

Сравнительный анализ филогенетического и  
статистического методов таксономии на примере  
ляденц родов *Euchristophia* Fletch. и *Sabera* Tr.  
(Lepidoptera, Geometridae)

Е. А. Беляев

Зоолого-почвенный институт ДВО РАН

В последнее время в работах по систематике ляденц с целью обоснования выделяемых таксонов начали проводить сравнение филогенетических кладограмм и дендрограмм статистического сходства видов (Вийдалепп, 1981, 1987, 1989). При этом предполагается, что отличия между кладограммой и дендрограммой имеют субъективные основания: произвольность выбора и расположения признаков в первой из них, механическое выравнивание значимости отдельных признаков во второй, неполнота исследуемых материалов и т.д. Однако существует мнение, что на уровне низких таксономических рангов многочисленны случаи морфологических гомоплазий (Емельянов, 1989). В таком случае параллелизмы могут заметно влиять на результаты статистики признаков и принимаемые на ее основании таксономические решения. Исследованию этого вопроса и посвящен предлагаемый доклад.

Оба систематических метода - кладистический анализ и анализ статистического сходства - были апробированы на компактной, морфологически хорошо обособленной группе из 2 близких родов - *Sabera* Tr. и *Euchristophia* Fletch. Эти ляденцы представляют собой небольших, в большинстве внешне довольно однообразных бабочек с умеренно широкими крыльями белой или светло-желтой окраски, обладающих морфологически богатым и глубоко специализированным строением копулятивного аппарата самцов и самок. Первый из родов включает 13 видов и имеет гюларктический ареал, а второй - восточноазиатский монотипический. Внешнее строение палеарктических представителей рассматриваемой группы, окраска и рисунок их крыльев, морфология гениталий самцов и самок, включая мышцы гениталий самцов, изучены автором. Данные по неарктическим видам взяты из обзоров Ринджа (Rindge, 1956) и Мак Гаффина (McGuffin, 1981). Только 2 вида из рода *Sabera* не были включены в работу: *S. nivicaris* Leech, за недостаточностью имевшихся материалов, и недавно описанный *S. niveopicta* Inoue.

В ходе исследования был проведен тщательный сравнительно-морфологический и функциональный анализ по возможности полного количества признаков, отличающих виды и их группы. Признаки выделялись как (оценочно) элементарные, то есть далее неразложимые без утраты сущности. Параллельно устанавливались полярность морфологических рядов и анцестральные черты строения органов, выдвигались и проверялись различные филогенетические гипотезы.

По результатам морфологического анализа была составлена таблица альтернативных состояний признаков, которым, согласно реконструкции анцестрального строения структур и установленным общим и локальным направлениям их эволюции, для каждого вида приданы плезиоморфные и апоморфные значения. Всего в таблицу включено 252 состояния признаков. На основании этой таблицы построена кладограмма последовательности родственных связей видов, по которой были распределены все найденные апоморфии. Полученная кладограмма в очень упрощенном виде представлена на рис. 1. В нее включены только наиболее важные апоморфии, определяющие последовательность родственных связей рассмотренных видов (табл. 1). Более подробно филогенетическое исследование родов *Sabera* и *Euchristophia* будет опубликовано в другой работе, посвященной их таксономии.

В ходе построения кладограммы выявилось обилие одиночных апоморфных признаков, возникающих независимо и широко разбросанных по кладограмме на самых разных уровнях ее ветвления. Апоморфия, в одном случае характеризующая вид, в другом случае могла характеризовать крупную ветвь. Всего было выявлено 118 апоморфных признаков, имеющих параллелизмы, что составляет 57% от всех 208 распределенных по кладограмме апоморфий. Примечательно, что очень большую долю параллельных апоморфий дали структуры гениталий, обычно считающиеся у бабочек мало адаптивными и в силу этого менее склонными к различным гомоплазиям по сравнению с другими наружными органами. В гениталиях самцов параллелизмы выявлены у 62% новообразованek, в гениталиях самок - у 44%. В рисунке крыльев, традиционно считающемся высоко адаптивным, параллельных апоморфий оказалось примерно столько же, сколько и в гениталиях самцов - 63%, правда, лишь от 19 всех выявленных апоморфий.

По характеру своего проявления в процессе филогенетического анализа найденные параллелизмы подразделимы на 2 группы. Первую

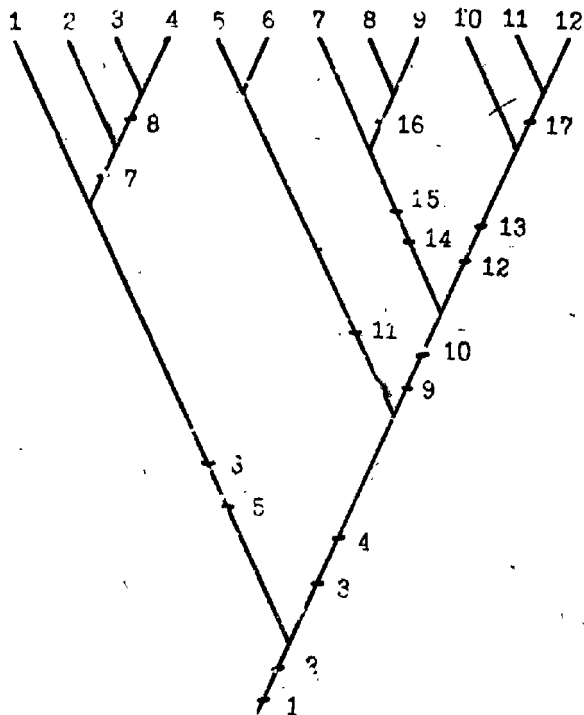


Рис. 1. Кладогрэмма родственных связей видов родов *Eucristophia* Fletch. и *Sabera* Tr.: 1 - *E. cumulata* Christ.; 2 - *S. quadrifasciaria* Pack.; 3 - *S. griseoimbata* Oberth.; 4 - *S. schaefferi* Brew; 5 - *S. borealis* Hulst; 6 - *S. leptographa* Wehrli; 7 - *S. purus* Butl.; 8 - *S. variolaria* Guen.; 9 - *S. pisaria* L.; 10 - *S. insulata* Inoue; 11 - *S. erythearia* Guen.; 12 - *S. exanthemata* Scop. Обозначения апоморфий см. табл. 1.

из них составляют внешне похожие, однонаправленные, но различные при простом морфологическом исследовании апоморфии. Примером таковых могут служить крепкие щетинки на кукулке вальв, возникавшие независимо в группах *S. quadrifasciaria* Pack. - *S.*

Таблица 1. Апоморфные состояния признаков у пядениц родов  
*Euchristophia* Fletch. и *Cabera* Tr.

1. Основания саккулусов сближены друг с другом
2. На задних крыльях жилки  $Z_c$  и  $R$  расходятся непосредственно дистальнее базального вздутия
3. Щетинки на вальвуле вдоль края саккулуса густые, крепкие
4. Вершина эдеагуса с левой выемкой значительно глубже прагой
5. Гнатос медиально прерванный
6. Вершина эдеагуса с правой выемкой значительно глубже левой
7. Щетинки на кукуллусе крепкие, не многочисленные
8. Задний край вентральной пластинки антрума с узким длинным выступом
9. Коста вальв с дорсальным выростом
10. Базальная лопасть трансиллы с выступом на вентральном крае
11. Место впадения антрума в копулятивную сумку расположено дорсо-латеральнее вправо от ее медиальной оси
12. Кукуллус изогнутый
13. Складки стенок проксимальной части копулятивной сумки уложены спирально
14. Кукуллус лопастеобразно расширенный
15. Место впадения антрума в копулятивную сумку расположено вентро-латеральнее влево от ее медиальной оси
16. Некоторые корнутусы очень длинные
17. Проксимальная часть копулятивной сумки со спирально уложенными складками почти равна по длине дистальной части, ее стенки полностью мембранозные, без продольных складок.

*schaefferi* Brem. и *C. borealis* Hulst — *C. exanthemata* Scop.: сами щетинки почти одинаковы в обеих группах видов, но несколько отличаются локализацией на кукуллусе, и их наличие может восприниматься как 2 разных или как один признак в зависимости от того, будет ли обращено внимание на разницу в их распределении. Вторую группу образуют морфологически идентичные апоморфии, различимые только в ходе построения кладогрэммы, как например утоньшение ункуса, с одной стороны, у *C. schaefferi*, и с другой — в группе *C. insulata* Inoue — *C. exanthemata*. В докладе первая группа апоморфий обозначена как широкие параллелизмы, а вторая — как узкие. Количественно узкие параллелизмы доминируют,

их удельный вес составил 40% всех апоморфий в роде.

Такое обилие параллелизмов, тем более морфологически идентичных, может существенно влиять на таксономические выводы, основанные только на учете общего сходства. Для исследования этого вопроса по данным той же таблицы альтернативных состояний признаков проведено определение статистического сходства видов без учета кладистического состояния признаков. Коэффициенты сходства (I) для каждой пары видов вычислялись по формуле Чекановского-Сьеренсена (Перенко, 1982):

$$I = 2a / (a+b) + (a+c),$$

с двумя вариантами содержания подставляемых значений. В первом из них подсчет признаков производился без учета их гомологичности (простое сходство), и подставляемые значения имели следующее содержание: а - число общих признаков сравниваемых видов; b - число признаков, имеющих только у одного вида; с - число признаков, имеющих только у другого вида. Во втором варианте подсчета сопоставлялись только гомологичные признаки каждой пары видов (гомологическое сходство), при этом содержание подставляемых значений было следующим: а - число гомологичных признаков, идентичные состояния которых присутствуют у обоих видов; b - число гомологичных признаков, состояния которых имеются только у одного вида из сравниваемой пары; с - число гомологичных признаков, состояния которых имеются только у другого вида. Полученные матрицы коэффициентов сходства анализировались иерархическим кластерным методом одиночного присоединения, как отвечающим таксономическому требованию группирования объектов по максимальному сходству. В формуле Чекановского-Сьеренсена коэффициент сходства изменяется от 0 до 1.

Простое и гомологическое сходство видов было, в свою очередь, вычислено 3 способами подбора данных, в первом из которых широкие параллелизмы учтены как общие признаки, во втором - как отличия, а в третьем включены как отличия и широкие, и узкие параллелизмы. В результате было получено 6 дендрограмм, анализируемых ниже.

Все 3 дендрограммы простого статистического сходства (рис. 2, 3, 4) по ветвлению полностью совпадают с филогенетической кладограммой, отличаясь друг от друга лишь уменьшением коэффициента сходства между видами по мере включения в качестве

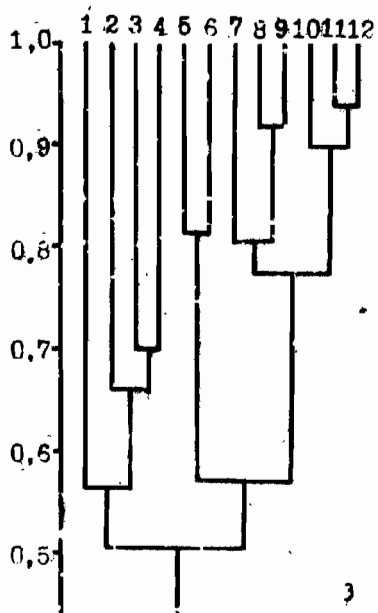
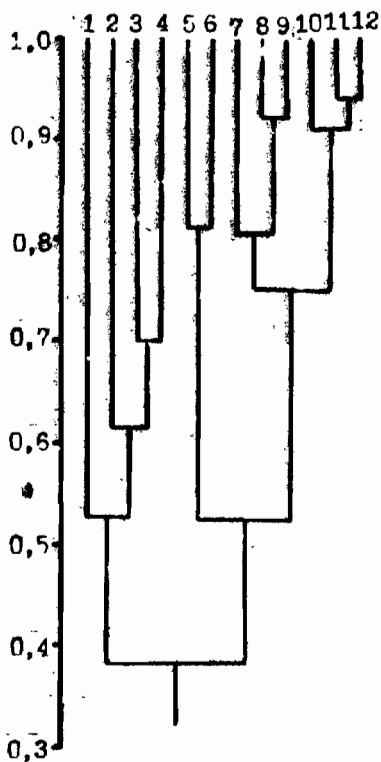
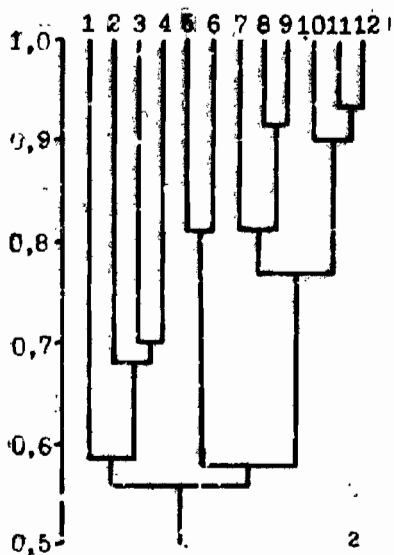


Рис. 2-4. Дендрограммы простого статистического сходства видов родов *Euchristophia* Fletch. и *Sabatia* Tr.; 2 - без включения параллелизмов; 3 - с включением широких параллелизмов; 4 - с включением широких и узких параллелизмов. Обозначения см. рис. 1

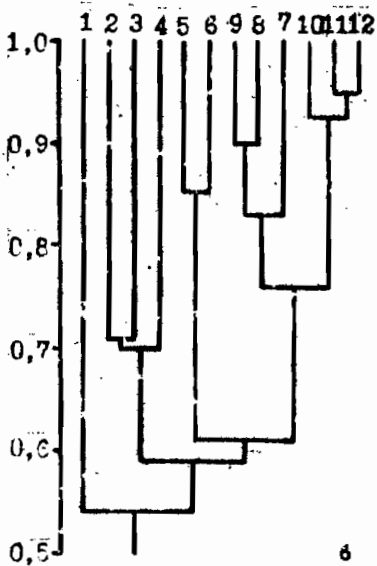
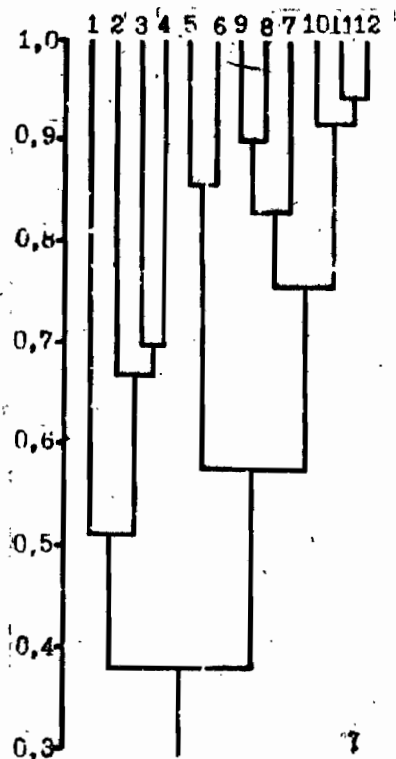
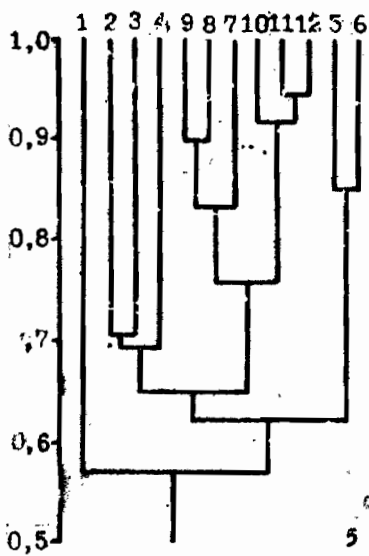


Рис. 5-7 Дендрограммы гомологического статистического сходства видов родов *Buchrotophia* Fletch. и *Savona* Tr.: 5 - без включения параллелизмов; 6 - с включением широких параллелизмов; 7 - с включением широких и узких параллелизмов. Обозначения см. рис. I.

отличий широких и узких параллелизмов.

Дендрограммы гомологического сходства (рис. 5, 6, 7) заметно отличаются друг от друга и от дендрограмм простого сходства. Дендрограмма, построенная без учета параллелизмов (рис. 5), совпадает с филогенетической кладограммой до уровня коэффициента сходства, примерно равного 0,8. Дендрограмма, включающая как отличия широкие параллелизмы (рис. 6), по ветвлению ближе к кладограмме, полностью отличаясь от нее лишь ниже уровня коэффициента сходства, равного 0,6. Полностью совпадает с кладограммой только последняя дендрограмма, построенная с учетом как широких, так и узких параллелизмов (рис. 7).

В рядах дендрограмм простого и гомологического сходства наиболее сходны друг с другом как по включению видов в скопления, так и по коэффициентам сходства между ними графики, построенные с большим включением параллелизмов (рис. 4, 7). Основные их отличия состоят в установлении разных уровней сходства в группах *E. cuneolata* Christ. - *C. schaefferi* и *C. borealis* - *C. axanthemata*, а также *C. quadrifasciaria* - *C. schaefferi*.

Очевидно, что в ряду дендрограмм гомологического сходства уменьшение их соответствия филогенетической схеме определяется обилием последовательно исключаемых из рассмотрения параллелизмов, что увеличивает показатели сходства между видами. Это же явление должно было бы наблюдаться и в ряду дендрограмм простого сходства, однако оно маскируется обилием признаков негомологичных признаков, которое растет по мере увеличения анагенетических дистанций (в смысле Симпсона (Simpson, 1961; цитируется по: Наталкин, 1968) между видами параллельно с ростом количества гомоплазий. Фактически выходит, что соответствие полученных дендрограмм простого сходства филогенетической кладограмме с морфологической точки зрения является "артфактом" способа подбора данных, при котором виды сравниваются друг с другом без учета гомологичности выделяемых признаков. Поэтому следует предполагать, что исчисление гомологического сходства в большей мере соответствует его таксономическому пониманию, чем простое сходство в принятом здесь смысле.

Последнее находит подтверждение и в том, что в традиционной системе анализируемых видов *E. cuneolata* всегда рассматрива



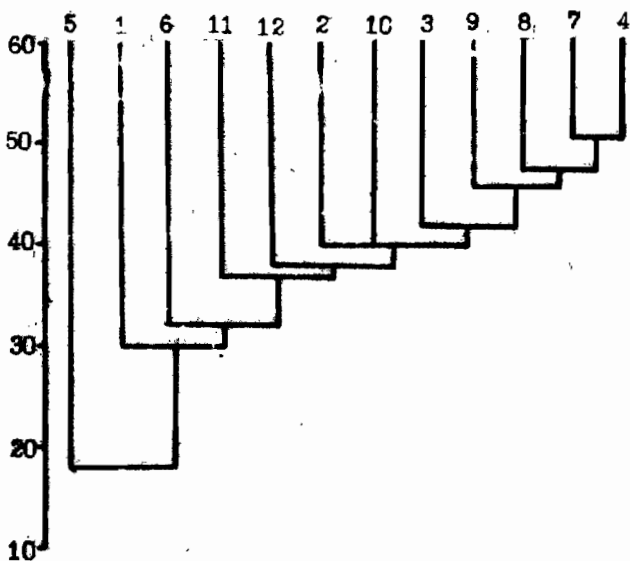


Рис. 8. Дендрогрaмма максимального сходства по удельному весу параллельных апоморфий между видами родов *Echiochrophia* Fleisch. и *Sabera* Tr. Обозначения см. рис. 1.

лась в качестве близкого, но самостоятельного рода, противопоставленного остальным видам рода *Sabera* так же, как на дендрограммах гомологического сходства, построенных без учета узких параллелизмов (рис. 5, 6) (Дьяконов, 1936; Wehrli, 1939; Видалопп, 1978; Inoue, 1982).

Такое противопоставление легко объясняется сравнительно небольшим удельным весом параллелизмов между этим видом с каждым из остальных, равным 30% разделяющих их апоморфий, тогда как у большинства других видов это значение больше 37% (за исключением *S. borealis* и *S. leptographa* Wehrli, обладающих вообще очень малым количеством специализаций) (рис. 8). Интересно отметить, что в традиционной системе рода *Sabera* не только сближались рядом, но и специально сравнивались как близкие (Видалопп, Реым, 1982) 2 филогенетически очень удаленных вида — *S. rugus* Butl. и

*C. schaefferi*, имеющих между собой наибольшее количество параллельных апоморфий — 51%.

Приведенные примеры показывают, что традиционная систематика, опирающаяся на интуитивную оценку сходства между таксонами, по получаемым выводам и, возможно, по методу может быть обделена со статистическим исчислением сходства по гомологичным признакам. Результатом того и другого подходов при обилии параллелизмов оказывается выделение конвергентных таксономических групп.

Как известно, филогенетическая кладограмма, объединяя таксоны в группы по генеалогическому принципу, не решает проблемы их ранжирования (Шаталкин, 1988). Объективным основанием установления таксономических рангов может являться определение анагенетических дистанций, проблема исчисления которых до сих пор далека от разрешения. Однако в качестве вспомогательного источника информации при выделении таксонов иногда применяется статистический анализ признаков, как например в процитированных в начале доклада работах Виддалеппа.

В настоящем исследовании показано, что в большей мере задача различения таксонов должно отвечать определению гомологического статистического сходства с полным учетом параллелизмов, как имеющего лучшее морфологическое основание. На соответствующей дендрограмме (рис. 7) компактные скопления образуют следующие группы: *E. simulata*, *C. quadrifasciaria* — *C. schaefferi*, *C. borealis* — *C. leptographa*, *C. purus* — *C. pusaria* L. и *C. insulata* — *C. exanthemata*. Однако они обособлены на разных уровнях коэффициента сходства и если ранги выравнивать по его абсолютному значению, то следует либо объединить 2 последние группы, либо дробить группу *C. quadrifasciaria* — *C. schaefferi* на 3 монотинических таксона. Практически же, исходя не только из морфологических, но биологических и биогеографических данных, представляется наиболее целесообразным придание одного таксономического ранга всем перечисленным выше компактным скоплениям. Судя по дендрограмме этому отвечают не значения индекса сходства сами по себе, а их различия между соседними компактными скоплениями по сравнению с разбросом значений внутри этих скоплений. В таксономических терминах это означает, что в данном случае равный ранг таксонам присваивается не по объему отличий

между ними, а по относительному размеру хлатусов.  
Выгодн.

1. Подтверждено сближе морфологических гомоплазий на низком таксономическом уровне, достигающее половины количества инноваций.

2. Гениталии самцов и самок пядениц родов *Euchristophia* и *Sabegea* образуют количество параллелизмов, сопоставимое с таковым в рисунке крыльев.

3. Большое количество гомоплазий в рассматриваемой группе родов является объективным источником расхождения дендрограмм статистического гомологического сходства и филогенетической кладограммы.

4. Проявление влияния параллелизмов в дендрограммах просто статистического сходства маскируется большим объемом сравний негомологичных признаков при вычислениях. Последнее с морфологической точки зрения неправомерно, что понижает информационную ценность этого метода.

5. При обилии параллелизмов таксономические выводы, получаемые в рамках традиционной систематики, могут обликаться с результатами статистического исчисления сходства по гомологичным признакам. При этом в своих случаях выделяются конвергентные таксоны.

6. При использовании статистического сходства как вспомогательного источника информации для установления рангов таксонов большую роль может иметь не абсолютное значение индекса сходства, а его различия между компактными скоплениями объектов по сравнению с разбросом его значений внутри самих скоплений, то есть хлатусы.

Р заключение хочу выразить сердечную благодарность С.К. Холмуну (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток) за ценные консультации и помощь в машинной обработке данных.

#### Литература

- Видальепп Я. Список пядениц фауны СССР. З//Энтомо... обозрение, 1978. Т. 57, вып. 4. С. 752-761.
- Видальепп Я.Р. К надродовой систематике пядениц подсем. *Geometrinae* (*Lepidoptera*, *Geometridae*)//Вопросы общей энтомологии. Тр. ВЭО, 1981, Т. 83. С. 438-490.
- Видальепп Я.Р. Подсемейство *Alsoophilinae* (*Lepidoptera*, *Geometri*

dae) фауны СССР. II. Систематика и экология//Чешуекрылые  
Дальнего Востока СССР. Владивосток, ДВО АН СССР, 1987.  
С. 65-73.

Вийдалепп Я.Р. Новый род и новая триба пядениц (Lepidoptera, Geometridae: Desertobiini, trib. n.) из Средней Центральной Азии//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1989. Т.200. С. 84-108.

Вийдалепп Я.Р., Ремм Х.Я. Новые материалы о высших чешуекрылых (Macrolepidoptera) Сахалина//Вредные и полезные насекомые Сибири. Новосибирск, 1982. С. 137-151.

Дьяконов А.М. Пяденицы (Geometridae) Амуро-Уссурийского края. 2. Триба Saberini и ревизия некоторых родов этой группы.//Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1936. Т. 3. С. 475-531.

Емельянов А.Ф. Филогения, классификация и система//Принципы и методы зоологической систематики. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1988. Т. 208. С. 152-170.

Песенко В.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 187 с.

Маташкин А. И. Биологическая систематика. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1988. 184 с.

Inoue H. Geometridae//Inoue H., Sugi S., Kuroko H., Moriuti S., Kawabe H. Moths of Japan. 1982. Vol. 1. P. 425-573. Vol. 2. P. 283-311.

Simpson G.G. Principles of animal taxonomy. N.Y., 1961.

Wehrli E. Ennominae//Seitz A. Die Grossschmetterlinge der Erde. I. Die Spannerartigen Nachtfalter. Supplement 4. 1938. S. 252-380.