

УДК 57.063;57.065;598.2

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ГЕМИПАЗИИ В КЛАДИСТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ФИЛОГЕНИИ (НА ПРИМЕРЕ ПТИЦ)

© 2011 г. Н. В. Зеленков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва 117997, Россия

e-mail: nzelen@paleo.ru

Поступила в редакцию 15.12.2010 г.

Кладограммы обычно включают большое число эволюционных реверсий, параллелизмов и конвергенций, объединяемых под общим понятием гомоплазии. В последние годы стало ясно, что молекулярные признаки, выглядящие как гомоплазии, на самом деле могут представлять собой истинные гомологии. Процессы независимой сортировки генов, лежащие в основе таких явлений, недавно было предложено называть гемиплазиями. В настоящей статье продемонстрирована теоретическая возможность независимого проявления истинной гомологии (синапоморфии) в удаленных ветвях филогенетического дерева при анализе морфологических признаков: данное явление по своему проявлению (но важно, что не по природе) сходно с понятием гемиплазии. В случае с “морфологической гемиплазией” признаки, возникшие в филогении единой группы, оказываются разнесенными на дереве, что позволяет кладисту формально трактовать их как параллелизмы. Предполагается, что “морфологической гемиплазией” можно объяснить ряд неясных случаев в филогении птиц. В качестве иллюстрации приведены примеры появления “утинового” клюва у палеогеновых *Presbyornithidae* и современных *Anatidae* и *Anseranatidae* (*Anseriformes*), апоморфного строения летательного аппарата у палеогеновых стрижеобразных *Jungornithidae* и современных *Trochilidae* (*Apodiformes*), а также “независимое” появление характерным образом устроенной зигодактильной лапы у *Zygodactylidae* и *Pici*.

Ключевые слова: кладистика, гомоплазия, гомология, гемиплазия, *Anseriformes*, *Presbyornithidae*, *Jungornithidae*, *Apodiformes*, *Zygodactylidae*, *Piciformes*.

Исключительную роль в современных филогенетических исследованиях играет так называемая “филогенетическая систематика”, или кладистика (именно термин “кладистика”, указывающий на первостепенную важность кладогенеза и, следовательно, более точно отражающий сущность данного подхода (Воск, 1974), будет использован далее в тексте). Как и в традиционной филогенетике, в кладистике основным критерием родства служит гомологичное сходство. Однако в основе кладистической методологии лежит принципиальное различие между двумя типами гомологий: общей предковой (симплезиоморфной) и общей эволюционно продвинутой (синапоморфной). С позиций кладистики только второй тип гомологий (синапоморфный) может использоваться для установления филогенетических отношений (Hennig, 1950). Синапоморфии (общие для монофилетической (*sensu* Hennig, 1950) группы организмов эволюционно продвинутые состояния признаков) наследуются потомками от предка, у которого они возникли, и, следовательно, указывают на общность происхождения таксонов. Хотя Хенниг предлагал несколько критериев для различения апоморфных (эволюционно продвинутых) и плезиоморфных (эволюционно примитив-

ных) признаков, в настоящее время, ввиду глобального распространения компьютерной обработки данных, для этих целей используется в основном только принцип внешней группы (см. справедливую критику метода по: Воск, 1977). Согласно этому принципу единственный критерий апоморфии – ее отсутствие у “внешних” (более примитивных, базальных) таксонов. Так, перьевой покров отсутствует у всех амниот кроме некоторых архозавров, и поэтому представляет несомненную апоморфию птиц (и некоторых тероподных динозавров).

Однако апоморфное состояние признаков может встречаться в группах, не объединенных общностью происхождения. В таком случае традиционно говорят о “гомоплазии” – сходстве, полученном независимо, т.е., в результате параллелизмов, конвергентной эволюции или реверсий (Hall, 2007). Классический пример гомоплазического сходства – независимо возникший у предков птиц и млекопитающих комплекс признаков, связанных с гомойотермией. В филогенетических деревьях число гомоплазий обычно велико, и, как показывает опыт изучения возникновения отдельных групп животных (Татаринов, 1976; Воробьева, 1992; Новицкая, 2002; Пономаренко, 2005; Ку-

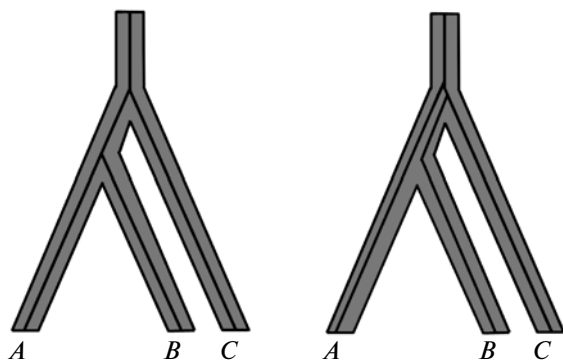


Рис. 1. Два генных дерева (черные линии), одинаково вероятных в одном и том же случае расхождения таксонов (по: Avise, Robinson, 2008, с изменениями).

рочкин, 2006 и др.), параллельное возникновение признаков разного уровня – более чем обычное явление в эволюции. В классической систематике возникшие на одной морфологической и генетической основе признаки обычно принимаются в расчет при построении классификаций. Бок (Bock, 1963) предлагал считать сходные структуры, возникающие у членов единообразных групп, “псевдогомологиями”. Однако в кладистике, в отличие от классической (эволюционной) филогенетики, параллелизмы не учитываются при построении системы (Eldredge, Cracraft, 1980; Patterson, 1988).

Стоит заметить, что отношение современных филогенетиков к молекулярным и морфологическим гомоплазиям зачастую различно. Нередко предполагается (Hedges, Maxson, 1996; Scotland et al., 2003 и др.), что морфологические признаки менее пригодны для филогенетического анализа, поскольку зачастую очень сложно или даже нельзя определить, стоит ли за внешним сходством единство родства (см. также другую точку зрения – Pisani et al., 2007; Springer et al., 2007; Vogt et al., 2010 и ссылки в этой работе). С данных позиций, гомоплазии в морфологических деревьях – естественное следствие низкой разрешающей способности теста гомологичных структур по сходству (напр., Bock, 1977). При этом обычно считается, что молекулярная филогения точнее представляет естественную филогению, поскольку она напрямую отражает родственные связи организмов.

Серьезную проблему для принятия генных деревьев как истинных филогенетических составляют многочисленные гомоплазии, настолько же обычные в молекулярно-генетических кладограммах, как и в морфологических. Исследователи давно обратили внимание, что филогенетическое дерево определенного гена может не совпадать с реальным организменным филогенетическим деревом (Doyle, 1992; Maddison, 1997; Nichols,

2001; Zachos, 2009); соответственно, деревья, построенные по разным генам, могут отличаться между собой, а дерево, построенное по нескольким генам, будет содержать гомоплазии (см. также Edwards, 2008). Но если эволюция гена отражает эволюцию организмов, почему мы можем для одной и той же группы организмов получить несколько генных филогений? Причины несоответствия различных генных филогенетических деревьев могут быть разнообразны: от неоднозначного выравнивания нуклеотидных последовательностей до так называемого “эффекта притяжения длинных ветвей” (напр., Bergsten, 2005) и недавно обнаруженной конвергентной эволюции на молекулярном уровне (Castoe et al., 2009). Кроме того, предполагается, что несоответствие может порождаться генным полиморфизмом и независимой сортировкой генов: однажды возникшая новая аллель может существовать в полиморфном состоянии с другими аллелями и становится определяющей в разных ветвях филогенетического дерева. В результате такой сортировки единожды возникшая апоморфия по одному гену, проявляющаяся в разных ветвях организменного дерева, создаст эффект независимого появления нового генного признака. Если наложить распределение данного генного признака на дерево, полученное по другому гену (при условии, что филогения второго гена более сходна с организменным деревом), то получится, что перед нами типичный пример гомоплазии (рис. 1). Недавно для подобного рода явлений был предложен новый термин – “гемиплазия” (Avise, Robinson, 2008). Под гемиплазиями понимаются процессы, приводящие к несоответствию отдельных признаковых (в исходном понимании генных) деревьев. Важнейшее следствие – истинные синапоморфии (т.е. возникшие однажды признаки) на филогенетических деревьях, построенных по множеству генов, могут выглядеть как гомоплазии (чаще всего параллелизмы).

В отличие от молекулярных признаков, морфологические очевидным образом не могут сортироваться независимо в пределах одной филетической линии (т.е. признак не может существовать неявно, независимо проявляясь в разных группах). Независимая сортировка, вероятно, возможна только в случаях полиморфизма в популяциях, но многие системы органов, например, локомоторный аппарат, не могут быть полиморфными. Следует ли отсюда, что все наблюдаемые в морфологических кладограммах гомоплазии, действительно являются таковыми? Возможно, за кажущимися параллелизмами лежат истинные синапоморфии?

Поставленный вопрос важен в связи с тем, что традиционно исследователь филогении относит наличие апоморфных признаков у удаленных на кладограмме таксонов на счет гомоплазий; сина-

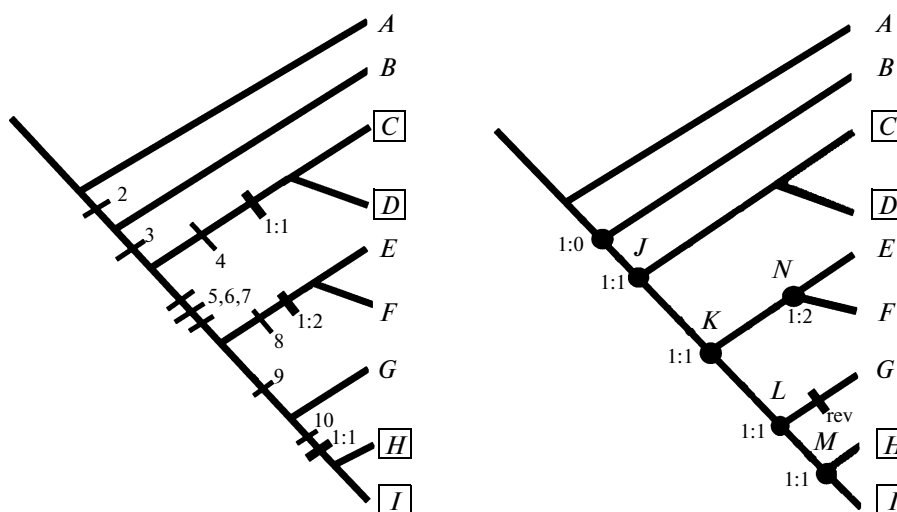


Рис. 2. Слева: филогенетическое дерево, полученное в результате парсимониального анализа модельной матрицы. Цифрами указаны синапоморфии. После двоеточия указано синапоморфное состояние признака 1. А–I – гипотетические таксоны. Таксоны, имеющие апоморфное состояние 1 признака 1, помещены в квадраты. Справа: то же дерево, но с указаниями состояний признака 1 (после двоеточия) у гипотетических предковых таксонов, иллюстрирующее гомологию состояний у H и I с одной стороны, и у C и D – с другой.

поморфией же считается только проявление апоморфного состояния у монофилетической группы. Один из основоположников современной концепции синапоморфии в кладистике, Паттерсон (Patterson, 1982, 1988), указывал, что любая гомология есть синапоморфия (он формально приравнял эти понятия), а задача исследователя состоит лишь в том, чтобы определить, какой таксон она маркирует. Данный вопрос решается легко, пока таксоны, характеризующиеся апоморфным сходством, оказываются близко друг к другу на кладограмме. Но когда апоморфия проявляется у удаленных таксонов, та же самая синапоморфия начинает трактоваться как гомоплазия. В частности, апоморфные признаки в строении скелета “хаотично” разбросаны в ряде отрядов птиц, что создает определенные трудности для построения филогенетического дерева всего класса.

Основная задача работы – показать, что истинно гомологичные морфологические признаки (синапоморфии с позиций кладистики) могут оказаться разнесенными на филогенетическом дереве, как и в случае с генетическими гемиплазиями. Очевидно, процессы, лежащие в основе данного явления, совсем другие, чем в случае с молекулярными гемиплазиями. Мы не утверждаем (в особенности, в приведенных ниже примерах), что в основе наблюдаемого распределения признаков лежат генные гемиплазии, но хотим обратить внимание на сходство конечного результата в виде независимого проявления апо-

морфий (кажущихся гомоплазиями) в удаленных частях филогенетического дерева.

Теоретическая возможность гемиплазий на морфологических признаках предполагалась и ранее (Zachos, 2009), однако особого внимания этому вопросу, насколько нам известно, не уделялось.

Филогенетическая модель

На рис. 2 показано филогенетическое дерево, полученное при анализе модельной матрицы в RAUP. Модельная матрица включает 8 таксонов и 10 признаков (таблица). Топография полученного

Таксон-признаковая модельная матрица

Гипотетические таксоны	Гипотетические состояния признаков 1–10
A	0000000000
B	0100000000
C	1111000000
D	1111000000
E	2110111100
F	2110111100
G	0110111010
H	1110111011
I	1110111011

Жирным шрифтом выделены состояния исследуемого признака 1.

дерева определяется главенствующим в современных морфолого-филогенетических исследованиях принципом парсимонии. Согласно этому принципу, чем меньше эволюционных событий (в данном случае, изменений состояний признаков) сопутствует формированию структуры филогенетического дерева, тем более вероятным считается такое дерево. В нашем случае построенное дерево с разнесенными кладами C + D и H + I оказывается наиболее экономным. Тем не менее разнесение этих клад противоречит распределению состояний признака 1 (таблица).

Допустим, что признак 1 эволюционирует совершенно независимо от остальных признаков в матрице. Его продвинутое состояние (1) характерно для клады C + D, а также для H + I, однако эти клады находятся на разных ветвях эволюционного дерева, что, с точки зрения современной кладистики, указывает на независимое формирование состояния 1 у предков C + D и H + I. Состояние 1 признака 1 также можно было бы трактовать как примитивное, если бы оно было известно у внешней группы (A или B). Но поскольку внешние группы демонстрируют другое (истинно примитивное состояние "0"), то перед нами будто бы типичный случай гомоплазии. Однако теоретически возможно такое распределение состояний признака 1 у предков изучаемых таксонов (гипотетических таксонов J–N), при котором его продвинутое состояние (состояние 1) возникло лишь однажды, и таким образом, представляет собой истинную гомологию.

Такой пример показан на рис. 2 справа. В данном случае реверсия при происхождении таксона G и формирование нового состояния при происхождении таксонов E и F способствуют тому, что клады C + D и H + I оказываются сильно разнесенными на филогенетическом дереве. Тем не менее, как видно из рис. 2 (справа), все эти таксоны в нашем случае характеризуются общностью происхождения состояния 1, унаследованного от общего предка J.

Таким образом, модельная матрица демонстрирует возможность кажущегося независимого проявления апоморфных состояний признаков у отдаленно родственных таксонов, однако в основе этого явления, как и в случае с генными гемиплазиями, лежит несоответствие деревьев, построенных по разным признакам (в данном случае, независимо эволюционирующий признак 1 и комплекс других включенных в анализ признаков).

Приведенная выше филогенетическая модель показывает, что при кладистическом анализе морфологических признаков, также как и молекулярно-генетических, филогенетические деревья по отдельным признакам могут не совпадать с организменным филогенетическим деревом. Так, в филогенетическом дереве, построенном по

признаку 1, таксоны C + D и H + I оказались бы монофилетичны, из чего следовало бы совершенно справедливое предположение о единстве происхождения состояния 1 признака 1. Следствием несовпадения признаковых деревьев может быть проявление одного и того же состояния признака в разных ветвях филогенетического дерева (состояния 1 признака 1 в нашем случае). Это, однако, не указывает на независимое происхождение этого состояния, — наоборот, оно может быть унаследовано от одного предка. Подобное явление соответствует понятию генной гемиплазии (Avice, Robinson, 2008) в том, что кажущиеся гомоплазии, на самом деле, объясняются несоответствием отдельных признаковых деревьев.

Клады C + D и H + I оказались разнесенными на филогенетическом дереве благодаря тому, что состояние 1 потеряно или преобразовано при формировании таксонов E, F и G (рис. 2). Подобное явление, действительно, может быть широко распространено в природе в том случае, если состояние 1 соответствует адаптации, напрямую связанной с освоением экологической ниши всеми таксонами, у которых оно проявляется. Тогда формирование новых таксонов во всех или в ряде случаев не только может, но и должно сопровождаться изменением экологической ниши (во избежание конкуренции с предковым таксоном), то есть преобразованием состояний признака 1. В число таких преобразований входят реверсии, вероятность которых на ранних стадиях формирования таксона высокого ранга может быть высока ввиду несовершенства адаптаций или из-за слабых функциональных связей новой структуры внутри организма. Это может объяснить запутанность морфологической эволюции при становлении крупного таксона, поскольку вероятность гемиплазий должна снижаться с усилением специализации (накоплением "адаптационного груза"). В обсуждаемом примере таксоны H и I (и их предки), несмотря на терминальное положение на филогенетическом дереве, представляют собой прямых потомков тех таксонов, которые некогда приобрели состояние 1 признака 1.

Данный пример показывает, что узкоспециализированные таксоны (как H и I), занимающие терминальное положение на филогенетическом дереве, теоретически могут напрямую унаследовать древние признаки, которые "уже" исчезли у более базальных таксонов, и появление которых, таким образом, выглядит как реверсия. Возможность проявления подобных ложных реверсий следует учитывать, анализируя распределение состояний признаков на кладограмме.

Приведенная эволюционная модель, конечно, упрощена, однако в природе подобным образом может быть распределено множество признаков. Очевидно, что реальное организменное дерево на разных участках может соответствовать разным

признаковым деревьям. Для появления подобного рода “морфологических гемиплазий” в реальной филогении необходимо независимое эволюционирование отдельных признаков. Несомненно, что основные функциональные системы скелета могут эволюционировать связанно – в таком случае кладистическая филогения (построенная по принципу парсимонии) будет соответствовать эволюции той функциональной системы, для которой число включенных в анализ признаков максимально. Поэтому поиск организменного дерева должен включать по возможности большее число признаков (чему, в целом, следуют современные систематики). Однако следует иметь в виду, что ряд признаков может эволюционировать сцепленно (по крайней мере, на определенном этапе филогении), и включение в анализ всего набора сцепленных признаков приведет к искусственному увеличению числа синапоморфий. Полученное в этом случае организменное дерево может не соответствовать реальности, поскольку именно число синапоморфий является определяющим критерием в парсимониальном анализе – сцепленные синапоморфии могут перевесить числом другие признаки (даже если перевес будет всего в один признак). В связи с этим следует избегать использования признаков, для которых предполагается совместное (“сцепленное”) эволюционирование; эти признаки также можно рассматривать в комплексе.

Необходимо заметить, что сцепленное эволюционирование возможно не только для смежных структур, но и для отдельных топографически разнесенных компонентов функциональных систем. Так, курообразные птицы (*Galliformes*) демонстрируют параллельную с высшими наземными птицами (такими, как *Passeriformes*) эволюцию скелета пояса передних конечностей и крыла. В частности, для обеих групп характерно проявление таких не естественных для птиц признаков, как редукция *processus procoracoideus* коракоида, возникновение *processus intermetacarpalis* пряжки, выдвигание *metacarpalia minor* дистально, а также сходные изменения в строении вилок. В связи с этим использование *Galliformes* в качестве внешней группы при кладистическом анализе морфологических признаков птиц выглядит не правомерным.

Примеры морфологических гемиплазий в эволюции птиц

Для иллюстрации “морфологических гемиплазий” приведем три примера из основной области наших научных интересов – эволюции птиц. Эти три примера независимого проявления сложных структур в несестринских группах птиц охватывают основные функциональные узлы костно-мышечной системы, эволюция которых могла

протекать независимо: челюстной аппарат, переднюю и заднюю конечность.

Так, известные с позднего мела и до эоцена примитивные гусеобразные пресбиорнитиды (*Presbyornithidae*) имели высокоспециализированный челюстной аппарат, приспособленный к фильтрации – почти такой же, как у современных уток *Stictonetta* (Feduccia, 1999). Однако посткраниальный скелет пресбиорнитид был устроен примитивным образом и лишен целого ряда прогрессивных признаков, характеризующих всех живущих гусеобразных – даже тех, у кого пищевой аппарат устроен более примитивно. Так, каудальный край грудины пресбиорнитид имеет только одну пару вырезок, в то время, как у всех гусеобразных таких вырезок две. Среди других отличительных особенностей стоит упомянуть такие не характерные для гусеобразных признаки, как не развитая и не пневматизированная *fossa pneumaticipitalis* плечевой кости, не сросшиеся с крестцом подвздошные кости, а также примитивное строение квадратной кости, сближающее пресбиорнитид с примитивными курообразными и общие пропорции задних конечностей, как у фламинго и примитивных ржанкообразных (Feduccia, 1976; Olson, Feduccia, 1980; Mayr, 2009; Elzanowski, Stidham, 2010). Каудальные грудные позвонки у пресбиорнитид опистоцельные, в то время как они гетероцельные не только у всех ныне живущих гусеобразных, но и у большинства других птиц (Howard, 1955). Все это указывает на базальное положение пресбиорнитид по отношению к гусеобразным. Тем не менее при филогенетическом анализе пресбиорнитиды оказываются сестринской группой современных анатид (Ericson, 1997; Livezey, 1997), что отражает справедливые представления о том, что подобным образом сложно устроенный челюстной аппарат, скорее всего, возник однажды. Такое филогенетическое положение пресбиорнитид, хотя и поддерживает логически обоснованное предположение о единстве происхождения сложно устроенного челюстного аппарата, предполагает множественные эволюционные реверсии в их посткраниальном скелете. Тот факт, что множество структур посткраниального скелета пресбиорнитид уже после возникновения апоморфного челюстного аппарата должны были возвратиться к состояниям, подчас примитивным для всего класса птиц, противоречит не только принципу парсимонии, но и элементарной логике. По-видимому, кладистическое сближение *Presbyornithidae* и продвинутых гусеобразных может быть обусловлено искусственным умножением синапоморфий (см. выше), вызванным сцепленными признаками в черепе. Такая сложная система, как челюстной аппарат, несомненно эволюционирует как единое целое, и кодирование множества краниальных признаков приводит к появлению ряда синапоморфий, поддерживаю-

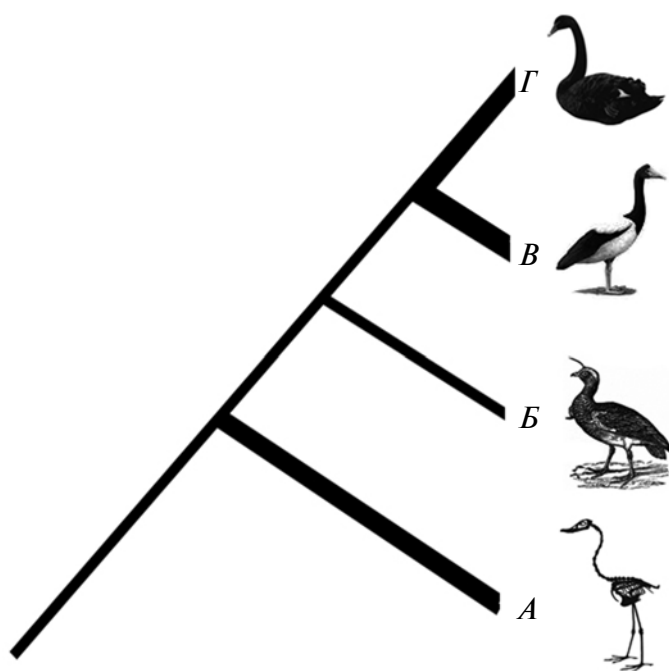


Рис. 3. Предполагаемая филогения гусеобразных (А – Presbyornithidae, Б – Anhimidae, В – Anseranatidae, Г – Anatidae), иллюстрирующая гемиплазию в строении клюва – случай аналогичный модельному. А, В, Г – имеют прогрессивное строение челюстного аппарата.

сих с позиций кладистики сестринские отношения утиных и пресбиорнитид. Учитывая раннее появление пресбиорнитид в палеонтологической летописи и их удивительно примитивную остеологию, можно предположить, что апоморфное строение челюстного аппарата хотя и гомологично у них и у утиных, но не обязательно свидетельствует о сестринских отношениях между этими двумя группами птиц (рис. 3). В данном примере сложным образом устроенный челюстной аппарат утиных и пресбиорнитид соответствует состоянию 1 признака 1 модельной матрицы. При формировании базальных гусеобразных Anhimidae “утиный” челюстной аппарат мог быть преобразован с утерей предковой специализации к фильтрационному питанию, что подтверждается наличием у Anhimidae рудиментов фильтрационного аппарата (Olson, Feduccia, 1980). Современные же Anatidae и Anseranatidae унаследовали челюстной аппарат напрямую от общего предка с пресбиорнитидами.

Другой пример – примитивные стрижеобразные юнгорнитиды (Jungornithidae), жившие в палеогене на территории Европы (Карху, 1988; Мауг, 2009). Юнгорнитиды сходны с колибри по ряду признаков в крыле (в том числе, для них характерно эволюционно продвинутое строение локтевой кости, а у рода *Jungornis* – и головки плеча, позволяющее плечу свободно вращаться во время

трепещущего полета – Karkhu, 1992), но отличались от них рядом особенностей, среди которых морфология вилочки, грудины, детали строения плеча и локтевой кости (Карху, 1988; Мауг, 2003). Последнее послужило причиной считать параллелизмом происхождение адаптаций к трепещущему полету у колибри и юнгорнитид (Карху, 1988). Кладистическое исследование, однако, показало сестринские отношения между *Jungornis* и колибри (Мауг, 2003), что очевидно связано с большим числом “связанных” синапоморфий в крыле. На наш взгляд, подобная сложная адаптация, скорее всего, возникла однажды, а ее проявление в нескольких группах стрижеобразных следует считать гемиплазиями.

Еще один пример – уникальным образом устроенная зигодактильная (т.е. такая, в которой наружный палец повернут назад) лапа необычного палеогенового семейства лесных птиц Zygodactylidae, с одной стороны, и лапа продвинутых дятлообразных Pici (таксон включает семейства Picidae, Indicatoridae, Rhamphastidae и Capitonidae), с другой. В эволюции птиц зигодактильная лапа возникала несколько раз, но у современных таксонов (кукушки, попугаи, дятлообразные) система, функционально обеспечивающая поворот четвертого пальца, образуется на разной морфологической основе (Steinbacher, 1935), что, в свою очередь, позволяет легко отличить гомопластическое сходство. Zygodactylidae первоначально известны только по дистальным фрагментам цевки, из морфологии которых следовало, что эти птицы, как попугаи или дятлы, имели полностью зигодактильную лапу (Ballmann, 1969). Находка полного скелета представителя этого семейства показала, что хотя Zygodactylidae демонстрируют строение стопы, практически такое же, как у современных Pici, но другие элементы скелета (в частности, затылочный мышелок, головка и дистальный отдел плечевой кости, а также строение костей кисти) у них сходны с таковыми Passeriformes (Мауг, 2008; Мауг, Zelenkov, 2009; наши данные), у которых зигодактильная лапа никогда не встречается. Маловероятно, что подобная сложная и при этом одинаковым образом устроенная структура могла возникнуть независимо – скорее всего, перед нами также пример гемиплазии.

Приведенные выше примеры иллюстрируют возможные случаи “морфологических гемиплазий” для трех различных функциональных модулей в организме птицы. По каждому из этих модулей эволюция может происходить независимо, что создает предпосылки для расхождения филогенетических деревьев, построенных по отдельным функциональным системам. В результате такого несоответствия признаков деревьев на согласованном дереве могут наблюдаться эффекты проявления истинных гомологий (синапоморфий) в отдаленных участках дерева. Подобные

случаи могут иметь более широкое распространение. Так, часто предполагается (напр., Рое, Chubb, 2004), что возникновение основных отрядов птиц сопровождалось быстро протекавшим кладогенезом, в связи с чем установить филогенетические отношения между отрядами оказывается очень трудной задачей даже для современной молекулярной филогенетики. По-видимому, подчас кажущееся “хаотическим” распределение апоморфных признаков у разных групп птиц может оказаться следствием явлений, описанных нами как “морфологические гемиплазии”. Не исключено, что каждый из ряда признаков, маркирующих становление птиц как класса, также возник единственный раз; при этом проявляются эти признаки у разных групп организмов, близкородственных птицам, независимо.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор благодарен Е.Н. Курочкину за полезные замечания по тексту и содержанию статьи, а также Ф.Я. Держинскому и К.Б. Герасимову за обсуждение.

Исследование поддержано РФФИ (10-04-00575).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьева Э.И., 1992. Проблема происхождения наземных позвоночных. М.: Наука. 344с.
- Карху А.А., 1988. Новое семейство стрижеобразных из палеогена Европы // Палеонтол. журн. № 3. С. 78–88.
- Курочкин Е.Н., 2006. Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц // Зоол. журн. Т. 85. № 3. С. 283–297.
- Новицкая Л.И., 2002. Об особенностях современных филогенетических исследований (на примере происхождения челюстноротых позвоночных) // Палеонтол. журн. № 6. С. 3–14.
- Пономаренко А.Г., 2005. Данные палеонтологии о происхождении членистоногих // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 146–155.
- Татаринов Л.П., 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 257 с.
- Avise J.C., Robinson T.J., 2008. Hemiptyly: A new term in the lexicon of phylogenetics // Syst. Biol. V. 57. P. 503–507.
- Ballmann P., 1969. Die Vögel aus der althurgidalen Spaltenfüllung von Wintershof (West) bei Eichstätt in Bayern // Zitteliana. V. 1. P. 5–60.
- Bergsten J., 2005. A review of long-branch attraction // Cladistics. V. 21. 163–193.
- Bock W.J., 1963. Evolution and phylogeny in morphologically uniform groups // Am. Nat. V. 97. P. 265–285. – 1974. Philosophical foundations of classical evolutionary classification // Syst. Zool. V. 22. P. 375–392. – 1977. Foundations and methods of evolutionary classification / Major patterns in vertebrate evolution. N.Y.: Plenum Press. P. 851–895.
- Castoe T.A., de Koning A.P.J., Kim H.-M., Gu W., Noonan B.P., et al., 2009. Evidence for an ancient adaptive episode of convergent molecular evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. V. 106. P. 8986–8991.
- Doyle J.J., 1992. Gene trees and species trees: Molecular systematics as one-character taxonomy // Syst. Bot. V. 17. P. 144–163.
- Edwards S.V., 2008. Is new and general theory of molecular systematic emerging? // Evolution. V. 63. P. 1–19.
- Eldredge N., Cracraft J., 1980. Phylogenetic patterns and the evolutionary process. N. Y.: Columbia University Press. 349 p.
- Elzanowski A., Stidham T.A., 2010. Morphology of the Quadrate in the Eocene Anseriform *Presbyornis* and Extant Galloanserine Birds // J. Morph. V. 271. P. 305–323.
- Ericson P.G.P., 1997. Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes) // Zool. J. Linn. Soc. V. 121. P. 429–483.
- Feduccia A., 1976. Osteological evidence for shorebird affinities of the flamingos // Auk. V. 93. P. 587–601. – 1999. The origin and evolution of birds, 2nd ed. New Haven: Yale University Press. 466 p.
- Hall B.K., 2007. Homology and Homoplasy / Handbook of the Philosophy of Science. V. 2: Philosophy of Biology. N.Y.: Elsevier. P. 429–450.
- Hedges S.B., Maxson L., 1996. Re: molecules and morphology in amniote phylogeny // Mol. Phylogenet. Evol. V. 6. P. 312–314.
- Hennig W., 1950. Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag. 370 p.
- Howard H., 1955. A new wading bird from the Eocene of Patagonia // Am. Mus. Novit. № 1710. P. 1–25.
- Karkhu A.A., 1992. Morphological divergence within the order Apodiformes as revealed by the structure of the humerus // Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Sci. Series. V. 36. P. 379–384.
- Livezey B.C., 1997. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl // Zool. J. Linn. Soc. V. 121. P. 361–428.
- Maddison W.P., 1997. Gene trees in species trees // Syst. Biol. V. 46. P. 523–536.
- Mayr G., 2003. Phylogeny of early Tertiary swifts and hummingbirds (Aves: Apodiformes) // Auk. V. 120. P. 145–151. – 2008. Phylogenetic affinities of the enigmatic avian taxon *Zygodactylus* based on new material from the early Oligocene of France // J. Syst. Palaeontol. V. 6. P. 333–344. – 2009. Palaeogene fossil birds. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag. 262 p.
- Mayr G., Zelenkov N.V., 2009. New specimens of zygodactylid birds from the middle Eocene of Messel, with description of a new species of *Primozygodactylus* // Acta Palaeontol. Polon. V. 54. P. 15–20.
- Nichols R., 2001. Gene trees and species trees are not the same // Trends Ecol. Evol. V. 16. P. 358–364.

- Olson S.L., Feduccia A.*, 1980. Presbyornis and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae) // *Smiths. Contrib. Zool.* V. 323. P. 1–24.
- Patterson C.*, 1982. Morphological characters and homology / Problems of phylogenetic reconstruction. London: Academic Press. P. 21–74. — 1988. Homology in classical and molecular biology // *Mol. Biol. Evol.* V. 5. P. 603–625.
- Pisani D., Benton M.J., Wilkinson M.*, 2007. Congruence of morphological and molecular phylogenies // *Acta Biotheor.* V. 55. P. 269–281.
- Poe S., Chubb A.L.*, 2004. Birds in a bush: five genes indicate explosive radiation of avian orders // *Evolution.* V. 58. P. 404–415.
- Scotland R.W., Olmstead R.G., Bennet J.R.*, 2003. Phylogeny reconstruction: the role of morphology // *Syst. Biol.* V. 52. P. 539–548.
- Springer M.S., Burk-Herrick A., Meredith R., Eizirik E., Teeling E., et al.*, 2007. The adequacy of morphology for reconstructing the early history of placental mammals // *Syst. Biol.* V. 56. P. 673–684.
- Steinbacher G.*, 1935. Funktionell-anatomische Untersuchungen an Vogelfüßen mit Wendezehen und Rückzehen // *J. Ornith.* V. 83. P. 214–282.
- Vogt L., Bartolomaeus T., Giribet G.*, 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data // *Cladistics.* V. 26. P. 301–325.
- Zachos F.E.*, 2009. Gene trees and species trees – mutual influences and interdependences of population genetic and systematic // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 47. P. 209–21.

MORPHOLOGICAL HEMIPLASIES IN CLADISTIC STUDIES OF PHYLOGENY (WITH EXAMPLES FROM BIRDS)

N. V. Zelenkov

*Borisyak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow 117997, Russia
e-mail: nzelen@paleo.ru*

Cladograms usually include numerous events of parallelism, convergent or reverse evolution united under the term of homoplasy. Nowadays, it is known that some molecular homoplasies may actually represent true homologies; the name hemiplasy was recently suggested for processes of idiosyncratic lineage sorting that may cause this effect. A model matrix shows that true morphological homology (sinapomorphy) may also occur in remote parts of the phylogenetic tree; this effect is similar in its appearance to molecular hemiplasy, although it does not mean that genetic processes underlie “morphological hemiplasy”. In such cases, characters that appeared only once in evolution may be treated by a cladist as parallelisms, since they become apparent on remote branches of the phylogenetic tree. “Morphological hemiplasies” are suggested to underlie few phenomena in avian phylogeny. For instance, duck-like bill of Presbyornithidae and advanced Anseriformes might represent true homology, which occurs, however, in different parts of the phylogenetic tree. The recognizing of the hemiplasic nature of this similarity supports the basal position of Presbyornithidae with respect to extant waterfowl rather than the sister group relationships with Anatidae. Another example is paleogene Jungornithidae apodiforms whose resemblance to Trochilidae in the structure of the flight apparatus might represent the occurrence of true homology in remote parts of the phylogenetic tree and not their sister-group relationships. One more example is the occurrence of the highly-modified zygodactyl foot in Zygodactylidae and Pici.