ПРОБЛЕМЫ МОЛЕКУЛЯРНОЙ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАДИСТИКИ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ПАЛЕОНТОЛОГА

А.П. Расницын

PROBLEMS OF MOLECULAR AND MORPHOLOGICAL CLADISTICS: PALAEONTOLOGIST'S VIEW

A.P. Rasnitsyn

Уже полвека как не утихает полемика кладистов и традиционалистов. Она особенно обострилась с развитием компьютерного кладизма, требующего изгнать интуицию и субъективность из филогенетики и систематики. Потом появилась молекулярная филогенетика, которая обещала решить все проблемы и сделать это совершенно объективно, без вмешательства учёного в процесс конструкции кладограммы и далее — системы организмов. Однако результаты оказались весьма неоднозначными: в одних случаях они вполне удовлетворяли исследователей, в других вызывали ожесточённые споры. В некоторых группах организмов молекулярные методы упорно воспроизводят определённую схему родственных отношений, несовместимую с тем, что даёт морфология. Классическим является пример афротериев, объединяющих таких разнородных млекопитающих, как трубкозуб (Tubulidentata), златокрот (Chrysochloridae), прыгунчик (Macroscelidia), тенрек (Tenrecidae) и группу Paenungulata, включающую слонов, сирен и дамана (Hedges, 2001; Seifert, 2007, и др.). В других случаях результаты применения молекулярных методов к одной и той же группе организмов оказываются неустойчивыми и существенно зависят от состава включённых в анализ таксонов и деталей методики анализа. Это хорошо видно на примере насекомых, взятых как целое (сравн. например, Wheeler et al., 2001; Wheeler, 2002; рис. 1 и 2 в Kjer, 2004; рис. 2 и 3 в Kjer et al., 2006; Whitfield, Kjer, 2008), и отдельных их отрядов, например, перепончатокрылых (сравн. Dowton, Austin, 2001; Schulmeister et al., 2002; Castro, Dowton, 2006). Все это не позволяет считать решённым, какой метод адекватен задаче построения кладограммы и, соответственно, познания родственных отношений организмов. Поиск новых методов, подходов и критериев их адекватности остаётся высоко актуальным, тем более что родственные отношения не только интересны сами по себе, но и являются важным, а в кладистической парадигме — единственным источником знаний о системе организмов.

Как известно, эволюция оставляет следы двоякого рода: в строении организмов и в виде палеонтологических находок. Строение позволяет

строить систему и восстанавливать филогенез, а ископаемые датируют эволюционные события. Те и другие филогенетические сигналы существенно независимы, поэтому соответствие между летописью и кладограммой должно быть доводом в пользу соответствующей кладограммы. Это обстоятельство я и пытался использовать для оценки качества кладограмм, построенных разными методами, с помощью критерия скрытых интервалов (Ghost Range Test). Действительно, кладограмма, в которой меньше отрезков филогенеза, не подтверждённых ископаемыми находками, с очевидностью лучше соответствует палеонтологическим данным, чем та, где таких «пустых» интервалов много. Соответственно метод, который устойчиво производит больше таких кладограмм, следует считать более перспективным. Предыдущие попытки такого рода (Rasnitsyn, 2000; Расницын, 2006) показали, во-первых, ожидаемое преимущество филетического подхода (филетика — это формализация традиционных филогенетических методов; Rasnitsyn, 2006). Действительно, традиционная филогенетика явно или неявно учитывает данные палеонтологии. Во-вторых, обнаружилось неожиданное и пока необъяснимое отсутствие каких-либо преимуществ у молекулярного метода по сравнению с классической («морфологической») компьютерной кладистикой. Однако использованные ранее методы оценки длительности скрытых интервалов были весьма грубыми, а материал (число использованных таксонов) — слишком малым, так что убедительность опубликованных данных была недостаточной.

Предлагаемое исследование в определённой степени устраняет указанные недостатки и одновременно обращает особое внимание на сравнение именно классической кладистики и молекулярной филогенетики. С этой целью были отобраны 42 кладограммы, полученные молекулярным, кладистическим и традиционным методами на различных группах насекомых. Кладограммы были разбиты на 14 изотаксонных групп таким образом, чтобы обеспечить максимально возможную чёткость и однозначность сравнения. В частности, в каждой группе состав таксонов сделан идентичным (все несовпадающие таксоны удалены). Датировки отложений и, по возможности, объём одноимённых таксонов выдержаны по всем использованным кладограммам. Длина скрытых интервалов оценивалась в миллионах лет. Чтобы обеспечить возможность нормировки данных и их сравнимости по разным изотаксонным группам в каждую такую группу была добавлена искусственная кладограмма с максимальной суммой скрытых интервалов (полностью неразрешённая кладограмма, в которой все конечные таксоны отходят независимо от единственного общего узла). Коэффициент скрытых интервалов (Ghost Range Index, GRI) был рассчитан по каждой кладограмме по формуле GRI =

1-L0/LM, где L0 — наблюдённая сумма скрытых интервалов в кладограмме (в млн. лет), а LM — сумма скрытых интервалов, максимально возможная для данного набора таксонов (рассчитанная по соответствующей полностью неразрешённой кладограмме). Полученные результаты расчетов сведены в таблицу.

Таблица. Значение коэффицента скрытых интервалов.

группа \ метод	Pterygota 1	Pterygota 2	Odonata	Psocomorpha	Nepomorpha	Symphyta	Proctotrupomorpha	Aculeata
Морф. кладис.	0,20	0,24	0,54	0,33	0,25	0,47–0,58	0,35–0,43	0,36–0,50
Молекуляр.	0,23	0,24–0,66	0,43	0,38	0,52	0,54	0,35	0,37
традицион.	0,67	0,83	—	—	0,43	0,62	0,48	0,35
группа \ метод	Hydradephaga	Staphyliniformia 1	Staphyliniformia 2	Hydrophiloidea	Neuroptera	Nematocera	среднее	
Морф. кладис.	0,26	0,48	0,48	0,33	0,70	0,44	0,396	
Молекуляр.	0,26	0,42	0,42	0,12	0,68	0,44	0,403	
традицион.	—	—	—	—	—	0,78	0,594	

Данные таблицы показывают с достаточной определённостью, что при всей изменчивости показателей средние их значения для молекулярного и морфологического вариантов кладистического метода существенно сходны (GRI ≈ 0,4) и значительно (в полтора раза) меньше, чем для традиционного метода (GRI ≈ 0,6). Другими словами, молекулярный метод не обнаруживает лучшего соответствия палеонтологической летописи, чем классическая компьютерная кладистика, и оба они в этом отношении явно проигрывают филетике (традиционной «интуитивной» филогенетике). Таким образом, полученный результат подтверждает ранее об-

наруженный парадокс (Расницын, 2006) и ставит задачу его объяснения. К сожалению, предложить такое объяснение я не могу и могу лишь надеться, что в дальнейшем решение этого парадокса так или иначе будет найдено.

Список литературы

Расницын А.П. 2006. Летопись и кладограмма // Рожнов С.В. (ред.). Эволюция биосферы и биоразнообразия. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 39–48.

Castro L.R., Dowton M. 2006. Molecular analysis of the Apocrita (Insecta: Hymenoptera) suggest that the Chalcidoidea are sister to the diaprioid complex // Invertebrate Systematics. Vol. 20. P. 603–614.

Dowton M., Austin A. D. 2001. Simultaneous analysis of 16S, 28S, COI and morphology in the Hymenoptera: Apocrita — evolutionary transitions among parasitic wasps // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 74. P. 87–111.

Hedges S.B. 2001. Afrotheria: Plate tectonics meets genomics // PNAS. Vol. 98. P. 1–2.

Kjer K.M., Carle F.L., Litman J., Ware J. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda // Arthropod Syst. Phylog. Vol. 6. P. 35–44.

Kjer K.M. 2004. Aligned 18S and insect phylogeny // Syst. Biol. Vol. 53. No. 3. P. 506–514.

Rasnitsyn A.P. 2000. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // Contrib. Zool. Vol. 69. P. 251–258.

Rasnitsyn A.P. 2006. Ontology of evolution and methodology of taxonomy // Paleontol. J. Vol. 40. Suppl. 6. P. 679–737.

Schulmeister S., Wheeler W.C., Carpenter J.M. 2002. Simultaneous analysis of the basal lineages of Hymenoptera (Insecta) using sensitivity analysis // Cladistics. Vol. 18. P. 455–484.

Seiffert E.R. 2007. A new estimate of afrotherian phylogeny based on simultaneous analysis of genomic, morphological, and fossil evidence // BMC Evol. Biol. Vol. 7. P. 224.

Wheeler W.C., Whiting M.F., Wheeler Q.D., Carpenter J.M. 2001. The phylogeny of extant insect orders // Cladistics. Vol. 17. P. 113–169.

Wheeler M.F. 2002. Phylogeny of the holometabolous insect orders: molecular evidence // Zoologica Scripta. Vol. 31. P. 3–15.

Whitfield J.B., Kjer K.M. 2008. Ancient rapid radiation of insects: challenges for the phylogenetic analysis // Annu. Rev. Entomol. Vol. 53. P. 449–472.

Yoshizawa K., Johnson K.P. 2005. Aligned 18S for Zoraptera: phylogenetic position and molecular evolution // Molec. Phyl. Evol. Vol. 37. P. 572–580.

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.ЛОМОНОСОВА
Биологический факультет
Ботанический сад
МОСКОВСКОЕ ОБЩЕСТВО ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ
СЕКЦИЯ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ РАЕН

XII МОСКОВСКОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ФИЛОГЕНИИ РАСТЕНИЙ,

посвящённое 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана

Материалы
(Москва, 2–7 февраля 2010 г.)

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖ 2010