УДК 575.86

Летопись и кладограмма

А.П. Расницын

Палеонтологический институт РАН, Москва
E-mail: rasnaa@mail.ru

Тест скрытых интервалов может быть полезен как мера соответствия кладограммы и палеонтологической летописи. Применение его (на материале перепончатокрылых насекомых) к данным традиционной, кладистической и молекулярной филогенетики дает осмысленные результаты и заслуживает дальнейшего опробования.

Ключевые слова: филетика, молекулярная филогения, кладизм, палеонтологическая летопись, перепончатокрылые насекомые.

Кладограммы, построенные для одного и того же набора таксонов с помощью разных филогенетических методов и по несовпадающим наборам признаков, часто и порой существенно отличаются друг от друга, и решить, какая из них лучше (ближе к неизвестной нам истинной системе родства), нелегко. Обычно авторы исходят из теоретических достоинств и недостатков разных методов, но их оценка определяется прежде всего исходными теоретическими позициями, выбор которых дискуссионен и на мой взгляд в значительной мере субъективен. Это в особенности справедливо по отношению к трем самым популярным нынешним методам филогенетики — традиционному (в рафинированном виде — филетическому), кладистическому и молекулярному (Расницын, 2002). Поэтому важно найти какой-то независимый критерий, который мог бы дать более объективную оценку результатам трех конкурирующих методов. Такой независимый критерий напрашивается сам собой — палеонтологическая летопись, и вопрос в том, как это сделать в количественном виде, какую выбрать метрику. Биологи нынче помешаны на цифре и качественному результату обычно не верят, поскольку считают его субъективным и не воспроизводимым. Такой количественный подход был недавно предложен (Rasnitsyn, 2000; русский перевод Расницын, 2005), но большого интереса пока не вызвал, по крайней мере в западной аудитории. В надежде на большую восприимчивость русскоязычных коллег к этой проблеме попытаюсь здесь продолжить анализ предлагаемого инструмента на новом материале.

В предыдущей публикации (Rasnitsyn, 2000) анализировались четыре кладистических и одна молекулярная кладограммы перепончатокрылых насекомых в сравнении с единственной традиционной (филетической). Палеонтология и филогения перепончатокрылых — предмет моих специальных исследований, а филетическая кладограмма отряда — в некотором смысле почти полувековой итог этой работы (Rasnitsyn, 2002). На сегодняшний день это, наверное, наиболее разработанная такая кладограмма перепончатокрылых. Поэтому и на этот раз она выступает как образец для сравнения, тем более что в предыдущем анализе она обнаружила несомненные преимущества перед другими кладограммами в смысле соответствия палеонтологическим данным. Учитывая такой результат, я отобрал для дальнейшего сравнения преимущественно новейшие молекулярные и комбинированные кладограммы (объединяющие морфологические и молекулярные данные), которые сейчас приобретают особую популярность.

Палеонтологическая летопись перепончатокрылых насекомых (отряд Vespida = Hymenoptera) выбрана для тестирования по следующим причинам. Неполная, как и любая летопись, она достаточно богата, чтобы представлять 51 из 54 современных семейств (рис. 1; надсемейство Chalcidoidea рассматривается как целое из-за отсутствия кладограммы его семейств; недавно описанное семейство Maamingidae (Early et al., 2001), не представленное в палеонтологической летописи, в кладограмму не включено). Из этого числа 39 семейств зарегистрированы в летописи с мезозоя (времени основных филогенетических событий в истории отряда), 21 семейство известно как вымершие (преимущественно в течение мезозоя).

Рис. 1 воспроизводит указанную кладограмму (Rasnitsyn, 2000, рис. 1) с дополнениями и уточнениями, оговоренными в подписях к нему. На следующих рисунках (рис. 2, б, 3, б, 4, в, 5, в, 6, б) для сравнения с альтернативными кладограммами используются ее фрагменты, включающие только те таксоны, которые представлены в альтернативных кладограммах. На рис. 2 и 3 с такими фрагментами сопоставляются молекулярные кладограммы (Dowton, Austin 1994; Dowton et al. 1997), уже рассматривавшиеся в предыдущей работе (Rasnitsyn 2000, рис. 6). Повторное их рассмотрение связано с тем, что здесь эти кладограммы анализируются порознь (раньше использовалось их объединение), и кроме того, сравнение делается по новой, более четкой и наглядной схеме. На рис. 4 и 5 аналогичным образом показаны новейшие молекулярные и комбинированные кладограммы, т.е. объединяющие молекулярные и морфологические данные (рис. 4 по Dowton, Austin, 2001; рис. 5 по Schulmeister, 2003). Для сравнения приводится также рис. 6 с кладограммой 6, а (Vilhelmsen, 2001), которая в несколько измененном виде была использована для построения одной из комбинированных кладограмм (рис. 5, б).

Преобразуя кладограмму в филогенетические древо, мы устанавливаем длину его междоузлий соответственно минимальному палеонтологически подтвержденному интервалу существования соответствующей ветви дендрограммы. В некоторых случаях мы вынуждены предполагать, что ветвь возникла раньше, чем это следует из палеонтологических данных, например, когда одна из двух сестринских групп в летописи фиксируется раньше другой или когда потомок датирован раньше предка. Эти гипотетические периоды скрытого существования группы были обозначены как скрытые интервалы (ghost ranges; Norrel, 1992). Если для некоего набора таксонов предложено более одной кладограммы, последние обычно различаются своей конфигурацией, включая объем скрытых интервалов. Представляется очевидным, что чем меньше этот объем, тем лучше кладограмма и палеонтологическая летопись согласуются между собой, и это оправдывает попытку сравнения и оценки конкурирующих кладограмм.

Можно оценивать скрытые интервалы в миллионах лет — суммарно за все время существования анализируемой группы, либо в процентах от суммарной длительности ветвей древа. Однако абсолютная длительность отрезков геохронологической шкалы остается предметом дискуссий и для неспециалиста полна ловушек и пробелов, так что ее корректное использование требует большого дополнительного объема работ. Если предлагаемый тест получит распространение, такое усложнение будет оправдано, а пока речь идет лишь о демонстрации работоспособности метода, достаточно более грубых оценок. Если и они окажутся информативными, появится смысл в их дальнейшем совершенствовании.

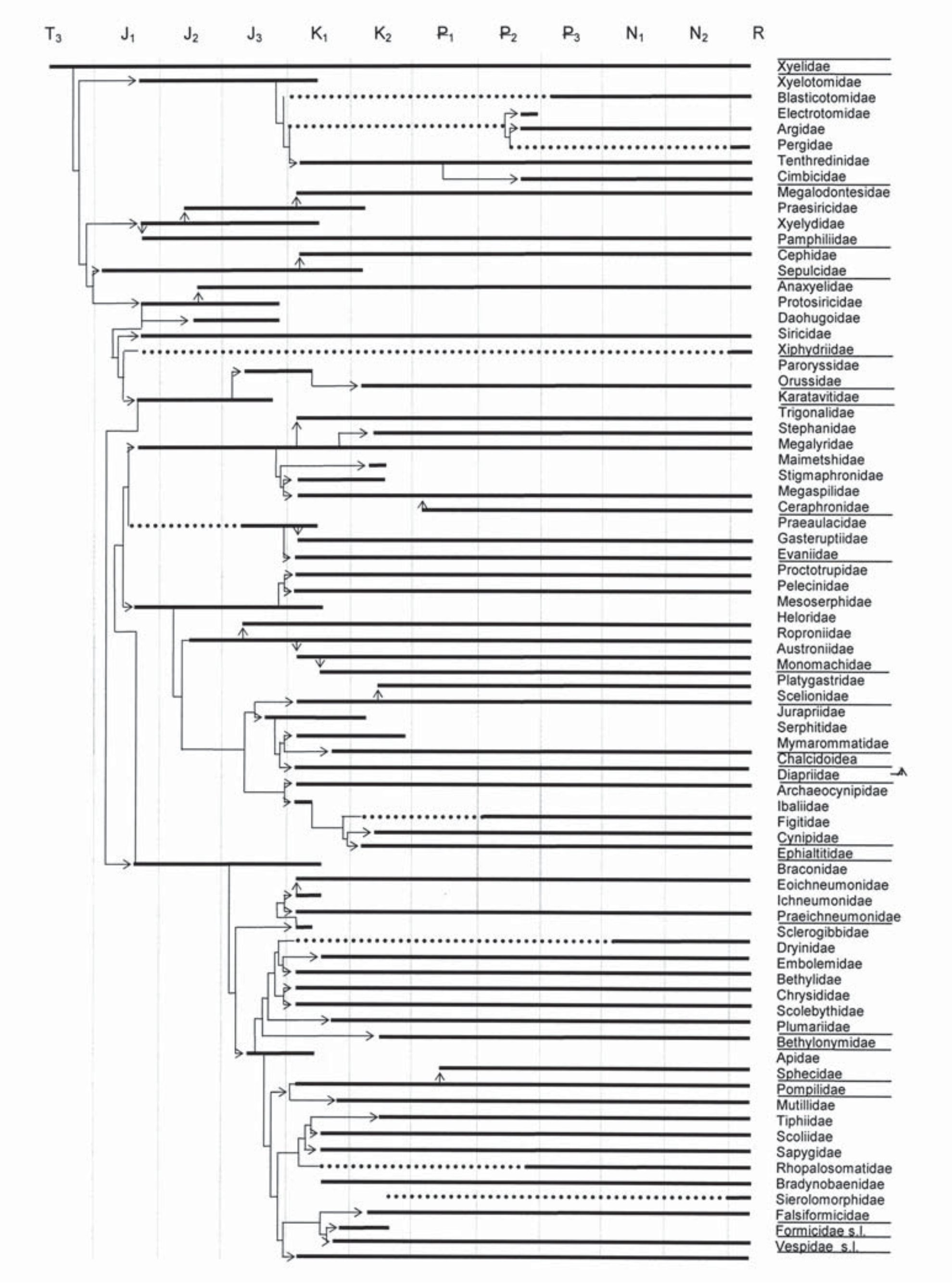

Рис. 1. Родственные связи перепончатокрылых насекомых и время существования их семейств (надсемейства в случае Chalcidoidea) (с изменениями, по Rasnitsyn, 2002). Толстые линии обозначают время существования, толстый пунктир — длинные скрытые интервалы существования семейств (ДСИ, подробнее см. в тексте), тонкие линии и стрелки — родственные связи. Периоды геохронологической шкалы: T — триас, J — юра, K — мел, P — палеоген, N — неоген, R —

современный (голоцен). Эпохи показаны подстрочными индексами: $_1$ — ранний (нижний), $_2$ — средний, $_3$ — поздний (верхний) (в кайнозое ₽_1 — палеоцен, ₽_2 — эоцен, ₽_3 — олигоцен, N_1 — миоцен, N_2 — плиоцен). Надсемейства разграничены горизонтальными линиями. Для удобства представления связей Diapriidae помещены вне своего надсемейства Proctotrupoidea и помечены сломанной стрелкой. Время существования некоторых таксонов изменено (по сравнению с Rasnitsyn, 2000) по следующим основаниям: присутствие Xyelotomidae в тоаре (Nel et al., 2004); присутствие семейства Daohugoidae (Rasnitsyn, Zhang, 2004), происхождение Parorysidae непосредственно от Karatavitidae и выделение последнего в особое надсемейство (Rasnitsyn et al., 2006), присутствие Stephanidae в туроне (Engel, Grimaldi, 2004), включение Cretevaniidae в Evaniidae (Basibuyuk et al., 2002), присутствие Jurapriidae в туроне (Rasnitsyn, Brothers, 2006), присутствие Pompilidae в конце альба (Grimaldi et al., 2002).

Использованная здесь простейшая метрика представлена в двух вариантах: как число *длинных скрытых интервалов* (ДСИ) в совпадающих частях сравниваемых кладограмм и как *суммарная длина* ДСИ в эпохах геохронологической шкалы. Длинным будем считать интервал, равный или превышающий две эпохи (два уровня сетки на рис. 1–6). Такие интервалы показаны на рисунках толстой пунктирной линией. Легко видеть, что, например, на рис. 1 таких интервалов 9, а их суммарная длина 35.

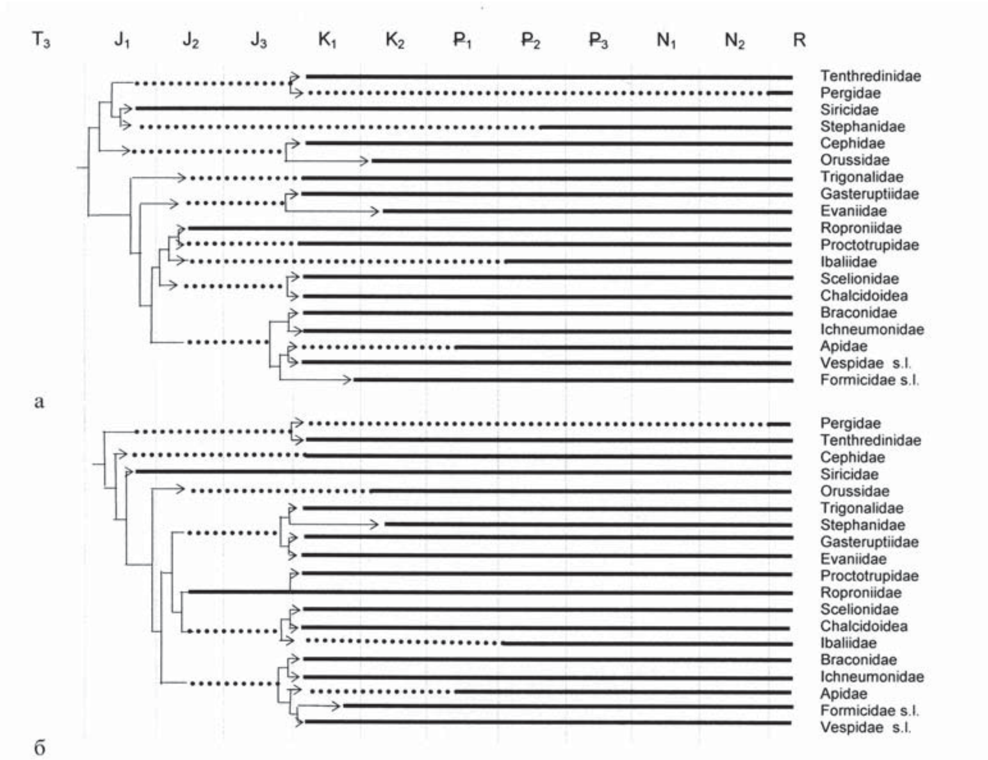

Рис. 2. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Dowton, Austin, 1994, fig. 3), оформленная аналогично рис. 1; б — соответствующий фрагмент рис. 1.

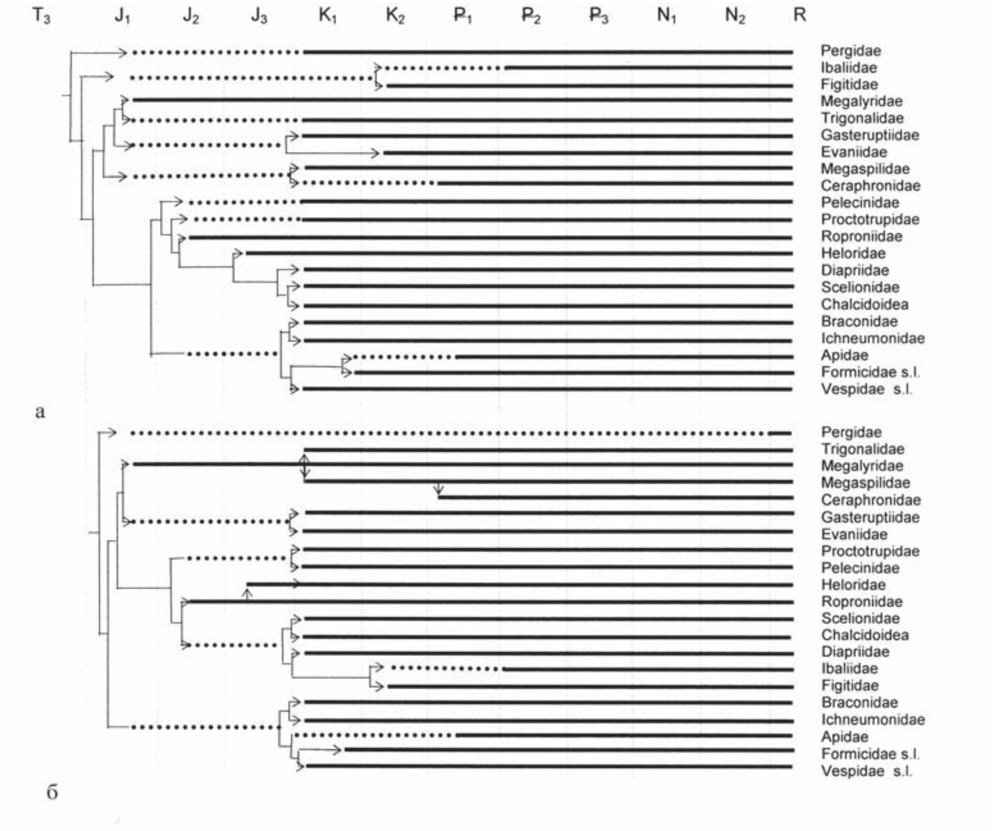

Рис. 3. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Dowton et al., 1997, fig. 2), оформленная аналогично рис. 1; б — соответствующий фрагмент рис. 1.

Результаты и обсуждение

Рис. 1–6 подтверждают значительные отличия между кладограммами по числу и длине длинных скрытых интервалов в соответствующих им дендрограммах, причем различия между кладограммами, построенными разными методами, оказываются довольно устойчивыми. Как уже отмечалось, наша кладограмма перепончатокрылых (рис. 1, 2, б, 3, б, 4, в, 5, в, 6, б) построена традиционным, филетическим способом («интуитивная кладограмма» по терминологии кладистов). Альтернативу ей составляют молекулярные (рис. 2, а–5, а), комбинированные (учитывающие как молекулярные, так и морфологические данные, рис. 4, б, 5, б) и морфологические (рис. 6, а) кладограммы, которые более или (многие молекулярные) менее последовательно используют кладистическую методологию, в том числе всегда — недопустимость предковых (парафилетических) таксонов.

Сравнение результирующих дендрограмм по числу и суммарной длине ДСИ устойчиво оказывается в пользу филетического подхода (табл. 1). Действительно, во всех случаях числитель, характеризующий число либо суммарную длину ДСИ молекулярной, морфологической или комбинированной кладограммы, заметно больше знаменателя, т.е. соответствующего значения для аналогичной филетической кладограммы. Исключение составляют две почти идентичные молекулярная и комбинированная кладограммы

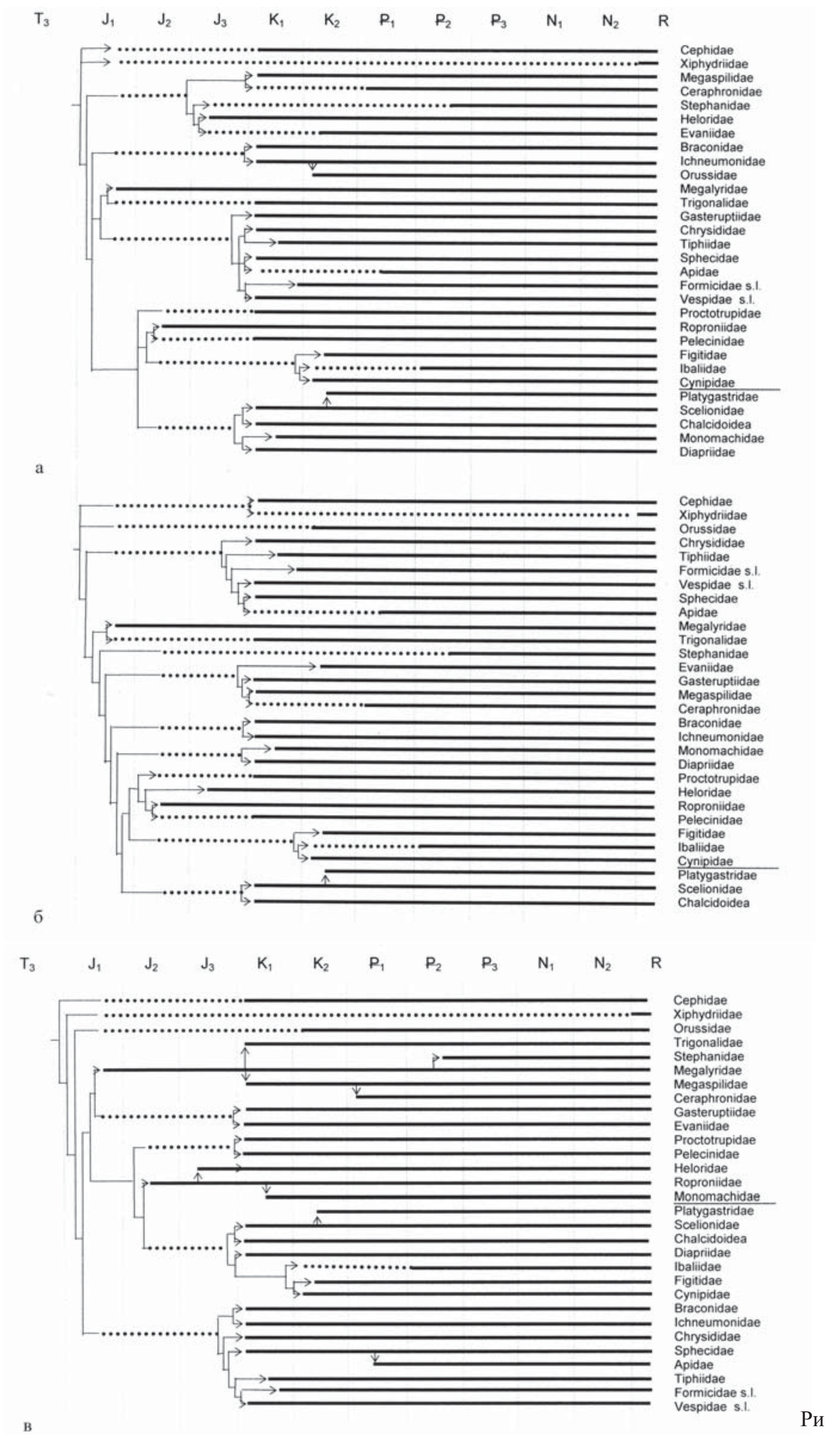
T_3 J_1 J_2 J_3 K_1 K_2 ₽$_1$ ₽$_2$ ₽$_3$ N_1 N_2 R
Cephidae
Xiphydriidae
Megaspilidae
Ceraphronidae
Stephanidae
Heloridae
Evaniidae
Braconidae
Ichneumonidae
Orussidae
Megalyridae
Trigonalidae
Gasteruptiidae
Chrysididae
Tiphiidae
Sphecidae
Apidae
Formicidae s.l.
Vespidae s.l.
Proctotrupidae
Roproniidae
Pelecinidae
Figitidae
Ibaliidae
Cynipidae
Platygastridae
Scelionidae
Chalcidoidea
Monomachidae
Diapriidae
а
Cephidae
Xiphydriidae
Orussidae
Chrysididae
Tiphiidae
Formicidae s.l.
Vespidae s.l.
Sphecidae
Apidae
Megalyridae
Trigonalidae
Stephanidae
Evaniidae
Gasteruptiidae
Megaspilidae
Ceraphronidae
Braconidae
Ichneumonidae
Monomachidae
Diapriidae
Proctotrupidae
Heloridae
Roproniidae
Pelecinidae
Figitidae
Ibaliidae
Cynipidae
Platygastridae
Scelionidae
Chalcidoidea
б
T_3 J_1 J_2 J_3 K_1 K_2 ₽$_1$ ₽$_2$ ₽$_3$ N_1 N_2 R
Cephidae
Xiphydriidae
Orussidae
Trigonalidae
Stephanidae
Megalyridae
Megaspilidae
Ceraphronidae
Gasteruptiidae
Evaniidae
Proctotrupidae
Pelecinidae
Heloridae
Roproniidae
Monomachidae
Platygastridae
Scelionidae
Chalcidoidea
Diapriidae
Ibaliidae
Figitidae
Cynipidae
Braconidae
Ichneumonidae
Chrysididae
Sphecidae
Apidae
Tiphiidae
Formicidae s.l.
Vespidae s.l.
в

Рис. 4.

Рис. 4. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Dowton, Austin, 2001, fig. 2), оформленная аналогично рис. 1; б — комбинированная кладограмма (id., fig. 8); в — соответствующий фрагмент рис. 1.

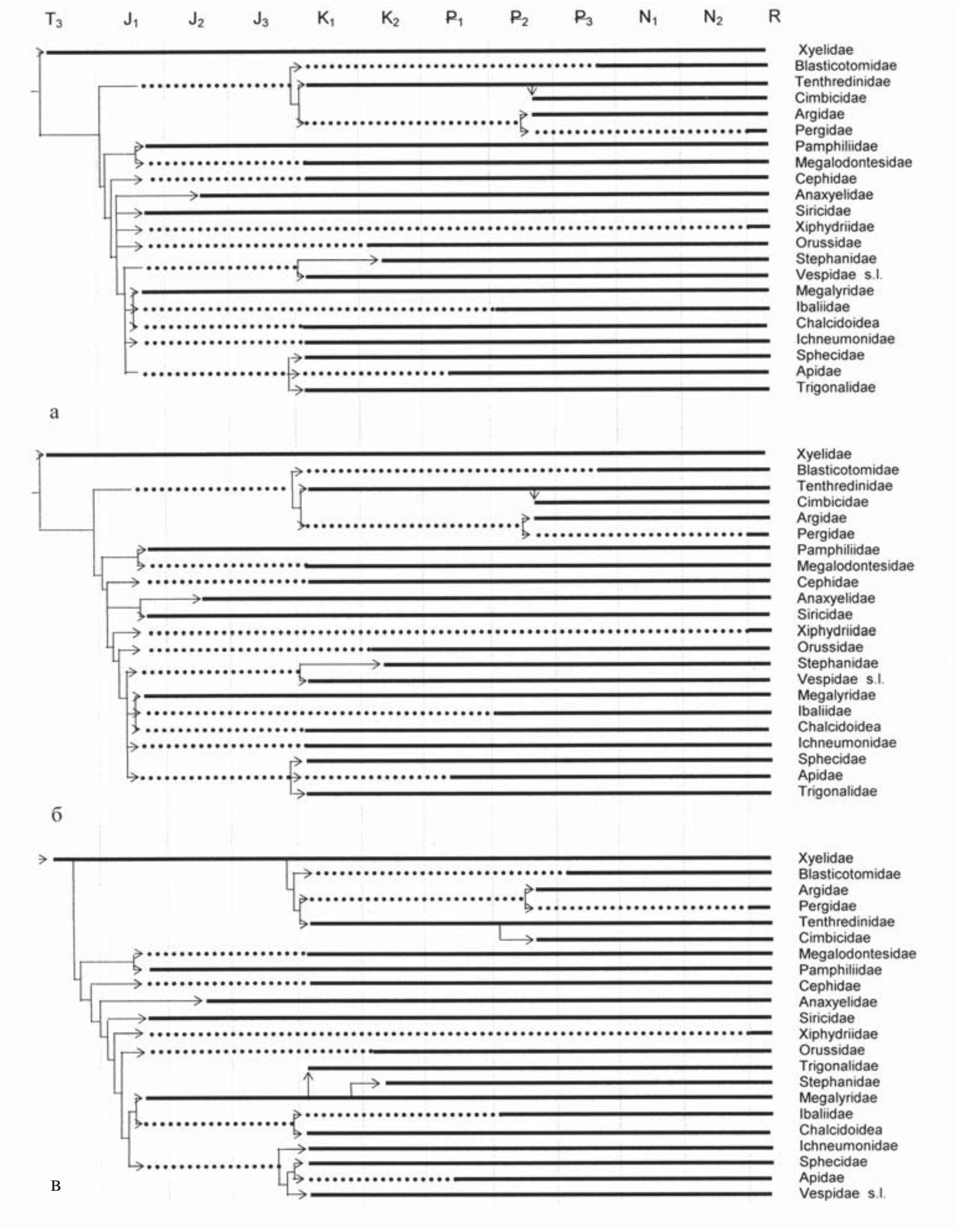

Рис. 5. Кладограммы перепончатокрылых: а — молекулярная (Schulmeister, 2003, fig. 1), оформленная аналогично рис. 1; б — комбинированная кладограмма (id., fig. 2); в — соответствующий фрагмент рис. 1.

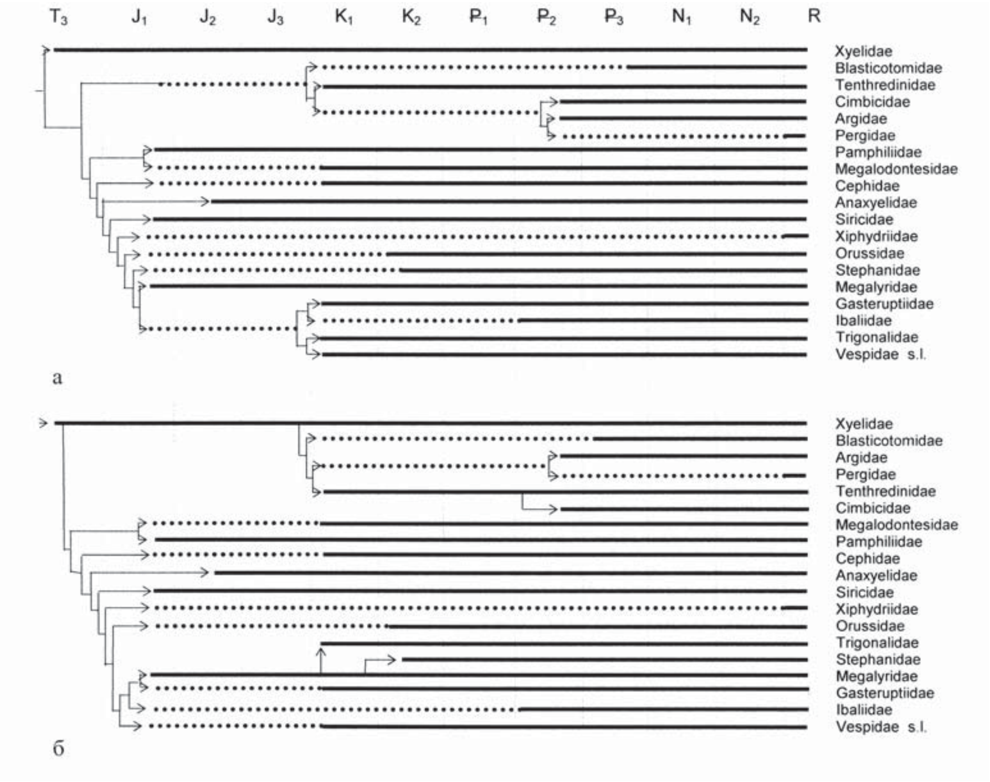

Рис. 6. Кладограммы перепончатокрылых: а — морфологическая (Vilhelmsen, 2001, fig. 11), оформленная аналогично рис. 1; б — соответствующий фрагмент рис. 1.

(рис. 5, а и 5, б), у которых суммарная длина ДСИ практически такая же, что и у филетической (рис. 5, в). Во всех остальных случаях наблюдается более или менее значительная разница в пользу филетических кладограмм.

Сравнение молекулярного метода с комбинированным и морфологическим не обнаруживает устойчивых различий, возможно, из-за более ограниченного материала для сравнения. Удается сравнить лишь кладограммы, изображенные на рис. 4, 5 и отчасти 6. Кладограммы 4, а и 4, б практически одинаковы по нашим критериям (соответственно 15/16 и 39/43 для числа и суммарной длины ДСИ), а кладограммы 5, а и 5, б просто идентичны (14/14 и 45/45). Использовать для сравнения морфологическую кладограмму 6а, идентичную по составу большей части включенных таксонов, можно лишь удалив

Таблица 1. Сравнение кладограмм по числу и суммарной длине длинных скрытых интервалов (ДСИ)

Метод	молекулярный				комбинированный		морфологический
кладограммы (рис.)	2а/2б	3а/3б	4а/4в	5а/5в	4б/4в	5б/5в	6а/6б
число ДСИ	11/9	11/7	15/8	14/11	16/8	14/11	11/10
длина ДСИ	34/26	23/21	39/24	45/46	43/24	45/46	38/36

несовпадающие таксоны. Для простоты, чтобы ничего не менять в остающейся части дендрограммы, достаточно убрать всех высших перепончатокрылых (семейства, на рисунках расположенные ниже Orussidae), кроме Megalyridae. Тогда на рис. 5, а, 5, б и 6, а число ДСИ уменьшится соответственно до 8, 8 и 8, а их суммарная длина до 30, 30 и 30, т.е. оказывается молекулярный метод в этом плане ничего здесь не добавил к морфологическому. Таким образом, на нынешнем уровне развития молекулярного метода, как он до сих пор применялся к перепончатокрылым, все обнаруживаемые различия в результатах зависят, по-видимому, только от специфики филетического и кладистического подходов независимо от характера используемых признаков.

Заключение

Я отдаю себе отчет в том, что материал, которым я располагаю и пользуюсь, невелик и недостаточен для заключения о перспективах тех таксономических методов, о которых шла речь. Это всего лишь модельный материал, который все же позволяет заключить, что предложенный количественный (пока скорее полуколичественный) критерий сравнения кладограмм работоспособен и заслуживает опробования на более широком материале. Однако при дальнейшем его опробовании следует иметь в виду возможные перспективные области применения теста скрытых интервалов. Дело в том, что по своей сути он имеет самое прямое отношение к нынешней коллизии в области таксономии и филогенетики, к спорам о сравнительной оценке традиционного, кладистического и молекулярного методов филогенетики и систематики (Расницын, 2002). Кладистика и молекулярная филогенетика созданы для прямого, как заявляют их сторонники, суждения о генеалогической истории (последовательности дивергенций) органического мира. Существует и другой более или менее непосредственный способ изучения истории органического разнообразия — палеонтология. Конечно, палеонтологическая летопись неполна, но другой летописи у нас нет, и ее неполнота не является ни всеобъемлющей, ни недоступной пониманию и оценке (Zherikhin, 2002). Поэтому любой метод, претендующий на реконструкцию истории органического мира, должен давать результаты, сопоставимые с палеонтологической летописью. В разумных пределах корреляция с летописью может рассматриваться как критерий правдоподобности этих результатов, критерий эффективности того или иного метода в деле реконструкции соответствующего аспекта истории.

В частности, предлагаемый здесь тест или его более совершенные аналоги могут помочь в разрешении нынешней скандальной ситуации, когда молекулярные методы указывают на единство групп, которые по другим признакам не имеют ничего или почти ничего общего (знаменитые афротерии, объединение многоножек и хелицеровых и т. п.). Применение к этим случаям теста скрытых интервалов или чего-то подобного может прояснить вопрос, в действительности чрезвычайно важный. Ведь если афротерии и Myriachela монофилетичны, но не обладают существенным сходством по обычным признакам, значит, сходство может ничего не говорить об истории, и нынешнее общепринятое требование монофилетичности таксона может оказаться необоснованным, т.е. излишним. Если таксоны системы не обнаруживают никакого сходства, кроме сходства происхождения, кому нужна такая система (Расницын, 2002)? Другими словами, здесь затронут коренной вопрос современной философии таксономии, и предлагаемый тест может приблизить нас к его разрешению. В самом деле, палеонтология млекопитающих хорошо изучена, систематика и филогения — тем более, поэтому данные по числу и длине скрытых интервалов существования разных ветвей Mammalia в рамках разных филогенетических гипотез (афротерии vs. традиционная схема) должны быть существенно более надежны, чем в нашем случае, а результат их сравнения — более убедителен.

Я благодарен С.В. Рожнову за предложение участвовать в сборнике к юбилею А.Ю. Розанова. Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы. Подпрограмма II».

Литература

Расницын А.П. 2002. Процесс эволюции и методология систематики // Труды Русск. энтомол. о-ва. Т. 73. СПб. 107 с.

Расницын А.П. 2005. Сравнение кладограмм по их соответствию ископаемой летописи: метод скрытых интервалов // Избранные труды по эволюционной биологии. М.: КМК. С. 185–193.

Basibuyuk H.H., Rasnitsyn A.P., Fitton M.G., Quicke D.L.J. 2002. The limits of the family Evaniidae (Insecta: Hymenoptera) and a new genus from Lebanese amber // Insect Syst Evol. Vol. 33. P. 23–34.

Dowton M., Austin A.D. 1994. Molecular phylogeny of the insect order Hymenoptera: Apocritan relationships // Proc. Natl Acad. Sci. USA. Vol. 91. P. 9911–9915.

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. Linnean Soc. Vol. 74. P. 87–111.

Dowton M., Austin A.D., Dillon N., Bartowsky E. 1997. Molecular phylogeny of the apocritan wasps: the Proctotrupomorpha and Evaniomorpha // Syst. Ent. Vol. 22. P. 245–255.

Early J.W., Masner L., Naumann I.D., Austin A.D. 2001. Maamingidae, a new family of proctotrupoid wasp (Insecta: Hymenoptera) from New Zealand // Invertebrate Taxonomy. Vol. 15. P. 341–352.

Engel M.S., Grimaldi D. A. 2004. The first Mesozoic stephanid wasp (Hymenoptera: Stephanidae) // J. Paleontol. Vol. 78. P. 1192–1197.

Grimaldi D.A., Engel M.S., Nascimbene P.C. 2002. Fossiliferous Cretaceous amber from Myanmar (Burma): its rediscovery, biotic diversity, and paleontological significans // Amer. Mus. Novit. No. 3361. P. 1–71.

Nel A., Petrulevicius J.F., Henrotay M. 2004. New Early Jurassic sawflies from Luxembourg: the oldest record of Tenthredinoidea (Hymenoptera: «Symphyta») // Acta palaeontol. pol. Vol. 49. P. 283–288.

Norrel M.A. 1992. Taxic origin and temporal diversity: the effect of phylogeny // M.J. Novacek, Q.D. Wheeler (eds.). Extinction and phylogeny. N. Y.: Columbia Univ. Press. P. 89–118.

Rasnitsyn A.P. 2000. Testing cladograms by fossil record: the ghost range test // Contributions to Zoology. Vol. 69. P. 251-258.

Rasnitsyn A.P. 2002. Superorder Vespidea Laicharting, 1781. Order Hymenoptera Linne, 1758 // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke, eds. History of insects. Dodrecht etc.: Kluwer Acad. Publ. P. 242-254.

Rasnitsyn A.P., Ansorge J., Zhang H. 2006, in press. Ancestry of the orussoid wasps, with description of three new genera and species of Karatavitidae (Hymenoptera = Vespida: Karatavitoidea stat. nov.) // Insect Syst. Evol. Vol. 36.

Rasnitsyn A.P., Brothers D.J. 2006. in press. Extending ancestry: two new hymenopteran fossils from the mid-Cretaceous of southern Africa (Hymenoptera: ?Jurapriidae, Evaniidae) // Afr. Invertebrates. Vol. 47.

Rasnitsyn A.P., Zhang H. 2004. A new family, Daohugoidae fam. n., of siricomorph hymenopteran (Hymenoptera = Vespida) from the Middle Jurassic of Daohugou in Inner Mongolia (China) // Труды Русск. энтомол. о-ва. Т. 75. № 1. С. 12–16.

Schulmeister S. 2003. Simultaneous analysis of basal Hymenoptera (Insecta): introducing robust-choice sensitivity analysis // Biol. J. Linnean Soc. Vol. 79. P. 245–275.

Vilhelmsen L. 2001. Phylogeny and classification of the extant basal lineages of the Hymenoptera. Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 131. P. 393–442.

Zherikhin V.V. 2002. Pattern in insect burial and conservation // A.P. Rasnitsyn, D.L.J. Quicke, eds. History of insects. Dordrecht etc.: Kluwer Acad. Publ. P. 17–63.