

Примеры подтверждения и
оспаривания филогенетических
деревьев молекулярными
методами

Салахов Н.Н.

Ранняя и современная филогенетика

Ранняя

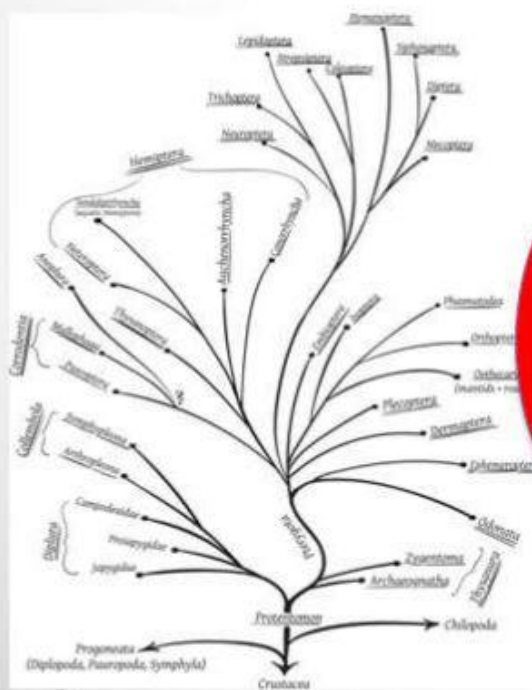
Использовала признаки фенотипа

Основана на визуальном изучении и интуиции (гомологии + сходство)

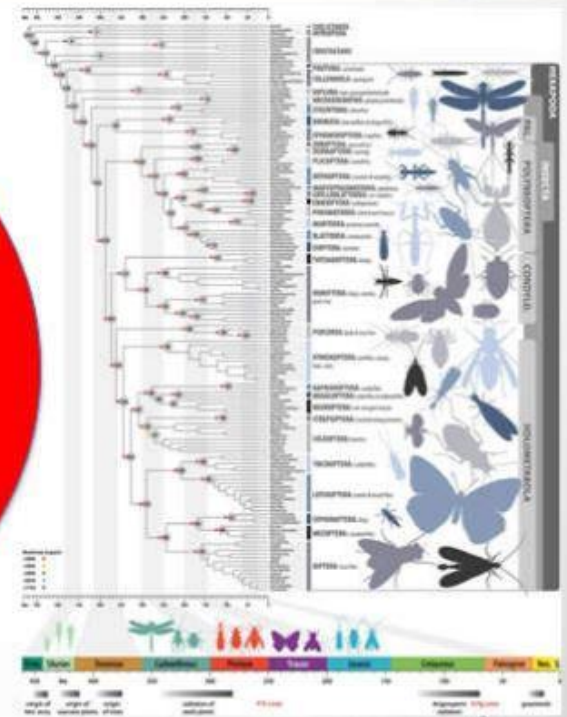
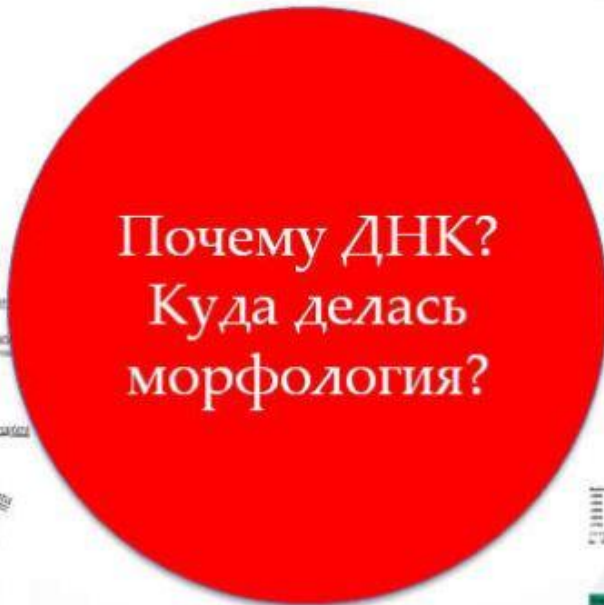
Современная

Использует признаки генотипа

Полностью компьютеризована (расчет вероятности правильного древа)



Börner 1904



Misof et al. 2014

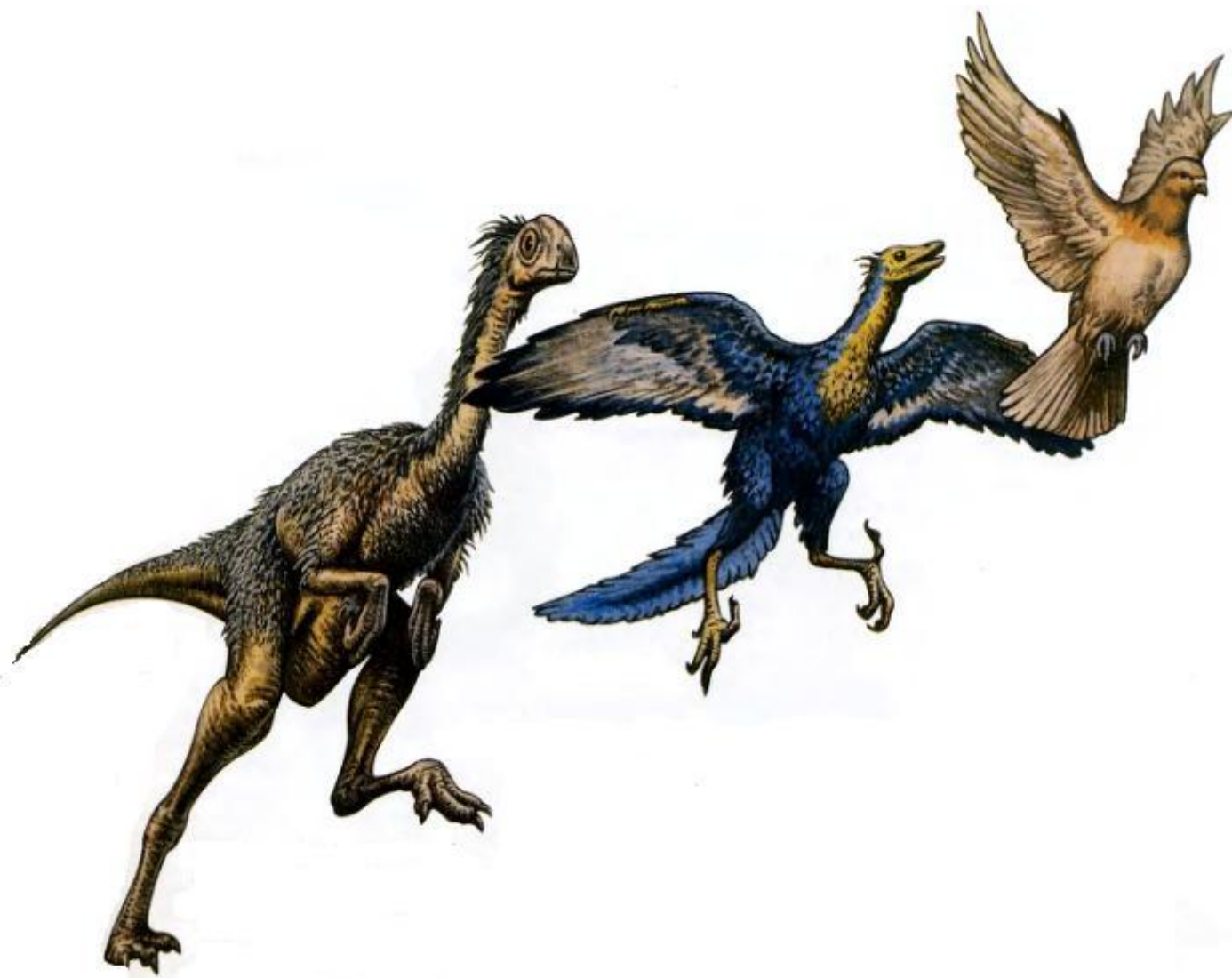
Генотип (ДНК)

Преимущества	Недостатки
Простые логичные дискретные признаки, легко добываются AGTCCAAGT.....	ДНК не сохраняется у ископаемых
Много признаков ('Big Data')	Сложно обчислять, количество и качество – разные вещи
'Ядро' эволюции	Выравнивание, группировка данных, выбор эволюционной модели – сложные вещи требующие глубокого понимания природы ДНК и явлений

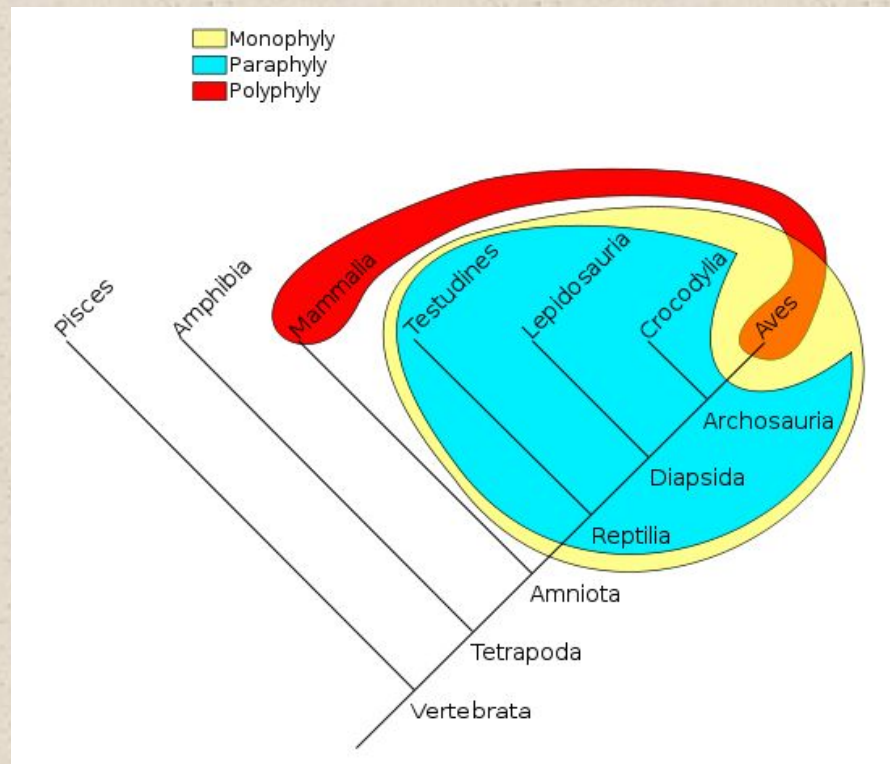
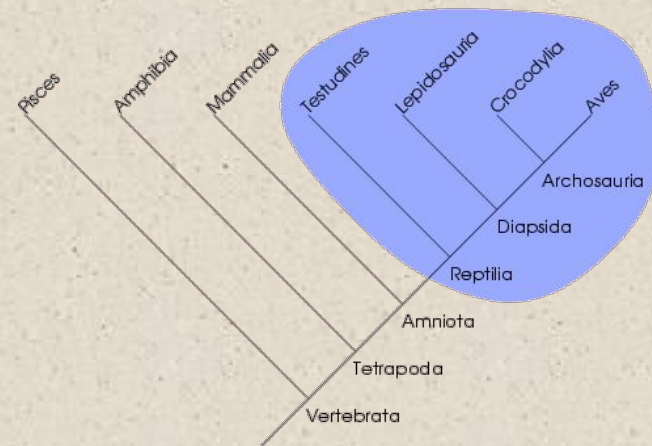
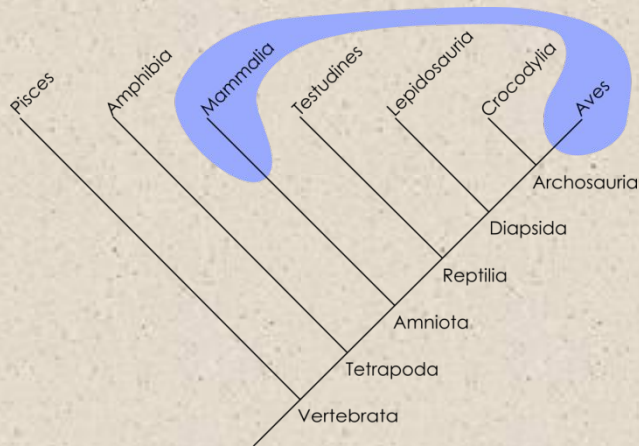
Фенотип (морфология)

Преимущества	Недостатки
Богатая история (много данных)	Сходство обманчиво
Наиболее доступна людям (зрение – основной источник информации)	Необходимость сложных исследований для определения гомологий
Единственный способ включить (почти) все виды и учесть ископаемые	Субъективное определение признаков и потеря информации
Фенотип отражает многие явления формирующие эволюционный процесс	Фенотип отражает многие явления формирующие эволюционный процесс

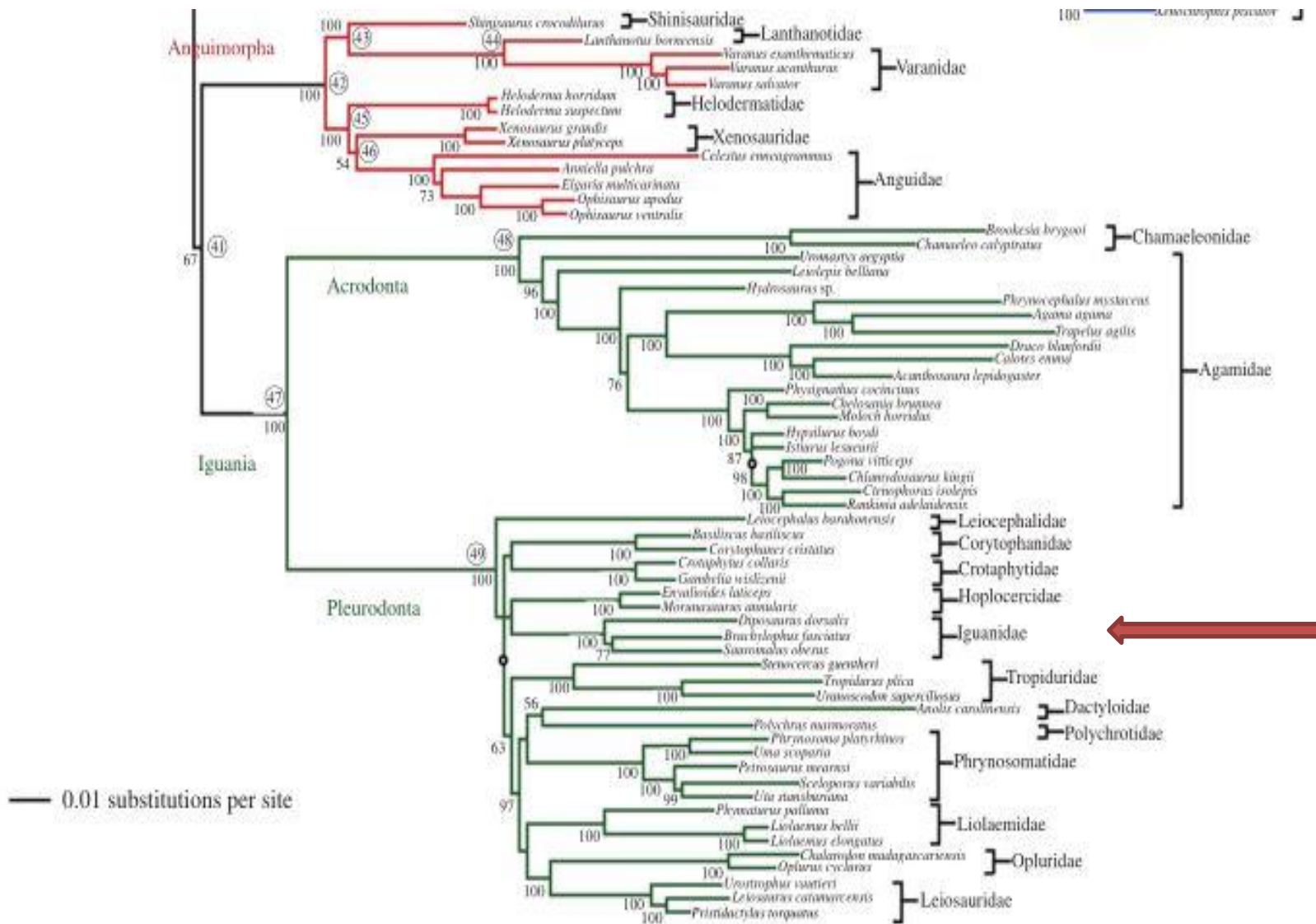
Пример птиц и рептилий



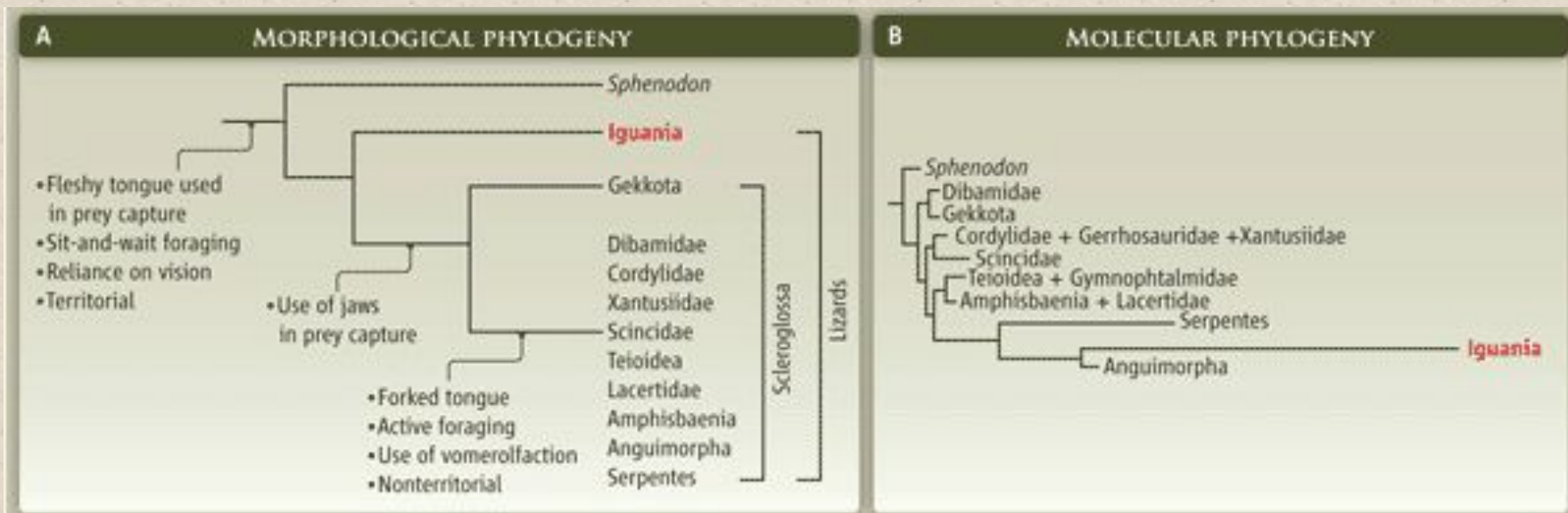
Парафилия, полифилия и монофилия



Кладограма



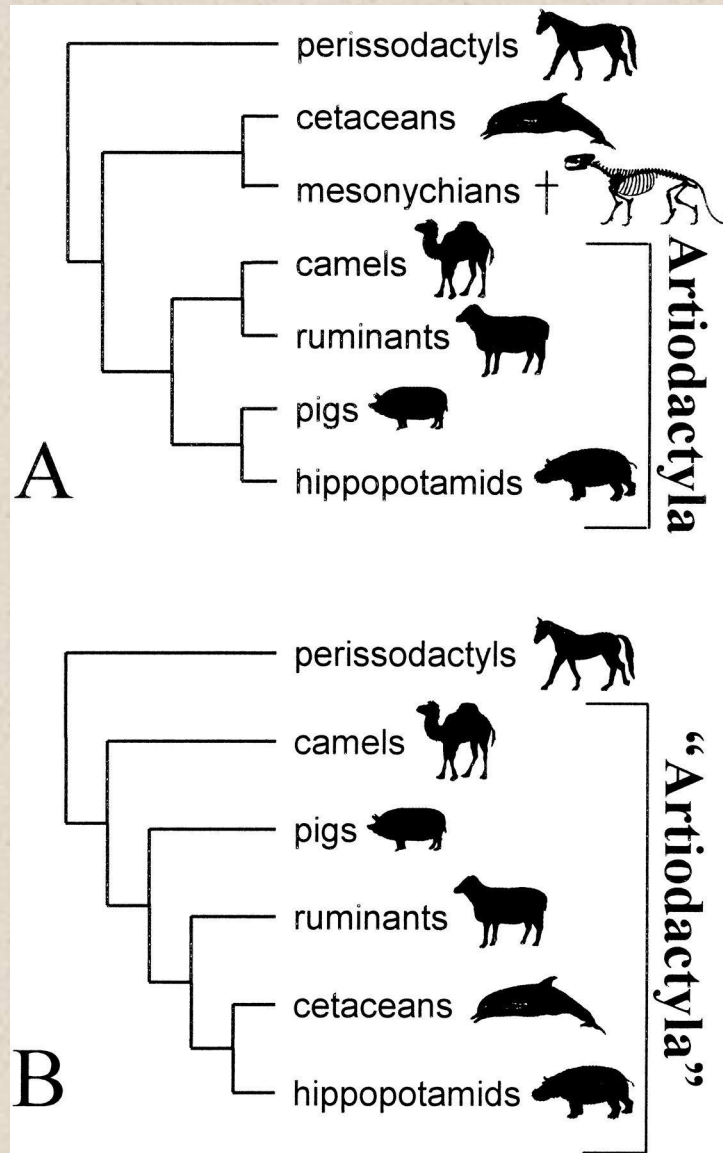
«ИГУАНОВЫЙ КОНФЛИКТ»



Два филогенетических дерева ящериц: *справа* — построенное по молекулярным данным, *слева* — по морфологическим признакам. Наиболее возмутительный конфликт этих деревьев относится к игуанообразным — они выделены *красным*. Изображение из обсуждаемой статьи в *Science*.



Систематика китообразных



Система Viverridae

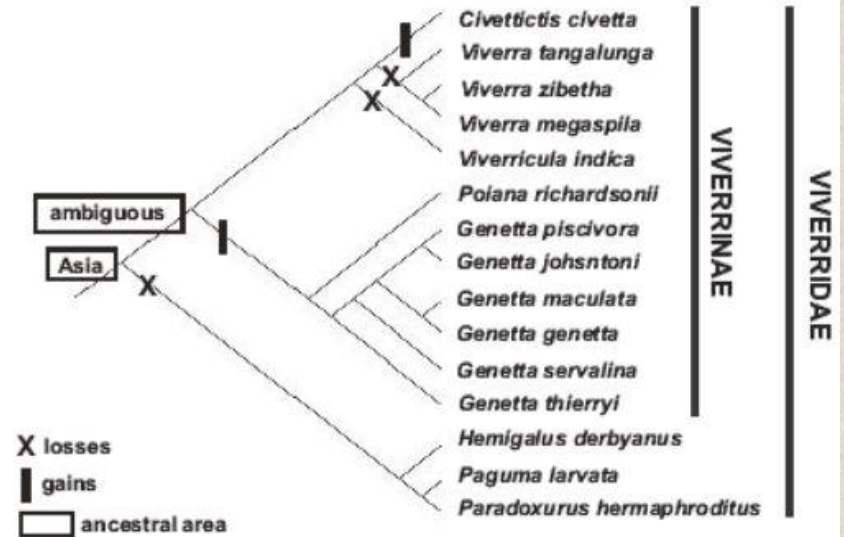
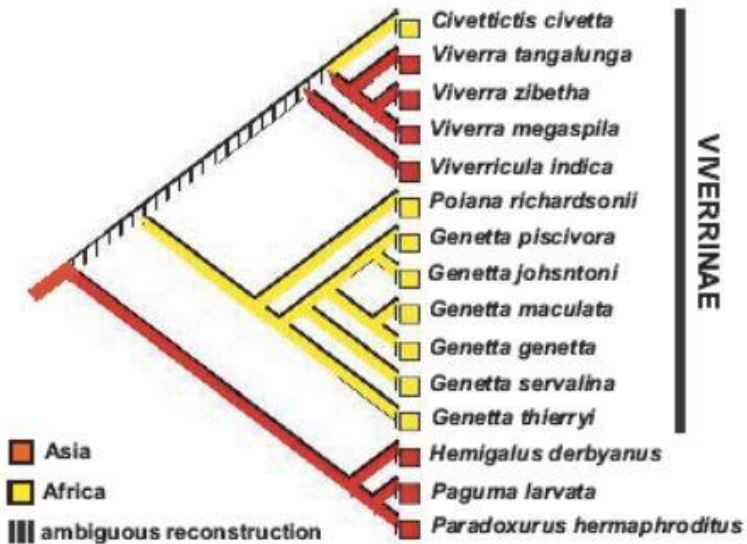


Таблица 2. Основные факты филогении беспозвоночных, установленные по молекулярным данным, и текущие филогенетические гипотезы, представляющиеся правдоподобными (ссылки на соответствующие оригинальные работы опущены).

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>Crallochytrium</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" обязана, 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 Trichoplax 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 aberrantная 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 Buddenbrockia 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 aberrantными 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 микоспоридиям; 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 микоспоридий – 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).
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.
Kamptozoa 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 целомических Kamptozoa с целомическими трохофорными животными предполагалось ввиду сходства личинок.
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.

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Дивергенция Bilateria на Protostomia и Deuterostomia, а не «высших» и «низших», «целомических» и «ацеломических»	Подтверждена дихотомия Bilateria на кланды 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, брюхоресничными 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 брюхоресничными 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 отделились кланда Catenulida, второй – Macrostomida, в полном соответствии с традиционными представлениями.	Парафилия «турбеллярий» и монофилия Neodermata не вызывали сомнений, однако первая оставлялась в учебниках единой, а вторая рассматривалась подробно из дидактических и практических соображений.
Монофилия Syndermata	Монофилия Syndermata подтвердилась, но скорее неожиданностью явилась парафилия коловраток относительно колючеголовых.	Объединялись по уникальному строению покровов, осевому мозгу и другим признакам.

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.

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