация основана на представлении о том, что Triplura имеют общего предка с Pterygota и составляют с ними голофилетический таксон (Рис. 1).

Группа Entognatha, то есть скрыточелюстные, рассматривается обычно в ранге класса или подкласса. Уникальная ее апоморфия – особое строение головы, при котором мандибулы и максиллы погружены, в отличие от прочих (эктогнатных) гексапод, в парные челюстные карманы. Однако монофилия этой группы не вполне очевидна, а интерпретация состояний многих признаков у ее представителей затруднена в связи с глубокими адаптациями к скрытному, зачастую подземному образу жизни. Очевидно лишь, что они обладают многими плезиоморфными признаками, играющими важную роль в понимании эволюции гексапод. В некоторых существующих классификациях таксон Entognatha отсутствует, так как считается полифилетическим (Krausse and Wolff 1919); в этом случае предполагается независимое возникновение одинакового скрыточелюстного ротового аппарата, что кажется маловероятным.

Все остальные гексаподы, а это более 98% известных видов, объединяются в мегатаксон, который обычно рассматривают в ранге класса или подкласса, но называют по-разному: Amyocerata, Ectognatha, Insecta s.str., или Scarabaeoda по типизированной номенклатуре Б.Б. Родендорфа (1977). В современной литературе для него нередко используют название Ectognatha, как антитезу Entognatha, однако при этом сама по себе эктогнатность не является единственным отличительным признаком. Другое название таксона – Amyocerata, или безмышцеусые – отражает такую его важную апоморфию, как особое строение антенн, при котором лишь два первых членика, имеющие мускулатуру, являются истинными, а жгутик лишен

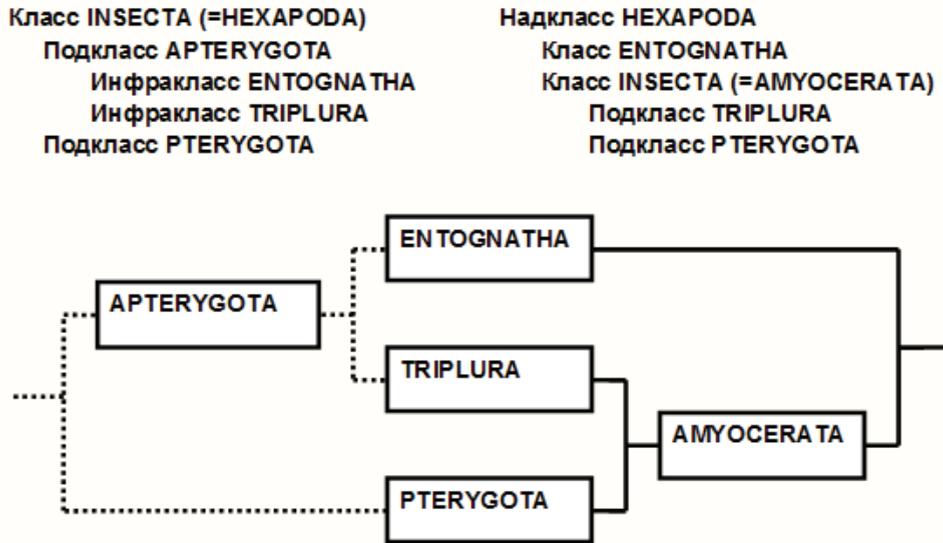


Рис. 1. Соотношение систем и филогений высших таксонов гексапод.

Fig. 1. Correlation between systems and phylogenies of the higher taxa of Hexapoda.

собственной мускулатуры, и его многочленистость имеет вторичный характер (Remington 1955; Ключе 2000). Однако более принято использовать в отношении этих «настоящих», или собственно насекомых привычное название *Insecta*. Монофилия настоящих насекомых никогда не подвергалась серьезному сомнению; она основывается на многочисленных специализациях в строении ног, антенн и терминалий брюшка. В последние годы она получила поддержку и с использованием молекулярно-генетических данных (Kjer et al. 2006; Misof et al. 2007; von Reumont et al. 2009; Regier et al. 2010).

Таксон *Triplura*, или трехвостки, обычно рассматривают в ранге от отряда до класса, чаще употребляя более привычное название *Thysanura*. Он является наиболее примитивной группой среди амиоцерат, сохраняющей такие архаичные черты как первичное отсутствие крыльев, рудименты конечностей на прегенитальных сегментах и линьки в половозрелом возрасте. В связи с этим многие авторы считают трехвосток близкими к предкам *Pterygota* или даже непосредственно предковой для них группой. Во всяком случае, щетиновостки (*Archaeognatha*) и чешуйницы (*Zygentoma*) всегда позиционируются как наиболее базальные группы настоящих насекомых.

Таким образом, можно констатировать, что базальная филогения гексапод может считаться в

основном решенной. Используя метод молекулярных часов, Дж. Рижьер с соавторами (Regier et al. 2004) пришли к заключению, что дивергенция базальных линий гексапод могла произойти еще в ордовике около 480 млн лет назад, а происхождение настоящих насекомых датируется периодом между 457 и 422 млн лет назад, что предшествует любой другой наземной форме жизни. Гораздо сложнее вопрос о базальной филогении наиболее многочисленной и разнообразной группы гексапод – крылатых насекомых, или птеригот.

БАЗАЛЬНАЯ ФИЛОГЕНИЯ ПТЕРИГОТ

Крылатые насекомые (*Pterygota*), судя по ископаемым остаткам, появились еще в раннем карбоне около 320 млн лет назад (Rasnitsyn and Quicke 2002), однако согласно молекулярным часам (Regier et al. 2004) их возникновение отодвигается на середину девона (около 400 млн лет назад) и совпадает со временем появления древесной растительности. Этот таксон обычно рассматривается в ранге от инфракласса до подкласса и считается голофилетической группой на основании предположения, что крылья насекомых – это уникальная структура, возникшая в эволюции всего один раз. В самом деле, полное отсутствие переходных форм между первичнобескрылыми насекомыми и насе-

комыми с вполне развитыми крыльями может говорить о возникновении крыльев в результате целой цепи случайных событий, вероятность повторения которой чрезвычайно мала. Наиболее явными аутапоморфиями птеригот, помимо «знакового» наличия двух пар крыльев на средне- и заднегруди, являются уникальное строение внутреннего скелета головы (тенториума) и присутствие особых шейных склеритов, обеспечивающих, вместе со связанными с ними мышцами, значительную подвижность головы. Кроме того, на монофилию указывает и довольно убедительно установленная гомология структур основания крыла у всех птеригот. Хорошо поддерживается монофилия крылатых насекомых и молекулярными данными.

Формирование крылового аппарата насекомых стало, несомненно, одним из наиболее впечатляющих изменений плана строения у животных и сделало их самой успешной группой живых организмов, достигшей колоссального морфологического, экологического и таксономического разнообразия. Вместе с тем, ранняя эволюция птеригот, как и само происхождение полета, остаются предметом постоянных дискуссий, и родственные отношения между отдельными отрядами и группами более высокого ранга все еще далеки от окончательного решения.

Одна из наиболее распространенных в прошлом классификаций Pterygota была связана с различиями в характере метаморфоза и заключалась в их делении на 2 больших группы: насекомых с неполным превращением – Hemimetabola (=Exopterygota), и насекомых с полным превращением – Holometabola (=Endopterygota, =Oligoneoptera). Hemimetabola характеризуются отсутствием в метаморфозе покоящейся стадии (куколки) и общим сходством преимагинальных стадий и имаго. Наличие у взрослых личинок (нимф) наружных зачатков крыльев и отражено во втором названии этой группы – Exopterygota. Однако у различных Hemimetabola наблюдаются разного рода отклонения от такого примитивного типа метаморфоза; к тому же ныне широко признано, что насекомые с неполным превращением не имеют явных аутапоморфий, представляя собой парафилетический таксон. В любом случае, подобное деление никак не отражает филогению птеригот. Для объяснения базальной дивергенции крылатых насекомых в разное время были предложены 3 главные гипотезы (Рис. 2).

Самой ранней из них является традиционная «палеоптерная» гипотеза (Мартьянов 1923, 1938), согласно которой первой дивергенцией крылатых насекомых было разделение на древнекрылых Palaeoptera, не способных складывать крылья вдоль тела и в покое держащих их распростертыми в стороны или поднятыми вверх, и новокрылых Neoptera, такой способностью обладающих. Palaeoptera включают лишь малую часть от общего числа видов крылатых насекомых и в современной фауне представлены двумя таксонами, Ephemeroptera (поленки) и Odonata (стрекозы). При этом если новокрылые действительно представляются монофилетической группой, то монофилия древнекрылых вызывает большие сомнения, даже несмотря на наличие таких общих апоморфных признаков, как интеркалярные жилки на крыльях или слияние лациний и галеа в максиллах ведущих водный образ жизни личинок.

Существует также «метаптериготная» гипотеза (Börner 1909; Ключев 2000; Grimaldi and Engel 2005a), согласно которой первой дивергенцией крылатых насекомых было разделение на базальных Ephemeroptera и Metapterygota в составе Odonata и всех Neoptera. Эта гипотеза неплохо поддерживается рядом признаков, связывающих поденок с бескрылыми гексаподами: линька в имагинальной фазе, наличие каудального филемента и некоторые другие.

Наконец третья, «хиастомиарная» гипотеза (Schwanwitsch 1943, 1958; Matsuda 1981) наиболее базальной группой птеригот признает стрекоз, а в качестве первой дивергенции рассматривает разделение по характеру мускулатуры крылового аппарата – на прямомышечных Odonata и перекрестномышечных Chiastomyaria, включающих Ephemeroptera и всех Neoptera. Аргументом в пользу этой гипотезы, наряду с уникальной для стрекоз крыловой мускулатурой (без продольных мышц), может служить и механизм непрямого переноса спермы, общий для стрекоз и первичнобескрылых насекомых (Boudreaux 1979).

Вместе с тем, однозначной поддержки какой-либо из этих гипотез до сих пор нет. Возможным объяснением этому является приуроченность базальной дивергенции птеригот к очень короткому промежутку времени в среднем девоне. Очевидно, что при переходе от бескрылых к крылатым насекомым и возникновении полета имела место «взрывоподобная» радиация, в результате которой

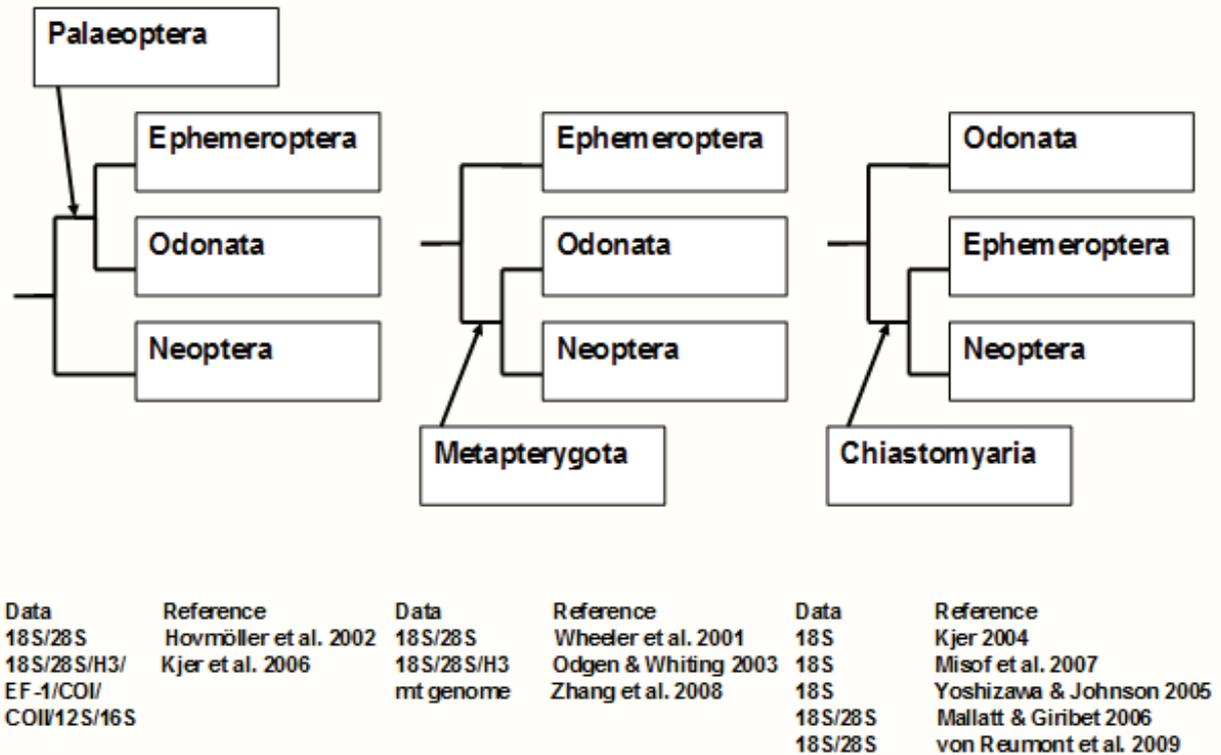


Рис. 2. Основные гипотезы базальной филогении Pterygota (по: Simon et al., 2009).
Fig. 2. Principal hypotheses on the basal phylogeny of Pterygota (after Simon et al., 2009).

произошло ранее и более или менее одновременное появление в палеонтологической летописи как поденок и стрекоз, так и новокрылых насекомых. Неудивительно поэтому, что предпринятые молекулярно-генетические исследования поддерживают каждую из трех предложенных гипотез в зависимости от выбора объектов и методики обработки данных. Слишком уж сложно найти подходящие молекулярные маркеры для отслеживания этих древних и быстрых ветвлений. Данные последних филогеномных исследований могут быть интерпретированы в поддержку гипотезы о том, что самой базальной группой крылатых насекомых являются Odonata (Kjer 2004; Yoshizawa and Johnson 2005; Mallatt and Giribet 2006; Misof et al. 2007; von Reumont et al. 2009; Simon et al. 2009), и в примерно равной пропорции поддерживают концепции Metapterygota (Wheeler et al. 2001; Odgen and Whiting 2003; Zhang et al. 2008) или Palaeoptera (Hovmoller et al. 2002; Kjer et al. 2006).

К группе Neoptera, которая обычно рассматривается в ранге от инфракласса до подкласса, относится подавляющее большинство крылатых насекомых. Выработанная ими способность складывать крылья над телом, связанная с наличием в основании крыла особого (третьего) аксиллярного склерита, большинством авторов рассматривается как важнейшая аутапоморфия, свидетельствующая о несомненной голофилии группы. Именно эта способность стала важной предпосылкой к бурному расцвету многих отрядов новокрылых, которые благодаря ей смогли освоить самые разные местообитания, не теряя способности к полету. Существует, впрочем, и иная точка зрения, по которой крылья насекомых изначально могли складываться над телом, а поденки и стрекозы утратили эту способность в связи со специализацией. В таком случае уже Neoptera оказываются парафилетической группой и не признаются отдельным таксоном. Одна

Класс *Insecta* (= *Scarabaeoda*) – *насекомые*

- Подкласс **Lepismatona** (=Thysanura) – *бескрылые насекомые*
 Подкласс **Scarabaeona** (=Pterygota) – *крылатые насекомые*
 Инфракласс **Scarabaeones**
 Когорта **Libelluliformes** (=Palaeoptera)
 Надотряд Ephemeroidea
 Надотряд Libellulidea
 Когорта **Cimiciformes** (=Paraneoptera)
 Надотряд Psocidea
 Надотряд Cimicidea
 Когорта **Scarabaeiformes** (=Holometabola, =Endopterygota,
 =Oligoneoptera)
 Надотряд Scarabaeidea
 Надотряд Myrmeleontidea
 Надотряд Papilionidea
 Надотряд Vespoidea
 Инфракласс **Gryllones** (=Polyneoptera)
 Надотряд Blattidea
 Надотряд Perlidea
 Надотряд Gryllidea

Рис. 3. Система класса насекомых (по: Rasnitsyn and Quicke, 2002).

Fig. 3. System of the class Insecta (after Rasnitsyn and Quicke, 2002).

из классификаций, отражающих подобную точку зрения, представлена в известной монографии «History of Insects» (Rasnitsyn and Quicke 2002), где Pterygota разделены на два инфракласса – Gryllones (=Polyneoptera), и Scarabaeones, объединяющих стрекоз, поденок и все прочие группы крылатых насекомых (Рис. 3).

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА НОВОКРЫЛЫХ

Новокрылые насекомые в их общепринятом понимании разделяются на три крупных группы, или когорты: Polyneoptera, или ортоптероидный комплекс (orthopteroid assemblage); Paraneoptera, или гемиптероидный комплекс (hemipteroid assemblage); Oligoneoptera, или Holometabola, – насекомые с полным превращением.

Polyneoptera, очевидно, являются самой древней группой в составе Neoptera, чрезвычайно обильно представленной вымершими формами и претерпевшей наиболее интенсивную адаптивную радиацию среди насекомых с неполным превращением. Они включают такие резко разли-

чающиеся «физиономически» отряды/подотряды как Orthoptera, Phasmida, Plecoptera, Embioptera, Grylloblattaria, Dermaptera, Mantodea, Mantophasmatidae, Isoptera, Blattaria и, возможно, Zoraptera. Из-за огромного морфологического и экологического разнообразия рецентных, а в еще большей степени ископаемых форм, родственные связи между некоторыми из этих таксонов довольно неопределенны, а филогенетический анализ, основанный на разных признаках, дает противоречивые результаты. Некоторые данные вообще указывают на возможную парафилию Polyneoptera (Terry 2003).

Более или менее общепринятым стало лишь объединение эусоциальных термитов (Isoptera), хищных богомолов (Mantodea) и разноядных таракановых (Blattaria), ранее рассматривавшихся как отдельные отряды, в рамках одного отряда (или надотряда) Dictyoptera (Snodgrass 1935; Boudreaux 1979; Grimaldi 2001). Все эти насекомые, хотя и сильно различаются по внешнему облику и образу жизни, образуют естественную группу, монофилия которой поддерживается как много-

численными морфологическими синапоморфиями, так и данными молекулярных исследований; при этом термиты вообще могут рассматриваться как эусоциальные тараканы (Lo et al. 2000; Grandcolas and D'Haese 2001).

Особого упоминания заслуживает небольшая своеобразная группа Mantophasmatodea, открытие современных представителей которой в 2002 году (Klass et al. 2002) стало ярким событием в современной истории систематики насекомых. Первоначально на основании ряда признаков строения копулятивного аппарата их сближали с таракановыми (Dictyoptera s.str.), а первые полученные молекулярные данные заставили предположить их сестринские отношения с тараканосверчками Grylloblattodea (Terry and Whiting 2005); было даже предложено объединить обе группы на правах подотрядов в составе отряда Notoptera (Arillo and Engel 2006). Однако результаты последних исследований с привлечением новых морфологических и молекулярных данных свидетельствуют скорее в пользу родства мантиофазматид с палочниками Phasmatodea (Beutel and Gorb 2008). Если рассматривать Dictyoptera в ранге надотряда тараканообразных, то все перечисленные отряды, очевидно, должны быть в него включены (Cameron et al. 2006).

Положение собственно прямокрылых Orthoptera, крупнейшего таксона в составе Polyneoptera, среди прочих отрядов остается проблематичным; первые представители прямокрылых известны с карбона (Rasnitsyn and Quicke 2002), что может говорить о раннем их отхождении от общего ствола всех ортоптероидов. Вместе с тем, по всем молекулярным данным наиболее базальное положение среди представителей ортоптероидного комплекса занимают веснянки Plecoptera (Beutel and Gorb 2008), расшифровка филогении которых может иметь исключительно важное значение для понимания эволюции Neoptera и полета насекомых в целом.

До сих пор неясными остаются и родственные связи небольших энigmatических отрядов Embioptera и Zoraptera. Эмбии могут быть отнесены к Polyneoptera только если допустить, что их задние крылья претерпели серьезное вторичное упрощение. Существуют свидетельства возможного родства веснянок, эмбий и уховертков в составе группы Plecopterida, или Panplecoptera (Kristensen 1981), однако этот вопрос требует дальнейшего изучения. Зораптер одно время на основе некото-

рого сходства с сеноедами относили к Paraneoptera (Родендорф 1962; Rasnitsyn 1998), однако затем чаще стали помещать в Polyneoptera, связывая с разными их отрядами (Kristensen 1995; Engel and Grimaldi 2000; Yoshizawa 2007). Данные комбинированного анализа молекулярных и морфологических данных (Yoshizawa and Johnson 2005; Yoshizawa 2007) скорее свидетельствуют о родстве Zoraptera с уховертками (Dermaptera), что подтверждается и наличием у представителей обоих отрядов хромосом голокинетического типа (Kuznetsova et al. 2002; Лухтанов и Кузнецова 2010).

Paraneoptera формируют вместе с Oligoneoptera кладу под названием Eumetabola, для представителей которой свойственны редукция церок (отсюда второе название – Acercaria) и числа мальпигиевых сосудов. В качестве других возможных аутапоморфий этой клады предлагались некоторые особенности крылового аппарата (Kukalova-Peck 1991) и наличие в исходном плане строения политрофических овариол (Büning 1998). Paraneoptera почти несомненно являются монофилетической группой, что хорошо подтверждается как морфологическими (уменьшение числа тарзомеров и значительная специализация ротовых частей), так и молекулярными данными (Kristensen 1981; Yoshizawa and Saigusa 2001; Wheeler et al. 2001; Grimaldi and Engel 2005b). Кроме того, у них сохраняется морфологическое сходство личиночных стадий (нимф) с взрослыми насекомыми во всем, кроме отсутствия крыльев, однако в некоторых их группах, особенно у трипсов (Thysanoptera) развитие сопровождается изменениями, близкими к состоянию полного метаморфоза.

В составе Paraneoptera долгое время было принято выделять отряды Psocoptera, Mallophaga, Anoplura, Thysanoptera, Homoptera и Hemiptera, однако новейшие данные, особенно молекулярно-генетические, заставляют такое деление существенно пересмотреть. Ныне в этой группе обычно рассматривают две основные филогенетические линии, псокоптероидную и гемиптероидную (psocopteroïd vs. hemipteroïd assemblages), которым часто придают ранг надотрядов Psocopterida и Rhynchota, соответственно.

Наиболее базальной группой паранеоптер несомненно являются Psocopterida, объединяющие как малоспециализированных сеноедов (отряд Psocoptera), так и высокоспециализированных

паразитических пухоедов и вшей, которые долгое время рассматривались в качестве двух самостоятельных отрядов Mallophaga и Anoplura, но позже были объединены на правах подотрядов в рамках единого отряда Phthiraptera. Впрочем, данные молекулярных исследований показывают, что весьма вероятно независимое происхождение пухоедов и вшей от разных, хотя и близких семейств сеноедов (Johnson et al. 2004). С отрядами псокоптероидного комплекса некоторые авторы сближают и Thysanoptera (Wheeler et al. 2001; Rasnitsyn and Quicke 2002), которые представляют собой довольно изолированную и весьма специализированную группу. Сейчас более принято рассматривать ее как сестринскую по отношению к Hemiptera в рамках надотряда Condylgnatha и по ряду признаков переходную к насекомым с полным превращением (Grimaldi and Engel 2005).

Относительно недавно на основе анализа морфологических и молекулярных данных была достаточно убедительно показана парафилия Homoptera, которые были разделены на два отдельных отряда (или подотряда в рамках Hemiptera sensu lato): грудохоботных Sternorrhyncha, включающих тлей, кокцид, псиллид и белокрылок, и шеехоботных Auchenorrhyncha, включающих всех цикадовых (von Dohlen and Moran 1995; Gullan 1999). В этом случае в состав надотряда Rhynchota, или Hemiptera, входят отряды Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha и Heteroptera; впрочем, монофилия Auchenorrhyncha, в свою очередь, ставится иногда под сомнение, и тогда в качестве отдельного отряда (подотряда) рассматриваются также Coleorrhyncha (Sorensen et al. 1995).

Сестринской для Paraneoptera (Acercaria) группой общепринято считать насекомых с полным превращением, для обозначения которой ранее широко использовалось название Holometabola (Metabola) или Oligoneoptera (по Мартынову 1923). Теперь эту группу чаще обозначают как Endopterygota, что отражает ключевую аутапоморфию таксона. Личиночная стадия эндоптеригот, в отличие от нимф экзоптеригот, не имеет наружных зачатков крыльев (соответствующие им имагинальные диски лежат под гиподермой) и снабжена специальными глазками (стеммата), не являющимися непосредственными предшественниками в онтогенезе имагинальных фасеточных глаз. Впрочем, морфология личинок сильно различается как в разных отрядах, так и в пределах некоторых

отрядов, да и сама интерпретация эндоптериготной личинки как таковой еще остается дискуссионной. Таким образом, монофилия эндоптеригот связана, прежде всего, с их очень специфическим и явно производным метаморфозом, а наличие в жизненном цикле покоящейся стадии способствовало возникновению фундаментальных различий в морфологии и образе жизни личинок и взрослых насекомых. Несомненная монофилия эндоптеригот поддерживается не только морфологическими данными (Kristensen 1999; Hörnschemeyer 2002), но и результатами молекулярных исследований (Wheeler et al. 2001; Whiting 2002).

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМА ЭНДОПТЕРИГОТ

С фундаментальными различиями в морфологии и образе жизни личинок и взрослых насекомых связана способность эндоптеригот использовать в ходе онтогенеза различные микроместообитания и пищевые ресурсы, что позволило избежать конкуренции между имаго и преимагинальными стадиями и содействовало поразительной адаптивной радиации насекомых с полным превращением (Grimaldi and Engel 2005). В настоящее время эндоптериготы – это самая многочисленная группа животных, включающая порядка 850 000 только описанных видов, и уже в этом смысле она, действительно, «наиболее успешная группа живых организмов» (Kristensen 1999). Все это разнообразие организовано в рамках 11 крупных таксонов, которым традиционно придается ранг отряда: Neuroptera, Megaloptera, Raphidioptera, Coleoptera, Strepsiptera, Hymenoptera, Mecoptera, Siphonaptera, Trichoptera, Lepidoptera и Diptera.

За последние годы достигнут впечатляющий прогресс в систематике насекомых с полным превращением, однако и тут многие важные вопросы остаются нерешенными, а неопределенность в отношениях некоторых крупных филогенетических ветвей стала даже возрастать. Серьезная проблема состоит в отсутствии у имаго эндоптеригот надежных аутапоморфий во внешних признаках, что препятствует, в частности, распознаванию их ранних форм в палеонтологической летописи. Вместе с тем, большинство основных ветвлений эндоптеригот, в ходе которых возникли все основные отряды, имели место в короткий промежуток времени еще до конца пермского периода, хотя Hymenoptera пока не известны до среднего триаса, разделение

Trichoptera и Lepidoptera может быть документировано лишь нижней юрой, а Siphonaptera и Strepsiptera не известны ранее нижнего мела.

Уже долгое время существует практика выделения в пределах Endopterygota нескольких объединений таксонов «надотрядного» ранга, самыми крупными из которых являются неуроптероидный и мекоптероидный (или панорпоидный) комплексы. Неуроптероидный комплекс (Neuropterida) включает отряды Neuroptera, Megaloptera и Raphidioptera; его монофилия не поддержана сколь угодно явными апоморфиями, кроме некоторых структур яйцеклада, но в то же время не вызывает и особых возражений. Очевидно, сестринскими группами здесь следует считать верблюдок и вислоккрылок, что поддерживается как морфологическими данными (Kristensen, 1991), так данными молекулярного анализа (Whiting et al. 1997).

Мекоптероидный комплекс (Mecopterida) включает отряды Mecoptera, Siphonaptera и Diptera, объединяемые в таксон Antliophora, а также Trichoptera и Lepidoptera, объединяемые в таксон Amphimesenoptera. Монофилия мекоптероидного комплекса хорошо поддержана морфологическими и отчасти молекулярными данными (Kristensen 1991; Kjer 2004). Общепризнаны и обе входящие в него группы более низкого таксономического ранга, Antliophora и Amphimesenoptera, причем последняя, равно как и оба относящихся к ней отряда ручейников и бабочек, кажется наилучшим образом обоснованной среди всех высших таксонов гексапод (Kristensen 1999). Монофилия Antliophora в традиционном понимании (без Strepsiptera) общепринята у морфологических систематиков, хотя большинство предложенных для группы апоморфий связаны с неспецифическими утратами. Принятие в качестве аутапоморфии наличия спермиевого насоса, собственно и послужившего основанием для названия группы, вряд ли состоятельно, поскольку этот насос у блох явно не гомологичен таковому у мух и скорпионниц (Hünefeld and Beutel 2005).

В последние годы появились серьезные основания полагать, что скорпионовы мухи – группа парафилетическая, поскольку по всем молекулярным и отчасти морфологическим (структура ovarиев и строение ротового аппарата) данным блохи, обычно рассматриваемые в качестве отдельного отряда Siphonaptera, представляют собой высокоспециализированных Mecoptera и

в качестве сестринской группы имеют одно из семейств последних, а именно Boreidae (Kristensen 1999; Whiting 2002).

Весьма сложной задачей оказывается установить характер базальной дивергенции для высокоспециализированных и хорошо обособленных Diptera. Если «высшие» мухи подотряда короткоусых (Brachycera) образуют действительно монофилетическую группу, то длинноусые двукрылые представляют собой группу явно парафилетическую, родственные отношения внутри которой требуют дальнейших исследований (Yeates et al. 2003).

Сходная картина наблюдается и для Coleoptera – самого крупного и хорошо изученного отряда насекомых с почти 360 000 описанных видов. Монофилия группы поддерживается многочисленными аутапоморфиями и практически никем не ставится под сомнение. Вместе с тем, как это ни удивительно, вопрос о ее базальном ветвлении до сих пор остается предметом оживленной дискуссии.

Hymenoptera также представляют одну из крупнейших групп эндоптеригот с примерно 125 000 описанных видов и быть может значительно большим действительным видовым разнообразием, превышающим даже разнообразие жуков. Колоссальный успех этого отряда связывается прежде всего со стебельчатобрюхими (Aprocrita), которые дали поразительное обилие паразитических и социальных форм.

Несмотря на значительный прогресс в понимании филогении отдельных групп Endopterygota, базальное их ветвление остается весьма спорным. Наиболее правдоподобным кажется предложенный Вилли Хеннигом и принимаемый большинством исследователей сценарий (Рис. 4), по которому первоначально произошло деление общего ствола эндоптеригот на Coleoptera+Neuropterida, с одной стороны, и Hymenoptera+Mecopterida, с другой (Hennig 1969; Kristensen 1999). Основное различие между этими кладами состоит в структурных и функциональных особенностях прикрепительных приспособлений – если у почти всех представителей первой имеются волосистые тарзальные присоски, то у всех представителей второй (кроме веерокрылых) мягкие присоски, или пульвиллы, расположены на претарзусе. Кроме того, предполагаемой синапоморфией Hymenoptera+Mecopterida является эруциформный (гусеницеобразный)

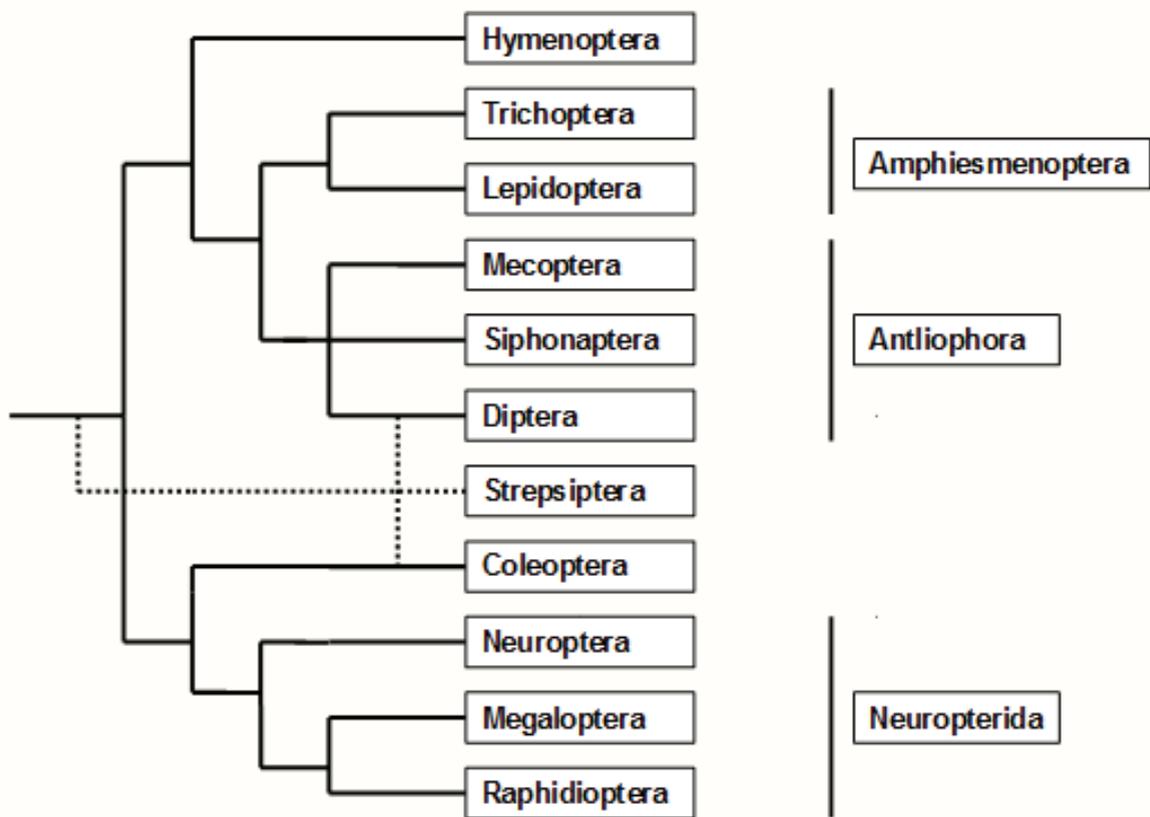


Рис. 4. Традиционные представления о филогении эндоптеригот (по: Beutel and Pohl, 2006).

Fig. 4. Traditional conceptions on the phylogeny of Endopterygota (after Beutel and Pohl, 2006).

тип личинки, способной к плетению кокона с помощью секрета нижнегубных шелкоотделительных желез. В линии же Coleoptera+Neuropterida коконы формируются преимущественно за счет выделений мальпигиевых сосудов. Кроме того, возможными синапоморфиями этой линии являются некоторые особенности строения основания крыльев (Hörschemeyer 1998).

Однако право на жизнь имеет и альтернативная гипотеза о том, что Нуменоптера являются сестринской группой ко всем прочим эндоптериготам. Последняя гипотеза была выдвинута на основе ряда признаков строения крыльев (Ross 1965; Историческое развитие... 1980; Kukalová-Peck and Lawrence 2004) и получила неожиданную поддержку в ходе последних молекулярных исследований (Whiting et al. 1997; Meusemann et al. 2010).

Пожалуй, наиболее «хронической» проблемой систематики насекомых является положение не-

большой и крайне специализированной группы веерокрылых (Strepsiptera), вопрос о родственных связях которой остается во многом загадочным. Для веерокрылых характерен крайний половой диморфизм, гиперметаморфоз, живорождение, облигатный паразитизм личинок в других насекомых и многочисленные морфологические аутапоморфии на всех стадиях жизненного цикла. Более традиционна точка зрения о родстве Strepsiptera с жесткокрылыми (Coleoptera), основанная на общем для них явлении – заднемоторности полета. Крайним ее проявлением стало включение веерокрылых в состав подотряда разноядных жуков (Crowson 1981). В то же время не так давно развитие получили альтернативные представления о родстве Strepsiptera с Diptera, связанные с наличием у обеих групп особых гиростатических органов – жужжалец. Предложенная относительно недавно (Whiting and Wheeler 1994) концепция Halteria, или жууж-

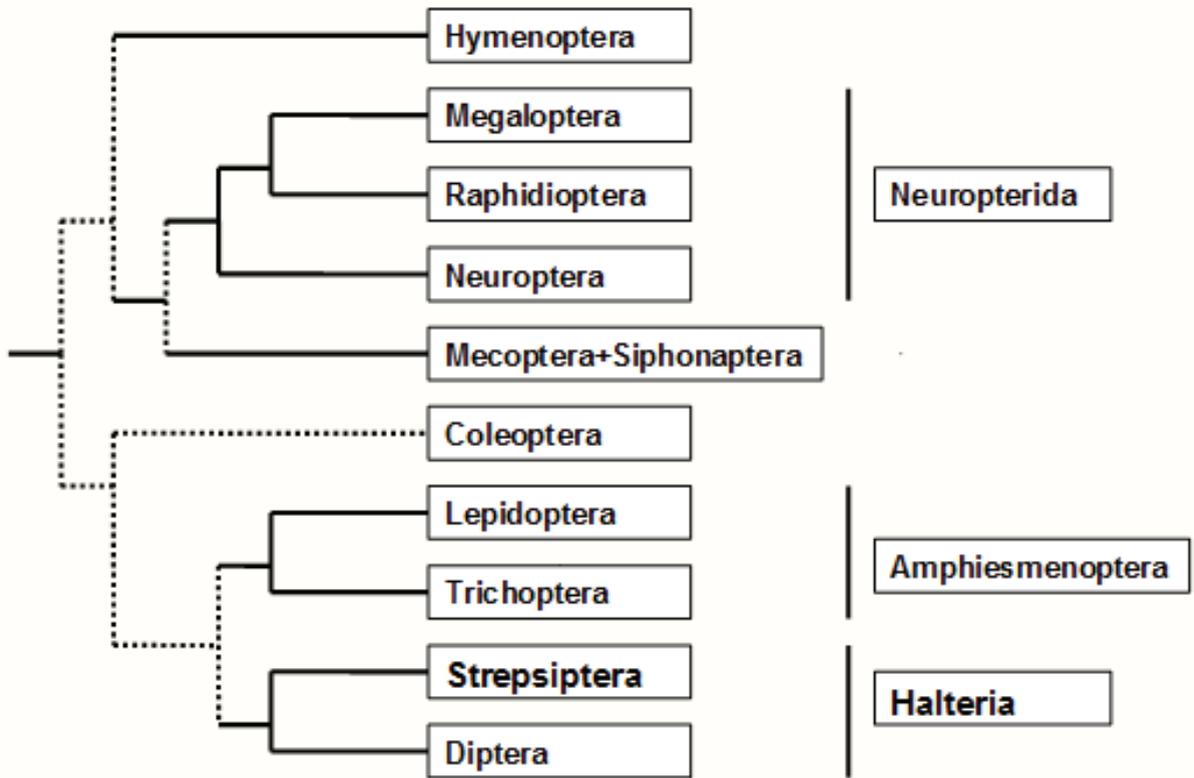


Рис. 5. Положение отряда Strepsiptera: гипотеза Halteria.

Fig. 5. Position of the order Strepsiptera: hypothesis of Halteria.

жальцевых, существенно меняет общепринятую филогенетическую схему эндоптеригот (Рис. 5) и неплохо поддерживается молекулярными данными (Whiting et al. 1997; Hwang et al. 1998), однако вызывает большие сомнения морфологического плана. Во-первых, большинство имагинальных признаков, поддерживающих такое сближение, имеют регрессивный характер. Во-вторых, что еще важнее, у веерокрылых жужжальца представляют собой производное передних крыльев, а у двукрылых – задних крыльев. Чтобы снять это возражение, сторонники концепции Halteria предложили даже интригующий эволюционный сценарий, по которому Strepsiptera произошли от предка, уже имеющего характерное для двукрылых строение птероторакса, и их обособление связано с гомейотической мутацией, приведшей к реверсии задне- и среднегруди. Возможен и третий вариант – сестринские отношения между

Strepsiptera и всеми прочими эндоптериготами, о чем свидетельствуют, в частности, некоторые личиночные признаки (Kristensen 1999). Впрочем, в последнее время наметился возврат к традиционным представлениям о родстве веерокрылых с жуками (Friedrich and Beutel 2010; Talavera and Vila 2011).

Сейчас нет оснований говорить о некоей более или менее общепринятой, консенсусной системе насекомых, и многообразии предложенных систем лишь немногим уступает числу занимающихся их изучением авторов. Один из рабочих вариантов системы насекомых можно найти на сайте Зоологического института РАН (<http://www.zin.ru/projects/zinsecta>) как «Таксономическое древо класса Insecta» (Рис. 6). Не ставя задачей более подробно останавливаться на вопросах системы и филогении отдельных отрядов и надотрядов насекомых, приведем лишь несколько примеров совсем недавних и

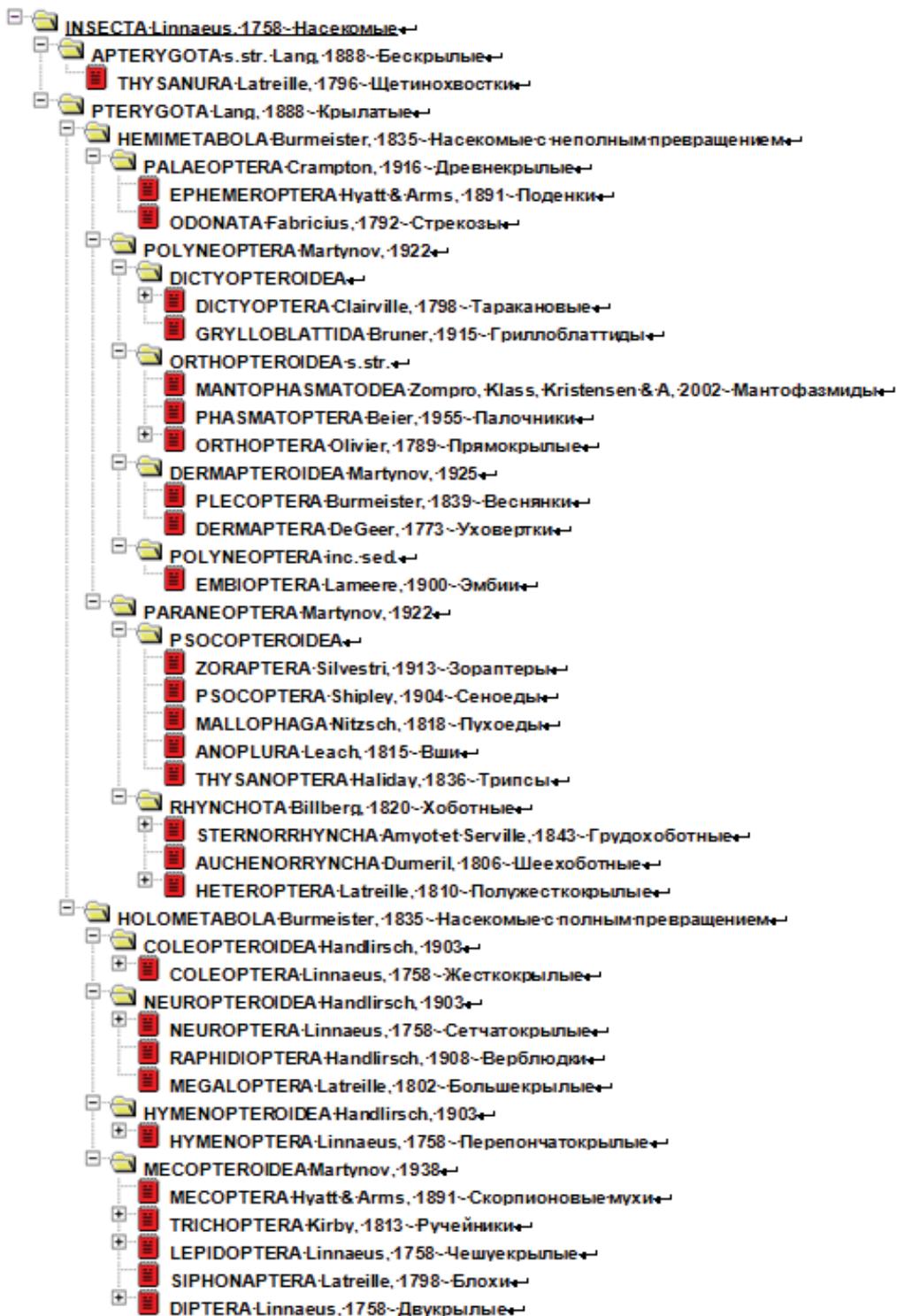


Рис. 6. Таксономическое древо класса насекомых (<http://www.zin.ru/zinsecta>).

Fig. 6. Taxonomic hierarchy of the class Insecta (<http://www.zin.ru/zinsecta>).

совершенно неожиданных находок в самых разных группах насекомых, которые свидетельствуют о том, что даже современное разнообразие таксонов высокого ранга выявлено далеко не полностью. Помимо уже упоминавшихся выше мантофазматид, можно назвать живое ископаемое – жука *Sikhotealinia zhiltzovae* Lafer, 1996, описанного из Приморского края в особом семействе Sikhotealiniidae (Лафер 1996); позже выяснилось, что он относится к уже известному из юры семейству Jurodidae. Одного из самых мелких представителей молевидных чешуекрылых, принадлежащего очень архаичному семейству Catapterigidae (Acanthopteroctetidae), обнаружили в 1987 г. в горах Крымского полуострова (Загуляев и Синев 1988). Лишь в 2005 году были описаны Meruidae – семейство мельчайших (менее 1 мм) водных жуков из Южной Америки (Spangler and Steiner 2005). А что уж говорить о многочисленных ископаемых формах, как уже описанных, но недостаточно убедительно интерпретированных, так и ждущих своего исследования...

ОСНОВНЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ НАСЕКОМЫХ

Одна из главных причин отсутствия согласия в представлениях о системе и филогении гексапод кроется в явлении, которое в свое время хорошо сформулировал выдающийся знаток систематики насекомых Х. Хинтон. Незадолго до своей смерти он писал: «Если эволюция какой-то группы животных хорошо изучена, обычно обнаруживается, что приобретение характерных для нее черт морфологии и образа жизни происходило постепенно и поступательно вплоть до определенной критической точки, когда в результате совершенствования и суммирования новоприобретений она оказывалась способной к быстрой иррадиации в силу появившейся способности более полно использовать ресурсы окружающей среды либо способности осваивать ресурсы, ранее ей недоступные» (Hinton 1977; перевод автора). Такими критическими точками в эволюции насекомых после выхода их предков на сушу оказались становление полета и переход к развитию с полным превращением. Появление и совершенствование крылового аппарата позволило им в полной мере освоить воздушную среду, а «уход» наружных придатков крыльев под кутикулу облегчил передвижение преимагинальных стадий в плотных

субстратах, что дало начало дифференцированному и более полному использованию ресурсов среды личинками и имаго.

Вместе с тем, так называемые «ключевые инновации», возникая в ходе ранней эволюции той или иной группы, обычно сами по себе вовсе не являются непосредственным толчком к адаптивной радиации, которая в большинстве случаев может быть объяснена только уникальным сочетанием «разновозрастных» апоморфий. Большинство наиболее богатых видами групп насекомых обязаны своему эволюционному успеху не только набору апоморфий, приобретенных относительно недавно уже «на вершине» филогенетического древа, но в значительной мере и весьма древним приобретениям, таким как «гексаподная» кутикула, «птериготный» локомоторный аппарат или «эндоптериготный» метаморфоз (Kristensen 1999). Кроме того, совершенно очевидно, что многообразие новокрылых насекомых самым непосредственным образом связано с необычайно богатым и разнообразным ресурсом, который появился в результате интенсивной постмеловой радиации покрытосеменных растений, предоставивших им не только практически неисчерпаемый источник пищи, но и огромный выбор микробиотопов. Многочисленные растительноядные насекомые, в свою очередь, стали богатейшим пищевым ресурсом для целого сонма хищных и паразитических форм. В результате действительно выдающееся таксономическое разнообразие присуще не крылатым насекомым или эндоптериготам как таковым, а относительно небольшому числу их подчиненных групп, таких как стебельчатобрюхие перепончатокрылые, короткоусые двукрылые, дитризные чешуекрылые, или отдельные группы жесткокрылых (Рис. 7).

Все это ставит перед систематической энтомологией ряд проблем объективного характера, наиболее очевидной из которых является быстрая эволюция крылатых насекомых и их чрезвычайное как прошлое, так и современное разнообразие. Основные отряды эндоптеригот дифференцировались в относительно короткий промежуток времени, за который лишь немногие апоморфии аккумулировались в междуузлиях филогенетического древа. Быстрая дивергенция, отсутствие явственной дихотомии и мощная адаптивная радиация, а также многочисленные проявления гомоплазии, гетеробатмии и реверсии

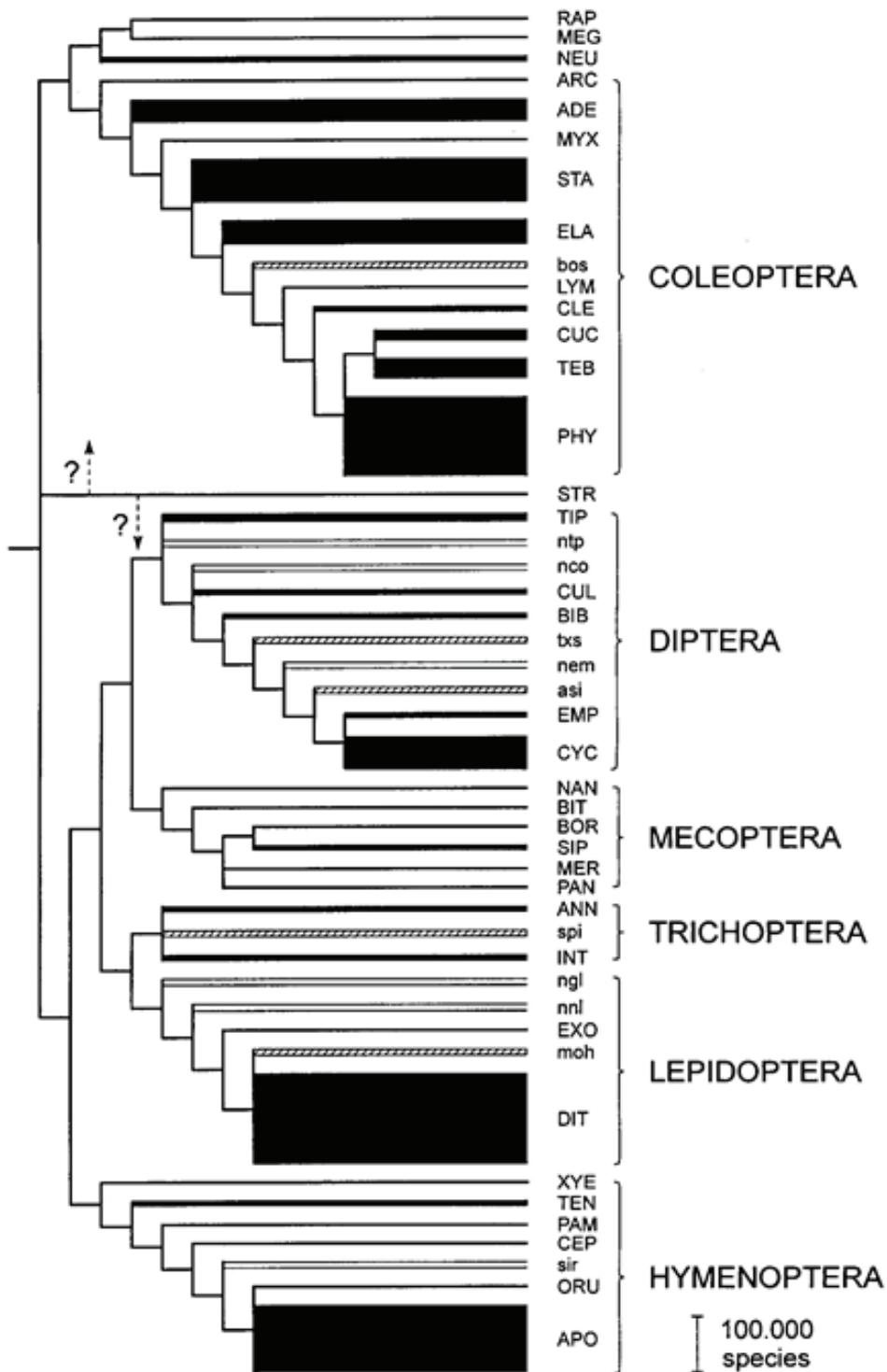


Рис. 7. Филогенетическое древо эндоптеригот (по: Kristensen, 1999).

Fig. 7. Phylogenetic tree of Endopterygota (after Kristensen, 1999).

существенно затрудняют задачу реконструкции филогении. Палеонтология, этот единственный источник прямых свидетельств эволюции живых организмов, не только дает ответы на некоторые сложные вопросы, но и порождает новые. Крайне неравное представительство отдельных групп насекомых в палеонтологической летописи, почти полное отсутствие в ней личиночных стадий (кроме водных), плохая сохранность на отпечатках и в инклюзах важных таксономических признаков, наконец, чисто тафономические причины, то создают впечатление полного континуума форм, то дают огромные, с трудом поддающиеся анализу hiatusы.

Субъективных проблем в систематике насекомых не меньше, если не больше, чем объективных. В ряде групп по-прежнему ощущается дефицит надежных, хорошо формализованных и сравнимых морфологических данных для репрезентативных выборок таксонов, и используемые в филогенетических построениях матрицы признаков нередко пестрят пробелами. Многие важные таксоны (и признаки), которые предполагаются базальными, еще не исследованы всесторонне, как морфологически, так и молекулярно-генетически.

В контексте рассмотрения субъективных проблем систематики нельзя не упомянуть и нередко декларируемое требование едва ли не зеркального отражения в системе группы ее филогении. Вместе с тем, система не может и не должна полностью соответствовать филогении; она лишь обязана не противоречить ей (Синев 2011). Любая система должна быть не только прогностичной, но и операционально удобной, что напрямую связано и с вопросом о рангах таксонов и их номенклатуре. Стремление к называнию каждой клады и введение большого числа промежуточных таксономических рангов, отказ от признания парафилетических таксонов ведут к неизбежной и регулярной смене названий высших таксонов, а ведь их номенклатура предназначена именно для того, чтобы обеспечить универсальный язык общения при обсуждении различных проблем изучения биологического разнообразия. В отсутствии таких важных свойств, как образность, удобство в применении и стабильность, видится причина того, что унифицированная номенклатура, предложенная российской палеонтологической школой (Родендорф 1977; Историческое развитие... 1980; Rasnitsyn and Quicke 2002) до сих пор так и не на-

шла широкого признания. Она содержит большое число высших категорий (подклассы, инфраклассы, когорты, надотряды и пр.) и слишком перегружена новыми названиями, совершенно непривычными даже для большинства специалистов. Сходная судьба и у другой унифицированной номенклатуры, относительно недавно предложенной Н.Ю. Клюге (1996, 1999).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние годы энтомологической наукой получены важные и интересные результаты, однако наши представления о системе насекомых все еще в известной мере находятся в процессе становления. Для их развития необходимы, прежде всего, критический анализ и обобщение новых и уже накопленных данных, а также тщательный подбор, точное формулирование и надежная гомологизация признаков в рамках традиционного сравнительно-морфологического подхода (Kristensen 1981, 1999; Whiting 2003; Kukalová-Peck 2008). Другой важной задачей является использование современных технологий (конфокальная лазерная сканирующая микроскопия, микрорентгеновская томография, объемная компьютерная реконструкция и др.), на основе которых уже разработаны инновационные морфологические подходы, введены в оборот новые, дополнительные признаки и значительно усовершенствованы методы обработки данных.

Почти бескрайнее поле для дальнейших исследований по систематике насекомых предоставляет палеонтология. Изучение и осмысление огромного объема накопленного за последние годы ископаемого материала требует серьезных усилий многих высококвалифицированных специалистов, которые способны обеспечить его правильную интерпретацию, избежав поспешных и слабо аргументированных таксономических решений. Отдельной задачей является своего рода примирение двух систем высших таксонов насекомых, «палеонтологической» и «современной», которые долгие годы развивались относительно независимо и в отдельных своих частях существенно противоречат друг другу.

Первые результаты молекулярно-генетического анализа вызвали у некоторых исследователей, увидевших в нем едва ли не панацею при решении всех сложных вопросов, неоправданную эйфорию.

Однако теперь уже очевидно, что изучение последовательностей ДНК, ставшее в наши дни неотъемлемым атрибутом систематики и играющее важную роль в анализе биоразнообразия, никоим образом не должно рассматриваться как альтернатива классической морфологии для понимания родственных связей организмов (Wheeler 2004; Will and Rubinoff 2004).

Наиболее многообещающим представляется комплексный подход, базирующийся как на использовании широкого круга морфологических признаков, так и на тщательном анализе молекулярных данных, и сопровождающийся взаимной проверкой полученных результатов. Подобный подход требует объединения и координации усилий специалистов, работающих в области классической морфологии и молекулярной генетики, и все шире входит в практику филогенетических исследований (Wheeler et al. 2001; Beutel and Pohl 2006; Grimaldi 2010). Только эффективная кооперация между таксономистами, морфологами, эмбриологами, палеонтологами и молекулярными систематиками позволяет рассчитывать на разработку хорошо обоснованной филогенетической системы для класса насекомых.

БЛАГОДАРНОСТИ

Приношу глубокую благодарность А.В. Горохову, А.Г. Кирейчуку, В.А. Лухтанову (Зоологический институт РАН), Н.Ю. Клюге (Санкт-Петербургский государственный университет), М.Г. Пономаренко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН), М.В. Козлову (University of Turku, Finland) и Н.П. Кристенсену (N.P. Kristensen, Zoological Museum of Copenhagen University, Denmark) за плодотворные дискуссии и критические замечания в ходе подготовки настоящей статьи. Работа была частично поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 11-04-01119) и Программой Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем».

ЛИТЕРАТУРА

- Бей-Биенко Г.Я. 1966–1980.** *Общая энтомология.* Издательство «Высшая школа», Москва. Изд. 1-е (1966), 496 с.; Изд. 2-е, дополненное (1971), 479 с.; Изд. 3-е, дополненное (1980), 416 с.
- Загуляев А.К. и Синев С.Ю. 1988.** Новое семейство низших чешуекрылых Catapterigidae fam. n. (Lepidoptera, Dasynophya). *Энтомологическое обозрение*, **67**(3): 593–601.
- Историческое развитие класса насекомых. 1980.** Издательство «Наука», Москва. 256 с. (*Труды Палеонтологического института АН СССР*, **178**).
- Клюге Н.Ю. 1996.** Мифы в систематике насекомых и принципы зоологической номенклатуры. *Энтомологическое обозрение*, **75**(4): 939–944.
- Клюге Н.Ю. 1999.** Система альтернативных номенклатур надвидовых таксонов. *Энтомологическое обозрение*, **78** (1): 224–243.
- Клюге Н.Ю. 2000.** *Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая систематика насекомых с классификацией первичнообескрылых и древнекрылых.* Издательство «Лань», Санкт-Петербург. 336 с.
- Лафер Г.Ш. 1996.** Семейство Sikhotealiniidae. С. 390–396 в кн.: Лер П.А. (ред.). *Определитель насекомых Дальнего Востока России.* Т. 3, ч. 3. Издательство «Дальнаука», Владивосток.
- Лухтанов В.А. и Кузнецова В.Г. 2010.** Что гены и хромосомы говорят о происхождении и эволюции насекомых и других членистоногих? *Генетика*, **46**(9): 1258–1265.
- Мартынов А.В. 1923.** О двух основных типах крыльев насекомых и их значении для общей классификации насекомых. *Труды I Всероссийского съезда зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15-21 XII 1922 г.*: 88–89.
- Мартынов А.В. 1938.** Очерк геологической истории и филогении отрядов насекомых. Ч. 1. Palaeoptera и Neoptera-Polyneoptera. *Труды Палеонтологического института АН СССР*, **7**(4): 5–149.
- Расницын А.П. 1980.** Происхождение и объем класса насекомых. С. 19–20 в кн.: *Историческое развитие класса насекомых.* 1980. Издательство «Наука», Москва. 256 с. (*Труды Палеонтологического института АН СССР*, **178**).
- Родендорф Б.Б. 1962.** *Основы палеонтологии. Членистоногие – трахейные и хелицеровые.* Издательство «Наука», Москва. 374 с.
- Родендорф Б.Б. 1977.** О рационализации названий таксонов высокого ранга в зоологии. *Палеонтологический журнал*, (2): 14–22.
- Синев С.Ю. 2011.** О соотношении классических и новейших методов исследования в систематике насекомых. *Энтомологическое обозрение*, **90**(4): 821–832.
- Arillo A. and Engel M. S. 2006.** Rock crawlers in Baltic amber (Notoptera: Mantophasmatodea). *American Museum Novitates*, **3539**: 1–10.
- Beutel R.G. and Gorb S.N. 2008.** Evolutionary scenarios for unusual attachment devices of Phasmatodea and Mantophasmatodea (Insecta). *Systematic Entomology*, **33**: 501–510.
- Beutel R.G. and Pohl H. 2006.** Endopterygote systematics – where do we stand and what is the goal (Hexapoda, Arthropoda)? *Systematic Entomology*, **31**: 202–219.

- Börner C. 1909.** Neue Homologien zwischen Crustaceen und Hexapoden. Die Beissmandibel der Insecten und ihre phylogenetische Bedeutung. Archi- und Metapterygota. *Zoologische Anzeiger*, **34**: 100–125.
- Boudreaux H.B. 1979.** *Arthropod Phylogeny with Special Reference to Insects*. John Wiley and Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto.
- Büning J. 1998.** The ovariole: structure, type and phylogeny. Pp. 897–932 in: Harrison F.W. and Locke M. (Eds.). *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Wiley-Liss, New York.
- Cameron S.L., Barker S.C. and Whiting M.F. 2006.** Mitochondrial genomics and the new insect order Mantophasmatodea. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**: 274–279.
- Crowson R.A. 1981.** *The Biology of Coleoptera*. Academic Press, London. 802 p.
- Engel M.S. and Grimaldi D.A. 2000.** A winged *Zorotypus* in Myocene amber from the Dominican Republic (Zoraptera: Zorotypidae), with discussion on relationships of and within the order. *Acta Geologica Hispanica*, **35**: 149–164.
- Friedrich F. and Beutel R.G. 2010.** Goodbye Halteria? The thoracic morphology of Endopterygota (Insecta) and its phylogenetic implications. *Cladistics*, **26**(6): 579–612.
- Grandcolas P. and D’Haese C. 2001.** The phylogeny of cockroach families: is the current molecular hypothesis robust? *Cladistics*, **17**: 48–55.
- Grimaldi D.A. 2001.** Insect evolutionary history from Handlirsch to Hennig, and beyond. *Journal of Paleontology*, **75**: 1152–1160.
- Grimaldi D.A. 2010.** 400 million years on six legs: on the origin and early evolution of Hexapoda. *Arthropod Structure & Development*, **39**: 191–203.
- Grimaldi D.A. and Engel M.S. 2005a.** Arthropods and the origin of insects. In: *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press. pp. 93–118.
- Grimaldi D.A. and Engel M.S. 2005b.** The Paraneopteran Orders. *Evolution of the Insects*. Cambridge University Press. pp. 261–330.
- Gullan P.J. 1999.** Why the taxon Homoptera does not exist. *Entomologica*, **33**: 101–104.
- Gullan P.J. and Cranston P. 2010.** Insect systematics: phylogeny and classification. In: *The Insects: an Outline of Entomology* (4th ed.). John Wiley and Sons. pp. 189–222.
- Haeckel E. 1866.** *Generale Morphologie der Organismen*. Berlin. Bd. 2. 574 S.
- Hennig W. 1969.** *Die Stammesgeschichte der Insekten*. Waldemar Kramer & Co., Berlin. 436 S.
- Heymons R. 1901.** Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. *Zoologica*, **33**: 1–244.
- Hinton H.E. 1977.** Enabling Mechanisms. *Proceedings of the XV International Congress of Entomology* (Washington, D.C.): 71–83.
- Hörschemeyer T. 1998.** Morphologie and Evolution des Flügelgelenks der Coleoptera und Neuropterida. *Bonner Zoologische Monographien*, **43**: 1–126.
- Hörschemeyer T. 2002.** Phylogenetic significance of the wing-base of Holometabola (Insecta). *Zoologica Scripta*, **31**: 17–29.
- Hovmöller R., Rape T. and Källersjö M. 2002.** The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics*, **18**: 313–323.
- Hünefeld F. and Beutel R.G. 2005.** The sperm pumps of Strepsiptera and Antliophora (Hexapoda). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **43**: 297–306.
- Hwang U.W., Kim W., Tautz D. and Friedrich M. 1998.** Molecular phylogenetics at the Felsenstein Zone: Approaching the Strepsiptera problem using 18S and 28S rDNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**: 470–480.
- Johnson K.P., Yoshizawa K. and Smith V.S. 2004.** Multiple origins of parasitism in lice. *Proceedings of the Royal Society of London, B*, **271**: 1771–1776.
- Kjer K.M. 2004.** Aligned 18S and insect phylogeny. *Systematic Biology*, **53**: 506–514.
- Kjer K.M., Carle F.L., Litman J. and Ware J. 2006.** A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, **64**: 35–44.
- Klass K.-D., Zompro O., Kristensen N.P. and Adis J. 2002.** Mantophasmatodea: a new insect order with extant members in the Afrotropics. *Science*, **296**: 1456–1459.
- Krausse A. and Wolff M. 1919.** Eine Uebersicht über die bisher aufgestellten fossilen und rezenten Insectenordnungen. *Archiv für Naturgeschichte, A*, **85** (1): 151–171.
- Kristensen N.P. 1981.** Phylogeny of insect orders. *Annual Revue of Entomology*, **26**: 135–157.
- Kristensen N.P. 1991.** Phylogeny of extant hexapods. Pp. 125–140 in: *The Insects of Australia*. 2nd ed., Vol. 1. Melbourne University Press, Carlton.
- Kristensen N.P. 1995.** Forty years’ insect phylogenetic systematics. *Zoologische Beiträge (N.F.)*, **36**(1): 83–124.
- Kristensen N.P. 1999.** Phylogeny of endopterygote insects, the most successful lineage of living organisms. *European Journal of Entomology*, **96**: 237–253.
- Kukulová-Peck J. 1991.** Fossil history and the evolution of hexapod structures. Pp. 269–279 in: *The Insects of Australia*. 2nd ed., Vol. 1. Melbourne University Press, Carlton.
- Kukulová-Peck J. 2008.** Phylogeny of higher taxa in insecta: Finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. *Evolutionary Biology*, **35**(1): 4–51.
- Kukulová-Peck J. and Lawrence J.F. 2004.** Use of hind wing characters in assessing relationships among coleopteran suborders and major endoneopteran lineages. *European Journal of Entomology*, **101**: 95–144.

- Kuznetsova V.G., Nokkala S. and Shcherbakov D.E. 2002.** Karyotype, reproductive organs, and pattern of gametogenesis in *Zorotypus hubbardi* Caudell (Insecta: Zoraptera, Zorotypidae), with discussion on relationships of the order. *Canadian Journal of Zoology*, **80**: 1047–1054.
- Lang A. 1888.** *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*. Gustav Fisher Verlag, Jena. 1197 S.
- Lo N., Tokuda G., Watanabe H., Rose H., Slaytor M., Maekawa K., Bandi C. and Noda H. 2000.** Evidence from multiple gene sequences indicates that termites evolved from wood-feeding cockroaches. *Current Biology*, **10**(13): 801–804.
- Mallatt J. and Giribet G. 2006.** Further use of nearly complete 28S and 18S rRNA genes to classify Ecdysozoa: 37 more arthropods and a kinorhynch. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **40**: 772–794.
- Matsuda R. 1981.** The origin of insect wings (Arthropoda: Insecta). *International Journal of Insect Morphology & Embryology*, **10**(5–6): 387–398.
- Meusemann K., von Reumont B.M., Simon S., Roeding F., Strauss S., Kück P., Ebersberger I., Walz M., Pass G., Breuers S., Achter V., von Haeseler A., Burmester Th., Hadrys H., Wägele J.W. and Misof B. 2010.** A phylogenomic approach to resolve the Arthropod Tree of Life. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(11): 2451–2464.
- Misof B., Niehuis O., Bischoff I., Rickert A., Erpenbeck D. and Staniczek A. 2007.** Towards an 18S phylogeny of hexapods: accounting for group-specific character covariance in optimized mixed nucleotide/doublet models. *Zoology (Jena)*, **110**: 409–429.
- Nardi F., Spinsanti G., Boore J.L., Carapelli A., Dallai R. and Frati F. 2003.** Hexapod origins: monophyletic or paraphyletic? *Science*, **299**(5614): 1887–1889.
- Odgen T.H. and Whiting M.F. 2003.** The problem with “the Palaeoptera Problem:” sense and sensivity. *Cladistics*, **19**: 432–442.
- Rasnitsyn A.P. 1998.** On the taxonomic position of the insect order Zorotypida = Zoraptera. *Zoologische Anzeiger*, **237**: 185–194.
- Rasnitsyn A.P. and Quicke D.L.J. (eds). 2002.** *History of Insects*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. xii+517 p.
- Regier J.C., Shultz J.W. and Kambic R.E. 2004.** Phylogeny of basal hexapod lineages and estimates of divergence times. *Annals of the Entomological Society of America*, **97**: 411–419.
- Regier J.C., Shultz J.W., Zwick A., Hussey A., Ball B., Wetzler R., Martin L.W. and Cunningham C.W. 2010.** Arthropod relationships revealed by phylogenomic analysis of nuclear protein coding sequences. *Nature*, **463**: 1079–1083.
- Remington C.L. 1955.** The “Apterygota”. *Collected Papers of the Osborn Zoological Laboratory, Yale University*, **29**: 495–505.
- Ross H.H. 1965.** *A Textbook of Entomology*. 3rd ed. John Wiley and Sons, New York.
- Schwanwitsch B.N. 1943.** Subdivision of Insecta Pterygota into subordinate groups. *Nature (London)*, **152**: 727–728.
- Schwanwitsch B.N. 1958.** Alary musculature as a basis of the system of pterygote orders. *Proceedings of the 10th International Congress of Entomology*, **1**: 605–610.
- Sharov A.G. 1966.** *Basic Arthropodan stock with special reference to insects*. Pergamon Press, New York. 272 p.
- Simon S., Strauss S., von Haeseler A. and Hadrys H. 2009.** A phylogenomic approach to resolve the basal pterygote divergence. *Molecular Biology and Evolution*, **26**(12): 2719–2730.
- Snodgrass R.E. 1935.** *Principles of Insect Morphology*. Cornell University Press, Ithaca.
- Sorensen J.T., Campbell B.C., Gill R.J. and Steffen-Campbell J.D. 1995.** Non-monophyly of Auchenorrhyncha (“Homoptera”), based upon 18S rDNA phylogeny: eco-evolutionary and cladistic implications with pre-Heteropteroidea Hemiptera (s. l.) and a proposal for new monophyletic suborders. *Pan-Pacific Entomologist*, **71**(1): 31–60.
- Spangler P.J. and Steiner W.E. (Jr.). 2005.** A new aquatic beetle family, Meruidae, from Venezuela (Coleoptera: Adephaga). *Systematic Entomology*, **30**: 339–357.
- Talavera G. and Vila R. 2011.** What is the phylogenetic signal limit from mitogenomes? The reconciliation between mitochondrial and nuclear data in the Insecta class phylogeny. *BMC Evolutionary Biology*, **11**: 315.
- Terry M.D. 2003.** *Phylogeny of the polyneopterous insects with emphasis on Plecoptera: molecular and morphological evidence*. A PhD dissertation. Department of Integrative Biology, Brigham Young University. 118 p.
- Terry M.D. and Whiting M.F. 2005.** Mantophasmatodea and phylogeny of the lower neopterous insects. *Cladistics*, **21**: 240–257.
- von Dohlen C.D. and Moran N.A. 1995.** Molecular phylogeny of the Homoptera, a paraphyletic taxon. *Journal of Molecular Evolution*, **41**(2): 211–223.
- von Reumont B.M., Meusemann K., Szucsich N.U., Dell’Ampio E., Gowri-Shankar V., Bartel D., Simon S., Letsch H.O., Stocsits R.R., Luan Yun-xia, Wägele J.W., Pass G., Hadrys H. and Misof B. 2009.** Can comprehensive background knowledge be incorporated into substitution models to improve phylogenetic analyses? A case study on major arthropod relationships. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 119.
- Wheeler Q.D. 2004.** Taxonomic triade and the poverty of phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Ser. B*, **359**: 571–583.
- Wheeler W.C., Whiting M.F., Wheeler Q.D. and Carpenter J.M. 2001.** The phylogeny of extant insect orders. *Cladistics*, **17**: 113–169.

- Whiting M.F. 2002.** Mecoptera is paraphyletic: multiple genes and phylogeny of Mecoptera and Siphonaptera. *Zoologica Scripta*, **31**: 93–104.
- Whiting M.F. 2003.** Phylogeny of the holometabolous insects. The most successful group of terrestrial organisms. P. 345–364 in: Cracraft J. and Donghue M. (eds). *Assembling the Tree of Life*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Whiting M.F. and Wheeler W.C. 1994.** Insect homeotic transformation. *Nature* (London), **368**: 696.
- Whiting M.F., Carpenter J.C., Wheeler Q.D. and Wheeler W.C. 1997.** The Strepsiptera problem: Phylogeny of the Holometabolous insect orders inferred from 18S and 28S ribosomal DNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, **46**: 1–68.
- Will K.W. and Rubinoff D. 2004.** Myth of the molecule: DNA barcodes for species cannot replace morphology for identification and classification. *Cladistics*, **20**: 47–55.
- Yeates D.K., Meier R., and Wiegmann B.M. 2003.** Phylogeny of true flies (Diptera): a 250 million year old success story in terrestrial diversification. *Entomologische Abhandlungen*, **61**: 170–172.
- Yoshizawa K. 2007.** The Zoraptera problem: evidence for Zoraptera and Embiodea from the wing base. *Systematic Entomology*, **32**: 197–204.
- Yoshizawa K. and Johnson K.P. 2005.** Aligned 18S for Zoraptera (Insecta): phylogenetic position and molecular evolution. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **37**: 253–269.
- Yoshizawa K. and Saigusa T. 2001.** Phylogenetic analysis of paraneopteran orders (Insecta : Neoptera) based on forewing base structure, with comments on monophyly of Auchenorrhyncha (Hemiptera). *Systematic Entomology*, **26**(1): 1–13.
- Zhang J., Zhou C., Gai Y., Song D. and Zhou K. 2008.** The complete mitochondrial genome of *Parafronurus youi* (Insects: Ephemeroptera) and phylogenetic position of the Ephemeroptera. *Gene*, **424**: 18–24.
- Zrzavý J. and Štys P. 1997.** The basic body plan of arthropods: insights from evolutionary morphology and developmental biology. *Journal of Evolutionary Biology*, **10**: 353–367.



УДК 598.2

СИСТЕМА ПТИЦ (AVES: NEORNITHES) В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Н.В. Зеленков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, ул. Профсоюзная 123, 117997 Москва, Россия;
e-mail: nzelen@paleo.ru

РЕЗЮМЕ

Приведен краткий обзор исследований, лежащих в основе современной системы птиц. Отмечены несоответствия и сходства отдельных участков филогенетических схем, построенных на основании исследований ядерной, митохондриальной ДНК и морфологии. Предложена компромиссная классификация отрядов птиц, отражающая современные представления о родственных отношениях между семействами современных птиц и учитывающая анагенетическое сходство.

Ключевые слова: классификация, птицы, система, филогения

THE SYSTEM OF BIRDS (AVES: NEORNITHES) EARLY IN XXI CENTURY

N. V. Zelenkov

A.A. Borissiak Paleontological Institute of RAS, Profsoyuznaya str. 123, 117997 Moscow, Russia; e-mail: nzelen@paleo.ru

ABSTRACT

A brief review of studies leading to the current system of birds is provided. Cases of both congruence and inconsistency between the phylogenies inferred from studies of nuclear, mitochondrial DNA and morphology are emphasized. A compromise ordinal classification of birds summarizing the current views upon the relationships of taxa, and also taking into account an anagenetic similarity, is presented.

Key words: classification, birds, system, phylogeny

Посвящается
памяти Е.Н. Курочкина

ВВЕДЕНИЕ

В течение длительного периода птицы (класс Aves L., 1758) рассматривались как четко очерченная группа, морфологически отделенная от других групп позвоночных животных. Однако после находки и включения в состав птиц юрской рептилии *Archaeopteryx* морфологические границы группы заметно расширились. Существенное сходство между *Archaeopteryx* и Deinonychosauria послужило основой для воскрешения гипотезы о происхождении птиц от тероподных динозавров,

ныне принятой многими специалистами (напр., Chiappe and Dyke 2002; Xu 2006). Близкое родство птиц и динозавров формально поддерживается находкой у последних ряда специфических для птиц признаков (Makovicky and Zanno 2011), в том числе, оперения, но точное филогенетическое положение *Archaeopteryx* и множества других мезозойских пернатых (в том числе, проблематичных динозавров *Anchiornis* и *Xiaotingia*) до сих пор остается неясным. В сложившейся ситуации название Aves если и употребляется, то обычно по отношению к кладе, включающей всех потомков общего предка *Archaeopteryx* и современных птиц. Однако не исключено, что подобным образом определенный таксон Aves должен включать, кро-

ме птиц, также некоторые группы тероподных динозавров (напр., Mayr et al. 2005; Xu et al. 2011). По другой точке зрения, общего предка *Archaeopteryx* и современных птиц следует искать среди архозавровых предков тероподных динозавров и птиц (Курочкин 2006; Feduccia 1999; Martin 2004; James and Pourtless 2009). Но как бы ни определялся таксон Aves, очевидно, что все ныне живущие эволюционные линии птиц представляют собой монофилетическую группу, обычно называемую Neornithes (Cracraft 1988). Именно современной системе Neornithes (=Aves sensu Linnè) посвящена настоящая статья.

Очевидно, что история классификации птиц – группы, издревле привлекавшей внимание ученых – не может быть полноценно изложена в рамках настоящей публикации. В связи с этим основное внимание будет уделено истории становления современных представлений о родственных отношениях между таксонами птиц. Из-за ограниченного объема статьи упомянутые в ней классификации, а также большинство филогенетических деревьев не приводятся: многие из них в настоящее время легко доступны.

Традиционные и альтернативные системы птиц второй половины XX в.

К середине XX столетия было создано несколько довольно сходных классификаций птиц, среди которых наибольшее распространение получила классификация А. Уэтмора (Wetmore 1960), включающая 27 современных отрядов. В последней версии своей системы Уэтмор (Wetmore 1960) разделил современных птиц на два надотряда: Impennes (плавающие), включающий пингвинов и Neognathae (новонебные, все остальные современные птицы). В то же время уже в XIX в. было понятно, что среди современных птиц наиболее примитивны бескилевые (Struthioniformes s.l.), которых объединяет с тинаму (Tinamiformes) наличие неподвижного небо-крыловидного сочленения в черепе (дромеогнатическое нёбо). На сегодняшний день не вызывает сомнений тот факт, что дромеогнатическое нёбо бескилевых и тинаму – примитивное состояние для птиц. Древнебные птицы располагались в основании классификаций других авторов, например, в системе Штресемана, включавшей в последней версии 50 отрядов (напр., Stresemann 1959) и существенно отличавшейся от системы Уэтмора.

Общепринятые системы птиц XX столетия во многом были основаны на работах анатомов конца XIX века, в первую очередь, Макса Фюрбрингера и Ганса Гадова (цит. по Stresemann 1959). Исчерпывающий обзор ранних работ приведен Ч. Сибли и Дж. Олквистом (Sibley and Ahlquist 1990); ниже мы подробнее рассмотрим классификации, вышедшие после опубликования работы Сибли и Олквиста или не вошедшие в их обзор.

На международном орнитологическом конгрессе в Москве в 1982 г. альтернативная классификация птиц была предложена И. Мликовским (Mlíkovský 1982; 2002), не указавшим, к сожалению, какая именно методология положена в основу его системы. Выделенные Мликовским группировки, в целом, не находят поддержки в современных исследованиях. Так, например, курообразные и гусеобразные в его системе помещены в разные надотряды, отряд Accipitriformes, помимо дневных хищных птиц, включает папушковых, кариам и кукушкообразных, а отряд Vucerotiformes включен в надотряд Gavii вместе с гагарами, цаплями и некоторыми веслоногими (Mlíkovský 2002).

С. Олсон (Olson 1985) формально не предлагал классификации птиц, однако заметил, что традиционная система Уэтмора, во-первых, не отражает реальной филогении класса, а во-вторых, не удобна для включения в систему ископаемых (в первую очередь, палеогеновых) групп. В своей фундаментальной сводке по ископаемым птицам Олсон (Olson 1985) выделил группу так называемых «высших наземных птиц» (~Anomalogonatae sensu Beddard 1898), в которую включил птиц-мышей, ракшеобразных, совообразных, козодоеобразных, стрижеобразных, дятлообразных и воробьинообразных. Олсон, кроме того, поместил водных птиц не в начале системы, а в конце, посчитав примитивных наземных птиц более архаичными.

Е.Н. Курочкин (1993а) сузил понимание таксона Neornithes, исключив из него не только древнебных (Palaeornithes: Курочкин 1993а), но также и куро- и гусеобразных (Paraneornithes: Курочкин 1993а). Неорнисовых птиц он разделил на две крупные филогенетические ветви: одна включала большинство лесных птиц (дятлообразные, ракшеобразные, кукушки, попугаи, совы, козодой и др.), вторая – наземных и околородных птиц (голубеобразные, дневные хищники, ржанкообразные, веслоногие, голенастые, гагары и др.).

Неясным осталось филогенетическое положение трехперсток, поганок и воробьиных. Базальная дихотомия Neornithes (Neoaves в современном понимании), предложенная Курочкиным, находит подтверждение в современных молекулярных исследованиях (см. ниже), хотя состав эволюционных стволов до сих пор остается во многом неясным.

ДНК-ДНК гибридизация

Во второй половине XX в. в биологии для оценки сходства начинают использоваться биохимические (молекулярные) данные. Пионерные работы в этой области применительно к орнитологии (обзор ранних публикаций см. в: Sheldon and Bledsoe 1993) были начаты Ч. Сибли (напр., Sibley and Ahlquist 1972, 1990; Sibley et al 1988). Первая классификация птиц, основанная на использовании биохимических данных (исследование протеинов яичного белка при электрофорезе), была предложена в начале 70-х годов (Sibley and Ahlquist 1972), а в 1990 году вышла в свет монументальная работа по филогении и эволюции птиц на основе ДНК-ДНК гибридизации (Sibley and Ahlquist 1990), положившая формальную основу под предложенную авторами ранее (Sibley et al. 1988) классификацию современных птиц.

Исследование Сибли и Олквишта (Sibley, Ahlquist, 1990) представляет собой первую попытку создать филогению крупной группы позвоночных на огромном числе исследованных таксонов (было проанализировано 26000 гибридов ДНК от 1700 видов птиц). Значение этой работы трудно переоценить: она до сих пор является одной из наиболее цитируемых публикаций в орнитологии и, несомненно, представляет отдельный этап в развитии макросистематики и макрофилогенетики птиц (Курочкин 1993б). Именно классификация птиц Сибли и Олквишта повлияла на сознание орнитологов до такой степени, что сама возможность создания системы птиц, альтернативной «Уэтморской», стала казаться вполне реальной.

Сама по себе филогения птиц по данным ДНК-ДНК гибридизации существенно отличается от традиционных схем (Рис. 1): так, наиболее базальным отрядом Neoaves (инфракласса, включающего всех современных птиц кроме палеогнат и Galloanseres) оказались трехперстки

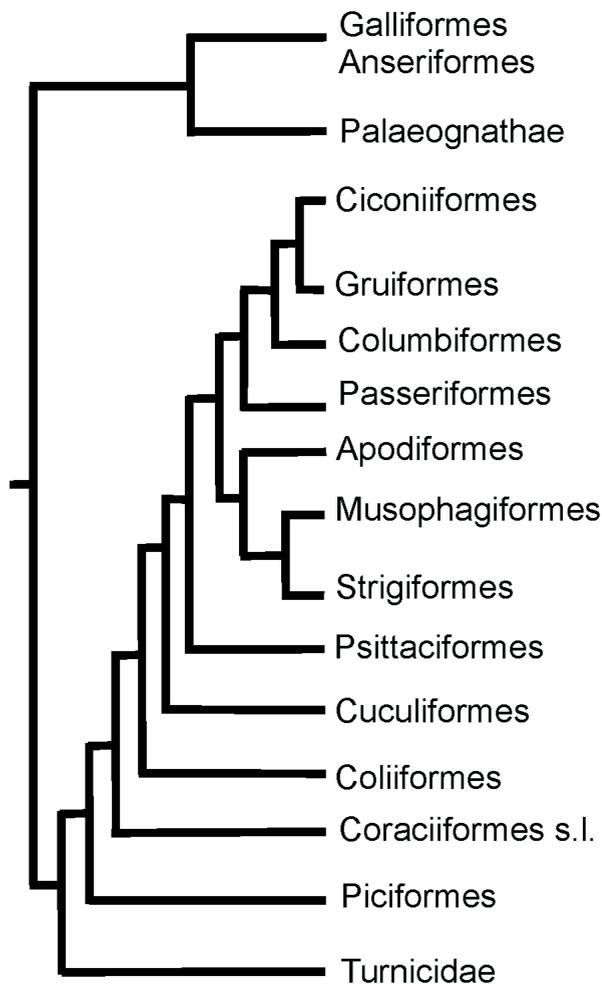


Рис. 1. Упрощенная схема филогении птиц по результатам ДНК-ДНК гибридизации (по: Sibley et al., 1988, с изменениями).

Fig. 1. Simplified scheme of phylogeny of birds resulted from DNA-DNA hybridization study (modified after Sibley et al., 1988).

(Turnicidae), затем дятлообразные (Piciformes), а вслед за ним – ракшеобразные (Coraciiformes; включая Galbulae и Trogoniformes) и птицы-мыши (Coliiformes). Среди наиболее неожиданных результатов данного исследования – включение отрядов Ciconiiformes и Gruiformes вместе с воробьинообразными в надотряд Passerimorphae. При этом в системе Сибли с соавторами отряд Ciconiiformes включает, помимо традиционных представителей этой группы, дневных хищников, ржанкообразных, поганок, гагар, пингвинов, трубноносых и веслоногих.

Одним из очевидных достоинств работы Сибли и Олквиста является ее эволюционность, однако не лишена она и недостатков (напр., Krajewski 1991; Stascraft 1992), в результате чего еще до окончания работы, а также вскоре после выхода книги, в зоологической литературе появилось множество критических публикаций (напр., O'Hara 1991; Harshmann 1994 и ссылки в этих работах). Классификация Сибли с соавторами (Sibley et al. 1988) не стала общепринятой, во многом благодаря тому, что ко времени публикации уже оказалась сильно устаревшей концептуально (O'Hara 1991): начиная с 80-ых годов XX в. простое сходство между организмами (как, например, данные по ДНК-ДНК гибридизации) перестало считаться достаточной основой для установления генеалогии. Критерием родства стало служить только апоморфное (эволюционно продвинутое) сходство, выявить которое на основании ДНК-ДНК гибридизации оказывается невозможным.

Эпоха молекулярных филогений

Первая работа по надотрядной филогении птиц с использованием секвенирования была посвящена сравнительному анализу белка хрусталика α -кристаллина и подтвердила монофилию бескилевых и их сестринские отношения с остальными птицам (Stapel et al. 1984). Исследование последовательностей двух генов мтДНК, а также ядерного гена α -кристаллина показало близость гоацина (*Opisthocomus*) к кукушкам (Hedges et al. 1995), что, в целом, соответствует биохимическим данным (Sibley and Ahlquist 1972, 1973, 1990) и находится в противоречии с Уэтмовской и Штреземанновской системами, в которой гоацин помещался вблизи отряда Galliformes или включался в него.

Молекулярные филогении высших таксонов птиц с использованием секвенирования мтДНК, появившиеся в конце 90-х годов XX столетия, принесли неожиданные результаты. Двумя независимыми коллективами исследователей (на основании последовательности гена цитохрома *b* и всего митохондриального генома) было показано базальное положение воробьиных в филогении

современных птиц (Härlid et al. 1998; Härlid and Arnason 1999; Mindell et al. 1999), что не соответствовало ни традиционным классификациям, ни альтернативной филогении Сибли и Олквиста. В обеих работах использовалось небольшое число таксонов (представители 5 или 7 отрядов), что может служить причиной искажения филогенетического дерева при наличии большого числа гомоплазий; тем не менее, анализ последовательности гена цитохрома *b* для 916 таксонов также показал базальное положение воробьинообразных в филогении современных птиц (Johnson 2001). При этом топология внутри отдельных ветвей филогенетического дерева, построенного на основе мтДНК, оказалась вполне сопоставимой с традиционной таксономией (Mindell et al. 1997).

Одновременно анализ отдельных генов (RAG-1, CHD) ядерной ДНК (Groth and Barrowclough 1999; García-Moreno and Mindell 2000), а также ядерных и митохондриальных генов рРНК (van Tuinen et al. 2000) показал, что наиболее базальное положение в системе современных птиц занимают палеогнаты, а Galliformes и Anseriformes оказались сестринской группой (Galloanseres) по отношению ко всем остальным птицам. Несогласие между митохондриальными и ядерными филогениями вскоре было разрешено: анализ последовательности всей мтДНК для большего числа таксонов с исключением некоторых чрезвычайно быстро эволюционирующих генов привел к традиционной топологии филогенетического дерева, с базальной дихотомией на палеогнат и неогнат (García-Moreno et al., 2003). Подобное разделение Neornithes на Palaeognathae и Neognathae, с делением последних на Galloanseres и Neoaves, является в настоящее время практически общепринятым¹.

Вскоре появилась надежда, что найдена следующая точка бифуркации в филогенетическом дереве птиц. При анализе еще одного ядерного маркера (интрона 7 β -фибриногена) внутри Neoaves удалось выделить две сестринские группы, названные Metaves и Coronaves (Fain and Houde 2004). В Metaves вошли гоацин, козодоеобразные, стрижеобразные, некоторые из традиционных журавлеобразных (мадагаскарские пастушки Mesitornithidae, кару Rhynochetidae, солнечные

¹Сестринские отношения между палеогнатами и неогнатами темнее менее не поддерживаются рядом исследователей (напр., Olson 1985; Houde 1988; Copper and Penny 1997; Feduccia 1999; Woodbury 1998; Brinkmann 2010). В свете этих данных монофилетичность палеогнат и неогнат нам также не кажется очевидной.

цапли *Eurypygidae*), а также голубеобразные, фламинго, поганки и фаэтоны. Все остальные птицы попали в кладу *Coronaves*. Важным следствием подобного деления явилось предположение о множественных параллелизмах среди *Neoaves*, среди которых стоит упомянуть поганок и гагар, турако и гоацина, солнечную цаплю и настоящих цапель, фаэтонов и олуш, нектарниц и колибри, стрижей и ласточек (Fain and Houde 2004).

Несмотря на успехи молекулярной филогенетики в области базальных дихотомий в классе птиц, филогенетические отношения между большинством отрядов долгое время оставались практически неразрешенными. Статистический анализ, проведенный по некоторым генам, даже позволил предположить, что радиация *Neoaves* имела настолько взрывной характер, что точная филогения птиц не может быть установлена на основе молекулярных данных (Poe and Chubb 2004). Такая точка зрения вполне соответствовала мнению палеорнитологов о том, что интенсивная радиация современных групп птиц имела место в очень коротком периоде времени в начале кайнозоя (Feduccia 2003). Йоханссоном с соавторами (Johansson et al. 2001) была предпринята попытка реконструировать филогению «высших наземных птиц» на основании анализа последовательностей медленно эволюционирующих ядерных генов *c-myc* и *RAG-1*. Результаты показали немонофилетичность традиционных ракшеобразных: удода *Upuridae*, древесные удода *Phoeniculidae* и птицы-носороги *Viscerotidae* формируют кладу, родство которой с остальными ракшеобразными не выявлено. Не удалось установить отношения между кукушками и турако *Musophagidae*, а также между подотрядами *Pici* (дятлы, бородастики и туканы) и *Galbulae* (пуховки, якамары) традиционного отряда дятлообразных *Piciformes* (Johansson et al. 2001).

Первое филогенетическое дерево с достаточно хорошим разрешением высших таксонов птиц было получено при анализе 5 ядерных маркеров (*c-myc*; *RAG-1*; интрон 2 миоглобина, интрон 7 β -фибриногена, ген декарбоксилазы). Выяснилось, что разделение *Neoaves* на *Metaves* и *Coronaves* при монофилии *Metaves* поддерживается только включением интрона 7 β -фибриногена (Ericson et al. 2006). Исключение данного гена не поддерживает монофилию *Metaves*. Однако анализ одного только интрона 7 β -фибриногена также не

поддерживает монофилию этой группы, что указывает на тот факт, что филогенетический сигнал для *Metaves*, хотя и слабый, имеется и в других исследованных генах (Ericson et al. 2006). Данная работа показала монофилетичность клады, включающей традиционных стрижеобразных и козодоеобразных, что предполагает вторичность возникновения дневного образа жизни в этой группе птиц. Внутри «*Coronaves*» Эриксоном с соавторами обнаружены три крупных группировки (Рис. 2). Особенный интерес представляет выявление клады «наземных птиц», включающей дневных хищных птиц, кариам, попугаев и т.н. «высших наземных птиц». Монофилетические группы, полученные внутри данной клады, в целом, соответствуют тем, что были получены Йоханссоном с соавторами (Johansson et al. 2001). Данная работа, как и некоторые другие молекулярные данные (напр., Johansson and Ericson 2003; Cracraft et al. 2004), подтвердила монофилию традиционного отряда *Piciformes* (*Pici* + *Galbulae*) и отсутствие близкого родства между *Accipitridae* и *Sagittariidae*, с одной стороны, и *Falconidae*, с другой (Ericson et al. 2006).

Анализ Эриксона с соавторами выявил в составе «*Coronaves*» кладу водных и околоводных птиц, в которую вошли все представители данных экологических групп за исключением поганок, фламинго, фаэтонов и некоторых традиционных «журавлеобразных», т.е. представителей «*Metaves*». Неразрешенное филогенетическое положение в основании этой клады занимают дрофы, кукушки и турако (Ericson et al. 2006). Данный анализ объединяет *Pelecanidae* с некоторыми из традиционных голенастых в составе клады околоводных птиц, а ржанкообразные (*Charadriiformes*) представляют собой монофилетическую группу с неразрешенным положением по отношению к кладам «околоводных» и «наземных» птиц (Рис. 2).

Важным вкладом в развитие филогенетики современных птиц следует считать публикацию первого филогеномного (т.е., основанного на крупной порции генома) исследования ядерной ДНК (Hackett et al. 2008), в основу которого были положены данные по 19 локусам, представляющим собой, в основном, не кодирующие интроны. Примечательно, что, как указывают авторы, ни один из индивидуальных локусов не поддерживает все клады, выявленные в результате группового анализа. Результаты данного исследования в общем

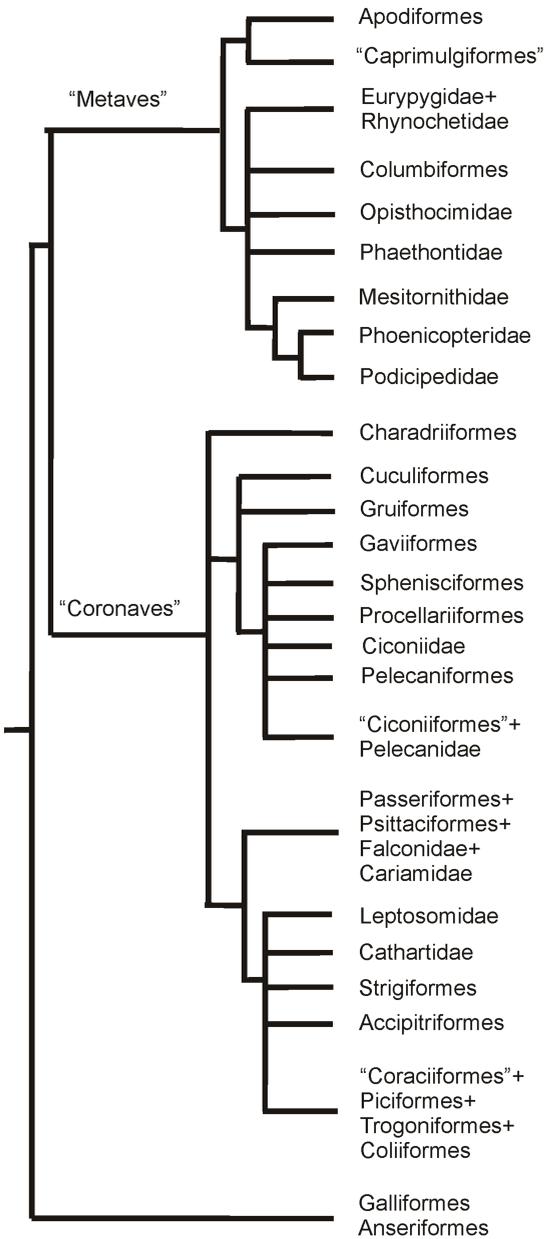


Рис. 2. Упрощенная схема филогенетического дерева современных птиц, полученного Эриксоном с соавторами (Ericson et al., 2006). Ряд клад не показано.

Fig. 2. Simplified scheme of phylogenetic tree of modern birds by Ericson et al. (2006). Not all the nodes are shown.

виде соответствуют филогенетической гипотезе Эриксона с соавторами, но отличаются рядом деталей. Так, сестринской группой воробьинообразных оказались попугаи, а соколиные оказываются сестринской группой к кладе Passeriformes + Psit-

taciformes (см. также Suh et al. 2011); традиционные Coraciiformes оказываются монофилетичны только при включении в них Piciformes, при этом *Leptosomus* помещается в качестве сестринской группы к Coraciiformes s.l. + Piciformes (Hackett et al. 2008). Ржанкообразные по результатам данного исследования – сестринская группа к кладе «наземных» птиц, однако такая топология определяется только геном β -фибриногена. Тем не менее, независимо от точного положения Charadriiformes на кладограмме, ясно, что эта группа не может считаться базальной среди Neoaves (contra Feduccia 1995), что ранее было предположено при анализе митохондриального генома (Paton et al. 2002). На полученном филогенетическом дереве турако, традиционные журавлеобразные, кукушки и дрофы занимают базальное положение по отношению к кладе «околоводных» птиц, но подобная топология, опять же, определяется только геном β -фибриногена (Hackett et al. 2008). Филогенетическое положение гоацина среди «Coronaves» остается неразрешенным.

Примечательно, что в исследовании Хэкетт с соавторами разделение Neoaves на Metaves и Coronaves не получило значимую статистическую поддержку. Авторы предполагают, что монофилия Metaves, поддерживаемая всего двумя локусами в их анализе, может объясняться эффектом притяжения длинных ветвей (Hackett et al. 2008). Отмечено также, что в случае с интроном 7 гена β -фибриногена, не удастся выявить ни одного консервативного участка, общего для всех таксонов, что ставит под большое сомнение надежность выравнивания нуклеотидных последовательностей (Morgan-Richards et al. 2008). Иногда также предполагается, что последовательности интронов (которые, в основном, использовались в работе Хэкетт с соавторами) вообще не подходят для выявления древних эпизодов дивергенций ввиду трудностей с выравниванием в результате множественности инделов в этих участках ДНК (Pratt et al. 2009).

Альтернативная (митохондриальная) филогения

Большинство исследователей сходятся во мнении, что согласованность отдельных филогений должна считаться финальным арбитром в выяснении родственных отношений. В молекулярной филогенетике альтернативным источником

информации выступает митохондриальная ДНК, эволюционирующая быстрее, чем ядерная, и поэтому более чувствительная к применяемым методам анализа. В то же время имеющая простую структуру мтДНК оказывается гораздо лучше изучена, что делает процесс филогенетического анализа значительно более осознанным. Достигнутая согласованность митохондриальных и ядерных филогений в отношении базальных дихотомий *Neornithes* (García-Moreno et al. 2003; Slack et al. 2007), а также продемонстрированная возможность разрешения филогении *Neoaves* на основании митохондриального генома (Gibb et al. 2007), указывают, что мтДНК в филогенетическом анализе птиц не должна играть второстепенную роль.

Исследование Гибба с соавторами (Gibb et al. 2007) выявило разделение *Neoaves* на два ствола: один, включающий воробьинообразных и дятлообразных, и второй – всех остальных птиц. И хотя данная работа показала принципиальную возможность разрешения филогении птиц с помощью мтДНК, такая дихотомия, как и многие другие полученные данные, выглядит сомнительной и не согласуется ни с морфологическими, ни с «ядерными» филогениями. В частности, хищные птицы по результатам данного анализа оказываются парафилетической группой, помещаемой в основании ствола, ведущего к околоводным птицам (пингвинам, трубконосым, гагарам, аистообразным, веслоногим и ракшеобразным). Эти данные позволяют авторам предполагать, что птицы с фенотипом наземного хищника могли быть предками различных морских плотоядных пернатых (Gibb et al. 2007).

В более поздней работе этого же коллектива (Pratt et al. 2009) было увеличено число расшифрованных митохондриальных геномов и изменены техники анализа данных (позволившие, в частности, уменьшить филогенетический шум), в результате чего было достигнуто большее соответствие с филогениями, полученными по другим данным. По результатам этого анализа, наиболее базальное положение в филогении *Neoaves* занимают *Psittaciformes*, а клада *Piciformes* + *Coraciiformes* (поддерживаемая также и данными по ядерной ДНК) представляет собой сестринскую группу ко всем остальным птицам. Воробьиные в данном анализе объединяются с кукушками, при этом сестринской группой к этой кладе являются *Charadriiformes*.

Недавно опубликованная работа Пачеко с соавторами (Pacheco et al. 2011) представляет собой наиболее внушительную попытку реконструкции филогении *Neoaves* на основании мтДНК. Авторы включили в анализ наибольшее на сегодняшний день число митохондриальных геномов (80) и получили довольно любопытные результаты (Рис. 3). В частности, полученные данные свидетельствуют о монофилии традиционного отряда *Falconiformes* (*Falconidae* + *Accipitridae*), что не соответствует другим молекулярным филогениям; кукушки (*Cuculidae*) совершенно неожиданно оказываются либо частью радиации *Caprimulgiformes* + *Apodiformes*, либо сестринской группой к этой кладе. Пачеко с соавторами не удалось однозначно определить положение совообразных и попугаеобразных, однако ими также и не было показано родство попугаев и воробьинообразных, предполагавшееся данными по ядерной ДНК (Hackett et al. 2008; Suh et al. 2011). Возможно, что именно *Strigiformes* представляют собой среди современных птиц ближайших родственников *Psittaciformes* (Pacheco et al. 2011). Как и все другие молекулярные исследования (van Tuinen et al. 2001; Cracraft et al. 2004; Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008), данная работа поддерживает вывод о сестринских отношениях между поганками и фламинго. Примечательно, что Пачеко с соавторами показали сестринские отношения между *Charadriiformes* и *Columbiformes* – положение, поддерживаемое традиционной филогенетикой; воробьиные птицы оказываются сестринской группой по отношению к кладе, включающей ракшеобразных, дятлообразных и трогонов (Рис. 3).

Результаты Пачеко с соавторами, с одной стороны, привлекают своей схожестью с традиционными взглядами на эволюционную историю птиц, но с другой стороны, в этот анализ не было включено множество таксонов неясного филогенетического положения (напр., дрофы, гоацин, курол, турако, грифы Нового Света, все журавлеобразные). Как показывает история молекулярной филогенетики, увеличение числа анализируемых таксонов, в особенности, когда речь идет о выяснении филогении групп высокого таксономического ранга, может оказывать существенное влияние на топологию получаемого дерева. Не приходится сомневаться, что включение в анализ всех вышеупомянутых таксонов сильно исказит полученную картину.

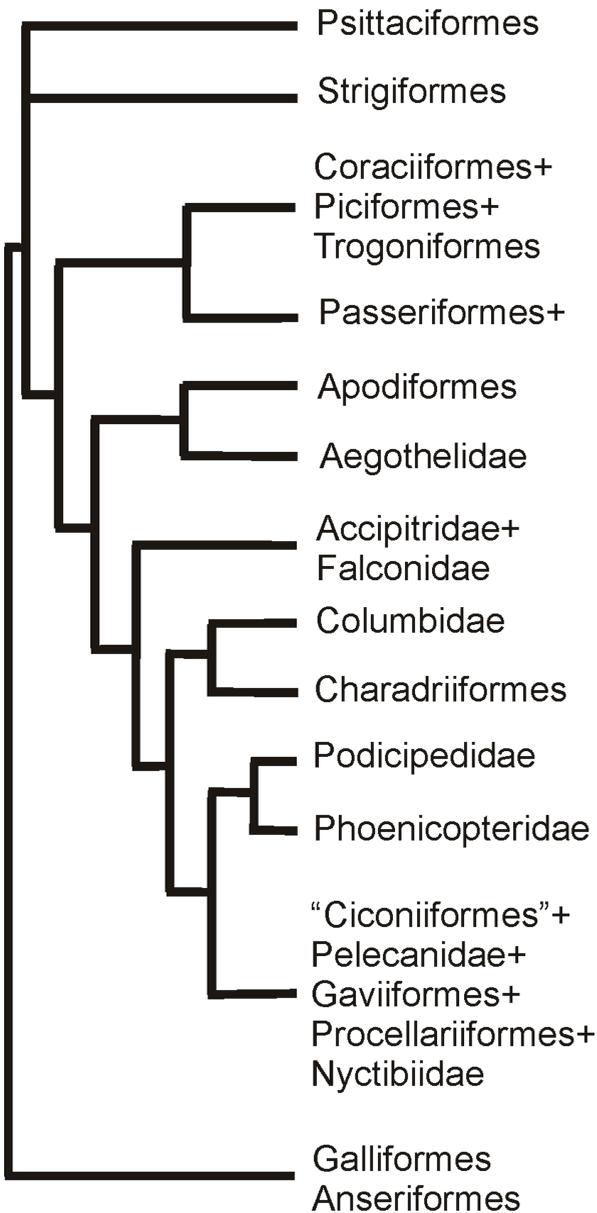


Рис. 3. Упрощенная схема филогенетического дерева современных птиц, полученного Пачеко с соавторами (Pacheco et al., 2011) в программе MrBayes. Клады с апостериорной вероятностью менее 0.9 и ряд клад с более высокой апостериорной вероятностью не показаны.

Fig. 3. Simplified scheme of phylogenetic tree of modern birds obtained by Pacheco et al. (2011) using MrBayes software. Nodes with posterior probability below 0.9 and some nodes with higher posterior probability are collapsed.

Один из полученных Пачеко с соавторами результатов заключается в том, что разные участки митохондриального генома и у разных таксонов эволюционируют с разной скоростью (Pacheco et al. 2011). Вероятно, более пристальное внимание к подобным особенностям изменения генома во времени должно учитываться в значительно большей степени в филогенетических исследованиях ближайшего будущего. В настоящее время наибольшие надежды молекулярные филогенетики возлагают на так называемые редкие геномные изменения (РГИ) – всевозможные преобразования в структуре ДНК, вероятность независимого возникновения которых у неродственных таксонов считается исчезающе малой. К таким изменениям относятся, в частности, перестройки последовательности генов в цепочке ДНК, а также вставки транспозонов, потери или вставки интронов, дупликация генов и др. Недавнее исследование последовательностей ядерной ДНК, послуживших исходными данными для работы Хэкетт с соавторами (Hackett et al. 2008), и выполненное тем же коллективом исследователей (Han et al. 2011), представило любопытные результаты: оказалось, что распределение РГИ (в основном, вставок мобильных элементов) на полученном Хэкетт с соавторами дереве практически лишено гомоплазий. И хотя эти данные существенно поддерживают филогенетическую гипотезу, полученную при анализе ядерной ДНК, необходимо иметь в виду, что большинство из найденных РГИ являются синапоморфиями относительно недавно дивергировавших групп (уровня семейства; Han et al. 2011) и поэтому мало что говорят о надотрядных взаимоотношениях.

Необходимо обратить внимание на еще одну проблему при построении молекулярных филогений. На сегодняшний день очевидно, что филогенетические деревья, построенные по отдельным маркерам (gene trees), могут не совпадать и часто не совпадают между собой и с реальным филогенетическим (т.н. организменным, species tree) деревом. При этом особенно важно, что при определенной длине ветви наиболее вероятные генные деревья статистически будут иметь тенденцию отличаться от организменного дерева (Degnan and Rosenberg 2006). Это означает, что увеличение числа маркеров, по которым построена филогения, не только не приведет к соответствию генных и организменного деревьев, но при наличии доста-

точно коротких ветвей (т.н. «аномальной зоны» в филогении) согласованное дерево заведомо будет отличаться от организменного. И поскольку предполагается, что в основании филогенетического дерева *Neoaves* лежит множество коротких ветвей (e.g. Poe and Chubb 2004; Chojnowski et al. 2008), весьма вероятно, что получение реального организменного дерева при помощи поиска соответствия между отдельными генными деревьями приведет к ложным результатам. В данной ситуации нельзя исключать, что истинная генеалогия таксонов может соответствовать филогении отдельных генов, но не обязательно согласованным деревьям, полученным на основе анализа больших порций генома.

Морфологические филогении в эпоху кладизма

Среди современных биологов широко распространено мнение о приоритете молекулярных филогений над морфологическими, вплоть до полного отрицания необходимости использования морфологических признаков в филогенетике. При этом защитники морфологии обычно указывают на необходимость включения в филогенетическое дерево ископаемых организмов, для абсолютного большинства из которых молекулярные маркеры недоступны. В филогенетике птиц имеется несколько примеров, когда ископаемые группы можно рассматривать в качестве связующего звена между заметно дивергировавшими современными группами. Так, например, современные гусе- и курообразные довольно сильно различаются в строении посткраниального скелета, но примитивные палеогеновые курообразные *Gallinuloididae* имели посткраниальный скелет, более сходный с таковым гусеобразных (Mayr 2008a). Объединение поганок и фламинго противоречит традиционной морфологии, но поддерживается рядом независимых митохондриальных и ядерных маркеров (van Tuinen et al. 2001; Stacraft et al. 2004; Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008; Pacheco et al. 2011). При этом ископаемое палеоген-неогеновое семейство околотовных птиц *Palaelodidae* рассматривается как промежуточное между поганками и фламинго (Mayr 2004): палелодиды в общих чертах сходны с фламинго, но отличаются укороченными задними

конечностями, демонстрирующими приспособления к плаванию, и генерализованным строением черепа. Среди других примеров переходных ископаемых групп можно упомянуть олигоценовую *Turipax*, промежуточную между ржанкообразными и трехперстками (Mayr 2008a), и, таким образом, поддерживающую отнесение трехперсток к *Charadriiformes* (Stacraft et al. 2004; Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008).

Роль морфологической филогенетики как источника независимой проверки молекулярных филогений также достаточно важна. Защитники морфологии отмечают, что вряд ли в ближайшее время молекулярная филогенетика достигнет такого уровня, что перестанет нуждаться в морфологической основе для сравнения. Первая кладистическая филогения птиц, основанная на синапоморфиях и предложенная Крэкэрфтом (Stacraft 1988), имела небольшие расхождения с традиционной классификацией: так, *Ardeidae* оказались обособлены от остальных *Ciconiiformes*, а *Falconiformes* и *Strigiformes* оказались сестринскими группами. Важно добавить, что некоторые таксоны (напр., птицы-мыши, турако) были исключены Крэкэрфтом из анализа. Примечательна попытка подвергнуть филогенетическому анализу мускулатуру задних конечностей птиц (McKittrick 1991). В результате проведенного анализа базальное положение среди *Neornithes* заняла клада, включающая гоацина, кукушкообразных и голубей. В целом, полученное согласованное дерево демонстрирует полное несоответствие как традиционным классификациям, так и современным представлениям о филогении птиц.

Особого внимания заслуживает филогения птиц, полученная в результате кладистического анализа 71 остеологического признака, нацеленного на выяснение родственных связей отдельных групп гусеобразных (Ericson 1997). На полученном филогенетическом дереве курообразные занимают привычное положение, однако гусеобразные, фламинго и традиционные аистообразные представляют собой сестринскую группу по отношению к ржанкообразным – при этом обе клады занимают терминальное положение в составе *Neoaves*², а филогенетическое положение

²Любопытно, что недавнее кладистическое исследование остеологии, нацеленное на установление филогенетического положения ископаемых ложнозубых птиц *Odontopterygiformes*, также не показало монофилию *Galloanseres* (Bourdon 2011; но см. Mayr 2011a).

остальных групп остается неразрешенным (Ericson 1997).

Более позднее исследование 148 признаков (Mayr and Clarke 2003) показало, что с помощью морфологических данных можно показать монофилетичность Galloanseres и Neoaves. По результатам данной работы традиционные отряды журавлеобразных и аистообразных оказались немонофилетичны (что также следует из молекулярных данных), а совы стали частью адаптивной радиации дневных хищных птиц (включая Cathartidae). Кроме того, данный анализ указывает на возможную близость попугаев и птиц-мышей, турако и кукушек, а также гоацина и кариам. Большинство клад, выделенных в данной работе, получило слабую статистическую поддержку (Mayr and Clarke 2003).

Попытка проанализировать филогению высших наземных птиц была предпринята А. Мэйнголдом (Manegold 2005), в основном, на остеологическом материале. На полученном филогенетическом дереве воробьинообразные, дятлообразные и удообразные помещаются в качестве сестринской группы ракшеобразных, базальнее на дереве располагаются трогоны, козодоеобразные + стрижеобразные, попугаи + дневные хищники и совы, а также птицы-мыши + кукушкообразные (включая гоацина). И хотя такая гипотеза не соответствует молекулярным данным, некоторые результаты явно заслуживают внимания: например, сближение курола (*Leptosomus*) с козодоеобразными и птиц-мышей – с кукушкообразными.

Б. Лайвизи и Р. Цуси (Livezey and Zusi 2006, 2007) была предпринята беспрецедентная попытка проанализировать огромное количество морфологических (большей частью, остеологических) признаков для реконструкции филогении птиц. По причине включения в анализ огромного числа признаков (почти 3000) данная работа обычно рассматривается многими молекулярными филогенетиками как манифестация морфологической филогенетики птиц: практически в любой публикации по молекулярной филогении птиц, опубликованной после 2007 г., имеются ссылки на т.н. «морфологические данные», представленные в таком случае исключительно филогенией Лайвизи и Цуси. К сожалению, филогенетическая гипотеза упомянутых авторов имеет немного общего с современными представлениями о филогении

птиц, что, несомненно, указывает на тот факт, что простое увеличение числа используемых признаков не обязательно приводит к корректной филогении (Wägele 2004; Mayr 2008b). Данный анализ, в большинстве случаев, поддержал традиционные Уэтморовские представления о системе птиц и не выявил множества групп, полученных на основе независимых молекулярных данных (напр., объединение поганок и фламинго, сближение Aegothelidae с традиционными Apodiformes, отнесение трехперсток к ржанкообразным и др.). В филогении Лайвизи и Цуси совообразные оказываются сестринской группой ко всем дневным хищникам (включая Cathartidae), а гагары и поганки объединяются в кладу, базальную по отношению к пингвинам и трубконосым. Подробнее о несоответствии результатов Лайвизи и Цуси другим данным см. у Г. Майра (Mayr 2008b).

Таким образом, три, в общем независимых набора данных (ядерная ДНК, митохондриальная ДНК и морфология) на сегодняшний день предлагают три весьма слабо согласующихся филогенетических дерева, не оправдывая уверенность многих орнитологов в том, что в ближайшем будущем проблема корректного отображения филогении птиц будет разрешена. На сегодняшний день кажется преждевременным отдавать приоритет какой-нибудь одной из имеющихся гипотез (например, ядерной), хотя бы из соображений того, чтобы минимизировать изменения в классификации в будущем, весьма вероятные в связи с получением новых данных. Недавно попытку суммировать имеющиеся данные по филогении Neoaves предпринял Г. Майр (Mayr 2011b). В этой работе читатель также может найти обзор публикаций по отдельным частям филогенетического дерева птиц, которые, ввиду ограниченного объема статьи, мы здесь не упоминаем. Майр предложил название Aequornithes для группировки околоводных птиц, включающей гагар, пингвинов, трубконосых, веслоногих и голенастых. Большинство из опубликованных работ с некоторыми вариациями поддерживают монофилию этой клады, хотя ее точный состав остается неясным (так, вызывают вопросы родственные отношения фазанов). Также он предложил название Picosogastiae для группировки, включающей ракшеобразных и дятлообразных птиц (Mayr 2011b), посчитав филогенетические отношения внутри этой клады установленными.

Одной из наиболее явных клад среди Neoaves являются Strisores (Mayr 2011b), включающие традиционных представителей козодоеобразных и стрижеобразных. Точное положение многих групп остается неясным.

Компромиссная классификация птиц

Современный прогресс в филогенетике уже привел к перестройке традиционной Уэтморвской системы птиц. К сожалению, точное филогенетическое положение большинства групп до сих пор остается неустановленным (Mayr 2011b), а предложенная классификация Лайвизи и Цуси (Livezey and Zusi, 2007) отражает лишь одну из точек зрения, скорее всего, далекую от реальности (Mayr 2008b). Случай с исследованием Лайвизи и Цуси (Livezey and Zusi, 2007), как и с филогенией, построенной по миологическим данным (McKittrick 1991), показывает, что бездумное кодирование морфологических признаков не может дать удовлетворительных результатов (напр., Wägele 2004). В то же время современные классификации, используемые в практических руководствах по орнитологии и региональных сводках, зачастую отражают результаты, полученные при анализе ядерной ДНК и не учитывают альтернативных точек зрения. В данной ситуации кажется необходимым предложить компромиссную систему птиц, т.е. такую, которая бы одновременно учитывала новейшие достижения филогенетики (как молекулярной, так и морфологической) и при этом оставалась бы относительно толерантной к новым данным³. Поскольку на современном уровне знаний устойчивая филогенетическая классификация птиц не может быть построена, кажется, что единственной системой, отвечающей изложенным выше требованиям, может быть ранговая классификация, залогом устойчивости которой должно стать минимальное число делений. Ниже предлагается такая классификация птиц, построенная с учетом современных представлений о родственных связях отдельных таксонов. Данная классификация поддерживается остеологическими данными, которые здесь не приводятся

из-за ограниченного объема статьи. Как показывает практика, остеология лучше, чем другие морфологические признаки отражает филогению крупных таксонов птиц.

Необходимо сделать несколько комментариев относительно предлагаемой классификации. Мы, в целом, согласны с точкой зрения У. Бока (Bock 1977), что филогения и классификация имеют разное назначение и, следовательно, могут быть относительно независимы. Система, в нашем понимании, может отличаться от генеалогии настолько, насколько это необходимо, чтобы соответствовать эволюционной парадигме (см. Zander 2011). Несомненно, что при построении надотрядной классификации современных птиц должна учитываться только генеалогия, поскольку сходство между отрядами чрезвычайно мало и полностью перекрывается отличиями. Совсем по-другому обстоит дело с таксонами более низкого ранга. Для птиц наиболее надежные из группировок надродового уровня – семейства, однако классификация, представляющая собой простое перечисление семейств, недостаточна. На наш взгляд, основой классификации должен быть следующий иерархический уровень (отряда), представляющий собой первичное обобщение наших представлений об эволюции семейств. На уровне ниже отряда эволюционные преобразования морфологического типа еще могут быть прослежены, поскольку между различными семействами внутри отряда обычно отмечается довольно сильное сходство. Большинство из традиционных отрядов птиц приблизительно соответствуют филогенетическим линиям, что позволяет строить довольно надежную «отрядную» классификацию. Придавая ранг отряда обособленным группировкам, мы не считаем, что все они соответствуют единому уровню ветвления на филогенетическом дереве или отражают единый процесс адаптивной радиации; кроме того, деление птиц на отряды не может быть основано на наличии какого-то общего основания, которое попросту нельзя обнаружить.

Из-за ограниченного объема статьи нет возможности обсудить большую часть публикаций,

³Е.А. Кобликом (2001а, б) ранее также была предложена компромиссная система птиц, объединяющая традиционные представления и, в основном, данные по ДНК-ДНК-гибридизации. От Уэтморвской системы она отличается, в частности, широкой трактовкой отряда страусообразных, а также выделением в отдельные отряды трехперсток, грифов Нового Света, фламинго и рябков. Данная система получила дальнейшее развитие в работах В.С. Жукова (2004), который также принял отрядный ранг для удонов.

посвященных систематике отдельных групп птиц. Ссылки на работы, поддерживающие монофилию отдельных их групп и филогенетическое положение ряда проблематичных таксонов (принимаемое при построение данной классификации) можно найти в работе Майра (Maug 2011b). Монофилия большинства из принимаемых нами отрядов поддерживается молекулярными данными, большая часть – также и морфологическими (включая наши данные). Однако в ряде случаев мы разбиваем предположительно монофилетические таксоны (напр., Palaeognathae, Ciconiiformes + Pelecaniformes, а также Caprimulgiformes + Apodiiformes, Piciformes + Coraciiformes) на ряд мелких отрядов в соответствии со степенью анагенетического сходства.

Систематическое положение некоторых таксонов требует обсуждения. Особый интерес представляет систематическое положение турако (Musophagiformes). Ядерная ДНК указывает на принадлежность их к кладе, включающей околотовных птиц, журавлеобразных и кукушек (Hackett et al. 2008). Турако, действительно, существенно отличаются от кукушек строением скелета: в частности, они имеют совершенно отличный тарзометатарзус и коракоид (но сходны морфологией локтевой кости запястья – Hughes 2000). Среди возможных родственников турако следует считать гоацина. Родство турако и гоацина поддерживается палеонтологическими (Olson 1992) и морфологическими данными (напр. Зиновьев 2007; Hughes 2000, Korzun et al. 2003 и ссылки в этих работах). В то же время некоторые молекулярные данные сближают гоацина и кукушек (Hedges et al. 1995; Mindell et al. 1997), однако в первой работе турако не были включены в анализ (как и ряд других возможных родственников гоацина), а результаты второй работы основаны только на одном гене – 12S рДНК. Не позволило выявить родственные отношения гоацина молекулярными методами и увеличение числа таксонов (Sorenson et al. 2003).

Кукушки по ядерным генам оказываются членами той же клады, что и турако (Hackett et al. 2008), однако данные митохондриальной ДНК сближают их с Caprimulgiformes (Pacheco et al., 2011). Морфологическое сходство между турако и кукушками очень невелико (напр., Berger 1960): клада Cuculidae + Musophagidae получила слабую поддержку в исследовании Лайвизи и Цуси

(Livezey and Zusi 2007) – малоинформативном с точки зрения филогении (Maug 2008b), но показательным с точки зрения общего сходства. Лайвизи и Цуси отмечают, что отличия между турако и кукушками, отмеченные Берджером (Berger 1960), имеют гомопластичную природу. Это, действительно, так, если рассматривать турако и кукушек отдельно от других таксонов; сравнение же их с другими таксонами может выявить гомологичность многих кажущихся гомоплазий. Мы склонны сближать кукушек с «козодоеобразными» (см. также Pacheco et al. 2011), с примитивными представителями которых (напр., *Podargus*) они имеют очень сходный скелет (наши данные).

Систематическое положение курола (*Leptosomus*) также остается неясным. Традиционно помещаемый в отряд Coraciiformes, курола демонстрирует существенные отличия от ракш (Корзун 1988; Зеленков 2007; Stacraft 1971; Burton 1984; Maug 2008c). Молекулярные данные (Hackett et al. 2008) помещают его в качестве сестринской группы к кладе, включающей трогонов, ракшеобразных и дятлообразных. Однако морфологически курола гораздо более сходна с Cuculiformes (наши данные) и близкими им «козодоеобразными» (Manegold 2005). Из «козодоеобразных», наибольшее сходство отмечается с *Podargus* (наши данные). По нашему заключению, курола представляет часть радиации примитивных наземных птиц (к которым, в частности, относятся кукушки), давших начало «козодоеобразным» и совообразным. Кажется уместным вернуть его в состав Cuculiformes.

Монофилия традиционного отряда ракшеобразных не поддерживается молекулярными исследованиями, по результатам которых сестринской группой Coraciiformes (исключая Bucerotiformes) оказываются Piciformes (Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008). Подобная точка зрения не находит поддержки в морфологических исследованиях филогении, которые или объединяют Piciformes с Bucerotiformes (см. Maug 2011b), или поддерживают кладу Bucerotiformes + остальные Coraciiformes (Livezey and Zusi 2007). Подобные результаты, несомненно, являются результатом оптимизации большого числа признаков с низкой вероятностью гомологии и не должны рассматриваться в качестве доказательства неспособности восстановить надотрядную филогению морфологическими методами. Так, предлагаемая А.В.

Зиновьевым (2008) схема эволюции типов конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы указывает на базальное положение *Vucerotiformes* по отношению к остальным *Coegasiiformes* и *Piciformes*, что соответствует молекулярным данным и подтверждается нашим исследованием остеологии (синапоморфии без учета оптимизации; наши данные). Как было показано недавно на представителях семейства *Phalacrocoracidae* (Holland et al. 2010), проблемы с реконструкцией филогении на морфологических данных могут быть вызваны параллельной согласованной эволюцией комплексов признаков. Сходные преобразования в строении скелета были отмечены нами для таких неблизкородственных групп, как воробьиные и курообразные (Зеленков 2011). Параллельные преобразования такой сложной морфологической структуры, как плечевой сустав, были показаны ранее для тинаму, курообразных и колибри (Карху 1993).

В предлагаемой классификации для каждого отряда приведены входящие в его состав семейства. Парафилетические семейства также указываются, поскольку родственные отношения внутри отрядов не составляют предмет настоящей работы. В классификацию включены ископаемые семейства, за исключением тех, что требуют выделения в отдельные отряды (например, *Gastornithiformes*, *Odontopterygiformes*), а также тех, систематическое положение которых ввиду плохой изученности остается неясным.

NEORNITHES

Apterygiformes (Apterygidae)

Rheiformes (Rheidae)

Casuariiformes (Casuariidae, Dromaiidae)

Struthioniformes (Struthionidae)

Tinamiformes (Tinamidae)

Galliformes (†Gallinuloididae, †Paraortygidae, †Quercymegapodiidae, †Sylviornithidae, Megapodiidae, Cracidae, Phasianidae, Numididae, Meleagrididae, Tetraonidae, Odontophoridae)

Anseriformes (†Presbyornithidae, Anhimidae, Anseranatidae, Anatidae)

Podicipediformes (Podicipedidae)

Phoenicopteriformes (†Palaelodidae, Phoenicopteridae)

Ardeiformes (†Xenerodiopidae, Ardeidae)

Ciconiiformes (Threskiornithidae, Ciconiidae)

Balaenicipitiformes (Balaenicipitidae, Scopidae)

Pelecaniformes (†Plotopteridae, Pelecanidae, Fregatidae, Sulidae, Anhingidae, Phalacrocoracidae)

Sphenisciformes (Spheniscidae)

Gaviiformes (Gaviidae)

Phaethontiformes (†Prophaethontidae, Phaethontidae)

Procellariiformes (†Diomedeoididae, Diomedidae, Procellariidae, Pelecanoididae, Hydrobatidae)

Gruiformes (†Messelornithidae, †Parvigruidae, †Geranoididae, †Eogruidae, †Ergilornithidae, Otididae, Gruidae, Aramidae, Psophiidae, Rallidae, Heliornithidae)

Eurypigiformes (Eurypigidae, Rhynchotidae)

Charadriiformes (Turnicidae, Jacanidae, Rostratulidae, Dromadidae, Haematopodidae, Ibidorhynchidae, Recurvirostridae, Burhinidae, Glareolidae, Charadriidae, Scolopacidae, Thinocoridae, Chionididae, Stercorariidae, Laridae, Rynchopidae, Alcidae)

Columbiformes (Columbidae, Pteroclididae)

Musophagiformes (Opisthocomidae, Musophagidae)

Cuculiformes (Mesitornithidae, Leptosomidae, Cuculidae)

Steatornithiformes (Steatornithidae)

Podargiformes (Podargidae)

Apodiformes (†Eocypselidae, †Aegialornithidae, †Jungornithidae, Aegothelidae, Hemiprocidae, Trochilidae, Apodidae)

Strigiformes (†Sophiornithidae, †Protostrigidae, †Heterostrigidae, †Ogygopterygidae, †Palaeoglaucidae, Tytonidae, Strigidae)

Nyctibiiformes (Nyctibiidae)

Caprimulgiformes (†Archaeotrogonidae, Caprimulgidae)

Cariamiformes (†Phorusrhacidae, †Idiornithidae, †Bathornithidae, †Ameghinornithidae, †Salmiidae, Cariamidae)

Accipitriformes (†Teratornithidae, †Horusornithidae, Cathartidae, Sagittariidae, Pandionidae, Accipitridae)

Falconiformes (Falconidae)

Psittaciformes (†Quercypsittidae, Psittacidae)

Passeriformes (Oscines, Suboscines)

Coliiformes (†Sandcoleidae, †Chascacoliidae, †Selmidae, Coliidae)

Trogoniformes (Trogonidae)

Bucerotiformes (Bucerotidae, Upupidae, Phoeniculidae)

Piciformes (†Sylphornithidae, Bucconidae, Galbulidae, Rhamphastidae, Capitonidae, Indicatoridae, Picidae)

Coraciiformes (†Primobucconidae, †Eocoraciidae, †Geranopteridae, Brachypteraciidae, Coraciidae, Meropidae, Alcedinidae, Todidae, Momotidae)

БЛАГОДАРНОСТИ

Данная работа не могла быть выполнена без долговременной помощи и всесторонней поддержки моего учителя Е.Н. Курочкина. Автор также благодарен организаторам за приглашение принять участие в конференции «Проблемы биологической систематики» и персонально А.О. Аверьянову за предложение выступить с докладом о современном состоянии систематики высших таксонов птиц. Замечания Е.Н. Курочкина, Е.А. Коблика, А.В. Зиновьева и Ф.Я. Дзержинского позволили существенно улучшить текст и содержание статьи; в то же время за все возможные недостатки обзора и предложенной системы полностью ответственен автор. Работа поддержана грантом РФФИ № 10-04-00575 и проектом «Сравнительный анализ морфологических, палеонтологических и молекулярно-генетических данных по филогении и систематике основных групп позвоночных и беспозвоночных животных» Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Примечание:

Уже после того как была подготовлена данная статья, вышло несколько важных публикаций по макрофилогении птиц. Набholz с соавторами (Nabholz B., Künstner A., Wang R., Jarvis E.D., Ellegren H. 2011. Dynamic evolution of base composition: causes and consequences in avian phylogenomics. *Molecular Biology and Evolution*, 28(8): 2197–2210) с помощью новейших технологий секвенировали последовательности 1995 генов для девяти видов птиц и показали, что даже существенное увеличение объема данных не решает проблему несоответствия отдельных генных деревьев. Близкое родство попугаев к воробьиным птицам удалось показать только при использовании определенных моделей молекулярной эволюции. Другой коллектив авторов (Wang N., Braun E.L., Kimball R.T. 2012. Testing hypotheses about the sister group of the Passeriformes using an independent 30-locus data set. *Molecular Biology and Evolution*, 29(2): 737–750) исследовал то, какая группа является сестринской для воробьинообразных. В большинстве предпринятых анализов такой группой опять же оказались попугаи, но в некоторых – также птицы-мыши, положение которых оказалось крайне неустойчивым. Филогения на основании 1500 локусов (в работе Хэкетт с соавторами было секвенировано 19) также показала родство воробьинообразных и по-

пугаев, а также Phaethontidae и Eurypygidae, Otididae и Musophagidae, в то время как сестринские отношения между соколиными и ястребиными не были выявлены (McCormack J.E., Harvey M.G., Faircloth B.C., Crawford N.G., Glenn T.C., Brumfield R.T. 2013. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. *PLoS ONE*, 8(1): e54848). П. Эриксон (Ericson P.G.P. 2012. Evolution of terrestrial birds in three continents: biogeography and parallel radiations. *Journal of Biogeography*, 39: 813–824) выявил три монофилетические группировки птиц, произошедшие на трех южных континентах. Его таксон Australavis включает воробьинообразных и попугаеобразных; таксон Afroaves включает современных ракшеобразных, дятлообразных, сов, ястребообразных, трогонов, птиц-мышей и курола; неназванная южноамериканская ветвь объединяет кариам и соколиных.

ЛИТЕРАТУРА

- Зеленков Н.В. 2007.** Строение и возможный путь эволюционного формирования лапы дятлообразных (Aves: Piciformes). *Палеонтологический журнал*, 2007(3): 56–63.
- Зеленков Н.В. 2011.** Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц). *Зоологический журнал*, 90(7): 883–890.
- Зиновьев А.В. 2007.** Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (Aves: Cuculiformes): сценарий адаптивной эволюции. *Зоологический журнал*, 86(10): 1250–1258.
- Зиновьев А.В. 2008.** Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис. *Зоологический журнал*, 87(2): 197–205.
- Жуков В.С. 2004.** Хронологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Аналитический обзор. ГИИТБ, ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, 182 с.
- Карху А.А. 1993.** Конвергенция в строении плечевого сустава колибри, курообразных и тинаму. В кн: Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов (Ред.). Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Труды Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Магариф, Казань: 118–132.
- Коблик Е.А. 2001а.** Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). Издательство МГУ, Москва: Ч. 1. 384 с.; Ч. 2. 400 с.; Ч. 3. 360 с.; Ч. 4. 384 с.
- Коблик Е.А. 2001б.** Систематика птиц: некоторые итоги и перспективы. В кн: Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов (Ред.). Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Труды Международной конференции «Актуальные проблемы

- изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Магариф, Казань: 132–149.
- Корзун Л.П. 1988.** К вопросу о трофических адаптациях древесных птиц. Ключевая пищевая адаптация эндемичных мадагаскарских ракшевых (Brachypteraciidae и Leptosomatidae). *Зоологический журнал*, **67**(4): 589–599.
- Курочкин Е.Н. 1993а.** Основные этапы эволюции класса птиц. Автореферат диссертации доктора биологических наук. Палеонтологический институт РАН, Москва, 64 с.
- Курочкин Е.Н. 1993б.** [Рецензия на] Ch.G. Sibley, J.E. Ahlquist "Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution". *Зоологический журнал*, **72**(4): 150–154.
- Курочкин Е.Н. 2006.** Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц. *Зоологический журнал*, **85**(3): 283–297.
- Beddard F.E. 1898.** The structure and classification of birds. Longmans, Green, and Co., London, New York and Bombay, 548 p.
- Berger A.J. 1960.** Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. *The Wilson Bulletin*, **72**(1): 60–103.
- Bock W.J. 1977.** Foundations and methods of evolutionary classification. In: M.K. Hecht, P.C. Goody and B.M. Hecht (Eds.). Major patterns in vertebrate evolution. Plenum Press, New-York: 851–895.
- Bourdon E. 2011.** The pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) and their bearing on the early evolution of modern birds. In: G. Dyke and G. Kaiser (Eds.). Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds. John Wiley and Sons, Ltd., London: 209–234.
- Brinkmann J. 2010.** Vergleichende Untersuchungen an der Hinterextremität palaeognather Vögel in Hinblick auf deren phylogenetische Systematik. Unpublished PhD thesis. Eberhard Karls Universität, Tübingen. 502 p.
- Burton P.J.K. 1984.** Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. *Zoological Series*, **47**: 331–443.
- Chiappe L.M. and Dyke G.J. 2002.** The Mesozoic radiation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 91–124.
- Chojnowski J.L., Kimball R.T. and Braun E.L. 2008.** Introns outperform exons in analyses of basal avian phylogeny using clathrin heavy chain genes. *Gene*, **410**: 89–96.
- Cooper A. and Penny D. 1997.** Mass survival of birds across the cretaceous-tertiary boundary: molecular evidence. *Science*, **275**(5303): 1109–1113.
- Cracraft J. 1971.** The relationships and evolution of the rollers: families Coraciidae, Brachypteraciidae, and Leptosomatidae. *The Auk*, **88**(4): 723–752.
- Cracraft J. 1988.** The major clades of birds. In: M.J. Benton (Ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Clarendon Press, Oxford: 333–355.
- Cracraft J. 1992.** [Review of] Phylogeny and classification of birds. By Charles G. Sibley and Jon E. Ahlquist. *Molecular Biology and Evolution*, **9**(1): 182–186.
- Cracraft J., Barker F.K., Braun M.J., Harshman J., Dyke G.J., Feinstein J., Stanley S., Cibois A., Schikler P., Beresford P., García-Moreno J., Sorenson M.D., Yuri T. and Mindell D.P. 2004.** Phylogenetic relationships among modern birds. In: J. Cracraft and M.J. Donoghue (Eds.). Assembling the tree of life. Oxford University Press, New-York: 468–489.
- Degnan J.H. and Rosenberg N.A. 2006.** Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLoS Genetics*, **2**(5): e68.
- Ericson P.G.P. 1997.** Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **121**(4): 429–483.
- Ericson P.G.P., Anderson C.L., Britton T., Britton T., Elzanowski A., Johansson U.S., Kallersjo M., Ohlson J.I., Parsons T.J., Zuccon D. and Mayr G. 2006.** Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, **2**(4): 543–547.
- Fain M.G. and Houde P. 2004.** Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution*, **58**(11): 2558–2573.
- Feduccia A. 1995.** Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science*, **267**: 637–638.
- Feduccia A. 1999.** The origin and evolution of birds. 2nd ed. Yale Univ. Press, New Heaven and London, 466 p.
- Feduccia A. 2003.** 'Big bang' for tertiary birds? *Trends in Ecology and Evolution*, **18**(4): 172–176.
- García-Moreno J. and Mindell D.P. 2000.** Rooting a phylogeny with homologous genes on opposite sex chromosomes (gametologs): a case study using avian CHD. *Molecular Biology and Evolution*, **17**(12): 1826–1832.
- García-Moreno J., Sorenson M.D. and Mindell D.P. 2003.** Congruent avian phylogenies inferred from mitochondrial and nuclear DNA Sequences. *Journal of Molecular Evolution*, **57**(1): 27–37.
- Gibb G.C., Kardailsky O., Kimball R.T., Brown E.L. and Penny D. 2007.** Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations. *Molecular Biology and Evolution*, **24**(1): 269–280.
- Groth J.G. and Barrowclough G.F. 1999.** Basal divergences in birds and the phylogenetic utility of the nuclear RAG-1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **12**(2): 115–123.
- Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K.-L., Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt C.C. and Yuri T. 2008.** A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, **320**(5884): 1763–1768.
- Han K.-L., Braun E.L., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun M.J., Chojnowski J.L., Hackett S.J.,**

- Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt C.C. and Yuri T. 2011.** Are transposable element insertions homoplasy free?: an examination using the avian tree of life. *Systematic Biology*, **60**(3): 375–386.
- Härliid A. and Arnason U. 1999.** Analyses of mitochondrial DNA nest ratite birds within the Neognathae: supporting a neotenuous origin of ratite morphological characters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**(1416): 305–309.
- Härliid A., Janke A. and Arnason U. 1998.** The complete mitochondrial genome of *Rhea americana* and early avian divergences. *Journal of Molecular Evolution*, **46**(6): 669–679.
- Harshman J. 1994.** Reweaving the tapestry: what can we learn from Sibley and Ahlquist (1990)? *Auk*, **111**(2): 377–388.
- Hedges S.B., Simmons M.D., van Dijk M.A.M., Caspers G.-J., de Jong W.W. and Sibley C.G. 1995.** Phylogenetic relationships of the hoatzin, an enigmatic South American bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**(25): 11662–11665.
- Holland B.R., Spencer H.G., Worthy T.H. and Kennedy M. 2010.** Identifying cliques of convergent characters: concerted evolution in cormorant and shags. *Systematic Biology*, **59**(4): 433–445.
- Houde P. 1988.** Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club.
- Hughes J.M. 2000.** Monophyly and phylogeny of cuckoos (Aves, Cuculidae) inferred from osteological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **130**: 263–307.
- James F.C. and Pourtless J.A. 2009.** Cladistics and the origin of birds: a review and two new analyses. *Ornithological Monographs*, **66**: 1–78.
- Johansson U.S. and Ericson P.G.P. 2003.** Molecular support for a sister group relationship between Pici and Galbulae (Piciformes sensu Wetmore 1960). *Journal of Avian Biology*, **34**(2): 185–197.
- Johansson U.S., Parsons T.J., Irestedt M. and Ericson P.G.P. 2001.** Clades within the ‘higher land birds’, evaluated by nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **39**(1): 37–51.
- Johnson K.P. 2001.** Taxon sampling and the phylogenetic position of Passeriformes: evidence from 916 avian cytochrome b sequences. *Systematic Biology*, **50**(1): 128–136.
- Korzun L.P., Erard C., Gasc J.-P. and Dzerzhinsky F.J. 2003.** Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing. *Ostrich*, **74**(1–2): 48–57.
- Krajewski C. 1991.** [Review of] Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. *Auk*, **108**(4): 987–990.
- Livezey B.C. and Zusi R.L. 2006.** Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **37**: 1–544.
- Livezey B.C. and Zusi R.L. 2007.** Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**(1): 1–95.
- Makovicky P.J. and Zanno L.E. 2011.** Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: G. Dyke and G. Kaiser (Eds.). Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds. John Wiley and Sons, Ltd., London: 9–29.
- Martin L.D. 2004.** A basal archosaurian origin for birds. *Acta Zoologica Sinica*, **50**(6): 978–990.
- Manegold A. 2005.** Zur Phylogenie und Evolution der „Racke“- , Specht- und Sperlingsvögel („Coraciiformes“, Piciformes und Passeriformes: Aves). Dissertation.de, Berlin: 274 p.
- Mayr G. 2004.** Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae) // *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**(2): 157–169.
- Mayr G. 2008a.** The higher-level phylogeny of birds – when morphology, molecules, and fossils coincide. *Oryctos*, **7**: 67–73.
- Mayr G. 2008b.** Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **46**(1): 63–72.
- Mayr G. 2008c.** The Madagascan “Cuckoo-roller” (Aves: Leptosomidae) is not a roller – notes on the phylogenetic affinities and evolutionary history of a “living fossil”. *Acta Ornithologica*, **43**(2): 226–230.
- Mayr G. 2011a.** Cenozoic mystery birds – on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae). *Zoologica Scripta*, **40**(5): 448–467.
- Mayr G. 2011b.** Metaves, Mirandornithes, Strisores, and other novelties – a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **49**(1): 58–76.
- Mayr G. and Clarke J.A. 2003.** The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, **19**(6): 527–553.
- Mayr G., Pohl B. and Peters D.S. 2005.** A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features. *Science*, **310**(5753): 1483–1486.
- McKittrick M.C. 1991.** Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan*, **179**: 1–87.

- Mindell D.P., Sorenson M.D., Huddleston, C.J., Miranda H.C., Knight A., Sawchuk S.J. and Yuri T. 1997.** Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA. In: D.P. Mindell (Ed.). *Avian molecular evolution and systematics*. Academic Press, San Diego, London, Boston, New-York, Sydney, Tokyo, Toronto: 214–247.
- Mindell D. P., Sorenson M.D., Dimcheff D. E., Hasegawa M., Ast J.C. and Yuri T. 1999.** Interordinal relationships of birds and other reptiles based on whole mitochondrial genomes. *Systematic Biology*, **48**(1): 138–152.
- Mlíkovský J. 1982.** Towards a new classification of birds. In: Il'ichev V.D., Gavrilov V.M. (Eds.). *Acta XVIII international ornithological congressus*. Nauka, Moscow: 1145–1146.
- Mlíkovský J. 2002.** Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Ninox press: Praha, 406 p.
- Morgan-Richards M., Trewick S.A., Bartosch-Härlid A., Kardailsky O., Phillips M.J., McLenachan P.A. and Penny D. 2008.** Bird evolution: testing the Metaves clade with six new mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*, **8**: 20.
- O'Hara R.J. 1991.** [Review of] Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. *Auk*, **108**(4): 990–994.
- Olson S.L. 1985.** The fossil record of birds. In: D.S. Farner, J.R. King and K.C. Parkes (Eds.). *Avian Biology*. Volume 8. Academic Press, New-York: 79–238.
- Olson S.L. 1992.** A new family of primitive landbirds from the lower Eocene green river formation of Wyoming. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, **36**: 128–136.
- Pacheco M. A., Battistuzzi F. U., Lentino M., Aguilar R.F., Kumar S. and Escalante A.A. 2011.** Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: timing the radiation and origin of major orders. *Molecular Biology and Evolution*, **28**(6): 1927–1942.
- Paton T., Haddrath O. and Baker A.J. 2002.** Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**(1493): 839–846.
- Poe S. and Chubb A.L. 2004.** Birds in a bush: five genes indicate explosive evolution of avian orders. *Evolution*, **58**(2): 404–415.
- Pratt R.C., Gibb G.C., Morgan-Richards M., Phillips M.J., Henny M.D. and Penny D. 2009.** Toward resolving deep neaves phylogeny: data, signal enhancement, and priors. *Molecular Biology and Evolution*, **26**(2): 313–326.
- Sheldon F.H. and Bledsoe A.H. 1993.** Avian molecular systematics, 1970s to 1990s. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 243–278.
- Sibley C.G. and Ahlquist J.E. 1972.** A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Peabody Museum Bulletin*, **39**: 1–276.
- Sibley C.G. and Ahlquist J.E. 1973.** The relationships of the Hoatzin. *Auk*, **90**(1): 1–13.
- Sibley C.G. and Ahlquist J.E. 1990.** Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. Yale University Press, New Heaven, London: 976 p.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. and Monroe B.L. 1988.** A classification of birds of the World based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk*, **105**(3): 409–423.
- Slack K.E., Delsuc F., McLenachan P.A., Arnason U. and Penny D. 2007.** Resolving the root of the avian mitogenomic tree by breaking up long branches. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**(1): 1–13.
- Sorenson M.D., Oneal E., García-Moreno J. and Mindell D.P. 2003.** More taxa, more characters: the hoatzin problem is still unresolved. *Molecular Biology and Evolution*, **20**(9): 1484–1499.
- Stapel S.O., Leunissen J.A.M., Versteeg M., Wattel J. and de Jong W.W. 1984.** Ratites as oldest offshoot of avian stem—evidence from α -crystallin A sequences. *Nature* **311**: 257–259.
- Stresemann E. 1959.** The status of avian systematics and its unsolved problems. *Auk*, **76**(3): 269–280.
- Suh A., Paus M., Kieffmann M., Churakov G., Franke F.A., Brosius J., Kriegs J.O. and Schmitz J. 2011.** Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature communications*, **2**: 443.
- van Tuinen M., Sibley C.G. and Hedges S.B. 2000.** The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution*, **17**(3): 451–457.
- van Tuinen M., Butvill D.B., Kirsch J.A.W. and Hedges S.B. 2001.** Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**: 1345–1350.
- Wägele J.W. 2004.** Hennig's phylogenetic systematics brought up to date. In: D.M. Williams and P.L. Forey (Eds.). *Milestones in systematics*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington DC: 101–125.
- Wetmore A. 1960.** A classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous collections*, **139**(1): 1–37.
- Woodbury C. J. 1998.** Two spinal cords in birds: novel insights into early avian evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**: 1721–1729.
- Xu X. 2006.** Feathered dinosaurs from China and evolution of major avian character. *Integrative Zoology*, **1**(1): 4–11.
- Xu X., You H., Du K. and Han F. 2011.** An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, **475**(7357): 465–470.
- Zander R.H. 2011.** Structuralism in phylogenetic systematics. *Biological Theory*, **5**(4): 383–394.



УДК 593.1

ПРОСТЕЙШИЕ, ПРОТИСТЫ И ПРОТОКТИСТЫ В СИСТЕМЕ ЭУКАРИОТ

А.О. Фролов и А.Ю. Костыгов*

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: kostygov@gmail.com

РЕЗЮМЕ

Проанализирована история появления и употребления названий царств Protozoa, Protoctista и Protista. Продемонстрировано, что вопреки распространенному мнению они изначально являются синонимами. В настоящее время результаты сравнительно-морфологических и молекулярно-филогенетических исследований убедительно доказывают, что микроорганизмы, которые прежде объединяли согласно той или иной таксономической концепции (Protozoa, Protoctista или Protista) не являются монофилетической группой. Поэтому в современной системе эукариот таксоны с такими названиями отсутствуют. Тем не менее, нет необходимости в упразднении терминов «простейшие», «протисты» и «протоктисты». Следует лишь понимать, что они, подобно широко употребительному названию «беспозвоночные», обозначают нетаксономическую группу организмов.

Ключевые слова: простейшие, протисты, протоктисты, низшие эукариоты, нетаксономическая группа

PROTOZOA, PROTISTS AND PROTOCTISTS IN THE SYSTEM OF EUKARYOTA

A.O. Frolov and A. Yu Kostygov*

Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia;
e-mail: kostygov@gmail.com

ABSTRACT

History of emergence and usage of kingdom names Protozoa, Protoctista and Protista have been analyzed. It has been demonstrated that despite popular belief they are initially synonyms. At present the results of comparative morphological and molecular phylogenetic studies prove convincingly that microorganisms formerly united according to one or another taxonomic concept (Protozoa, Protoctista или Protista) do not represent a monophyletic group. Therefore taxa with such names are absent in the contemporary system of eukaryotes. Nevertheless there is no need to abolish terms “protozoa”, “protists” and “protoctists”. It is just to be borne in mind that like a widely used term “invertebrates” they denote a non-taxonomic group of organisms.

Keywords: protozoa, protists, protoctists, lower eukaryotes, non-taxonomic group

На протяжении последних 1.5–2 млрд. лет эволюция биосферы Земли неразрывно связана с эволюцией эукариотной биоты (Заварзин 2001, Розанов 2003). Появление эукариот в неопротерозойское время привело к качественным изме-

нениям «прокариотной биосферы», существенно ускорив и перенаправив потоки биотического круговорота, что и привело в конечном итоге к формированию биосферы в ее нынешнем виде (Заварзин 2001, Розанов 2003).

Очевидно, что первые эукариоты не смогли сохраниться до наших дней ни в виде палеонто-

*Автор-корреспондент / Corresponding author

логических останков, ни, тем более, пережить многочисленные революционные изменения биосферы Земли, происходившие под влиянием как биотических, так и абиотических факторов, на протяжении означенного периода. Поэтому их место в реконструируемой филеме органического мира занимают гипотетические модели, в той или иной степени отражающие современные знания об основных процессах эукариотизации клетки. В частности предполагается, что ранние эукариоты могли быть гетеротрофными, анаэробными одноклеточными организмами, лишенными, клеточной стенки, обладающие актиново-миозиновой системой и ядром, окруженным ядерной оболочкой (Мирабдуллаев 1989, 1992; Малахов 2003). Эта модель лежит в основе различных эволюционных сценариев, которые вкупе с доказанными ныне фактами приобретения эукариотами ряда клеточных органелл путем симбиогенеза (Margulis 1981; Martin and Muller 1998; Cavalier-Smith 2002; Keeling 2004, 2009) и гипотезами происхождения многоклеточности (Малахов, 2003) пытаются объяснить современное разнообразие эукариот. Заметим, что ни оценка последнего, ни прогнозирование свойств формирующих его организмов или их групп невозможны вне системы, объективно отражающей как истинное многообразие этих организмов, так и их филогенетические связи. Именно поэтому разработка естественной системы эукариот была и всегда будет одной из важнейших задач биологии.

За последние 150 лет было предложено множество вариантов систем живых организмов. Если проследить вектор их развития со времен Карла Линнея до начала нынешнего века, то одной из очевидных тенденций их эволюции окажется возрастание роли организмов, которые в литературе часто фигурируют под разными названиями: «низшие эукариоты», простейшие, протисты или протоктисты (Copeland 1956; Whittaker 1969; Margulis 1970; Corliss 1984). И в учебной, и в научной литературе эти организмы рассматривались в системе эукариот в качестве самостоятельного таксона высокого ранга (типа или царства). Своего апогея идеи филогенетического и таксономического единства «низших эукариот» достигли в работах ведущих протозоологов 80–90-х годов XX столетия. В предлагавшихся ими системах простейшие, протисты или протоктисты рассматривались в рангах подцарств или царств, объ-

единявших огромное количество типов различных, преимущественно одноклеточных эукариот (Levine et al. 1980; Крылов и др. 1980; Corliss 1984; Карпов 1990; Cavalier-Smith 1993, 1998; Hausmann et al., 2003 и пр.).

Теперь, чтобы понять причины, по которым мы обратились к проблеме, вынесенной в заглавие нашей статьи, обратимся к современной литературе, посвященной вопросам филогении и классификации эукариот. Учитывая все, о чем мы писали выше, результат окажется совершенно неожиданным. Protista и Protoctista в системе эукариот более не фигурируют в качестве таксонов. Лишь в системах, предлагаемых Т. Кавалье-Смитом, сохраняется царство Protozoa (Cavalier-Smith 1998, 2003, 2004, 2010), однако уже в новом качестве парафилиетической группировки и в совершенно ином составе. На консенсусных филогенетических схемах эукариот таксоны с названиями Protozoa, Protista или Protoctista также отсутствуют (Baldauf 2003; Roger and Simpson 2009). Вместе с тем, в литературе по-прежнему широко используются формальные термины «протисты» (protists) и «простейшие» (protozoa), причем зачастую в контексте, подразумевающим очевидную таксономическую привязку: «система простейших», «система протистов», «Taxonomy of protists», «Classification of the higher ranks of the protists...» (Карпов 2005; Adl et al. 2005). Это подчас запутывает ситуацию и порождает целый ряд вопросов, аналогичных тем, что прозвучали при обсуждении нашего устного сообщения, положенного в основу данной статьи: «куда делись простейшие и протисты?» и «кого называть протистами, а кого простейшими?». Здесь мы хотим предложить свое виденье этой проблемы.

Прежде всего, попробуем определить: для обозначения какой группы (или групп) организмов вводились и в какой связи друг с другом находят-ся уже упоминавшиеся выше термины «простейшие», «протисты» и «протоктисты». Очевидно, что они являются производными одноименных таксонов Protozoa, Protista и Protoctista. Все три таксономических названия появились в XIX в. и просуществовали до наших дней. Реанимация каждого из этих названий в новейших системах эукариот происходила в связи с радикальными перестройками этих систем и зачастую использовалась их авторами как дополнительный аргумент в пользу своих гипотез. И хотя состав царства Про-

tozoa в представлениях Оуэна (Owen 1858) столь же далек от состава царства Protozoa в понимании Т. Кавалье-Смита (Cavalier-Smith 1998), как и в случае с Protista Геккеля и Protista Корлисса или Protoctista Хогга и Protoctista Маргулис (Hogg 1860; Haeckel 1866; Margulis 1968; Corliss 1984) все эти названия просуществовали 150 лет!

Обратимся, однако, к первоописаниям всех трех таксонов, чтобы попытаться понять, имеются ли исходные принципиальные различия в их составе, и действительно ли эти названия способны нести различную смысловую нагрузку. Рассмотрим их в порядке приоритетности. В 1820 г. немецкий натуралист Георг Гольдфусс выделил в царстве животных (Animalia) класс Protozoa, в который он поместил следующие группы организмов: Infusoria, Lithozoa, Phytozoa и Medusinae (Goldfuss 1820). Четверть века спустя, в 1845 г., на почве, подготовленной клеточной теорией, Карл Теодор фон Зибольд сформулировал концепцию типа Protozoa как одноклеточных организмов в царстве животных (Siebold 1854). А в 1858 году Ричард Оуэн, известный британский палеонтолог, выделил Protozoa в ранг самостоятельного царства. В основе выделения царств у него лежала концепция преобладающих признаков, позволявшая разделить настоящие растения и животных. Если таких признаков не было, или их оказывалось недостаточно, то такие организмы нужно было относить к простейшим. По этому принципу в царство Protozoa у Оуэна вошли Amorphozoa (губки), Foraminifera, Polycystineae, Diatomaceae, Desmidiaceae, Gregarinae, и еще целый ряд организмов. Что касается царства Protoctista, то этот термин был предложен англичанином Джоном Хоггом (Hogg 1860, 1868). В его системе природы (включавшей, кроме трех царств живых организмов, также и минералы) протоктисты (первоначально названные «Regnum Primigenum») определялись как низшие или первичные организмы – протофиты и протозоа. При этом состав у царства Protoctista Hogg, 1860 в точности тот же, что и у Protozoa Оуэна (включая губок). Главное отличие заключалось в названиях. Окончание «зоа», использованное Оуэном в названии своего таксона, по мнению Хогга могло вводить в заблуждение, поскольку эта группа включает не только низших животных (protozoa), но и protophyta – низшие растения (Hogg 1860, 1868). Появлению наиболее широко распространенного в современной научной лите-

ратуре термина «протисты» (protists) мы обязаны Эрнсту Геккелю и его фундаментальному труду «Generelle Morphologie der Organismen» (Haeckel 1866). Геккель, так же как и его предшественники Оуэн и Хогг, выделил третье царство живой природы, дав ему название Protista (Haeckel 1866). К протистам Геккель отнес основную часть известных ему одноклеточных организмов (кроме инфузорий, которых он поместил в царство Animalia), губок и бактерий (Moneres). Этот новый таксон он называл царством примитивных форм, пограничным между царствами высших животных и растений.

Анализируя наш краткий экскурс в историю, можно сделать следующие выводы. Все три названия царств – Protozoa, Protoctista и Protista – были предложены их авторами в короткий временной промежуток (1858–1866 гг.), практически для одних и тех же групп организмов, выделяемых по одному принципу: в третье царство живой природы помещались все организмы, которые по формальным критериям не могли быть отнесены ни к настоящим растениям, ни к настоящим животным. Таким образом, если следовать правилу хронологического приоритета в выборе названий таксонов, то необходимо отдать предпочтение царству Protozoa Owen, 1858, а Protoctista Hogg, 1860 и Protista Haeckel, 1866, считать его младшими синонимами. Что же касается формальных терминов: простейшие (protozoa), протоктисты (protoctists) и протисты (protists), которые не подчиняются вышеуказанному правилу, поскольку не являются таксономическими категориями, то их следовало бы рассматривать в качестве равноправных синонимов, как термины, обозначающие любые организмы, которых нельзя отнести ни к настоящим растениям, ни к настоящим животным.

Как же отразились идеи Оуэна, Хогга и Геккеля на развитии системы эукариот? В последующие 100 лет практически никак! Научное сообщество оказалось неготовым к глобальной перестройке двухцарственной системы живой природы. Введение третьего царства делало еще более размытой границу между царствами растений и животных (см., например: Kent 1880). Сейчас, оглядываясь в прошлое, нетрудно понять, что одной из основных причин этого было отсутствие методов, дающих возможность «на равных» исследовать простейших, настоящих животных и растения. Световой микроскоп позволял оперировать очень

ограниченным кругом признаков у организмов, обладающих микроскопическими размерами, совершенно недостаточным для сравнительных исследований на уровне всех эукариот. Востребованным на этом этапе оказалось предложение Зибольда: рассматривать простейших как одноклеточных животных, а протофитов (водоросли) как одноклеточные растения (Siebold 1854). Система простейших была разработана в 80-х годах зоологом Отто Бючли. Тип Protozoa включал 4 класса: саркодовых, споровиков, жгутиконосцев и инфузорий (Bütschli 1880–1889). Очень скоро эта система получила всеобщее признание, просуществовав лишь с незначительными изменениями (Honigberg et al. 1964) вплоть до 1980 г., да и сейчас иногда используется в преподавании. Именно ей мы обязаны нашими школьными представлениями о простейших. Учитывая разнообразие группы, принципиальное отличие (одноклеточность) от всех других животных и практическую важность многих простейших, неудивительно, что в скором времени о себе заявила новая дисциплина – протозоология. В первой половине XX в. по всему миру стали создаваться лаборатории протозоологии, в университетах стали читать специальные курсы, сформировались региональные и Международное общества протозологов, стали издаваться многочисленные монографии, появилось множество одноименных периодических изданий. Все это дало мощный импульс для развития новой дисциплины и предопределило революционный характер будущих преобразований всей системы эукариот. Однако с самим понятием Protozoa судьба сыграла злую шутку. Оно навсегда закрепилось в умах большинства исследователей как название таксона гетеротрофных одноклеточных животных. Поэтому в грядущих многоцарственных системах мы не найдем уже царства с таким названием. Исключением, как мы уже писали, являются системы, предлагаемые Кавалье-Смитом, в которых он последовательно отстаивает приоритет данного названия (Cavalier-Smith 1993, 1998).

На фоне бурного развития протозоологии, успехов классической зоологии и ботаники проблемы мегасистематики эукариот долгое время оставались в тени. Ботаники и зоологи строили свои независимые внутрицарственные системы, не находя точек соприкосновения, или даже избегая их. Однако так не могло продолжаться до бесконечности. Демаркационная линия, разделя-

ющая сферы влияния ботаники и зоологии прошла все это время, образно говоря, по «территории тьмы». Разнообразные грибы, одноклеточные водоросли, простейшие, бактерии – кого здесь только не было. От одних групп открещивались и ботаники, и зоологи. А вот эвгленовых жгутиконосцев, например, и те и другие никак не могли поделить, поэтому они присутствовали в системах сразу двух царств. Эти и подобные им внутри- и межцарственные конфликты спровоцировали в конце концов возрождение интереса биологов к многоцарственным моделям живой природы, способным охватить все действительное разнообразие организмов, или, как стали говорить, биоразнообразия. С конца 30-х по начало 80-х годов XX века мегасистематика обогатилась целым букетом новых систем. Их анализ не входит в нашу задачу, и более того, все они сейчас представляют лишь исторический интерес, исключительно как этапы развития взглядов на систему эукариот. Исчерпывающую информацию по данному вопросу желающие могут найти, например, в работах Карпова (Карпов 1990, 2005). Нас же эти системы будут интересовать исключительно с точки зрения обнаружения в них крупных таксономических группировок, включающих простейших.

Герберт Коупленд и его четырехцарственная система будут первыми в рассматриваемом ряду (Copeland 1938, 1947). Коупленд вывел на новый уровень забытую и непонятую современниками трехцарственную систему Геккеля. Об этой преемственности красноречиво говорят используемые им специфические и долгое время не востребуемые названия низших организмов: Protista и Moneres. Коупленд перевел простейших из царства животных и водоросли из царства растений во вновь созданное им царство Protoctista, а монер (бактерий) выделил в отдельное царство. С названиями царства, куда вошли простейшие, правда, произошла путаница. Позаимствовав у Геккеля название Protista и использовав его в своей работе 1938 г., в своей следующей работе 1947 г. он менял его на Хогговское Protoctista, поясняя, что этот термин был предложен раньше для обозначения примитивных организмов (Copeland, 1938; 1947). Вопрос о приоритете названия, которое предложил Оуэн, Коупленд не обсуждал. Какие же организмы Коупленд поместил в Царство Protoctista? Это грибы, водоросли и простейшие, распределенные им по девяти типам. Отметим, что в

царстве Protoctista Copeland, 1947 тип Protozoa Bütschli, 1881 отсутствовал (Copeland 1947).

В 1959 г. Роберт Виттакер выделил в отдельное царство макроскопические грибы, но при этом основательно все запутал, вернув прокариот в царство протистов, а все водоросли – в царство растений (Whittaker 1959). Десятью годами позже он привел свою систему в соответствие с духом времени и сделал ее пятицарственной (Whittaker 1969). Интересующее нас царство у Виттакера называется Protista Haeckel, 1860 и включает 10 типов. Типа Protozoa Bütschli, 1881, среди них мы не увидим, а его представители, как и в системе Коупленда, оказываются размещенными по 10 типам протистов.

Однако, поскольку разработка новых систем живых организмов происходила без участия протозологов и непосредственно на систему простейших никакого влияния не оказывала, последние до поры их попросту не замечали. Официальной версией системы простейших все это время оставалась лишь незначительно модифицированная система Отто Бючли (Bütschli 1880–1889; Honigberg et al. 1964). Однако ее дни уже были сочтены. Первоочередную роль тут сыграли два фактора. Выше мы уже отмечали, что для качественного перехода к новому филогенетическому осмыслению системы эукариот, науке долгое время не доставало методов, позволяющих адекватно сравнивать любые группы живых организмов. В середине XX века такие методы появились. Электронно-микроскопические исследования второй половины столетия принесли поистине революционные результаты, заставив пересмотреть значительную часть прежних представлений о родственных отношениях между различными группами эукариот. Мы ни в коем случае не хотим здесь принизить роль других методов, в частности, биохимических и уже заявлявших о себе молекулярно-биологических. Однако на данном этапе ключевую роль сыграли именно методы ультраструктурных исследований. Они позволили проводить морфологические сравнения на уровне клеточных органелл и суборганелл, преодолев тем самым барьер, длительное время препятствовавший сравнительному изучению макро- и микроорганизмов, животных и растений.

Между тем интерпретация результатов многих новаторских исследований была бы крайне затруднительна без принципиально новой теоре-

тической основы, способной объяснить раннюю эволюцию эукариот и становление основных групп их современных представителей. Такой платформой стала набирающая силу теория серийного симбиогенеза (Margulis 1970, 1981). Она не только позволяла объяснить результаты новейших исследований, которые, подчас, были крайне неожиданными (например, близкородственные отношения гетеротрофных кинетопластид и автотрофных эвгленовых), но и сама черпала в них все новые подтверждения своей объективности. Благодаря синтезу новых данных стало возможным аргументировать концепцию гипотетической предковой формы эукариот, о которой мы уже писали в начале нашей работы, и перейти к филогенетическому переосмыслению всей системы эукариот. Этот процесс, начавшийся в конце 70-х годов прошлого века, продолжается в настоящее время и, по-видимому, еще далек от завершения.

Вернемся, однако, к простейшим. В 1980 г. рухнула, казавшаяся непоколебимой система типа Protozoa, построенная на принципах Зибольда и Бючли (Siebold 1854; Bütschli 1880–1889). По мере накопления фактов, указывающих на исключительное разнообразие строения клеток простейших, гетерогенность таксона, ограниченного рамками типа, катастрофически возрастала, что, в конечном счете, и привело к необходимости радикальных перемен.

Две новые системы простейших были опубликованы практически одновременно. В США система вышла от имени Международного общества протозологов (Levine et al. 1980), а в СССР была предложена группой независимых протозологов (Крылов и др. 1980). В частности обе системы различались, но не в главном. Обе они рассматривались в границах прежней двухцарственной модели системы эукариот, и простейшие позиционировались по-прежнему в царстве животных, но уже не в ранге типа, а в ранге подцарства. А это было принципиально. Концепция морфологического описания типов животных, принятая в зоологии, согласно взглядам Кювье и его последователей, состояла в выявлении общности планов строения крупных групп организмов (Крылов и др. 1980). Для простейших таким единым планом строения весь период их существования в ранге типа считалась их одноклеточность. Новые системы продемонстрировали наличие разнообразных планов строения у одноклеточных организмов,

открыв новые подходы и возможности, как для их изучения, так и для дальнейшего совершенствования всей системы эукариот.

И эти события не заставили долго себя ждать. В 1984 году вышла статья известного американского протозолога Дж. Корлисса «The Kingdom Protista and its 45 Phyla» (Corliss 1984). Корлисс сохранил авторство таксона за Геккелем, хотя и не скрывал того, что его понимание сути этой группировки было совершенно иным (Corliss, 1984). Он особо подчеркивал, что ошибочно считать протистов примитивными животными или примитивными растениями, или группой, в которой собраны и те и другие. По его мнению, нельзя было также рассматривать протистов как переходную стадию или переходный уровень от прокариот к высшим эукариотам. Протисты по Корлиссу – это самостоятельная, таксономически и филогенетически целостная группа эукариот, которая характеризуется своим особым уровнем организации, заключающимся в наличии не более чем одного типа ткани (Corliss 1984). В таксономической части своей работы Корлисс продемонстрировал исключительное разнообразие протистов, которое было отражено во многочисленности выделенных в пределах царства макротаксонов (типов). Всего таких типов было 45, они, в свою очередь, формировали 18 суперфилетических группировок (ассамблей). Обосновывая название царства, Корлисс предпринял неожиданный шаг: он обратился к научному сообществу с просьбой (!) принять название Protista. Его аргументация была следующей: с одной стороны, приоритетное название Protoctista было скомпрометировано в многочисленных работах последователей Хогга (Hogg 1860, 1868; Margulis 1970; Margulis and Schwartz 1982), а с другой – название данного таксона должно быть максимально простым, этимологически ясным и удобным для написания (Corliss 1984). Удивительно, но ни в этой, ни в других работах Корлисса вопрос о приоритетности названия Protozoa, которое было предложено в 1820 г. Гольдфуссом для обозначения класса, и в 1858 г. Оуэном – для царства (Scamardella 1999), даже не обсуждался (Corliss 1984; 1994).

Идея Корлисса была воспринята многими его коллегами. Казалось, система эукариот обретала необходимую устойчивость, и для систематиков открывались вполне очевидные перспективы ее дальнейшего совершенствования. И в начале

90-х годов эти ожидания начали подтверждаться. Многие протозологии (отныне протистологи!) активно включились в этот процесс. Из едва ли не десятка различных вариантов системы Protista этого периода упомянем здесь работу Карпова (1990). Это была последняя «чисто морфологическая» система, которую, к тому же, предварял исчерпывающий сравнительно-морфологический анализ протистов. Сама система являлась развитием взглядов Виттакера и Корлисса. Царство Protista размещалось в четырехцарственной системе эукариот и включало 16 надтипов, в которые группировались 35 типов. В своем разъяснении к новейшей системе протистов, автор пояснял, что введение им дополнительных иерархических групп (надтипов) было обусловлено стремлением избежать «катастрофической многоцарственности» (Карпов 2005). Последняя проблема была обозначена и в работе Корлисса (Corliss, 1984). Он, очевидно, предвидел грядущие события, и его статья была в значительной степени попыткой, если не предотвратить, то хоть отчасти замедлить процессы нарастающего номенклатурного хаоса (Corliss 1984). Однако избежать этого не удалось.

Начиная с 90-х годов XX столетия, доминирующими в разработке системы эукариот стали методы молекулярной филогенетики. Наглядность получаемых результатов, возможность одновременного сравнения любых организмов, доступность и воспроизводимость данных, полученных другими исследователями, быстро завоевали всеобщее признание. Молекулярно-филогенетические деревья разрастались и к концу 90-х уже включали в свой состав представителей большинства макротаксонов эукариот. На этом этапе многими исследователями система начала восприниматься как своеобразная легенда к молекулярно-филогенетическому древу. Такие системы менялись с калейдоскопической быстротой, девальвируя мега- и макротаксоны. Подцарство или тип, состоявшие из одного вида или небольшого рода, уже не вызывали удивления, а количество промежуточных иерархических уровней в системах дошло до абсурда. Например, в системе Кавалье-Смита от 1998 г. между типом и царством было введено 4(!) таких градации (Cavalier-Smith 1998). Новые таксоны зачастую были лишены диагнозов, а на смену латинским названиям пришли упрощенные английские. Иными словами, сбылись худшие предчувствия

Корлисса, и система эукариот начала погружаться в номенклатурный хаос.

Мы не будем здесь анализировать системы эукариот, которые появлялись в последующие 10 лет. Их было много, и даже простое перечисление их вывело бы нас за рамки объема данной статьи. В нашу задачу также не входит анализ достоинств и недостатков методов молекулярно-филогенетических исследований (Philippe and Adoutte 1998; Stiller and Hall 1999; Keeling et al. 2005; Roger and Hug 2006). Собственно, с конца 90-х годов XX в. началось формирование новейшей системы эукариот. Это стало возможным благодаря успехам молекулярной филогенетики (в значительной степени связанных с совершенствованием ее аналитических методов), растущему разнообразию исследованных организмов и дальнейшему развитию знаний о ключевых этапах эволюции клеток эукариот (Simpson and Roger 2004).

В новой системе (Adl et al. 2005) предпочтение отдается голофилетическим группировкам, которые имеют и молекулярно-филогенетическую, и сравнительно-морфологическую поддержку (Baldauf 2003; Simpson and Roger 2004; Keeling et al. 2005; Roger and Simpson 2009). Филогенетическую основу новой концепции отражают т.н. «консенсусные» деревья, обобщающие результаты анализа последовательностей нескольких генов. При этом голофилетические группировки на таких деревьях поддерживаются или, по крайней мере, не противоречат морфологическим характеристикам выявляемых супергрупп эукариот.

На рисунке представлена максимально формализованная схема такого консенсусного дерева (Рис. 1). Чтобы наши дальнейшие рассуждения не показались голословными, коротко перечислим основные группы, формирующие голофилетические таксоны высшего уровня у эукариот:

1. Opisthocoonta: хоанофлагелляты, животные (включая микроспориций), грибы (включая микроспориций)
2. Amoebozoa: истинные амобы, архамобы и слизевики
3. Archaeplastida: зеленые, харовые и красные водоросли, глаукофитовые и все наземные растения.
4. Chromalveolata: гаптофитовые, криптофитовые и страменопилы (в т.ч. бурые, золотистые, желто-зеленые и рафидофитовые водоросли,

диатомеи, опалины, инфузории, споровики и динофлагелляты и часть солнечныхников)

5. Rhizaria (церкомонады, радиолярии и фораминиферы, раковинные филозные амобы, некоторые солнечники.)
6. Excavata – (эвгленовые, кинетопластиды, дипло-, окси- и ретортамонады, гетеролобозные амобы, парабазалии и целый ряд близких им организмов).

Новая система, отражает именно такие представления о филогенетических отношениях основных групп эукариот (Adl et al. 2005). Ее авторы признают разделение всех ныне существующих эукариот на 6 крупных кластеров. Однако, поскольку предложенный вариант основан на безымянном ранжировании, и иерархические уровни обозначаются в системе тем или иным количеством точек, а не таксономическими терминами, то, естественно, в ней отсутствуют такие понятия как «царство», «тип» и т.д. Тем не менее, мы сошлемся здесь на заявление самих авторов системы: «We recognize six clusters of eukaryotes that may represent the basic groupings similar to traditional “kingdoms”» (см.: Adl et al. 2005 p. 399) и далее будем рассматривать эти супергруппы в ранге царств. Сравнивая предложенную систему с двух- и четырехцарственными системами эукариот XVIII–XX вв., первое, что бросается в глаза – это отсутствие на верхнем иерархическом уровне таксонов с прежними названиями (Табл. 1). Более того, в новой системе мы не найдем следов преемственности не только в названиях супергрупп, но и в их инфраструктуре. Все 6 новых царств включают организмы, которых с легкой руки Дж. Корлисса (Corliss 1984) на протяжении последних трех десятилетий называли «протистами», но таксона с названием Protista (Haeckel 1866) Corliss 1984 мы в этой системе не найдем. Соответственно нет в ней ни Protozoa Owen 1858, ни Protoctista Hogg 1860. Названия Fungi Linnaeus, 1753, emend. Cavalier-Smith 1981, 1987 Animalia Linnaeus, 1758, emend. Adl et al. 2005 и Plantae Haeckel, 1866 сохранены для таксонов более низкого уровня. Fungi и Animalia входят в состав царства Opisthokonta, занимая в нем различные иерархические позиции, а Plantae оказываются на нижнем иерархическом уровне в классификации Archaeplastida.

Так что же случилось с Protista и протистами? По образному выражению одного из авторов новой системы, в прежних ее вариантах Protista

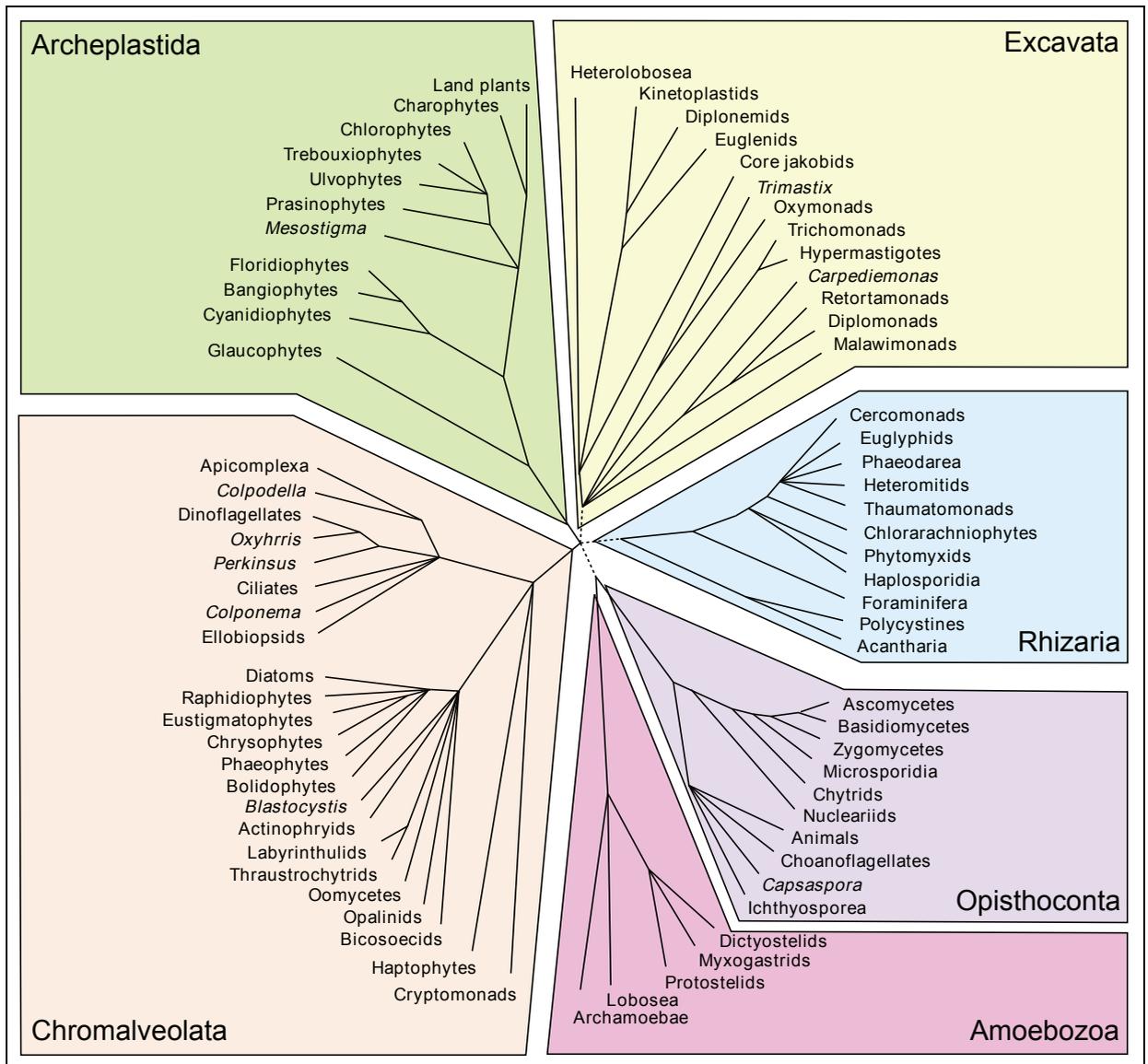


Рис. 1. Гипотетическое консенсусное древо эукариот. (по Keeling et al. 2005, с изменениями). Пояснение в тексте.

Fig. 1. Hypothetical consensus tree of eukaryots. (after Keeling et al. 2005, with changes). See text for details.

являлись «сборной солянкой», в которую отправлялись все те организмы, которые по тем или иным причинам не могли быть отнесены ни к Animalia, ни к Plantae, ни к Fungi (Simpson and Roger 2004). В ряде случаев этот таксон использовали сознательно, как временно удобную (т.е. искусственную) группировку, иногда рассматривали как «граду» в эволюции эукариот (Simpson and Roger 2004). В системах, основанных на принци-

пах голофилии (каждый таксон должен включать общего предка и всех его потомков), естественно, нет места ни «удобным» группам, ни «графам» (Simpson and Roger 2004). Нет в них места и парафилетическим таксонам (включающим общего предка и только часть его потомков). Собственно, последнее обстоятельство объясняет, почему мы не рассматриваем в нашей статье Protozoa *sensu* Cavalier-Smith 1993, 1998, 2002, 2003, 2004, 2010,

Таблица 1. Царства эукариот в различных вариантах системы живых организмов.**Table 1.** Eukaryote kingdoms in different variants of the system of living organisms.

Двухцарственные системы (Two-kingdom systems)	Haeckel 1866	Corliss 1984	Adl et al. 2005
Animalia Vegetabilia (=Plantae)	Animalia Plantae Protista	Animalia Plantae Protista Fungi	Amoebozoa Opisthokonta Rhizaria Archaeplastida Chromalveolata Excavata

в основе выделения которого лежит допущение равноправного существования в системе голо- и парафилетических таксонов.

Таким образом, учитывая, что организмы «обладающие не более чем одним типом тканей» (Corliss 1984) оказываются распределенными между всеми новыми царствами, мы неизбежно приходим к выводу, что термины Protista (Haeckel, 1866) Corliss 1984, Protoctista Hogg, 1860 и Protozoa Owen, 1858 должны быть изъяты из системы эукариот. Это, собственно, и было осуществлено в недавнем прошлом комитетом по систематике Международного общества протистологов (Adl et al. 2005). Учитывая катастрофическое падение доверия к системе эукариот, вызванного описанными выше событиями, новейшая система, безусловно, прогрессивна. Ее авторы предлагают использовать ее как основу для дальнейшей работы и не исключают, что она может подвергнуться тем или иным изменениям уже в недалеком будущем (Adl et al. 2005, 2007). Однако какие бы изменения не ожидали нас, очевидно одно: собрать протистов в один голофилетический таксон уже никогда не удастся. Действительно, уменьшится ли в дальнейшем число супергрупп эукариот (например, будет доказана гипотеза ранней дихотомии Unikonta и Bikonta (см.: Roger and Simpson 2009)), или их число возрастет за счет дробления части существующих или включения в систему новых (предпосылки к тому кроются в существовании еще неизученных организмов и организмов с неясными филогенетическими связями) – любой из этих сценариев никак не сможет повлиять на наши предыдущие выводы.

Значит ли все вышеизложенное, что нам следует отказаться заодно и от формальных терминов: «простейшие», «протисты» и «протоктисты»? Вовсе нет! В современном научном лексиконе до

сих пор широко используются такие термины как «беспозвоночные», «жгутиконосцы», «копытные» и т.п. И то, что в старых системах существовали одноименные таксоны, никого не вводит в заблуждение. Единственное, что необходимо сделать – это четко отделить данные термины от таксономических категорий. Говорить о «системе протистов» сегодня столь же неправильно, как и о «системе беспозвоночных».

Использование формальных терминов, очерчивающих границы условных групп организмов (не таксономических и не филогенетических) удобно для многих целей как научных, так и организационных. В этой связи также встает вопрос о приоритете интересующих нас терминов. Ранее мы уже определили свою позицию и предлагаем относиться к ним как к равноправным синонимам, при этом один из авторов данной статьи отдает предпочтение термину «простейшие», а второй – термину «протисты». В этом нет ничего противоречивого, данная ситуация отражает периоды формирования их научных знаний, а не принципиальную позицию каждого. Вообще, если обратиться к историческим корням вопроса, то следует заметить, что в отечественной литературе, начиная с работ Догеля, его коллег и учеников начала XX в. и вплоть до 90-х годов в специальной литературе предпочтение отдавалось термину «простейшие». При этом их изучение отнюдь не ограничивалось исследованием гетеротрофных организмов. В любой системе этого периода присутствовали также крупные таксоны, включающие в свой состав микроскопические водоросли (Догель 1981; Крылов и др. 1980). И даже выход фундаментального труда В.А. Догеля «Общая протистология» не повлиял на эту тенденцию (Догель 1951).

Термин «протисты» в отечественной научной литературе вновь появился уже в конце 80-х

годов. Его проводником, несомненно, следует признать С.А. Карпова, опубликовавшего в этот и последующие периоды значительное число работ посвященных как частным, так и общим вопросам развития системы Корлиссовских Protista (Карпов 1990). В настоящее время термин «протисты» получил очень широкое распространение в отечественной литературе, как научной, так и учебной. Что касается термина «протокисты», то он никогда не пользовался популярностью у отечественных исследователей и встречается, главным образом, при обсуждении работ Л. Маргулис (Margulis 1970; Margulis and Schwartz 1982) и ее последователей.

ЛИТЕРАТУРА

- Догель В.А. 1951.** Общая протистология. Советская наука, Москва, 604 с.
- Догель В.А. 1981.** Зоология беспозвоночных. Высшая школа, Москва, 606 с.
- Заварзин Г.А. 2001.** Становление биосферы. *Вестник РАН*, 71(11): 988–1001.
- Карпов С.А. 1990.** Система протистов. Издательство Омского государственного педагогического института, Омск, 261 с.
- Карпов С.А. 2005.** Система простейших: история и современность. Тесса, Санкт-Петербург, 72 с.
- Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси В.В., Михалевич В.И., Подлипаев С.А., Решетняк В.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И., Шульман и С.С. Янковский А.В. 1980.** Новые представления о системе одноклеточных организмов. Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. *Труды ЗИН*, 94: 122–132.
- Малахов В.В. 2003.** Основные этапы эволюции эукариотных организмов. *Палеонтологический журнал*, 6: 25–32.
- Мирабдуллаев И.М. 1989.** Проблема происхождения эукариот. *Успехи современной биологии*, 107: 341–356.
- Мирабдуллаев И.М. 1992.** К вопросу о содержании понятия «животное». *Журнал общей биологии*, 53: 662–671.
- Розанов А. Ю. 2003.** Ископаемые бактерии, седиментогенез и ранние стадии эволюции биосферы. *Палеонтологический журнал*, 6: 41–49.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer M.A., Andersen R.A., Anderson O.R., Barta J.R., Bowser S.S., Brugerolle G., Fensome R.A., Fredericq S., James T.Y., Karpov S., Kugrens P., Krug J., Lane C.E., Lewis L.A., Lodge J., Lynn D.H., Mann D.G., McCourt R.M., Mendoza L., Moestrup J., Mozley-Standridge S.E., Nerad T.A., Shearer C.A., Smirnov A.V., Spiegel F.W. and Taylor M.F.J.R. 2005.** The new higher level classification of eukaryotes with emphasis on the taxonomy of protists. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 52: 399–451.
- Adl S.M., Liander B.S., Simpson A.G.B., Archibald J.M., Anderson O.R., D. Bass, Bowser S.S., Brugerolle G., Farmer M.A., Karpov S., Kolisko M., Lane C.E., Lodge J., Mann D.G., Meisterfeld R., Mendoza L., Moestrup J., Mozley-Standridge S.E., Smirnov A.V. and Spiegel F.W. 2007.** Diversity, nomenclature, and taxonomy of protists. *Systematic Biology*, 56: 684–689.
- Baldauf S.L. 2003.** The deep root of eukaryotes. *Science*, 300: 1703–1706.
- Bütschli O. 1880–1889.** Protozoa. (In 3 volumes). In: Bronn, H. G. (Ed.), *Klassen und Ordnung des Thier-Reichs*. Winter, Leipzig, 616 p. (volume 1), 481 p. (volume 2), 938 p. (volume 3).
- Cavalier-Smith T. 1993.** Kingdom Protozoa and its 18 phyla. *Microbiological Reviews*, 57: 953–994.
- Cavalier-Smith T. 1998.** A revised six-kingdom system of life. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 73: 203–266.
- Cavalier-Smith T. 2002.** The phagotrophic origin of eukaryotes and phylogenetic classification of Protozoa. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 52: 297–354.
- Cavalier-Smith T. 2003.** Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa. *European Journal of Protistology*, 39: 338–348.
- Cavalier-Smith T. 2004.** Only six kingdoms of life. *Proceedings of the Royal Society B*, 271: 1251–1262.
- Cavalier-Smith T. 2010.** Kingdoms Protozoa and Chromista and the eozoan root of the eukaryotic tree. *Biology Letters*, 6: 342–345.
- Copeland H.F. 1938.** The kingdoms of organisms. *Quarterly Review of Biology*, 13: 383–420.
- Copeland H.F. 1947.** Progress report on basic classification. *American Naturalist*, 81: 340–361.
- Copeland H.F. 1956.** The classification of lower organisms. Pacific Books, Palo Alto, CA, 302 p.
- Corliss J.O. 1984.** The kingdom Protista and its 45 phyla. *BioSystems*, 17: 87–126.
- Corliss J.O. 1994.** An iterim utilitation [“userfriendly”] hierarchical classification and characterization of protists. *Acta Protozoologica*, 33: 1–51.
- Goldfuss G.A. 1820.** *Handbuch der Zoologie*. J. L. Schrag, Nürnberg, 697 p.
- Haeckel E. 1866.** *Generelle Morphologie der Organismen*. (In 2 volumes). G. Reimer, Berlin, 574 p. (volume 1), 462 p. (volume 2).
- Hausmann K, Hulsmann N. and Radek R. 2003.** Protistology, 3rd edition. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

- Hogg J. 1860.** On the distinctions of a plant and an animal, and on a fourth kingdom of nature. *Edinburgh New Philosophical Journal (New Series)*, **12**: 216–225.
- Hogg J. 1868.** Is the fresh-water sponge (Spongilla) an Animal? *Popular Science Reviews*, **7**: 134–141.
- Honigberg B.M., Balamuth W., Bovee E.C., Corliss J.O., Gojdics M., Hall R.P., Kudo R.R., Levine N.D., Lobblich Jr. A. R., Weiser J. and Wenrich D. H. 1964.** A revised classification of the phylum Protozoa. *Journal of Protozoology*, **11**: 7–20.
- Keeling P. J. 2004.** The diversity and evolutionary history of plastids and their hosts. *American Journal of Botany*, **91**: 1481–1493.
- Keeling P. J. 2009.** Chromalveolates and the evolution of plastids by secondary endosymbiosis. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **56**: 1–8.
- Keeling P. J., Burger G., Durnford D. G., Lang B. F., Lee R. W., Pearlman R. E, Roger A. J. and Gray M. W. 2005.** The tree of eukaryotes. *Trends in Ecology and Evolution*, **20**: 670–676.
- Kent W.S. 1880.** A Manual of the Infusoria. David Bogue, London, 472 p.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., Leedale G.F., Lobblich A.R., Lome J., Lynn D.H., Merinfeld E.G., Page F.C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J. and Wallace E.G. 1980.** A newly revised classification of the Protozoa. *Journal of Protozoology*, **27**: 37–58.
- Margulis L. 1968.** Evolutionary criteria in thallophytes: a radical alternative. *Science*, **161**: 1020–1022.
- Margulis L. 1970.** Origin of eukaryotic cells. Yale University Press, New Haven, 350 p.
- Margulis L. 1981.** Symbiosis in cell evolution. Life and its environment on the early Earth. Freeman and Co, San Francisco, 415 p.
- Margulis L. and Schwartz K.V. 1982.** Five Kingdoms: an illustrated guide to the phyla of life on earth. W.H. Freeman, San Francisco, 339 p.
- Martin W. and Muller M. 1998.** The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature*, **392**, 37–41.
- Owen R. 1858.** Palaeontology. In: Encyclopedia Britannica. 8th edition. **17**: 91–176.
- Philippe H. and Adoutte A. 1998.** The molecular phylogeny of Eukaryota: solid facts and uncertainties. In: Coombs, G.H.; Vickerman, K.; Sleigh, M.A.; Warren, A. (Eds). *Evolutionary Relationships Among Protozoa*. Kluwer Academic Publishers, Norwell, Massachusetts: 25–56.
- Roger A. and Hug L. 2006.** The origin and diversification of eukaryotes: problems with molecular phylogenetics and molecular clock estimation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **361**: 1039–1054.
- Roger A.J. and Simpson A.G.B. 2009.** Evolution: revisiting the root of the eukaryote tree. *Current Biology*, **19**: 165–167.
- Scamardella J.M. 1999.** Not plants or animals: a brief history of the origin of Kingdoms Protozoa, Protista and Protoctista. *International Microbiology*, **2**: 207–16.
- Simpson A.G.B. and Roger A.J. 2004.** The real 'kingdoms' of eukaryotes. *Current Biology*, **14**: 693–696.
- Stiller J.W. and Hall B.D. 1999.** Long-Branch Attraction and the rDNA Model of Early Eukaryotic Evolution. *Molecular Biology and Evolution*, **16**: 1270–1279.
- Siebold C.T. 1854.** Anatomy of the Invertebrata. Gould and Lincoln, Boston, 471 p.
- Whittaker R.H. 1959.** On the broad classification of organisms. *Quarterly Review of Biology*, **34**: 210–226.
- Whittaker R.H. 1969.** New concepts of kingdoms of organisms. *Science*, **163**: 150–160.



УДК 575.8:581.961

ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА НЕДАВНО ДИВЕРГИРОВАВШИХ ГРУПП НА ПРИМЕРЕ РОДА *ROSA*

И.А. Шанцер

Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, Ботаническая ул., 4, Москва 127276, Россия;
e-mail: ischanzer@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Разграничение видов и установление их родства в эволюционно молодых группах растений часто оказывается весьма затруднительным. На морфологическом уровне это связано с незначительностью межвидовых различий, параллельной изменчивостью и возможной гибридизацией; на генетическом – с той же гибридизацией, анцестральным полиморфизмом и неполной сортировкой, или, иначе, неполным расхождением линий. Одним из наиболее ярких примеров этого может быть род *Rosa*, в котором все перечисленные выше проблемы наблюдаются одновременно. Методы традиционной систематики, равно как и молекулярной кладистики, оказываются мало пригодными для анализа таких групп. В статье обсуждается использование генеалогий ядерных и хлоропластных гаплотипов для выявления структуры и родственных отношений в роде *Rosa* и сходных группах. Анализ генеалогий последовательностей ядерных *ITS1* и хлоропластных *trnL-trnF* позволяет с разной степенью детализации выявить от 6 до 9 групп родства *Rosa*, в значительной степени совпадающих и географически очерченных, однако лишь отчасти соответствующих традиционно принимаемому секционному делению рода.

Ключевые слова: филогения, генеалогия, гибридизация, неполная сортировка/расхождение филогенетических линий, *ITS1*, *trnL-trnF*, *Rosa*

PHYLOGENY AND TAXONOMY OF RECENTLY DIVERGED GROUPS AS EXEMPLIFIED BY THE GENUS *ROSA*

I.A. Schanzer

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences, Botanicheskaya Str., 4, Moscow, Russia;
e-mail: ischanzer@mail.ru

ABSTRACT

Delimitation of species and establishing their relations in evolutionary young groups often proves to be an uneasy task. In morphological terms this means weak interspecific differentiation, parallel variability, and probable hybrid origin of intermediates. In genetical terms this means the effects of already mentioned hybridization, ancestral polymorphism and incomplete lineage sorting. The genus *Rosa* may serve as one of the brightest examples of a group where all the mentioned problems occur simultaneously. Such a group appears to be pretty resistant to methods of both traditional taxonomy and molecular cladistics. The use of nuclear and chloroplast haplotype genealogies to reveal the internal structure and phylogenetic relationships in *Rosa* and similar groups are discussed in the paper. Analyses of nr (*ITS1*) and cp (*trnL-trnF*) genealogies enables to reveal with various detail 6 to 9 groups of closely interrelated *Rosa* species, to much extent coinciding with each other and definite geographically, however, only partly corresponding to traditional sections.

Key words: phylogeny, genealogy, hybridization, incomplete lineage sorting, *ITS1*, *trnL-trnF*, *Rosa*

ВВЕДЕНИЕ

Современные методы реконструкции филогений основываются на различных компьютерных алгоритмах, разработанных в рамках кладистики и нумерической систематики. Общим для них всех является конечный продукт – дерево, т.е. древовидный граф, в котором все исследуемые единицы (операциональные кладистические единицы) располагаются на концах ветвей, а внутренние узлы соответствуют гипотетическим предкам или гипотетическим событиям видообразования. При использовании для анализа данных первичной структуры ДНК принято различать «деревья генов» и «деревья таксонов» (Doyle 1992; Page and Charleston 1997; Шнеер 2005). Между ними могут быть различные, в том числе и довольно значительные несовпадения, так как в процессе эволюции мутационные изменения, накапливающиеся в ДНК, происходят не одновременно с событиями видообразования. Особенно характерно это для недавно дивергировавших групп, а также групп, видообразование в которых сопровождалось быстрой адаптивной радиацией (Rosenberg and Nordborg 2002).

В последние два десятилетия активное развитие получили альтернативные построению деревьев методы построения филогенетических и генеалогических сетей (Avice et al. 1987; Crandall and Templeton 1993; Bandelt et al. 1999; Posada and Crandall 2001; Cassens et al. 2003; Huson and Bryant 2006). Главным отличием сетей от деревьев является то, что исследуемые операциональные единицы (типы последовательностей ДНК, или гаплотипы, или аллели; реже – организмы или таксоны) в сетях могут располагаться не только на концах ветвей, но и во внутренних узлах, а мультифуркации и замкнутые петли не только являются допустимыми, но и могут быть содержательно интерпретированы. Теоретическим обоснованием большинства этих методов (за исключением сплитграфов) служит разрабатываемая с 80х годов XX века теория коалесценции (Kingman 1982, 2000; Hudson 1991; Hein et al. 2005) – область популяционной генетики, математически описывающая процесс исторического происхождения аллелей. Не вдаваясь в математические подробности, которые изложены во множестве специальных публикаций, развиваемые этой теорией подходы и основные выводы можно изложить следующим образом.

Теория коалесценции рассматривает в качестве стандартной модели стабильную по численности диплоидную популяцию, обладающую набором нейтральных, т.е. не подверженных действию отбора, и не рекомбинирующих аллелей. Каждая особь популяции имеет двух предков, но каждая аллель возникла в результате репликации только одной молекулы ДНК. Рассматривая судьбу аллелей в ретроспективе, мы обнаруживаем, что все они происходят некоторое число поколений назад от ближайшего общего предка, т.е. от одной предковой молекулы ДНК. В этом нет ничего парадоксального – такой вывод является прямым следствием дрейфа генов в ограниченной по численности популяции. Принято говорить, что все аллели данной популяции коалесцируют к ближайшему общему предку, а сам процесс такого «схождения» называется коалесценцией. Теоретически показано, что для такой идеальной популяции время коалесценции, измеряемое числом поколений, равно удвоенной величине эффективной численности и никак не связано со скоростью мутирования. Таким образом, для гаплоидных организмов, а также для генов хлоропластного и митохондриального геномов время коалесценции оказывается в четыре раза меньшим, чем для аутосомных генов диплоидов. Параметры коалесценции, оцениваемые рядом статистик, могут быть определены по данным изменчивости последовательностей ДНК. Различные их отклонения от теоретически предсказанного распределения для стандартной модели могут быть интерпретированы как следствие событий, происходивших в прошлом данной популяции, таких как значительные изменения численности, миграции, рекомбинация и т.д.

Однако однозначно реконструировать эти генеалогические связи невозможно, т.к. аллели разных организмов ничем не отличаются друг от друга и возможно бесконечное число генеалогий, которые можно только моделировать, но не реконструировать. Возможность реконструкции появляется только тогда, когда между аллелями возникают различия в результате мутаций, случившихся в более или менее отдаленном прошлом. При этом, фактически, мы реконструируем не структуру коалесцента, как таковую, а лишь генеалогические связи мутантных аллелей. Последние, однако, могут не совпадать с филогенетическими связями таксонов или популяций одного вида, так как дивергенция популяций и видов происходит не одновременно с мутациями ДНК.

Принципиальным отличием этого подхода от традиционных кладистических методов является развитие представлений о возможности одновременного сосуществования в популяциях предковых и производных последовательностей ДНК (гаплотипов). Это служит обоснованием полной естественности поли- и парафилетических отношений, по крайней мере, на внутривидовом уровне. Выявляемая по молекулярно-генетическим данным монофилия каких-либо групп всегда является следствием длительной изоляции, приведшей к вымиранию всех предковых гаплотипов. Представления, развитые в рамках теории коалесценции, наиболее широко применяются в филогеографии при построении и интерпретации внутривидовых генеалогий гаплотипов (Avice et al. 1987; Crandall and Templeton 1993). Однако рядом исследователей была обоснована возможность использования разработанных в рамках теории коалесценции и филогеографии подходов и на надвидовом уровне (Templeton 2001; Degnan and Rosenberg 2009). При этом возникает возможность исследовать ситуации, связанные с неполной сортировкой, или, иначе, неполным расхождением (Абрамсон, 2007) генеалогических линий (*incomplete lineage sorting*) и межвидовой гибридизацией в группах близких видов, не поддающиеся расшифровке в рамках чисто кладистических подходов. Сказанное можно схематично проиллюстрировать на вымышленном примере, показанном на рис. 1.

В последнее время методы построения сетей, отражающих генеалогические связи хлоропластных гаплотипов, успешно используются для установления видовых границ и расшифровки филогений, в том числе и сетчатых, комплексов близких видов в различных таксономических группах растений. Методы построения сетей были успешно использованы для реконструкции филогении большого рода *Hordeum* L. (Jakob and Blattner 2006), подрода *Melanocrommyum* (Webb & Berth.) Rouy рода *Allium* L. (Gurushidze et al. 2010), а также североамериканских представителей секции *Cinnamomeae* (DC.) Ser. рода *Rosa* L. (Joly et al. 2006). Во всех трех группах широко представлены межвидовая гибридизация и быстрая адаптивная радиация молодых видов, сочетающаяся с неполной сортировкой генеалогических линий. В цитированных работах использовался метод статистической парсимонии, считающийся одним из

наименее подверженных ошибкам (Cassens et al. 2003; Woolley et al. 2008).

Вместе с тем, попытка применить такой подход к анализу всего рода *Rosa* в целом, с акцентом на наиболее таксономически сложной и гибридогенной по своему происхождению секции *Caninae* (DC.) Ser. (Ritz et al. 2005) дала не вполне однозначные результаты и позволила авторам сделать лишь достаточно тривиальные выводы, подтверждающие гибридное происхождение секции. Следует отметить, что род *Rosa* представляет собой одну из наиболее сложных в таксономическом отношении групп цветковых растений, в систематике которой до настоящего времени не сложилось стабильного представления ни о секционном делении рода, ни даже об общем числе входящих в него видов (Шанцер 2001). Традиционная, основанная на морфологических признаках, систематика делит род *Rosa* на 4 подрода, иногда признаваемых даже в ранге отдельных родов. Три из них (*Hulthemia* (Dumort.) Focke, *Platyrhodon* (Hurst) Rehder и *Hesperhodos* Cockerell) являются моноили олиготипными и включают ряд наиболее сильно морфологически уклоняющихся форм. К четвертому подроду (*Rosa*) относится основная масса видов; традиционно его подразделяют на 9–18 секций, состав и число видов в которых варьирует в понимании разных авторов. Имеющиеся молекулярно-генетические данные указывают на то, что в роде *Rosa* широко распространены как неполная сортировка генеалогических линий, так и гибридогенное происхождение многочисленных полиплоидных видов. Эти данные указывают на относительную молодость большинства видов, хотя в ископаемом состоянии наиболее ранние находки листьев роз известны из эоцена Северной Америки (Becker 1963). Исследования по молекулярной филогении этого рода, выполненные с использованием как ядерных (*ITS1*), так и хлоропластных (Matsumoto et al. 2000, 2001; Ritz and Wissemann 2003; Bruneau et al. 2007; Wu et al. 2001) маркеров дали крайне противоречивую картину. Полученные деревья оказались плохо разрешенными, с низкой поддержкой большинства узлов и различающимися по топологии. Но, самое главное, выявляемые на них группировки таксонов не соответствуют ни традиционному, основанному на морфологических признаках, секционному делению, ни географическому распространению видов. Использование AFLP

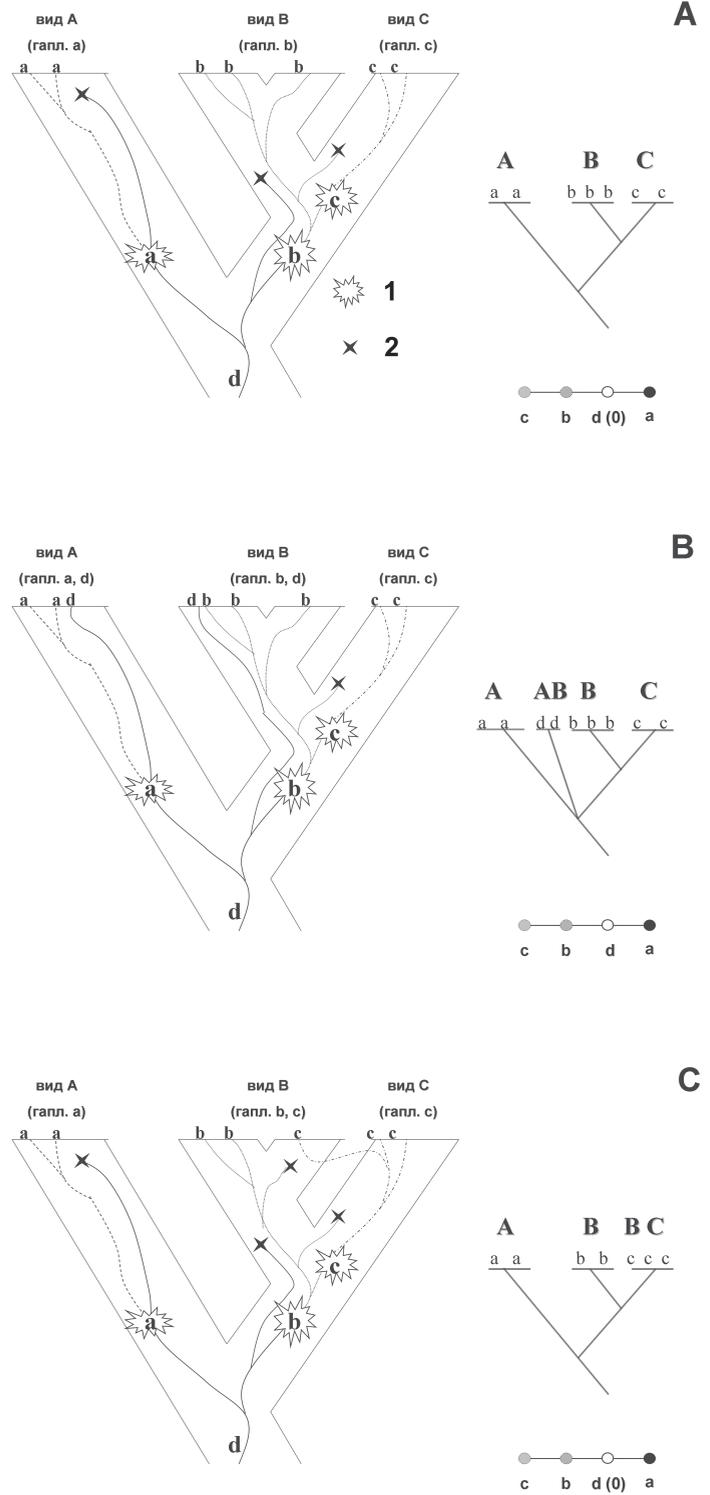


Рис. 1. Филогения и ее реконструкция по ДНК в виде дерева и генеалогической сети:

1 – мутационное событие; 2 – событие вымирания линии.

A – Носители предкового гаплотипа d вымерли: виды A, B и C представляют собой конечные монофилетические группы;

B – Носители предкового гаплотипа d НЕ вымерли: виды A и B парафилетичны вследствие неполной сортировки (неполного расхождения) филогенетических линий;

C – Носители предкового гаплотипа d вымерли, однако виды B и C парафилетичны, вследствие замещения гаплотипа b гаплотипом c в одной из популяций вида B в результате гибридизации с видом C.

Fig. 1. Phylogeny and its reconstructions from DNA as a tree and as a haplotype network:

1 – mutation event; 2 – lineage extinction event.

A – Ancestral haplotype d is extinct: species A, B, and C are terminal monophyletic groups;

B – Ancestral haplotype d is NOT extinct: species A and B are paraphyletic due to incomplete lineage sorting;

C – Ancestral haplotype d is extinct, however species B and C are paraphyletic due to replacement of haplotype b with haplotype c in one of the populations of species B as a result of hybridization with species C.

маркеров (Koorman et al. 2008) дало столь же противоречивый и противоречащий традиционной систематике рода результат, сколько-нибудь детальное обсуждение которого выходит далеко за рамки настоящей статьи. В целом, большинство авторов делает неутешительный вывод о том, что на данном этапе сколько-нибудь однозначное установление состава секций и их родства невозможно. Причиной тому являются, главным образом, многочисленные гибридизационные события в ходе предшествовавшей эволюции рода *Rosa*.

Целью настоящей работы является попытка сравнительного анализа геноалогий гаплотипов ядерных и хлоропластных последовательностей *Rosa* и оценка степени осмысленности полученных результатов с таксономической и ботанико-географической точек зрения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Благодаря филогенетическим исследованиям, проведенным за последние 10–15 лет разными группами исследователей в разных странах (Eriksson et al. 1998; Helfgott et al. 2000; Iwata et al. 2000; McNutt et al. 2007; Khaitova et al. 2010; Kovarik et al. 2008; Matsumoto et al. 2000, 2001; Wu et al. 2001; Ritz and Wissemann 2003; Ritz et al. 2005; Bruneau et al. 2007; Potter et al., 2007), был накоплен большой массив данных по последовательностям ДНК видов *Rosa*. Эти данные хранятся в открытом доступе в международной базе данных GenBank и доступны для изучения, что создает возможность использования всего массива накопленной информации для переоценки существующих представлений о филогении *Rosa*.

В анализ также были включены последовательности ДНК, секвенированные в ходе выполнения настоящей работы. Это последовательности ядерного внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК *ITS1* из *R. majalis* Herrm. s.l. (43 образца, включая *R. majalis* s.str., *R. glabrifolia* C.A. Mey. ex Rupr., *R. pratorum* Sukacz., *R. gorinkensis* Fisch. ex Spreng.), *R. acicularis* Lindl. (1), *R. amblyotis* C.A. Mey. (1) и *R. villosa* L. (1); а также хлоропластного межгенного спейсера *trnL-trnF* из *R. majalis* s.l. (27 образцов), *R. acicularis* (1), *R. amblyotis* (1), *R. pendulina* L. (3), *R. gallica* L. (3), *R. donetzica* Dubovik (2) и *R. oxyodon* Boiss. (49). Амплификация обоих фрагментов была проведена с использованием стандартных праймеров

NNC-18S10 и C26A для *ITS* (Mort et al. 2007) и с и е для участка *trnL-trnF* (Taberlet et al., 1991). Те же праймеры были использованы для секвенирования, проводившегося на базе ЦКП «Геном» и ЗАО «Синтол». Так как длина анализируемых фрагментов составляла менее 300 пн, в большинстве случаев для секвенирования использовался только прямой праймер. Всего дополнительно в анализ были включены данные по 132 образцам 8 видов шиповников. В результате, в полученной матрице многие виды были представлены несколькими образцами. Это позволило, в известной мере, компенсировать «слепое» использование последовательностей из GenBank: сходство и группировка в анализах последовательностей одного вида, полученных разными авторами, косвенно подтверждает правильность идентификации образцов. Всего в анализ были включены 281 последовательность *ITS1* из 90 видов и 181 последовательность *trnL-trnF* из 78 видов шиповников. Участок *ITS2* был намеренно исключен из анализа по двум причинам: эти последовательности значительно менее вариабельны, чем *ITS1*, а соответственно, и в значительно меньшем числе представлены в GenBank.

Методика извлечения ДНК из сухих листьев, параметры ПЦР и методы секвенирования приведены в других публикациях (Fedorova et al. 2010; Шанцер и др. 2011).

Во всех видах проведенных анализов индели (вставки/делеции) учитывались, как пятое состояние признака (в дополнение к четырем нуклеотидам А, Т, С, G). При этом каждая делеция или вставка кодировалась в выравниваниях, как единичное мутационное событие. Из анализа были исключены различавшиеся по длине мононуклеотидные повторы из-за высокой гомоплазии делеционных событий в этих участках.

Полученные выравнивания были проанализированы методом статистической парсимонии (Templeton et al. 1987, 1992) в программе TCS (Clement et al. 2000). Построенные в результате анализа сети гаплотипов были далее проанализированы методом иерархического анализа (Nested Clade Analysis, NCA) в соответствии с указаниями в Templeton and Sing (1993) и Templeton (1998).

Для укоренения полученных сетей эти же данные были дополнительно проанализированы методом NeighborNet в программе SplitsTree4 ver. 4.11.3 (Huson, 1998; Huson and Bryant 2006).

В качестве внешней группы были использованы последовательности *ITS1* пяти видов рода *Rubus*: *R. caesius* L., *R. idaeus* L., *R. saxatilis* L., *R. trifidus* Thunb. и *R. ulmifolius* Schott, взятые из GenBank.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Генеалогический анализ гаплотипов *ITS1*

Всего в анализ была включена 281 последовательность, длина выравнивания составила 250 позиций. В полученной матрице 37 видов из 90 были представлены 2–6 образцами, последова-

тельности которых были взяты из данных разных авторов. Наибольшим числом образцов были представлены *R. majalis* s.l. (43, наши собственные данные) и *R. moschata* Herrm. (10).

Генеалогия гаплотипов ядерного *ITS1*, построенная методом статистической парсимонии, представлена на рис. 2. Рассчитанный программой предел парсимонии (наибольшее число мутаций, по которым различаются гаплотипы, еще допускающее экономное решение с вероятностью более 95%) был равен 6 и позволил построить сеть, охватывающую все включенные в анализ гаплотипы, за исключением двух: гаплотипа *R. abyssinica* R.

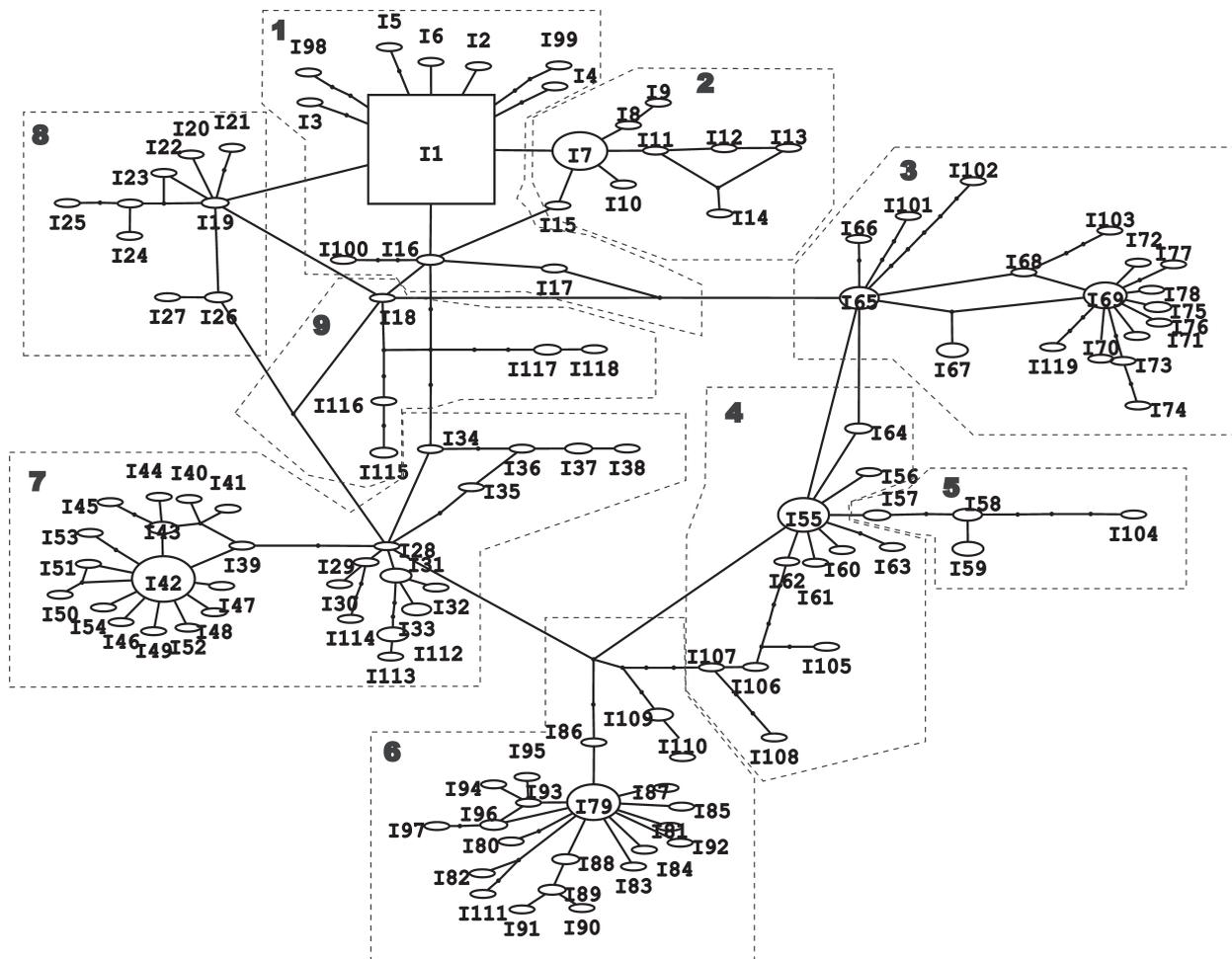


Рис. 2. Генеалогическая сеть гаплотипов *ITS1* *Rosa*. Пунктирными линиями очерчены клады третьего уровня, выявляемые в результате иерархического анализа. Цифрами 1–9 обозначены номера клады.

Fig. 2. Genealogical network of *ITS1* haplotypes of *Rosa*. Dashed lines outline nested clades of the third level, revealed by Nested Clade Analysis. Figures 1–9 correspond to clade numbers.

Вр. и одного из гаплотипов *R. dumalis* Bechst. Всего программой был рассчитан 191 гаплотип, 70 из которых не были обнаружены среди исследованных образцов и представляли собой гипотетические промежуточные гаплотипы. У видов, представленных в выборке множественными образцами, были обнаружены, с одной стороны, множественные и не всегда близкородственные гаплотипы, а с другой – общность некоторых гаплотипов с другими видами. У видов, представленных единичными образцами, гаплотипы в большинстве случаев были видоспецифичными, но иногда оказывались и общими с другими видами. Например, у *R. majalis*, представленной в анализе наибольшим числом образцов (43), у всех из них, кроме двух, был выявлен один и тот же гаплотип I1, общий с *R. davurica* Pall. и *R. fedtschenkoana* Regel из секции *Cinnamomeae*, а также с отдельными образцами видов других секций (*Caninae* и *Pimpinellifoliae* (DC.) Ser.). Гаплотипы двух образцов (I17 и I99) оказались близкими по положению в сети к I1 и отличающимися от него двумя и тремя мутациями соответственно. У *R. moschata* (10 образцов, 16 клонированных последовательностей) в результате анализа было обнаружено 7 гаплотипов, 5 из которых оказались видоспецифичными, а два – общими с другими видами. Из этих двух один оказался общим с образцом *R. henryi* Boulenger (секция *Synstylae* DC.), а второй – со многими видами секции *Caninae*. Подобная, но менее ярко выраженная, картина наблюдается и для видов, представленных в анализе меньшим числом образцов и последовательностей.

Из-за большого числа гомоплазий, связанных с множественными параллельными заменами и инделями, сеть содержит 14 замкнутых петель, не позволяющих сделать однозначных выводов о генеалогических связях гаплотипов.

Эти петли, однако, не мешают проведению иерархического анализа клад (Templeton and Sing 1993), который позволяет выделить 72 клады 1-го, 25 клад 2-го и 9 клад 3-го уровня, очерчивающих группы наиболее близкородственных гаплотипов. Эти клады представляют собой “ядра”, включающие центральные гаплотипы и ряд генеалогически близких к ним, различающихся 1–3 мутациями. Результаты анализа позволяют разделить исследованную выборку на 9 больших групп родства, соответствующихкладам 3-го уровня.

Группа 1 включает центральный гаплотип (I1), распространенный от Дальнего Востока до Вос-

точной Европы среди видов секции *Cinnamomeae*: *R. majalis* s.l. (включая *R. majalis* s.str., *R. glabrifolia*, *R. pratorum*, *R. gorinkensis*), *R. davurica*, *R. fedtschenkoana*, а также у некоторых видов секции *Caninae* (*R. mollis* Sm., *R. agrestis* Savi и *R. caesia* Sm.) и у *R. spinosissima* L. *Rosa beggeriana* Schrenk обладает производным от I1 гаплотипом I4.

Группа 2 включает центральный гаплотип (I7), распространенный среди североамериканских и восточноазиатских представителей секции *Cinnamomeae*: диплоидов *R. amblyotis* и ее сахалинской разновидности *R. marretii* H. Lév., *R. rugosa* Thunb., *R. woodsii* Lindl., *R. blanda* Aiton, и имеющих дополнительные гаплотипы тетраплоидов *R. carolina* Willd., *R. virginiana* Herrm., *R. arkansana* Porter, а также *R. sicala* Tratt. из секции *Caninae* (один гаплотип из 5). Производные от него гаплотипы североамериканских диплоидов *R. nitida* Willd. и *R. palustris* Marsh. и тетраплоидов *R. carolina*, *R. arkansana* и *R. virginiana* связаны с этой группой и образуют петлю вместе с одним из гаплотипов восточноазиатской *R. sertata* Rolfe.

Группа 3 включает гаплотипы, родственные I65 и распространенные среди полиплоидных горных и циркумбореальных видов секций *Cinnamomeae* и *Pimpinellifoliae*: *R. acicularis*, *R. pendulina*, *R. altaica* Willd. и *R. suffulta* Greene. От этой группы происходят I69 и производные от него гаплотипы, распространенные среди гималайских и европейско-западноазиатских представителей секций *Gallicanae* (DC.) Ser., *Caninae* и *Synstylae*: *R. alba* L., *R. phoenicia* Boiss., *R. gallica*, *R. sempervirens* L., *R. moschata*, *R. canina* L., *R. dumalis* и *R. villosa*.

Группу 4 образуют гаплотипы, родственные I55, и характерные для видов секций *Synstylae* и *Chinenses* DC. восточноазиатско-гималайского распространения: *R. wichuraiana* Crép., *R. tunquinensis* Crép., *R. maximowicziana* Regel, *R. luciae* Franch. et Rochebr., *R. multiflora* Thunb. ex Murr., *R. chinensis* Jacq., *R. odorata* (Andrews) Sweet, *R. moschata*, *R. rubus* H. Lév. et Vaniot, *R. sambucina* Koidz. и *R. henryi*. Производная от нее группа 5 включает 4 гаплотипа, также характерные для видов секции *Synstylae*: *R. rubus*, *R. sambucina*, *R. henryi* и *R. helenae* Rehder et E.H. Wilson.

Группа 6 образована гаплотипами, связанными с центральным гаплотипом I79, и включает в себя исключительно гаплотипы видов секции *Caninae*. Однако в ее основании лежит гаплотип I86, характерный для *R. phoenicia* из секции *Synstylae*.

Группа 7 включает в себя два связанных друг с другом “ядра”. Одно из них, внутреннее, образовано гаплотипами, производными от I28, распространенными среди восточно- и центральноазиатских видов секций *Laevigatae*, *Banksianae* и *Pimpinellifoliae*: *R. x fortuneana* Lem., *R. laevigata* Michx., *R. xanthina* Lindl., *R. primula* Boulenger, *R. ecae* Aitch., *R. foetida* Herrm., *R. cymosa* Tratt. и *R. banksiae* W.T. Aiton. Второе “ядро”, с центральным гаплотипом I42, образовано преимущественно гаплотипами, распространенными среди европейско-западноазиатских видов секции *Caninae*. Однако сам центральный гаплотип I42 встречается также и у гималайско-западноазиатской *R. moschata* из секции *Synstylae*, а два производных от него концевых гаплотипа – у *R. gallica*.

Группа 8 образована гаплотипами, производными от I19. Эта группа тесно связана с группой 1 (их центральные гаплотипы I19 и I1 различаются единственной мутацией) и замыкает большую петлю, в которую объединены все клады 3-го уровня. В группу 8 объединены гаплотипы, распространенные среди западно-китайско-юньнаньских и центральноазиатских представителей секции *Cinnamomeae*: *R. willmottiae* Hemsl., *R. laxa* Retz., *R. davidii* Crép., *R. multibracteata* Hemsl. et E.H. Wilson, *R. praelucens* Bijn., *R. persetosa* Rolfe и *R. sertata* Rolfe.

Последняя группа 9 является наименее выраженной, так как включает множество гипотетических гаплотипов, дедуцированных программой и отсутствующих в исходной матрице. Она объединяет гаплотипы, распространенные среди наиболее филогенетически изолированных в роде *Rosa* видов – *R. stellata* Wooton (подрод *Hesperhodos*) и *R. persica* Michx. ex Juss. (подрод *Hulthemia*), а также один из гаплотипов *R. spinosissima* (подрод *Rosa*, секция *Pimpinellifoliae*), который, впрочем, гораздо ближе к группам 1 и 8, чем к гаплотипам своей группы.

Генеалогический анализ гаплотипов *trnL-trnF*

Так как хлоропластные последовательности у шиповников, так же, как и у большинства других цветковых растений, наследуются только по материнской линии, это позволяет исключить из анализа большую часть событий, связанных с гибридизацией, и проследить ход эволюции и географического расселения группы, обусловлен-

ный распространением семян. Поэтому такой же анализ был проведен для межгенного спейсера хлоропластной ДНК *trnL-trnF*, отражающего связи гаплотипов по материнской линии.

Всего в анализ была включена 181 последовательность, длина выравнивания составила 283 позиции. Из 78 включенных в анализ видов 15 были представлены несколькими образцами, последовательности которых были взяты из данных разных авторов. Наибольшим числом образцов были представлены *R. majalis* s.str. (20) и *R. oxyodon* (49), по нашим собственным данным. Рассчитанной программой 95% предел парсимонии был равен 7 и позволил построить сеть, охватывающую все включенные в анализ гаплотипы (Рис. 3). Всего программой были рассчитаны 48 гаплотипов, 14 из которых не были обнаружены среди исследованных образцов и представляли собой гипотетические промежуточные гаплотипы. Полученная сеть имеет только одну замкнутую петлю, делающую не вполне определенным положение гаплотипа, характерного для *R. minutifolia* Engelm., вида, крайне близкого к *R. stellata* из подрода *Hesperhodos*. Так как длина выравнивания была невелика, для сравнения сеть была построена также для матрицы, построенной по всему региону *trnL-trnF*, включающему часть кодирующей последовательности гена *trnL*, интрон гена *trnL* и межгенный спейсер *trnL-trnF*. Общая длина выравнивания в последнем случае составила 851 позицию, но включала только 85 последовательностей, взятых из GenBank. Топологии обеих сетей оказались идентичными, но вторая содержала значительно больше гипотетических промежуточных гаплотипов (не показано). Поэтому иерархический анализ был проведен для первой сети, содержавшей значительно больше последовательностей. Иерархический анализ выделил на кладограмме 19 клад 1-го и 6 клад 2-го уровня. Результаты анализа позволяют разделить исследованную выборку на 6 больших групп родства, соответствующих кладам 2-го уровня. Выделенные группы гаплотипов имеют следующий состав.

Группа 1 образована гаплотипами, производными от центрального гаплотипа T3. Она включает в себя исключительно гаплотипы евразийских видов секции *Cinnamomeae*: *R. majalis* s.l., *R. donetzica*, *R. corymbulosa* Rolfe, *R. webbiana* Wall. и 3 из 5 гаплотипов кавказской *R. oxyodon*. Эта группа по составу наиболее близка к группе

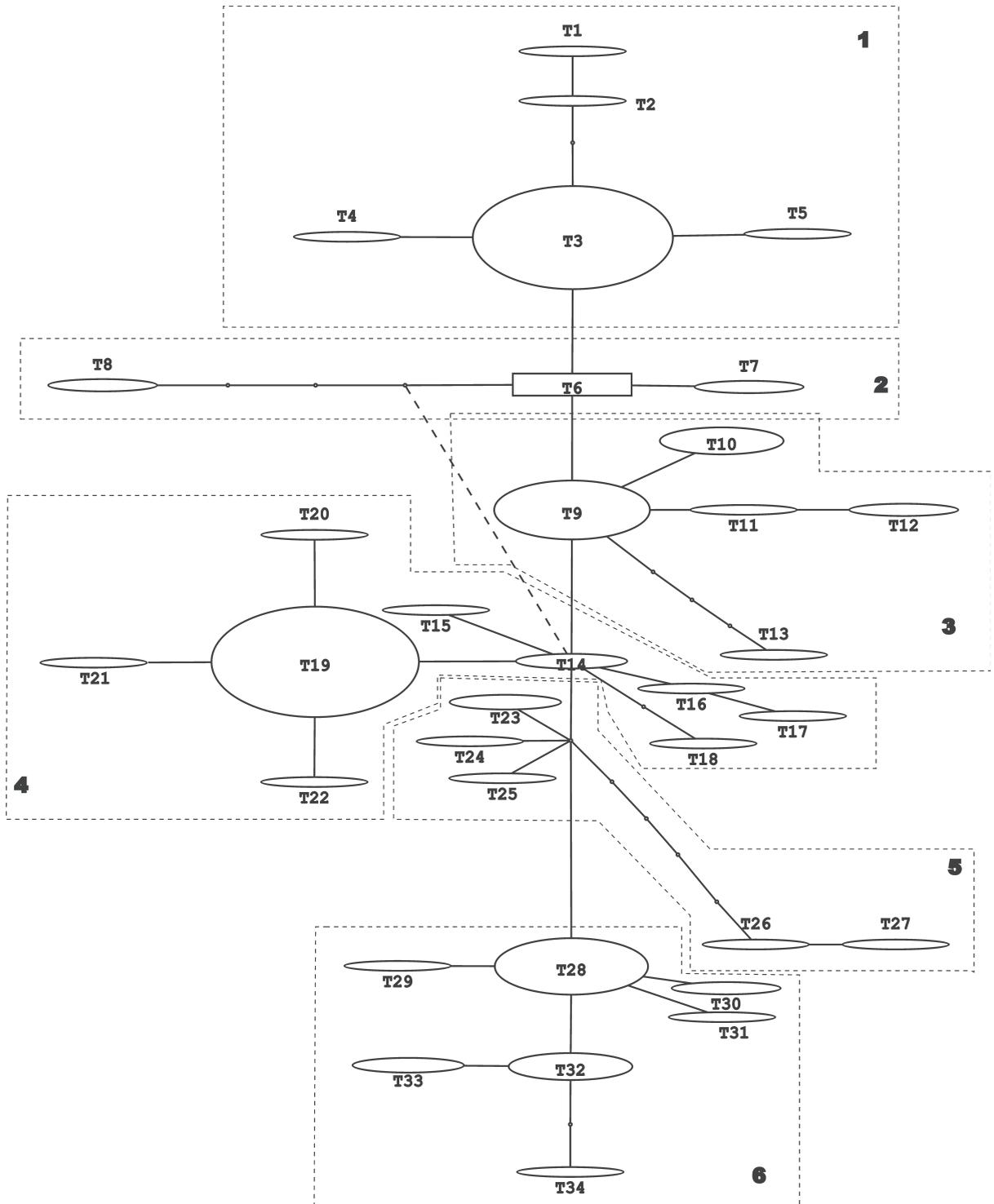


Рис. 3. Генеалогическая сеть гаплотипов *trnL-trnF* *Rosa*. Пунктирными линиями очерчены клады второго уровня, выявляемые в результате иерархического анализа. Цифрами 1–6 обозначены номера клады.

Fig. 3. Genealogical network of *trnL-trnF* haplotypes of *Rosa*. Dashed lines outline nested clades of the second level, revealed by Nested Clade Analysis. Figures 1–6 correspond to clade numbers.

1, выделяемой по данным ядерных *ITS1*, отличия определяются, главным образом, различиями в составе выборов.

Группа 2 образована гаплотипами, производными от T6, характерными для видов секции *Cinnamomeae*, распространенных на северо-востоке Азии (*R. amblyotis*, *R. nipponensis* Crép. и *R. rugosa*) и на западе Северной Америки (*R. bridgesii* Crép. ex Rydb., *R. granulata* Greene, *R. lesterae* Eastw., *R. spithamea* A. Gray).

В группу 3 входят гаплотипы, производные от центрального гаплотипа T9. Они характерны для центрально- и восточноазиатских видов секции *Cinnamomeae* и большинства североамериканских видов этой секции, а также секции *Carolinae* Crép. В эту же группу входят один из 5 гаплотипов центральноевропейской *R. pendulina* и гаплотип *R. koreana* Kom., обычно относимой к секции *Pimpinellifoliae*. Кроме того, к этой группе относится гаплотип *R. andegavensis* из секции *Caninae*. Группы 2 и 3 по составу практически совпадают с группой 2 и, частично, группой 3, выделяемым по данным *ITS1*.

Группа 4 включает гаплотипы, производные от T14, которые распространены среди китайско-центральноазиатских представителей секций *Cinnamomeae* (3 из 4 гаплотипов *R. acicularis*, 3 из 5 *R. pendulina*, *R. multibracteata*, *R. bella*, *R. beggeriana*, *R. laxa*, *R. caudata* и 2 гаплотипа *R. oxyodon*) и *Pimpinellifoliae* (*R. primula*, *R. altaica* и *R. foetida*).

Группа 5 объединяет пять гаплотипов, сходящихся к отсутствующему в выборке гипотетическому промежуточному гаплотипу. Они характерны для восточноазиатских видов секций *Banksianae* Lindl., *Bracteatae* Thory и подрода *Platyrhodon*. В эту же группу входит центральноазиатская *R. persica*, отделенная от остальных ее членов, однако, четырьмя дополнительными промежуточными гаплотипами. Их родство, однако, далеко не столь очевидно, исходя из генеалогических связей гаплотипов ядерных *ITS1*. Анализ сети, построенной по полной последовательности региона *trnL-trnF* также разделяет *R. persica* и виды секций *Banksianae* и *Bracteatae*, образующие самостоятельную группу.

К группе 6 относятся гаплотипы, производные от центральных гаплотипов T28 и T32, образующие три клады первого уровня. Клада, образованная гаплотипами, производными от T28, включает в себя виды секций *Caninae*, *Gallicanae*

и наиболее западных представителей секции *Synstylae* (*R. arvensis* Huds., *R. moschata* и индийскую *R. leschenaultiana* Red. et Thory ex Wight et Arn. К этой же группе относятся гаплотип североамериканской *R. setigera* Michx. (*Synstylae*) и один из гаплотипов *R. pendulina*. Эта группа соответствует группам 6 и 7, выделяемым по данным *ITS1* и, так же как и результаты анализа ядерных последовательностей, выявляет родственные связи видов секции *Caninae* с западноазиатскими представителями *Synstylae*. Клады, производные от гаплотипа T32, включают восточноазиатских представителей секций *Synstylae*, *Chinenses*, *Laevigatae*, один из гаплотипов *R. cymosa* из секции *Banksianae*, а также *R. xanthina* из секции *Pimpinellifoliae*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Укоренение сетей

Так же как и любая кладограмма, сеть изначально является неориентированной. Укоренение ее возможно посредством введения внешней группы, которая в идеале должна включать в себя представителей ближайшего родственного (сестринского) таксона. С другой стороны, основание некоторых сетей может быть рассчитано исходя из представлений теории коалесценции. В этом случае корневой группой оказывается гаплотип, расположенный в одном из внутренних узлов. Этот метод часто используется в филогеографии, но на надвидовом уровне применять его следует с осторожностью (Jakob and Blattner, 2006).

По данным Potter et al. (2007) род *Rosa* является одним из базальных таксонов подсемейства *Rosoideae* и сестринским по отношению к трибе *Potentillaeae*. Базальнее него на дереве располагаются только клада *Colurieaeae*, включающая роды *Fallugia* Endl., *Geum* L. и *Sieversia* Willd., род *Rubus* и род *Filipendula* Mill. Последний оказывается сестринским по отношению ко всему остальному подсемейству.

В работах по филологии *Rosa* в качестве внешней группы разными авторами использовались представители родов *Rubus* (Wissemann and Ritz 2005; Koorman et al. 2008) и *Potentilla* L. (Bruneau et al. 2007). Однако, независимо от выбора внешней группы, во всех случаях результаты анализа оказались неоднозначными. Так, наиболее базаль-

ной группой *Rosa* в разных анализах оказывались разные виды и группы видов. В консенсусном дереве, построенном по данным совместного анализа хлоропластных спейсеров *trnL-trnF* и *psbA-trnH* методом максимальной экономии (Bruneau et al., 2007) в сестринском положении по отношению ко всему остальному роду оказалась *R. minutifolia* (подрод *Hesperhodos*). Однако Байесовский анализ тех же данных выявил базальную политомию с *R. primula* и *R. foetida*, а *R. minutifolia* оказалась включенной в политомию в основании одной из двух выявленных крупных клад.

На Байесовском дереве (Wissemann and Ritz 2005), построенном по данным полиморфизма хлоропластного спейсера *atpB-rbcL* было получено дерево с *R. persica* (подрод *Hulthemia*) и *R. laevigata* (секция *Leavigatae* Thory), образующими граду в его основании. При анализе же последовательности ядерного внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомальной ДНК (*ITS1*) было получено дерево иной топологии, на котором базальная политомия была образована двумя крупными многовидовыми кладами. Интересно, что в основании одной из этих двух клад располагается субклада, в состав которой вошли *R. stellata* (подрод *Hesperhodos*), *R. persica*, *R. laevigata*, *R. primula*, *R. foetida* и *R. ecae*. Однако во всех случаях поддержка внутренних узлов и базальных ветвей на этих деревьях оказалась низкой.

Чтобы попытаться выявить наиболее базальную группу видов *Rosa*, мною был проведен анализ последовательностей *ITS1* и *trnL-trnF* методом NeighborNet, реализованным в программе SplitsTree4, с использованием в качестве внешней группы 31 последовательности видов рода *Rubus*. Этот метод строит не деревья, а сплитграфы, в которых длина ребер сети показывает вероятность связей между узлами. Таким образом, построенная сеть отражает не только наиболее экономные решения, но все пространство возможных решений. Анализ данных по обоим типам последовательностей выявил в качестве базальной (т.е. наиболее близкой к *Rubus*) группы роз виды подрода *Hesperhodos*. Для ядерной последовательности *ITS1* наиболее близкими к *Rubus* оказались последовательности *R. stellata* (Рис. 4), а для хлоропластного спейсера *trnL-trnF* – *R. minutifolia* (не показано). Эти морфологически очень сходные виды известны из двух дизъюнктивных, небольших по площади участков ареала на юге и

вдоль тихоокеанского побережья Северной Америки. Нельзя исключить, что эта морфологически крайне своеобразная группа является непосредственным производным исходной группы роз. Эти данные указывают также на вероятное североамериканское происхождение этого рода, что не противоречит и палеонтологическим данным.

Если это предположение верно, то группа 2, установленная по данным хлоропластной последовательности *trnL-trnF*, представляет собой ближайшего потомка первичной группы роз, остатком которой является подрод *Hesperhodos*. От нее происходят группы 1 (распространившаяся по всей северной Евразии) и 2 (восточная Азия и Северная Америка), представленные видами секции *Cinnamomeae*. Группа 6 представляет собой одно из наиболее поздних производных в этой генеалогической линии, что говорит об эволюционной молодости не только секции *Caninae*, но и секций *Synstylae*, *Banksianae*, *Chinenses* и *Laevigatae*. Последнее свидетельствует о том, что розы-лианы субтропических регионов, рассматривавшиеся В.Г. Хржановским (1958), как остатки наиболее древних и по большей части уже вымерших групп шиповников, напротив, представляют собой молодое образование. Последний вывод в отношении видов секции *Synstylae* выглядит вполне логичным с точки зрения морфологии, так как характерное для всех видов секции плотное слипание стилодиев в единую колонку, несомненно, является вторичным состоянием этого признака, производным от свободного положения стилодиев у плодолистиков апокарпного гинецея.

Секционное деление рода *Rosa* в свете молекулярно-филогенетических данных

Анализ генеалогий гаплотипов ядерных и хлоропластных последовательностей *Rosa* показывает, что секционное деление рода, принятое в современной систематике, лишь отчасти отражает филогенетические связи входящих в него видов. Все традиционно принимаемые секции оказываются парафилетическими или, отчасти, даже полифилетическими, что связано с близким родством многих современных видов и, в ряде случаев, их гибридогенным происхождением. В частности, результаты анализа ядерных *ITS1* указывают на вероятное аллополиплоидное происхождение таких широко распространенных видов, как *R.*

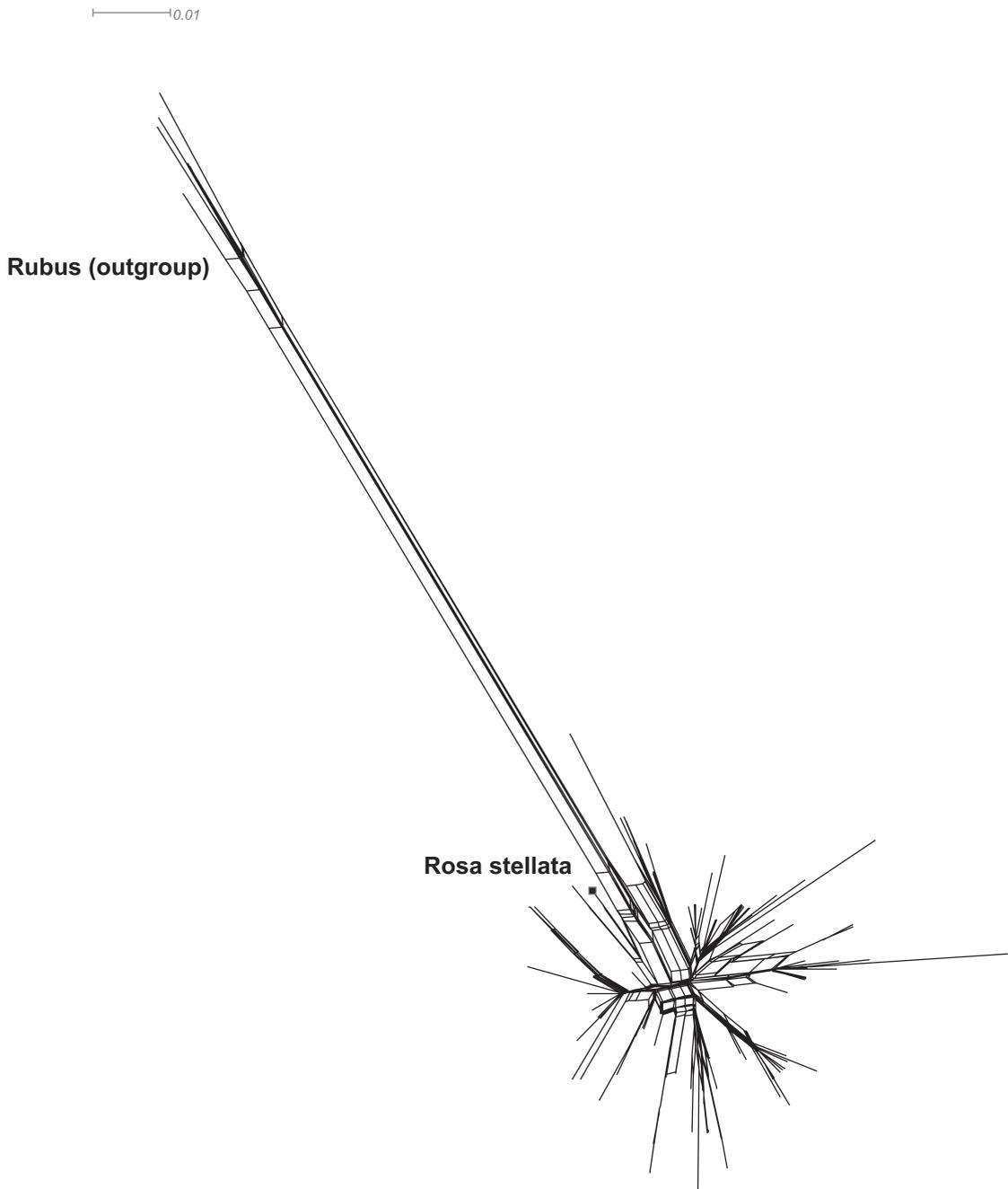


Рис. 4. Сплитграф, построенный методом NeighborNet по данным последовательностей *ITS1* *Rosa*, отображающий положение *R. stellata* относительно внешней группы и последовательностей других видов рода. Обозначения всех остальных терминальных групп удалены.

Fig. 4. Neighbor Net network of *ITS1* sequences of *Rosa*, showing the position of *R. stellata* relative the outgroup and other *Rosa* species. Labels of all the other terminal groups are deleted.

acicularis (секция *Cinnamomeae*) и *R. spinosissima* (секция *Pimpinellifoliae*).

Установить сколько-нибудь однозначно отношения групп гаплотипов, полученных в результате анализа ядерных последовательностей *ITS1*, нельзя из-за петель, вызванных гомоплазиями и неоднозначностью данных. Вместе с тем, результаты обоих анализов оказываются в значительной мере конгруэнтными друг другу. Так, и по ядерным, и по хлоропластным данным выделяются две группы видов, наиболее филогенетически изолированные от остальных представителей рода. Это виды североамериканского подрода *Hesperhodos* (*R. stellata* и *R. minutifolia*), *R. roxburghii* (восточноазиатский подрод *Platyrhodon*) и *R. persica*, обычно выделяемая в отдельный подрод *Hulthemia*. Их положение и возможное родство различается при анализе хлоропластных и ядерных данных. Вероятно, эти виды представляют собой эволюционно изменившиеся остатки наиболее древней группы роз, большая часть представителей которой к настоящему времени полностью вымерла. Среди них подрод *Hesperhodos*, представители которого занимают реликтовые ареалы на юге и западе Северной Америки, во всех анализах оказывается базальным по отношению ко всем остальным видам рода.

В обоих случаях (и по *ITS1*, и по хлоропластным данным) выделяется группа видов секции *Cinnamomeae*, распространенная на востоке Азии и западе Северной Америки. По хлоропластным данным она оказывается связанной с представителями подрода *Hesperhodos* и может быть исходной группой для большинства современных видов и секций. Ее берингийское распространение вполне логично увязывается с широким распространением производных от нее групп и в Евразии, и в Северной Америке.

Интересно, что анализ обоих типов данных указывает на базальное положение западноазиатских видов секции *Synstylae* (*R. moschata*, *R. phoenicia*, *R. arvensis*) по отношению к остальным видам этой секции, распространенным преимущественно в Восточной Азии. Это противоречит традиционно существующим представлениям (Хржановский 1958) о большой древности восточноазиатских видов *Synstylae* и их третичных миграциях на запад вдоль Гималаев. Наши данные указывают на то, что все происходило с точностью до наоборот, и распространение видов этой секции шло с запада на восток. В пользу этого свидетельствует

также изолированное положение *ITS1* гаплотипов *R. abyssinica*, единственного представителя секции, распространенного в северо-восточной Африке. С западными же видами *Synstylae* связаны гаплотипы единственного североамериканского представителя секции – *R. setigera*. Таким образом, дизъюнкция ареала секции оказывается не классической, Восточная Северная Америка – Восточная Азия, а указывающей на связи Европы и Западной Азии с Северной Америкой.

Еще одним согласованным результатом проведенных анализов является положение гаплотипов европейско-западноазиатских представителей секции *Synstylae* *R. phoenicia* и *R. moschata* в основании клад, образованных гаплотипами видов секции *Caninae* (или, в любом случае, демонстрирующих тесное родство с ними). Таким образом, эти виды (или их ближайший общий предок) оказываются наиболее вероятными кандидатами на роль так называемой «*Rosa protocanina*», гипотетического диплоидного вида, в результате гибридизаций которого с видами других секций по мнению ряда авторов (Zieliński 1985; Ritz et al. 2005) возникла секция *Caninae*. Присутствие ядерных и хлоропластных гаплотипов представителей секции *Caninae* в кладах, преимущественно образованных гаплотипами, характерными для видов секции *Cinnamomeae*, указывает на других вероятных родителей этой аллополиплоидной группы. Тот факт, что эти гаплотипы расположены в разных, не связанных непосредственно друг с другом кладах говорит именно о последствиях гибридизации, а не неполной сортировки филогенетических линий в группах близкородственных видов.

Таким образом, анализ сетей гаплотипов, построенных методом статистической парсимонии, позволяет выделять группы близкородственных гаплотипов, имеющих общее или викарное географическое распространение. В группах, подобных розам, т.е. с обилием молодых и гибридогенных видов, такой анализ позволяет извлечь из данных по последовательностям ДНК гораздо больше информации об их истории, нежели прямолинейно примененные кладистические алгоритмы анализа.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 10-04-00240). Автор благодарен трем анонимным рецензентам за внимательное и критическое чтение рукописи.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И.** 2007. Филогеография: итоги, проблемы, перспективы. *Вестник ВОГиС*, **11**(2): 307–331.
- Хржановский В.Н.** 1958. Розы. Филология и систематика. Спонтанные виды Европейской части СССР, Крыма и Кавказа. Опыт и перспективы использования. Советская Наука, Москва, 497 с.
- Шанцер И.А.** 2001. Современное состояние таксономической изученности восточноевропейских шиповников (*Rosa* L.). *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, **106**(2): 43–48.
- Шанцер И.А., Вагина А.В. и Остапко В.М.** 2011. Критическое исследование шиповников (*Rosa* L.) заповедника “Хомутовская степь”. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический*, **116**(3): 38–49.
- Шнеер В.С.** 2005. Краткий очерк способов получения, обработки и трактовки данных по последовательности ДНК в систематике растений. *Ботанический журнал*, **90**(3): 304–323.
- Avise J.C., Arnold J., Ball R.M., Bermingham E., Lamb T., Neigel J.E., Reeb C.A. and Saunders N.C.** 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, **18**: 489–522.
- Bandelt H.-J., Forster P. and Röhl A.** 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution*, **16**(1): 37–48.
- Becker H.F.** 1963. The fossil record of the genus *Rosa*. *Bulletin of Torrey Botanical Club*, **90**(2): 99–110.
- Bruneau A., Starr J.R. and Joly S.** 2007. Phylogenetic relationships in the genus *Rosa*: new evidence from chloroplast DNA sequences and an appraisal of current knowledge. *Systematic Botany*, **32**(2): 366–378.
- Cassens I., Van Waerenbeek K., Best P.B., Crespo E.A., Reyes J. and Milinkovitch M.C.** 2003. The phylogeography of dusky dolphins (*Lagenorhynchus obscurus*): a critical examination of network methods and rooting procedures. *Molecular Ecology*, **12**(7): 1781–1792.
- Clement M., Posada D. and Crandall K.A.** 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology*, **9**(10): 1657–1659.
- Crandall K.A. and Templeton A.R.** 1993. Empirical tests of some predictions from coalescent theory with applications to intraspecific phylogeny reconstruction. *Genetics*, **134**: 959–969.
- Degnan J.H. and Rosenberg N.A.** 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescence. *Trends in Ecology and Evolution*, **24**(6): 332–340.
- Doyle J.J.** 1992. Gene trees and species trees: molecular systematics as one-character taxonomy. *Systematic Botany*, **17**(1): 144–163.
- Eriksson T., Donoghue M.J. and Hibbs M.S.** 1998. Phylogenetic analysis of *Potentilla* using DNA sequences of nuclear ribosomal internal transcribed spacers (*ITS*), and implications for the classification of Rosoideae (Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **211**: 155–179.
- Fedorova A.V., Schanzer I.A. and Kagalo A.A.** 2010. Local differentiation and hybridization in populations of wild roses in W Ukraine. *Wulfenia*, **17**: 99–115.
- Gurushidze M., Fritsch R.M. and Blattner F.R.** 2010. Species-level phylogeny of *Allium* subgenus *Melanocrommyum*: Incomplete lineage sorting, hybridization and *trnF* gene duplication. *Taxon*, **59**(3): 829–840.
- Hein J., Scheirup M.H. and Wiuf C.** 2005. Gene genealogies, variation and evolution. A primer in coalescent theory. Oxford University Press, New York, 276 p.
- Helgott D.M., Francisco-Ortega J., Santos-Guerra A., Jansen R.K. and Simpson B.B.** 2000. Biogeography and breeding system evolution of the woody *Bencomia* alliance (Rosaceae) in Macaronesia based on *ITS* sequence data. *Systematic Botany*, **25**(1): 82–97.
- Hudson R.R.** 1991. Gene genealogies and the coalescent process. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*, **7**: 1–44.
- Huson D.H.** 1998. SplitsTree: A program for analyzing and visualizing evolutionary data. *Bioinformatics*, **14**(10): 68–73.
- Huson D.H. and Bryant D.** 2006. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Molecular Biology and Evolution*, **23**(2): 254–267.
- Iwata H., Kato T. and Ohno S.** 2000. Triparental origin of Damask roses. *Gene*, **259**(1–2): 53–59.
- Jacob S.S. and Blattner F.R.** 2006. A chloroplast genealogy of *Hordeum* (Poaceae): long-term persisting haplotypes, incomplete lineage sorting, regional extinction, and the consequences for phylogenetic inference. *Molecular Biology and Evolution*, **23**(8): 1602–1612.
- Joly S., Starr J.R., Lewis W.H. and Bruneau A.** 2006. Polyploid and hybrid evolution in roses east of the Rocky Mountains. *American Journal of Botany*, **93**: 412–425.
- Khaitova L., Werlemark G., Nybom H., Kovarik A.** 2010. Frequent silencing of rDNA loci on the univalent-forming genomes contrasts with their stable expression on the bivalent-forming genomes in polyploid dogroses (*Rosa* sect. *Caninae*). *Heredity*, **104**(1): P. 113–120.
- Kingman J.F.C.** 1982. On the genealogy of large populations. *Journal of Applied Probability*, **19**: 27–43.
- Kingman J.F.C.** 2000. Origins of the coalescent: 1974–1982. *Genetics*, **156**: 1461–1463.
- Koopman W.J.M., Wissemann V., De Cock K., Van Huylenbroeck J., De Riek J., Sabatino G.J.H., Visser D., Vosman B., Ritz C.M., Maes B., Werlemark G., Nybom H., Debener T., Linde M. and Smulders M.J.M.** 2008. AFLP markers as a tool to reconstruct complex relationships: a case study in *Rosa* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, **95**(3): 353–366.

- Kovarik A., Werlemark G., Leitch A.R., Souckova-Skalicka K., Lim Y.K., Khaitova L., Koukalova B. and Nybom H. 2008.** The asymmetric meiosis in pentaploid dogroses (*Rosa* sect. *Caninae*) is associated with a skewed distribution of rRNA gene families in the gametes. *Heredity*, **101**(4): 359–367.
- Matsumoto S., Kouchi M. and Fukui H. 2000.** Phylogenetic analyses of the subgenus *Eurosa* using the *ITS* nrDNA sequence. *Acta Horticulturae*, **521**: 193–202.
- Matsumoto S., Nishio H., Ueda Y. and Fukui H. 2001.** Phylogenetic analyses of genus *Rosa*: polyphyly of section *Pimpinellifoliae* and origin of *Rosa* x *fortuniana* Lindl. *Acta Horticulturae*, **547**: 357–363.
- McNutt P.M., Dehart M.J. and Matej L.A. 2007.** Characterization of the 16S-23S internal transcribed spacer among 34 higher plants: suitability for interspecific plastid transformation. *Plant Cell Reports*, **26**(1): 47–60.
- Mort M.E., Archibald J.K., Randle C.P., Levens N.D., O'Leary T.R., Topalov K., Wiegand C.M. and Crawford D.J. 2007.** Inferring phylogeny at low taxonomic levels: utility of rapidly evolving cpDNA and nuclear *ITS* loci. *American Journal of Botany*, **94**(2): 173–183.
- Page R.D. and Charleston M.A. 1997.** From gene to organismal phylogeny: reconciled trees and the gene tree/species tree problem. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **7**(2): 231–240.
- Posada D. and Crandall K.A. 2001.** Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks. *Trends in Ecology and Evolution*, **16**(1): 37–45.
- Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A. and Campbell C.S. 2007.** Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolution*, **266**: 5–43.
- Ritz C. M. and Wissemann V. 2003.** Male correlated non-maternal character inheritance in reciprocal hybrids of *Rosa* section *Caninae* (DC.) Ser. (Rosaceae). *Plant Systematics and Evolution*, **241**: 213–221.
- Ritz, C.M., Schmutz, H. and Wissemann, V. 2005.** Evolution by reticulation: European dogroses originated by multiple hybridization across the genus *Rosa*. *Journal of Heredity*, **96**(1): 4–14.
- Rosenberg N.A. and Nordborg M. 2002.** Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. *Nature reviews. Genetics*, **3**: 380–390.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G. and Bouvet J. 1991.** Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology*, **17**: 1105–1109.
- Templeton A.R. 1998.** Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology*, **7**: 381–397.
- Templeton A.R. 2001.** Using phylogeographic analyses of gene trees to test species status and processes. *Molecular Ecology*, **10**: 779–791.
- Templeton A.R. and Sing C.F. 1993.** A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. IV. Nested analysis with cladogram uncertainty and recombination. *Genetics*, **134**: 659–669.
- Templeton A.R., Boerwinkle E. and Sing C.F. 1987.** A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping. I. Basic theory and an analysis of alcohol dehydrogenase activity in *Drosophila*. *Genetics*, **117**: 343–351.
- Templeton A.R., Crandall K.A. and Sing C.F. 1992.** A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics*, **132**: 619–633.
- Wissemann V. and Ritz C. 2005.** The genus *Rosa* (Rosaceae, Rosaceae) revisited: molecular analysis of nrITS-1 and atpB-rbcL intergenic spacer (IGS) versus conventional taxonomy. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **147**: 275–290.
- Woolley S.M., Posada D. and Crandall K.A. 2008.** A comparison of phylogenetic network methods using computer simulation. *PLoS ONE*. **3**(4): e1913. doi: 10.1371/journal.pone.0001913.
- Wu S., Ueda Y., Nishihara S. and Matsumoto S. 2001.** Phylogenetic analysis of Japanese *Rosa* species using DNA sequences of nuclear ribosomal internal transcribed spacers (*ITS*). *Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, **76**: 127–132.
- Zieliński J. 1985.** Studia nad rodzajem *Rosa* L. – Systematyka sekcji *Caninae* DC. em. *Christ. Arboretum Kórnickie*, **30**: 3–109.



УДК 57.06.592/599

МОЛЕКУЛЯРНАЯ И ТРАДИЦИОННАЯ ФИЛОГЕНЕТИКА. НА ПУТИ К ВЗАИМОПОНИМАНИЮ

Н.И. Абрамсон

*Зоологический институт РАН, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: Natalia_Abr@mail.ru*

РЕЗЮМЕ

Статья написана по следам дискуссий на совещании, посвященном современным проблемам биологической систематики, прошедшем в Санкт-Петербурге в апреле 2011 г. и адресована систематикам «классической» школы, испытывающим недоверие к молекулярным филогениям и трудности при сравнении с ними своих результатов. Рассматриваются этапы молекулярно-филогенетического анализа, показано, что предварительное знание о группе необходимо при любом подходе, и, вопреки распространенному мнению, значительная субъективность есть и в молекулярном анализе. Обсуждаются возможные причины, ведущие к ошибочным молекулярным реконструкциям. Показано, что при сопоставлении результатов, полученных на основе различных методов, сравнивать следует не филогенетические кладограммы, а качество исходных данных. Возникающие противоречия требуют скрупулезного анализа возможных причин и оценки надежности полученных результатов филогенетического анализа, как при работе с морфологическими, так и молекулярными данными и перекрестной проверке каждого.

Ключевые слова: молекулярно-филогенетический анализ, выравнивание, кладограмма, молекулярные маркеры, филогенетика, систематика

MOLECULAR AND CONVENTIONAL PHYLOGENETICS. TOWARDS THE COMMON GROUND

N.I. Abramson

Zoological Institute RAS, Universitetskaya emb.1, 199034 Sankt-Petersburg, Russia; e-mail: Natalia_Abr@mail.ru

ABSTRACT

This paper is inspired by the discussions during the Conference on Modern Issues in Biological Systematics that took place in the Zoological Institute RAS in Sankt-Petersburg in April 2011 and is addressed to representatives of “classical” school that still experience distrust to molecular phylogenetics and difficulties while comparing their results with molecular cladograms. The steps of molecular-phylogenetic analysis are considered. It is shown that preliminary knowledge of the group is required in both approaches and opposite to widely distributed opinion significant portion of subjectivity is present and in molecular analysis. Possible causes leading to erroneous molecular phylogenetic reconstructions are discussed. It is shown that while comparing the results obtained by various techniques it is necessary to analyze the quality of initial data but not the pictures with cladograms. The discordances in molecular and morphological phylogenies require thorough analysis of possible causes and estimates of robustness of the results obtained in both analyses as a cross validation.

Key words: molecular phylogenetic analysis, alignment, cladogram, molecular markers, phylogenetics, systematics

ВВЕДЕНИЕ

Молекулярные методы, включающие анализ нуклеотидных последовательностей, давно и прочно заняли лидирующие позиции в арсенале средств, используемых сегодня в филогенетике и систематике. Тем не менее, настороженное, а порой даже враждебное отношение к их результатам со стороны систематиков, использующих классические морфологические подходы к описанию биологического разнообразия, все еще очень распространено. Совещание, прошедшее весной 2011 г. в Зоологическом институте РАН в Петербурге, еще раз это подтвердило. В значительной степени по следам разгоревшихся во время него дискуссий и написана эта статья.

Примеров разительных перестроек систематики, произошедших в связи с появлением новых данных по филогении, полученных благодаря применению молекулярных методов, очень много. Им посвящено немало литературы, как в России, так и за рубежом. Интересно, при этом, что и противоположных примеров, когда молекулярные методы великолепно подтверждают высказанные на основании классических данных гипотезы, не только не меньше, но, пожалуй, едва ли не больше. К сожалению, в пылу горячих дискуссий на них реже обращают внимание.

Значительная часть российских систематиков все еще продолжает обсуждать молекулярные кладограммы и сравнивать их со своими построениями, не анализируя при этом, как сами эти кладограммы получены, а только с точки зрения того, насколько они совпадают с их ожиданиями. При анализе морфологических работ трудно представить себе систематика, серьезно обсуждающего разные филогенетические схемы для своей группы без анализа того, на основе каких морфологических признаков они построены, правильно ли установлена гомология и определена полярность признаков, какими синапоморфиями поддержана та или иная клада и т.д. В то же время, очень часто в случае обсуждения работ, выполненных молекулярными методами, систематики классической школы оставляют без внимания важнейшие методические вопросы. Не обсуждается то, какие собственно методики были использованы (секвенирование, рестрикционный анализ или другие), какой молекулярный маркер/маркеры анализировали, насколько на-

дежно выравнивание (гомология), каким методом строились кладограммы и многие другие принципиальные моменты в исследовании. Уделяется внимание только результату – рисунку с кладограммой. При этом рисунок рассматривается как окончательное филогенетическое дерево. Здесь хотелось бы отметить основное различие в подходах систематиков классической школы и, условно говоря, «молекулярных филогенетиков» к результату, изображаемому в виде дерева. В работах классической школы, филограммы (деревья), построенные, так называемым «филетическим» методом (Расницын 2002, 2006а, б), суммируют все представления автора о филогении группы на данный момент. То есть построение дерева – финальный этап исследования. В то же время кладограммы, приводимые в молекулярно-генетических схемах – это промежуточный этап работы. Такие кладограммы получаются в результате использования формализованных компьютерных алгоритмов и, как таковые, требуют содержательной интерпретации. Каждая ветвь такого дерева требует дальнейшего тщательного анализа, при этом гипотеза о монофилии каждого узла и даже о его существовании, может быть отброшена как статистически незначимая. Поэтому непосредственно сравнивать молекулярные кладограммы с филогенетическими деревьями, полученными в рамках этих разных методологий (Расницын, 2006а) некорректно. Но из своего опыта общения с коллегами и по следам дискуссий на прошедшем совещании я вижу, что именно так чаще всего и происходит.

Надо сказать, что вновь прозвучавшие в ходе дискуссии положения, близкие к тем, что уже изложены на страницах Российской периодики (Любарский 2006; Расницын 2006б;), вызывают немало удивления и огорчения. На сегодняшний день уже и в отечественной литературе появилось немало хороших обзоров, раскрывающих особенности, возможности и ограничения применения молекулярных методов в филогенетике и систематике (Банникова 2004; Лухтанов и Кузнецова 2009, Лухтанов 2010) и связанные с ними возможные ошибки (Абрамсон 2007; 2009). Кроме того, существуют и острые полемические статьи со сравнительным анализом разных подходов (Scotland 2003; Wiens 2004; Springer et al, 2007; Asher et al. 2008; Лухтанов 2010 и др.). К сожалению, взаимопонимания не возникло. Одной из причин

этого, на мой взгляд, является то, что очень устойчивым остается представление о молекулярно-филогенетическом анализе как о черном ящике, в который закладываются данные и откуда, как черт из табакерки, выпрыгивает филогенетическое дерево (Hills and Moritz 1996)

Задачу данной статьи я вижу, прежде всего, в том, чтобы немного приоткрыть этот черный ящик для «традиционных» систематиков и заглянуть внутрь. Статья адресована, прежде всего, систематикам, которые пока еще плохо представляют технику работы с нуклеотидными последовательностями, и то, что кроется за построением «молекулярных» кладограмм. В то же время, сегодня практически каждому, так или иначе, необходимо сравнивать свои представления о филогении исследуемой группы, сформированные по результатам морфологических исследований с многочисленными молекулярными филогениями, а, следовательно, и уметь критически подходить к последним.

Этапы молекулярно-филогенетического анализа

Очень часто, обсуждая и сравнивая недостатки и достоинства морфологического и молекулярного подходов к анализу филогении, много говорят о роли интуиции, о субъективности первого и о якобы объективности второго, не зависящего от личного опыта исследователя. В упрощенном виде эти противопоставления сводятся к следующему: только хорошо знакомый с группой систематик может найти и выделить надежные морфологические признаки, несущие филогенетический сигнал. В случае молекулярного подхода, мол, это неважно, любой, даже совсем незнакомый с группой исследователь может получать и анализировать сиквенсы и строить филогении. Такие аргументы равно используют как «за» так и «против» сторонники обоих подходов. На объективности и субъективности в молекулярно-филогенетическом анализе стоит остановиться особо именно из-за широко бытующего мнения, что он объективен и не зависит от опыта исследователя. Я хочу далее особо подчеркнуть, что это не совсем верно, и при молекулярно-филогенетическом анализе данных субъективность всегда существует. Этот подход также требует экспертного знания и не в меньшей степени, чем при анализе морфологических признаков. Для того чтоб это

проиллюстрировать, остановимся на этапах молекулярно-филогенетического анализа.

1. Первый этап – **постановка задачи и сбор данных**. Данный этап принципиально мало, чем отличается от такового при любом другом исследовании (ср. с шагами познания – Расницын, 2002). Очень важно подчеркнуть, что именно на этом этапе формулируется филогенетическая гипотеза, которую предполагается тестировать молекулярными данными, формулируется вопрос исследования. От того, насколько корректно и грамотно он сформулирован и как поставлена задача, в наибольшей степени, зависит и конечный результат исследования. И точно так же, как уже отмечалось А.П. Расницыным (2002), здесь нельзя обойтись без опоры на общий опыт и предыдущее знание о группе. Зависимость от личного опыта и интуиции очень сказывается на этом этапе и в молекулярно-генетических исследованиях. Именно на этом этапе определяется состав и размер выборки для анализа, подбираются молекулярный маркер/маркеры (задача, сопоставимая с отбором признаков в морфологическом анализе), подбираются таксоны внешней группы. От всех этих параметров очень зависит результат, но сам их выбор как раз и опирается на личный опыт и предыдущее знание. Поэтому на хороший результат рассчитывать можно только в случае, когда исследователь хорошо знаком с обсуждаемой группой.

2. Следующий этап – **работа в лаборатории**. Здесь происходит выделение ДНК из образцов, постановка ПЦР (полимеразная цепная реакция), секвенирование. Причем не все эти процессы могут проходить в одной лаборатории. Сегодня, как правило, большинство исследователей отправляют свои образцы с ПЦР-фрагментами (или клонированными продуктами) для секвенирования в специализированные центры. На этом этапе работа действительно очень регламентирована лабораторными протоколами и может выполняться высококвалифицированным техническим персоналом (которому часто и поручают такую работу). Только к этому этапу может относиться вышеприведенное заявление о том, что любой, даже совсем незнакомый с группой исследователь, может получать сиквенсы. Это высказывание справедливо еще и по той причине, что приобретение навыков лабораторной работы сегодня происходит очень быстро, тогда как все хорошо знают, что становление «хорошего» систематика, приобретение опыта морфологиче-

ского исследования, умение видеть и работать с морфологическими признаками – процесс очень длительный. Однако уже на следующем этапе анализа данных экспертное знание снова потребуется и если исследователь владеет только навыками лабораторной работы, то вряд ли можно будет рассчитывать на удовлетворительный результат.

3. Выравнивание. При работе с последовательностями ДНК в качестве отдельных признаков выступают конкретные нуклеотидные позиции (сайты) по всей длине изучаемого фрагмента, а нуклеотиды (А, Т, Ц, Г) соответствуют состояниям признака. А поскольку любой метод филогенетического анализа предполагает сравнение гомологичных признаков, то и в данном случае необходимо правильно установить гомологию признаков. Достигается это процедурой выравнивания (alignment). Иными словами, выравнивание нуклеотидных/аминокислотных последовательностей это – не что иное, как определение позиционной гомологии. И так же, как при анализе морфологических признаков, ошибка в гомологии приведет к неверному результату, а именно множественное выравнивание подается на вход филогенетическим компьютерным программам и от выравнивания напрямую зависит, какое в итоге будет получено дерево. Выравнивание может быть достаточно простой процедурой, если работа идет с близкими таксонами и к тому же известно априори, что делеции и вставки отсутствуют, как, например, в белок-кодирующих митохондриальных генах. Достаточно легкая процедура выравнивания – одна из причин большой популярности использования митохондриальных генов в качестве филогенетических маркеров. Фактически, на таком выравнивании мы видим только примеры точечных замен. Ситуация значительно осложняется, когда, наряду с точечными мутациями, встречаются вставки и делеции (ситуация более чем обычная при работе с ядерными генами и некодирующими последовательностями). Поясним сказанное на примере. Предположим, у нас две последовательности одинаковой длины в 10 нуклеотидных оснований (Табл. 1).

Таблица 1.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
А	Т	Т	Ц	Г	Т	Г	А	А	Т
			*	*	*	*	*		
А	Т	Т	Г	Т	Г	А	Т	А	Т

Можем ли мы считать их выровненными относительно друг друга, то есть считать, что каждая позиция первой, верхней последовательности (обозначены цифрами верхнего ряда) гомологична таковой нижнего ряда? Если это так, то можно предположить, что в ходе эволюции этих последовательностей от неизвестного общего предка произошло, как минимум, 5 нуклеотидных замен (обозначены звездочками) и ни одной делеции или вставки. Однако можно также допустить, что вставки или делеции имели место, и тогда те же последовательности можно выровнять другими способами. В таблице 2 – разница между двумя последовательностями уже в 2-х заменах и в 2-х вставках/делециях в позициях № 4 второй последовательности и в 11 позиции первой последовательности.

Таблица 2.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
А	Т	Т	Ц	Г	Т	Г	А	А	Т	.
								*	*	
А	Т	Т	.	Г	Т	Г	А	Т	А	Т

Выравнивание можно продолжить и далее.

В третьем варианте (Табл. 3) уже не остается ни одной замены, нуклеотиды обеих последовательностей идентичны, но уже три вставки/делеции, одна из которых длиной в два нуклеотида. Таким образом, этот очень упрощенный пример, тем не менее, показывает, что чем больше пробелов вводится при выравнивании, тем меньше различий (замен) между последовательностями можно зафиксировать. Как правило, при выборе среди множества возможных выравниваний ориентируются на определенные значения (баллы), используя систему оценок, в которой сохранению нуклеотида присваивается определенное положительное значение, за несовпадение – отрицательное, а поскольку известно, что замены нуклеотидов происходят гораздо чаще, чем делеции и вставки, то за начало пробела присваивается больший штраф, чем за несовпадение нуклеотида и также устанавливается штраф за продолжение пробела. Подробнее о процедурах выравнивания, математических алгоритмах и программах можно прочитать в книге Лукашова (2009). В контексте данной статьи следует подчеркнуть: 1) выравнивание – алгоритмизированный вычислительный процесс, полностью не зависящий от биологической

Таблица 3.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
A	T	T	Ц	Г	T	Г	A	A	T	.	.
A	T	T	.	Г	T	Г	A	.	T	A	T

реальности; 2) всегда остается вопрос, насколько математически оптимальное выравнивание является оптимальным биологически (гомология?); 3) выравнивание остается одной из наиболее трудоемких и спорных задач (инверсии, вставки чужеродного материала) в ходе молекулярно-филогенетического анализа; 4) к полученному при использовании любой компьютерной программы выравниванию необходимо подходить осторожно, критически – обязательна редакция «вручную», необходимо выделять надежные и ненадежные участки, использовать для филогенетической реконструкции только те позиции, гипотеза о гомологии которых не вызывает сомнения. Последовательности, сильно отличающиеся от всех остальных в общем массиве, выравнивать наиболее трудно. Иногда лучше отложить их выравнивание (пока не будут выровнены все более легкие случаи) или даже отказаться от них совсем. Главное, что я хочу подчеркнуть приведенным кратким обзором этого этапа исследования, заключается в следующем – несмотря на то, что выравнивание последовательностей всегда проводят с использованием компьютерных программ, экспертное знание на этом этапе совершенно необходимо и ответственность за принимаемую гомологию невозможно переложить на компьютер.

Останавливаясь на этапе выравнивания, нельзя не сказать несколько слов о молекулярном маркере (фрагмент ДНК, по которому ведется анализ). По поводу значения выбора молекулярного маркера/ов для филогенетического анализа написано уже достаточно (Банникова 2004; Абрамсон 2007; 2009). Очевидно, что при выборе маркеров, в значительной степени, присутствует та же проблема, что и при поиске надежных морфологических признаков. Довольно часто исследователей упрекают в интуитивности и субъективности выбора «надежных» признаков, на которых основываются филогенетические гипотезы (Cartmill 1994). Выбор молекулярных маркеров с сильным филогенетическим сигналом – задача не более легкая, чем при работе с морфологическими признаками

и решается столь же субъективно. Результаты, основанные на использовании различных маркеров, часто вступают в конфликт: Одно из возможных решений – увеличение числа анализируемых маркеров. Сегодня уже редко серьезно обсуждаются работы, выполненные только на одном маркере. Но просто увеличивать число случайно выбранных маркеров (а работа с геномом дает такую возможность) – не самый надежный и быстрый путь добиться хорошего результата (Алешин и др. 2007, Philippe and Roue 2011). Тщательный выбор маркеров помогает проводить полученное выравнивание. По матрице выровненных последовательностей уже можно увидеть и оценить такие важнейшие параметры, как варибельность маркера (достаточно ли информативных замен), есть ли смещение в процентном содержании нуклеотидов, использовании кодонов, провести тесты на насыщение (наличие множественных замен в одном сайте) и, таким образом, оценить перспективы его использования в целях реконструкции филогении. Однако, чтобы проводить такой отбор маркеров, необходимо не только владеть навыками работы с последовательностями и программами, но и, безусловно, хорошо знать таксоны, филогению которых предполагается реконструировать, владеть всем арсеналом методов классической зоологии.

4. Построение деревьев. После того, как получено выравнивание, наступает следующий этап – проведение собственно филогенетического анализа: выбор моделей и реконструкция филогении по различным алгоритмам (максимальной экономии, максимального правдоподобия, Баесова анализа) в соответствующих программных пакетах. Я позволю себе здесь не останавливаться на деталях перечисленных методов, их преимуществах и недостатках, поскольку этот вопрос также не раз освещался специально (Алешин 2005; Лукашов 2009; Лухтанов и Кузнецова 2009; Лухтанов 2010; настоящий том сборник). Данный этап исследования заканчивается получением соответствующих деревьев, построенных разными методами и для разных маркеров, а также и при объединении всех маркеров в один массив (конкатенированная матрица). Еще раз подчеркну, что в работах эволюционных филогенетиков – полученное дерево – это последний этап филогенетического анализа, суммирующий представления исследователя об эволюции группы. В молекулярно-генетических

исследованиях вслед за этим этапом наступает следующий очень важный этап – оценка полученных деревьев.

5. Оценка достоверности полученных деревьев. Использование различных алгоритмов анализа (см. выше) в результате может привести к деревьям, различающимся по топологии, но вполне вероятна и ситуация, когда все использованные методы дадут дерево с одной топологией. В любом случае, возникает вопрос о том, насколько достоверна топология полученного дерева. Для оценки достоверности узлов дерева используются различные статистические подходы. Два самых распространенных: бутстреп-оценка (bootstrap) основан на методе повторных выборок (resampling) и апостериорная вероятность (posterior probabilities – PP) дерева или его узлов в рамках Баевского подхода. Эти цифровые значения всегда приводятся в работах с молекулярными деревьями над ветвями около соответствующих узлов. Чем выше эти значения – тем надежнее поддержана гипотеза о монофилии соответствующего узла. Как правило, считается бессмысленным обсуждать кластеры, поддержанные бутстреп-значением менее чем на 50% и с апостериорной вероятностью менее 0.9. Индексы ниже этого порога обычно не указываются на деревьях. Надо сказать, что в качестве порога «надежной» поддержки общего мнения не существует, и разные авторы выбирают разные значения. Но, высокие бутстреп-поддержки ни в коем случае не говорят о том, что полученное дерево обязательно отражает «истинные» филогенетические связи, доказывают монофилию группы. Бутстреп-оценки не исправят ошибки, допущенные в ходе исследования (выравнивания, неадекватный молекулярный маркер, алгоритм анализа, неверный выбор внешней группы и т.д.), поэтому доверять дереву, опираясь только на высокие бутстреп-оценки, без учета всех остальных данных – опасно. Приведу пример из опыта своих работ по изучению филогении грызунов подсемейства полевоцых. Когда мы начинали наши работы, наибольшее число данных в генбанке имелось по митохондриальному гену – цитохрому *b*. Свои работы по анализу молекулярной филогении скальных полевок (*Alticola*) (Lebedev et al. 2007) мы также проводили с использованием этого маркера. При использовании всех алгоритмов филогенетического анализа мы получили деревья с одной топологией

и высокими бутстреп-поддержками (Рис. 1а). Согласно полученному результату, род лесных полевок (*Myodes=Clethrionomys*) оказался парафилитическим относительно скальных полевок (*Alticola*), а сами скальные полевки полифилитической группой. Кроме того, один вид из рода скальных полевок – большеухая полевка (*A. macrotis*) оказалась очень близка к одному из видов лесных полевок (дистанции, сопоставимые с подвидовым уровнем). Проведенный позднее анализ нескольких ядерных генов (Бодров и Абрамсон 2011, неопубликованные данные) убедительно показал монофилию рода скальных полевок (Рис. 1б). Вероятнее всего, первый результат связан с давней гибридизацией большеухой и лесной полевок и последующей интрогрессией. Данный пример показывает, как опасно делать выводы о филогении группы и переводить их в таксономические схемы, опираясь только на один маркер, даже если получены высокие статистические поддержки узлов на дереве. В случаях, когда в результате молекулярно-филогенетического анализа полученное дерево резко противоречит всем остальным данным (морфологическим, палеонтологическим и др.) и при этом узлы имеют высокие статистические поддержки, не имеет смысла решать голосованием, какое лучше, или брать на веру одно из них. Сравнивать надо не филогенетические кладограммы, а качество исходных данных. Приведу два примера. Первый, касается исследований разных авторов, выполненных с использованием цитохром *b* для грызунов уже упомянутого подсемейства полевоцых. В этих работах надежно воспроизводилась монофилитическая группа, объединяющая ондатру и водяную полевку. (Congroy and Cook 1999; Buzan et al. 2008; Yannic et al. 2012). Такое объединение противоречит всем данным и морфологии и палеонтологии (палеонтологическая летопись по обоим видам хорошо представлена). Первое появление ондатры в палеонтологической летописи известно с позднего плиоцена Северной Америки (Martin 2003), в хорошо изученных позднекайнозойских местонахождениях Евразии ондатра никогда не фиксировалась. Остатки водяной полевки в Европейских местонахождениях известны в немалом количестве. По ее появлению (начало среднего плейстоцена) проводят детальные корреляции континентальных отложений среднего плейстоцена и предковые формы водяной полевки, как и становление рода, хорошо про-

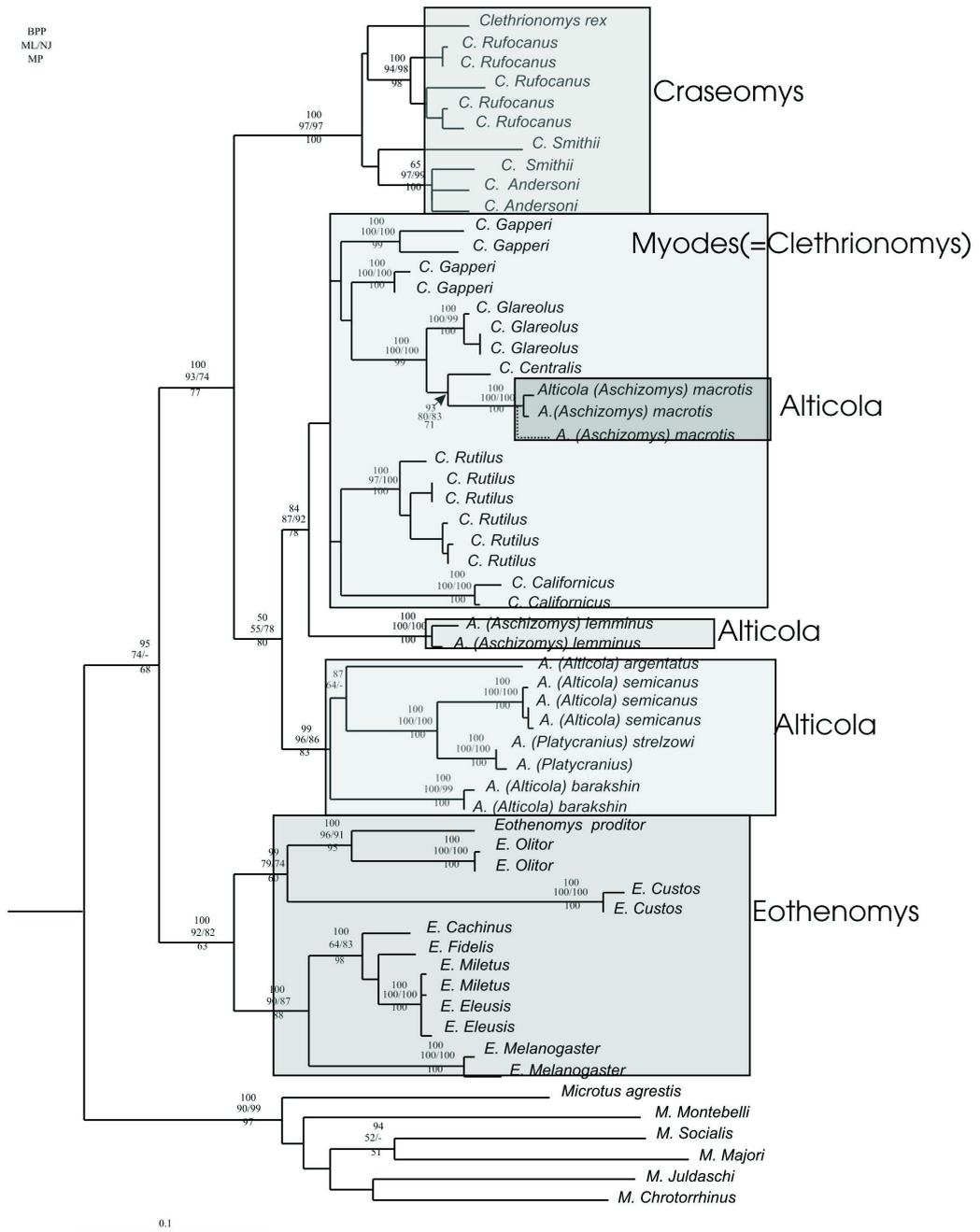


Рис. 1а. Филогенетические связи в трибе Myodini (=Clethrionomyini) по данным анализа митохондриального гена цитохрома *b* (из Lebedev et al., 2007, с изменениями). Цифры у ветвей: вверху апостериорные вероятности (BPP), ниже бутстреп-индексы при алгоритмах максимального правдоподобия/ближайшего связывания/максимальной экономии. Прямоугольниками выделены рода трибы. Виды рода серых полевок, трибы Arvicolini выбраны в качестве внешней группы. Масштаб длины ветвей указан внизу в процентах замен на сайт. Остальные пояснения в тексте.

Fig. 1a. Phylogenetic relationships within tribe Myodini (=Clethrionomyini) based on analysis of mitochondrial *cyt b* gene (from Lebedev et al., 2007 with amendments). Numbers above the branches – Bayesian posterior probabilities (BPP), below bootstrep indexes in maximum likelihood/neighbour joining/maximum parsimony analyses. Rectangles show the genera of the tribe. Species of the genus *Microtus*, tribe Arvicolini are chosen as an outgroup. The branch length scaled in percent to substitution per site.

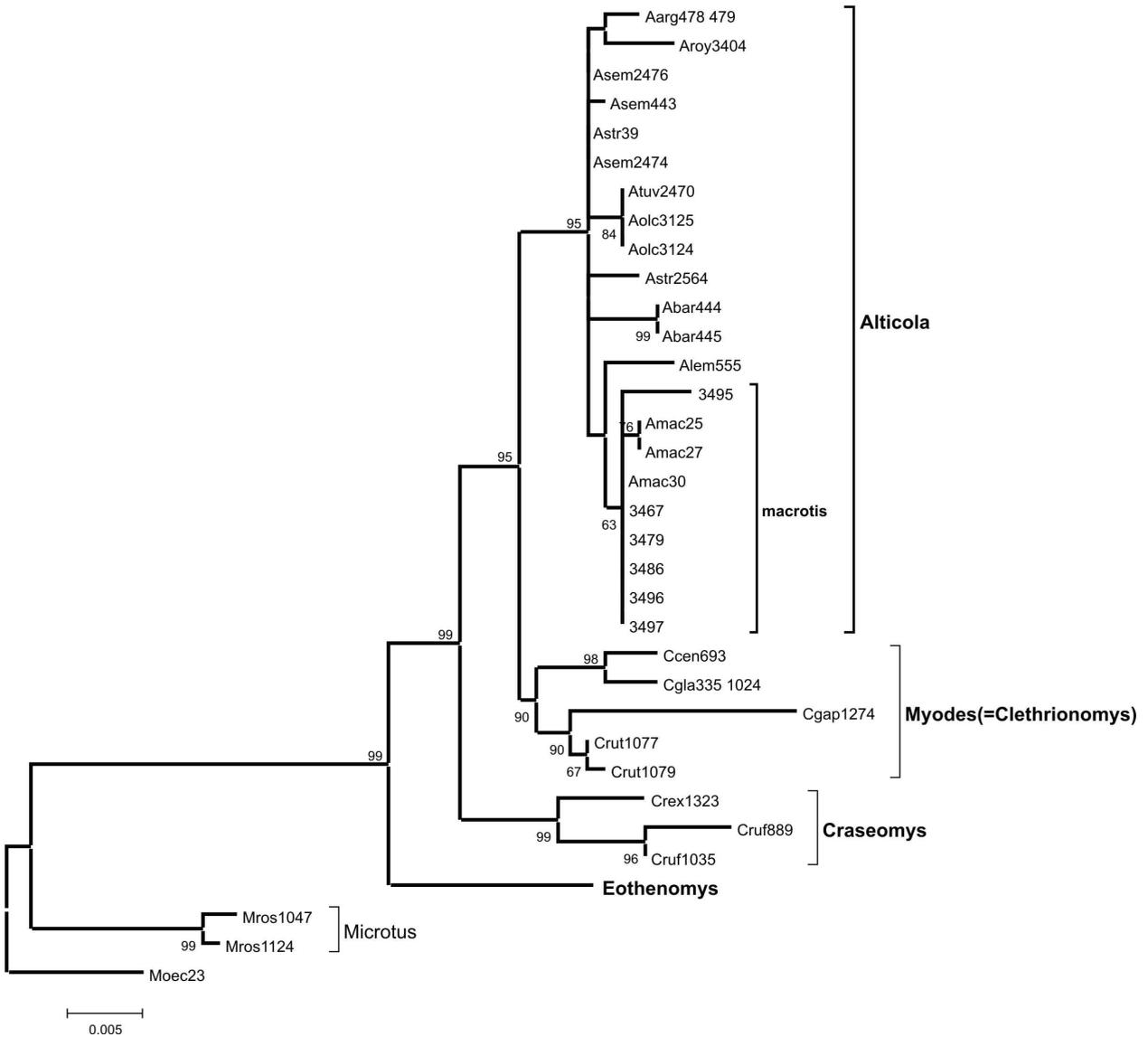


Рис. 16. Филогенетические связи в трибе Myodini (=Clethrionomyini) по данным анализа фрагмента ядерного гена BRCA1 по методу максимального правдоподобия. Цифры у ветвей – бутстреп-индексы. (Количество псевдореплик – 500)

Fig. 1b. Phylogenetic relationships within tribe Myodini (=Clethrionomyini) based on analysis of fragment of nuclear gene BRCA1. Maximum likelihood, numbers near the branches – bootstrap support (500 pseudoreplicates).

слежено. В морфологии эти два вида объединяют только те черты, которые связаны с полуводным образом жизни. Первые же исследования единичных ядерных генов (Galewski et al. 2006), а потом и других (Абрамсон и др, 2009) показали совершенно иную топологию, прекрасно подтверждающую палеонтологические данные и представления авторитетных систематиков по эволюции

этих форм (Громов и Поляков 1977, Repenning et al. 1990). В этом случае искажение картины при использовании митохондриального маркера связано, по-видимому, со смещением нуклеотидного состава, возможно имеющим адаптивное значение. Другой, противоположный пример, демонстрируют данные, полученные на основе того же гена, цитохрома *b*, по которым земляная сойка

превратилась в земляную синицу, оказавшись в одной группе с большими синицами. Теперь об этой таксономической ошибке напоминает новое латинское название – *Pseudopodoces humilus* (James et al. 2003). Когда авторы получили первый результат кластеризации по молекулярным данным, они не поверили (ошибка на уровне семейств не частый случай) и перепроверяли все возможные источники ошибок. Так как очевидные ошибки выявлены не были, дополнительно было проведено исследование фрагмента ядерного гена и тщательная ревизия остеологических признаков. Последние подтвердили правоту молекулярных реконструкций и выявили ошибочность долго господствовавших представлений, основанных на адаптивных морфологических признаках, свидетельствующих о конвергентном сходстве.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сегодня все большее распространение получают исследования с включением в анализ большого количества генов (Алешин и др. 2007, Meredith et al. 2011 и др.). Конечно, надежность выводов, основанных на согласованных результатах по независимо эволюционирующим маркерам, значительно повышается (Wiens et al. 2010). При этом темпы развития методов секвенирования и аналитических инструментов дают надежду, что многие трудности, которые испытывает молекулярная филогенетика сегодня, будут преодолены уже в недалеком будущем. Вместе с тем, я с большим скепсисом отношусь к заявлениям о конце филогенетики, как науки (Алешин, устное сообщение, данный том сборник). Даже если оставить в стороне другие аргументы, существует проблема вымерших видов, а современное разнообразие лишь маленький осколок таксономического разнообразия организмов, существовавших в прошлые геологические эпохи и связанных родством с ныне существующими. Даже если отказаться от идеи построения единой филогении современных и вымерших организмов, а ограничиться только задачей реконструкции филогении для современных форм, то полученная филогения все равно останется только гипотезой. Кроме того, хорошо известно, к каким артефактам может приводить неполнота таксономической выборки при проведении молекулярно-генетического анализа. Но к палеонтологическому материалу неприменим

(кроме позднеплейстоценовых остатков), и вряд ли когда-либо будет, применим молекулярный подход. Это, кроме всего прочего, еще один аргумент в пользу того, что морфологический метод никогда не потеряет своей актуальности (Asher et al. 2008). Нельзя забывать и о хронологическом аспекте. Осмысленные датировки по нуклеотидным последовательностям возможны только при их калибровке по палеонтологической летописи.

Я не сомневаюсь в том, что время эмоциональных обсуждений на тему, какая филогения лучше – «морфологическая» или «молекулярная», – давно прошло. Подобные малопродуктивные дебаты должны смениться скрупулезным анализом возможных причин противоречий, технических и методических ограничений и возможностей каждого из подходов, непростых моделей, методов и вариантов статистической обработки и оценки надежности полученных результатов филогенетического анализа, как при работе с морфологическими, так и с молекулярными данными. Развитие методов филогенетики и систематики связывают все более с интегративным подходом (Wiens 2004, Dayrat 2005) с обязательным включением как морфологических (в самом широком плане), так и молекулярных данных с перекрестной проверкой результатов при тестировании и формулировке филогенетической гипотезы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при частичной поддержке гранта РФФИ № 12-04-01310-а, а также Программ фундаментальных исследований Президиума РАН: «Инвентаризация биологического разнообразия России» и «Проблемы происхождения жизни и биосферы». Я очень признательна С.В. Афанасьеву (ИЭФБ РАН) за ценные замечания при знакомстве с черновым вариантом текста. Я благодарна моим коллегам в лаборатории молекулярной систематики Зоологическом институте А.Ю. Костыгову, С.Ю. Бодрову, Т.В. Петровой, М.В. Фокину, специалистам по систематике различных групп из разных лабораторий нашего института и других учреждений, перечисление имен которых заняло бы не один лист. Дискуссии с ними послужили стимулом к написанию этой статьи. Я очень благодарна А.Ф. Алимову и С.Д. Степаньянц за инициативу и проведение совещания по современным проблемам систематики в апреле прошлого года, за благожелательность и терпение, проявленное к автору в ходе подготовки материала этого тома сборника.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И.** 2007. Филогеография: итоги; проблемы, перспективы. *Вестник ВОГиС*, 11(2): 307–331.
- Абрамсон Н.И.** 2009. Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. *Труды Зоологического института РАН. Приложение № 1*: 185–198.
- Абрамсон Н.И., Лебедев В.С., Тесаков А.С., Банникова А.А.** 2009. Надвидовые родственные связи в подсемействе полеvoчьиx (Rodentia, Cricetidae, Arvicolinae): неожиданный результат анализа ядерных генов. *Молекулярная биология*, 43(5): 897–909.
- Алешин В.В.** 2005. Синапоморфные признаки в РНК малой субъединицы рибосом беспозвоночных. *Дисс. На соискание ученой степени доктора биол. наук*. 2005.
- Алешин В.В., Константинова А.В., Михайлов К.В., Никитин М.А., Петров Н.В.** 2007. Нужно ли много генов для филогенетического анализа? *Биохимия*, 72(12): 1610–1623
- Банникова А.А.** 2004. Молекулярные маркеры и современная система млекопитающих. *Журн. общ. биологии*, 65(4): 278–305.
- Бодров С.Ю. и Абрамсон Н.И.** 2011. Родственные связи *Alticola olchonensis* (Rodentia, Cricetidae) на основе анализа последовательностей ядерных и митохондриального генов. Предварительные результаты. *Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы международного совещания*, Москва, с. 65.
- Громов И.М. и Поляков И.Я.** 1977. *Полевки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие*. Том. 3. Вып. 8. Ленинград: Наука. 504 с.
- Лукашов В.В.** 2009. *Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. Учебное пособие*. Москва. Бином. 256 с.
- Лухтанов В.А. и Кузнецова В.Г.** 2009. Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики. *Журн. общ. биологии*, 70(5): 415–437.
- Лухтанов В.А.** 2010. От Геккелевской филогенетики и Генниговской кладистики к методу максимального правдоподобия: возможности и ограничения современных подходов к реконструкции филогенезов. *Энтомологическое обозрение*, 89: 133–149.
- Любарский Г.Ю.** 2006. Классические систематики. *Журн. общ. биологии*, 67(5): 389–396.
- Расницын А.П.** 2002. Процесс эволюции и методология систематики. *Труды Русского энтомологического общества*, 73. СПб. 107 с.
- Расницын А.П.** 2006а. Классическая и неклассическая систематика: другой взгляд. *Журн. общ. биологии*, 67(5): 385–388.
- Расницын А.П.** 2006б. Летопись и кладограмма. *Эволюция биосферы. 1. Современная палеонтология: теория и методология*. М. Палеонтол. ин-т РАН: 39–48.
- Asher R.J., Geisler J.H., and Anchez-Villagra M.R.S.** 2008. Morphology, Paleontology, and Placental Mammal Phylogeny. *Systematic Biology*, 57 (2): 311–317.
- Buzan E.V., Krystufek B., Hänfling B. and Hutchinson W.F.** 2008. Mitochondrial phylogeny of Arvicolinae using comprehensive taxonomic sampling yields new insights. *Biological Journal of the Linnean Society*, 94 (4): 825–835.
- Cartmill M.** 1994. Anatomy, antinomies, and the problem of anthropoid origins. in *Anthropoid origins* (J.G. Fleagle and R. F. Kay, eds.). Plenum, New York.
- Conroy C.J. and Cook J.A.** 1999. MtDNA evidence for repeated pulses of speciation within arvicoline and murid rodents. *Journal of Mammalian Evolution*, 6(3): 221–245.
- Hillis D.M., Moritz C. and B.K. Mable** (eds.) 1996. *Molecular systematics*. Second edition.
- Dayrat B.** 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of Linnean Society*, 85: 407–415.
- Galewski T., Tilak M.-k., Sanchez S., Chevret P., Paradis E. and Douzery E.J.P.** 2006. The evolutionary radiation of Arvicolinae rodents (voles and lemmings): relative contribution of nuclear and mitochondrial DNA phylogenies. *BioMed Central Evolutionary Biology*, 6: 80.
- James H.F., Ericson P.G.P., Slikas B., Lei F.M., Gill F.B. and Olson S.L.** 2003. *Pseudopodoces humilis*, a misclassified terrestrial tit (Paridae) of the Tibetan Plateau: evolutionary consequences of shifting adaptive zones. *Ibis*, 145: 185–202.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S. and Abramson N.I.** 2007. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of the cytochrome *b* gene. *Zoologica Scripta*, 36 (6): 547–563.
- Martin R.A.** 2003. Biochronology of latest Miocene through Pleistocene arvicolid rodents from the Central Great Plains of North America. *Coloquios de Paleontologia*, 1: 373–383.
- Meredith R.W., Janecka Jan E., Gatesy J., Ryder O.A., C.A. Fisher, Teeling E.C., Goodbla A., Eizirik E., Simão T.L.L., Stadler T., Rabosky D.L, Honeycutt R.L., Flynn J.J., Ingram C.M., Steiner C., Williams T.L., Robinson T.J., Burk-Herrick A., Westerman M., Ayoub N.A., Springer M.S. and Murphy W.J.** 2011. Impacts of the Cretaceous Terrestrial Revolution and KPg Extinction on Mammal Diversification. *Science*, 334: 521–524
- Philippe H. and Roure B.** 2011. Difficult phylogenetic questions: more data maybe; better methods, certainly. *BMC Biology*, 9: 91
- Repenning C.A., Fejfar O. and Heinrich W.D.** 1990. Arvicolid rodent biochronology of the Northern hemisphere. – Fejfar O., Heinrich W.D. (eds.). *International Symposium: Evolution, Phylogeny, and Biostratigraphy*

- of Arvicolids (Rodentia, Mammalia)*. Prague: Geological Survey: 385–418.
- Scotland, R.W., R.G. Olmstead, and J.R. Bennett. 2003.** Phylogeny reconstruction: The role of morphology. *Syst. Biol.* **52**: 539–548
- Springer MS, Murphy WJ, Eizirik E, Madsen O. and Scally M. 2007.** A molecular classification for the living orders of placental mammals and the phylogenetic classification of primates. *Primate Origins: Adaptation and Evolution*. New York: Springer Ravosa MJ, Dagosto M: 1–28.
- Wiens J.J. 2004.** The Role of Morphological Data in Phylogeny Reconstruction // *Systematic Biology*, **53**(4): 653–661.
- Wiens J.J., C.A. Kuczynski, T. Townsend, T.W. Reeder, D.G. Mulcahy, and J.W. Sites Jr. 2010.** Combining phylogenomics and fossils in higher level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. *Systematic Biology*, **59**: 674–688
- Yannic G., Burri R., Malikov V.G. and Vogel P. 2012.** Systematics of snow voles (*Chionomys*, Arvicolinae) revisited. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **62**(3): 806–815.



УДК 57.061+58(001.4)

БОТАНИЧЕСКАЯ НОМЕНКЛАТУРА: СПЕЦИФИКА И СОВРЕМЕННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ

Д.В. Гельтман и И.В. Соколова

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Профессора Попова, 2, 197376, Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: geltman@binran.yandex.ru, isokolova@yandex.ru*

РЕЗЮМЕ

В статье дан краткий обзор ключевых этапов становления современной номенклатуры водорослей, грибов и растений, указаны ее отличия от зоологической номенклатуры, охарактеризованы основные тенденции развития.

Ключевые слова: ботаника, зоология, кодекс номенклатуры, номенклатура, систематика, таксономия

BOTANICAL NOMENCLATURE: SPECIFICS AND MODERN TENDENCIES OF DEVELOPMENT

D.V. Geltman and I.V. Sokolova

*Komarov Botanical Institute of RAS, Prof. Popov Str., 2, 197376, Saint Petersburg, Russia;
e-mail: geltman@binran.yandex.ru, isokolova@yandex.ru*

ABSTRACT

The article gives a brief outline of landmarks in the progress of the modern nomenclature of algae, fungi and plants, with pointing out its distinctions from the zoological nomenclature. Main tendencies in its development are specified.

Key words: botany, zoology, code of nomenclature, nomenclature, systematics, taxonomy

Биологическая номенклатура появилась фактически одновременно с возникновением систематики как науки. Знание правил номенклатуры, умение им следовать необходимо для любого систематика как растений, так и животных.

Исторически сложилось так, что ботаническая и зоологическая номенклатура развивались практически независимо. Только в последние десятилетия появились идеи о создании общих правил номенклатуры для всех живых организмов, пока не вышедшие за рамки предложений.

Данная статья не претендует на то, чтобы дать более или менее полный обзор правил ботанической номенклатуры. Ее цель в другом: заострить внимание на ее специфике, хотя бы в общих чер-

тах сопоставить с зоологической и остановиться на тех ее положениях, которые особенно интенсивно развиваются в настоящее время.

Кодекс ботанический номенклатуры и порядок его изменения

Правила ботанической номенклатуры, регулирующие названия организмов, традиционно рассматриваемых как растения (включая грибы), регулируются документом, который до 2011 г. назывался Международным кодексом ботанической номенклатуры. Несмотря на достаточно давнее признание того, что грибы составляют особое царство органического мира, традиция относить

их в номенклатурном отношении к растениям сохранялась. Однако в июле 2011 г. XVIII Международный ботанический конгресс принял решение изменить название кодекса на «Международный кодекс номенклатуры водорослей, грибов и растений» (International code for nomenclature for algae, fungi and plants) (McNeill and Turland 2011).

Ботаническая номенклатура – продукт деятельности профессионального сообщества ученых-ботаников. Кодекс изменяется решениями Номенклатурной секции Международного ботанического конгресса, которая открыта для всех участников конгресса. Ведущие ботанические учреждения имеют на этой секции определенное число голосов (от 1 до 7), которые по доверенности передаются членам секции, но ни один из них не может иметь более 15 голосов, включая свой. Предложения по изменению кодекса вносятся всеми заинтересованными специалистами и публикуются в журнале «Taxon» – официальном органе Международной ассоциации по таксономии растений, а также могут быть внесены непосредственно на заседании секции не менее чем 4 ее участниками. Решения Номенклатурной секции утверждаются на пленарном заседании Международного ботанического конгресса. В этом существенное отличие ботанического кодекса от зоологического, который в настоящее время разрабатывается и принимается довольно узким составом Международного номенклатурного бюро и утверждается Международным союзом биологических наук.

Новая редакция кодекса после каждого конгресса готовится редакционным комитетом, избранным Номенклатурной секцией, и становится доступной обычно на следующий год после конгресса. Ныне действующая редакция – семнадцатая по счету. Издания¹ по традиции называют по месту проведения соответствующего конгресса. В русском переводе доступны Венские (1905) и Амстердамские (1935) правила, Парижский (1954), Сиэтлский (1969), Ленинградский (1975), Токийский (1993), Сент-Луисский (1999) и Венский кодексы (2006), перевод последнего вышел в 2009 г. (Международный кодекс... 2009).

Демократичность в решении вопросов об изменении кодекса номенклатуры иногда приводит

к тому, что решения, подготовленные авторитетными специалистами в этой области и, казалось бы, хорошо обоснованные, не всегда принимаются Номенклатурной секцией. Так произошло, например, в отношении предложения о регистрации новых названий таксонов на Сент-Луисском конгрессе 1999 г. (см. ниже).

Краткая история

Началом современной ботанической номенклатуры считается 1 мая 1753 года – условная дата публикации «Species plantarum» К. Линнея (Linnaeus 1753). Однако принципы, ныне являющиеся основными в номенклатуре растений, водорослей и грибов – приоритета и однозначности названий, а также требование стабильности – были сформулированы лишь столетие спустя Альфонсом Декандром, а первые номенклатурные правила были приняты Международным конгрессом ботаников и закреплены документально в 1867 г. (Candolle 1867), т. е. значительно позднее, чем правила зоологической номенклатуры (1842 г.). В дальнейшем, однако, различные ботанические школы по-разному интерпретировали и дополняли «Правила» Декандоля, в результате чего в начале XX века параллельно существовали две версии кодекса ботанической номенклатуры: «Венский кодекс» и «Американский». Лишь на конгрессе 1930 г. в Кембридже это «двоевластие» было устранено.

Важность Кембриджского конгресса состояла также в том, что на нем впервые было принято обязательное требование латинского описания или диагноза при обнародовании нового названия таксона (с исключениями для определенных групп). Ранее, согласно правилам, можно было давать описание или диагноз на любом языке, но на практике в подавляющем большинстве случаев это были три европейских языка: немецкий, французский и английский. С увеличением числа научных трудов на национальных языках потребовалась универсальная альтернатива, каковой и стала латынь.

Второй важной вехой в номенклатуре, обозначенной Кембриджским конгрессом, была концеп-

¹Слово «кодекс» появилось в названии документа в 1950 г. До этого применялось название «Международные правила ботанической номенклатуры» (International rules for botanical nomenclature).

ция «стандартных видов», впоследствии ставшая одним из основных принципов ботанической номенклатуры – принципом типификации. Обязательность цитирования типа была окончательно утверждена Стокгольмским конгрессом 1950 г. и вступила в силу в 1953 г.

Стокгольмский конгресс также детально разработал процедуру внесения изменений в кодекс через публикацию предложений по изменению в журнале «Taxon», голосование по установленной процедуре и утверждение Международным ботаническим конгрессом.

Последующее совершенствование кодекса шло в основном по следующим направлениям:

1. Уточнение положений кодекса таким образом, чтобы он охватывал максимально полно (в идеале – полностью) те номенклатурные ситуации, с которыми систематик может столкнуться в процессе работы.

2. Преодоление противоречия между принципом приоритета и стремлением к стабильности наименований.

3. Строгая регламентация категорий типов и процедур типификации, лекто- и неотипификации названий таксонов.

Структура ботанического кодекса. Важнейшие положения, регулирующие обнародование новых названий

Ботанический кодекс включает принципы – основу системы ботанической номенклатуры, правила, советы и примеры. К принципам относятся: независимость ботанической номенклатуры от зоологической и микробиологической, применение названий таксономических групп посредством номенклатурных типов, принцип приоритета, наличие одного и только одного правильного названия для каждой таксономической группы с определенными границами, положением и рангом (кроме особо оговоренных случаев), рассмотрение научных названий как латинских независимо от их происхождения, обратная сила правил номенклатуры, если они специально не ограничены.

В ботанике, как и в зоологии, для того чтобы быть включенным в научный оборот, новое название обязательно должно быть тем или иным способом доведено до сведения научного сообщества. При этом различают эффективное обнародование

(effective publishing) – понятие, касающееся способа этого доведения, и действительное обнародование (valid publishing) – выполнение целого ряда необходимых дополнительных условий.

До самого последнего времени эффективное обнародование осуществлялось только «путем распространения печатного материала (посредством продажи, обмена или дара) среди широкой публики или, по крайней мере, в ботанические учреждения с доступными для ботаников библиотеками» (ст. 29.1 ботанического кодекса) (Международный кодекс... 2009). В последние десятилетия были наложены существенные ограничения на эффективное обнародование в торговых каталогах, обменных списках семян, диссертациях.

Вопрос о возможности эффективного обнародования путем электронных публикаций был поставлен на повестку дня в начале XXI века. В июле 2011 г. XVIII Международный ботанический конгресс, состоявшийся в Мельбурне, принял решение разрешить с 1 января 2012 г. эффективное обнародование, наряду с распространением печатного материала, также и в электронных изданиях. При этом электронные публикации должны удовлетворять ряду условий: допускается использование исключительно PDF-формата, распространение должно осуществляться только через Интернет он-лайн, периодические издания должны обязательно иметь ISSN (международный стандартный номер периодического издания), а электронные книги – ISBN (международный стандартный номер книги). Распространение электронного материала каким-либо иным способом, а также в предварительных вариантах публикаций не составляет эффективного обнародования (Knapp et al. 2011a, b). Таким образом, ботаники не пошли путем зоологического кодекса, согласно которому распространение нестираемой информации на электронных носителях, например дисках, в 5 и более библиотек считается опубликованием, а распространение информации только через Интернет, напротив, опубликованием не считается.

Представляется, что важность решения о допустимости электронных публикаций состоит на данный момент не столько в том, что обнародование новых названий стало возможным в исключительно электронных изданиях (их на сегодняшний день в нашей науке не так уж и много), а в том, что при существовании как печатной, так и электронной версии датой эффективного

обнародования становится дата появления более ранней версии – как правило, электронной. Это весьма важно для применения принципа приоритета и, по-видимому, в скором времени может существенно изменить концепцию многих периодических изданий по систематике растений: основной формой донесения информации станет электронная он-лайн версия, а печатная будет публиковаться позже и минимальным тиражом (несколько десятков экземпляров), рассчитанным лишь на библиотеки крупнейших ботанических учреждений.

Для того чтобы быть действительно обнародованным, новое название должно быть эффективно обнародованным и сопровождаться описанием или диагнозом, либо ссылкой на ранее и эффективно обнародованное описание или диагноз, а также соответствовать ряду специальных положений кодекса. Для названий, обнародованных с 1 января 1935 г. и до 1 января 2012 г. (кроме водорослей и всех ископаемых растений), название или диагноз должны быть на латинском языке². С 1 января 2012 г., согласно решению XVIII Международного ботанического конгресса, допустимы описание или диагноз новых названий для всех групп организмов на латинском или английском языке.

Обязательность латинского описания или диагноза сыграла позитивную роль в развитии систематики растений. Это делало доступной для широкой аудитории важнейшую информацию о номенклатурных и таксономических новациях, даже в том случае, если статья или книга были написаны на малораспространенных или трудноосваиваемых языках. В этом отношении опыт зоологической номенклатуры, допускающей описания на любом языке, следует признать менее удачным. Обязательность латинского описания или диагноза также способствовала освоению ботаниками научной латыни хотя бы на минимальном уровне, что, в свою очередь, давало возможность понимать суть написанного в латиноязычных классических научных произведениях.

Однако в последние десятилетия число систематиков, хорошо владеющих научной латынью и могущих составить диагноз грамматически правильно, к сожалению, неуклонно сокращалось. Не

все редакции даже ведущих научных журналов могли найти соответствующих специалистов и редакторов. В то же время все более широкое распространение приобрел английский как международный язык науки, поэтому решение о допустимости его использования для действительного обнародования новых названий является полностью оправданным. Вместе с тем, латинский язык по-прежнему может использоваться для этих целей.

Другим важнейшим условием действительного обнародования является указание типа названия, что в ботанической номенклатуре стало обязательным с 1 января 1958 г. Концепция типа появилась раньше, в «Американском кодексе» ботанической номенклатуры, однако к обязательности его указания ботаники пришли сравнительно поздно. В последние десятилетия в ботанический кодекс было внесено много норм, ужесточающих требование к типификации, особенно на уровне вида и внутривидовых таксонов. В целом эти нормы направлены на то, чтобы в итоге каждое название было связано с единственным коллекционным образцом – голотипом, лектотипом или неотипом.

Так, с 1 января 1990 г. при обнародовании названия нового вида или внутривидового таксона необходимо указывать единственный гербарий или учреждение, где хранится его тип, в противном случае название не считается действительно обнародованным. В настоящее время для целей приоритета тип (лектотип, неотип) считается обозначенным, только если он эффективно обнародован, т. е. обозначение его исключительно в коллекции не имеет значения для целей приоритета. С 1 января 2001 г. выбор лекто-, нео- или эпитипа обязательно должен сопровождаться фразой «обозначен здесь» (*designated here, hic designatus*) или ее эквивалентом. В целом ботаническая номенклатура сейчас значительно жестче подходит к типификации, чем зоологическая, где до сих пор сохраняется возможность приведения нескольких синтипов при обнародовании нового названия.

Все эти нормы способствовали привлечению внимания систематиков к типификации таксонов, что, конечно, в целом способствует стабилизации номенклатуры. Позитивным фактором является и то, что в настоящее время осуществляются

²Для водорослей норма об обязательном латинском описании или диагнозе введена с 1 января 1958 г., для ископаемых растений с 1 января 1996 г. допустим английский и латинский язык.

масштабные программы дигитализации типовых образцов для их представления в Интернете. В целом информация о типовых образцах концентрируется на сайте JSTOR (www.plants.jstor.org), а кроме того, большинство крупных гербариев имеют соответствующие общедоступные разделы на своих сайтах. Все это, в сочетании с дигитализацией важнейших классических литературных источников по систематике растений и их представлением в Интернете (сайты www.botanicus.org и www.biodiversitylibrary.org) способствует возникновению новых региональных центров систематики растений.

Большое значение для ботанической номенклатуры имеет долгосрочный проект типификации линнеевских названий, который ведется Британским музеем естественной истории совместно с Линнеевским обществом. Цель проекта – выбрать лектотипы для всех линнеевских названий – в настоящее время выполнена примерно на 80%. Промежуточные итоги проекта опубликованы (Jarvis 2007); на сайте проекта (<http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/linnaean-typification/index.html>) поддерживается постоянно обновляемая база данных.

Начиная с Токийского кодекса, в ботаническую номенклатуру введено понятие эпитипа – образца или иллюстрации, выбранных для того, чтобы служить в качестве интерпретирующего типа в тех случаях, когда голотип, лектотип или ранее обозначенный неотип, или весь первоначальный материал, связанный с действительно обнаруженным названием, определенно является неясным и не может быть критически идентифицирован в целях точного применения названия таксона. Практика применения эпитипов, к сожалению, пока не получила широкого распространения, особенно в отечественной систематике.

В зоологической номенклатуре понятия эпитипа нет, но понятие неотипа имеет более широкое значение: неотип может выбираться как при отсутствии (утрате) типового материала, так и для замещения «непригодного для определения» типа. Более того, в случае несоответствия типа сложившемуся употреблению названия специалист может вынести на рассмотрение Международной комиссии по зоологической номенклатуре вопрос о смене типа и замене его неотипом, соответствующим практике употребления названия (ст. 75.6 зоологического кодекса).

Еще одной характерной особенностью развития ботанической номенклатуры является уточнение правил действительного обнаружения номенклатурных комбинаций. В отношении номенклатурных комбинаций, сделанных в настоящее время, вопросов обычно не возникает: их порядок точно и однозначно прописан в ботаническом кодексе. Значительно сложнее ситуация, касающаяся старых работ. Последние изменения уточнили целый ряд положений, что позволило яснее разграничить случаи, в каких можно считать номенклатурную комбинацию осуществленной, а в каких – нет.

Регистрация названий

До самого последнего времени ботанический кодекс не требовал какой-либо регистрации названий. Однако вопрос о необходимости такой регистрации поднимался уже достаточно давно. В конце 1980-х годов введение регистрации активно продвигал тогдашний директор Ботанического сада и музея Берлин-Далем и генеральный секретарь Международной организации по систематике растений В. Гройтер (Greuter 1986; Greuter and McNeill 1993). Предполагалось, что целый ряд наиболее известных периодических и продолжающихся изданий по систематике растений и грибов получат специальную аккредитацию и их редакции будут сами направлять информацию о номенклатурных новациях в международный центр регистрации. Забота о направлении информации о таких новациях, появившихся в других изданиях, лежала бы на авторах новых таксонов. Инфраструктура для функционирования системы регистрации к концу 90-х годов уже была практически сформирована, но сам принцип регистрации и подходы к ней вызвали возражения ряда ботаников, прежде всего североамериканских (Турланд и Дэвидси 1999), что вызвало оживленную дискуссию (Егорова и др. 1999). Поскольку очередной ботанический конгресс проходил как раз в Северной Америке (Сент-Луис, 1999), большинство номенклатурной секции высказалось против введения регистрации.

В последнее время вопрос о регистрации названий был снова поднят. Значительную роль здесь сыграли технологические изменения и прежде всего развитие и доступность Интернета. Инициаторами выступили систематики-микологи, которые начали осуществлять добровольную

регистрацию новых названий на сайтах Index fungorum (www.indexfungorum.org) и Mycobank (www.mycobank.org). Международный микологический конгресс предложил Номенклатурной секции Международного ботанического конгресса ввести с 1 января 2013 г. обязательную регистрацию новых названий грибов (Hawksworth et al. 2010); это предложение было одобрено в июле 2011 г. Суть ее состоит в следующем: на стадии подготовки и рецензирования рукописи статьи новое название должно быть зарегистрировано на сайте и получить регистрационный номер, без указания которого название не считается действительно обнародованным. После выхода статьи или на стадии корректуры информация о новом названии при необходимости дополняется на сайте библиографическими данными публикации.

Группа участников номенклатурной секции Мельбурнского конгресса, в том числе и один из авторов данной статьи, внесла предложение распространить порядок регистрации новых названий, принятый для грибов, и на другие группы организмов, охватываемые ботаническим кодексом. И хотя это предложение не получило достаточной поддержки, было очевидно, что отношение ботанического сообщества к регистрации изменилось и она, скорее всего, будет одобрена следующим конгрессом.

Следует отметить, что практика учета новых названий растений существует достаточно давно. В конце XIX века Королевским ботаническим садом в Кью (Великобритания) был издан «Index Kewensis», содержащий, по замыслу авторов, все обнародованные названия сосудистых растений с синонимикой – своеобразный список мировой флоры. Практика синонимизации оказалась малоудачной, и в дальнейшем в дополнениях к «Index Kewensis» публиковались лишь ссылки на новые названия. В начале 90-х годов прошлого века на лазерном диске была издана база данных, содержащая информацию из этого индекса и всех дополнений к нему. С начала XXI в. на основе «Index Kewensis» при участии аналогичных проектов «Gray Card Index» и «Australian Plant Names Index» был создан портал «International plant name index» (IPNI) (www.ipni.org), на котором сейчас размещается вся информация о когда-либо обнародованных названиях сосудистых растений, а для новых названий – и об их типификации. Родовым названиям сосудистых растений и их

типификации посвящен специальный проект «Index nominum genericorum», периодически издававший соответствующий справочник. Сейчас в этот проект, представленный в Интернете (<http://botany.si.edu/ing/>), включены также родовые названия грибов и водорослей.

Названия грибов учитываются на уже упоминавшихся выше сайтах, водорослей – на сайте «Index nominum algarum» (<http://ucjeps.berkeley.edu/INA.html>).

Возможность использования в ботанической номенклатуре названий, обнародованных согласно другим кодексам биологической номенклатуры

Ботаническая номенклатура независима от зоологической и микробиологической, что является, как отмечалось выше, одним из ее принципов. Однако изменения в макросистеме органического мира (особенно грибов и водорослей), произошедшие в последние десятилетия в связи с внедрением молекулярно-филогенетических методов, вызвали к жизни введение в ботанический кодекс ряда норм, допускающих взаимодействие с зоологическим и микробиологическим кодексами (ст. 45). В настоящее время, если таксон рассматривается как принадлежащий к водорослям или грибам, но первоначально был описан по правилам неботанических кодексов, то любое из его названий должно удовлетворять требованиям соответствующего неботанического кодекса, обеспечивающим названию статус, эквивалентный действительному обнародованию в ботаническом кодексе. Правда, это не относится к названиям, образованным в зоологическом кодексе в соответствии с принципом координации, если только они не появились в печати и не применяются к принятому таксону. В последних версиях ботанического кодекса пришлось сделать специальное указание на то, что микроспоридии по-прежнему рассматриваются в рамках ботанической номенклатуры, вне зависимости от их нынешнего положения в филогенетических системах.

Меры по стабилизации номенклатуры

Ботаники-несистематики и практики часто упрекают систематиков в нестабильности ботанической номенклатуры. В ряде случаев такая

нестабильность связана с прогрессом систематики: изменением объема родов, разделением или объединением видов. В отдельных же случаях такие изменения имеют чисто номенклатурную природу: например, выявление «забытого» более раннего законного названия, которое, согласно принципу приоритета, нужно применять вместо привычного и устоявшегося.

В настоящее время стабильность отдельных названий, вошедших в широкое употребление, достигается практикой консервации и отвержения. Консервация предполагает, что название, помещенное в соответствующий список, получает безусловный приоритет перед другими, конкурирующими с ним. Отвержение означает исключение названия из научного оборота.

Ботанический кодекс довольно давно допускал консервацию названий рангом от рода и выше. В отношении видов такая практика введена сравнительно недавно.

Обоснование каждого случая консервации или отвержения должно быть опубликовано в журнале «Тахон», после чего поступает на рассмотрение соответствующего специального комитета (по сосудистым растениям, водорослям, ископаемым растениям и т.п.), избранного Номенклатурной секцией. Отчеты о деятельности таких комитетов периодически публикуются, а после утверждения на очередном Международном ботаническом конгрессе помещаются в приложение к кодексу. С 2012 г. стало возможным публиковать эти приложения независимо от кодекса, в том числе в форме специальной базы данных.

Представляется, что практика консервации и отвержения названий является в настоящее время достаточно эффективным инструментом поддержания стабильности названий в тех случаях, когда это необходимо.

Некоторое время назад предлагалось подготовить специальный «список названий, используемых в настоящее время» (*List of names in current use*). Идея состояла в том, чтобы в этот список вошли все названия, активно используемые в научном обороте, и они получили бы приоритет перед названиями, пусть и законными, но в такой список не попавшими (Hawksworth and Greuter 1989; Greuter 1991; Brummitt 1991). Это предложение, хотя и широко обсуждалось, принято не было. Однако в 2011 г. на Мельбурнском конгрессе такая идея была фактически реанимирована,

пока только в отношении грибов: появилась возможность на основании специальной процедуры вводить как новые приложения к кодексу список названий грибов (с типами) и конкурирующими с ними синонимами, в отношении которых они рассматриваются как законсервированные, а также список отвергаемых названий грибов, которые могут быть восстановлены для использования только через процедуру консервации. Принципиальное отличие от уже существующего порядка состоит в появлении возможности составления тех или иных списков, утверждаемых одним решением, тогда как сейчас помещение названия в списки консервируемых или отвергаемых обосновывается и обсуждается индивидуально.

На пути к «Биокодексу»?

С начала 1990-х годов группа ученых (преимущественно ботаников) начала разрабатывать проект «Биокодекса», который, по замыслу его инициаторов, должен в перспективе заменить кодексы ботанической, зоологической и бактериологической номенклатуры. Достоянием общности стала третья версия этого документа (Greuter et al. 1996), которая была переведена на русский язык (Проект биокодекса... 1997). Предполагалось, что «Биокодекс» вступит в силу с 1 января 2000 г., но будет действовать, за некоторыми исключениями, в отношении только вновь обнаруженных названий. Этот проект довольно активно обсуждался, но не получил поддержки, достаточной для введения его в действие. Недавно появился новый вариант «Биокодекса» (Greuter et al. 2011).

Подробный анализ достоинств и недостатков «Биокодекса» выходит за рамки данной статьи. Безусловно, в пользу его принятия говорит все большая перекройка границ между крупными таксонами органического мира на основании молекулярно-филогенетических данных. Против – в основном привычка, тем более что различные направления биологической номенклатуры развивались, как уже указывалось выше, практически независимо. По-видимому, должны появиться очень весомые аргументы, чтобы каждое профессиональное сообщество сделало шаги навстречу друг другу и решило отойти от привычной практики. Очевидно лишь то, что «Биокодекс» и последствия его возможного введения в действие

нуждаются в серьезном совместном обсуждении ботаниками, зоологами и микробиологами.

Работа поддержана грантом Президента РФ для поддержки ведущих научных школ НШ-7009.2012.4.

ЛИТЕРАТУРА

- Егорова Т.В., Гельгман Д.В., Губанов И.А., Новиков В.С., Пименов М.Г. и Соколова И.В. 1999.** По поводу письма Н. Турланда и Г. Дэвидса о регистрации названий растений. *Ботанический журнал*, **84**(5): 154–157.
- Международный кодекс ботанической номенклатуры (Венский кодекс). 2009.** Пер. с англ. Т.В. Егоровой, Д.В. Гельгмана, И.В. Соколовой, И.В. Татанова. Товарищество научных изданий КМК, Москва; Санкт-Петербург, 282 с.
- Проект биокодекса: будущие международные правила для научных названий организмов. 1997.** Пер. с англ. Т.В. Егоровой и М.В. Агабабян. БИН РАН, Санкт-Петербург, 52 с.
- Турланд Н. и Дэвидс Г. 1999.** Регистрация названий растений – нежелательная, излишняя и неработоспособная система. *Ботанический журнал*, **84**(5): 149–153.
- Brummitt R.K. 1991.** Lists of current use: criteria for inclusion. In: Improving the stability of names: needs and options. Proceedings of an international symposium, Kew, 20–23 February 1991. Koeltz Scientific, Books Königstein: 217–223 (*Regnum Vegetabile*, **123**).
- Candolle Alph. de. 1867.** Lois de la nomenclature botanique adoptées par le Congrès international de botanique tenu à Paris en août 1867... Genève; H. Georg, Bale; J.-B. Baillièrre et fils, Paris, 64 p.
- Greuter W. 1986.** Proposal on registration of plant names and new concept of the nomenclature in the future. *Taxon*, **35**(4): 816–819.
- Greuter W. 1991.** Merxmüller's legacy and the NCU principle. In: Improving the stability of names: needs and options. Proceedings of an international symposium, Kew, 20–23 February 1991. Koeltz Scientific, Books Königstein: 217–223 (*Regnum Vegetabile*, **123**).
- Greuter W., Hawksworth D.L., McNeill J., Mayo M.A., Minelli A., Sneath P.H. A., Tindall B.J., Trehane P. and Tubbs P. 1996.** Draft BioCode: the prospective international rules for the scientific names of organisms. *Taxon*, **45**(2): 349–372.
- Greuter W., Garrity G., Hawksworth D.L., Jahn R., Kirk P.M., Knapp S., McNeill J., Michel E., Paterson D.J., Pyle R. and Tindall B.J. 2011.** Draft BioCode (2011): principles and rules regulating the naming of organisms. *Taxon*, **60**(1): 201–212.
- Greuter W. and McNeill J. 1993.** Synopsis on botanical nomenclature – Tokyo 1993. A review of the proposals concerning the International Code of Botanical Nomenclature submitted to the XV International Botanical Congress. *Taxon*, **42**(2): 191–271.
- Hawksworth D.L., Cooper J.A., Crous P.W., Hyde K.D., Iturriaga T., Kirk P. M., Lumbsch H. T., May T.W., Minter D. W., Misra J.K., Norvell L., Redhead S.A., Rossman A.Y., Seifert K.A., Joost A. Stalpers J.A., Taylor J.W. and Wingfield M.J. 2010.** Proposals to make the pre-publication deposit of key nomenclatural information in a recognized repository a requirement for valid publication of organisms treated as fungi under the Code. *Taxon*, **59**(2): 656–666.
- Hawksworth D.L. and Greuter W. 1989.** Report of the 1st meeting of a working group on lists of names in current use. *Taxon*, **38**(1): 142–148.
- Jarvis C.E. 2007.** Order out of chaos: Linnaean plant names and their types. Linnean Society of London in association with the Natural History Museum, London, 1016+XI p.
- Knapp S., McNeill J. and Turland N.J. 2011a.** Changes to publication requirements made at the XVIII International Botanical Congress in Melbourne – what does e-publication mean for you? *PhytoKeys*, **6**: 5–11.
- Knapp S., McNeill J. and Turland N.J. 2011b.** Translation into Russian of: “Changes to publication requirements made at the XVIII International Botanical Congress in Melbourne – what does e-publication mean for you?” = Изменения требований к обнародованию, принятые на XVIII Международном ботаническом конгрессе в Мельбурне – что означает электронное обнародование? Пер. с англ. И. В. Беляевой, М. С. Воронцовой. *PhytoKeys*, **6**: 29–37 (URL: <http://www.pensoft.net/journals/phytokeys/article/2001/translation-into-russian-of>).
- Linnaeus C. 1753.** Species plantarum... 1–2. Laurentius Salvius, Holmiae, 1200 p.
- McNeill J. and Turland N.J. 2011.** Major changes to the Code of Nomenclature – Melbourne, July 2011. *Taxon*, **60**(5): 1495–1497.



УДК 59:001.4

МЕСТО ЗООЛОГИЧЕСКОЙ НОМЕНКЛАТУРЫ В ЭПОХУ РАЗВИТИЯ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ

Н.Г. Богуцкая

*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия;
e-mail: ninabogutskaya@gmail.com*

РЕЗЮМЕ

В статье рассмотрена специфика современного периода развития таксономической зоологии в связи с развитием информационных технологий в целом и представления информации онлайн, в частности. Рассмотрены основные положения Поправки к действующему Кодексу зоологической номенклатуры, основное содержание которой составляют: 1. включение электронных публикаций некоторых определённых категорий в список пригодных в смысле придания статуса пригодности опубликованным в них названиям и номенклатурным актам; 2. регистрация названий и номенклатурных актов. Обсуждаются причины и основания для принятых изменений Кодекса.

Ключевые слова: зоологическая информация в World Wide Web, Кодекс зоологической номенклатуры, регистрация, электронные публикации, ZooBank

THE PLACE OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE IN THE CURRENT DEVELOPMENTS OF INFORMATION TECHNOLOGIES

N.G. Bogutskaya

*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; ICZN;
e-mail: ninabogutskaya@gmail.com*

ABSTRACT

The article discusses the specifics of the modern period in the development of taxonomic zoology in connection with the development of information technology in general, and providing information online, in particular. Comments are given to the Amendment to the existing Code of Zoological Nomenclature, the substance of which is as follows: 1. Electronic-only publications should be allowed, if mechanisms can be found that give reasonable assurance of the long-term accessibility of the information they contain; 2. Some method of registration should be part of the mechanism of allowing electronic publication of names and nomenclatural acts. The causes and reasons for the imendments to the Code are discussed.

Key words: zoological information in World Wide Web, Code of Zoological Nomenclature, registration, e-publications, ZooBank

И нарек человек имена всем скотам
и птицам небесным и всем зверям полевым ...
(*Быт. 1: 20*)

ВВЕДЕНИЕ

Число видов и надвидовых таксонов животных, с которыми приходится иметь дело исследователям, чрезвычайно велико. Обычно для того, чтобы охарактеризовать разнообразие животных, пытаются подсчитать число видов – оно измеряется миллионами. Полагают, что описанных рецентных видов не менее 1.25 миллионов, а всего, включая неописанные виды, от 5 до 50 миллионов (May 1982; Erwin 1983; Wilson 1992; Stork 1997). Описанные и неописанные ископаемые виды увеличивают это число в десятки раз. Большая часть этого разнообразия, возможно, так и останется неизвестной, но описание происходит чрезвычайно интенсивно – до 16–20 тысяч новых видов животных каждый год. Удивительно, но предложенная в 1620 г. Каспаром Боэном (Баутином) и последовательно развитая Карлом Линнеем (Linnaeus 1753, 1758) недвусмысленная биномиальная (бинарная, биномиальная) номенклатура как способ обозначения видов при помощи двухсловного названия (биномена), состоящего из сочетания названия рода и названия вида, и строгая иерархия надвидовых категорий оказались весьма удобны для того, чтобы упорядочить наименование всё нарастающего числа известных таксонов. Однако к середине XIX века употребление разными зоологами отличных названий для одних и тех же таксонов животных и одних и тех же названий для разных таксонов стало обычным явлением, что выявило необходимость согласования научных названий животных для достижения и сохранения универсальности и стабильности наименований. Более того, взрывоподобное увеличение числа известных видов в результате развития науки и активного научного исследования внеевропейских стран привело к появлению множества названий, многие из которых были синонимами или омонимами, возникшими из-за независимой работы ученых. Возникла насущная необходимость разработать общепринятые методы для выбора «правильного» названия для каждого таксона (Ride 1999). Не имея возможности останавливаться в этой статье на истории создания правил зоологической но-

менклатуры и истории кодексов, начиная от «Кодекса Стрикленда» 1842–1843 гг. (см. Strickland 1878, Rookmaaker 2011) до действующего ныне четвертого издания «Международного кодекса зоологической номенклатуры» (International Commission on Zoological Nomenclature 1999), следует лишь подчеркнуть, что всё многообразие научных названий (с некоторой спецификой для таксонов разных рангов) приобрело чёткую категоризацию в зависимости от отношений названий к объекту и между собой в контексте двух уровней «правильности» названия – пригодности и валидности. Кодекс регулирует, прежде всего, пригодность и объективную невалидность. *Пригодность названия* устанавливается с помощью определенного набора критериев пригодности. К этим критериям относятся: опубликование названия после 1 января 1758 г., определенная форма названия (в частности, все таксономические названия должны быть латинскими или латинизированными); определенные требования к тексту, сопровождающему первоначальное опубликование названия. Таким образом, название может быть пригодным или непригодным; непригодное название ни при каких обстоятельствах (за исключением специального решения Комиссии по зоологической номенклатуре) не может быть *валидным*, или *действительным*, т.е. таким названием, которое должно употребляться для конкретного таксона. Валидное название выбирают с помощью определенных правил номенклатуры среди пригодных названий, однако, необходимость выбора или изменения валидного названия правилами номенклатуры не регулируется, поскольку эта необходимость относится к области таксономии. Важно различать проблемы номенклатуры и проблемы систематики (таксономии). Четвертое издание Международного кодекса зоологической номенклатуры (International Commission on Zoological Nomenclature 1999), как и все предшествующие издания (International Commission on Zoological Nomenclature 1961, 1964, 1985), а до них «Международные правила зоологической номенклатуры» (Blanchard et al. 1905), имеет одну основную цель – обеспечить максимальную универсальность и преемственность научных названий животных, насколько это совместимо со свободой ученых классифицировать животных в соответствии со своими таксономическими суждениями. В отличие от систематики, номенклату-

ра не является наукой, поэтому в номенклатуре и могут действовать правила, утвержденные извне, следование которым должно быть добровольным и осмысленно обоснованным подчинением логике общения в научном сообществе.

Интерес научного сообщества к зоологической номенклатуре, как и оценка роли фундаментальной зоологии, изменялись во времени. Вторая половина XX века в целом характеризовалась упадком интереса к этой области знания, а самые большие пессимисты даже говорили об исчезновении таксономии как науки на фоне прогресса биохимии, генетики и прикладных технологий. Однако начало XXI века многие авторы отметили как время возврата интереса к таксономии и систематике, своеобразный Ренессанс, связанный, во-первых, с осознанием того, что таксономия служит базисом многих других наук, объектом которых являются живые организмы, а, во-вторых, «заказом» общества, в котором возник необычайно широкий интерес к изучению и охране биологического разнообразия на политическом уровне (Mallet and Willmott 2003). Количество статей, обсуждающих роль таксономии в «новой большой биологии» (Patterson et al. 2010) взрывообразно возросло (Godfray 2002; Lipscomb et al. 2003; Minelli 2003; Seberg et al. 2003; Tautz et al. 2003; Wilson 2003; Hine 2008; Wheeler 2008; и др.), в том числе и в очень престижных журналах, таких как *Nature* (Godfray 2002; Polaszek 2005a; Wheeler and Krell 2007; Kelly 2008).

Интерес к биологической номенклатуре в период интенсивного развития научных и информационных технологий понятен. Как писал еще в 1961 г. Дж. Ч. Брэдли в предисловии к 1-му изданию Кодекса зоологической номенклатуры (International Commission on Zoological Nomenclature 1961: iv): «Обычные языки развиваются стихийно в бесчисленных направлениях, но биологическая номенклатура должна быть точным инструментом, который четко передаст определенное понятие всем людям во всех поколениях». В этом, собственно, и заключается смысл существования зоологической номенклатуры, даже если современные методологические концепции заставляют пересматривать многие термины и их дефиниции, в частности, понятие вида (Minelli 1999; Mallet 2000). Названия – это ключ к большой новой биологии (Patterson et al. 2010). «Новая биология» (National Research

Council of the National Academies 2009) – это новый этап развития биологии, на котором эта дисциплина становится значительно более обоснованной данными (data-intensive), поскольку может аккумулировать гораздо большее количество информации, поступающей от обладающих высокой «пропускной способностью» молекулярных и экологических технологий и от крупномасштабных программ оцифровки данных, таких как Генный банк (GenBank, <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) или Библиотека наследия по биоразнообразию (Biodiversity Heritage Library, BHL, <http://www.biodiversitylibrary.org/>). Кроме того, ученые испытывают невиданный ранее пресс со стороны общества, призывающего (фактически, принуждающего) их делать результаты научных исследований открытыми для глобального научного сообщества, объединять данные. Таким образом, помимо собственно революции в технологиях, спецификой современного периода развития биологии является значительный сдвиг в сторону большого объема данных «большой науки» (Hey et al. 2009; Kelling et al. 2009). Разработанные технологии агрегации данных («mashup technology») дают возможность собрать различные элементы информации с удаленных узлов и сделать эти данные доступными через единый веб-портал (Saarenmaa 2002; Butler 2006). Веб-сервисы, которые используют названия для индексации и систематизируют информацию об организмах, становятся важной частью этой большой «новой биологии» (Patterson et al. 2010).

Важным стимулом для обсуждения проблем существования и взаимодействия универсальной системы регистрации названий животных (и живых организмов в целом) и других биологических дисциплин стал 250-летний юбилей выхода в свет 10-го издания *Systema Naturae* Линнея (Linnaeus 1758), который отмечался широко в мире. В частности, в Париже, в Музее естественной истории (Muséum National d'Histoire Naturelle) состоялся двухдневный симпозиум *Systema Naturae 250* (26–27 августа 2008 г.), на котором прозвучали доклады, изданные позднее отдельным сборником под редакцией Э. Полашека (Polaszek 2010). Основным лейтмотивом конференции было понимание того, что для эффективного обмена информацией о биологическом разнообразии нужен действенный и постоянный метод наименования видов с включением всего массива данных, име-

ющих отношение к номенклатуре, в единую глобальную информационную систему.

Очевидно, что пересечение зоологической номенклатуры и «новой биологии» проходит, прежде всего, в той точке, которую называют опубликованием (*publication*; этот термин в ботанической номенклатуре традиционно переводится на русский язык как «обнародование», в зоологической – как «опубликование»).

ОПУБЛИКОВАНИЕ

Кодекс всегда исходил из основополагающего принципа, что названия, для того чтобы они были пригодными, должны быть опубликованы в издании, содержащем многочисленные, тождественные копии, годные для длительного использования (*International Commission on Zoological Nomenclature 1999*). Этим эффективно обеспечивалось то, что независимо от времени и места опубликования, названия и описания новых таксонов были постоянно доступны и с ними можно было легко ознакомиться; более того, не возникало сомнений в том, что название было представлено публично и в форме, идентичной для всех зоологов. Однако в настоящее время, когда электронная публикация и связь во всё возрастающей степени становятся средствами информационного обмена и поиска, а огромное число эфемерных изданий не соответствует критериям «опубликования», возникают сомнения в том, насколько эффективно текущая практика соответствует требованиям постоянства и доступности (*Polaszek 2005a*).

За последние полвека Кодекс постепенно отошел от допущения, а затем и требования, что новые названия должны быть опубликованы способом, использующим типографскую краску на бумаге. «Правила» 1905 г. (*Blanchard et al. 1905*) не оговаривали определенный способ, но в то время большая часть научной информации распространялась в работах, которые набирались, после чего печатались типографской краской. Однако технология менялась, и в 1948 г. Парижский конгресс счёл необходимым ограничить опубликование только печатанием типографской краской на бумаге; это требование было введено и в первом издании Кодекса (*International Commission on Zoological Nomenclature 1961*). В третьем издании (*International Commission on Zoological Nomenclature 1985*) требование о краске на бумаге

было отменено для новых работ, но с некоторыми предосторожностями, направленными на то, чтобы исключить большинство видов эфемерных изданий. В четвертом издании допущены как приемлемый способ опубликования (с некоторыми ограничениями) лазерные диски (CD-ROM), но не распространение электронных сигналов.

В 4-ом издании Кодекса (*International Commission on Zoological Nomenclature 1999*) изменены и дополнены критерии опубликования. Пригодными в номенклатурном отношении считаются публикации на CD-ROM, если экземпляры диска переданы не менее чем в 5 известных библиотек (хотя этот способ опубликования настоятельно не рекомендуется). Публикации в сборниках тезисов конференций и симпозиумов считаются непригодными, если сборники предназначены для распространения преимущественно среди участников конференции. В «Кодексе» 1999 г. официально закреплена непригодность для номенклатурных целей публикаций в глобальной сети Интернет.

Однако с того времени многое изменилось в понимании важности адекватного и корректного использования названий в период стремительного развития информационных технологий (*Anonymus 2001; Knapp et al. 2007; Wheeler and Krell 2007; Howe et al. 2008*). Развитие технологий публикации онлайн увеличило легкость публикации в электронном виде, что сделало реальностью опубликование новых названий в нарушение Кодекса. Кроме того, из-за легкости распространения и доступа к этим публикациям, многие названия, опубликованные непригодным (согласно Кодексу) образом, получают широкое распространение в научном сообществе, большая часть которого не озабочена проблемами соответствия названий действующему Кодексу. Очевидно, что развитие этих тенденций может привести к хаосу в области таксономии и номенклатуры, а также к изменению самого понятия доступности бумажных копий по сравнению с электронными.

В пользу электронных публикаций говорит также тот факт, что стоимость печатных журналов увеличилась в настоящее время до такого уровня, что многие библиотеки, особенно в развивающихся странах, больше не могут позволить себе подписаться на них, а многие даже очень солидные издательства, не могут издавать достаточного количества бумажных копий. По

сравнению с бумажным вариантом, электронный журнал более динамичен, интервалы между выпусками могут быть сокращены до минимума, их объем может варьировать в больших пределах в зависимости от важности или срочности публикуемого материала. Другим большим преимуществом электронного издания является то, что оно позволяет включать информацию, которую либо слишком сложно, либо слишком дорого публиковать в печатном виде – например, полный список изученного материала или большие таблицы, высококачественные цветные изображения или интерактивные клавиши. Издатели трёх журналов, в которых публикуются статьи с описанием новых таксонов и номенклатурные акты, поддержали идею изменения номенклатурного статуса электронных публикаций – Zootaxa (Zhang 2008), ZooKeys (Penev et al. 2010), Proceedings of the Royal Society B (Taylor 2009), Journal of Natural History (Allcock and Polaszek 2010).

Уже к 2008 г. стало ясно, что настало время вернуться к рассмотрению вопроса о пригодности электронных публикаций научных названий животных и номенклатурных актов. Международная комиссия по зоологической номенклатуре (ICZN) рассмотрела этот вопрос на специальном заседании в Париже (23–25 августа 2008 г.), предшествовавшем XX Международному зоологическому конгрессу, который утвердил черновой вариант Поправки к Кодексу. На этом конгрессе в рамках симпозиума *Systema Naturae 250* и был представлен вариант Поправки, опубликованный затем как в Бюллетене зоологической номенклатуры (BZN) http://www.nhm.ac.uk/hosted_sites/iczn/BZN%2065%284%29%20Proposed%20amendment.pdf), так и в таксономических зоологических журналах: Zootaxa, African Invertebrates, Zoological Journal of the Linnean Society, Journal of Crustacean Biology, Zoosystematica Rossica.

Суть первых представленных на рассмотрение вариантов Поправки сводилась к следующему: 1. следует разрешить электронные публикации, не имеющие бумажных копий («electronic-only publications») в случае наличия механизмов и технологий, обеспечивающих их длительное хранение и доступность; 2. регистрация (тем или иным способом) названий и номенклатурных актов должна стать частью электронного опубликования; 3. физические работы на носителях, отличных от бумаги (например, диски CD-ROM

и DVD) должны быть исключены из списка пригодных способов опубликования. Зоологи всего мира были приглашены к участию в обсуждении текста и содержания Поправки. Все поступившие комментарии можно было найти на сайте ICZN (<http://iczn.org/content/availability-electronic-publication>).

Просмотр комментариев к предварительному варианту текста Поправки по существу вопроса о принятии пригодности опубликования электронных работ (как имеющих, так и не имеющих бумажных копий), как и следовало ожидать, выявил две крайние позиции и широкий спектр мнений; относительно частных вопросов, связанных с электронным опубликованием. Основной момент обсуждения – доступность и длительное хранение. Не имея возможности детально обсуждать обоснованность каждой позиции, остановлюсь кратко только на этих двух аспектах. Для всех очевидно, что публикация в Интернете, то есть, материал доступный в электронном виде через World Wide Web (онлайн), это единственный вариант, который мог бы соответствовать пониманию действительной доступности, тогда как электронная публикация на автономном носителе, таком как компакт-диск или DVD, таковым не является. Кроме того, не каждая публикация в WWW может считаться действительно постоянно доступной и соответствующей привычным критериям рецензируемого научного издания. В наибольшей степени таковым изданиям соответствуют распространения материала в электронном виде в формате PDF, опубликованном онлайн с Международным Стандартным Серийным Номером (ISSN) (журналы) или с Международным Стандартным Книжным Номером (ISBN) (книги). Рассмотрение деталей использования номеров ISSN и ISBN для электронных и бумажных копий документа можно найти в обсуждении изменений в Кодекс ботанической номенклатуры (McNeill et al. 2010). Для целей номенклатуры очень важным моментом является также неизменность (неизменяемость) электронного документа после его опубликования. Проще говоря, номенклатурная стабильность возможна только тогда, когда можно исключить опубликование номенклатурных актов в последующих неучтенных измененных вариантах первоначального опубликования. К сожалению, на это, собственно, ни Кодекс, ни зоологическая общественность в целом, повлиять

не могут. Однако вся предшествующая практика электронного опубликования такими качественными издателями, как, например, PLoSOne, показывает, что издатели стремятся к чёткости и стабильности в своих изданиях, что вполне соответствует духу Кодекса.

Кроме того, доступность и неизменность электронных публикаций теснейшим образом связана с развитием технологий, направленных на преемственность программного обеспечения и технических средств, обеспечивающих прочтение опубликованной информации в её первоначальном виде. Многие пишущие об этой проблеме сходятся во мнении, что электронные материалы должны быть в формате Portable Document Format (PDF). PDF является открытым стандартом, разработанным Adobe Systems в 1993 г., для обмена документами в порядке, независимо от применения специального программного обеспечения, аппаратного обеспечения или операционной системы. С 1 июля 2008 г. он стал международным стандартом (ISO / IEC 32000-1:2008). Можно оспаривать пригодность этого стандарта в контексте проблем будущего предоставления пользователям возможности обмена и просмотра электронных документов независимо от среды, в которой они были созданы, или среды, в которой они просматриваются или распечатываются. Однако, как кажется, этот вопрос лежит за пределами биологии – общество, так или иначе, всегда стремилось и будет стремиться к сохранению информации. Мы не можем влиять на будущее развитие электронных технологий или даже предсказать его, подобно тому, что мы не можем знать, какие огнетушители будут использоваться в библиотеках, хранящих бумажные носители информации, – главное, мы уверены, что огнетушители, в большинстве случаев, в библиотеках установлены будут.

Помимо использованного стандарта, долговечность и доступность электронных изданий обеспечивается их соответствующим архивированием. Человечество сохраняет печатные издания в библиотеках или частных коллекциях более 500 лет, а к электронным публикациям настроено скептически. Считается, что электронный материал не может быть столько же долго сохраняемым (Welter-Schultes 2009). Тем не менее, важно помнить, что в последние годы были достигнуты значительные успехи в архивировании электронных

материалов, а отличные цифровые хранилища теперь доступны во многих странах мира. Среди многих примеров хранилищ и стратегий цифрового сохранения, имеющих особое значение для биологических наук, можно назвать следующие: PubMedCentral, JSTOR, BioOne, Portico, SciELO, LOCKSS и BHL. Интересующиеся могут найти более подробную информацию на сайтах этих проектов. Здесь важно лишь подчеркнуть, что архивы электронных документов, фактически выполняющие роль библиотек, уже существуют и некоторые из них библиотеками же и поддерживаются, как, например, LOCKSS (Lots of Copies Keep Stuff Safe) (<http://lockss.stanford.edu/LOCKSS/Home>), основанный в Библиотеке Стэнфордского университета (Калифорния, США).

Интересно отметить, что одним из аргументов противников пригодности электронных публикаций было то, что ботаники в то время отвергали эти публикации в качестве «эффективного обнародования» (Zander 2004; McNeill 2006). Однако ситуация быстро и принципиально изменилась (McNeill et al. 2011) – пока зоологи вяло обсуждали Поправку к Кодексу, ботаническая общественность приняла соответствующие изменения к Кодексу ботанической номенклатуры на XVIII Международном ботаническом конгрессе в Мельбурне в июле 2011 г. (Knapp et al. 2011). Одна из предшествовавших принятию этого решения статей называлась весьма показательно – «Публиковать электронно или погибнуть?» (Knapp and Wright 2010).

РЕГИСТРАЦИЯ

Идея создания списков-индексов названий зоологических таксонов, снабженных минимальной номенклатурной информацией, которые бы служили источником «правильных» названий или, по крайней мере, справочником для того, чтобы избежать омонимии или синонимии, имеет давнюю историю. Ранний, неполный номенклатор названий классов, отрядов, родов и видов был опубликован Жаном Луи Родольфом Агассисом (Agassiz 1848). Позже вышел в свет капитальный Index Animalium в 11 томах Чарльза Дейвиса Шерборна, включающий списки родовых и видовых названий, опубликованных с 1758 по 1850 г. (Sherborn 1902, 1922, 1932; доступен онлайн <http://www.sil.si.edu/digitalcollections/indexanimalium/>). Назва-

ния родовой группы, опубликованные с 1758 г., содержатся в *Nomenclator Zoologicus* Шеффилда Эйри Нива (Neave 1939–1940), продолженного рядом последующих приложений (Neave 1950, 1966, 1975, 1993) и онлайн (<http://uio.mbl.edu/NomenclatorZoologicus/>) до 1994 г. Кроме того, есть несколько менее известных номенклаторов и индексов зоологических названий (Marschall 1873; Scudder 1882–1884; Waterhouse and Sharp 1902, 1912; Schulze et al. 1926–1954), не говоря уже о многочисленных каталогах и индексах по отдельным группам животных. Сведения о зоологических названиях группы семейства, рода и вида, а также другие сведения о публикациях по систематике животных, можно найти в журнале-каталоге *Zoological Record*, каждый том которого реферировал публикации за один год. *Zoological Record* был основан Альбрехтом Гюнтером (A. Günther) и издается с 1864 г. Лондонским зоологическим обществом, затем, с 1980 г., совместно с американской компанией BIOSIS, а с 2004 г. по настоящее время – в составе Thomson Reuters. *Zoological Record* является не имеющей аналогов базой данных информации о животных, опубликованной за 156 лет, и, фактически, выполняет роль неофициального регистра названий животных. Ежегодно в журнале публикуется 75000 новых записей; всего с 1864 г. сделано около 3.5 млн. записей. В январе 2001 г. организация BIOSIS в партнерстве с Cambridge Scientific Abstracts начали создание новой, близкой по тематике базы данных *Zoological Record Plus*, которая включает рефераты из базы данных *Biological Sciences Database*. BIOSIS также создала Индекс названий организмов (*Index to Organism Names, ION*, <http://www.organismnames.com/>) – открытую базу данных, которая служит онлайн-индексом всех новых и старых названий таксонов животных, опубликованных в *Zoological Record*. С 2004 г. (с переходом в компанию Thomson Reuters), ION стал дополняться информацией из других баз данных, таких как BIOSIS Previews и *Biological Abstracts*. В последние 10–15 лет появились сходные биологические организации и базы данных, содержащие информацию о живых организмах, в том числе, животных, например, *Committee on Data for Science and Technology (CODATA)*, *the Global Biodiversity Information Facility (GBIF)*, *Species 2000*, *the Taxonomic Databases Working Group (TDWG)*. Онлайн-базы данных су-

ществуют и онлайн в WWW, например, такие как *Tree of Life Web Project*, *Encyclopedia of Life*, *Catalogue of Life* и *Wikispecies*.

Система регистрации уже существует для бактерий и обсуждалась для названий растений. В недавно принятых поправках к Кодексу ботанической номенклатуры (Кнарр et al. 2011) авторам электронно обнаруживаемых новых названий дан совет уведомлять соответствующие центры индексации. Кроме того, изменение к Кодексу ботанической номенклатуры гласит, что для всех новых названий организмов, относимых к Грибам, в качестве дополнительного требования для действительного обнаружения необходимо цитировать в протологе (части текста, непосредственно связанной с новым названием и его действительным обнаружением) идентификационный номер, выданный международно признанным банком данных (таким, как *Mycobank* [<http://www.mycobank.org/>]).

Однако, при всем многообразии, ни одна из упомянутых выше баз данных не выполняет функции контроля над пригодностью зоологических названий и номенклатурных актов. Создание такой базы данных и было предложено Комиссией по зоологической номенклатуре в качестве универсального регистра названий и номенклатурных актов, выверенных с позиций зоологической номенклатуры (Polaszek et al. 2005a, 2005b). Авторы статей подчеркивали, что названия таксонов играют центральную роль в реализации концепции глобально взаимосвязанных данных по биоразнообразию в широком смысле. Большая часть фрагментов этой информации имеет поисковую метку – название таксона, которое суть не более чем строка из нескольких слов, в которых могут быть сокращения, орфографические ошибки, варианты написания фамилий авторов и года опубликования и т.п., не говоря уже о старых и новых комбинациях (отнесении к разным родам), триноменах и иных вариантах названия, относимого к одному и тому же таксону. Кроме того, различающиеся названия могут отражать различные таксономические концепции, что делает невозможным соотношение данных и затрудняет интерпретацию названия. Авторы предложили считать регистрацию новых зоологических названий в *ZooBank* обязательной к применению для установления новых названий. Регистрация должна происходить онлайн, быть полностью открытой, и применяться

ко всем таксономическим рангам, для которых действуют требования Кодекса. Здесь нужно подчеркнуть, что решение вопросов систематики не будет функцией ZooBank. Это будет система регистрации, а не рецензирования. Однако в системе регистрации ZooBank будет производиться проверка соответствия регистрируемого названия требованиям Кодекса. Действующий кодекс – это сложный документ, и можно предвидеть многие технические проблемы в применении онлайн-регистрации. В их числе установление точной даты, с которой можно считать имя валидным (при публикации и регистрации), эффективная система обратной связи для исправления ошибок, и проблема архивирования. Но авторы убеждены, что эти трудности могут быть успешно преодолены, как это было в случае с молекулярными базами данных, такими как GenBank. Особенно важна поддержка проектом Zoological Record – наиболее действенной системы, пригодной для регистрации названий (www.biosis.org.uk/ion). Другие ресурсы включают «uBio nameserver» (www.ubio.org/nameserver), «Species 2000» (www.sp2000.org), «Integrated Taxonomic Information System» (www.itis.usda.gov) и «Электронный каталог названий известных организмов GBIF» (www.gbif.org/prog/ecat). ZooBank не заменит эти проекты, но будет работать во взаимодействии с ними и послужит окончательной инстанцией в процессе установления новых названий.

Предварительная версия (прототип) регистрационной системы зоологических номенклатурных актов – ZooBank – уже успешно функционирует (<http://zoobank.org/>), используя с 2008 г. идентификаторы LSID (Life Science Identifiers), что позволило встроиться в уже существующую «Глобальную архитектуру названий» (Global Names Architecture, GNA), связывающую миллионы названий таксонов как между собой, так и связанной с названиями онлайн-опубликованной информацией (информацию о GNA можно найти на сайте GBIF <http://code.google.com/p/gbif-ecat/wiki/GNAPromotion>).

В 2008 г. и позже было опубликовано большое количество статей и комментариев по поводу идеи организации ZooBank (например, Pyle and Michel 2008, 2009; см. <http://iczn.org/content/zoobank-related-articles>). В отдельной статье (Polaszek et al. 2008) обсуждались возможные схемы соединения публикации и обязательной

регистрации, и влияния их на пригодность, прежде всего, названий и актов из электронных публикаций: 1. публикация+регистрация+пригодность; 2. регистрация=пригодность; 3. регистрация=публикация=пригодность. Обсуждается и идея необязательной (на первом этапе) регистрации. До недавнего времени продолжалась работа над окончательным вариантом Поправки к Кодексу и она была вынесена на голосование. Во второй половине 2012 г. голосование состоялось и Комиссия по зоологической номенклатуре обнародовала результаты голосования и текст Поправки – The ICZN amendment of Articles 8, 9, 10, 21 and 78 of the *International Code of Zoological Nomenclature* (см. Zootaxa : <http://www.mapress.com/zootaxa/list/2012/3450.html>; Zookeys: <http://www.pensoft.net/journals/zookeys/article/3944/>; Zoosystematica Rossica: http://www.zin.ru/journals/zsr/pdf/2012-2/ZR_21%282%29_The%20ICZN%20amendment.pdf).

Основные положения Поправки (неофициальный перевод Н.Г. Богущкой):

« ... 8.5. Работы, изданные и распространённые электронным способом. Для того, чтобы работа, изданная и распространённая электронно, считалась опубликованной, она **должна** ...

8.5.3. быть зарегистрированной в *Официальном регистре зоологической номенклатуры* [Official Register of Zoological Nomenclature (ZooBank)] (см. статью 78.2.4) и содержать доказательство, что такая регистрация состоялась, непосредственно в самой работе. ...

Регистрация в *Официальном регистре зоологической номенклатуры* **должна** содержать указание на название и интернет-адрес организации, иной, нежели издательство, опубликовавшее эту работу, в которой будет осуществляться постоянное хранение (архивация) публикации. Эта организация (архив) должна быть соответствующим образом оснащена, а хранение публикации должно быть осуществлено в форме, позволяющей сохранить аутентичность и целостность содержания и макета. ... »

Приведу ещё один небольшой комментарий к вопросу об архивировании в контексте Поправки. Что означает «долгосрочное архивирование электронных материалов»? Определение могло бы звучать так: цель долгосрочного архивирования – это обеспечение долгосрочной доступности и готовности к использованию электронных ресурсов

при условии сохранности их целостности и аутентичности. Доступными останутся эти ресурсы в том случае, если цифровыми материалами можно будет пользоваться с помощью соответствующих компьютерных программ и компьютерной техники в будущем. Готовыми к использованию эти ресурсы останутся в случае, если цифровые материалы можно будет найти в Сети, даже если в какой-то момент место их физического хранения или их интернет-адрес изменились. Прилагательное «долгосрочный» относится не к определённом или произвольно выбранному количеству лет; долгосрочное архивирование в гораздо большей степени нацелено на развитие стратегий, которые аналогично с техническим прогрессом постоянно корректируются и совершенствуются. Под «целостностью» подразумевается, что цифровые материалы архивируются без последующих исправлений. «Аутентичность» означает, что речь действительно идёт о том самом документе, права на который были получены автором или издателем, либо об абсолютно надёжной копии его оригинальной версии. Выполнение этого требования может быть гарантировано охраной и сертификацией сервера или самого электронного документа. Оба условия важны для создания так называемых «надёжных электронных архивов». Любое самое незначительное исправление означает появление нового ресурса (публикации) со своей собственной датой опубликования.

Заканчивая этот краткий обзор, подчеркну, что зоологическая номенклатура, традиционно считавшаяся уделом «книжных червей», активно востребована в современную эпоху информационных технологий и развития онлайн-пространства. Таксономия будет всё больше опираться на электронные формы общения – это неизбежно и, при этом, очень правильно. Чёткое регулирование появления и использования названий зоологических объектов и номенклатурных актов через их регистрацию является решающим фактором в обеспечении единства таксономии и преодолении конфликтов различных систем названий. Это делает таксономию животных поистине современной наукой.

ЛИТЕРАТУРА

- Agassiz L. 1848.** Nomenclatoris zoologici. Index universalis nomina systematica classium, ordinum, familiarum et generum animalium omnium tam viventium quam fossilium. Sumtibus et typis Jent et Gassman, Soloduri, 1135 p.
- Allcock L. and Polaszek A. 2010.** Contributions to the Discussion on Electronic Publication VI. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **67**(4): 278.
- Anonymous. 2001.** The future of the electronic scientific literature. *Nature*, **413**:1, 3.
- Blanchard R., Maehrental, F. von and Stiles C. W. 1905.** Règles internationales de la nomenclature zoologique adoptées par les Congrès International de Zoologie. International Rules of Zoological Nomenclature. Internationale Regeln der Zoologischen Nomenklatur. Rudeval, Paris,
- Butler D. 2006.** Mashups mix data into global service. *Nature*, **439**: 6–7.
- Erwin T.L. 1983.** Tropical forest canopies: the last biotic frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America*, **29**: 14–19.
- Godfray H.C.J. 2002.** Towards taxonomy's "glorious revolution". *Nature*, **420**:461.
- Hey T. et al. (Eds) 2009.** *The Fourth Paradigm: Data-Intensive Scientific Discovery*, Microsoft Research (<http://research.microsoft.com/en-us/collaboration/fourthparadigm/>)
- Hine C. 2008.** *Systematics as cyberscience: Computers, change, and continuity in science*. The MIT Press, Cambridge, MA, 112 p.
- Howe D., Costanzo M., Fey P., Gojobori T., Hannick L., Hide W., Hill D.P., Kania R., Schaeffer M., St. Pierre S., Twigger S., White O. and Rhee S.Y. 2008.** The future of biocuration. *Nature*, **455**: 47–50.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1961.** *International code of zoological nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology*. International Trust for Zoological Nomenclature, London, xviii+176 p.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1964.** *International code of zoological nomenclature adopted by the XV International Congress of Zoology*. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, xx+176 p.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1985.** *International code of zoological nomenclature. Third Edition. Adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences*. International Trust for Zoological Nomenclature in Association with British Museum (Natural History), London, and University of California Press, Berkeley and Los Angeles, xx+338 p.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 1999.** *International Code of Zoological Nomenclature adopted by the International Union of Biological Sciences*, 4th edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.

- Kelling S. 2009.** Data-intensive science: a new paradigm for biodiversity studies. *BioScience*, **59**: 613–620.
- Kelly K. 2008.** Technological twist on taxonomy. *Nature*, **452**: 939.
- Knapp S., McNeill and Turland N.J. 2011.** Changes to publication requirements made at the XVIII International Botanical Congress in Melbourne – what does e-publication mean for you? *PhytoKeys*, **6**: 5–11
- Knapp S. and Wright D. 2010.** E-publish or perish? In: A. Polaszek (Ed). *Systema Naturae 250 – the Linnaean Ark*. Taylor and Francis, London: 83–93.
- Knapp S., Polaszek A. & Watson M. 2007.** Spreading the word. *Nature*, **446**: 261–262.
- Linnaeus C. 1753.** Species plantarum: exhibentes plantas rite cognitatas ad genera relatas. Tomus I, II. Laurentius Salvius, Holmiae [Stockholm], i–i+ 1–824+673 p.
- Linnaeus C. 1758.** *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio decima, reformata. Tomus 1. Laurentius Salvius, Holmiae [Stockholm], 824 p.
- Lipscomb D., Platnick N., Wheeler Q. 2003.** The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 65–66.
- Mallet J. 2000.** Species and their names. (Review of “Species: New Interdisciplinary Essays,” edited by R.A. Wilson). *Trends in Ecology and Evolution*, **15**: 344–345.
- Mallet J. and Willmott K. 2003.** Taxonomy: renaissance or Tower of Babel? *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 57–59.
- Marschall A. de (Ed.) 1873.** Nomenclator zoologicus ... R. Soc. Zool.-Bot. Vindobonae [=Wien], vi+482 pp.
- May R.M. 1988.** How many species are there on earth? *Science*, **241**: 1441–1449.
- McNeill J. 2006.** XVII International Botanical Congress: Summary report of the actions of the nomenclatural section of the Congress – Vienna, Austria 12–16 July, 2005. *Botanical Electronic News*, **356**. Available from <http://www.ou.edu/cas/botany-micro/ben/ben356.html> (accessed 29 September 2011).
- McNeill J., Turland N.J., Monro A. and Lepschi B.J. 2011.** XVIII International Botanical Congress: preliminary mail vote and report of Congress action on nomenclature proposals. *Taxon*, **60**: 1–14.
- Minelli A. 1999.** The names of animals. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**: 462–463.
- Minelli A. 2003.** The status of taxonomic literature. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 75–77.
- National Research Council of the National Academies. 2009.** *A new biology for the 21st century*. The National Academies Press, Washington D.C., 102 p.
- Neave S.A. 1939–1940.** Nomenclator Zoologicus. A list of the names of genera and subgenera in Zoology from the Tenth Edition of Linnaeus 1758 to the end of 1935. The Zoological Society of London, London. [1939 A–C. Vol. 1, xiv+957 p.; 1939 D–L. Vol. 2, 1025 p.; 1940 M–P. Vol. 3, 1065 p.; 1940 Q – Z and supplement. Vol. 4, 758 p.]
- Neave S.A. 1950.** [Supplement.] 1936–1945. The Zoological Society of London. London. Vol. 5, [viii]+308 p.
- Neave S.A. 1966.** [Supplement.] 1946–1955. The Zoological Society of London. London. Vol. 6, [xii]+329 p.
- Neave S.A. 1975.** [Supplement.] 1956–1965. The Zoological Society of London. London. Vol. 7, [vi]+374 p.
- Neave S.A. 1993.** [Supplement.] 1966–1977. The Zoological Society of London. London. Vol. 8, [vi]+620 p.
- Patterson D.J., Cooper J., Kirk P.M., Pyle R.L. and Remsen D.P. 2010.** Names are key to the big new biology. *Trends in Ecology and Evolution*, **25**: 77–80.
- Penev L., Roberts D., Smith V., Agosti D. and Erwin T. 2010.** Taxonomy shifts up a gear: New publishing tools to accelerate biodiversity research. *ZooKeys*, **50**: 1–4.
- Polaszek A. (Ed.) 2010.** *Systema Naturae 250—The Linnaean Ark*. CRC Press, Boca Raton, xvi+276 p.
- Polaszek A., Agosti D., Alonso-Zarazaga M. et al. 2005a.** A universal register for animal names. *Nature*, **437**: 477 (<http://iczn.org/files/NewNatureCommentary.pdf>)
- Polaszek A., Alonso-Zarazaga M., Bouchet P., Brothers D.J., Evenhuis N., Krell F.-Th., Lylal C.H.C., Minelli A., Pyle R.L., Robinson N.J., Thompson F.C. and van Tol J. 2005b.** ZooBank: the open-access register for zoological taxonomy: Technical Discussion Paper. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **62**: 210–220 (http://www.iczn.org/ZooBank_Paper.htm)
- Polaszek A., Pyle R. and Yanega D. 2008.** Animal names for all: ICZN, ZooBank, and the New Taxonomy. In: Q.D. Wheeler (Ed.) *The New Taxonomy*. CRC Press, Boca Raton: 129–142.
- Pyle R. and Michel E. 2008.** Zoobank: Developing a nomenclatural tool for unifying 250 years of biological information. *Zootaxa*, **1950**: 39–50.
- Pyle R. and Michel E. 2009.** Unifying nomenclature: ZooBank and Global Names Usage Bank. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **66**: 298.
- Ride W.D.L. 1999.** Introduction. In: International Commission on Zoological Nomenclature, *International Code of Zoological Nomenclature*. International Trust for Zoological Nomenclature, London: xix–xxix.
- Rookmaaker L.C. 2011.** The early endeavours by Hugh Edwin Strickland to establish a code for zoological nomenclature in 1842–1843. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **68**(1): 29–40.
- Saarenmaa H. 2002.** Technological opportunities and challenges in building a global biological information infrastructure. In: H. Saarenmaa and E.H. Nielsen (Eds) *Towards a biological information infrastructure*. European Environmental Agency, Copenhagen: 60–72.
- Schulze F.E., Kukenthal W.G., Heider K., Kuhlitz Th. and Hesse R. 1926–1954.** *Nomenclator Animalium Generum et Subgenerum*. 1. Bd. A–B, nebst Einleitung und Litteraturverzeichnis. 2. Bd. C–F. 3. Bd. F–M. 4.

- Bd. N–P. 5. Bd. Q–Z. Preussische Akademie der Wissenschaften, Berlin, ccxlv+3717 p.
- Scudder S.H. 1882–1884.** Nomenclator Zoologicus, an alphabetical list of all generic names that have been employed by naturalists for recent and fossil animals from the earliest times to the close of the year 1879. *Bulletin of the U. S. National Museum*, **19**: xxi+376, i+340 p.
- Seberg O., Humphries C.J., Knapp S., Stevenson D.W., Petersen G., Scharff N. and Andersen N.M. 2003.** Shortcuts in systematics? A commentary on DNA-based taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 63–65.
- Sherborn C.D. 1902.** Index Animalium sive index nominum quae ab A. D. MDCCLVIII generibus et speciebus animalium imposita sunt. Sectio Prima. A Kalendis Ianuariis, MDCCLVIII usque ad finem Decembris, MDCCC. Cantabridgiae [=Cambridge, England], lix+1195 p.
- Sherborn C.D. 1922.** Sectio Secunda. A kalendis Ianuariis, MDCCCI usque ad finem Decembris, MDCCCL. British Museum, London, cxxxi+7056 pp.
- Sherborn C.D. 1932.** Sectio Secunda. A kalendis Ianuariis, MDCCCI usque ad finem Decembris, MDCCCL. Epilogue, additions to Bibliography, additions and corrections, and index to trivialia. British Museum, London, cxlviii+1098 p.
- Stork N.E. 1997.** Measuring global biodiversity and its decline. In: M.L. Reaka-Kudla et al. (Eds.) *Biodiversity II*. Joseph Henry Press, Washington, D.C.: 41–68.
- Strickland H.E. 1878.** *Rules for Zoological Nomenclature*. John Murray, London, 27 p.
- Tautz D., Arcander P., Minelli A., Thomas R.H. and Vogler A.P. 2003.** A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 70–74.
- Taylor M.P. 2009.** Electronic publication of nomenclatural acts is inevitable, and will be accepted by the taxonomic community with or without the endorsement of the Code. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **66**(3): 205–214.
- Waterhouse C.O. and Sharp D. 1902.** Index Zoologicus, an alphabetical list of names of genera and subgenera proposed for use in zoology as recorded in the “Zoological Record” 1880–1900, together with other names not included in the “Nomenclator Zoologicus” of S.H. Scudder. London, xii+421 p.
- Waterhouse C.O. and Sharp D. 1912.** Index Zoologicus, an alphabetical list of names of genera and subgenera proposed for use in zoology as recorded in the “Zoological Record” 1880–1900, together with other names not included in the “Nomenclator Zoologicus” of S. H. Scudder. No. 2. London, vi+324 p.
- Welter-Schultes F., Eikel O., Feuerstein V. et al. 2009.** Comment on the proposed Amendment of Articles of the International Code of Zoological Nomenclature to expand and refine methods of publication. *Bulletin of Zoological Nomenclature*, **66**(3): 215–219.
- Wheeler Q.D. (Ed.) 2008.** *The New Taxonomy*. CRC Press, New York, xi+237 p.
- Wheeler Q.D. and Krell F.T. 2007. Codes must be updated so that names are known to all. *Nature*, **447**: 142.
- Wilson E.O. 1992.** *The Diversity of Life*. W.W. Norton & Company, New York, 424 p.
- Wilson E.O. 2003.** The encyclopedia of life. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**: 77–80.
- Zander R.H. 2004.** Report of the Special Committee on Electronic Publishing with two proposals to amend the Code. *Taxon*, **53**: 592–594.
- Zhang Zh.-Q. 2008.** Opening the door to electronic publication of zoological nomenclature and taxonomy. *Zootaxa*, **1908**: 68.



УДК 59.002

ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ КЛЮЧИ: ОТ ТЕКСТОВЫХ ДИХОТОМИЧЕСКИХ ДО КОМПЬЮТЕРНЫХ

А.Л. Лобанов, А.Г. Кирейчук, С.Д. Степаньянц и И.С. Смирнов

Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб.1, 199034 С.-Петербург, Россия;
e-mail: smiris@zin.ru; sofia@zin.ru

РЕЗЮМЕ

Дается информация о развитии биологической диагностики, первоначально как отрасли биологической систематики, а затем как самостоятельной науки. Во второй половине XX века формируются представления о теории идентификации, развиваются принципы и методы составления и применения ключей для определения биологических объектов. Перечислены и объясняются основные понятия, используемые в биологической диагностике, такие как *название таксона, признак, состояние признака, шаг определения и длина пути определения*. Рассмотрены формы идентификационных ключей: текстовые, матричные и машинные. Первые из них – наиболее типичные для использования в бумажных версиях биологических определителей. Они бывают серийными (традиционны для Зоологического института РАН) и скобочными (приняты в большинстве западных определителей). Матричные ключи применяются крайне редко. Машинные ключи представляют собой специальные компьютерные формы хранения и использования диагностической информации. Диагностические ключи бывают *одновходовыми* (диагноз начинается всегда с одного признака или с альтернативы типа «есть–нет»), если же у определяющего есть выбор между несколькими признаками, то ключ – *многоходовый*. Если в признаке отмечается несколько состояний (больше двух), то возможность выбора из этих состояний приводит к тому, что ключ становится *политомическим*. Нельзя путать многоходовые и политомические ключи, потому что это – разные понятия с разными основаниями. Причина путаницы заключается в том, что многоходовые ключи – почти всегда политомические. В отношении машинных ключей дается описание процесса определения биологических объектов по программам, разработанным в Зоологическом институте РАН, в режиме «человек-компьютер». Удобной для пользователей оказалась форма распространения компьютерных определителей – публикация их на компакт-дисках (CD-ROM и DVD-ROM). В последние годы разработано программное обеспечение к многоходовым политомическим определителям с использованием их в сети Интернет.

Ключевые слова: текстовые, матричные, машинные, одновходовые, многоходовые, дихотомические, политомические диагностические ключи; биологические объекты; название таксона, признак; состояние признака

DIAGNOSTIC KEYS: FROM THE TEXTUAL DICHOTOMOUS TO COMPUTER ONES

A.L. Lobanov, A.G. Kirejtshuk, S.D. Stepanjants and I.S. Smirnov

Zoological Institute RAS; e-mail: smiris@zin.ru; sofia@zin.ru

ABSTRACT

Information on development of biological diagnostics is given, initially as a branch of biological systematics and then as a separate science. In the second half of the 20th century identification theory had taken shape, principles and methods of compiling and application of keys for identification of biological objects had been developed. The major notions used in biological diagnostics, such as taxon, character, character state, identification step and length of identification path are listed and explained. Forms of identification keys, textual, matrix and computer, are considered. The first-mentioned are most typical of using in paper versions of biological keys. They may be yoked (traditional for the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences) and bracketed (accepted in the western

literature). Matrix keys are used extremely rarely. Computer keys are special computer forms for storage and using of diagnostic information. Diagnostic keys are monoentry (diagnosis always begins with one character or with the alternative of type “present–absent”); when the user can choose between several characters the key is multientry. If several character states (more than two) are noted the possibility of choosing between these states makes the key polytomous. One should not confuse multientry and polytomous keys. These are different notions with different bases. The cause of confusion is that multientry keys are nearly always polytomous. In relation to computer keys a description of the process of identification of biological objects using programs developed at the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences in the “man–computer” mode is given. The form of dispersal of computer keys, their publication on compact discs (CD-ROM and DVD-ROM) was convenient for the users. In the recent years software for multientry polytomous keys and for using them in the Internet has been developed.

Key words: diagnostic keys: textual, matrix, computer monoentry, multi-entry, dichotomous, polytomous; biological objects; taxon, character; character state

Потребность узнавать название животного, растения или гриба возникла у человека очень давно, когда стали появляться общепринятые названия. Сначала для этого использовалась устная информация, передававшаяся из поколения в поколение. С появлением письменности эта информация стала фиксироваться на бумаге или на другом твердом носителе. Книгопечатание способствовало созданию специальных руководств. Но историю определительных ключей, то есть ключей, ориентированных именно на определение таксономической принадлежности тех или иных живых объектов, обычно начинают отсчитывать от «Флоры Франции» Ж.Б. Ламарка (Lamarck 1778), где проблеме идентификации была посвящена специальная глава. С тех пор печатные ключи видоизменялись, совершенствовались, но теорией идентификации никто специально не занимался. Лишь во второй половине прошлого столетия произошел всплеск интереса к этой проблеме и сформировалась особая отрасль биологической систематики – биологическая диагностика. Биологическая диагностика занимается теоретической разработкой принципов и методов, а также практикой составления и применения ключей (определителей) для идентификации (определения) биологических объектов, то есть выяснения их таксономической принадлежности. Из этого следует, что диагностика долгое время рассматривалась как сестринское направление таксономии, то есть часть систематики. Но в течение второй половины прошлого столетия диагностика выросла, несомненно, в самостоятельную дисциплину, проблемам которой посвящено множество монографий и статей (Балковский 1962; Кискин, Печерская и Печерский 1965; Кискин

1966; Лобанов 1972, 1975а, б, 1983; Lobanov et al. 1981; Свиридов 1973, 1976, 1978, 1981, 1994; Allkin and White 1988; Bisby 1988; Boswell and Gibbs 1986; Dedet, Lebbe and Vignes 1990; Estep 1989; Holmes and Hill 1985; Leuschner and Sviridov 1986; Miller and Day 1990; Pankhurst 1978, 1986, 1988, 1991; Pankhurst, Dallwitz and Payne, 1984; Payne 1978; Payne and Preece 1980; Rubio 1986; Schalk 1993; Sviridov and Leuschner 1986; Tilling 1984; Vignes, Lebbe and Dedet 1990; Watson 1981; Winfield et al. 1987 и др.).

Основные биологические понятия, используемые в биологической диагностике – «таксон», «признак» и «состояние признака».

Таксон (taxon) – название конкретной систематической группы организмов, имеющей однозначное обозначение. Например, «класс насекомых», «семейство Atorellidae» (медузы), «род Symplectoscyphus» (гидроидные), «человек разумный» и т.п.

Здесь термин «таксон» подразумевает название того или иного таксона и не имеет ничего общего с понятием «таксон» охарактеризованном в Международном Номенклатурном Кодексе.

Признак (character) – любое свойство или черта организма, которое доступно формализации и которое может свидетельствовать об объекте (организме). Таким образом, функционально признак – элемент распознавания (в логике именуется «достаточным условием»). Однако в биологической диагностике признаки таксонов условно объединяют в группы или «классы» по сходству и принадлежности, принимая каждый класс как особый «признак». Например, «цвет тела», «число краевых зубцов гидротехи», «наличие пор на антенномерах» и т.п.

Здесь название «класс» не имеет ничего общего с таксономической группой – высоким таксоном под названием Класс.

Состояние признака (state of character) – член (элемент) того или иного класса, принятого за отдельный признак (конкретное значение элемента распознавания). В традиционных одноходовых ключах состояния признаков находятся в соответствии с тезой или антитезой. Например, «черное тело», «три краевых зубца гидротеки», «поры отсутствуют» и т.п.

Один признак может включать 2 или более состояний (в другой терминологии – тезе могут соответствовать одна или несколько антитез). Теза и антитеза – два строго альтернативных понятия. Если в определительном ключе дается описание того или иного состояния признака (теза), то строго альтернативное описание этого состояния признака должно содержаться в антитезе (без добавлений описания других состояний).

В таксономической литературе, при описании того или иного таксона, дается его диагноз – лаконичное описание наиболее важных признаков и их состояний. В диагностической процедуре **диагнозом** называется одно определение, охватывающее совокупность необходимых и достаточных для однозначной идентификации состояний признаков того или иного таксона. Вместе с тем диагнозом нередко называется процедура конкретного определения таксона, который разделяется на шаги. **Шагом** называется цикл, состоящий из рассмотрения признака и выбора состояния этого признака на определяемом объекте (или выбора между тезой и антитезой).

Длина пути определения – число шагов, сделанных определяющим до получения однозначного ответа.

Диагностические ключи классифицируются по разным аспектам (основаниям классификации). Наиболее важные из них три – число входов, число состояний, выделенных в одном признаке, и форма представления ключа. Особое значение придается числу входов.

Многоходовость – это возможность на каждом шаге определения выбирать наиболее удобный или надежный для определяющего элемент распознавания из нескольких. Если такой возможности нет, то определитель считается **одноходовым**, а если она есть – многоходовым.

Часто этот аспект классификации ключей смешивают со следующим – числом состояний в одном признаке (числом альтернатив на каждом шаге определения). Если мы имеем две альтернативы – тезу и антитезу, ключ – **дихотомический**. Если хотя бы в одном случае таких альтернатив 3 или более – ключ считается **политомическим**.

Последний термин часто ошибочно используют для обозначения многоходовых ключей. Это совершенно неверно и связано только с тем, что многоходовые ключи обычно бывают политомическими, ибо, в отличие от традиционных текстовых одноходовых ключей, форма здесь не диктует составителю строгую дихотомичность.

Важная общая черта одноходовых ключей – диагноз начинается всегда с одного признака (или с одной группы альтернатив – тезы и антитезы). Если этот признак недоступен пользователю, то такой ключ почти бесполезен. Ситуацию нельзя назвать редкой – определители жуков часто начинаются с важных признаков – числа члеников усиков или лапок, которые в коллекциях часто бывают обломаны. Обойти этот недостаток, можно только создавая многоходовые ключи, в которых первый (и вообще – очередной) признак выбирает сам пользователь (простейший пример приведен далее, на Рис. 4).

Доводы биологов в пользу отказа от строгой дихотомии неоднократно приводились в литературе (Кискин 1966; Свиридов 1973 и др.), поэтому мы остановимся только на математическом и психологическом аспектах выбора числа состояний в одном признаке. Если минимизировать общее число состояний признаков в ключе для определения заданной группы таксонов, то оптимальный средний объем признака – величина, равная основанию натуральных логарифмов, $e=2.718$ (Лобанов 1983). Если измерять длину пути определения не числом шагов (числом использованных признаков), а суммарным числом состояний в использованных признаках (Гамбарян 1975), то минимум средней длины достигается при среднем числе состояний в одном признаке, равном 3.69 (Сумароков 1974). Таким образом, математический подход к оптимизации определителей рекомендует среднее число состояний одного признака от 2.7 до 3.7 (политомия, с преобладанием тритомии, но с использованием и дихотомических признаков). Это хорошо согласуется и с потребностью биологов выделять во многих случаях

третье состояние даже в таких, казалось бы, дихотомических признаках, как «наличие-отсутствие» (иногда логично выделить еще и рудиментарное или зачаточное состояние). Верхняя граница числа состояний одного признака диктуется скорее особенностями человеческого восприятия и памяти. Специальные исследования (Miller 1956) показывают, что объем кратковременной памяти ограничивается 7 ± 2 блоками сопоставляемой информации. Очевидно, что использование в одном признаке более 7–9 состояний только затруднит работу с определителем.

По форме представления можно выделить много типов ключей, но мы здесь будем говорить только о **текстовых** (традиционная форма публикации определителей у отечественных зоологов), **табличных матричных** (одно из редких исключений – Первый том «Определителя паразитов пресноводных рыб фауны СССР», ред. О.Н. Бауэр и С.С. Шульман, 1984). Другая форма табличных ключей может быть представлена в виде перфокарт (Кискин, 1962, 1967). Наконец, **машинные ключи**, представляющие собой специальные компьютерные формы хранения и использования диагностической информации (Лобанов 1983).

Понятие «компьютерная идентификация» стало настолько широким, что мы считаем необходимым, четко ограничить ту область, которая рассматривается в этой работе. Во-первых, речь пойдет только о таксономических диагностических компьютерных системах, т.е. о таких программах, которые предназначены для отнесения экземпляров живых организмов к таксонам, ранее выделенным систематиками (т.е. к заранее установленным таксонам). Во-вторых, мы не рассматриваем такие постановки этой задачи, в которых признаки таксонов не выделяются заранее в явной форме экспертом, а формируются самой программой. Такие системы известны в биологии (например – Katsimis and Poularikas 1986; Draper and Keefe 1989), но их разработкой занимается специфичная отрасль кибернетики – теория распознавания образов, весьма далекая от биологической систематики. Наконец, существуют системы, в которых признаки таксонов выделяются экспертом, но считывание этих признаков с определяемого экземпляра производит не сам человек, а оптическое устройство и управляющая им программа. Такого рода системы разрабатываются специалистами по автоматической обработке изображений (Fdez-

Valdivia J. et al. 1992, Galtsova and Kulangieva 1995; Galtsova, Starobogatov et al. 1995) для идентификации нематод и моллюсков, но их рассмотрение тоже лежит за пределами нашего внимания. Самыми древними и по сей день самыми распространенными следует считать текстовые определители. На Рис. 1 изображен традиционный для изданий Зоологического института РАН (ЗИН РАН) дихотомический определительный ключ. Дендрограмма полностью отражает его структуру. Из этого вытекает, что можно построить определитель, который будет отражать систематику группы или даже представление о ее филогении (если ее можно представить древовидным графом). Составители ключей довольно часто находятся под гипнозом своего представления о системе группы и пытаются ее отразить в определителе.

На наш взгляд это неправильно – определитель предназначен для диагностических целей – нахождения названия определяемого организма (рода и вида) или таксона, к которому отнесено его название. Систематическое построение и реконструкция филогенетических отношений имеют другие способы описания.

Существует несколько способов текстового отображения ключа. Широко распространены два. Принятый в Зоологическом институте РАН вариант называется *серийным*, а принятый в большинстве зарубежных изданий (Рис. 2) – *скобочным* (хотя скобки у него факультативны) или *шведским*. Ясно, что в большом серийном ключе теза и ее антитеза могут находиться даже на разных страницах. Это бесспорно неудобно для пользователя, особенно, если он рассматривает объект под микроскопом. Довод сторонников этого, многими считающегося отжившим, варианта – якобы только в нем удастся расположить рядом близкие таксоны – не стоит принимать всерьез. Легко заметить, что в скобочном варианте тот же самый порядок таксонов.

Следование строгой дихотомии далеко не всегда целесообразно, поскольку дополнить перечень состояний (определитель) еще одной или несколькими антитезами не представляет особой сложности. На Рис. 3 видно, что теза и три ее антитезы могут оказаться на четырех разных страницах при применении серийного варианта. Это, несомненно, создает значительные трудности при использовании определителей. Дихотомические ключи содержат строго одну антитезу, соответствующую

Текстовой дихотомический ключ (скобочный вариант)

1. Основания усиков ближе друг к другу, чем внутренние края глаз . . . 2.
- Основания усиков расположены на таком же расстоянии, как внутренние края глаз, или удалены на большее расстояние 4
2. Ндкр. укорочены, обнажают более четырех сегментов бр. . . **Leptidea.**
- Ндкр. нормальной длины 3
3. Ндкр. и псп. одноцветные **Axinopalpis.**
- Ндкр. и псп. разного цвета **Cartallum.**
4. Глаза с глубокой выемкой, но фасетировка ею не прерывается . . . 5
- Глаза разделены выемкой на две части, фасетировка прерывается . . . 7
5. Бугорка на боку псп. нет 6.
- Бугорок на боку псп. имеется **Oxypleurus.**
6. Ндкр. одноцветные **Anisarthron.**
- Ндкр. несут ясный рисунок **Semanotus.**
7. Усики не достигают последней трети ндкр. **Dilus.**
- Усики достигают последней трети ндкр. или длиннее **Gracilia.**

Рис. 2. Структура текстового дихотомического ключа. Скобочный вариант.

Fig. 2. Structure of a text dichotomous key. A bracketed variant.

Текстовой одновходовый политомический ключ (серийный вариант)

- 1 (4, 5, 9). Глаза без выемки или едва выемчатые.
- 2 (3). Ндкр. сильно укорочены **Leptidea.**
- 3 (2). Ндкр. нормальной длины **Cartallum.**
- 4 (1, 5, 9). Глаза слабо выемчатые **Axinopalpis.**
- 5 (1, 4, 9). Глаза сильно выемчатые.
- 6 (7, 8). Ндкр. несут ясный рисунок **Semanotus.**
- 7 (6, 8). Ндкр. и псп. одноцветные или ндкр. несут неясный рисунок из пятнышек **Oxypleurus.**
- 8 (6, 7). Ндкр. одноцветные, но отличаются от псп. по цвету . **Anisarthron.**
- 9 (1, 4, 5). Глаза разделены выемкой на две части.
- 10 (11). Усики не достигают последней трети ндкр. **Dilus.**
- 11 (10). Усики достигают последней трети ндкр. или длиннее . . . **Gracilia.**

Рис. 3. Пример серийного политомического ключа, где на одну тезу возможны три антитезы.

Fig. 3. An example yoked polytomous key where on one thesis three antithesis are possible.

программирования – FoxPro и Фортран), система получила новое название BIKEY (Biological Identification KEYS).

Биологическая компьютерная диагностическая система BIKEY предназначена для автоматизации процессов работы с диагностической информацией о биологических таксонах и тоже активно использует БД (базу данных) (Лобанов и Дианов 1995а,б). Основная часть системы – про-

грамма PICKEY – оригинальный интерактивный компьютерный определитель: управляемый изображениями. Система разработана в Зоологическом институте РАН, реализована на персональных компьютерах IBM PC XT/AT и представляет собой дальнейшее развитие версий: «Диагностика-4» для ЭВМ БЭСМ-6 и СМ-4, подробно рассмотренной в диссертации одного из авторов статьи и ее автореферате (Лобанов 1983); BIKEY5

Таксоны	Признаки			
	длина усиков	бугор на боку псп.	окраска ндр. и псп.	форма глаз
Oxypleurus	1, 2	2	1, 3	3
Gracilia	2, 3	1, 2	1	4
Axinopalpis	2, 3	1	1	2
Leptidea	3	1	1, 2	1
Cartallum	2	2	2	1
Dilus	1	1	1	4
Anisarthron	2, 3	1	2	3
Semanotus	1, 2, 3	1	4	3

Рис. 4. Матрица многовходового политомического определителя ключа.

Fig. 4. A matrix of multientry polytomous identification key.

для IBM PC/XT и VIKEY6 для IBM PC/AT (Лобанов и Дианов 1994; Лобанов и др. 1995; Лобанов 1997). Система VIKEY7 состоит из трех групп программ: основного комплекса программ на языке dBase, работающего в среде СУБД FoxPro 2.5, набора программ для проверки и анализа готовых одноходовых текстовых ключей (FoxPro) и комплекса внешних программ на языке Fortran-88, работающего в операционной системе MS-DOS. Позднее М.Б. Диановым была разработана новая версия этой системы (VIKEY8/PICKEY8), предназначенная для работы в среде Windows. Во всех версиях системы информация о таксонах и их признаках хранится в базах данных формата DBF, который поддерживается СУБД FoxPro, Access и программой Excel. Главная функция системы VIKEY – накопление и хранение в виде таблиц БД диагностической информации о таксонах, включая ее редактирование и дополнение в диалоговом режиме. Версия системы – VIKEY6, ориентированная на работу, как с текстовыми описаниями, так и с изображениями таксонов, была разработана М.Б. Диановым и А.Л. Лобановым. Система VIKEY6 предназначена для автоматиза-

ции процессов работы с диагностической информацией о биологических таксонах и осуществляет следующие функции:

1. Накопление и хранение на магнитных носителях в компактной форме диагностической информации о таксонах (в том числе и изображений организмов и их фрагментов).

2. Редактирование и дополнение исходной диагностической информации в удобном для пользователя режиме.

3. Всесторонний анализ этой информации, ее логический контроль и оценка диагностической полноты.

4. Проведение оптимизированного определения объектов по созданным системой машинным ключам в режиме диалога «человек-ЭВМ» (путь определения формируется динамически в ходе диалога, заключающегося в выборе человеком наиболее удобных для него признаков, с учетом рекомендаций программы, которая стремится сократить длину пути определения).

5. Автоматическое генерирование на ЭВМ оптимизированных одноходовых текстовых определителей (из одного машинного ключа мож-

- yond outer edges of eyes; labrum with a shallow excision; pronotum widest at base and with a widely subexplanate sides; elytra about as long as combined width, with transversely truncate apices; dorsum with large and very shallow indistinct punctures, cellular and very conspicuous microreticulation on interspaces; short and well conspicuous hairs, nearly as long as distance between their insertions, and rather short ciliae along pronotal and elytral sides; tarsal claws weakly toothed at base. Male: mid tibiae simple. Female: pygidial apex widely rounded. 2.0-2.4 mm. Figs. 286-293. North Vietnam *E. (M.) alutidorsum* new species
- 14 (1) a.** Body different, but never *Haptoncus*-like; temples never extended beyond outer edges of eyes, pronotal and elytral sides never ciliate; combination of other characters different 15
- 15 (14) a.** Body broadest at middle of elytra, abruptly narrowed anteriorly and posteriorly, rhomboid (wider and more evident in males, narrower and somewhat obsolete in females), unicoloured reddish; pronotum widest at extremely widely rounded hind corners; elytra somewhat shorter than broad and with transversely truncate apices; dorsum with sparse, shallow and indistinct, rather large punctures, conspicuously and cellularly microreticulated and with hairs scarcely longer than distance between their insertions; fore tibiae without any marked subapical process; tarsal claws comparatively small, but with an extremely strong tooth at base. Male: hind tibiae sharply widened along inner edge at basal fourth. Female: pygidial apex widely rounded. 2.2-2.3 mm. Figs. 395-398. North Vietnam *E. (M.) rhombica* Kirejshuk, 1990
- 15 (14) b.** Body with elytra gently curved at sides or subparallel-sided; pronotal hind sides with acute or narrowly rounded apices [*E. (M.) biplegata* new species has hind corners of pronotum almost widely rounded, but its body has completely different coloration, gently arched pronotal and elytral sides, much wider tibiae and normally raised tooth at base of tarsal claws]; combination of other characters different 16
- 16 (15) a.** Underside of head with parallel-sided antennal ridges resembling continuations of mentum sides, antennal grooves scarcely distinct; labrum with very weak shallow emargination in middle; last segment of labial palpi elongate and slightly bulbous at base, nearly 2.5 times as long as wide; almost unicoloured reddish, only pronotal disc and antennal club a little darker; dorsum with distinct and almost contiguous punctures, much larger (up to 2.0 times) than eye facets, narrow interspaces with rather smooth, microreticulation, also with rather dense and extremely conspicuous yellowish golden hairs, about 2.5 times as long as distance between their insertions; fore tibiae with a moderately prominent subapical process with a weakly forked apex; tarsal claws slightly toothed at base. Male: fore tarsi $3/4$ as wide as corresponding tibiae, mid and hind ones much narrower. 3.9 mm. Figs. 426, 427. China, Sichuan *E. (M.) vulpina* new species
- 16 (15) b.** Underside of head without parallel-sided antennal ridges and antennal grooves, if distinct, very weakly outlined; labrum usually distinctly excised [only in *E. (M.) himalayensis* new species with a very weak medial emargination]; antennal grooves scarcely distinct; last segment of labial palpi much shorter, frequently not longer than width; combination of other characters different 17
- 17 (16) a.** Body strongly convex and robust; pronotum widest at middle, with unexplanate sides, acutely narrowed to both apex and base, hind corners with sharp apices and distinctly projecting posteriorly; dorsum with sparse and shallow indistinct punctures, smoothly reticulated interspaces and moderately conspicuous hairs; coloration straw reddish; surface of pygidium with very shallow, rather sparse and large punctures, smooth and shiny interspaces; fore tibiae narrower than antennal club; tarsal claws strongly toothed at base. Male: unknown. Female: pygidial apex narrowly rounded. 2.7 mm. Figs. 280, 281. North Vietnam *E. (M.) accidentis* Kirejshuk, 1990
- 17 (16) b.** Body moderately convex or, if strongly convex, very narrow and subparallel-sided; if pronotum widest at middle, sides distinctly

Рис. 5. Пример серийного дихотомического ключа.

Fig. 5. An example of a yoked dichotomous key.

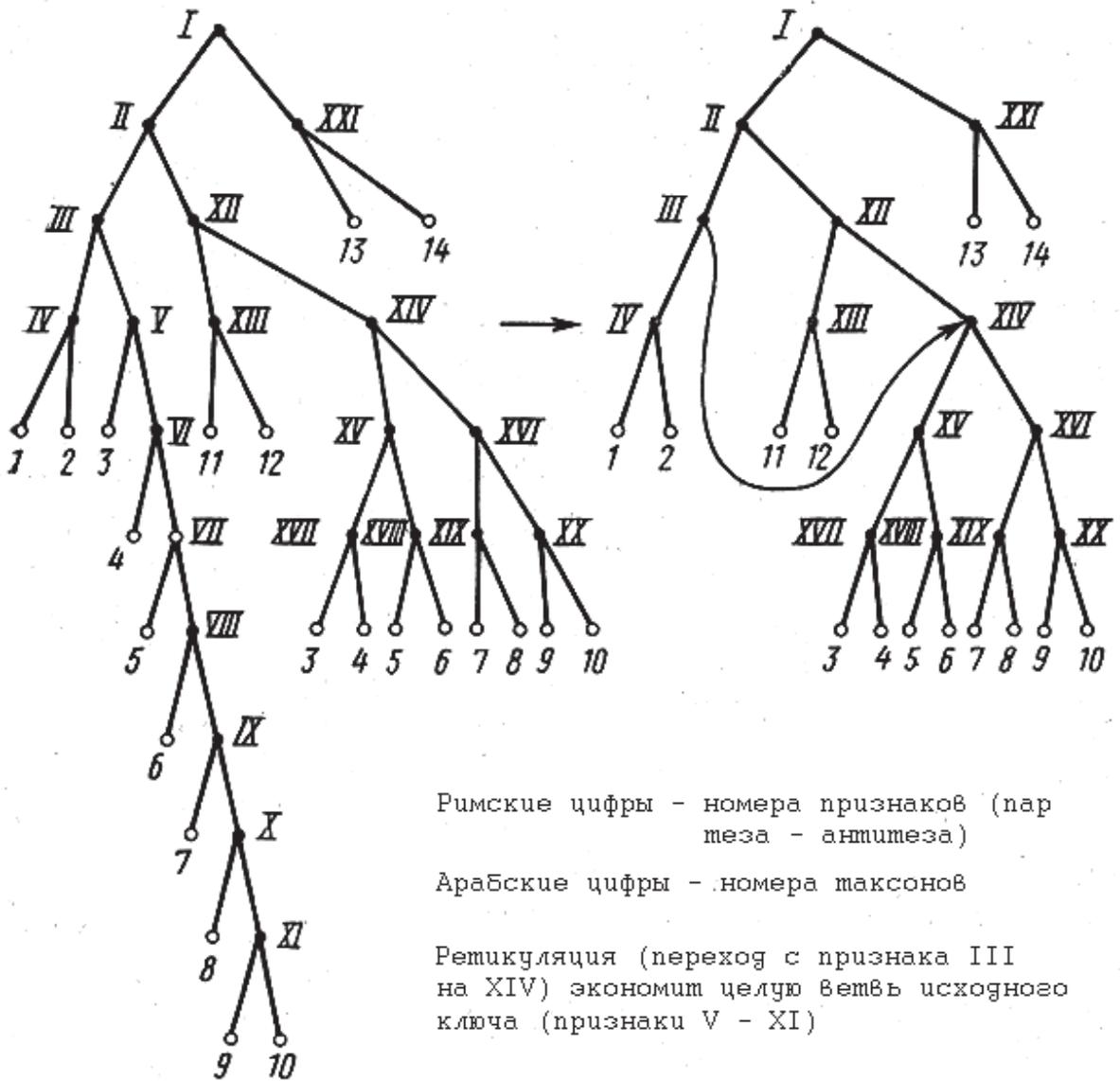


Рис. 6. Дендрограммы, демонстрирующие экономию длины ключа при помощи ретикуляции.

Fig. 6. Dendrograms, showing economy of lengths of a key, by means of reticulation.

но получить неограниченное число вариантов текстовых определителей, т.к. специалист может придавать разные веса разным признакам).

6. Печатание в виде стандартного диагноза на естественном языке данных об одном таксоне или группе таксонов (таким образом, специалисту облегчается содержательный контроль накопленной диагностической информации).

Блок-схема связей и взаимодействия отдельных частей системы приведена на Рис. 8. (Lobanov et al., 1992).

Задача программы PICKEY – проведение оптимизированного определения объектов по созданным системой VIKEY машинным ключам в режиме диалога «человек-компьютер» (путь определения формируется динамически в ходе

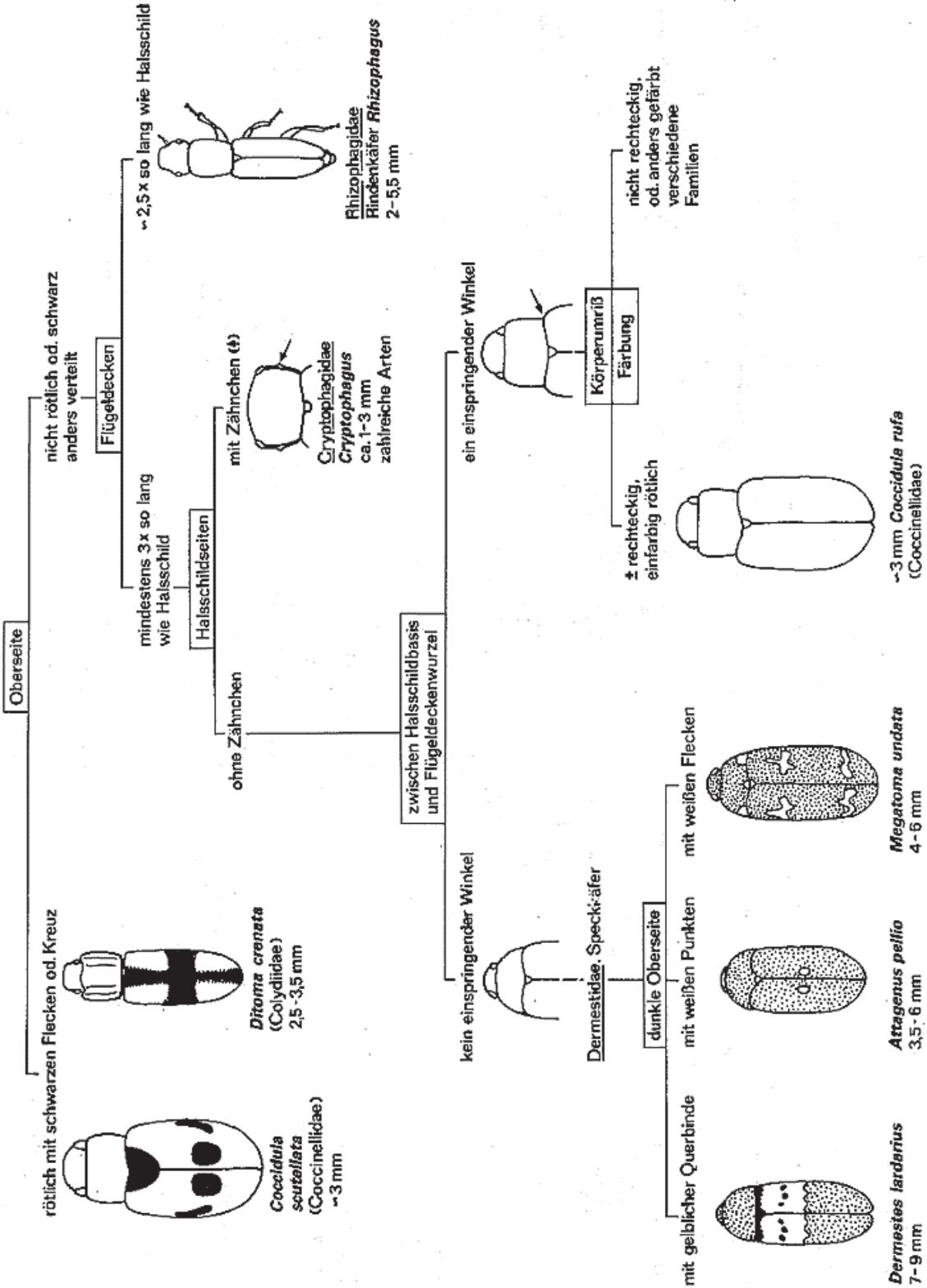


Рис. 7. Пример иллюстрированного графического полиномического ключа.
Fig. 7. An example illustrated graphic polytomous key.

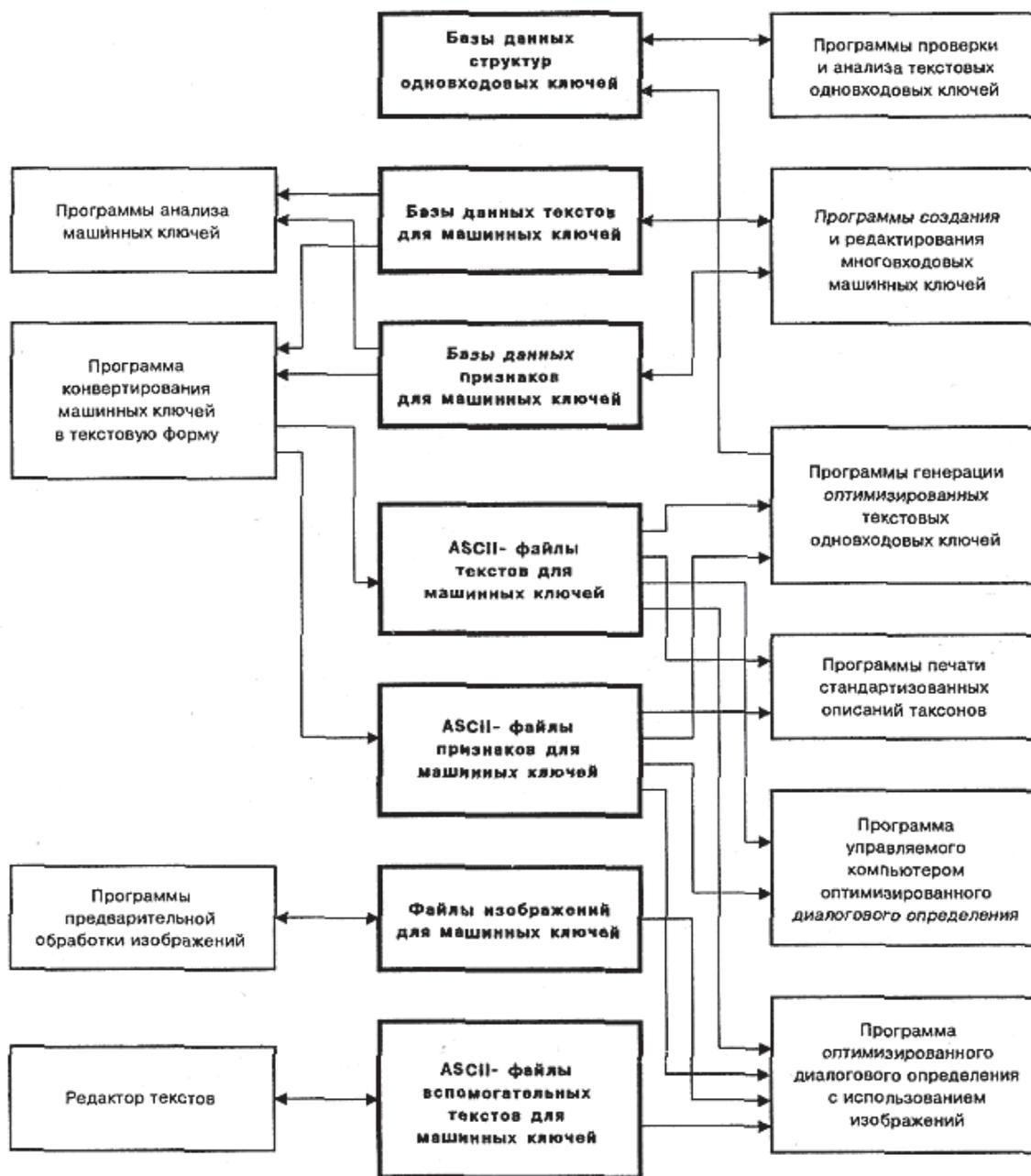


Рис. 8. Блок-схема связей и взаимодействия отдельных частей системы BIKEY.

Fig. 8. The block diagram of communications and interactions of separate parts of system BIKEY.

диалога по выбору человека с учетом рекомендаций программ). Основное внимание при разработке программы было уделено активному использованию в процессе определения изображений таксонов и их признаков. Последние версии системы учитывают все новейшие достижения в области компьютерной диагностики и вполне соответствуют мировому уровню (Дианов и Лобанов 1997; Лобанов 1999). С помощью этой системы был подготовлен двуязычный (русский и немецкий) определитель жесткокрылых насекомых, опубликованный в Германии в виде компьютерного компакт-диска (Lobanov and Dianov 1996). Созданы первые версии определителей иглокожих, в частности – арктических (DOS) и антарктических (Windows) офиур (Смирнов и Лобанов 1999). В последнее время наиболее активно пользуется системой А.Ю. Рысс, неоднократно с успехом применявший ее для создания ключей фитопатогенных нематод (Ryss and Lobanov 1999; Ryss et al. 1995a; Ryss et al. 1995b). Подготовка данных для этой системы – кропотливый и отнимающий много времени труд, который, однако, окупается удобством и надежностью создаваемых компьютерных определителей, с которыми ни в коей мере не могут конкурировать традиционные «бумажные» издания.

Самая сложная и интересная функция системы VIKEY – управляемое компьютером оптимизированное диалоговое определение, выполняемое программой PICKEY – PICtured interactive KEY (как составной частью VIKEY). Процесс диалогового определения экземпляра на компьютере при помощи этой программы состоит из шагов. На каждом шаге определяющий должен выбрать наиболее понятный ему и доступный для наблюдения на данном экземпляре признак (например, у медузы – число краевых щупалец), а затем из состояний этого признака выбрать то, которое лучше всего соответствует свойствам этого экземпляра. Шаг заканчивается отбором из списка таксонов, которые имеют выбранный признак (на первом шаге отбор идет из полного списка таксонов, включенных в определитель). Если таких таксонов 2 или более – программа переходит к следующему шагу. На каждом шаге признаки предлагаются программой в порядке убывания их диагностической ценности, вычисляемой для данного шага по оригинальному алгоритму (Лобанов 1974). Желательно использовать признаки, выданные машиной первыми,

но окончательное решение принимает определяющий, находя компромисс между надежностью, доступностью и ценностью признака. В процессе определения могут возникнуть две особые ситуации, обрабатываемые программой PICKEY – оригинальным интерактивным компьютерным определителем, управляемым изображениями. Диагноз начинается всегда с одного признака. При выборе непредусмотренного автором ключа набора состояний признаков (когда указанный набор не соответствует ни одному из таксонов, включенных в определитель), программа выдает соответствующее сообщение и дает возможность вернуться на предыдущий шаг определения или начать определение с самого начала. Если ключ не завершен автором и возникает ситуация, когда для дифференциации близких таксонов в ключе нет больше признаков – программа сигнализирует об этом и показывает список неразличимых таксонов.

Программа PICKEY – не экспертная система в строгом смысле слова, но имеет многие черты, характерные для последней, и успешно конкурирует с ней в удобстве, скорости и надежности процесса определения. Важное преимущество программ ввода информации для системы VIKEY перед настоящими экспертными системами – простота передачи экспертом (специалистом-систематиком) своих знаний системе. В системах VIKEY5 и VIKEY6 для этого не нужны долгие диалоги с компьютером и поиски экспертом неочевидных для него ответов на неожиданные вопросы системы. Систематик сам формирует удобную для него схему состояний признаков и передает системе свои знания о таксонах в рамках этой своей схемы в виде матрицы, которую он может заполнять без компьютера, в удобной для него обстановке и в произвольной последовательности. Пригодность этой матрицы для диагностики контролируется системой, но опять-таки без навязывания эксперту конкретных вопросов в тех случаях, когда информации для построения еще мало. Такой «мягкий» способ наполнения машинного определителя необходимой информацией немаловажен для успешной работы с системой тех зоологов, которые критически относятся к некоторым аспектам компьютеризации своей научной деятельности.

Генерация в системе оптимизированных текстовых одновходовых ключей для публикации выполняется программой GENKEY (Generation of Key). В основе алгоритма программы лежит

предложенный ранее способ последовательного построения дерева оптимальных диагнозов (Лобанов, 1983). Для каждого таксона в ключе моделируется пошаговый оптимальный диагноз. Если характеристики таксона по части признаков полимодальны (содержат несколько возможных состояний одного признака), то такие диагнозы проводятся для каждого возможного сочетания состояний признаков. Пути всех смоделированных диагнозов постепенно образуют в памяти ЭВМ дерево (для его компактной записи разработано специальное матричное представление). После окончания процесса формирования этого дерева подсчитываются и печатаются математические характеристики полученного одноходового ключа, а затем выводится в текстовой файл сам ключ скобочного типа в форме, пригодной для публикации. В программе предусмотрен механизм быстрого изменения пользователем оценок весов отдельных признаков. На эти оценки (перед окончательным выбором одного признака из нескольких возможных) умножаются вычисляемые программой на каждом шаге диагностические ценности признаков. Изменяя значения весов, исследователь получает возможность влиять на ход построения ключа и генерировать из одного набора данных произвольное число вариантов одноходовых ключей, зачастую существенно отличающихся друг от друга, и, таким образом, косвенно выявлять значимость того или иного признака.

Система VIKEY6 была успешно использована для создания оптимизированных определителей книдарий (Cnidaria). Материалом для этого исследования послужил опубликованный определитель семейств пелагических книдарий (Степаньянц и Шейко 1989). Первоначально из него был извлечен фрагмент из 14 семейств подотряда Filifera отряда Athecata (новое название – Anthoathecata) и из использованных в исходном ключе признаков составлены дихотомические ряды признаков и матрица (Рис. 9) (в описании этого определителя использована старая терминология, существовавшая в момент его создания; теперь «ряды признаков» именовются признаками, а «признаки» – состояниями признаков). Выявленные в процессе исследования недостатки первоначальной матрицы позволили дополнить ее новыми рядами признаков и сравнить первоначальный дихотомический ключ с тем, который

Матрица признаков (15 дихотомических рядов) для 14 семейств медуз (получена из опубликованного ключа)

Семейства	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Halimedesidae	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Australomedusidae	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bougainvillidae	*1	2	0	*1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Rathkeidae	1	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Niobiidae	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
RusSELLIidae	*2	2	0	0	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
Hydractinidae	2	2	0	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0
Cytaeidae	2	2	0	0	2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Proboscidiactylidae	2	1	0	0	2	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Calyropsidae	2	1	0	0	2	0	0	0	*2	2	0	0	0	0	0
Clavidae	2	1	0	0	2	0	0	0	2	1	1	1	1	0	1
Trichydridae	2	1	0	0	2	0	0	0	2	1	1	1	0	0	1
Pandeidae	2	1	0	0	2	1	0	0	2	1	12	12	0	12	2
Protiriidae	2	1	0	0	2	2	0	0	2	1	12	12	0	2	2

Примечание. Звездочками помечены неточные характеристики семейств, исправленные при составлении табл. 3.

Рис. 9. Матрица дихотомического определителя медуз.
Fig. 9. A matrix of a dichotomous identification key of jellyfishes.

был составлен с помощью компьютерной системы (Лобанов и Степаньянц 1993, Степаньянц 1997). Помимо дихотомических рядов признаков, в упомянутой работе были составлены политомические ряды признаков для названных 14 семейств и также сделана матрица (Рис. 10). Как было показано, преимущества новой матрицы очевидны. Она сама по себе уже – хороший определитель и может быть с успехом использована в работе по определению медуз в отсутствие компьютера. По этой матрице был составлен одновходовый политомический определитель и показаны его преимущества перед дихотомическим ключом (Лобанов и Степаньянц 1993). Позже были составлены политомические ряды признаков и по ним сделана матрица для всех 70, к тому времени известных семейств медуз Мира. Всего было использовано 72 политомических ряда признаков. Хотя в матрице пока еще имеются пробелы (во многих ее ячейках стоят нули, что чаще всего свидетельствует об отсутствии информации), она, тем не менее, может служить многовходовым определителем. Это означает, что определение с помощью матрицы начинается с любого, удобного для пользователя ряда признаков. Например, если у определяемой медузы на краевых щупальцах есть прикрепительные органы, то, судя по десятому ряду признаков, она может принадлежать, лишь к трем семействам: Ptychogastridae, Olindiidae или Cladonematidae. Различаются эти семейства легко по нескольким рядам признаков. Cladonematidae – сразу же по 29 ряду – у них ветвятся краевые щупальца. Первые два семейства, краевые щупальца у представителей которых не ветвятся, можно различить по рядам 43 (у Ptychogastridae ребристая поверхность эксумбреллы, у Olindiidae – гладкая) или 52 (форма гонад, которые у Ptychogastridae округлые, а у Olindiidae – удлинённые или лентовидные). Определение названных семейств с помощью матрицы происходит как бы в три этапа. В более простых случаях медузу можно определить сразу. Например, по ряду 3 (характер расположения краевых щупалец по отношению к краю колокола) признаком 4 (щупальца отходят от субумбреллы, несколько выше ее края) обладают только медузы семейства Cyaneidae. Другой пример – по ряду 61 (бородавки на субумбрелле) признаком 2 (имеются) характеризуются исключительно представители семейства Linuchidae.

Матрица признаков (16 политомических рядов) для 14 семейств медуз

Семейства	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Halimedesidae	1	5	3	2	2	2	2	1	2	1	2	2	1	1	1	2
Australomedusidae	1	6	34	2	2	2	2	1	2	12	2	25	1	1	12	2
Bougainvillidae	3	42	34	12	123	2	2	12	2	2	1	3	1	1	1	2
Rathkeidae	2	4	4	12	1	2	2	12	2	2	1	37	1	1	2	1
Niobiidae	1	23	2	2	1	2	1	2	2	1	1	4	2	1	2	2
Russelliidae	2	4	4	1	3	1	2	1	2	1	2	83	1	1	1	2
Hydractiniidae	23	12	3	12	13	2	2	12	1	1	1	3	2	1	12	2
Cytaeidae	2	2	3	2	13	2	2	1	2	2	1	3	2	1	12	2
Proboscoidactylidae	1	23	3	2	1	2	2	1	2	1	1	14	12	1	2	2
Calycopsidae	1	23	1	2	12	2	123	2	1	1	2	6	12	1	12	2
Clavidae	1	1	3	2	3	2	2	1	2	1	1	2	1	2	1	2
Trichydridae	1	1	3	2	1	2	13	2	2	1	1	1	1	1	1	2
Pandeidae	1	23	3	12	12	2	2	2	2	1	2	4	1	1	12	2
Protiriidae	1	23	3	2	12	2	2	2	2	1	12	12	1	1	12	2

Рис. 10. Матрица политомического определителя медуз.

Fig. 10. A matrix polytomous identification key of jellyfishes.

Очень существенным преимуществом такой определительной таблицы, на наш взгляд, можно считать возможность с ее помощью идентифицировать поврежденные экземпляры медуз и даже их отдельные фрагменты, если последние сохранили хотя бы одну или несколько морфологических деталей, за которые можно «зацепиться», найдя их среди рядов признаков матрицы. Кроме того, матрица – компактная форма представления обширной информации по морфологии медуз и может быть незаменимой для быстрого получения полного описания нужного семейства или его дифференциального диагноза, а также для получения сравнительных характеристик двух или более семейств.

Чтобы продемонстрировать использование пакета программ **VIKEY** при составлении определительных ключей для таксонов разного уровня из разных групп кишечнополостных мы построили матрицу по 14 рядам признаков для 19 видов гидроидов рода *Symplectoscyphus*, известных из вод Антарктики и Субантарктики. За основу были взяты данные из монографии по антарктическим гидроидам С.Д. Степаньянц (1979). Как и в первом случае, анализ матрицы показывает ее прекрасные возможности как определителя. Так, вид *S. pushi* определяется сразу по 3 или 5 рядам признаков, *S. gruzovi* – по 11 ряду признаков, а *S. mawsoni* – по 4 ряду. По ряду 12 четвертый признак: короткая цилиндрическая шейка гонотеки – характерен для трех видов: *S. naumovi*, *S. aggregatus* и *S. unilateralis*. Все эти виды легко различаются по рядам 3 или 9. Для показа возможностей программы были составлены 2 варианта одноходовых политомических определителей.

Первый «предложил» компьютер, отдав предпочтение ряду 3 – «степень срастания прилегающей стенки гидротекы». Длина пути определения в этом варианте равна 2.737. Можно построить оптимальный одноходовый ключ в диалоге систематика с компьютером. Систематик решил составить специальный вариант определителя для фертильных колоний и придал большие исходные веса трем рядам признаков, связанных с гонотекой. В итоге на первое место был поставлен ряд 11 – «форма гонотеки». В этом варианте ключа средняя длина пути определения – 2.968. То есть, оба ключа примерно одинаковы по своим формальным характеристикам. В обоих приведенных нами машинных ключах среднее число

признаков в рядах лежит в диапазоне 3.15–3.35, что очень близко к рекомендованному в разделе 3 оптимуму.

В 1986 году была продолжена работа над компьютерным многоходовым политомическим ключом **PICKEY** на новом уровне (совместно с М.Б. Диановым).

Нельзя не упомянуть систему **DELTA**, которая получила широкое распространение в мире. Под этим названием фигурируют две разные сущности – формат таксономических описаний и одноименная программная система. Формат **DELTA** (**DE**scription **L**anguage for **T**AXonomy) – это интернациональный стандарт для обмена таксономическими данными и для использования их в компьютерных системах. Стандарт разработан в австралийской организации **CSIRO** (**C**ommonwealth **S**cientific and **I**ndustrial **R**esearch **O**rganisation) и использован в целом ряде компьютерных систем и, в частности, в системе **DELTA**. **DELTA** System – набор программ, работающих с данными в формате **DELTA**:

- **DeltaEditor** – редактор данных в формате **DELTA**,
- **Confor** – преобразователь в другие форматы,
- **Key** – генератор диагностических ключей,
- **IntKey** – интерактивная программа идентификации.

На основе **DELTA** созданы описанные ниже определители жуков и их личинок.

Интересная и очень удобная для пользователей форма распространения компьютерных определителей – публикация их на компакт-дисках (**CD-ROM** и **DVD-ROM**). Одним из первых было монументальное руководство по личинкам жуков «**The Beetles Larvae of the World**» (Lawrence et al. 1995), выпущенное в Австралии. Оно включает уникальный по объему компьютерный многоходовый политомический ключ для 350 высших таксонов жуков всего мира. База данных определителя содержит 350 таксонов и 185 признаков и в этой гигантской матрице 70% ячеек заполнены данными о возможных состояниях признаков для конкретных таксонов. Для каждого таксона приводятся сведения о географическом распространении и биологии, а также ссылки на важнейшие публикации. Все данные о таксонах записаны в известном формате **DELTA**, а функции определителя выполняет программа **INTKEY** (**I**nteractive **K**ey). Годом позже появилось руководство по

жукам – «Wir bestimmen Kaefer» («Мир жуков»), подготовленное в России и в Германии и выпущенное в Германии (Lobanov and Dianov 1996). Этот двуязычный (немецко-русский) диск демонстрирует разработанный авторами новый подход к созданию мультимедийных зоологических пособий на компакт-дисках. Позднее такой тип компьютерных пособий был назван гипербазой данных (Лобанов и Дианов 1998; 1999). На диске помещен иллюстрированный многоходовый ключ и разнообразная информация о 138 видах палеарктических жуков из 37 семейств. Функции определителя выполняет одна из версий программы PICKEY. Позднее были выпущены определитель деревьев Германии (Schilowa 1997) на основе программы PICKEY и определитель семейств жуков мировой фауны (Lawrence et al. 1999) на основе программы INTKEY (матрица данных содержит 320 признаков для 945 таксонов). Наконец, нельзя не отметить прекрасно выполненный определитель видов листоедов-скрытоглавы (Лопатин и Довгайло 2002) на основе оригинальной программы LYSANDRA.

В настоящее время, в связи с широким распространением Интернета, интерес к определителям на компакт-дисках упал. Интерактивные определители в мировой сети удобнее как для пользователей (широкая доступность), так и для составителей (возможность постоянного совершенствования и дополнения). Далее речь пойдет о выполненных в ЗИН РАН проектах этого класса.

С появлением Интернета стало возможным дистанционное использование компьютерных ключей пользователями, находящимися в любой точке планеты. Своевременная идентификация тех же чужеродных вселенцев и принятие соответствующих мер, предотвращающих их нежелательное распространение, зачастую могут сэкономить колоссальные финансовые и человеческие ресурсы. Это обстоятельство вызвало новую волну интереса к интерактивным ключам.

Первые опыты применения электронно-вычислительных машин (ЭВМ) для определения таксономической принадлежности биологических объектов были осуществлены в середине 60-х годов, когда ЭВМ еще были для биологов экзотической техникой. Однако эти опыты принесли обнадеживающие результаты (Лобанов 1983, Лобанов и Дианов 1995, Лобанов и Смирнов 2004, Свиридов 1976, Dallwitz 1974, Dallwitz, Paine and

Zurcher 2002, Lobanov, Stepanjants and Dianov 1996, Pankhurst 1975, Pankhurst 1991), которые с появлением и дальнейшим широким распространением Интернета позволили перейти к следующей задаче – разработке идеологии идеального определителя и программы для дистанционного определения (Вахитов и др. 2009, Кирейчук и др. 2011, Лобанов и др. 2005, Лобанов и др. 2006). В ходе подготовки к реализации задуманного, в течение 2002–2004 гг. был создан электронный Атлас жуков России и сопредельных стран, который размещен на колеоптерологическом сайте Зоологического института РАН: <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/atlas.htm>, а в дальнейшем (2005), было разработано программное обеспечение к многоходовым политомическим определителям с использованием сети Интернет. Для решения этой задачи 6 лет назад к разработке первого варианта удалось привлечь профессиональных программистов из СПбГУ. В 2007 г. была создана и функционировала в Интернете программа WebKey-X. Она имела ряд недостатков, которые долго не удавалось устранить. Поэтому через три года программистом из Москвы А.А. Иночкиным был получен более приемлемый вариант интернет-ключа, с работой которого можно познакомиться в Интернете: <http://www.zin.ru/projects/webkey-x/superkey/>.

На рисунке 11 приведен скриншот первой страницы программы Superkey.

Конечно, компьютерные ключи – не панацея. Их составление – очень трудоемкая задача. Только несколько сотрудников ЗИН отваживались на это. Не всегда под рукой есть компьютер. А если он есть, то использовать его в тесном хранилище коллекций или на палубе экспедиционного судна при разборке улова труднее, чем компактную книгу. Поэтому текстовые ключи в бумажном варианте будут существовать еще долго.

Работа поддержана грантами РФФИ №№ 05-07-90179-а, 05-07-90354-а, 09-04-00789-а; проектом № 4 подпрограммы «Изучение и исследование Антарктики» ФЦП «Мировой океан» и программой Президиума РАН «Биоразнообразие». Кроме того, работа проводилась при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

Балковский Б.Е. 1962. О повышении диагностической значимости признаков, используемых для опре-

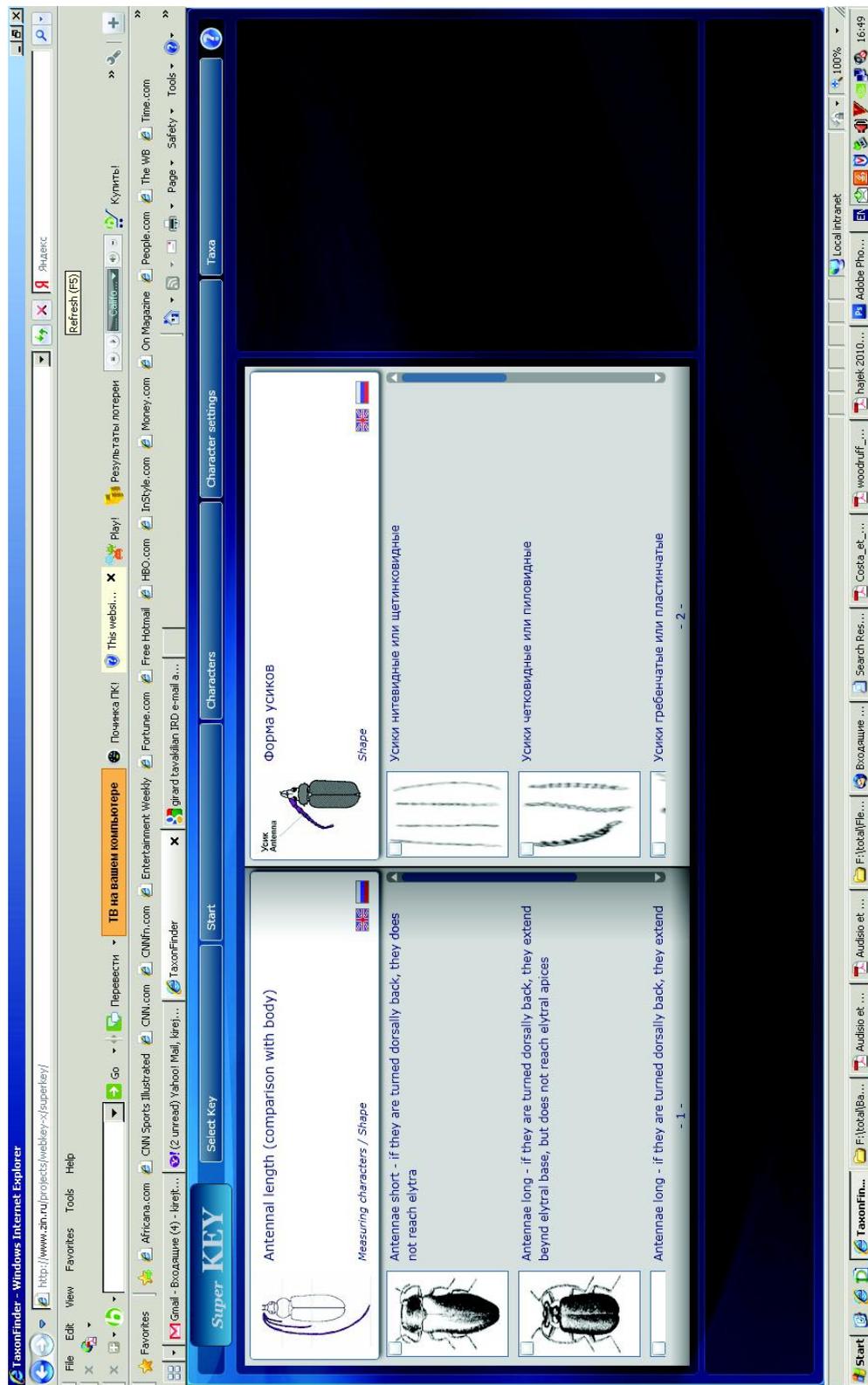


Рис. 11. Скриншот страницы интернет-определителя Superkey.
 Fig. 11. A screenshot of page of Internet- identification key Superkey.

- деления растений. *Ботанический журнал*. 47(9): 1309–1314.
- Бауэр О.Н.** (ред.). 1984. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. В: Шульман С.С. (ред.). Т. 1. Паразитические простейшие. *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР*. 140. Издательство Наука. Ленинград: 428 с.
- Вахитов А.Т., Граничин О.Н., Кирейчук А.Г. и А.Л. Лобанов.** 2009. Параллельный алгоритм обучения для интерактивного политомического определителя биологических видов. Научный сервис в сети ИНТЕРНЕТ: масштабируемость, параллельность, эффективность». Новороссийск, 21–26 сентября 2009 г. Труды Всероссийской суперкомпьютерной конференции. Издательство Московского университета: 332–334.
- Гамбарян П.П.** 1975. Числовой определитель водных цветковых Армении. *Биологический журнал Армении*. 28 (9): 108–111.
- Дианов М.Б. и Лобанов А.Л.** 1997. PISCKEY – Программа для определения организмов с интерактивным использованием изображений // Базы данных и компьютерная графика в зоологических исследованиях (Труды Зоологического института, т. 269). С. 35–39.
- Кирейчук А.Г., Лобанов А.Л., Смирнов И.С., Иночкин А.А и Степаньянц С.Д.** 2011. Интернет-определители биологических объектов. 5 лет спустя Научный сервис в сети Интернет: эксафлопсное будущее: Труды Международной суперкомпьютерной конференции (19–24 сентября 2011 г., г. Новороссийск). Издательство МГУ, Москва: 449–453.
- Кискин П.Х.** 1962. Ключ для определения сортов винограда в питомнике: Издательство «Штиинца» Академии наук Молдавской ССР, Кишинев. 111 с.
- Кискин П.Х.** 1966. Методы диагностики животных и растений на основе политомического принципа. Политомический принцип определения животных и растений. Кишинев, Штиинца: 19–40.
- Кискин П.Х.** 1967. Перфокарты, их назначение и использование. Кишинев, Штиинца. 124 с.
- Кискин П.Х., Печерская И.Н. и Печерский Ю.Н.** 1965. Автоматизация диагностического поиска сортов винограда на ЭВМ «Минск-1». *Виноделие и виноградарство СССР*. 1: 21–22.
- Лобанов А.Л.** 1972. Логический анализ и классификация существующих форм диагностических ключей. *Энтомологическое обозрение*. 51(3): 668–681.
- Лобанов А.Л.** 1974. Оценка диагностической ценности рядов признаков в многовыходовых определителях, рассчитанных на использование ЭВМ. Тезисы докладов VI Коми республиканской молодежной научной конференции. Сыктывкар: 125–126.
- Лобанов А.Л.** 1975а. Результаты экспериментов с биологическими диагностическими системами на базе ЭВМ «Наири-С». Биологические исследования на Северо-Востоке Европейской части СССР *Ежегодник Института биологии Коми филиала АН СССР*. Сыктывкар: 162–168.
- Лобанов А.Л.** 1975б. Математический аппарат для расчета, оценки и сравнения конструктивных параметров диагностических ключей. *Зоологический журнал*. 54 (4): 485–497.
- Лобанов А.Л.** 1983. Принципы построения определителей насекомых с использованием электронных вычислительных машин. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук, ЗИН АН СССР. Ленинград: 19 с.
- Лобанов А.Л.** 1997. Диалоговые компьютерные биологические диагностические системы VIKEY5 и VIKEY6. В: Степаньянц, Лобанов, Дианов (ред.), Базы данных и компьютерная графика в зоологических Исследованиях. *Труды Зоологического института РАН*. 269: 61–65.
- Лобанов А.Л.** 1999. Компьютерные определители животных и растений: современное состояние и перспективы. В: Рысс, Смирнов (ред.). Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике. Тезисы международного симпозиума, май 1999. *Труды Зоологического института РАН*. 278: 79–80.
- Лобанов А.Л. и Дианов М.Б.** 1994. Диалоговая компьютерная диагностическая система VIKEY и возможности ее использования в энтомологии. *Энтомологическое обозрение*. 73(2): 465–478.
- Лобанов А.Л. и Дианов М.Б.** 1995а. Компьютерная диагностическая система VIKEY и ее использование в определении растений. II совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях». 17–19 апреля. Тезисы докладов. Санкт-Петербург: 29–30.
- Лобанов А.Л. и Дианов М.Б.** 1995б. Компьютерная диагностическая система VIKEY и возможности ее использования в защите растений. Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность. Всероссийский съезд по защите растений. Тезисы докладов. Санкт-Петербург: 548–549.
- Лобанов А.Л. и Дианов М.Б.** 1998. Комплекс программ для создания компьютерных зоологических монографий на компакт-дисках. Отчетная научная сессия по итогам работ 1997 г. ЗИН РАН. Тезисы докладов. Санкт-Петербург: 27–28.
- Лобанов А.Л. и Дианов М.Б.** 1999. Средства мультимедиа в электронных зоологических и ботанических публикациях. Информационно-поисковые системы в зоологии и ботанике. Международный симпозиум, май 1999. Тезисы доклада. *Труды Зоологического института РАН*. 278: 100.
- Лобанов А.Л. и Смирнов И.С.** 2004. Место и роль информационных технологий в исследованиях

- Зоологического института РАН. В: Алимов А.Ф., Степаньянц С.Д. (ред.). *Фундаментальные зоологические исследования: Теория и методы*. Москва – Санкт-Петербург, Товарищество научных изданий КМК: 283–318.
- Лобанов А.Л. и Степаньянц С.Д. 1993.** Оптимизация определителя семейств медуз подотряда Filifera (Hydrozoa, Athecata) с помощью компьютерной диагностической системы. В: Степаньянц С.Д. (ред.) Морской планктон. Систематика, экология, распределение. II *Исследования фауны морей*. 45(53): 38–50.
- Лобанов А.Л., Степаньянц С.Д. и Дианов М.Б. 1995.** ВІКЕУ – диалоговая компьютерная программа для определения биологических объектов и ее использование в диагностике кишечнополостных. В: Степаньянц С.Д. (ред.) Кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. II. *Труды Зоологического института РАН*. 261: 20–70.
- Лобанов А.Л., Кирейчук А.Г., Смирнов И.С., Дианов М.Б. и Граничин О.Н. 2005.** Интернет и интерактивные определители биологических объектов. Научный сервис в сети ИНТЕРНЕТ: Труды Всероссийской научной конференции (19–24 сентября 2005 г., г. Новороссийск). Издательство МГУ. Москва: 132–134.
- Лобанов А.Л., Кирейчук А.Г., Смирнов И.С., Граничин О.Н., Вахитов А.Т. и Дианов М.Б. 2006.** К реализации идеального интерактивного определителя в Интернете для биологических объектов. Научный сервис в сети ИНТЕРНЕТ: Труды Всероссийской научной конференции (18–23 сентября 2006 г., г. Новороссийск). Издательство МГУ. Москва: 202–204.
- Лопатин И.К. и Довгайло К.Е. 2002** Жуки рода *Sturptocerphalus* (Chrysomelidae) Палеарктики. CD-ROM. Минск.
- Райтвиль А. и Куль К. 1988.** Диалоговый ключ для определения грибов, реализованный на персональном компьютере. *Микология и фитопатология*. 1: 111–117.
- Свиридов А.В. 1973.** Проблема соотношения биологической диагностики и систематики. *Журнал общей биологии*. 34(6): 900–906.
- Свиридов А.В. 1976.** Материалы по истории методов диагностики биологических объектов *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 8: 7–22.
- Свиридов А.В. 1978.** О некоторых актуальных вопросах теории идентификации биологических объектов с помощью ключей *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 10: 15–28.
- Свиридов А.В. 1981.** Некоторые проблемы и перспективы теории идентификации биологических объектов с помощью ключей *Сборник трудов Зоологического музея МГУ*. 19: 18–37.
- Свиридов А.В. 1994.** Ключи в биологической систематике: теория и практика. – Издательство МГУ. Москва: 224 с.
- Смирнов И.С. и Лобанов А.Л. 1999.** Компьютерный определитель по офиурам как база данных для хранения таксономической информации. *Бюллетень Московского общества испытателей природы (МОИП). Отдел геологии*. 72(1): 87–88.
- Степаньянц С.Д. 1979.** Гидроиды вод Антарктики и Субантарктики. *Исследования фауны морей*. 22(30). Издательство Наука. Ленинград. 200 с.
- Степаньянц С.Д. 1997.** Идентификация семейств медуз и видов некоторых гидроидов с помощью системы ВІКЕУ6. В: Степаньянц, Лобанов, Дианов (ред.). Базы данных и компьютерная графика в зоологических исследованиях. *Труды Зоологического института РАН*. 269: 151–153.
- Степаньянц С.Д. и Шейко (Боженова) О.В. 1989.** Пелагические кишечнополостные. Определитель классов, отрядов, семейств. В: Степаньянц С.Д. (ред.) Морской планктон. Систематика, экология, распределение. *Исследования фауны морей*. 41(49): 100–131.
- Сумароков В.М. 1974.** Оптимальные деревья для организации и поиска информации *Управляющие машины и системы*. 3: 43–47.
- Allkin R. and White R.J. 1988.** Data management models for biological classification. In: Classification and Related Methods of Data Analysis. Amsterdam: North Holland Publishing: 75–90.
- Bisby F.A. 1988.** Databases, information systems and legume records. *Advances in Legume Biology*. St Louis. Missouri Botanical Garden: 187 p.
- Boswell K. and Gibbs A.J. 1986.** The VIDE data bank for plant viruses Development and Applications in Virus Testing. Association of Applied Biologists, UK: 283–287.
- Dallwitz M.J. 1974.** A flexible computer program for generating diagnostic keys. *Syst. Zool.* 1974. Vol. 23, N 1. P. 50–57.
- Dallwitz M.J., Paine T.A. and Zurcher E.J. 2002.** Interactive identification using the Internet In: Towards a global biological information infrastructure – challenges, opportunities, synergies, and the role of entomology, European Environment Agency Technical Report, 70. EEA, Copenhagen: 23–33.
- Dedet J.P., Lebbe J and Vignes R. 1990.** A multinational programme for computer identification of phlebotomine sandflies of America. *Bulletin de la Societe Francaise de Parasitologie*. 8(2):1131.
- Draper S.R. and Keefe P.D. 1989.** Machine vision for the characterization and identification of cultivars. *Plant Varieties and Seeds*. 2(1): 52–62.
- Estep K.W. 1989.** Creating and using taxonomic keys with hypercard. *Fisken Hav*. 1: 1–13.
- Fdez-Valdivia J., Perez de la Blanca N., Castillo P. and Gomez-Barcina A. 1992.** Line detection and texture

- analysis for automatic nematode identification. *Journal of Nematology*. **24**(4): 571–577.
- Galtsova V.V. and Kulangieva L.V. 1995.** Expert system for identification of free-living nematodes *9th International Meiofauna Conference*. Perpignan, France: 62.
- Galtsova V.V., Starobogatov Ya.I. and Kulangieva L.V. 1995.** The conceptual scheme of expert system for taxonomy of invertebrates (with special reference to nematodes and mollusks). Towards a regional ETI Branch in St. Petersburg: 21–22.
- Holmes B. and Hill L.R. 1985.** Computers in diagnostic bacteriology, including identification. *Computer-Assisted Bacterial Systematics*. 265–287.
- <http://www.zin.ru/Animalia/Coleoptera/rus/atlas.htm>, 2005.
- <http://www.zin.ru/projects/webkey-x/superkey/>. 2010.
- Katsimis C. and Poularikas A.D. 1986.** Pattern recognition of zooplankton images using circular sampling Pattern recognition of zooplankton images using circular sampling technique *Proceedings. SPIE*, **596**: 207–211.
- Lamarck J.-B. 1778.** Flore française. Paris. 456 p.
- Lawrence J.F., A.M. Hastings, M.J. Dallwitz, T.A. Paine and Zurcher. 1995.** The Beetles Larvae of the World. CD-ROM. Melbourne: CSIRO Publishing
- Lawrence J.F., A.M. Hastings, M.J. Dallwitz, T.A. Paine and Zurcher. 1999.** The Beetles of the World: A Key and Information System for Families and Subfamilies. CD-ROM. Melbourne: CSIRO Publishing.
- Leuschner D. and Sviridov A.V. 1986.** The mathematical theory of taxonomic keys. *Biometry Journal*. **28**(1): 109–113.
- Lobanov A. and Dianov M. 1996.** Wir bestimmen Kaefer (Мир жуков). CD-ROM. Berlin, «dialobis edition».
- Lobanov A.L., Schilow W.F. and Nikritin L.M. 1981** Zur Anwendung von Computern für die Determination in der *Entomologie Deutsche Entomologische Zeitschrift, N.F.* **28**(1–3): 29–43.
- Lobanov A.L., Stepanjants S.D. and Dianov M.B. 1996.** Dialogue computer system BIKEY as applied to diagnostics of Cnidaria (illustrated an example of hydroids of the genus *Symplectoscyphus*). *Scientia Marina*. In: S.Piraino, F.Boero, J.Bouillon, P.F.S. Cornelius, J.M.Gili (Eds.). *Advances in Hydrozoan Biology*; **60** (1): 211–220.
- Miller G.A 1956.** The magical number seven, plus or minus two *Psychological Revue*. **63**: 81–92.
- Miller M.G. and Day E.R 1990.** Interactive taxonomy: name that bug in three touches or less *American Entomologists*. **36**(3): 219–224.
- Pankhurst R.J. (Ed.). 1975.** Biological Identification with Computers. London: Academic Press. 333 p.
- Pankhurst R.J 1978.** Biological Identification. The principles and practice of identification methods in biology. London. Edward Arnold: 104 p.
- Pankhurst R.J. 1986.** A package of computer programs for handling taxonomic databases. *CABIOS*. **2**: 33–39.
- Pankhurst R.J. 1988.** Taxonomic biology seen as a database. *Classification and Related Methods of Data Analysis*: 709–716.
- Pankhurst R.J. 1991.** Practical taxonomic computing. Cambridge: Cambridge University Press: 202 p.
- Pankhurst R.J., Dallwitz M.J and Payne R.W. 1984.** Notice to users of computer programs for identification and description *Taxon*. **33**: 556.
- Payne R.W 1978.** GENKEY. A program for constructing and printing identification keys and diagnostic tables. Harpenden: Rothamsted Experimental Station: 54 p.
- Payne R.W. and Preece D. 1980.** Identification keys and diagnostic tables: a review. *Journal of the Royal Statistic Society, series A*. **143**(3): 253–292.
- Rubio F.F 1986.** Computerized key for the determination of Spanish Rhopalocera. *Servico de Publicaciones*: 237
- Ryss A., Lobanov A. 1999.** Principles of taxonomic identification illustrated on nematode computer key *Problems of Nematology, Trudy Zoologicheskogo Instituta RAS. (Proceedings of the Zoological Institute RAS)*. **280**: 22–23.
- Ryss A., Lobanov A. and Dianov M. 1995a.** Identification key to Pratylenchus (Pratylenchidae) in the BIKEY dialogue computer diagnostic system. *International Nematology Symposium*. 23–30 September 1995. Abstracts of papers. St. Petersburg, Russia: 82–83.
- Ryss A., Sturhan D., Lobanov A. and Dianov M. 1995b.** Identification key to Pratylenchoides (Tylenchida) in the dialogue computer diagnostic system. *International Nematology Symposium*. 23–30 September 1995. St.Petersburg – Russia. Abstracts of papers: 80–82.
- Schalk P.H. 1993.** Computer-aided taxonomy. *Binary*, **4**: 124–126.
- Schilowa B. 1997.** Wir bestimmen Baeume. CD-ROM. Berlin, «dialobis edition».
- Sviridov A.V. and Leuschner D. 1986.** Optimization of taxonomic keys by means of probabilistic modelling *Biometrical Journal*. **28**(5): 609–616.
- Tilling S.M. 1984** Keys to biological identification: their role and construction. *Journal of Biological Education*. **18**: 293–304.
- Vignes R., Lebbe J. and Dedet J.P 1990.** Automatic generation of identification keys for French Guinea Phlebotomine sandflies. *Bulletin de la Societe Francaise de Parasitologie*. **8**(2): 1147.
- Watson L. 1981.** An automated system of generic descriptions for Caesalpinoidea, and its application to classification and key-making. *Advances in Legume Systematics*: 65–81.
- Winfield P.J., Allkin R. and Bisby F.A. 1987.** ALICE: Biological checklist and species diversity database system. Edinburgh: Agricultural Scientific Services. 27 p.

А.Ф. Алимов
Предисловие

В.В. Алешин
Филогения беспозвоночных в свете молекулярных данных: перспективы завершения филогенетики как науки

В.А. Лухтанов
Принципы реконструкции филогенезов: признаки, модели эволюции и методы филогенетического анализа

Е.Г. Потапова
Морфобиологический подход в филогенетике (возможности и ограничения)

А.П. Расницын
Методология классификации: подходы Прокруста, Платона и Линнея

А.О. Аверьянов
Значение ископаемых для реконструкции филогении

Л.Я. Боркин и С.Н. Литвинчук
Гибридизация, видообразование и систематика животных

О.С. Воскобойникова
Использование признаков ранних стадий развития в реконструкции филогении и систематике (на примере костистых рыб)

С.Ю. Синев
Обзор современных представлений о системе класса насекомых

Н.В. Зеленков
Система птиц (*Aves: Neornithes*) в начале XXI века

А.О. Фролов и А.Ю. Костыгов
Простейшие, протисты и протоктисты в системе эукариот

И.А. Шанцер
Филогения и систематика недавно дивергировавших групп на примере рода *Rosa*

Н.И. Абрамсон
Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию

Д.В. Гельтман и И.В. Соколова
Ботаническая номенклатура: специфика и современные тенденции развития

Н.Г. Богуцкая
Место зоологической номенклатуры в эпоху развития информационных технологий

А.Л. Лобанов, А.Г. Кирейчук, С.Д. Степаньянц и И.С. Смирнов
Диагностические ключи: от текстовых дихотомических до компьютерных