

## ФИЛОГЕОГРАФИЯ: ИТОГИ, ПРОБЛЕМЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ

Н.И. Абрамсон

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: Natalia\_Abr@mail.ru

Обзор посвящен некоторым итогам двадцатилетнего пути развития нового направления исследований – филогеографии. Проведен анализ теоретических постулатов и исследовательской программы филогеографии. Особое внимание обращено на характер интерпретации полученных в рамках филогеографических исследований данных и на взаимосвязь филогеографии с филогенией, таксономией и палеогеографией. На примере исследований по мелким млекопитающим анализируются некоторые типовые ошибки в реконструкции филогенетических связей, таксономии и палеогеографических сценариев.

### Введение

С середины 80-х годов прошлого века молекулярно-генетические методы начинают широко внедряться в практику классических зоологических и ботанических исследований. Сегодня без их применения уже практически невозможно представить дальнейшее развитие таких областей знания, как систематика, популяционная экология, филогенетика. При этом особенно популярным становится анализ изменчивости митохондриальной ДНК (мтДНК). Это связано, прежде всего, с тем, что мтДНК имеет материнскую природу наследования, не участвует в рекомбинационном процессе, обладает высокой скоростью эволюции и значительным внутривидовым полиморфизмом, а также селективно нейтральной или почти нейтральной природой мутаций, и представлена огромным количеством копий. Нуклеотидные последовательности мтДНК у особей в популяциях существуют в виде множества гаплотипов (аллелей). Передача мтДНК у животных вполне аналогична передаче фамилии по мужской линии во многих культурах: и самки и самцы наследуют материнский генотип мтДНК, но в норме только дочери передают его потомству. По степени сходства и различий гаплотипы представителей одного вида можно представить в виде кладограммы (филогенетического дерева) и, таким образом, получить внутривидовые филогении (генные генеалогии), ин-

терпретируемые как материнский компонент родословной. Таким образом, развернувшиеся широкомасштабные исследования мтДНК животных способствовали проникновению филогенетического мышления на микроэволюционный уровень. В ряде экспериментальных работ было показано, что кластеры близких гаплотипов мтДНК у многих видов имеют четкую географическую локализацию. С этого времени оформляется новое направление исследований – внутривидовая филогеография.

Термин «филогеография» (phylogeography) был введен Авайсом и соавторами в 1987 г. (Avice *et al.*, 1987). В биологии часто появляются неологизмы, которые включают в себя целые теории, концепции и парадигмы, причем английский язык более терпим к словообразованию, и часто русские названия становятся калькой английских неологизмов. По собственному признанию автора термина, он и не предполагал, что в последующем обозначит новое направление.

В начале изучения мтДНК сложные и громоздкие фразы и термины использовались для объяснения очень простого наблюдения: кластеры на внутривидовых деревьях (построенных по сходству нуклеотидного состава отдельных мт генов) довольно часто демонстрируют четкую географическую ориентацию. Таким образом, филогеография объединяет генные генеалогии (филогенетические деревья) и пространственные паттерны. Иными словами, филогеография

изучает пространственное распределение генеалогических групп. Различные взаимоотношения между генеалогией генов и географией стали обозначаться как филогеографический паттерн. Данные по внутривидовой изменчивости мтДНК подвергаются анализу с двух позиций: а) генеалогических взаимоотношений между молекулами мтДНК и б) географического распределения филогенетических групп. Взятые вместе эти два элемента составляют, по определению Авайса, внутривидовую филогеографию.

За последние двадцать лет огромный вал литературы по филогеографии превратил первоначально утилитарный термин для обозначения частного явления в мощное новое направление. Десятки публикаций по самым разным таксонам появляются в международных журналах ежемесячно, и их число растет ежегодно в геометрической прогрессии. Среди важнейших вех в становлении филогеографии следует отметить уже упоминавшуюся статью Авайса с соавторами (Avice *et al.*, 1987), в которой вводится сам термин и дается определение новому направлению, а также формулируются основные постулаты; специальный выпуск журнала «Molecular Ecology» (1998, V. 7, № 4), посвященный 10-летию направления с обзорными статьями, и, наконец, объемную монографию Авайса 2000 г. «Филогеография. История и происхождение видов» (Avice, 2000).

В отечественных научных журналах исследования по филогеографии начали появляться сравнительно недавно и их число пока единично. Безусловно, такое положение было в первую очередь связано с отставанием адекватной приборной базы для молекулярных исследований. Однако с конца 1990-х – начала 2000 гг. ситуация начинает резко меняться, и нетрудно предсказать, что в самое ближайшее время отечественную научную периодику и издания захлестнет аналогичный вал публикаций по филогеографии различных таксонов. Поэтому сегодня чрезвычайно важно учесть 20-летний опыт работ в рамках этого направления. Это позволит нам избежать повторения ошибок, начать не от нулевой отметки, в отношении как теории, так и методов исследования. Тогда нам, может быть, удастся оказаться не в арьергарде, а в авангарде исследований. Естественно, в рамках одной публикации невозможно детально

рассмотреть многие вопросы, так или иначе связанные с филогеографией, и всесторонне рассказать об этом направлении. Мы надеемся, что те, кто захочет более подробно ознакомиться с этим направлением, обратятся к цитированным выше публикациям.

В данном обзоре я остановлюсь, прежде всего, на сравнении и анализе теоретических постулатов филогеографии и исследовательской программы, применяемой на практике. Особое внимание я хочу обратить на характер интерпретации полученных данных и на взаимосвязь филогеографии с филогенией, таксономией и палеогеографией. Влияние филогеографии на эти дисциплины, имеющие длительную историю, наиболее значительно, и именно на пересечении этих направлений возникает больше всего споров и конфликтов. В нашей работе мы большей частью остановимся на работах по филогеографии позвоночных, в основном, мелких млекопитающих. Это ни в коей мере не означает, что по этим группам работают больше, чем по остальным, а только отражает опыт и профиль работы автора публикации.

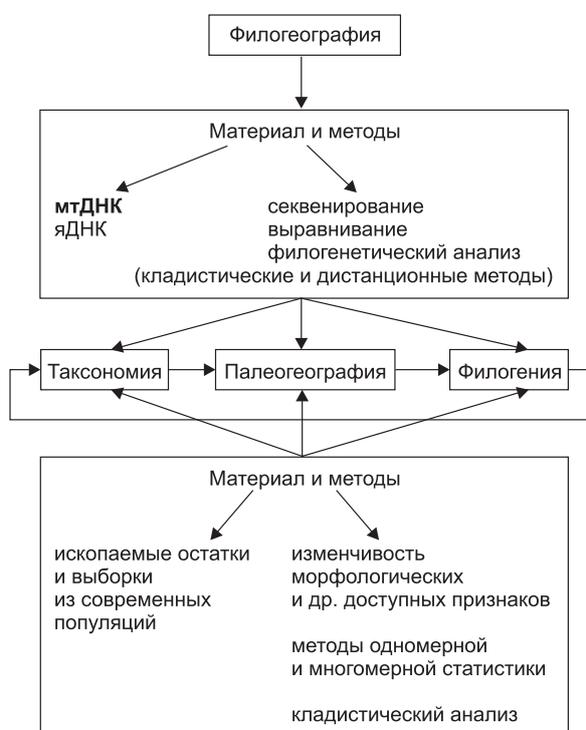
**Взаимосвязь филогеографии с другими дисциплинами. Общая характеристика исследований и исследовательской программы. Соотношение с «классическими», догенетическими (молекулярно-генетическими) методами исследования**

Взаимосвязь филогеографии с другими дисциплинами довольно подробно рассмотрена в монографии Авайса. Автор видит место филогеографии на границе между группой дисциплин, вовлеченных в изучение микроэволюции, и группой дисциплин, изучающих макроэволюцию. К первым относятся этология, демография и популяционная генетика, ко вторым – историческая география, палеонтология и филогенетика (Avice, 2000). Причем такое положение филогеографии среди других дисциплин Авайс определяет на основании того, что данные этих дисциплин привлекаются для анализа и интерпретации характера распределения генеалогических линий. Мы постараемся далее убедить читателя, что на практике чаще случается наоборот, не данные этих дисциплин привлекаются для ин-

терпретации распределения генеалогических линий, а на основе характера их распределения и полученных в ходе исследования генных деревьев делают выводы и строят эволюционные сценарии, кардинальным образом меняющие многие сложившиеся представления в этих дисциплинах.

Прежде всего, стоит обратить внимание на те традиционные научные направления, на которые наибольшее влияние оказал фактологический материал, полученный в ходе филогеографических исследований, и сравнить особенности исследовательской программы и материала с таковыми, применяемыми в данных дисциплинах ранее. Рассмотрим материал и методы филогеографических исследований (рис. 1) и этапы, из которых состоит исследовательская программа. Большая часть филогеографических исследований проводится с использованием мтДНК. В целом подобные исследования сводятся к следующей схеме:

1. Проводится филогенетический анализ внутривидовой генетической изменчивости



**Рис. 1.** Взаимодействие филогеографии с традиционными дисциплинами и сравнение используемых подходов и материала.

по выбранному молекулярному маркеру. В исследованиях на позвоночных это чаще всего цитохром б (cyt b), в исследованиях на беспозвоночных – субъединица 1 цитохром оксидазы (COI). Полученные сиквенсы выравнивают и проводят построение деревьев при помощи дистанционных (метод ближайшего соседа) и дискретных (максимальной парсимонии и максимального правдоподобия) методов, а также Баевского анализа.

2. Анализируется географическое распространение важнейших генеалогических линий, выявленных на предыдущем этапе исследования.

3. Оценивается, в какой степени на современную генетическую структуру популяций могли повлиять палеоисторические события (изоляция в отдельных рефугиумах и последующее расселение, фрагментация ареала и дисперсия) и эволюционные (мутации, дрейф генов, отбор и др.), и, наконец, проводится построение эволюционного сценария для каждой мтДНК клады.

4. На основе полученных данных делаются выводы 1) о филогении исследуемой группы (ср. филогения); 2) о таксономической структуре (таксономия, систематика); 3) о времени дивергенции основных линий; 4) проводится реконструкция вероятных палеоклиматических событий и палеоландшафтов (палеонтология, палеогеография). Элементы этого этапа не всегда присутствуют в полном наборе.

Последние (3-й и 4-й) шаги в этой схеме особенно уязвимы и содержат много подводных камней. Были предложены специальные тесты для того, чтобы отличить эффекты палеоисторических событий от эволюционных (Templeton, 1998). Однако большинство филогеографических исследований выполнены на столь небольших выборках, что применить к ним разработанные тесты просто невозможно. Мы остановимся на проблеме объема выборки и учета изменчивости немного ниже. Здесь же отметим, что история отдельных генов не всегда адекватно отражает историю популяций. Использование нескольких независимых генетических маркеров, безусловно, может повысить надежность последних шагов филогеографического анализа.

Другой нередко используемый путь для повышения надежности реконструкции истории популяций – сравнение филогеографических

паттернов у разных совместно обитающих видов. Такой подход лежит в основе сравнительной филогеографии (Bermingham, Moritz, 1998; Arbogast, Kenagy, 2001) и исходит из постулата, что сходные паттерны у разных видов свидетельствуют о том, что они сформировались под влиянием одних и тех же палеогеографических событий. Примером таких макрогеографических событий, оказавших огромное влияние на формирование современной генетической структуры многих обитателей умеренных и высоких широт Палеарктики и Неарктики, могут служить периодические крупномасштабные оледенения плейстоцена (Hewitt, 1999; Taberlet *et al.*, 1998).

С точки зрения используемого материала и исследовательской программы филогеография наиболее сильно перекрывается с теми дисциплинами, которые Авайс относит к разряду макроэволюционных (см. рис. 1). Все эти дисциплины имеют долгую, не менее чем 200-летнюю историю. Базой для их развития служили и служат, с одной стороны, поиск, сбор и изучение ископаемых остатков (палеонтология), с другой – изучение изменчивости морфологических признаков на современном, серийном, пригодном для статистической обработки материале, а методической и методологической основой – филогенетическая и таксономическая интерпретация этой изменчивости, установление конкретных филогенетических линий и их смены во времени. Безусловно, при построении эволюционных сценариев широко используются данные экологии, исторической геологии, палеоклиматологии и стратиграфии. В результате этих работ к началу XXI в. были накоплены значительные массивы данных, позволившие получить достаточно достоверные картины динамики развития природных процессов в плейстоцене и голоцене в отдельных регионах Палеарктики, описать закономерности морфологических преобразований в отдельных таксономических группах. Это, в свою очередь, послужило основой для восстановления вероятной истории формирования современных ареалов и внутривидовой структуры многих современных видов.

В то же время стали очевидными и ограничения применяемых методов для дальнейшей разработки данной проблематики. Ископаемый материал, в отличие от современного, ограничи-

вает исследователя набором доступных морфологических признаков, в результате вместо эволюции видов зачастую описывается эволюция отдельных морфоструктур. Смешивание, подмена филетических рядов морфологическими может быть источником ошибок как на таксономическом, так и на эволюционном уровнях. При анализе морфологии практически невозможно исключить многочисленные параллелизмы (гомеоплазии) и реверсии (возврат признака к исходному состоянию). Молекулярные данные обладают неоспоримым преимуществом перед морфологическими в том, что если речь идет о низком таксономическом уровне и достаточно переменном маркере, то параллельное возникновение одинаковых гаплотипов маловероятно и полагается, что рассматриваемые признаки нейтральны по отношению к среде.

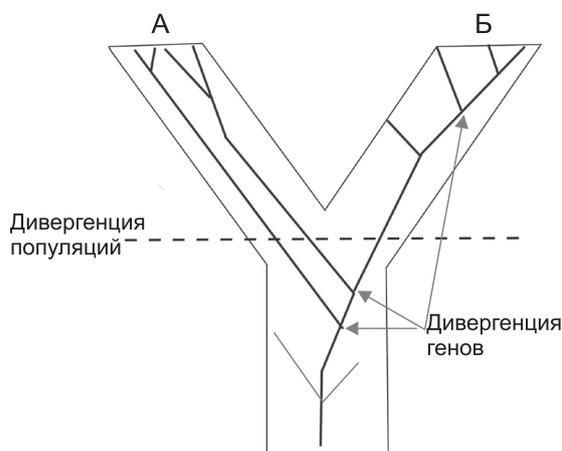
Итак, первым шагом филогеографического исследования и основой для всех остальных выводов является построение филогенетического дерева по набору полученных сиквенсов. На основе топологии полученного дерева делаются заключения о филогении рассматриваемых форм. Филогения, в свою очередь, всегда предшествует таксономическим выводам, и эти же данные служат для построения эволюционных сценариев и реконструкций ландшафтов и климата прошлого.

**Филогеография и филогения. Молекулярные маркеры и соответствие генных генеалогий генеалогиям организменным. Адекватность молекулярного маркера выбранному таксономическому уровню. Сколько молекулярных маркеров достаточно для разрешения сложных филогенетических узлов. Предковый полиморфизм и неполное расхождение линий. Мнимая парафилия**

Молекулярная филогенетика в значительной степени основывается на допущении, что генетическая дистанция между ДНК последовательностями двух форм (просчитанная по количеству различающихся сайтов) указывает на время дивергенции от общего предка, а генные генеалогии в той или иной мере соответствуют генеалогиям организменным. Такой подход наталкивается на ряд серьезных препятствий. Прежде всего, он был бы возможен только в

том случае, если бы время дивергенции генов (молекулярных маркеров) и время дивергенции видов совпадали, а это не так. Дивергенция популяций, которая в конечном счете и интересует исследователя, почти всегда происходит позднее, чем дивергенция генов (Edwards, Beerli, 2000; Nichols, 2001). Эволюция генов и эволюция видов и популяций, представленная в виде деревьев, могут не совпадать не только в отношении времени дивергенции, но также и в порядке ветвления. Как правило, дивергенция генов предшествует дивергенции популяций (рис. 2), что часто приводит к сохранению предкового полиморфизма и неполной сортировке генеалогических материнских (мтДНК) линий у популяций и видов с относительно небольшим временем изоляции (Avice, 2000) и у видов, испытавших «взрывную» эволюцию (цихлидовые рыбы, многие виды полевоочьих).

В боксе 1 рассматриваются понятия полифилии, монофилии и парафилии, традиционно применяемые к надорганизменному уровню (популяциям, видам и т. д.). Но поскольку, как показано выше, между генеалогией отдельных генов (аллелей, гаплотипов) и генеалогией популяций нет однозначного соответствия, то филогенетический статус группы (монофилия, полифилия или парафилия), определенный по топологии дерева гаплотипов мтДНК, будет зависеть от ряда факторов. Важнейшие среди них – это тип ее происхождения (от популяции с эффективным размером и широким полиморфизмом или от небольшого числа генетически



**Рис. 2.** Соотношение между генеалогией генов и популяций.

мономорфных основателей), время с момента дивергенции и размер (рис. 3) популяции. (Rosenberg, 2003).

Полифилия, парафилия и взаимная (реципрокная) монофилия, когда речь идет о генеалогических линиях мтДНК, описывают состояние популяций по отношению друг к другу с момента дивергенции этих линий на разных временных срезах (рис. 4).

Несмотря на то, что различные сценарии, приводящие к полифилии, парафилии или взаимной монофилии, так же как и варианты несовпадения генных генеалогий с организменными, подробно рассмотрены в теоретических работах (Avice, 2000; Funk, Omland, 2003; Rosenberg, 2003), во многих экспериментальных работах по филогеографии интерпретация данных чрезвычайно прямолинейна и результаты филогенетического анализа, проведенного по отдельным генам, переносятся непосредственно на филогению и таксономию изученной группы. Это может приводить к серьезным искажениям, особенно в том случае, когда использовались единичные экземпляры или небольшие выборки. Между тем именно это, большей частью за счет дороговизны и трудоемкости методик, характерно почти для всех работ по филогеографии, когда размер объединенной выборки, к примеру, для такой крупной географической области, как Аляска или Британская Колумбия, не превышает 9 экземпляров (Runk, Cook, 2005).

Схематично связь между объемом выборки и выводами о филогенетическом статусе популяций можно изобразить следующим образом.

Популяции А и В взаимно монофилетичны, если:  $\max d_{AA} < \min d_{AB}$  и  $\max d_{BB} < \min d_{BA}$  (рис. 5), где  $d_{AA}$  – генетическая дистанция при попарном сравнении индивидуумов в популяции А (замены нуклеотидов) (рис. 5), а  $d_{AB}$  – генетическая дистанция при попарном сравнении экземпляров из популяции А с экземплярами популяции В.

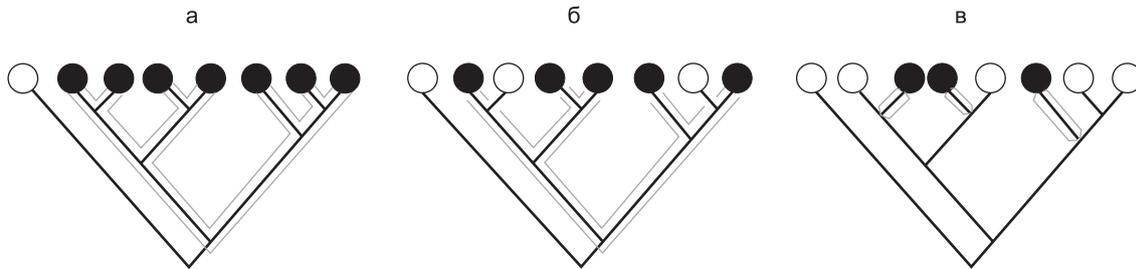
В случае, когда  $\max d_{AA} > \min d_{AB}$ , а  $\max d_{BB} > \min d_{BA}$ , популяции А и В полифилетичны.

Если же  $\max d_{AA} > \min d_{AB}$ , а  $\max d_{BB} < \min d_{BA}$ , то популяция А парафилетична по отношению к популяции В и наоборот, популяция В будет парафилетична по отношению к

### Бокс. 1. Полифилия, монофилия и парафилия – ключевые термины в таксономии и филогенетике.

#### Общие понятия

Монофилетическая группа (таксон) включает ближайшего общего предка и всех его потомков (рис. а).



Графическое пояснение основных понятий: а – монофилетическая группа, б – парафилетическая, в – полифилетическая. Открытые кружки – таксоны, не включенные в группу, черные кружки – таксоны, входящие в группу. Тонкими линиями обведены филумы, входящие в группу.

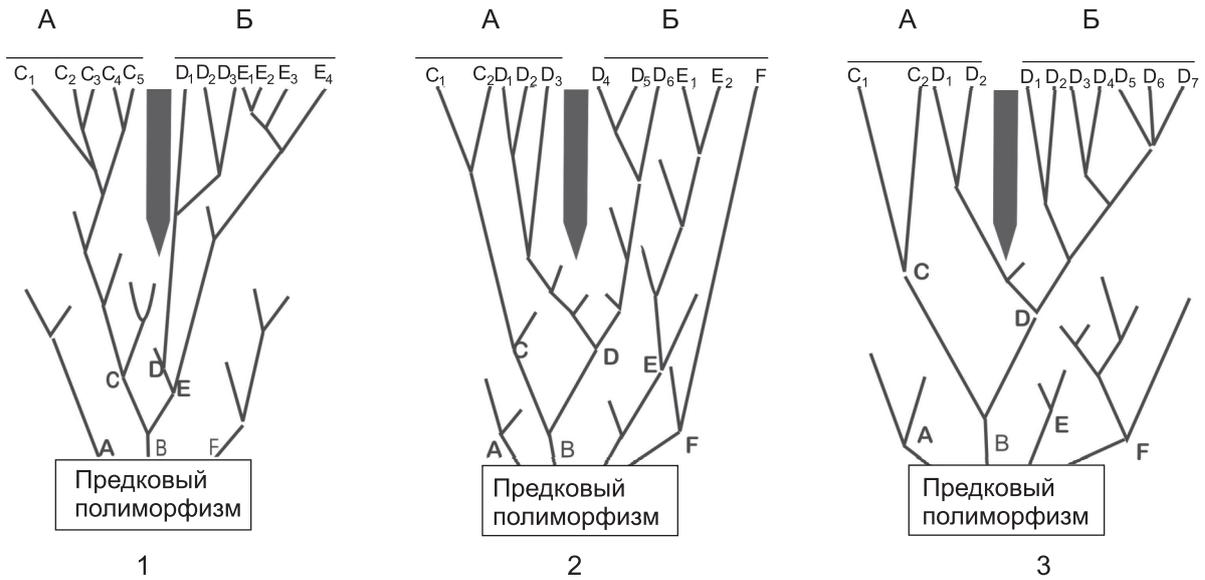
Парафилетическая группа включает ближайшего общего предка, но в отличие от монофилетической, не всех потомков (рис. б). Полифилетическая группа (рис. в) не включает ближайшего общего предка (поскольку, как правило, он не обладает характеристиками группы). Полифилетические группы не признаются во всех школах биологической систематики, и в случае, если данные исследования надежно подтверждают полифилию группы, ее классификация пересматривается. По отношению к парафилетическим группам серьезно различаются две современные основные школы систематики: традиционные систематики (иногда называемые *эволюционные*) и филогенетической (кладистической) систематики. Между сторонниками этих двух школ практически нет разногласий относительно методов поиска и построения филогении групп, но в отношении того, как перевести филогению группы в таксономическую схему, принципиальное разногласие состоит в том, признавать или не признавать парафилетические таксоны и оставлять ли за ними формальное название. Филогенетическая систематика признает только строго монофилетические группы («правило монофилии»), тогда как приверженцы традиционной систематики признают парафилетические группы. К парафилетическим группам относятся многие традиционные таксоны позвоночных, такие, например, как рептилии (не включают птиц).

популяции А, если  $\max d_{BB} > \min d_{BA}$ , а  $\max d_{AA} < \min d_{AB}$ .

В данном случае задача близка к той, которую решают зоологи, сравнивая изменчивость морфологических признаков у разных географических популяций широкоареальных видов и у близких видов. Заключение о различиях делается тогда, когда внутригрупповая дисперсия (например, в пределах выборки из популяции А) меньше межгрупповой. В таких случаях известно, насколько объем выборки влияет на получаемые результаты, и подобный анализ

вряд ли кто возьмется проводить на единичных экземплярах.

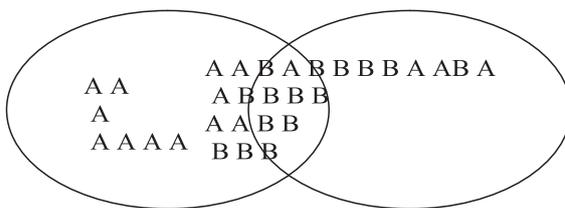
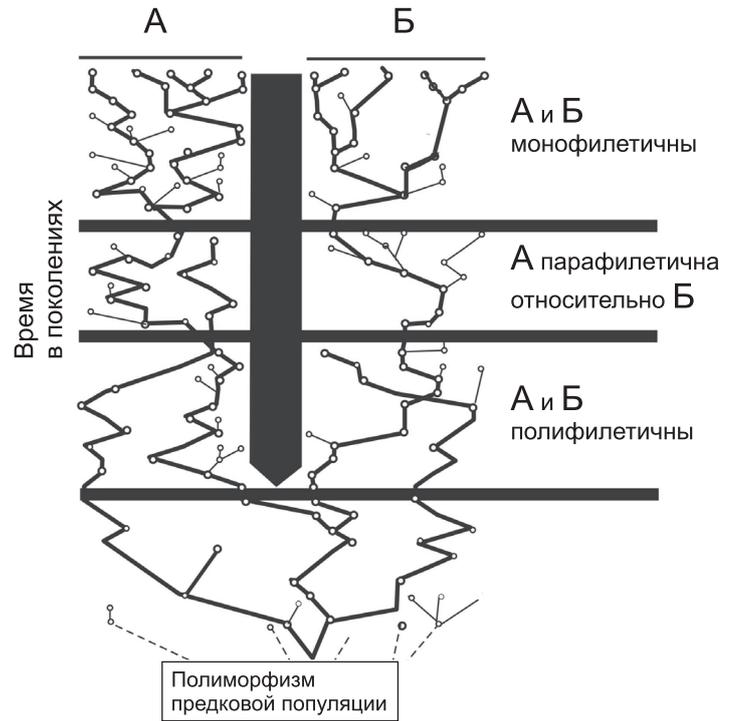
Внутривидовая изменчивость занимает одно из центральных мест в эволюционной проблематике. В течение двадцатого столетия значение внутривидовой изменчивости и ее превалирование на разных уровнях, как фенотипическом, так и генетическом, многократно подчеркивалось. При этом в эволюционных дисциплинах всегда уделялось особое внимание адекватности выборки при анализе любых признаков или процессов для того, чтобы в первую очередь оп-



**Рис. 3.** Три возможных варианта филогенетического статуса современных популяций А и Б, полученных на основе анализа распределения генеалогических линий мтДНК (филогеографический анализ).  
1 – А и Б взаимно монофилетичны; 2 – А и Б полифилетичны; 3 – парафилия А по отношению к Б. Черная стрелка обозначает преграду для потока генов между популяциями.

**Рис. 4.** Упрощенная схема зависимости филогенетического статуса популяций от глубины изоляции.

Сплошной черной стрелкой показана преграда на пути генетического обмена, жирными линиями показаны генеалогические ветви, потомство которых доживает до современности, тонкими линиями – ветви, выбывающие за счет генетического дрейфа (большая часть убрана для упрощения рисунка) (по: Avise, 2000, с изменениями).



**Рис. 5.** Схематичное представление соотношения внутригрупповой и межгрупповой молекулярной изменчивости в двух выборках из популяций А и В.

ределить степень их варьирования и лишь затем возможность их использования в различных эволюционных моделях. Интересно отметить, что если появившиеся хронологически раньше такие методы молекулярной систематики, как изозимный анализ, сфокусировали внимание исследователей на изучении изменчивости, то в значительной степени потеснившие их, если не вытеснившие совсем, впоследствии методы анализа последовательностей ДНК, напротив, проблему внутривидовой изменчивости практически игнорируют. Естественно, что это не в последнюю очередь связано с дороговизной и трудоемкостью секвенирования, достаточного для популяционных исследований количества экземпляров. В результате самая острая проблема в работах по филогеографии – проблема неполноты выборки и неравномерности охвата ареала, которая приводит к серьезным искажениям в оценках филогенетических отношений и структуре вида, к мнимой парафилии, особенно в случае широкоареальных видов, к существенным расхождениям между молекулярной филогенией и филогенией, полученной на основе анализа морфологических и других признаков. Пожалуй, один из наиболее ярких примеров неравномерности распределения выборок по ареалу и их размера – это филогеографический анализ широкоареального вида полевки-экономки в Палеарктике (Brunhoff *et al.*, 2003) (рис. 6). В этом исследовании авторы, проанализировав 5(!) экземпляров из 5 разных точек, делают вывод о существовании единой азиатской филогруппы (клады) на пространстве от Урала до Магадана. Интересно, что морфологический анализ репрезентативных выборок с этой территории показал наличие по крайней мере двух клад с приблизительной границей в центральной Якутии (Abramson, Tikhonova, 2005).

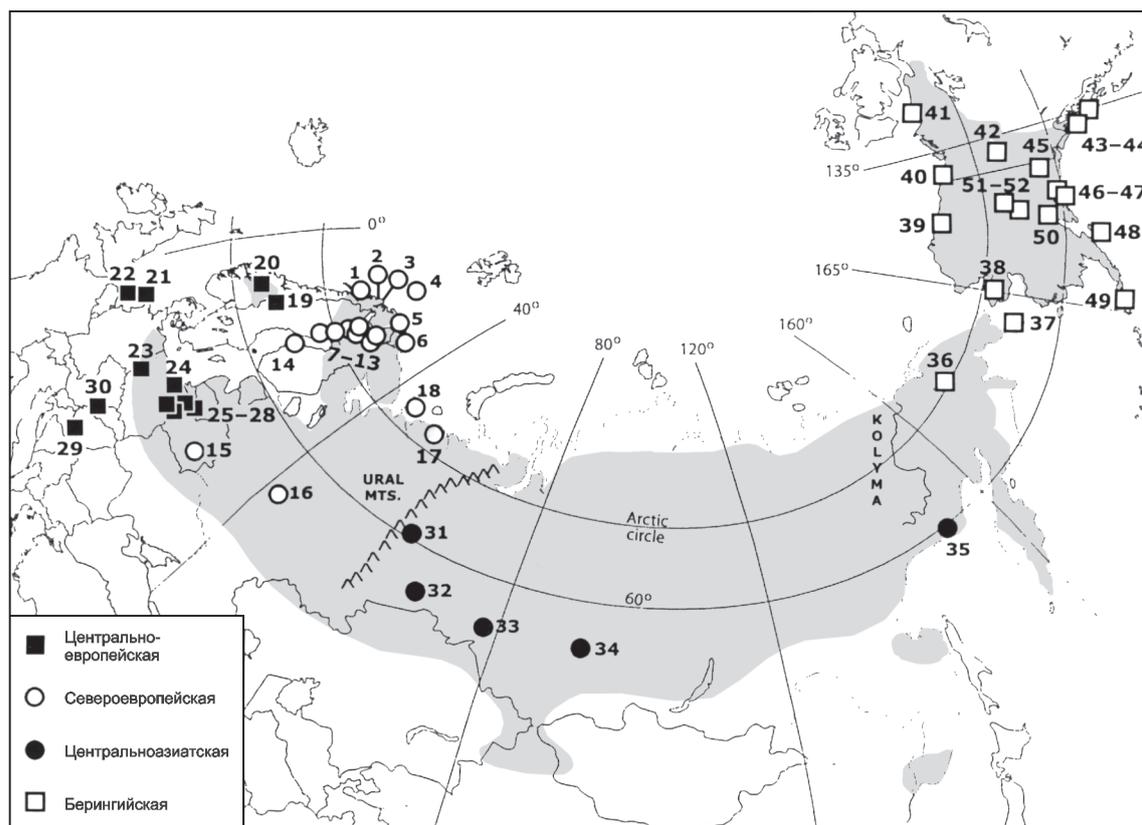
Детальный анализ более 2000 филогеографических исследований, базирующихся на изменчивости последовательностей митохондриальных генов (Funk, Omland, 2003), показал, что работы, в которых выявлены так называемые полифилетические и парафилетические виды, составляют около 23 %. Такой высокий процент выявленных полифилетических таксонов уже сам по себе должен насторожить исследователей и заставить серьезно задуматься

о возможных причинах явления. В то же время при интерпретации данных молекулярной изменчивости исследователи часто поддаются искушению принять прямолинейную «ad hoc» гипотезу и не рассматривать возможные альтернативы. Безусловно, что наблюдаемые случаи полифилии могут быть следствием как неправильной диагностики экземпляров, так и неверно определенных видовых границ, зависеть от выбора молекулярного маркера и, как уже отмечалось, от репрезентативности выборки. К сожалению, как это часто бывает, не существует точного соответствия между конкретными причинами и наблюдаемыми явлениями, и сделать однозначный выбор в пользу той или иной гипотезы достаточно сложно.

На топологию получаемых филогенетических деревьев очень значительно влияет выбор молекулярного маркера. Адекватный выбор молекулярного маркера в соответствии с рассматриваемым таксономическим уровнем представляет собой очень серьезную проблему, на которой редко специально останавливаются исследователи. Алгоритмы филогенетического анализа (самые широко используемые методы: ближайшего соседа, максимальной экономии и максимального правдоподобия), вне зависимости от качества и количества данных, в любом случае воспроизведут какие-либо деревья. Необходимость тщательного подбора признака или группы признаков, адекватных таксономическому статусу изучаемой группы, хорошо известна морфологам.

Эта задача до настоящего времени остается нерешенной в молекулярных исследованиях. На практике чаще всего один и тот же маркер (все тот же *cyt b*) используется и для анализа внутривидовых связей, и для взаимоотношений видов внутри рода и родов внутри трибы и семейства.

Как правило, выбор молекулярного маркера основывается на некоторых общих данных о приблизительной скорости его эволюции в других группах, на удобстве работы (многокопийные ядерные гены, митохондриальная ДНК), на доступности сравнительного материала в Генбанке. В то же время, если скорость эволюции использованного молекулярного маркера ниже темпов видообразования в исследуемой группе или анализируется слишком маленький его



**Рис. 6.** Пример филогеографического исследования с крайне неравномерным охватом выборок по ареалу (Из Brunhoff *et al.*, 2003).

Серым цветом показана область распространения полевки-экономки. Сплошные и открытые квадраты и кружки обозначают 4 филогруппы, определенные по изменчивости *сyt b*.

фрагмент, то в таком случае очень вероятно, что количество уникальных замен (синапоморфий) будет недостаточно для выявления статистически достоверного филогенетического дерева. А если к тому же наблюдаемая незначительная изменчивость будет ограничена еще и небольшим набором сайтов, то вероятность параллельных и возвратных мутаций (гомоплазий) многократно увеличится. С другой стороны, если молекулярный маркер эволюционирует слишком быстро относительно темпов видообразования, то высокий уровень гомоплазий более чем вероятен благодаря мутационному «насыщению», что в результате приведет к значительным искажениям на получаемых внутривидовых и видовых филогенетических деревьях. При этом очень вероятна и ситуация, когда на кладограмме будут получены полифилетические группировки гаплотипов даже в случае анализа монофилетических

групп (Funk, Omland, 2003). Так, нам удалось показать, что парафилия популяций полевки Гаппери (*Clethrionomys gapperi*), обитающих на западном и восточном побережьях США, и большая близость восточных популяций к европейской рыжей полевке (*Cl. glareolus*) (рис. 7), первоначально показанная в работе Кука с соавторами (Cook *et al.*, 2003), связана именно с мутационным насыщением транзикациями в третьей позиции (рис. 8). Такая топология вызвала удивление и у авторов, поскольку основной ареал рыжей полевки находится в европейской части Палеарктики (рис. 9). При исключении транзикаций в третьей позиции кодона из анализа мы получим топологию дерева, не противоречащую зоогеографическим и палеонтологическим данным (рис. 10) (Lebedev *et al.*, 2007, in press).

Неправильный выбор маркера со слишком высокой скоростью эволюции в сочетании с коротким фрагментом анализируемой по-

следовательности и небольшими выборками неизбежно приведет и к завышенным оценкам уровней дивергенции и в итоге – к необоснованной филогенетической и таксономической схеме. Примером такого исследования может служить таксономическая ревизия широко распространенного вида рукокрылых – серого ушана, где на основе анализа небольшого участка гипервариабельного контрольного региона было выделено 16(!) новых видов внутри некогда единого полиморфного вида *Plecotus auritus* (Spitzenberger *et al.*, 2006).

Еще одну серьезную проблему представляет интрогрессия митохондриальной ДНК другого вида вследствие гибридизации и последующих возвратных скрещиваний гибридов с особями из родительских популяций. Это может быть при-

чиной существенного несовпадения между филогенией генов и видов, особенно если исследуется только один локус. Естественно, что в этом случае мы неизбежно столкнемся с полифилией. Распознать случаи интрогрессии и отличить их от сохранения предкового полиморфизма и неполного расхождения генеалогических линий (incomplete lineage sorting) очень сложно (см. бокс 2). Безусловно, в этом случае необходимо анализировать ядерные молекулярные маркеры, желательны специфичные для каждого из родительских видов. На межвидовую интрогрессию может указывать нахождение гаплотипов чужого вида именно в зоне симпатрии, в то время как на большей части ареала виды хорошо различаются и генетически, и морфологически и при исследовании аллопатрических популя-

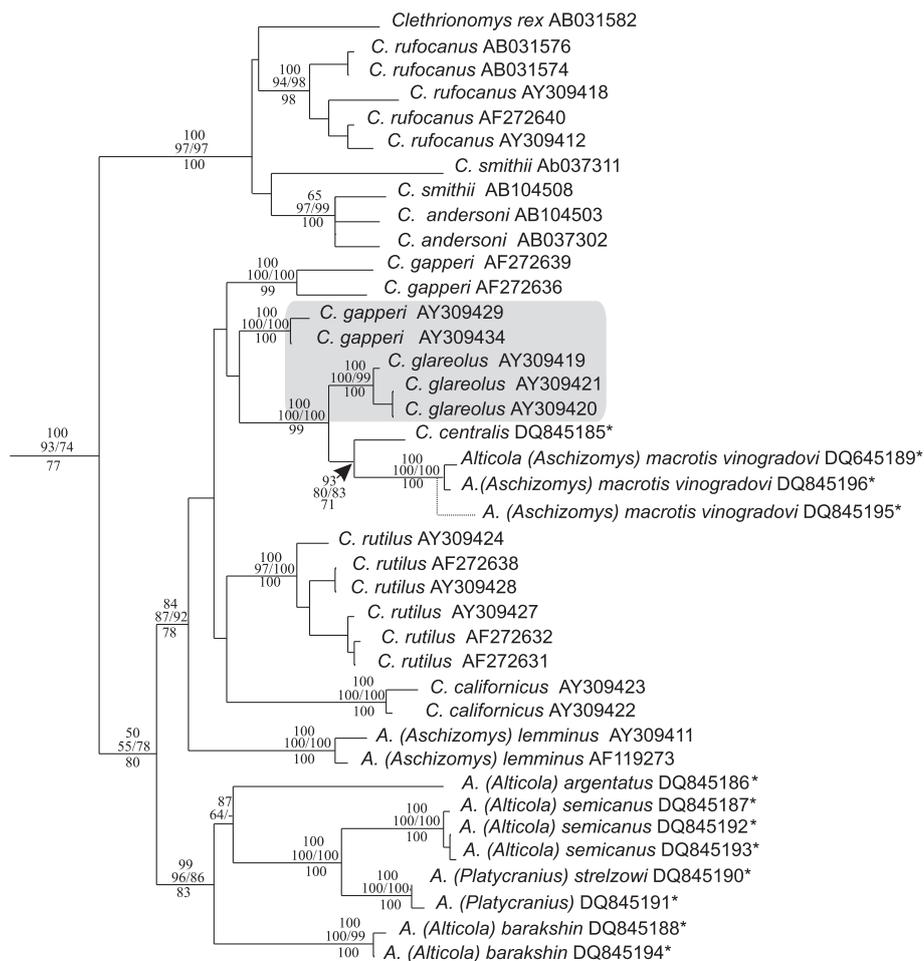
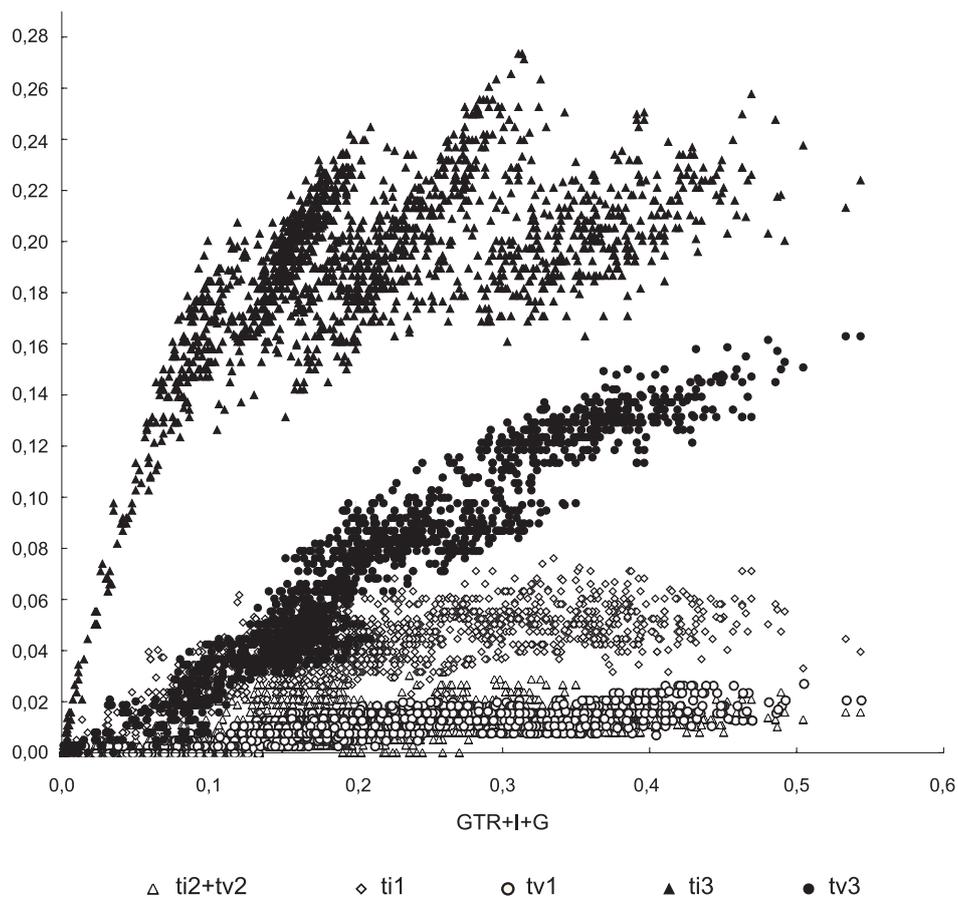
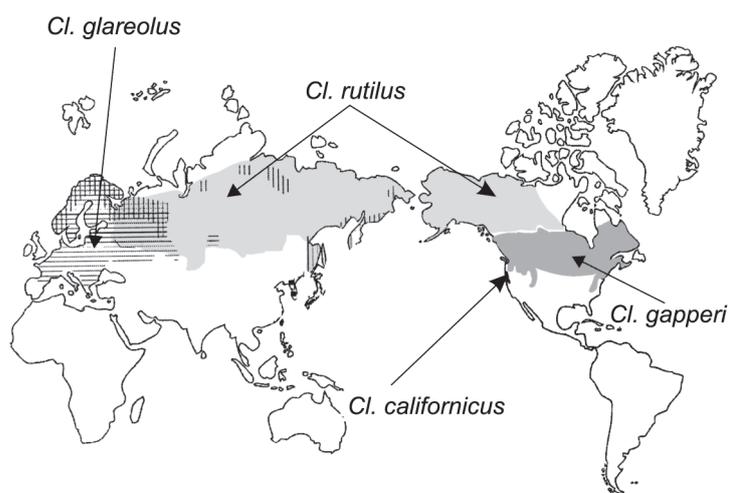


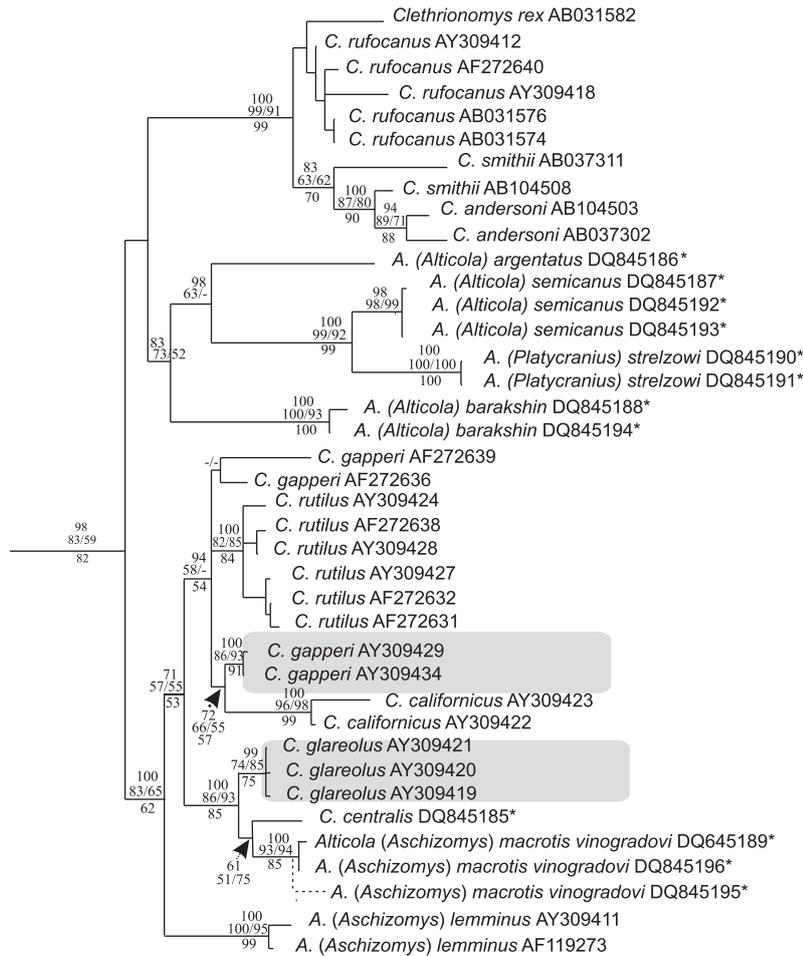
Рис. 7. Филогенетическое дерево (метод максимального правдоподобия) для полной последовательности сит b с учетом всех замен.



**Рис. 8.** График, показывающий скорость насыщения для разного типа замен и позиций кодонов. По оси абсцисс – дистанции, рассчитанные по методу максимального правдоподобия (GTR+I+Г) с учетом всех сайтов; по оси ординат – попарные (p) дистанции для разного типа замен и позиций tv – трансверсии, ti – транзиции.



**Рис. 9.** Карта-схема распространения обсуждаемых видов.



**Рис. 10.** Филогенетическое дерево (метод максимального правдоподобия) для полной последовательности суг b без учета транзиций в третьей позиции кодона.

Серыми прямоугольниками отмечены таксоны, кардинально изменившие положение на дереве.

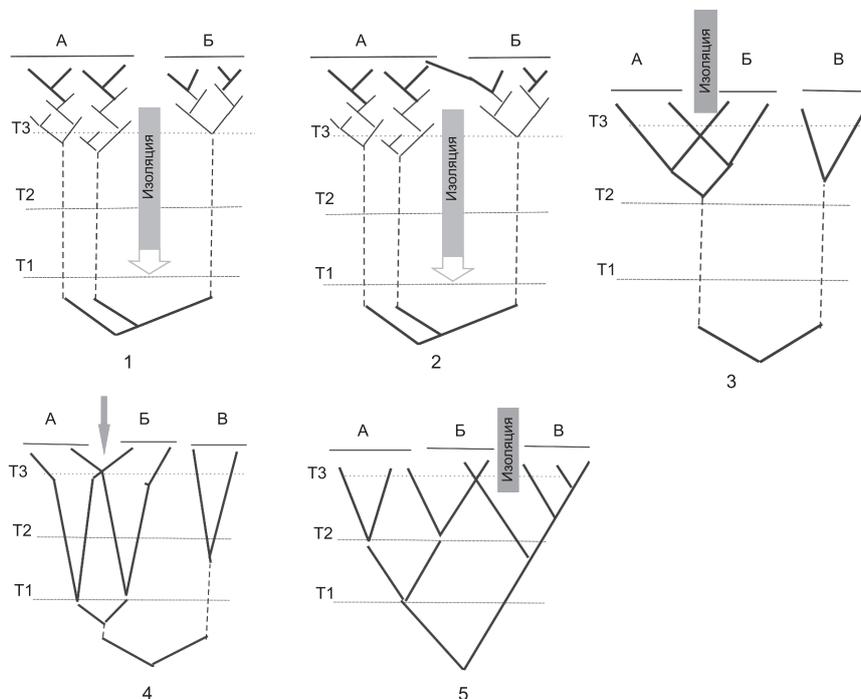
ций взаимно монофилетичны. Такая ситуация сложилась в группе сусликов (Ермаков и др., 2002) и, возможно, характерна для европейской рыжей (*Clethrionomys glareolus*) и красной (*Cl. rutilus*) полевых (Tegelstrom, 1987; Defontaine *et al.*, 2005, 2006; Osipova, 2006). В то же время не всегда можно с уверенностью объяснить случаи, когда гаплотипы одного вида расположены на кладограммах внутри кластеров другого вида (полифилетический паттерн) исключительно за счет интрогрессии. По мере того как время после интрогрессии возрастает, те варианты гаплотипов, которые сохранились в популяции после интрогрессии в результате пересортировки линий, с большей вероятностью займут базальное положение и могут уже не проявлять никакой географической ассоциации с популя-

цией, от которой они происходят. В таком случае отличить полифилию, возникшую вследствие интрогрессии гаплотипа близкого вида, от полифилии вследствие сохранения предкового полиморфизма и неполного расхождения линий, очень сложно. Последнее явление представляет собой самую общую причину полифилии и в той или иной мере затрагивает практически любое исследование, основанное на анализе изменчивости одного локуса у любого таксона.

Как уже говорилось выше, полифилия, парафилия и реципрокная монофилия – последовательные стадии истории аллелей с момента дивергенции двух сестринских видов. Именно по этой причине при анализе молодых видов филогенетические деревья, построенные по одному локусу, чаще всего полифилетичны

### Бокс 2. Предковый полиморфизм и неполное расхождение линий

Исходный полиморфизм аллелей (гаплотипов мтДНК) в предковой популяции и неполное расхождение генеалогических линий – самые частые причины полифилии. Примеры этого можно найти практически в любом филогеографическом исследовании, основанном на анализе только одного локуса.



Упрощенные схемы, показывающие различные сценарии, приводящие к парафилии или полифилии таксона (популяции) А относительно Б на получаемых генных деревьях вследствие сохранения предкового полиморфизма и неполного расхождения линий.

1 – неполное расхождение генеалогических линий при относительно давней изоляции; 2 – тот же вариант, но с вторичной недавней интрогрессией А и Б; 3 – неполное расхождение линий вследствие очень недавней изоляции; 4 – неполное расхождение линий А и Б в случае длительной изоляции, но при стабилизирующем отборе в пользу предковых аллелей (указаны стрелкой); 5 – время изоляции небольшое, но изолирующий барьер отделяет популяцию на периферии ареала (островная изоляция), в этом случае сортировка линий в изолированной популяции произойдет достаточно быстро из-за ограниченного числа основателей и популяция (таксон) в основной части ареала будет парафилетична по отношению к изолированной. Т1–Т3 – временные интервалы.

Различные аллели конкретного локуса в пределах любого вида имеют свою генеалогию, дивергенция одних произошла раньше, других – позже. Случайное распределение аллельных копий в дочерних популяциях (таксонах) при возникновении изоляции неизбежно приведет к тому, что в каждой дочерней популяции (таксоне) будут находиться аллели, генеалогически более близкие к таковым в другой популяции (таксоне). Именно поэтому через небольшой промежуток времени после дивергенции популяций (видов) генные деревья сначала будут проявлять полифилетический паттерн, а со временем одни аллели в дочерних популяциях исчезнут вследствие генетического дрейфа, новые аллели возникнут в результате мутаций и постепенно только одна из (предковых полиморфных) линий останется в дочерних популяциях (таксонах). К этому моменту сортировка линий завершится и аллели в двух дочерних популяциях будут взаимно монофилетичны. Этот переход от полифилии к парафилии и монофилии при условии нейтральной эволюции предположительно занимает промежуток времени в  $4 N_e$  поколений ( $N_e$  – эффективный размер популяции) для митохондриальных локусов.

(Funk, Omland, 2003; Rosenberg, 2003). Только со временем сортировка полиморфных локусов завершится, и сестринские виды станут монофилетичными (см. рис. 4). Такой переход от полифилии-парафилии к монофилии теоретически длится в течение  $4N_e$  ( $N_e$  – эффективный размер популяции) для митохондриальных локусов и в конечном итоге приводит к достаточно точному соответствию между генной генеалогией и генеалогией видовой (Avice, 1989). Поскольку митохондриальный геном гаплоидный и передается только по материнской линии, сортировка линий по митохондриальным локусам происходит значительно быстрее, поэтому неполное расхождение линий представляет собой меньшую проблему при анализе митохондриальных генов в сравнении с ядерными. Вследствие этого использование митохондриальных локусов в качестве маркеров при изучении филогении близких видов более перспективно (Hudson, Turelli, 2003). Но все же, несмотря на теоретические расчеты, неполное расхождение линий затрагивает также и митохондриальные локусы, и этот эффект особенно значителен в случае быстрой радиации, когда последовательные события видообразования происходят до завершения сортировки.

Именно так принято объяснять наличие общих аллелей у многих видов цихлидовых рыб африканских озер и бурную полифилию на получаемых митохондриальных генных деревьях (Moran, Kornfeld, 1993, 1995). Как уже отмечалось выше, отличить полифилию вследствие интрогрессии от неполного расхождения линий и сохранения предкового полиморфизма очень трудно. Базальное положение на дереве полифилетических гаплотипов косвенно указывает на сохранение анцестрального полиморфизма, в то время как аллели, полученные в результате недавней интрогрессии, скорее всего, займут положение ближе к кроне дерева. В пользу анцестрального полиморфизма и неполного расхождения линий свидетельствует также нахождение близких гаплотипов у форм, ареалы которых в настоящее время не пересекаются, в то время как нахождение пересекающихся гаплотипов у симпатрических или географически близко расположенных форм говорит, скорее, в пользу интрогрессии. Так, например, находки гаплотипов красной полевки (*Clethrionomys rutilus*) в скандинавских популяциях рыжей

(*Cl. glareolus*) (Tegelstrom, 1987) и бóльшая близость гаплотипов рыжей полевки из северных популяций европейской части России и Урала к гаплотипам красной полевки, чем к гаплотипам особей своего вида из южноевропейских и западноевропейских популяций (Defontaine *et al.*, 2005, 2006; Наши данные) говорит, скорее, о недавней интрогрессии. Север европейской части России и Урал – область широкого перекрывания ареалов двух видов.

Но еще раз подчеркнем, что очень трудно отличить случаи древней интрогрессии от неполного расхождения линий. Сравнение с изменчивостью ядерных молекулярных маркеров и тщательный анализ данных палеонтологии и зоогеографии, так же, как и максимально полное сравнение размаха внутривидовой изменчивости нуклеотидных последовательностей у полифилетического вида и ближайших сестринских видов (Moore, 1995), может помочь распутать этот узел. С этой целью был предложен и ряд статистических методов (Nielsen, Wakely, 2001; Knowles, 2000 и др.). Однако четкой диагностики и общепринятой методики для выявления и разграничения случаев неполного расхождения линий от случаев интрогрессии до сих пор не предложено.

Мы подробнее остановились на причинах полифилии в филогеографических исследованиях, поскольку именно недооценка полифилии и ее причин на видовом уровне чаще всего приводит к расхождениям между генеалогией конкретных локусов (генные деревья) и генеалогией организмов, к ошибочным филогенетическим интерпретациям, когда предполагается однозначное соответствие между таким образом полученными генными и видовыми деревьями и на их основе ошибочным таксономическим заключениям (см. ниже).

Интересно в этой связи отметить, что, сталкиваясь с полифилетическими генными деревьями, более чем половина авторов относит это за счет ошибочной таксономии и не пытается обсуждать иные возможные причины. Интрогрессивную гибридизацию в качестве причины рассматривает не более 32 % авторов (Funk, Omland, 2003), а неполную сортировку линий – не более 30 %. Несоответствие молекулярного маркера таксономическому уровню исследования (слабый филогенетический сигнал) обсуждалось в единичных работах. Построение генеалогических деревь-

ев – основной результат всех филогеографических исследований. Именно на них, в конечном итоге, основываются все эволюционные и таксономические выводы. Поэтому ошибка на этой стадии особенно опасна и компрометирует как метод, так и методологию филогеографии.

Еще раз стоит напомнить, что размер выборки кардинальным образом влияет на топологию деревьев на уровне видов. Филогенетические отношения, отображаемые с помощью генных деревьев, могут существенным образом меняться в зависимости от конкретных экземпляров, от которых получены сиквенсы (Funk, 1999; Barraclough, Nee, 2001). Большинство систематиков, как правило, согласны с тем, что ревизия системы должна включать все экземпляры (таксоны) более низкого уровня, т. е. ревизия рода должна охватывать все виды данного рода, ревизия семейства – все рода. Это правило до известной степени должно распространяться и на видовой уровень (Omland *et al.*, 1999; Barraclough, Nee, 2001). Только анализ больших выборок может выявить полифилию и посеять сомнения у систематиков относительно корректности непосредственной трансляции генных деревьев в филогению, эволюционную историю и таксономическую схему. Необходимо также помнить, что кладограмма, основанная на сходстве гаплотипов мтДНК, полученная в ходе филогеографического исследования, – это лишь одна из многих и многих возможных генетических кладограмм и может как отражать, так и сильно исказить истинную эволюционную историю популяций.

#### **Филогеография и таксономия.**

#### **Таксономическая интерпретация разрывов филогенетических линий, выявленных по нерекombинирующим маркерам.**

#### **Источник смещений в оценке.**

#### **Филогенетическая концепция вида.**

#### **Соотношение с другими концепциями**

Наиболее яркую попытку сопоставить результаты филогеографических исследований с таксономией предприняли Авайс и Уолкер (Avice, Walker, 1999). Они отметили, что для позвоночных отдельные филогенетические ветви (phylogenetic units), выделенные по значительным разрывам в мтДНК, согласуются по количеству

и составу с традиционно признанными видами. Обобщая результаты своих наблюдений, авторы приходят к выводу, что число видов позвоночных приблизительно соответствует числу филогенетически отчетливых мтДНК кластеров. Одновременно они подчеркивают, что для бисексуальных видов генеалогические (вертикальные) связи – не менее важный элемент для разграничения видов, чем репродуктивный критерий (горизонтальные связи). При этом значение придается, конечно, серьезным генетическим дистанциям между ветвями деревьев, поскольку именно такие разрывы предполагают длительную изоляцию популяций во времени.

Надо сказать, что данные идеи основоположников филогеографии оказались весьма актуальными в контексте постоянно ведущейся дискуссии вокруг концепции вида и недавно (с конца 1980-х – начала 1990-х гг., т. е. почти одновременно с становлением филогеографии) наметившегося отхода от биологической концепции вида (БКВ) в сторону филогенетической (ФКВ). Обсуждение современных концепций вида не входит в задачи данного сообщения, к тому же имеется ряд подробных обзоров на эту тему (Mayden, 1997; Крюков, 2003). Как было метко замечено Мэйденом (Mayden, 1997), в настоящее время почти столько же концепций вида, сколько и биологов, готовых обсуждать ее. В то же время две из них – БКВ и ФКВ – оказывают серьезное влияние на практическое разграничение видов, при этом последняя концепция тесно связана и с практикой филогеографических исследований. Поэтому, обходя дискуссии по проблеме вида и видообразованию, мы остановимся лишь на том, какое влияние на таксономию и практическое определение видовых границ оказали многочисленные филогеографические работы.

Споры между сторонниками «видодробительства» и «видообъединительства» ведутся по кругу уже не одно столетие даже и в рамках одной концепции вида. Маятник качается то в одну, то в другую сторону в зависимости не только от доминирующей концепции вида, но и от моды, и от методов описания. Сегодня в связи с применением методов молекулярных маркеров и с широким размахом внутривидовых филогеографических исследований, а также доминированием ФКВ, описание видо-

вого биоразнообразия явно находится на гребне видообразовательской волны. Показателен в этой связи пример с классификацией птиц. Если по традиционной классификации число видов птиц оценивалось приблизительно в 9000, то в одной из версий (молекулярной) классификации их число возросло до 20000 (Zink, 1996). Число видов млекопитающих возросло с 4629 во 2-м издании списка видов млекопитающих мировой фауны (Mammal Species..., 1993) до 5416 в третьем (Mammal Species..., 2005). Подобное и часто несоразмерное возрастание числа видовых таксонов произошло практически во всех группах позвоночных. Один из наиболее ярких примеров – признание в Европе вместо одного полиморфного вида сига (*Coregonus lavaretus*) около 100 видов и более 50 видов гольцов (Kotellat, 1997).

Быстрое увеличение числа видов практически во всех группах позвоночных, большей частью не за счет новых описаний, а за счет придания многим подвидам видового статуса (в теории ФКВ – подвидам нет места) и описания «криптических видов» в ходе многих филогеографических исследований, привело к «таксономической инфляции» (Isaac *et al.*, 2004), к крайней нестабильности в таксономии, к предложениям вообще отказаться от концепции вида (Hendry *et al.*, 2000), к концепции филокода (<http://www.phylocode.org>) – безранговой системе, основанной на кладах.

Почему же результаты филогеографических исследований вместе с ФКВ в качестве методологической основы привели к такому умножению видовых таксонов?

1. ФКВ в качестве видового критерия рассматривает «наименьшую совокупность популяций (бисексуальных) или (агамных) видов, диагностируемых по уникальному сочетанию признаков» (Wheeler, Platnick, 2000, P. 58), или «неразложимый (irreducible) кластер организмов, диагностически отличный от других таких кластеров, внутри которого существуют отношения предков и потомков» (Cracraft, 1989, P. 34–35). Таким образом, выделение внутри изучаемого вида диагностируемых групп логически приводит к выделению новых видов. При этом при использовании высоковариабельных молекулярных маркеров (нерекомбинантная мтДНК, высоковариабельные тандемные повто-

ры-микросателлиты) идентификация отдельных популяций, демов и индивидуумов становится вполне реалистичной задачей.

2. ФКВ признает строго монофилетичные виды, а в качестве основы для их выделения использует генные деревья («tree-based approach» – Sites, Marshall, 2004). Проблему несоответствия генных деревьев деревьям организменным мы рассматривали выше. Неверно интерпретированные через такие деревья филогенетические отношения при трансляции их в таксономическую схему неизбежно приведут к ошибкам, причем наиболее часто именно к необоснованному видообразованию. Так, прежде всего, происходит при уже упоминавшихся выше проблемах, таких, как недоучет предкового полиморфизма; малое количество исследованных экземпляров и выборки использованного молекулярного маркера, неадекватного таксономическому уровню.

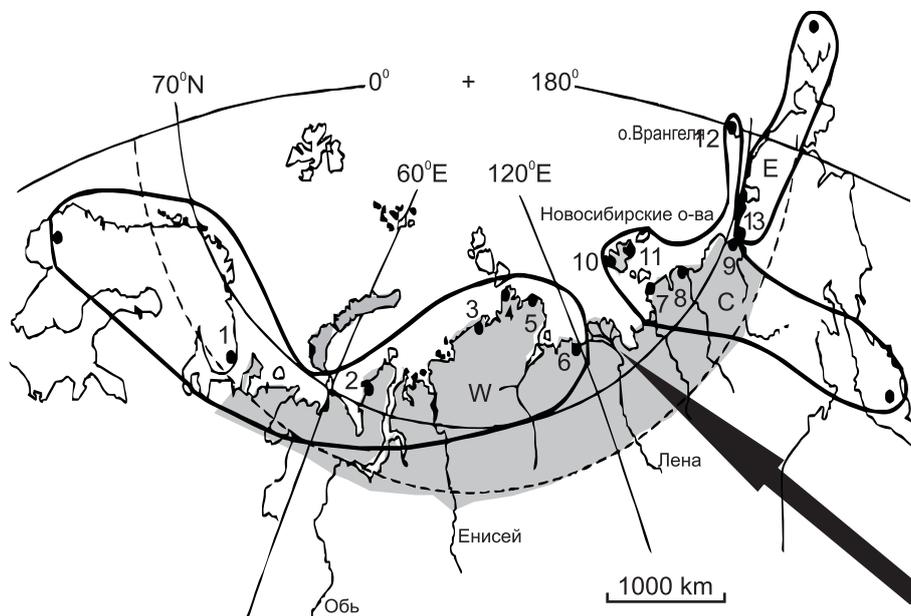
Иллюстрацией к сказанному может служить работа по филогеографии настоящих леммингов рода *Lemmus* (Fedorov *et al.*, 1999; Fredga *et al.*, 1999). Авторы на основании анализа неполных последовательностей *cyt b* у 8 (!) экземпляров из разных выборок с огромного ареала (рис. 11) и полученных генетических дистанций не только делают выводы о динамике ареала леммингов в плейстоцене, но и подразделяют сибирского лемминга (*L. sibiricus*) на два вида: *L. sibiricus* и *L. bungei*. Анализ дополнительного материала (Абрамсон и др., 2005; Abramson *et al.*, 2007, in press) показал, что лемминги из *terra typica* *L.s. bungei* (дельта Лены) относятся к кладе *L. sibiricus*, а ядерные гены (LCAT 6 экзон, р53) вообще не показывают различий в пределах вида.

Явно неадекватный таксономическому уровню молекулярный маркер (некодирующий участок митохондриальной ДНК – контрольный регион) и притом очень маленький его участок (237 нп) был проанализирован в упоминавшейся уже работе, посвященной таксономической ревизии ушанов (Spitzenberger *et al.*, 2006). Этот молекулярный маркер характеризуется очень высокой скоростью мутирования. Неудивительно, что в результате такого анализа авторы поднимают ранг практически всех известных подвидов до видового уровня и описывают еще три новых вида. При этом по данным той же работы анализ морфологических различий подкрепляет выделение только двух видов.

Как уже отмечалось выше, придерживаясь разных концепций вида, эксперты дают очень различающиеся оценки современного биоразнообразия (Peterson, Navarro-Siqueña, 1999). Последнее обстоятельство создает немалые трудности для пользователей таксономии (экологов, паразитологов, разработчиков природоохранных мероприятий). В этой связи очень заманчиво выглядит идея разработки универсального критерия для определения видовых границ, при этом в идеале такой критерий должен быть независим от теоретических посылок о процессах видообразования и концепций вида. На первый взгляд, генетические дистанции между таксонами в какой-то степени могут претендовать на роль такого универсального критерия (Ayala, 1975). Это мнение получило дополнительную поддержку после работы Авайса и Джонса (Avice, Johns, 1999), из которой следовало, что ген *cyt b* у позвоночных эволюционирует приблизительно с равной скоростью. Далее они сравнили генетические дистанции по *cyt b* между изолированными популяциями одного вида и между близкими видами одного рода. По их данным дивергенция приблизительно

но в 13 % соответствовала наблюдаемой между видами, тогда как значительно меньшие различия наблюдались между филогруппами внутри вида. Таким образом, казалось, что найден и универсальный критерий, и универсальный инструмент для определения видовых границ.

Однако многочисленные последующие исследования показали ошибочность этих выводов. Сегодня уже нет сомнений в том, что один и тот же ген (тот же *cyt b*, к примеру) эволюционирует с разной скоростью даже у очень близких таксонов, а разные гены дают очень разные оценки генетической дивергенции в силу различий в скоростях молекулярной эволюции. Кроме того, наблюдается и географическая изменчивость в скорости эволюции между близкими группами. Одно из наиболее серьезных возражений против использования генетической дивергенции для определения видовых границ у разных таксонов состоит в том, что длительная изоляция близкородственных групп, индикатором которой служит эта величина, сама по себе не является обязательным условием (а только предпосылкой) образования новых видов.



**Рис. 11.** Распространение рода настоящих леммингов (*Lemmus*) в Палеарктике.

Серым цветом обозначен ареал *L. sibiricus*, замкнутыми линиями обозначены три филогруппы, выделенные на основе изменчивости 600 пн *cyt b* (Fedorov *et al.*, 1999). Точки и цифры обозначают места сбора материала. Стрелка указывает на *terra typica* *L.s. bungei*. Полученные нами сиквенсы от экземпляров, пойманных в этом регионе, четко попадают в западную кладу (W).

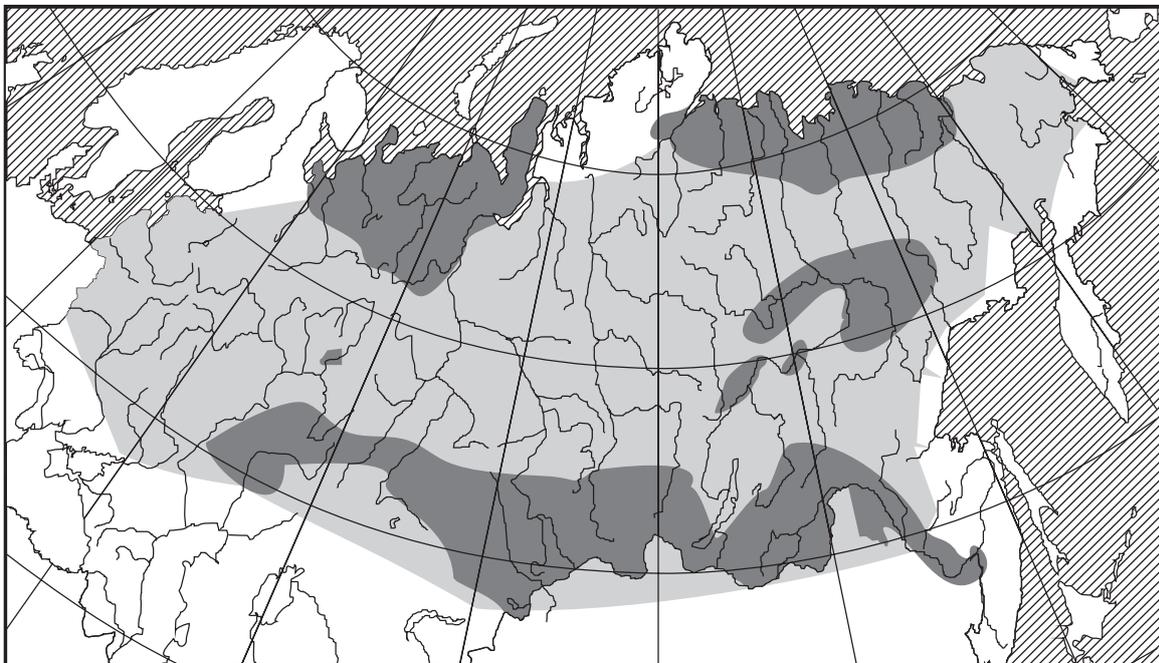
Сегодня известно уже довольно много примеров, когда дистанции между некоторыми изолированными популяциями (филогруппами) значительно превышают таковые между парами «хороших» видов. В качестве одного из таких примеров можно привести узкочерепную полевку (*Microtus gregalis*). Узкочерепная полевка была доминантным видом в составе «гипербореального» (Смирнов, 1999) плейстоценового зонального комплекса на огромной территории от Западной Европы до Приалданья. В результате климатических и ландшафтных перестроек на рубеже позднего плейстоцена–голоцена, приведших к формированию таежной зоны, ареал вида оказался резко фрагментирован на северную (тундровую) и южную (степную, лесостепную и горную) части (рис. 12).

Мы оценили уровень генетической дивергенции между северными (Ямал) и южными (Новосибирская область, Алтай, Бурятия, Монголия, Забайкалье) популяциями по нескольким молекулярным маркерам (митохондриальный *сyt b* и ядерные гены: *LCAT*, *p53*, *Fbgbeta*). Полученные данные показали, что, несмотря на значительную генетическую дивергенцию, все

изолированные географические популяции формируют монофилетический кластер с высокой статистической поддержкой (рис. 13). В то же время результаты анализа изменчивости нуклеотидных последовательностей *сyt b* показали, что генетические дистанции между узкочерепными полевками из Забайкалья (Бурятия, Монголия, Читинская область), с одной стороны, и Ямала, Алтая, Новосибирской и Омской областей, с другой, очень значительны (9–13 %) (Абрамсон, 2006; Abramson *et al.*, 2006).

Такой высокий уровень различий впервые отмечается для внутривидовых форм в пределах данного подсемейства (Jaarola *et al.*, 2004; Conroy, Cook, 2000) и в целом у позвоночных. При этом нет очевидных морфологических или каких-либо других (экологических, поведенческих) различий между столь генетически различными популяциями.

Значительная генетическая дифференциация может сохраняться в течение очень длительного времени и никаким образом не маркировать процесс видообразования. Необходимо различать генетические процессы, вовлеченные в процесс видообразования, от генетических характери-



**Рис. 12.** Карта-схема распространения узкочерепной полевки.

Современный фрагментированный ареал показан черным цветом. Штриховкой показана приблизительная область распространения вида в позднем плейстоцене.

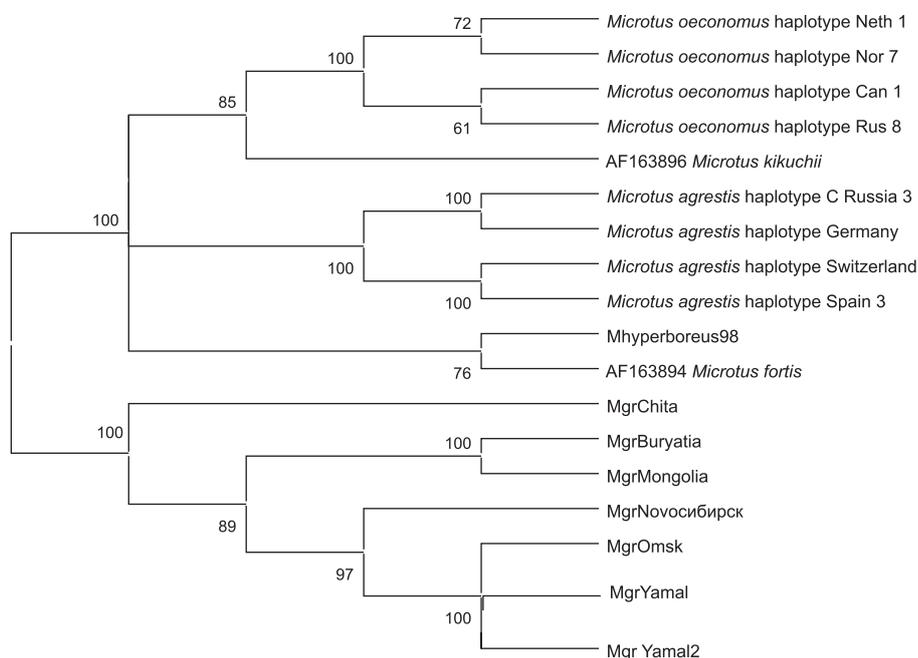
стик, по которым различается пара современных видов (Templeton, 1994). Доказательство длительной генетической изолированности популяций недостаточно для того, чтобы признать за ними статус самостоятельных видов (Ferguson, 2002). Для такого вывода необходимы данные по поведению и экологии, репродукции гибридов (Borodin *et al.*, 2006), указывающие на возможную репродуктивную изолированность (пре- или постзиготическую) сравниваемых таксонов.

Взаимодействие различных дисциплин, таких, как филогеография, сравнительная анатомия, популяционная генетика, экология и этология, как и сам междисциплинарный подход, должны стать нормой в таксономических исследованиях. Расплывчатая природа видовых границ требует разностороннего подхода к их определению и осторожного отношения к выводам, основанным на каком-либо одном методе или наборе данных. Несомненно, будущее таксономии связано с использованием данных всех доступных методов для определения видовых границ (Dayrat, 2005). Тут уместно в очередной

раз вспомнить Ч. Дарвина с его замечанием, что нет такого определения вида, которое удовлетворило бы всех натуралистов, и все же каждый натуралист точно знает, что он подразумевает, когда говорит о виде (Дарвин, 1991, С. 59).

**Филогеография и палеогеография.  
Построение эволюционных сценариев.  
Прямолинейность интерпретаций.  
Рефугиумы и ледниковые периоды.  
Необязательность существования  
географических преград для  
возникновения дискретных клад.  
Примеры возникновения таких клад без  
существенных географических преград.  
Пространственная – этологическая  
структура популяций  
и филогеографическая структура**

Один из центральных постулатов филогеографии состоит в том, что внутривидовые монофилетические группировки (клады), разделенные значительными генетическими



**Рис. 13.** Кладограмма генетических дистанций последовательностей *cyt b* (900 пн), построенная по методу ближайшего связывания (NJ) для ряда изолированных популяций узкочерепной полевки. (Mgr) (модель 2-р Kimura).

Цифры у ветвей – бутстреп поддержки (1000 репликаций). *M. oeconomus*, *M. agrestis*, *M. hyperboreus* и др. использованы в качестве внешней группы.

дистанциями, как правило, возникают в результате длительных внешних (биогеографических) преград свободному потоку генов между популяциями (Avice *et al.*, 1987). Ряд таких факторов, как подразделение популяций вида географическими преградами, расширение ареала и расселение, оказывают непосредственное влияние на характер внутривидовой генетической изменчивости. Таким образом, анализируя генеалогию отдельных локусов, их географическое распределение и частоты, можно реконструировать историю формирования современной картины генетического разнообразия, а вместе с этим и историю ландшафтов и климата.

Особенно популярным в филогеографических исследованиях стал анализ генетического разнообразия в контексте палеоисторических событий плейстоцена с его последовательной чередой похолоданий и потеплений и вызванных ими ландшафтными перестройками. Предполагается, что изоляция популяций в рефугиумах, фрагментация ареалов и последующее быстрое расселение видов объясняют как современный характер внутривидовой дифференциации, так и видовое разнообразие (Hewitt, 1996, 1999). Другая посылка заключается в том, что генетическая изменчивость в популяциях с территорий, подвергавшихся покровному оледенению, будет меньше, нежели в популяциях, населяющих территории бывших рефугиумов и не подвергавшихся покровным оледенениям (Hewitt, 1996). Кроме того, во время сменяющих друг друга периодов похолоданий–потеплений (ледниковье–межледниковье) происходили очень значительные подвижки границ ареалов у большинства видов, а это в свою очередь приводило как к усилению потока генов между разнородными популяциями, так и к локальному вымиранию (усилению дрейфа генов).

«Теория рефугиумов» в свете накопившихся данных палеонтологии и экологии представляется слишком упрощенной схемой и подвергается обоснованной критике с разных сторон (Stewart, Lister, 2001; Knapp, Mallet, 2003). Для объяснения современного географического распространения определенных митохондриальных филогрупп данная теория использует исключительно изоляцию в отдельных плейстоценовых рефугиумах и не учитывает различную способность к дисперсии и особенности

пространственно-этологической структуры популяций рассматриваемых видов. Последние параметры оказывают не меньшее влияние на характер генетической и морфологической изменчивости. В пользу этого говорят уже многочисленные на сегодняшний день данные по филогеографии многих совместно распространенных с позднего плейстоцена видов полевоочных.

Если следовать постулатам филогеографии и теории «рефугиумов», то следует ожидать общих филогеографических паттернов. Однако это не так. Так, например, различия в пространственно-этологической структуре и экологии копытных (*Dicrostonyx*) и настоящих леммингов (*Lemmus*), скорее, объясняют различия в их филогеографических паттернах, нежели изоляция в различных плейстоценовых рефугиумах. Сегодня эти грызуны – самые массовые млекопитающие современной тундровой зоны Старого и Нового Света, а в плейстоцене южная граница их распространения доходила до юга Франции на западе и южного Приморья на востоке. При этом они, за небольшими исключениями, почти всегда были распространены на одной территории. Для них характерны и общие закономерности динамики численности, и сходные темпы размножения, и уровни базального обмена. В то же время стадии обитания и распределение по ареалу у них резко различны. Для настоящих леммингов характерны перемещения на большие расстояния и очень слабо выраженная филогеографическая структура (Ehrlich, Stenseth, 2001), но не характерно образование семейных групп, в то время как для копытных леммингов как раз характерно образование больших скоплений в виде локальных семейных группировок, мозаичное распределение их по ареалу (предпочитают изолированные в тундре возвышенные сухие участки с дриадами) и ограниченная дисперсия. Естественно, что на одной и той же территории и при одинаковом количестве исследованного материала у настоящих леммингов обнаружено всего три клады, тогда как у копытных леммингов – пять (Fredga *et al.*, 1999). Дисперсия на большие дистанции характерна и для полевки-экономки, и не случайно, что занимая огромный ареал в Палеарктике, этот вид проявляет очень слабую филогеографическую структуру (Brunhoff *et al.*, 2003). Узкочерепная полевка, напротив, имеет

очень резко выраженную филогеографическую структуру. Наибольшие дистанции, просчитанные по митохондриальным (сyt b) генам (филогеографические разрывы), наблюдаются между сравнительно близко расположенными популяциями этого вида (Бурятия–Монголия и Читинская область) (Abramson *et al.*, 2006). Характер использования территории узкочерепной полевкой и способность к дисперсии сравнима с таковой у копытных леммингов.

Авторы многих работ по филогеографии справедливо полагают, что географические преграды и вызванная ими фрагментация ареала оказывают большее воздействие на виды с ограниченной способностью к дисперсии, чем на те, для которых характерны перемещения на большие дистанции (Avice *et al.*, 1987; Bond *et al.*, 2001). В то же время при интерпретации причин филогеографических разрывов (phylogeographic breaks) и построении эволюционных сценариев для полученных клад необходимо учитывать, что у видов с ограниченной способностью к дисперсии с очень большой вероятностью будут выявляться генеалогические разрывы, которые возникли не в связи с географическими преградами (например, ледниками) и не вследствие изоляции в рефугиумах.

Филогеографическая структура (проявляющаяся на генных деревьях в виде хорошо очерченных кластеров) может возникать у видов с относительно стабильной численностью и непрерывным распространением, но при условии, что численность популяции и способность к дисперсии относительно низкие. Два фактора существенным образом влияют на выраженность филогеографической структуры: способность к расселению и размер популяции (Irwin, 2002). Однако сама возможность того, что филогеографическая структура может возникать там, где нет специфических географических преград, представляет непреодолимое препятствие для многих исследователей, стремящихся восстановить историю ареала и ландшафтов прошлого, исходя только из структуры современной генетической изменчивости.

Один из подходов в этом случае – исследование нескольких независимых молекулярных маркеров. Если, к примеру, филогеографическая структура возникла вследствие ограниченной дисперсии, то генные деревья, построенные

по различным маркерам, скорее всего, будут различаться.

Другой подход – исследование нескольких совместно распространенных видов (сравнительная филогеография), и в случае, если их филогеографические паттерны совпадают (т. е. совпадают географические границы разрывов генеалогических линий), то тогда они, скорее всего, вызваны общими географическими барьерами. Однако даже в этих случаях полной изоляции между популяциями может не быть. Филогеографические разрывы, выявленные по нескольким маркерам или у нескольких видов, могут быть следствием низкого качества местообитаний, экологических градиентов и ограниченной дисперсии. В любом случае, если обнаружен филогеографический разрыв там, где он не предполагался по данным палеогеографии, палеоклиматологии и др., необходимо получить дополнительные данные (помимо молекулярных) в пользу того, что он вызван именно географической преградой. При палеогеографических интерпретациях данных молекулярной изменчивости, точно так же, как и при филогенетических и таксономических интерпретациях генных деревьев, необходимо совместно анализировать данные изменчивости морфологических, поведенческих, экологических и др. признаков (Puorto *et al.*, 2001; Wiens, Penkrot, 2002).

### **Перспективы развития направления и исследовательской программы**

В данной работе мы намеренно не останавливались на целом ряде аспектов филогеографии, заострив внимание лишь на моментах, связанных с влиянием этого направления на такие дисциплины, как филогения, таксономия и биогеография (палеогеография). Безусловно, такой уклон объясняется в первую очередь интересами автора работы. Но сама филогеография как направление, несомненно, гораздо шире и оказывает не меньшее влияние на такие научные дисциплины, как популяционная генетика, экология популяций и демография. Особенно плодотворным оказался подход к восстановлению демографической истории популяций по получаемым в ходе филогеографического анализа данным.

Изменчивость молекулярных (митохондриальных) маркеров характеризуется двумя параметрами: изменчивость гаплотипов  $h$  – оценивает количество и частоту различных гаплотипов выбранного маркера, независимо от различий по количеству отличающихся сайтов, нуклеотидная изменчивость  $p$  – учитывает дивергенцию между отдельными особями в популяции на основе различий в нуклеотидных последовательностях сиквенсов, независимо от общего количества гаплотипов.

Предположительно популяции с низкими значениями  $h$  и  $p$  в течение длительного времени испытывали серьезное снижение численности (эффект «горлышка бутылки») и, напротив, высокие значения обоих показателей говорят о стабильной популяции с высокой численностью или о возможном вторичном контакте исторически разделенных популяций. Высокие значения  $h$  и низкие значения  $p$  характерны для популяций с быстрым ростом численности от изначально небольшого числа основателей в случае, когда прошло достаточное время для восстановления гаплотипической изменчивости за счет мутационного процесса, но не достаточное для того, чтобы накопились значительные различия между нуклеотидными последовательностями. Обратное соотношение (низкое  $h$  и высокое  $p$ ) может быть результатом короткого воздействия, приведшего к серьезному краху численности предковой популяции с эффективным размером, так как в этом случае исчезнуть может сразу большое количество гаплотипов (Nei *et al.*, 1975). Однако такое соотношение может также говорить и в пользу смеси выборок, происходящих из небольших географически подразделенных популяций.

Исследовательская программа филогеографии наиболее перспективна именно при анализе демографической истории и истории расселения популяций и видов, так как именно здесь молекулярные данные имеют существенное преимущество перед морфологическими и любыми другими. В настоящее время уже трудно представить и традиционные исследования по филогении, таксономии и зоогеографии таксонов видового ранга без применения методов и подходов филогеографии. Число работ в этом направлении будет расти и далее и в перспективе все больше будет учитываться из-

менчивость различных несвязанных молекулярных маркеров, будет развиваться сравнительная филогеография с исследованием населения регионов и провинций и исследования будут основываться на репрезентативных выборках.

Широкое увлечение применением молекулярных маркеров в филогении, систематике и палеогеографии понятно и создает ощущение крупного прорыва в биологии вообще и в рассматриваемых дисциплинах в частности. Однако 20-летний опыт развития исследований по филогеографии выявляет проблемы, которые очень похожи на те, с которыми систематика и филогенетика сталкивалась задолго до появления молекулярных методов. Это, прежде всего, недооценка изменчивости, работа с малыми выборками и единичными экземплярами, случайный выбор признаков, построение эволюционных сценариев по одному признаку (недоучет неравномерности темпов преобразования различных органов) и прямолинейность интерпретаций. И поскольку общего много, то резонно предположить, что и методы решения проблем тоже могут быть общими. Филогеография пока еще переживает свои «болезни роста», а ее возраст можно вполне считать «детским» по сравнению с такими дисциплинами, как филогенетика, систематика, палеогеография.

### Благодарности

Приношу огромную благодарность П.М. Бородину, (ИЦиГ СО РАН), вдохновившему меня на этот труд, за внимание к работе и невиданное долготерпение; своим коллегам из Зоологического института РАН В.Г. Сиделевой, П.П. Стрелкову, В.М. Лоскоту, Л.Я. Боркину, В.А. Кривоухатскому, А.В. Костыгову за плодотворные дискуссии и ценные замечания, А.В. Крюкову (БПИ ДВНЦ РАН) – за помощь с литературой. Финансовую поддержку исследованиям оказывали фонд РФФИ (грант 06-04-49294-а), а также программы фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и «Эволюция и происхождение биосферы».

### Литература

Абрамсон Н.И. Использование цитохрома б в исследовании истории видов и внутривидовых форм:

- Возможности и границы применения на примере подсемейства полеvoчьих // Динамика экосистем в голоцене. КМК. М., 2006. С. 5–10.
- Абрамсон Н.И., Костыгов А.Ю., Родченкова Е.Н. Популяционно-генетические исследования животных: эволюционные и природоохранные аспекты. Сообщение 2. Оценка генетического и морфологического полиморфизма в популяциях арктических и субарктических грызунов подсемейства полеvoчьих // Динамика генофондов растений, животных и человека. М.: ИОГен РАН, 2005. С. 30.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. Пер. с 6-го изд-я (Лондон 1872) / Отв. ред. А.Л. Тахтаджян. Санкт-Петербург: Наука, 1991, 540 с.
- Ермаков О.А., Сурин В.Л., Титов С.В. и др. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами // Генетика. 2002. Т. 38. № 7. С. 950–964.
- Крюков А.П. Современные концепции вида и роль российских биологов в их разработке // Проблемы эволюции. Владивосток: Дальнаука, 2003. Т. V. С. 31–39.
- Смирнов Н.Г. Природная зональность Северной Евразии позднего валдая по данным палеогеографии // Экология древних и современных обществ. Тюмень: Изд-во Института проблем освоения Севера СО РАН, 1999. С. 35–38.
- Abramson N.I., Kostygov A.Yu., Gambaryan N.G. Phylogeography of narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*, Cricetidae, Rodentia) inferred from the variation of mitochondrial cyt b and a number of nuclear genes // Hystrix It. J. Mamm. (n.s.) supp. 2006. P. 155–156.
- Abramson N.I., Kostygov A.Yu., Rodchenkova E.N. The taxonomy and phylogeography of Palearctic true lemmings (*Lemmus*, Cricetidae, Rodentia) revised: new insights from cyt b data // Russ. J. Theriol. 5(1), 2007, in press.
- Abramson N.I., Tikhonova E.P. Reevaluation of taxonomic structure of the root vole (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus oeconomus*) from the territory of the former USSR based on craniometric and molecular investigations // Russ. J. Theriol. 2005. V. 4. № 1. P. 63–73.
- Arbogast B.S., Kenagy G.J. Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography // J. of Biogeography. 2001. V. 28, P. 819–825.
- Avise J.C. Gene trees and organismal histories: a phylogenetic approach to the population biology // Evolution. 1989. V. 43. P. 1192–1208.
- Avise J.C. The history and purview of phylogeography: a personal reflection // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 371–379.
- Avise J.C. Phylogeography: The History and Formation of Species. Cambridge, MA: Harvard University Press, 2000.
- Avise J.C., Arnold J., Ball R. *et al.* Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1987. V. 18. P. 489–522.
- Avise J.C., Johns G.C. Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 7358–7363.
- Avise J.C., Walker D. Species reality and numbers in sexual vertebrates: Perspectives from asexually transmitted genome // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 1999. V. 96. P. 992–995.
- Ayala F.J. Genetic differentiation during the speciation process // Evol. Biol. 1975. V. 8. P. 1–78.
- Barracough T.G., Nee S. Phylogenetics and speciation // Trends Ecol. Evol. 2001. V. 16. P. 391–399.
- Barton N.H., Wilson I. Genealogies and geography // Philos. Trans. R. Soc. London. [Biol.] 1995. V. 349. P. 49–59.
- Bermingham E., Moritz C. Comparative phylogeography: concepts and applications // Mol. Ecol. 1998. V. 7. P. 307–369.
- Bond J.E., Hedin M.C., Ramirez M.G., Opell B.D. Deep molecular divergence in the absence of morphological and ecological change in the Californian coastal dune endemic trap-door spider *Aptostichus simus* // Mol. Ecol. 2001. V. 10. P. 899–910.
- Borodin P.M., Barreiros-Gomez S.C., Zhelezova A.I. *et al.* Reproductive isolation due to the genetic incompatibilities between *Thrichomys pachyurus* and two subspecies of *Thrichomys apereoides* (Rodentia, Echimyidae) // Genome. 2006. V. 49. № 2. P. 159–167.
- Brunhoff C., Galbreath E., Fedorov V.B. *et al.* Holarctic phylogeography of the root vole (*Microtus oeconomus*): implications for late Quaternary biogeography of high latitudes // Mol. Ecol. 2003. V. 12. P. 957–968.
- Conroy C.J., Cook J.A. Molecular systematics of a Holarctic rodent (*Microtus*: Muridae) // J. Mammol. 2000. V. 81. № 2. P. 344–359.
- Cook J., Runck A., Conroy C. Historical biogeography at the crossroads of the northern continents: molecular phylogenetics of red-backed voles (Rodentia: Arvicolinae) // Mol. Phylogenet. Evol. 2003. V. 30. P. 767–777.
- Cracraft J. Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation // Speciation and its Consequences / Eds D. Otte,

- J.A. Endler. Sinauer Associates, Sunderland, 1989. P. 28–59.
- Dayrat B. Towards integrative taxonomy // *Biol. J. Linn. Soc.* 2005. V. 85. P. 407–415.
- Defontaine V., Libois R., Kotlik P. *et al.* Beyond the Mediterranean peninsulas: evidence of central European glacial refugia for a temperate forest mammal species, the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 1727–1739.
- Defontaine V., Osipova O., Henttonen H. *et al.* Phylogeography and Interspecific hybridization of bank voles (*Clethrionomys glareolus* and *rutilus*) in the Eurasian region // *Hystrix It. J. Mamm. (n.s.)* supp. 2006. P. 42.
- Edwards S.V., Beerli P. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies // *Evolution.* 2000. V. 54. P. 1839–1854.
- Ehrich D., Stenseth N.C. Genetic structure of Siberian lemmings (*Lemmus sibiricus*) in continuous habitat: large patches rather than isolation by distance // *Heredity.* 2001. V. 86. P. 716–730.
- Fedorov V.B., Goropashnaya A.V., Jarell G.H., Fredga K. Phylogeographic structure and mitochondrial DNA variation in true lemmings (*Lemmus*) from the Eurasian Arctic // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. 66. P. 357–371.
- Ferguson J.W.H. On the use of genetic divergence for identifying species // *Biol. J. Linn. Soc.* 2002. V. 75. P. 509–516.
- Fredga K., Fedorov V., Jarell G., Jonsson L. Genetic diversity in Arctic Lemmings // *Ambio.* 1999. V. 28. № 3. P. 261–269.
- Funk D.J. Molecular systematics of cytochrome oxidase I and 16S from *Neochlamisus* leaf beetles and the importance of sampling // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. P. 67–82.
- Funk D.J., Omland K.E. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2003. V. 34. P. 397–423.
- Hendry A.P., Vamossi S.M., Latham S.J. *et al.* Questioning species realities // *Conserv. Genet.* 2000. V. 1. P. 67–76.
- Hewitt G.M. Some genetic consequences of ice ages and their role in divergence and speciation // *Biol. J. Linn. Soc.* 1996. V. 58. P. 247–276.
- Hewitt G.M. Post-glacial recolonization of European biota // *Biol. J. Linn. Soc.* 1999. V. 68. P. 87–112.
- Hudson R.R., Turelli M. Stochasticity overrules the «three-times rule»: genetic drift, genetic draft, and coalescence times for nuclear loci versus mitochondrial DNA // *Evolution.* 2003. V. 57. P. 182–190.
- Irwin D.E. Phylogeographic breaks without geographic barriers to gene flow // *Evolution.* 2002. V. 56. № 12. P. 2383–2394.
- Isaac N.J.B., Mallet J., Mace G.M. Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation // *Trends Ecol. Evol.* 2004. V. 19. № 9. P. 464–469.
- Jaarola M., Martinkova N., Gündüz I. *et al.* Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2004. V. 33. P. 647–663.
- Knapp S., Mallet J., Refuting Refugia? // *Science.* 2003. V. 300. P. 71–72.
- Knowles L.L. Tests of Pleistocene speciation in montane grasshoppers (genus *Melanoplus*) from the Sky Islands of western North America // *Evolution.* 2000. V. 54. P. 1337–1348.
- Kotellat M. European freshwater fishes. An heuristic checklist of the freshwater fishes of Europe (exclusive of former USSR), with an introduction for non-systematists and comments on nomenclature and conservation // *Biologia.* 1997. V. 52 (Suppl. 5). P. 1–271.
- Lebedev V.S., Bannikova A.A., Tesakov A.S., Abramson N.I. Molecular phylogeny of the genus *Alticola* (Cricetidae, Rodentia) as inferred from the sequence of cytochrom b gene // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2007. in press.
- Mayden R.L. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem // *Species: The units of biodiversity / Eds M.F. Claridge, H.A. Dawah, M.R. Wilson.* London: Chapman and Hall, 1997. P. 381–424.
- Moore W.S. Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees // *Evolution.* 1995. V. 49. P. 718–726.
- Moran P., Kornfeld I. Retention of an ancestral polymorphism in the Mbuna species flock (Teleostei: Cichlidae) of Lake Malawi // *Mol. Biol. Evol.* 1993. V. 10. P. 1010–1
- Moran P., Kornfeld I. Were population bottlenecks associated with the radiation of the Mbuna species flock (Teleostei: Cichlidae) of Lake Malawi? // *Mol. Biol. Evol.* 1995. V. 12. P. 1085–1093.
- Nei M., Maruyama T., Chakraborty R. The bottleneck – effect and genetic variability of populations // *Evolution.* 1975. V. 29. P. 1–10.
- Nichols R. Gene trees and species trees are not the same // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. № 7. P. 358–364.
- Nielsen R., Wakely J. Distinguishing migration from isolation: a Markov chain Monte Carlo approach // *Genetics.* 2001. P. 885–896.
- Omland K.E., Lanyon S.M., Fritz S.J. A molecular phylogeny of the new World Orioles (Icterus): the importance of dense taxon sampling // *Mol. Phyl.*

- Evol. 1999. V. 12. P. 224–23
- Osipova O.V. Interspecific hybrids of *Clethrionomys voles* bred in laboratory // *Hystrix It. J. Mamm. (n.s.) suppl.* 2006. P. 98–99.
- Peterson A.T., Navarro-Siquenza A.G. Alternative species concepts as bases for determining priority conservation areas // *Conserv. Biol.* 1999. V. 13. P. 427–431.
- Puerto G., Salamão M. daG., Theakston R.D.G. *et al.* Combining mitochondrial DNA sequences and morphological data to infer species boundaries: phylogeography of lanceheaded pitvipers in the Brazilian Atlantic forest, and the status of *Bothrops pradoi* (Squamata: Serpentes; Viperidae) // *J. Evol. Biol.* 2001. V. 14. P. 527–538.
- Rosenberg N.A. The shapes of neutral gene genealogies in two species: probabilities of monophyly, paraphyly, and polyphyly in a coalescent model // *Evolution.* 2003. V. 57. № 7. P. 1465–1477.
- Runk A., Cook J. Postglacial expansion of the southern red-backed vole (*Clethrionomys gapperi*) in North America // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 1445–1456.
- Sites J.W., Marshall J.C. Operational criteria for delimiting species // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Systemat.* 2004. V. 35. P. 199–227.
- Spitzenberger F., Strelkov P.P., Winkler H., Haring E. A preliminary revision of the genus *Plecotus* (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results // *Zoologica Scripta.* 2006. V. 35. P. 187–230.
- Stewart J.R., Lister A.M. Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota // *Trends Ecol. Evol.* 2001. V. 16. № 11. P. 608–612.
- Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A.G., Cosson J.F. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. P. 453–464.
- Tegelstrom H. Transfer of mitochondrial DNA from the northern red-backed vole (*Clethrionomys rutilus*) to the bank vole (*C. glareolus*) // *J. Mol. Evol.* 1987. V. 24. P. 218–227.
- Templeton A.R. The role of molecular genetics in speciation studies // *Molecular approaches to ecology and evolution* / Eds De Salle R., B. Schrierwater. Basel: Birkhäuser, 1994. P. 131–156.
- Templeton A.R. Nested clade analysis of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history // *Mol. Ecol.* 1998. V. 7. P. 381–397.
- Wheeler Q., Platnick N.I. A critique from the Wheeler and Platnick Phylogenetic Species Concept Perspective: Problems with Alternative Concepts of Species // *Species Concepts and Phylogenetic Theory* / Ed. Q.D. Wheeler, R. Meier. N.Y.: Columbia University Press, 2000. P. 133–145.
- Wiens J.J., Penkrot T.A. Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*) // *Syst. Biol.* 2002. V. 51. P. 69–91.
- Mammal Species of the World. 2nd ed. / Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder. Washington, London: Smithsonian Institution Press, 1993.
- Mammal Species of the World. 3rd ed. / Eds D.E. Wilson, D.M. Reeder. Johns Hopkins University Press, 2005.
- Zink R.M. Bird species diversity // *Nature.* 1996. V. 381. P. 566.

## PHYLOGEOGRAPHY: RESULTS, ISSUES AND PERSPECTIVES

N.I. Abramson

Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia,  
e-mail: Natalia\_Abr@mail.ru

### Summary

Some results of twenty years development of phylogeography are discussed. Theoretical postulates were compared with a research program. Particular attention is paid to the interpretations of data obtained within the framework of phylogeographic studies and to the interrelations of phylogeography with phylogeny, taxonomy and paleogeography. Some typical errors in the phylogenetic reconstructions, taxonomic conclusions and paleogeographic scenarios are analysed on the examples from small mammal studies.