

УДК 598.842.8

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ЭТОЛОГИЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕНЕТИКА КАК ИНСТРУМЕНТЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ (НА ПРИМЕРЕ КАМЕНОК РОДА *OENANTHE*)

© 2011 г. Е. Н. Панов

Институт проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, Москва 119071, Россия

e-mail: panoven@mail.ru

Поступила в редакцию 11.11.2010 г.

Схема филогенеза рода каменок, разработанная с использованием комплексного подхода (признаки внешней морфологии, поведенческой экологии и сигнального поведения видов) сопоставляется с тремя филогенетическими гипотезами, основанными на сравнительно-молекулярных данных. Обсуждаются препятствия, стоящие перед исследователями этого направления при использовании ими в качестве единственного маркера митохондриальной ДНК. Особо подчеркнуты негативные следствия для зоологической номенклатуры при поспешном внесении в нее результатов, нуждающихся в дальнейшей проверке с использованием более адекватных исследовательских процедур.

Ключевые слова: филогенетическая гипотеза, комплексный подход к филогенетическим реконструкциям, сравнительная этология, адаптивно нейтральные признаки как филогенетический сигнал, молекулярная филогенетика, птицы, каменки рода *Oenanthe*.

В опубликованной недавно статье Олссона с соавторами (Olsson et al., 2010) они акцентировали факт несоответствия результатов филогенетического анализа, полученных с применением молекулярных методик, с теми, которые следуют из данных традиционной зоологии. А именно, в статье подчеркивается существенное расхождение между топологией деревьев, построенных на данных по структуре митохондриальной ДНК, и системами, которые базируются на некладистических (non-cladistic) интерпретациях морфологических и экологических различий в характеристиках таксонов (organismal phylogeny, по терминологии авторов статьи).

Важно заметить, что о поведенческих характеристиках здесь вообще не упоминается. Причина этого вполне понятна. Дело в том, что сравнительно-этологический анализ почти полностью исчез в наше время из работ, направленных на построение филогенетических реконструкций. Между тем именно идея консерватизма многих этологических признаков как важного филогенетического сигнала была одним из мощнейших стимулов становления классической этологии в 30–40-х гг. прошлого века (Lorenz, 1939, 1941; Berridge, 1990; Панов, 2005).

В предлагаемой читателям статье эти важные проблемы будут рассмотрены на примере каменок рода *Oenanthe*, поскольку для этой группы птиц имеются три филогенетические гипотезы. Одна из них, первая по времени, построена на комплексном анализе признаков внешней морфологии, поведенческой экологии и на развернутых данных по структуре сигнального поведения

видов (Панов, 1999; Panov, 2005). Две другие базируются на сравнительно-генетическом анализе с использованием в качестве маркеров митохондриальной ДНК (в основном: Aliabadian et al., 2007; или полностью: Outlaw et al., 2009).

Объект исследований

Каменки – это воробьинообразные птицы величиной от щегла до небольшого дрозда. Филогенетические корни рода лежат в Африке, откуда он колонизировал открытые пространства Евразии. Только один вид (обыкновенная каменка *O. oenanthe*) проник двумя путями в приполярные регионы Нового Света. Род включает в себя, по разным оценкам, от 15 до 21 видов (45–47 подвидов). Разногласия обязаны, во-первых, неясности таксономического статуса ряда форм (подвид или “хороший” вид). Второй причиной несоответствий во взглядах систематиков оказывается нечеткость границ между родом *Oenanthe* и несколькими родами мелких африканских воробьинообразных из подсемейства дроздовых (Turdinae) семейства мухоловковых (Muscicapidae). Я имею в виду в первую очередь род *Cercomela*¹, а также роды *Myrmecocichla* и *Saxicola* (чеканы) (Panov, 2005: 21,

¹ Монофилия рода *Oenanthe* и 5 видов *Cercomela* подтверждена недавно на молекулярно-генетическом уровне. Другие 4 вида из рода *Cercomela* в его ранней трактовке оказались, по этим данным, неродственными данному монофилетическому филуму (Outlaw et al., 2009; см. рис. 2). Вывод о парафилии родов *Oenanthe* и *Cercomela* подтверждается также в работе: Sangster et al., 2010.

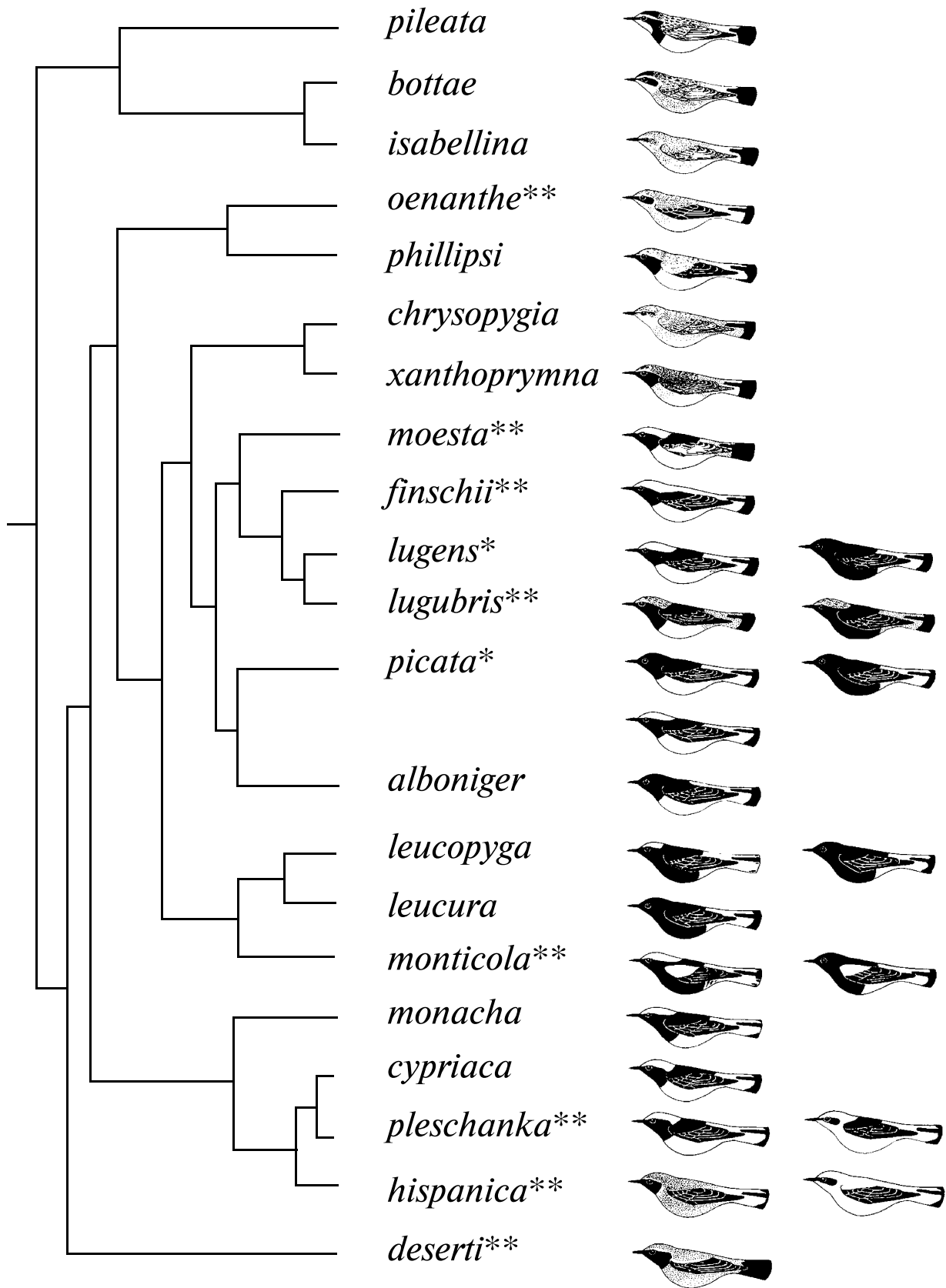


Рис. 1. Ориентировочная схема филогении рода *Oenanthe*. Для видов, которым свойствен генетический полиморфизм, приведены оба (или по крайней мере два — как в случае *O. monticola*) варианта окраски самцов. Для *O. leucopyga* с таким же вариантом полиморфизма, как у *O. leucura*, показана возрастная изменчивость (молодые особи имеют черную голову). Двумя звездочками обозначены виды, у которых всем популяциям свойствен половой дихроматизм. У видов с одной звездочкой он выражен не у всех подвидов. Отсутствие звездочки означает, что у вида самцы и самки окрашены одинаково или сходно.

370). Еще одну трудность для систематики рода *Oenanthe* на видовом уровне создает широкое распространение в нем явления окрасочного полиморфизма (рис. 1). В некоторых случаях показано, что полиморфизм есть следствие интенсивной гибридизации между таксонами видового ранга (так называемый гибридогенный полиморфизм: Haffer 1977; Грабовский и др., 1992; Панов и др., 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сопоставление результатов исследований автора и двух коллективов, работающих с молекулярными маркерами

В статье Алибадиана с соавторами (Aliabadian et al., 2007) проанализирован материал лишь по 11 видам каменок из 21, составляющих, по моим оценкам, род *Oenanthe* (среди них *chrysopygia* и *lugubris* относятся к категории так называемых “проблемных видов”).

Таким образом, сопоставление результатов, полученных в этом исследовании, с теми, что предложены в работах автора (Панов, 1999; Panov, 2005), не может быть достаточно продуктивным (сравни позиции А и Б на рис. 2). Такое сопоставление, тем не менее, проведено Алибадианом с соавторами. По их мнению, лишь немногие мои решения подтверждаются их сравнительно-генетическим анализом. Одно из них состоит в том, что черная каменка *O. picata* не состоит в близком родстве с черношейной *O. finschii*, как предполагалось ранее на основе сопоставлений морфологических признаков этих двух видов (Hall, Moreau, 1970; Mayr, Stresemann, 1950; Tye, 1989). Этот вывод был сделан мной как раз на основе сравнительно-этологического анализа.

К этому следует добавить, что в моей схеме каменкам траурной (*O. lugens*) и черношейной (*O. finschii*) отказано в статусе сестринских видов, как их рассматривал, в частности, Гладков (1954). Это мое решение, полученное с использованием сравнительно-этологических данных, также сов-

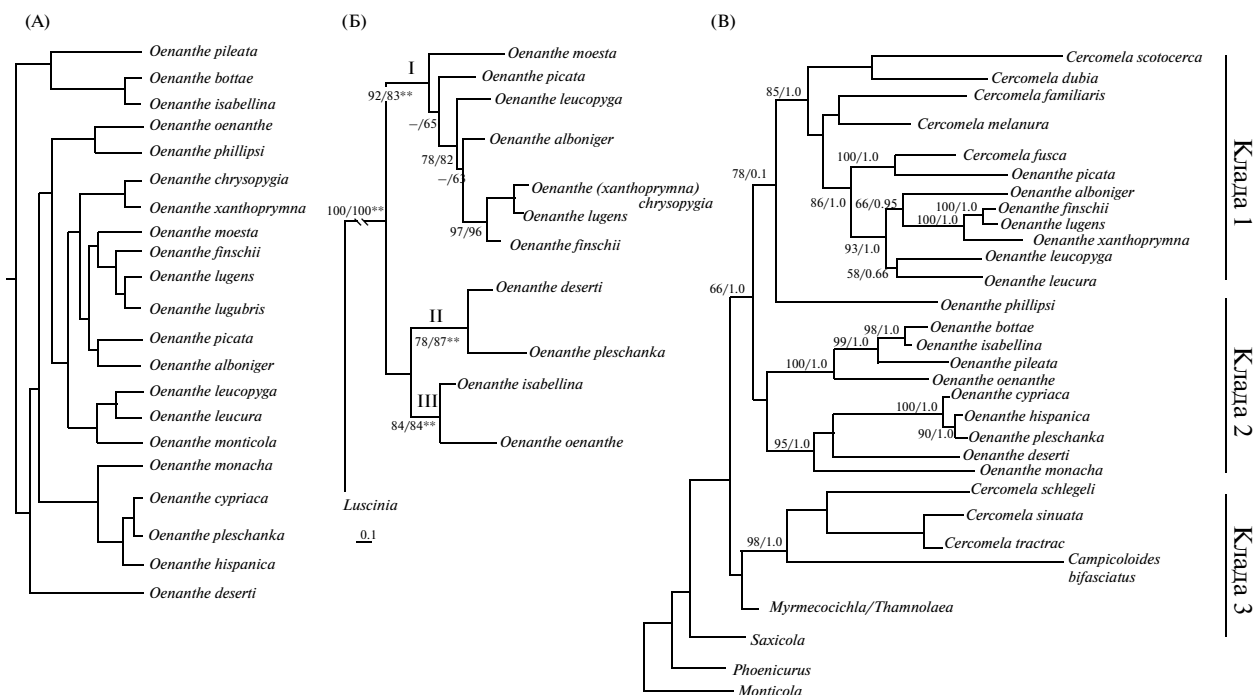


Рис. 2. Сопоставление филогенетических гипотез, полученных при комплексных сравнительных исследованиях палеарктических видов каменок (Панов, 1999; Panov, 2005 — А), а также в работах Алибадиана et al., 2007 (Б) и Outlaw et al., 2010 (В) по молекулярной систематике рода *Oenanthe*.

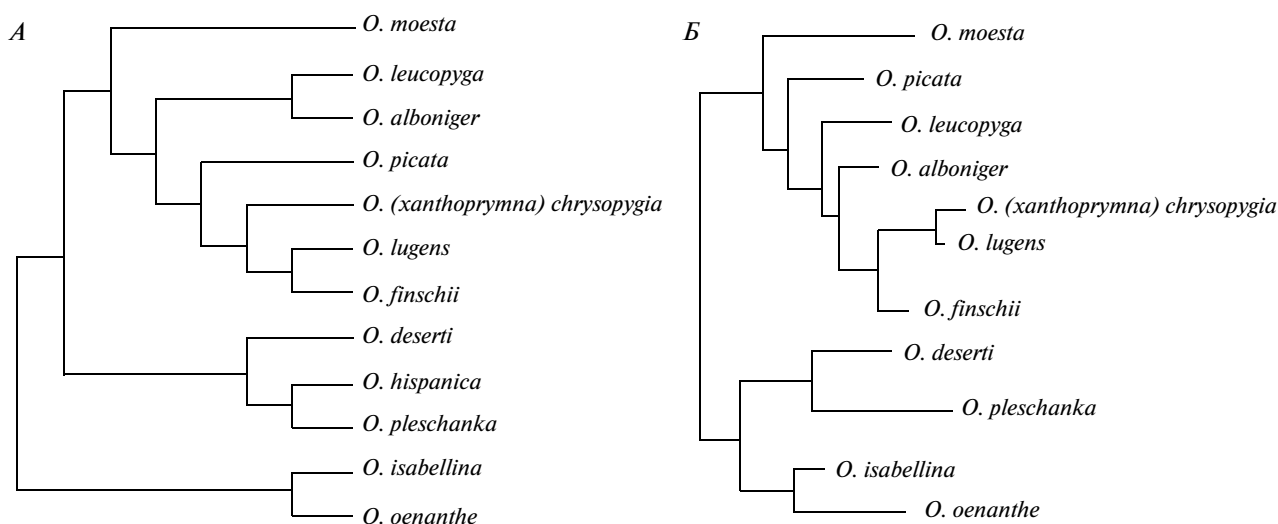


Рис. 3. Сравнение филогенетических гипотез, полученных на основе анализа 21 признака внешней морфологии (А) и молекулярных данных (Б). По: Alibadian et al., 2007.

падает с результатами молекулярного анализа, проведенного Алибадианом с соавторами, но отвергнуто в более позднем исследовании Аутло и др. (Outlaw et al., 2009).

Еще одно совпадение в выводах сравниваемых исследований, хотя и неполное, состоит в следующем. Я поместил краснопоясничную каменку (*O. moesta*) в базальную позицию кластера, объединяющего виды *O. finschii* и сестринские *O. lugens* и *O. lugubris*. Алибадиан с соавторами поступают аналогичным образом, с той лишь разницей, что кластер, в котором *O. moesta* занимает базальное положение, расширен за счет включения в него еще 4 видов (*O. picata*, каменок белочерная *O. alboniger*, златогузой *O. chrysopygia* и белохвостой *O. leucopyga*).

Важно при этом заметить, что относительное расположение 6 видов из 8, входящих в этот кластер в трактовке Алибадиана с соавторами, выглядит существенно иначе в работе Аутло с коллегами (Outlaw et al., 2009), о чем речь пойдет ниже.

Таким образом, если считать, что исследование с использованием таких молекулярных маркеров, как митохондриальная ДНК, дает истину в последней инстанции (что весьма сомнительно — см. раздел Обсуждение), то из приведенных сопоставлений очевидна также весомость некоторых выводов, полученных с применением сравнительно-этологического анализа. Что касается существенных расхождений в результатах этих двух подходов, я подробно остановлюсь на них ниже.

Перейдем теперь к сопоставлению схемы, предложенной в работах Панова, с той, что представлена в более позднем исследовании Аутло с соавторами (Outlaw et al., 2009). Эта схема имеет существенные преимущества по сравнению с

предложенной в работе Алибадиана с соавторами в том отношении, что здесь рассматриваются уже не 11, а 17 видов каменок. Показательно, насколько существенно меняется филогенетическое древо после введения в него дополнительных видов.

Сопоставление схемы Аутло с соавторами с той, что предложена мною, дает указания на ряд дополнительных совпадений в результатах (сравни позиции А и В на рис. 2). Полностью совпадают кластеры, включающие в себя три вида: *O. isabellina*, *O. bottae* и *O. pileata* в базальной позиции. В обеих схемах каменки белохвостая (*O. leucopyga*) и чернотелая (*O. leucura*) выступают как сестринские виды, так что первый из этих видов исключен из большого кластера I в схеме Алибадиана с соавторами. Вопреки данным этих авторов не рассматриваются в качестве сестринских видов плясунья (*O. isabellina*) и обыкновенная каменка (*O. oenanthe*), а также каменки пустынная (*O. deserti*) и плешанка (*O. pleschanka*). Далее, каменка монашка (*O. monacha*) в обеих сравниваемых схемах занимает базальную позицию относительно пары сестринских видов *O. hispanica* (испанская каменка) и *O. pleschanka* (плешанка). Это последнее заключение получено мной по данным поведенческой экологии и сравнительно-этологического анализа².

² Вопреки мнению (Гуе, 1989), согласно которому *O. monacha* близка к видам совершенно иного кластера, показанного под литерой А (здесь I на рис. 2Б) в работе Алибадиана с соавторами.

Наиболее существенные расхождения в схемах, построенных на сравнительно-этологических и молекулярных данных

В работе Алибадиана с соавторами подчеркивается весьма высокое совпадение деревьев, построенных на данных по внешней морфологии видов (использованы 22 признака), с одной стороны, и молекулярного анализа, с другой (рис. 3). Совершенно иную картину мы видим, если последние сравниваются с поведенческими характеристиками видов.

Два наиболее очевидных несовпадения между схемой Панова и двумя другими, о которых речь шла выше, касаются положения в них двух видов, именно каменки плясуньи и пустынной каменки. Оба они в схеме Панова занимают базальное положение относительно всех прочих видов. Причина такого их расположения состоит в том, что по своему общему этологическому облику они существенно отличаются от всех прочих представителей рода. Именно эти соображения, а отнюдь не особенности окраски ³ плясуньи и пустынной каменки послужили причиной того, что их место было определено именно таким образом.

Не исключено, что противоречия таятся именно в том, что автор настоящей статьи рассматривает названные виды как сформировавшиеся на ранних этапах дивергенции рода *Oenanthe*. Как пишут Алибадиан с соавторами (Aliabadian et al., 2007: 671), ветви деревьев, имеющие меньшую поддержку, в схемах филогении птиц чаще приходятся на базальные ветвления деревьев. Это не трудно объяснить недостаточной разрешающей способностью используемых методов для однозначных суждений о начальных стадиях дивергенции (шумы типа гомоплазий ⁴ экранируют филогенетический сигнал).

В своем сравнительном анализе моторики поведения, особенностей гнездостроения и ряда других поведенческих особенностей я как раз указывал на сходство характеристик каменки плясуньи и африканской *Myrmecocichla melaena* (единственный представитель этого рода, по которому в литературе имеются данные по сигнальному поведению), а также между пустынной каменкой и видами рода *Cercomela*. Как можно видеть из рис. 2B, род *Cercomela* действительно занимает, по данным молекулярного анализа, базальное положение относительно рода *Oenanthe*, а

род *Myrmecocichla* имеет общие корни с обоими этими родами.

Особенности поведения каменки плясуньи в сравнении с другими представителями рода *Oenanthe*

Это сравнение будет наиболее показательным, если в качестве второго таксона взять обыкновенную каменку, которая в обеих схемах, основанных на молекулярном анализе, рассматривается в качестве вида, имеющего очень близкое родство с каменкой плясуньей (по: Aliabadian et al., 2007 — это виды сестринские). Следует сказать, что среди орнитологов, которые вплотную занимались сравнительными исследованиями биологии каменок, помимо автора этой статьи близкое родство названных видов не признавали ни Хаффер (Haffer, 1977), ни Тай (Tye, 1989).

И понятно, почему. Различия в поведенческой экологии этих двух видов не ограничиваются частными деталями, они носят системный характер. Каменка плясунья исходно связана с равнинными местообитаниями тропиков и субтропиков (саванны и степи, в меньшей степени пустыни). Местообитания, физиономически сходные с перечисленными (например, альпийские луга), плясунья вторично занимает и в высокогорьях. Обыкновенная каменка, если судить по характеру ее ареала, — вид, исходно связанный с горной пересеченной местностью, и лишь вторично расселившийся на равнины, вплоть до тундр на севере.

Можно думать, что адаптациями к этим исходным биотопическим предпочтениям служат небольшие различия во внешней морфологии рассматриваемых видов. При одинаковых размерах представителей того и другого вида, плясунья обладает более длинной плюсной и более крупным клювом. Первый признак является, несомненно, приспособлением к преимущественно наземной локомоции (бег), а увеличение размеров клюва может быть связано с особенностями гнездостроения (см. ниже) и кормодобывания путем зондирования почвы.

В соответствии со всем сказанным находятся и стратегии гнездования двух видов, а именно приверженность к разным типам гнездовых убежищ. В этом плане плясунья оказывается видом-специалистом, а обыкновенная каменка — типичный генералист, характеризующийся высокой степенью оппортунизма в выборе мест для устройства гнезда. Плясунья даже в своем распространении тесно связана с присутствием в регионе грызунов-норников. Ареал этой каменки не выходит за пределы их ареалов, а свой расширяет вслед за расселением таких млекопитающих. Описано гнездование плясуньи в норах по крайней мере 18 видов грызунов. Гнезда эта каменка устраивает на большой глубине (до 150–210 см), причем пред-

³ Алибадиан с соавторами (Aliabadian et al., 2007: 606, подпись к рис. 1) неверно трактуют мой подход, полагая, что он основан на сравнении окрасочных признаков. В действительности, я являюсь активным противником такой процедуры (см. Панов, 1999; Панов, 2005).

⁴ Гомоплазии — варианты сходной изменчивости геномов в результате параллелизмов в заменах оснований в структуре ДНК.

полагается, что углубление в земле, в котором строится гнездо, члены гнездящейся пары сами выкапывают клювом. С необходимостью осуществлять гнездовую активность в условиях абсолютной темноты глубоких нор связаны некоторые особенности ориентации в них, присущие только этому виду каменок (Доржиев, Хертуев, 1992).

Что же касается обыкновенной каменки, то в ее исходных местообитаниях, приуроченных к автохтонному горному ареалу, местами для гнезд служат неглубокие расселины и ниши в скалах, а также пустоты в осыпях у склонов. Как результат отсутствия строгой специфичности такого рода гнездовых убежищ, потребность в них может быть легко удовлетворена в любом ландшафте. Это позволило виду расселиться к северу вплоть до побережья Северного Ледовитого океана и одновременно стать типичным синантропным видом. В антропогенных ландшафтах обыкновенная каменка устраивает гнезда в свалках мусора, в трубах, поленищах дров и даже в скворечниках, развешенных в разреженном сосновом лесу.

Впрочем, мне могут возразить, что все эти различия в поведенческой экологии сравниваемых видов не имеют отношения к теме настоящей статьи, поскольку поведенческие признаки, о которых шла речь, носят характер адаптаций и потому не могут рассматриваться как надежный филогенетический сигнал. Это действительно так, но все же трудно представить себе, чтобы таксоны, которые столь принципиальным образом различаются стратегиями гнездования, достигли в процессе расхождения всего лишь уровня сестринских видов. Так или иначе, чтобы укрепить такого рода сомнения, я перейду сейчас к рассмотрению тех поведенческих признаков, которые едва ли можно рассматривать в качестве адаптаций к конкретной среде обитания видов.

К числу таких признаков относятся стереотипы моторных реакций, как тех, что сопровождают повседневную активность особей данного вида, так и выполняющих непосредственно сигнальные функции. Характерным двигательным стереотипом каменки плясуньи оказывается ритмичное потряхивание хвостом, наподобие того, что мы видим у трясогузок. Этот моторный стереотип отсутствует у обыкновенной каменки. Поэтому он может служить наиболее надежным признаком для распознавания в поле самок данного вида и плясуньи, которые чрезвычайно сходны по окраске. Отсутствует этот двигательный стереотип и у подавляющего числа прочих видов рода *Oenanthe*, чье поведение было исследовано мной в деталях. Из общего числа таких видов (10) эта реакция, хотя и не вполне одинаково вы-

раженная, характерна только для двух — плясуньи и пустынной каменки (см. ниже).

Для той категории поведения каменок, которому принято придавать сигнальные функции, характерны так называемые воздушные демонстрации. У большинства видов это эпизодические взлеты с песенного поста, господствующего над местностью и длящиеся по несколько секунд. Эти полеты, хотя и обладают некоторой видовой спецификой в характере их моторики, у большинства видов лишь в частных деталях отличаются от рутинной воздушной локомоции, используемой особями в повседневной активности (рис. 4). Пожалуй, наименьшие различия в рутинном и демонстративном полете наблюдаются у обыкновенной каменки. У плясуньи, напротив, по сравнению со всеми прочими видами каменок, эти различия выражены в наибольшей степени.

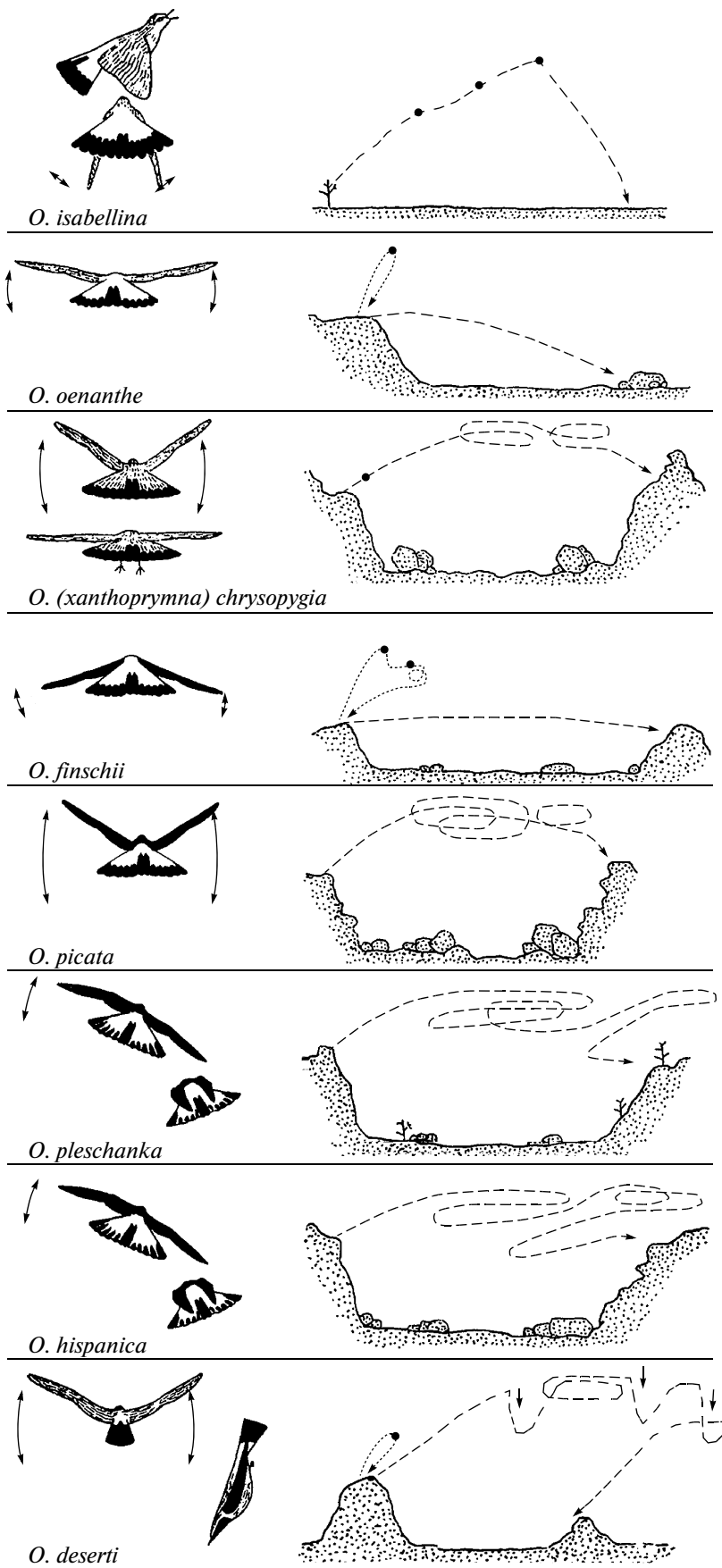
Этот полет, за который птица и получила свое русское название, выглядит следующим образом. Широко развернув перья хвоста и ритмично работая приспущенными крыльями, которые совершают взмахи малой амплитуды, самец медленно, словно бы с большим усилием, поднимается под углом вверх, затем на несколько секунд повисает в одной точке, поддерживаемый столь же быстрым биением крыльев, после чего устремляется вниз планирующим либо пикирующим полетом (рис. 5).

Столь же очевидным образом выражены отличия плясуньи от обыкновенной каменки (и всех прочих видов, по которым имеются соответствующие описания) в характере моторики, используемой в брачном поведении. Для этой категории поведения самцов плясуньи характерна вертикальная постановка хвоста и демонстрация самке полости рта, окрашенной в угольно-черный цвет. Принципиальные отличия этой позы от того, что наблюдается при взаимодействии брачных партнеров у обыкновенной каменки, показаны на рис. 6.

Еще одно, более частное различие между сравниваемыми видами касается особенностей вокализации. Каменка плясунья относится к числу наиболее искусных имитаторов среди птиц, получив за это название “пустынного соловья”. В то же время для обыкновенной каменки копирование голосов других видов птиц и прочих животных совершенно нехарактерно.

Здесь следует заметить, что не только в парах бесспорно сестринских видов (таких, например, как испанская каменка и плешанка), но и у видов, достаточно удаленных друг от друга филогенетически, хотя и относимых к “большим” кластерам (чернобокая, черная и белохвостая — см. рис. 2B)

Рис. 4. Амплитуда движения крыльев самцов и траектории демонстративных полетов у 8 видов каменок. По: Панов, 1999; Panov, 2005.



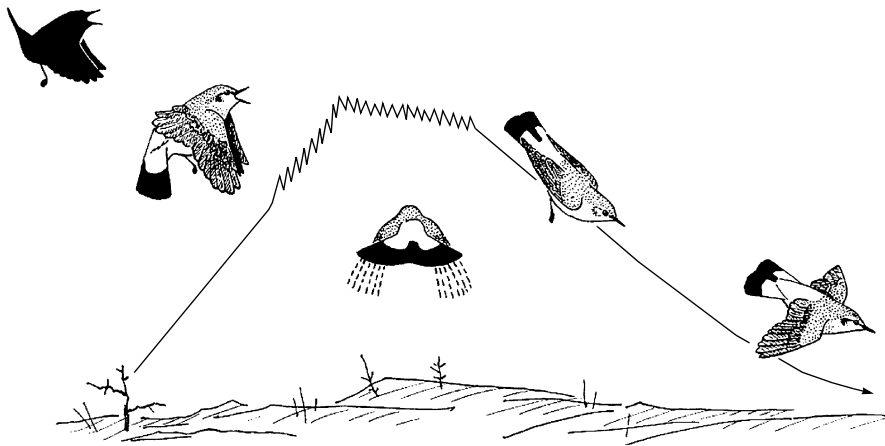


Рис. 5. Демонстративный полет самца каменки пясуньи. По: Панов, 2005.

все стереотипы как рутинных, так и сигнальных моторных реакций полностью изоморфны, различаясь лишь в частных деталях (Панов, 2009: 232–244). Поскольку при этологических сопоставлениях пясуньи и обыкновенной каменки мы видим нечто совершенно иное, вывод о близком родстве этих двух видов, вытекающий из молекулярного анализа, выглядит в высшей степени спорным. Сравнительно-этологический анализ с определенностью указывает на изолированное положение каменки пясуньи в филогенетической структуре рода *Oenanthe*. Сходство некоторых стереотипов поведения данного вида с описанными для представителей рода *Myrmecocichla* (рис. 7) служит намеком на близость пясуньи к его филогенетическим корням.

Особенности поведения пустынной каменки в сравнении с другими представителями рода *Oenanthe*

По результатам молекулярных исследований пустынная каменка рассматривается в первом из них как сестринский вид по отношению к каменке плешанке, а во второй – как таксон, занимающий базальную позицию в кластере, объединяющем три очень близкие вида: плешанку, кипрскую плешанку (*O. cyprica*) и испанскую каменку. Оба эти решения кардинальным образом расходятся с моими и выводами, и ранними попытками определить место данного вида в таксономической структуре рода *Oenanthe*. Все авторы (Vaurie, 1949; Roselaar, 1988; Tye, 1989) помещали пустынную каменку в группу так называемых черно-белых видов-петрофилов вместе с каменками черной, чернобокой и траурной (кластер I на рис. 2Б).

В моей схеме пустынная каменка помещена в позицию, базальную по отношению ко всем прочим каменкам, кроме каменки пясуньи и двух других видов, родственных ей (рис. 2А). Далее я

приведу аргументы в пользу такого решения, привлекая данные как по поведенческой экологии вида, так и по характеру его моторики и вокализации.

По характеру предпочитаемых местообитаний пустынная каменка – вид, относящийся, в общем, к равнинному фаунистическому комплексу,

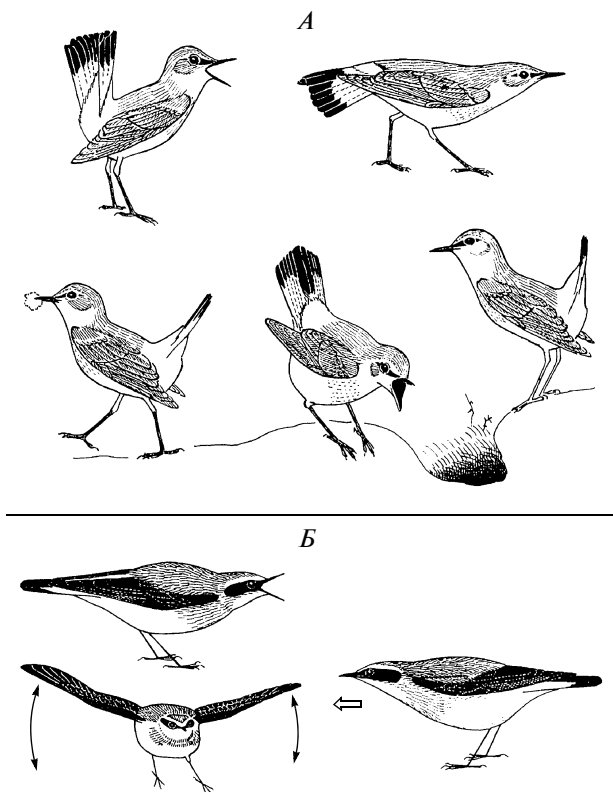


Рис. 6. Различия в сигнальном поведении каменки пясуньи (А) и обыкновенной каменки (Б) на стадиях формирования пар и гнездостроения. По: Панов, 1999; Панов, 2005.

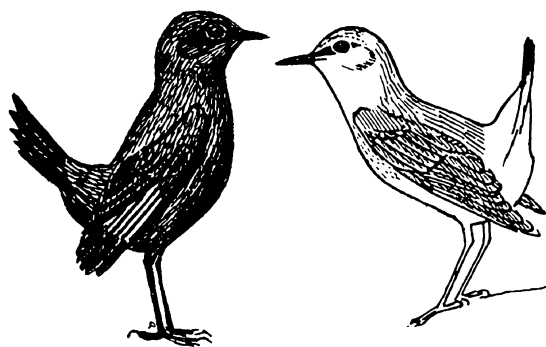


Рис. 7. Сходство в позах черной мирмекоцихлы *Myrmecocichla melaena* (слева) и каменки плясуны (справа). Левый рисунок по: Perlo van Ber, 1992.

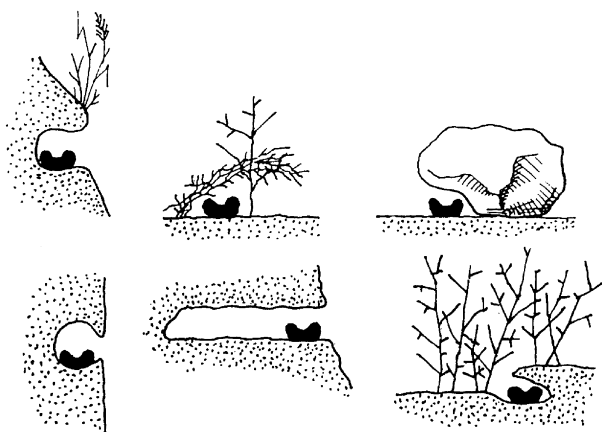


Рис. 8. Варианты расположения гнезд пустынной каменки.

в отличие от видов-петрофилов (каменки черная, чернобокая и траурная), куда ее относили ранее. Имея в этом отношении нечто общее с плясуней, пустынная каменка характеризуется существенно иными биотопическими предпочтениями. Ее типичные местообитания — это высокогорные равнины, относящиеся к категориям гравийной и каменистой пустынь (северная Ливия, Памирское плато). Среди других типов местообитаний можно назвать пустыни песчаные (ровные либо бугристые) и глинистые. Одна их характернейших особенностей вида — это его способность селиться в совершенно бесплодных ландшафтах, практически лишенных растительности и характеризующихся весьма бедной орнитофауной⁵. Эти особенности экологии сближают пустынную каменку с видами рода *Cercomela*, приуроченными к безводным каменистым (чернохвостка *Cercomela melanura*) и песчаным пустыням южной и северной Африки.

⁵ Так, на Памирском плато на этих мертвых землях помимо пустынной каменки селится в заметном количестве лишь рогатый жаворонок *Eremophila alpestris*.

Общему характеру таких местообитаний соответствует и оппортунизм пустынной каменки в выборе убежищ для гнезда. При отсутствии расчлененного каменистого субстрата, богатого всевозможными пустотами, птицы могут устраивать гнезда на земле, чаще всего в основании куста. В песчаных пустынях южного Казахстана вид проникает в леса из черного саксаула (*Arthrophytum ammodendron*). Здесь эти каменки используют в качестве гнездовых убежищ дупла деревьев либо укромные места под обильным древесным валежником (Шнитников, 1949). Интересно, что при гнездовании в пустотах (таких как норы грызунов или естественные пустоты в каменистых либо глинистых обрывах) самка при строительстве гнезда не уходит вглубь, но возводит постройку у самого внешнего края, так что она хорошо видна снаружи (рис. 8). Эти черты поведения могут свидетельствовать о том, что ближайшие предки пустынной каменки имели много общего с соответствующими особенностями поведения многих представителей рода *Cercomela*, гнездящихся полукрыто.

Весьма характерный двигательный стереотип пустынной каменки — это ритмичное покачивание хвостом наподобие трясогузок, что позволяет надежно опознавать самок вида, сходных по окраске с самками обыкновенной каменки и плясуны. В отличие от сходной реакции, наблюдаемой у последнего вида, у пустынной каменки это покачивание хвостом осуществляется более быстрым темпом, с ритмичными его изменениями. Кроме того, при каждом покачивании крайние рулевые слегка разводятся в стороны. По описанию Фаркаса (Farcas, личное сообщение), примерно такие же движения хвоста характерны для южноафриканского скромного чекана (*Cercomela tractrac*). По моим наблюдениям, чернохвостка (*Cercomela melanura*), хотя и не потряхивает хвостом, но ритмично распускает и складывает рулевые, как это делает пустынная каменка одновременно с покачиванием хвоста.

Отсутствие в литературе данных по этологии видов рода *Cercomela*, с которыми я склонен сближать пустынную каменку, не позволяет дать сколько-нибудь развернутую аргументацию в пользу предположения о близком родстве пустынной каменки с представителями этого рода, либо отбросить его. Так или иначе, для меня очевидно отличие общего поведенческого облика пустынной каменки от того, что мы видим у прочих представителей рода *Oenanthe*, в том числе от пары сестринских видов испанская каменка и плешанка, с которыми первый вид сближаются по данным молекулярного анализа (рис. 2B). Это заставляет искать среди родов, близких к каменкам, претендентов на роль возможных ближайших предков пустынной каменки. Я склонен ду-

мать, что эти поиски полезно сосредоточить именно в направлении рода *Cercomela*.

Среди особенностей пустынной каменки, помимо тех, что перечислены выше, назову следующие.

1. Особенности окраски. Хвост черный с белым основанием, а не белый с черными центральными рулевыми и черной же концевой перевязью, как у прочих видов каменок. Признак, общий с рядом видов рода *Cercomela*.

2. Бросающаяся в глаза доверчивость по отношению к наблюдателю (признак, характерный для некоторых видов рода *Cercomela*).

3. Отсутствие комфортного поведения, связанного с купанием. При высокой температуре воздуха, когда каменки всех видов, содержащиеся мной в неволе (в том числе плясуньи), охотно купаются, пустынные каменки лишь мочат лоб в поилке. При насильственном купании их в такой ситуации (обрызгивание из шприца) они испытывают очевидный дискомфорт, связанный во многом с весьма длительным высыханием оперения⁶. Эту особенность можно связать с исконными особенностями обитания форм, предковых для пустынной каменки, в экстремальных условиях безводных пустынь (см. выше).

4. Некоторые особенности охотничьего поведения, ориентированного на потребление мелких жертв (размером с комара). При поимке крупного насекомого каменка поедает его, отщипывая клювом кусочек за кусочком.

5. Предельно простая структура песни. Она коротка, включает не более трех свистовых нот и полностью лишена имитаций (в отличие от того, что мы видим у испанской каменки и плешанки, которые являются типичными имитаторами). Из всех известных мне мелких видов дроздовых эта песня по простоте своей структуры наиболее напоминает песню чернохвостки.

6. Своеобразие демонстративного полета (рис. 4, нижняя позиция). Во время этой акции самец мерно взмахивает крыльями, поворачивается в горизонтальной плоскости то в одну, то в другую сторону, затем резко взмывает вверх, на мгновение повисает па одном месте и сразу же, слегка развернув рулевые, пикирует вниз. Приверженность самцов пустынной каменки к этому воздушным эволюциям довольно велика, и в этом отношении их поведение наиболее сходно с тем, что можно видеть у испанской каменки, хотя сам полет у этих двух видов выглядит совершенно по-разному.

⁶ В то время как многие виды каменок охотно “купаются” под дождем, особи *Cercomela melanura*, по моим наблюдениям, прячутся в укрытие сразу же, как только дождь начинает моросить.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительно-этологический анализ, как и любой другой подход в попытках реконструкции филогенеза, имеет свои достоинства и недостатки. Редкое его использование в современных исследованиях этого плана объясняется в первую очередь трудоемкостью сбора исходных данных и чрезвычайной скудостью литературных материалов для широких сопоставлений. Молекулярные подходы, имеющие в своем распоряжении обширные коллекции генетического банка, находящиеся в этом смысле в гораздо более выгодном положении.

Второе препятствие, с которым сталкивается применение сравнительно-этологического анализа, обусловлено объективной природой самих исследуемых явлений. Как было показано недавно в отношении другой группы птиц, дивергенция поведенческих стереотипов выглядит как процесс перекомбинации исходных признаков “задатков”, уже существовавших у первоначально компактной группы видов, предковых для данного филума (Панов, 2008). В этом отношении реконструкции на основе сравнительно-этологического анализа по своей сути мало чем отличаются от тех, которые выстраиваются с использованием иных категорий признаков — не только морфологических, но и заложенных в структуре генома.

Именно комбинаторный характер поведенческого облика таких видов, как пустынная каменка, о которой речь шла выше, делает задачу поиска их места в системе чрезвычайно затруднительной. Здесь перед нами мозаика признаков, характерных, как можно думать, для некоей предковой группы видов (в данном случае относящихся к роду *Cercomela*), и тех, что в эволюции вида приобретены вторично и соответствуют интегральному облику “типичной” каменки. Многие особенности сигнального поведения пустынной каменки оказываются у нее общими с представителями обеих клад, представленных на рис. 2Б, именно, кластера каменок-петрофилов (таких как черная и черношейная каменки) и того, который включает себя сестринские виды *O. hispanica* и *O. pleschanka*.

Коль скоро поведенческие “признаки” по природе своей большей частью континуальны, попытки создать формализованные деревья, основываясь на методах количественной таксономии, оказываются мало продуктивными. Они могут создавать лишь видимость “строгости” анализа, но в действительности представляют реальные взаимоотношения между таксонами в совершенно искаженном виде.

Принято считать, что ту же претензию невозможно предъявлять к филогенетическим деревьям, построенным с использованием молеку-

лярных маркеров, коль скоро те дискретны по своей природе. Однако это расхожее мнение коренится в недостаточной осведомленности зоологов о всех тех подводных камнях, которые таятся в применении этих методик.

Детальный анализ причин несоответствия молекулярно-филогенетических реконструкций реальному положению вещей дан в статье Банниковой (2004). Этот автор перечисляет великое множество факторов, которые отрицательно влияют на конгруэнтность филогенетических деревьев, статистическую поддержку и разрешение их ветвей. Для мтДНК, которая все еще остается основным орудием молекулярной филогенетики, их особенно много, и здесь в первую очередь следует указать на высокую скорость нуклеотидных замен. В силу этого мтДНК видов, разошедшихся 80 млн. лет назад, различаются немногим больше, чем видов, отделившихся от общего предка не более 20 млн. лет назад.

По мнению Банниковой, сегодня совершенно очевидно, "...что разные участки генома вносят неравноценную информацию в филогенетические гипотезы и могут подавать разный филогенетический сигнал или гасить его в шуме гомоплазий. Успех современных молекулярно-филогенетических исследований во многом определяется правильным выбором гена или сочетанием генов в комбинированной последовательности. Поэтому планирование будущих исследований в области молекулярной филогенетики напрямую связано с накоплением информации о характере эволюции используемых в филогенетике участков генома". Последнее относится уже к области геномики, задача которой — обоснование выбора генов, с наибольшей достоверностью отражающих эволюцию организмов.

Как считает Банникова, основным фактором дальнейших успехов (или разочарований) в области молекулярно-филогенетических изысканий станет накопление знаний о закономерностях эволюции генома, а не технические стороны вопроса. Между тем создается впечатление, что в настоящее время развитие идет здесь в основном по пути лишь все большей автоматизации экспериментальной части и усложнения математического аппарата филогенетических алгоритмов. Я склонен интерпретировать сказанное таким образом, что сама эта область знаний пребывает сегодня если не в стадии младенчества, то на этапе раннего детства.

Использование методов молекулярной биологии для решения проблем эволюции и систематики осложняется рядом обстоятельств. При ознакомлении с цитированными здесь работами этого направления, создается впечатление, что в них отсутствует какая-либо преимущество, поскольку сама методика позволяет взять любой объект "с нуля", не имея о нем никаких предва-

рительных знаний. И если в зоологии любое исследование имеет широкую область перекрывания с предшествующими работами и относительно небольшую степень новизны, то при анализе того или иного участка ДНК выдается абсолютно новый продукт, никак не связанный с тем, что произведено ранее. Иными словами, какая-либо предварительная гипотеза отсутствует, да в ней и нет необходимости. Исследуемый ген извлекается из "черного ящика". Строго говоря, строятся схемы не родства видов, а схемы взаимоотношений исследованных генов, что на современном уровне состояния молекулярной систематики едва ли может дать достаточно достоверную информацию об истинных филогенетических связях носителей этих генов.

По словам Банниковой, результаты филогенетических исследований таксонов низкого ранга (родов и видов) часто противоречивы или неразрешимы с помощью митохондриальных генов. Быстрая дивергенция мтДНК (в 5–10 раз превышающая такую ядерной ДНК) ограничивает шкалу времени, в пределах которой она может дать полезную информацию на надвидовом уровне. Поэтому исследования, имеющие отношения к проблемам эволюции в широких пределах шкалы времени, предпочтительно проводить на более консервативных последовательностях ядерной ДНК. Несмотря на очевидные преимущества использования ядерных маркеров, они много реже, чем митохондриальные, используются в филогенетических исследованиях из-за трудностей с их выделением из больших и сложных эукариотических геномов. Как правило, для разных видов изучены последовательности разных генов. Это сильно затрудняет межвидовые сравнения либо делает их невозможными.

Недавно Сангстер с коллегами (Sangster et al., 2010) включили в свое исследование филогении семейства Muscidae (мухоловковые) 6 видов каменок. Эти авторы использовали, помимо митохондриальной ДНК, еще 3 ядерных гена. На рис. 9 полученное ими размещение этих видов на ветвях дерева показано в сравнении с результатами более раннего исследования Аутло с соавторами (Outlow et al., 2009). Из этого сопоставления легко видеть, насколько на результаты влияет количество видов из данного филума, взятых для анализа. Так, на схеме из более поздней работы обыкновенная каменка и плешанка оказались сестринскими видами, тогда как в работе Аутло с соавторами они достаточно далеко отстоят друг от друга на филогенетическом древе.

Но наиболее тревожит та поспешность, с которой Сангстер с коллегами предлагают на основе своих выводов объединить воедино ни много ни мало 4 рода воробынообразных, сведя в синонимы имена *Cercomela*, *Myrmecocichla* и *Thamnolaea*, и включив все 18 видов, ранее относимых к этим

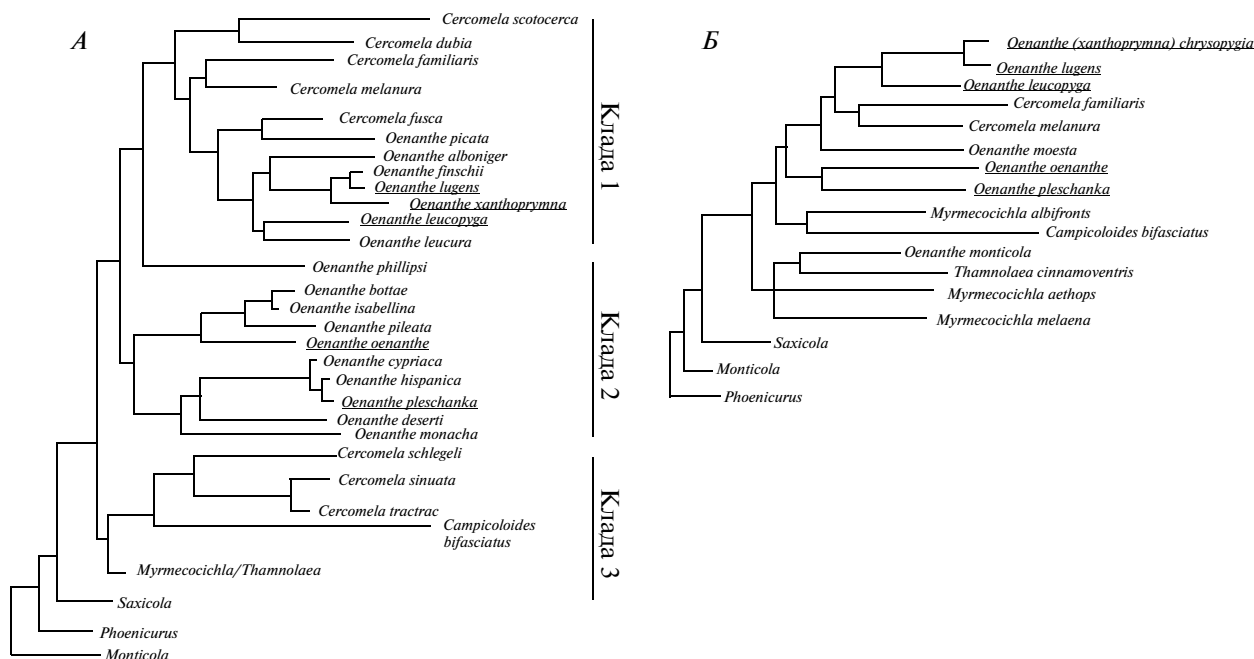


Рис. 9. Сопоставление размещения видов на ветвях филогенетического дерева в работах Outlaw et al., 2010 (А) и Sangster et al., 2010 (Б).

родам, в род *Oenanthe*. Сюда же они рекомендуют поместить еще один вид — бледноплечую каменку, которая ранее была отнесена к чечанам под именем *Saxicola bifasciata* (Urquart, 2002), а позже выделена в монотипический род *Campicoloides* (Outlaw et al. 2009).

То, что авторы работ по молекулярной систематике остро конкурируют друг с другом в своем стремлении так или иначе изменить сложившиеся в зоологии таксономические схемы, вполне понятно. Это дает им возможность получать все новые гранты и создает у них иллюзию того, что они достигли истины в конечной инстанции. Однако хотелось бы видеть во всем этом какую-либо единую, методологически продуманную стратегию. Но этого нет. Так, Аутло с соавторами делят род *Cercomela* на три филума, предлагая включить один из них (5 видов) в род *Oenanthe*, 3 вида выделяют в новый род *Emarginata* и один — в монотипический род *Pinarochroa*. В противоположность этому, Сангстер с коллегами всего лишь год спустя аннулирует все эти решения и, наряду с объединением всех этих родов, присоединяет к ним под общей шапкой еще 3 рода.

У. Олссон, возглавляя один из коллективов, на основе молекулярных данных делит виды сорокопутов *Lanius excubitor* и *L. meridionalis* на 4 и 5 видов, соответственно, а в соавторстве с Сангстером предлагает объединить вместе 4 рода дроздовых. Трудно увидеть во всем этом некую единую логику. Но главная беда состоит в том, что орнитологи доверчиво и охотно идут на эти перемены, внося

недостаточно обоснованные “новшества” в фаунистические списки и определители. Именно так создается и нарастает хаос в таксономической номенклатуре, вся тяжесть которого ляжет на плечи будущих поколений зоологов (см. об этом Панов, 2009; Панов, Bannikova, 2010).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Банникова А.А., 2004. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих // Журн. общей биологии. Т. 65. № 4. С. 278–305. <http://ibss.febras.ru/seminar/BannikovaJOB.pdf>
- Грабовский В.И., Панов Е.Н., Рубцов А.С., 1992. Фенотипический состав и успех размножения в гибридной популяции плешанки *Oenanthe pleschanka* и испанской каменки *O. hispanica* в восточном Азербайджане // Зоол. журн. Т. 71. № 1. С. 109–121.
- Гладков Н.А., 1954. Род Каменки *Oenanthe* Vieillot, 1816 // Птицы Советского Союза Т. 6. С. 495–522.
- Доржиев Ч.З., Хертыев В.Н., 1992. Экология каменок в Забайкалье. Улан-Удэ. 149 с.
- Панов Е.Н., 1999. Каменки Палеарктики. Экология, поведение, эволюция. М.: Товарищество научных изданий КМК. 342 с. — 2005. Судьбы сравнительной этологии // Зоол. журн. Т. 84. № 1. С. 104–123. — 2008. Сорокопуть (семейство Laniidae) мировой фауны. М.: Товарищество научных изданий КМК. 650 с. + LXIV. — 2009. Механизмы коммуникации у птиц. М.: URSS. 302 с.
- Панов Е.Н., Грабовский В.И., Любущенко С.Ю., 1993. Дивергенция и гибридогенный полиморфизм в комплексе черных каменок (*Oenanthe picata*) // Зоол. журн. Т. 72. № 8. С. 80–95.

- Шнитников В.Н., 1949. ПТИЦЫ Семиречья. М.-Л.: Изд. АН СССР. 665 с.
- Aliabadian M., Kaboli M., Prodon R., Nijman V., Vences M., 2007. Phylogeny of Palearctic wheatears (genus *Oenanthe*) – congruence between morphometric and molecular data // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 42. P. 665–675.
- Berridge K.C. 1990. Comparative fine structure of action: rules of form and sequence in the grooming patterns of six rodent species // *Behaviour.* V. 113. № 1/2. P. 21–56.
- Haffer J., 1977. Secondary contact zones of birds in northern Iran // *Bonn. Zool. Monogr.* № 10. P. 1–64.
- Hall B.P., Moreau R.E., 1970. An atlas of speciation in African passerine birds. *Brit. Mus. (Nat. Hist.)*. L. P. XVII + 423.
- Lorenz K., 1939. Vergleichende Verhaltensforschung // *Zool. Anz. Suppl.* Bd. 12. S. 69–102. – 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen // *J. Ornithol. Suppl.* 89. S. 194–294.
- Mayr E., Stresemann E., 1950. Polymorphism in the chat genus *Oenanthe* (Aves) // *Evolution.* V. 4. P. 291–300.
- Olsson U., Alström P., Svensson L., Mansour A., Sundberg P., 2010. The *Lanius excubitor* (Aves, Passeriformes) conundrum—taxonomic dilemma when molecular and non-molecular data tell different stories // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 55. P. 347–357.
- Outlaw R.K., Voelker G., Bowie R.C.K., 2009. Shall we chat? Evolutionary relationships in the genus *Cercomela* (Muscicapidae) and its relation to *Oenanthe* reveals extensive polyphyly among chats distributed in Africa, India and the Palearctic // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 55. P. 284–292.
- Panov E.N., 2005. Wheatears of the Palearctic. Sofia-Moscow: Pensoft. 439 p. – 2009. On the nomenclature of the so-called Isabelline Shrike // *Sandgrouse* V. 31. P. 163–170.
- Panov E.N., Bannikova A.A., 2010. On the validity of the ‘Steppe grey Shrike’ as an independent species // *Sandgrouse* V. 32. P. 141–146.
- Perlo van Ber, 1992. *Birds of Eastern Africa*. London: Collins. 304 p.
- Roselaar C.S., 1988. Genus *Oenanthe*. Plumage, bare parts, moults, measurements, weights, structure, and geographical variation // *Handbook of the Birds of Europe, the Middle East and North Africa. The birds of the Western Palearctic.* V. 5. Oxford-N.Y.: Oxford University Press. P. 756–885.
- Sangster G., Alström P., Forsmark E., Olsson U., 2010. Multi-locus phylogenetic analysis of Old World chats and flycatchers reveals extensive paraphyly at family, subfamily and genus level (Aves: Muscicapidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 57. P. 380–392.
- Tye A., 1989. Superspecies in the genus *Oenanthe* (Aves, Turdidae) // *Bonn. zool. Beitr.* V. 40. P. 165–182.
- Urquart E., 2002. *Stonechats. A guide to the genus Saxicola*. L.: Christopher Helm. 320 p.
- Vaurie Ch., 1949. Notes on the bird genus *Oenanthe* in Persia, Afghanistan, and India. *Am. Mus. Nat. Hist. Novit.* № 1425. P. 1–47.

COMPARATIVE ETHOLOGY AND MOLECULAR GENETICS AS INSTRUMENTS OF PHYLOGENETIC RECONSTRUCTIONS (FROM THE EXAMPLE OF THE GENUS *OENANTHE*)

E. N. Panov

Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Science, Moscow 11907, Russia
e-mail: panoven@mail.ru

The scheme of the genus *Oenanthe* phylogenesis elaborated on the base of the comprehensive approach (characters of external morphology, behavioral ecology, and signal behavior) is compared with three phylogenetic hypotheses based on molecular data. The hindrances confronting the studies related to molecular phylogeny that use mtDNA as the single or main markers are discussed. Negative consequences of zoological nomenclature caused by the hasty inclusion of results of comparative molecular studies in it are especially emphasized. They require a further verification using more adequate research procedures.