

№19 2002 год ОТКРЫТИЕ «ФИЛОГЕОГРАФИИ» ДЖОНА СИ АВИСА

Слово «филогеография» совсем недавно вошло в обиход молекулярной биологии. С ним связано возникновение нового направления на пересечении интересов современной геномики, классической популяционной биологии и таких традиционных дисциплин, как биогеография, демография, систематика. Удобный рабочий термин «внутривидовая филогеография / *intraspecific phylogeography*» был предложен для замены многословных описаний при наблюдении природного феномена географического распределения генных филогений по ареалу вида (Avice et al., 1987). Анализ филогеографических паттернов стремительно распространялся в мире (без России) вслед за прогрессом в молекулярно-генетических методах анализа митохондриальной ДНК. Уже через десятилетие захватывающих исследований на птицах, млекопитающих и, в особенности, на человеке возникла необходимость крупных обобщений. В 1998 г. был опубликован специальный выпуск международного журнала «*Molecular Ecology*», а в 2000 г. под грифом Гарвардского университета издана монография «*Phylogeography*». Ее автор — Джон Си Авис, профессор генетики университета штата Джорджия в Атланте, США, которому принадлежит сам термин «филогеография» (Avice, 2000). Эта книга — первая монографическая презентация филогеографии, новой научной дисциплины о географическом распространении внутривидовых генных потоков.

Автор определяет филогеографию как область исследований, связанную с принципами и процессами, ответственными за географическое распространение генных родословных. Любые генетические признаки (морфологические, поведенческие, молекулярные и иные) могут использоваться для филогеографических (в широком смысле слова) построений. Однако в чистом виде филогеография изучает закономерности пространственного распределения аллелей, филогенетические взаимоотношения которых известны или могут быть установлены. Поэтому к этой категории не могут быть отнесены аллели, исследуемые, например, традиционной популяционной генетикой и ее дериватом, белково-электрофоретическим анализом, поскольку исторические связи таких аллелей не подлежат установлению. Рабочим инструментом филогеографии является анализ генных родословных митохондриальной ДНК. В силу особенностей строения и эволюции митохондриального генома обладает преимуществами перед ядерным геномом в аспекте генеалогическом, открывая доступ к «фамильным архивам видов» (формулировка Ависа, Avice, 1989), хотя бы только по материнской линии. Диплоидия и рекомбинация препятствуют использованию многих других генетических маркеров для целей филогеографии.

Книга ни в коей мере не предназначена быть только методическим или учебным руководством. Автор лишь в силу необходимости касается принципов филогенетического анализа митохондриального генома и указывает на сложность и специфику математического аппарата обработки данных, чему посвящена огромная часть специальной литературы. Однако на непосвященного читателя даже схематизированные графические представления производят ошеломляющее впечатление богатством иерархически ветвящихся генеалогий. Эта особенность, вопреки распространенному мнению об анастомозном характере взаимоотношений поколений внутри вида, составляет существо филогеографии и позволяет внести филогенетическую компоненту в дискуссии о внутривидовой эволюции. Использование маркеров мтДНК коренным образом меняет ранг операционной таксономической единицы, в отличие от традиционной систематики, где таковой является вид, и от популяционной биологии, оперирующей с популяциями, в филогеографии сравнимое значение приобретает уже особь. Поэтому в рассуждениях о филогении человека стала идти речь об отдельной «африканской Еве», а не о предковой популяции — родоначальнике современных людей. Практически это методологическое новшество означает избавление от необходимости считать ошибку выборки и произвольного априорного установления границ популяций — двух обязательных условий популяционно-генетического анализа.

Впервые за сто лет развития генетики филогеография произвела важнейший сдвиг в генеалогическом мышлении на подвидовом уровне на основании огромного и универсального эмпирического материала и соответствующего концептуального обеспечения (в рамках теории «коалесценции», т.е. «схождения»). Следование вглубь генеалогий по материнской линии (равно как и по отцовской — по молекулярным маркерам Y-хромосомы, но это вне рамок книги) становится необходимой частью учения о виде. Филогеографический подход подчеркивает исторические, неравновесные аспекты микроэволюции, выявляет тонкие связи между популяционной демографией и генеалогией и строит мосты между формально разделенными областями популяционной генетики и филогенетической биологии. Молекулярная филогеография меняет представление о виде как о стихийном, по существу, сообществе особей, обладающем общим генофондом (по Добжанскому), или группах скрещивающихся популяций (по Майру). Вид в новой трактовке мог быть представлен в свете организованных (в пространстве и во времени) генеалогических связей, но новое определение еще не родилось. Авис, правда, не случайно приводит в качестве эпиграфа цитату из классического труда Дж.Г.Симпсона (Simpson G.G. *The Principles of classification and a classification of mammals* // *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 1945. V. 85. P. 1-350) о том, что поток наследственности делает филогению и что по смыслу он и есть филогения. Но во времена Симпсона генетическое картирование этого потока было еще недостижимым, даже ДНК еще не была открыта. Теперь же дело, скорее всего, в осуществлении кооперации тех сил, которые могли бы обеспечить грамотный подход молекулярного специалиста к видам и внутривидовому разнообразию.

Неортодоксальность филогеографии выражена даже в объектах, на которых выполнены основополагающие исследования. Это прежде всего млекопитающие и птицы — отнюдь не первостепенные объекты традиционной популяционной генетики. Только отчасти это обстоятельство объясняется исследовательскими интересами Ависа — он известен своими ранними работами по белково-электрофоретическому анализу природных популяций птиц и млекопитающих Северной Америки и теоретическими обобщениями в этом направлении (например, Avice, 1974). Особенности мтДНК определяются более интересными филогеографическими результатами у видов млекопитающих и птиц и в целом у животных, например, в сравнении с растениями.

Книга развертывает перспективу последовательного филогеографического подхода в направлении исследования и сохранения биоразнообразия. Автор считает, что необходимы новые большие объемы эмпирических данных, которые способствовали бы развитию сравнительной филогеографии в региональных масштабах. Внимание должно быть уделено совместно распространенным видам с различной историей в одном регионе. Помимо эволюционных уроков, такие исследования полезны для программ сохранения видов и региональных фаун. Наконец, по мнению Ависа, необходима интеграция данных по молекулярным генеалогиям с традиционными разделами биогеографической информации, такими, как способы распределения видов и палеонтологическая летопись. Взаимообогащение было бы полезно для филогеографии и других дисциплин, имеющих отношение к биоразнообразию.

Книгу в России найти нелегко. Поиск в библиотеках Москвы по МБА не дал результатов. По экземпляру, принадлежащему группе цитогенетики ИБР РАН (любезность Е.А.Ляпуновой), подготовлена данная рецензия. Для тех, кто не имеет возможности видеть оригинал монографии, привожу перевод оглавления. Текст книги разбит на 3 части, в каждой по две главы под следующими заголовками: I. История и концептуальное обоснование: 1. История и компетенция филогеографии; 2. Связь демографии с филогенией. II. Эмпирическая внутривидовая филогеография: 3. Уроки из исследований человека; 4. Внутривидовые паттерны у других животных. III. Генеалогические согласования: внутри и вовне видообразования: 5. Генеалогические согласования; 6. Процессы видообразования и протяженная генеалогия.

Библиографический раздел в книге очень большой — более тысячи наименований. Стоит заметить, что список работ и самого автора книги весьма внушителен — 47 наименований. Названия работ Дж.Ависа дают картину ясного следования без каких-либо блужданий в направлении, открытом им еще в 1987 г. Книга не оставляет сомнений в том, что исследование видов в гриороде наконец получает новые молекулярные стимулы и что в направлении молекулярной филогеографии Джон Си Авис — бесспорный лидер.

Библиографический список и отклики на книгу за рубежом показывают, что претендовать на приоритеты в филогеографии могло бы больше лиц, но первый автор термина стал также первым, выпустившим монографию. В этом списке нет только русских публикаций и в единичном случае встречается имя русского соавтора в международном коллективе авторов. По странному стечению обстоятельств филогеографию у нас никто своевременно не разглядел, если иметь в виду работы с зоологическими видами. Можно было бы привычно пожаловаться на бедность. Но...

В ленинские 1920-е и сталинские 1930-е годы климат в науке был далек от тепличного. Но именно тогда Н.И.Вавилов открывает закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1920; Vavilov, 1922) и обосновывает им систему линнеевского ботанического вида (Вавилов, 1930, 1931). Собственно с этих работ начинается великое вхождение генетики в науку о виде. Традиционно для западной науки, и Авис здесь не исключение, вести отсчет начала генетики вида с книги Добжанского 1937 года (Dobzhansky T. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press. 1937). Еще позже, в 1940 г., будут опубликованы работы Э.Майра и Дж.Хаксли. Вавиловское определение вида уже включает в себя географическую составляющую: «При динамическом понимании видов как систем приходится учитывать историю видов, их расселение в пространстве, нередко требующее от исследователя знания геологии, учета изменений материков, наступления ледников, роли горообразовательных процессов в изоляции видов. Изучая вид, не приходится забывать его историчности... Линнеевский вид, таким образом, в нашем понимании — обособленная сложная, подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом» (Вавилов, 1931).

Поэтому когда мы будем переоткрывать филогеографию, мы свой отсчет начнем с Н.И.Вавилова.

Литература

1. Avise J.C. *Phylogeography. The history and formation of species*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts/London, England. 2000. 447 p.
2. Avise J.C. Systematic value of electrophoretic data // *Syst. Zool.* 1974. V. 23. P. 465-481.
3. Avise J.C. Nature's family archives // *Natur. Hist.* 1989. V. 3. P. 24-27.
4. Avise J.C. et al. Intraspecific phylogeography: The mitochondrial bridge between population genetics and systematics // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1987. V. 18. P. 489-527.
5. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Докл. на III Всерос. селекц. съезде в Саратове 4 июня 1920 г. Саратов: Губполиграфотдел, 1920. 16 с.
6. Vavilov N. The law of homological series in hereditary variability // *J. Genet.* 1922.
7. Вавилов Н.И. Доклад V Международному ботаническому конгрессу, Кембридж, август 1930 г. (на англ. яз.).
8. Вавилов Н.И. Линнеевский вид как система // *Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции*. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 109-134.
9. Dobzhansky T. *Genetics and the Origin of Species*. N.Y.: Columbia University Press, 1937.

Н.Ш.Булатова, к.б.н., с.н.с., Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н.Северцова РАН, Москва