

УДК 582.682.1 (57.065)

К.С. Байков
С.В. Соловьев

K.S. Baikov
S.V. Solovyev

**ЭКСПЕРТНАЯ ОЦЕНКА ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ СХЕМ РАСТЕНИЙ
(НА ПРИМЕРЕ МОЛОЧАЕВ ИЗ СЕКЦИИ *ESULA* УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА)**

**EXPERT ESTIMATION OF PHYLOGENETIC SCHEME OF PLANTS
(ON THE EXAMPLE OF SPURGES FROM SECTION *ESULA* DISTRIBUTED IN URAL REGION)**

Рассмотрены методические вопросы экспертной оценки филогенетических схем растений и их реализация на примере анализа эволюционно-морфологических связей в группе близкородственных видов рода *Euphorbia* L. из секции *Esula* Dumort., распространенных в Уральском регионе. Впервые для молочаев Уральского региона построена эволюционная схема по алгоритму SYNAP согласно выбранному эволюционному сценарию, в котором приоритет отдан возникновению новых признаков. Сформулирована гипотеза, согласно которой полиморфизм, помноженный на комбинаторность признаков, суть эволюционная перспектива таксона.

Экспертная оценка филогенетических схем – важнейший этап работы по установлению родственных связей живых организмов. Без неё филогенетический анализ теряет свой биологический смысл и превращается в манипуляцию признаками. Такая манипуляция не имеет ничего общего с научным поиском истины, основанным на строго обоснованных фактах и аргументах.

Внешнее (топологическое) правдоподобие филогенетической схемы можно рассматривать как аппроксимацию к истине, но само по себе это ещё не решение научного вопроса: внешне правдоподобных схем можно получить достаточно много, однако затем необходимо выбрать лучшую из них.

Начиная с классических работ А. Энглера (Engler, Gilg, 1924; и др.), эволюционная морфология растений базируется на кодексе примитивности-продвинутой морфологических признаков и концепции исходной (предковой) группы. Эти два вопроса тесно связаны между собой, поскольку признаки предковой группы по определению становятся примитивными. Явление гетеробатмии (или гетерохронии) не меняет принципиально эту схему рассуждений, поскольку применяется к специализированным группам, но не к исходным (предковым).

Признание монофилетичности цветковых растений, их происхождение от единой предковой группы, сходной с многоплодниковыми (магнолиевые и лютиковые), создает непреодолимые препятствия для морфо-функциональных выведений из них ветроопыляемых древесных форм (буковые, березовые и др.) или, например, злаков.

Концепция предковой группы предполагает выбор такого современного таксона, который бы характеризовался максимальным числом примитивных состояний морфологических признаков. В современной филогенетической систематике кладистического характера (Павлинов, 2005) такой таксон принято называть внешней группой. Таким образом, современная филогенетика рассматривает явление гетеробатмии для всего исследуемого отрезка эволюции линии развития группы, т.е. как для специализированных групп, так и для исходной (или внешней) группы.

В результате причинно-следственная аргументация эволюционной морфологии приобретает свойство замкнутого круга: признак первичен, если встречается у примитивного таксона, а таксон примитивен, если характеризуется набором первичных признаков. Преодолеть этот логический парадокс можно тестированием (верификацией) частных эволюционных гипотез (Байков, 2008). Для этого существует несколько алгоритмов, один из них – метод филогенетического анализа SYNAP (Байков, 1996, 1999, 2004) и соответствующая компьютерная программа (Baikov, Zverev, 2000). В качестве примера для рассмотрения возможностей выхода из такого замкнутого круга аргументации выбраны молочаи из секции *Esula* Dumort. подрода *Esula* Pers., распространенные в Уральском регионе.

Род *Euphorbia* L. во флоре Уральского региона насчитывает 24 вида, принадлежащих к двум подродам и шести секциям. Секция *Esula* Dumort. наиболее представительная, во флоре Уральского региона она насчитывает 17 видов, что составляет 71% от общего числа видов рода. Все они принадлежат типовой подсекции *Esula*, восьми видовым рядам: *Latifoliae* Baikov, *Lucidae* Prokh., *Esulae* Prokh., *Virgatae* Prokh.,

Leptocaula Geltm., *Subcordatae* Baikov, *Caesiae* Geltm. и *Andrahnoides* Prokh.

В данном исследовании в качестве рабочей гипотезы принята точка зрения о том, что во флоре Уральского региона наиболее примитивные виды секции *Esula* – это *E. lucida* Waldst. et Kit. и *E. agraria* Vieb. (ряд *Lucidae*). Они имеют наибольшее число примитивных состояний морфологических признаков, что позволило отнести их к гипотетически предковым видам. Европейский вид *E. lucida* имеет на территории исследования островное местонахождение на юге Тюменской области. *E. agraria* распространен в Крыму, на Кавказе и в Малой Азии, в пределах Уральского региона заходит на территорию Республики Башкортостан. Взрослые растения этих двух видов превышают в высоту 40 см, имеют широкие срединные листья, нередко расширенные в основании листовой пластинки. При этом *E. lucida* тяготеет к болотистым и переувлажненным луговым местам, а *E. agraria* – к степным.

Другие виды секции *Esula* характеризуются значительным полиморфизмом признаков и высокой экологической пластичностью, что может свидетельствовать об их относительной эволюционной молодости (Гельтман, 1996; Байков, 2007).

Для оценки направлений эволюционно-морфологических преобразований в данной группе видов был применен метод филогенетического анализа SYNAP (цит. соч.) и соответствующая компьютерная программа.

Метод SYNAP предполагает на начальном этапе выявление и описание элементарных эволюционных векторов, характеризующих направление эволюционно-морфологических преобразований в группе молочаев Уральского региона, принадлежащих к секции *Esula*. Подобная процедура была выполнена ранее для молочаев Северной Азии (Байков, 2006).

Каждый элементарный эволюционный вектор представляет собой пару соседних признаков (или состояний признака), связанных отношением исходный – новый. Следовательно, с помощью вектор-признаков могут быть описаны направления эволюционно-морфологических преобразований в исследуемой группе (Байков, 2004), а толчком для наступления каждого такого преобразования является филогенетический сигнал (Павлинов, 2005), которым в большинстве случаев может быть смена типичных для того или иного вида условий обитания. Важно понимать, что набор вектор-признаков отражает наиболее существенные события филогенетической истории данной группы (Байков, 2008).

Для молочаев Уральского региона из секции *Esula* были составлены 22 вектор-признаков. Этапы эволюционно-морфологических преобразований могут быть соотнесены с последовательностью филогенетических событий, хотя эту связь не следует трактовать изоморфно.

В результате выполненного анализа впервые для Уральского региона получена схема эволюционно-морфологических преобразований молочаев из секции *Esula*. В основании схемы располагается группа видов, имеющих наибольшее количество примитивных признаков – это представители ряда *Lucidae* (*E. lucida* и *E. agraria*). В непосредственной близости к этому ряду, но обособленно располагается пара видов – *E. pseudagraria* и *E. borodinii* (ряд *Latifoliae*). На основании полученных данных целесообразно перенести *E. pseudagraria*, ранее относимый к ряду *Caesiae* (Гельтман, 2001), в ряд *Latifoliae*, к которому относится *E. borodinii* (Байков, 2007).

Ряды *Virgatae* и *Esulae* формируют центральную часть эволюционно-морфологической схемы: они тесно связаны между собой и обеспечивают постепенный переход от более примитивных рядов *Lucidae* и *Latifoliae* к более продвинутым рядам *Leptocaula*, *Subcordatae*, *Caesiae* и *Andrahnoides*.

Виды ряда *Virgatae* менее продвинуты в эволюционном плане, чем виды ряда *Esulae*. Наиболее продвинутые виды последнего ряда (*E. borealis* и *E. korschinskyi*) образуют дихотомию по признаку опушения. Необходимо отметить, что после этой точки ветвления все виды в высоту не превышают 40 см. *E. borealis* продолжает линию развития видов без опушения, к которой в последствии присоединяется *E. undulata* (ряд *Andrahnoides*). *E. korschinskyi* формирует основание группы, виды которой имеют опушение.

Благодаря наличию узких (2–4 мм шир.) листьев, четко обособляется группа рядов *Subcordatae*, *Caesiae* и *Leptocaula*. Наиболее тесно связаны между собой представители рядов *Subcordatae* (*E. rossica*) и *Caesiae* (*E. caesia*). Несколько обособленное положение занимает группа наиболее продвинутых видов из ряда *Leptocaula* (*E. cyparissias*, *E. microcarpa* и *E. leptocaula*).

В результате проведенного анализа эволюционно-морфологических связей в группе близкородственных видов молочаев, относящихся к секции *Esula*, были показаны и подтверждены границы видовых рядов изучаемой секции, за исключением предлагаемого нами переноса *E. pseudagraria* из ряда *Caesiae* в ряд *Latifoliae*.

Любая таксономическая группа растений независимо от ранга и объема характеризуется одновременно и примитивными, и продвинутыми признаками. Нет такого рода или семейства, все признаки которого можно было бы рассматривать как примитивные. С другой стороны, нет такого рода или семейства, все признаки которого мы бы признали продвинутыми. Действительно, есть ряд высоко специализированных таксонов, у которых доля продвинутых признаков высока, и в пределе можно было бы ожидать 100%-ной специализации такой группы. Однако на деле этого не происходит, поскольку процесс специализации как морфо-функциональной перестройки организма для лучшего соответствия действию внешних и внутренних факторов постоянно сопровождается обратным процессом – деспециализацией. Происходит это, в частности, потому, что снимается нагрузка одних внешних факторов и нужно быть готовым к приспособлению к другому спектру условий. Сама по себе такая готовность таксона к изменению условий внешней среды (и здесь особую роль играют биотические факторы) во многом зависит от уровня пластичности группы, которая у мало специализированных форм выше, чем у высоко специализированных. Следовательно, для каждого таксона мы можем считать возможным оценить интервал значений, определяющих степень их специализации. Понятие это подчиняется принципу относительности, поскольку масштабирование признаков будет влиять на такие расчеты.

Сохранение полиморфных состояний признака – еще одно слагаемое так называемого «запаса прочности» таксона. Оно особенно характерно для молодых групп и таксонов, в чьем генезисе активно проявляются процессы гибридизации. **Полиморфизм, помноженный на комбинаторность признаков, суть эволюционная перспектива таксона.** Выяснение филогенетических связей и экспертная оценка филогенетических схем для таких групп – крайне сложная задача, решение которой должно быть обязательно подкреплено молекулярно-генетическими исследованиями и тонким хорологическим анализом (см., например, Шанцер, Кутлунина, 2010; Шанцер, 2011). Единый рецепт такой оценки отсутствует, но уже сформировался набор аргументаций и частных решений, позволяющий установить характер филогенетических связей и далее выйти на серию конкретных филогенетических гипотез.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ и Президиума РАН.

ЛИТЕРАТУРА

- Байков К.С.** SYNAP — новый алгоритм филогенетических построений // Журнал общей биологии, 1996. – Т. 57, № 2. – С. 165–176.
- Байков К.С.** Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. – Новосибирск, 1999. – 95 с.
- Байков К.С.** Разработка дивергентно-параллельной модели филогенеза полиморфного таксона, основанной на наследовании новых признаков // Сиб. экол. журн., 2004. – № 5. – С. 653–664.
- Байков К.С.** Моделирование филогенетических связей близкородственных видов на примере молочаев (*Euphorbia* L.) Северной Азии из секции *Esula* // Биоразнообразие и динамика экосистем: компьютерные технологии и моделирование. – Новосибирск, 2006. – С. 97–104.
- Байков К.С.** Молочай Северной Азии. – Новосибирск: Наука, 2007. – 362 с.
- Байков К.С.** Эволюционная морфология растений: замкнутый круг аргументации (на примере молочаев Северной Азии из секции *Esula*) // Современные проблемы морфологии и репродуктивной биологии семенных растений. – Ульяновск, 2008. – С. 15–21.
- Гельтман Д.В.** Сем. Euphorbiaceae Juss. – Молочайные // Флора Восточной Европы. – СПб., 1996. – Т. 9. – С. 256–287.
- Гельтман Д.В.** Об объеме секции *Esula* Dumort. рода *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) и ее подсекциях // Новости сист. высш. раст., 2001. – Т. 33. – С. 151–163.
- Павлинов И.Я.** Введение в современную филогенетику. – М.: Тов. науч. изд. КМК, 2005. – 391 с.
- Хан И.В.** Моделирование основных направлений морфологических преобразований соцветий молочаев (*Euphorbia* L.) внутротропической Азии с помощью метода SYNAP // Сиб. бот. вестник: электр. журнал, 2006. – Т. 1, вып. 1. – С. 87–91.
- Шанцер И.А.** Гибридизация, полиморфизм и филогенетические отношения видов рода *Rosa* L.: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Москва, 2011. – 41 с.
- Шанцер И.А., Кутлунина Н.А.** Межвидовая гибридизация у шиповников (*Rosa* L.) секции *Caninae* DC. // Изв. РАН. Сер. биол., 2010. – № 5. – С. 564–573.
- Vaikov K.S., Zverev A.A.** A new version of SYNAP computer program for logical modeling of phylogeny // Proceedings of the Second Internat. conf. on Bioinformatics of Genome Regulation and Structure. Vol. 2. – Novosibirsk, 2000. – P. 115–117.

Engler A., Gilg E. Syllabus der Pflanzenfamilien. – Berlin, 1924.

SUMMARY

Methodic questions in expert evaluation of phylogenetic scheme and its realization on the example of evolutionary-morphological analysis of intraspecies relations in the *Esula* section of *Euphorbia* genus from Ural region are considered. For the first time the scheme of evolutionary-morphological relations for the spurges of Ural region is constructed using SYNAP method and the scenario with priority of new characters origin. The hypothesis is proposed that polymorphism increased in combinatority of characters produces evolutionary prospect of taxa.