

Примеры подтверждения и  
оспаривания филогенетических  
деревьев молекулярными  
методами

Салахов Н.Н.

# Ранняя и современная филогенетика

**Ранняя**

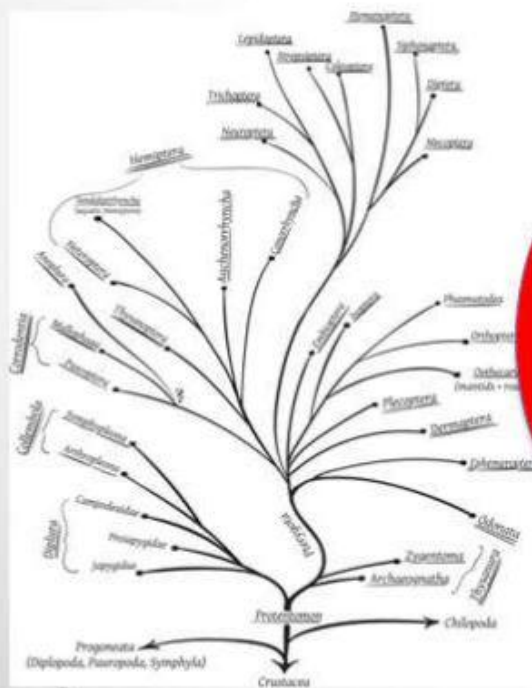
**Использовала признаки фенотипа**

**Основана на визуальном изучении и интуиции (гомологии + сходство)**

**Современная**

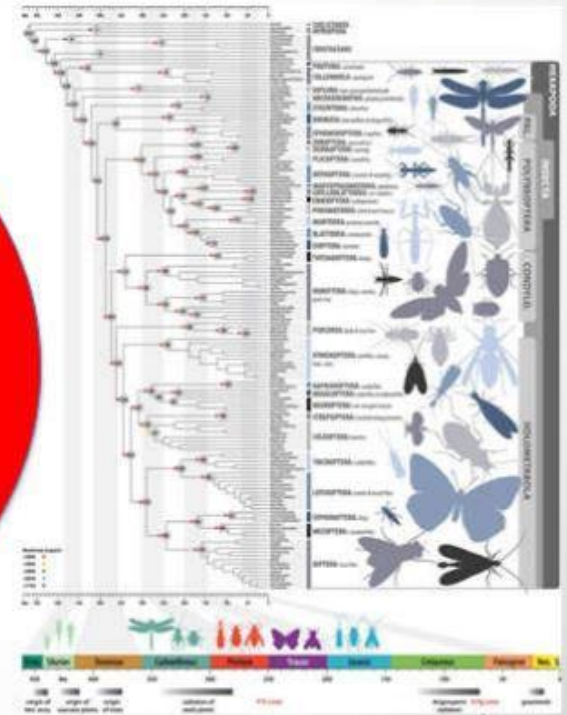
**Использует признаки генотипа**

**Полностью компьютеризована (расчет вероятности правильного древа)**



**Börner 1904**

Почему ДНК?  
Куда делась  
морфология?



**Misof et al. 2014**

## Генотип (ДНК)

| Преимущества   | Недостатки   |
|--|--|
| Простые логичные дискретные признаки, легко добываются<br>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 |

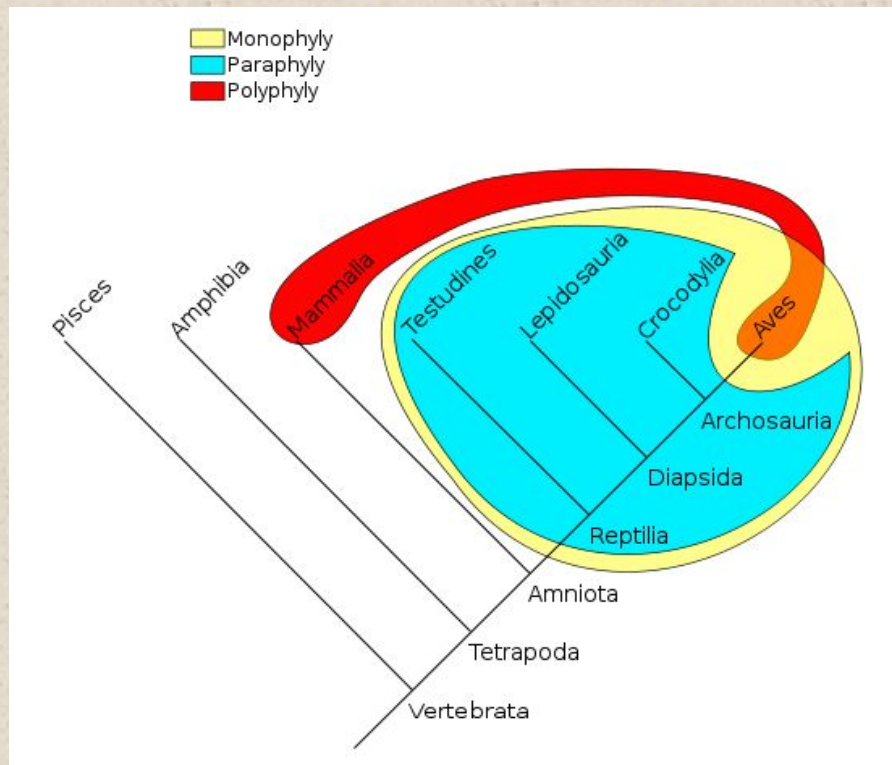
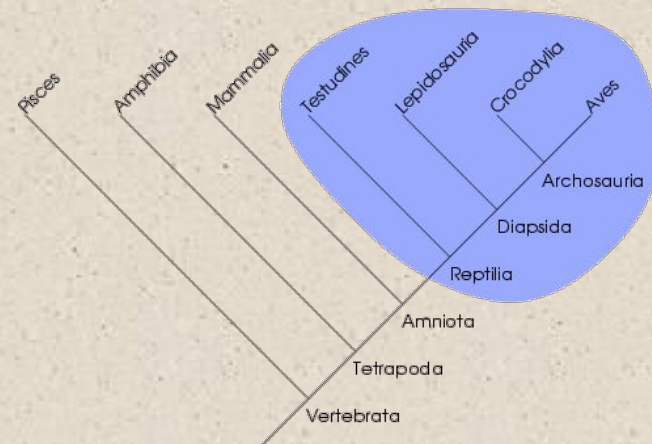
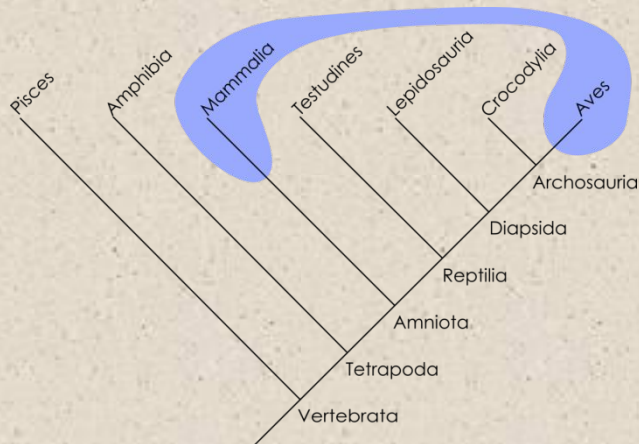
## Фенотип (морфология)

| 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 |

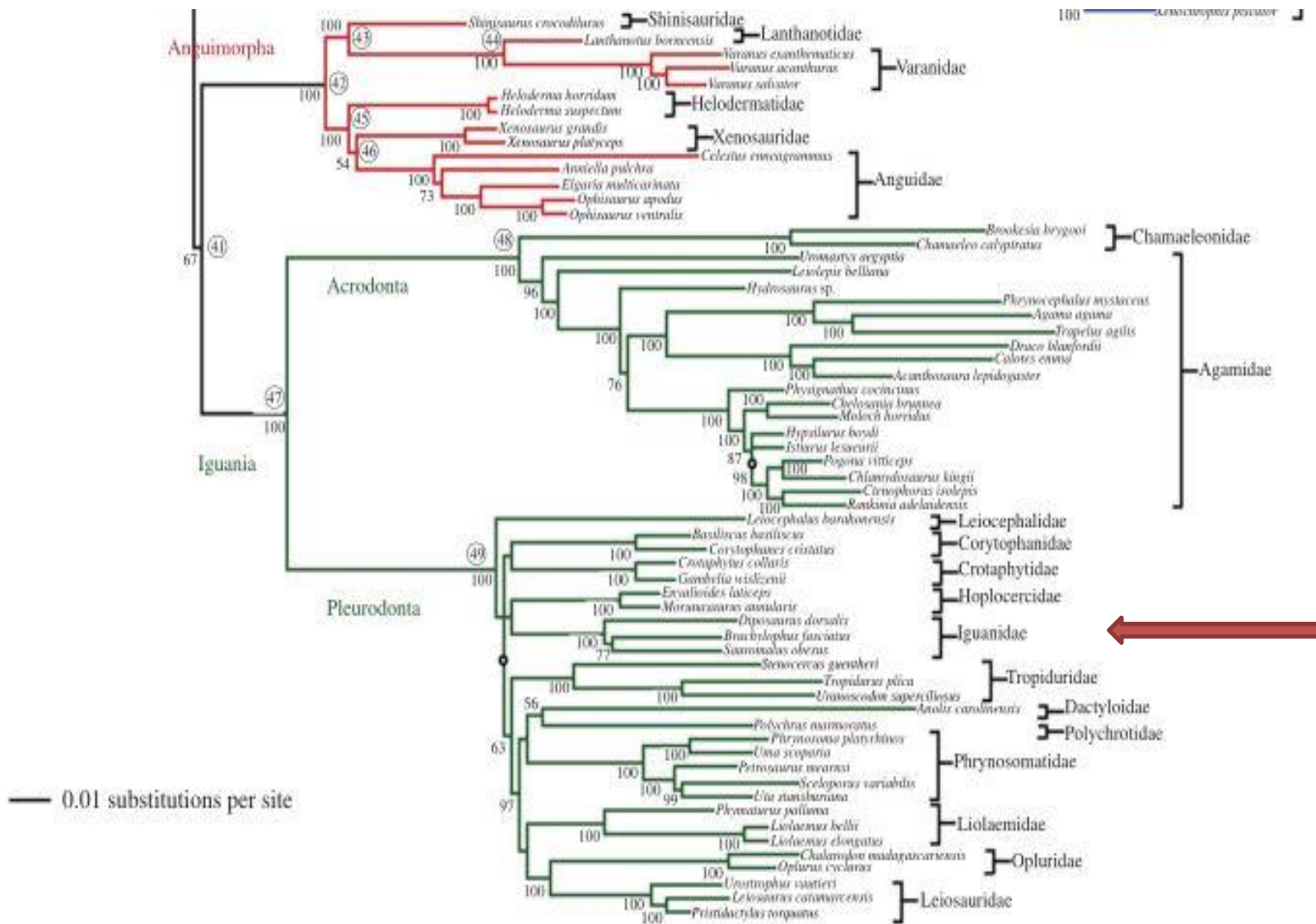
# Пример птиц и рептилий



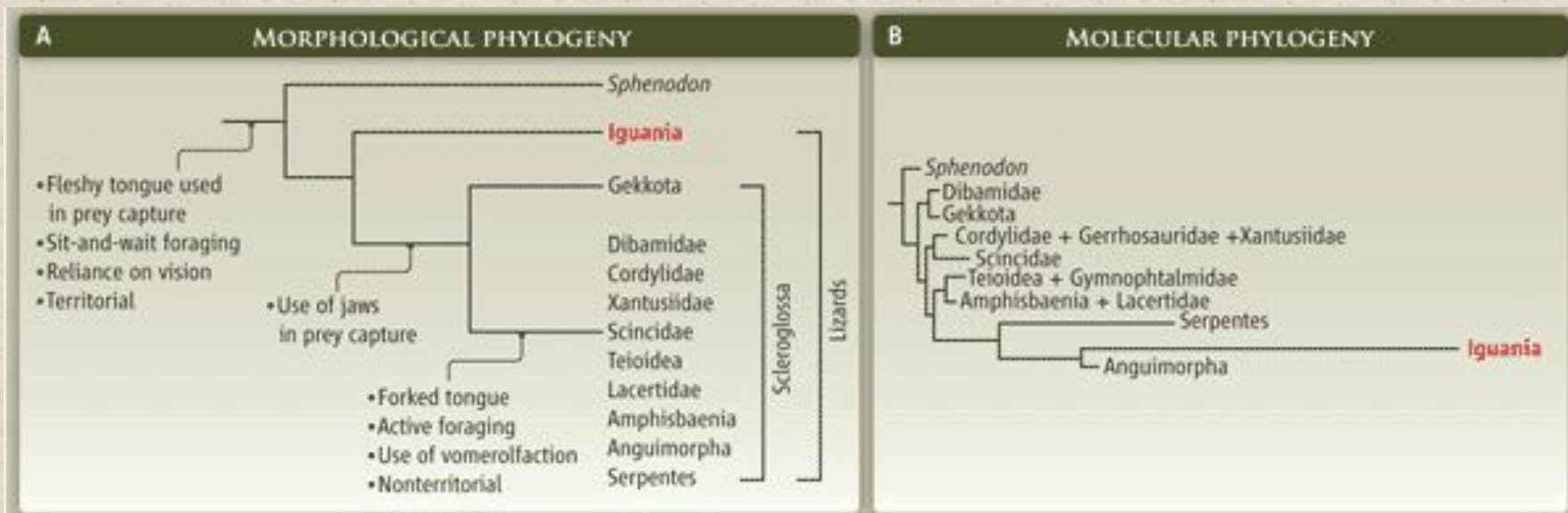
# Парафилия, полифилия и монофилия



# Кладограма



# «ИГУАНОВЫЙ КОНФЛИКТ»

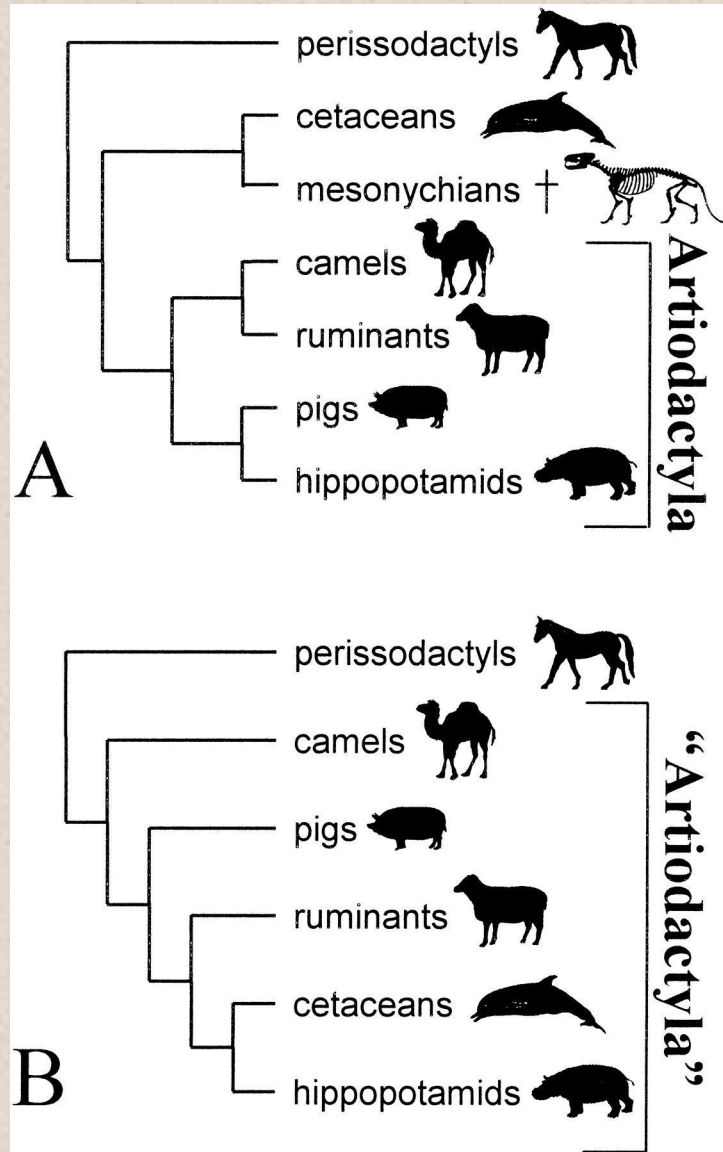


Два филогенетических дерева ящериц: *справа* — построенное по молекулярным данным, *слева* — по морфологическим признакам. Наиболее возмутительный конфликт этих деревьев относится к игуанообразным — они выделены *красным*. Изображение из обсуждаемой статьи в *Science*.

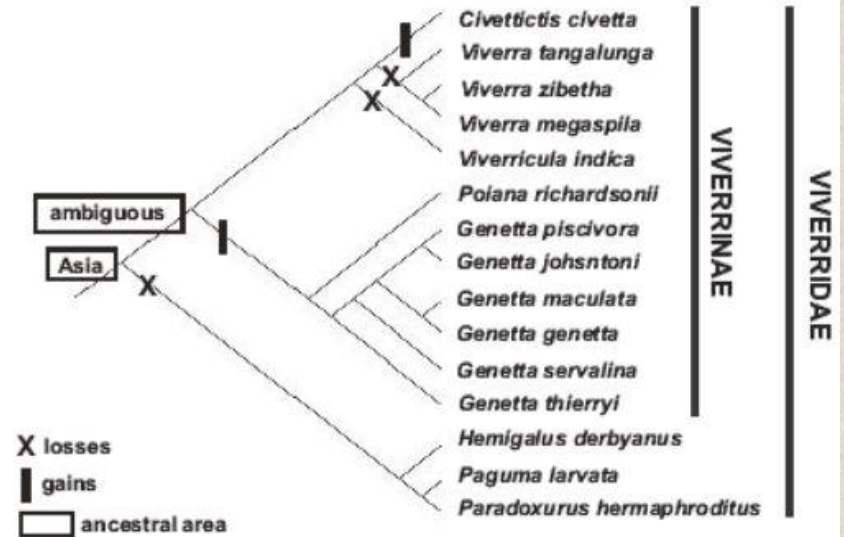
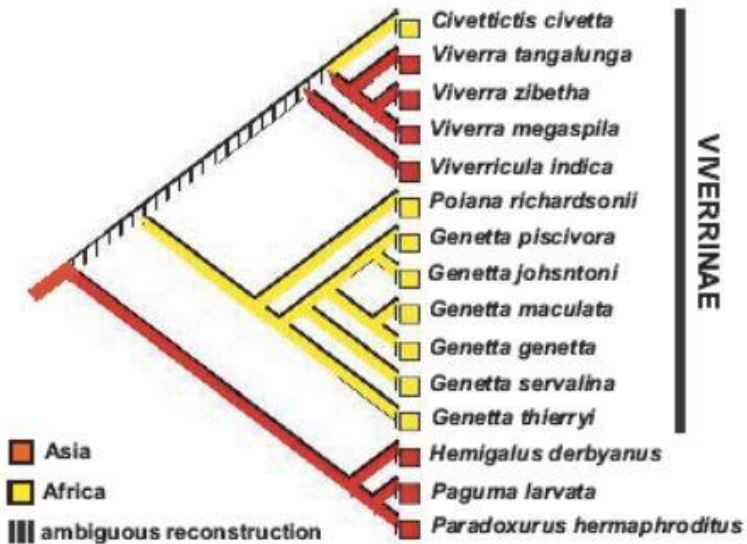




# Систематика китообразных



# 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  |
|--|---|--|
| <b>Монофилия Metazoa (с включением миксоспоридий)</b>  | 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. |
| <b>Гребневники представляют одну из ранних ветвей дерева Metazoa, не являющуюся сестринской ни Cnidaria, ни Bilateria</b>        | 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.   |
| <b>Принадлежность Trichoplax к Parahoxozoa (= Bilateria + Cnidaria + Placozoa) скорее, чем базальное положение среди Metazoa</b> | 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.  |
| <b>Принадлежность миксоспоридий к Metazoa</b>  | 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.  |
| <b>Принадлежность Buddenbrockia к миксоспоридиям (в составе класса Malacosporaea)</b>  | 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.  |

|  |  |   |
|--|--|---|
| <b>Обособленное положение в рамках или вне кишечнополостных <i>Polypodium hydriforme</i></b>               | 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.   |
| <b>Монофилия Bilateria (с включением "Mesozoa")</b>  | 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).   |
| <b>Немертины входят в состав Lophotrochozoa, и, по-видимому, наиболее родственны целомическим животным</b> | 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.  |
| <b>Kamptozoa входят в состав клады целомических Lophotrochozoa</b>   | 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.  |
| <b>Монофилия Pancrustacea (парафилия Atelocerata)</b>  | 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. |
| <b>Монофилия Hexapoda</b>  | 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   |
|--|---|---|
| <b>Дивергенция Bilateria на Protostomia и Deuterostomia, а не «высших» и «низших», «целомических» и «ацеломических»</b>                              | 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.   |
| <b>Принадлежность актинотрохных и трохофорных к Lophotrochozoa в составе первичноротых животных</b>  | 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) |
| <b>Плоские черви (без учета бескишечных) не являются ранней группой Bilateria, а входят в состав Lophotrochozoa либо кластеризуются с последними</b> | 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  |
| <b>Гнатостомулиды не являются ранней группой Bilateria, а входят в состав Lophotrochozoa либо кластеризуются с последними</b>                        | 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.   |
| <b>«Турбеллярии» являются парафилетической группой, а все «классы» Neodermata – единая монофилетическая группа.</b>                                  | 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.   |
| <b>Монофилия Syndermata</b>  | 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   |
|---|--|---|
| <b>Принадлежность Echiura, Clitellata и, предположительно, Sipunculida к "Polychaeta"</b> | 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. |
| <b>Принадлежность погонофор к аннелидам</b>   | 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.  |
| <b>Принадлежность щетинкочелюстных к Protostomia</b>                                      | 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.  |
| <b>Парафилия Articulata и монофилия Ecdysozoa</b>   | 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.     |
| <b>Полифилия "Cycloneuralia" (Nematoda и Gastrotricha)</b>                                | Брюхохресничные 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; брюхохресничным придавалось значение переходного звена между турбелляриями и нематодами.   |

| Клада, группа   | Комментарий  | Традиционный взгляд  |
|---|--|--|
| <b>Монофилия Myriapoda</b>                                | Монофилия Myriapoda (Chilopoda, Symphyla, Paucipoda, Diplopoda) обоснована.  | Высказывались различные мнения о парафилии многоножек относительно насекомых.  |
| <b>Принадлежность <i>Xenoturbella</i> к Deuterostomia</b> | 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.        |
| <b>Монофилия полухордовых и иглокожих</b>                 | 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. |
| <b>Монофилия оболочников и хордовых (без бесчерепных)</b> | Анализ мультигенных данных выявил более тесное родство хордовых с оболочниками, нежели ланцетником.  | Бесчерепные обычно считались группой, наиболее близкой к хордовым  |