

УДК 575.86: 592

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ И СИСТЕМАТИКА ОЛИГОХЕТ: PRO ET CONTRA

И.А. Кайгородова

(Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск; e-mail: irina@lin.irk.ru)

Систематика малощетинковых червей (Oligochaeta) в течение всего XX столетия вызывала дискуссии специалистов. Развитие компьютерных и молекулярных методов открыло перспективу построения филогенетически обоснованной системы. Однако устранение некоторых парафилиетических линий не вызвало единодушного одобрения широкой аудитории биологов (главным образом морфологов и экологов). Молекулярная систематика внесла ясность в положение спорных видов и родов, одновременно вызвав сомнения в классификации таксонов высшего ранга, которые, казалось, были логичными и устойчивыми до недавнего времени.

Ключевые слова: молекулярная филогения, систематика, *Oligochaeta*.

Малощетинковые черви (Oligochaeta) относятся к подтипу Clitellata, куда наряду с ними входят три класса пиявкоподобных червей Acanthobdellea, Branchiobdellea и Hirudinea. Из всех известных в настоящее время видов олигохет более 1700 обитают в морях, эстуариях, пресных водоемах, являясь основным фаунистическим элементом бентосных сообществ, и почти 3300 видов — в почве. Монофилия почвенных червей (Megadrili) не вызывает сомнений и поддерживается как морфологическими, так и молекулярными данными. Филогенетические отношения внутри группы Microdrili (водные черви), напротив, бурно обсуждались на протяжении всей 150-летней истории их изучения. С середины 90-х с появлением новых

более эффективных методов молекулярного анализа (секвенирование, анализ ДНК), революционизировавших систематику, вновь возобновился интерес к спорным вопросам систематики Oligochaeta. В настоящее время молекулярная систематика не дает окончательных ответов на многие вопросы по филогении водных олигохет, но теперь мы имеем перспективу для обзора первых шагов к построению филогенетически обоснованной системы этой группы.

Oligochaeta в системе Clitellata

Мэтры классической школы [1–3] принимали полифилиетическое происхождение олигохет от по-

Современная классификация олигохет (краткая)

Classis	Subclassis	Superordo	Ordo	Familia
OLIGOCHAETA	MEGADRILI	CRASSICLITELLATA	—	Ocneroдрilidae
				Eudrilidae
				Glossoscolecidae
				Lumbricidae
				Megascolecidae
		DIPLOTESTICULATA	Haplotaxida	Haplotaxidae
			Opisthopora	Alluroididae
			Moniligastrida	Moniligastridae
	MICRODRILI	LUMBRICULATA	Lumbriculida	Lumbriculidae
		TUBIFICATA	Enchytraeida	Enchytraeidae
				Capilloventridae
				Propappidae
			Tubificida	Naididae
				Phreodrilidae
				Tubificidae

лихет, признавая три независимые линии, называемые сейчас Megadrili, Lumbriculata и Tubificata (таблица). Более того, считалось, что сестринские группы паразитических клителлят произошли либо от Nartotaxida [2], либо от Lumbriculida [1] или же является параллельной ветвью по отношению к олигохетам [3].

Проведенные молекулярно-филогенетические исследования поддерживают гипотезу об олигохетном предке пиявкоподобных червей (Hirudinea, Acanthobdellea и Branchiobdellea) и выводят их из Lumbriculida [4–7]. Группа малощетинковых червей (Oligochaeta) оказалась парафилетичной, что подвигло исследователей, следуя правилам современной систематики, сделать вывод о синонимичности Clitellata и Oligochaeta [5, 6 и др.], а это усложняет и запутывает высшую систематику группы в целом. Однако из-за продолжающейся филогенетической переоценки Clitellata вопрос остается открытым.

Взаимоотношения семейств водных Oligochaeta

Традиционно к водным Oligochaeta относили 9 семейств: Alluroididae, Lumbriculidae, Enchytraeidae, Nartotaxidae, Naididae, Opisthocystidae, Phreodrilidae, Tubificidae и Aelosomatidae [3]. Позднее к ним добавились Nartopidae, Propappidae, Dorydrilidae, Capilloventridae и Randellidae, в то время как Aelosomatidae были перенесены в Polychaeta.

Недавние исследования с использованием 18S rDNA демонстрируют близкие отношения между Enchytraeidae и Crassiclitellata [6–8], таксонами, большинство видов которых являются наземным. Эти две линии формируют кладу, производную водных олигохет, опровергая недавнюю гипотезу о наземном предке Clitellata [9].

Молекулярные данные поддерживают положение Naididae в пределах Tubificidae и положение Phreodrilidae близкое, но снаружи от Tubificidae [10]. Недавно обнаруженные морские черви Capilloventridae оказались сестринской группой по отношению к остальным Clitellata [10]. В свою очередь группа Naididae является парафилетичной до тех пор, пока она включает в свой состав виды рода Pristina [11]. Основываясь на молекулярной филогении, Эрсеус и др. [10] поспешили объединить тубифицид и наидид в одно семейство, не учтя их эколого-морфологические особенности. По-моему, все проблемы наидид можно решить, придав Pristinae статус семей-

ства в составе Tubificida наравне с Naididae, Phreodrilidae и Tubificidae.

Сем. Opisthocystidae объединяет главным образом неотропические виды. Его статусу формально никогда не бросали вызов. Однако анализ 12S, 16S и 18S rDNA показал, что Opisthocystidae кластеризуется в пределах Naididae и близко связано с Pristininae, что, вероятно, повлияет на их систематическое положение [12].

Некоторые спорные виды

В последнее время успешно разрешено спорное положение некоторых видов, принадлежащих сем. Lumbriculidae. Так, филогенетические работы, основанные на морфологических признаках, 18S rDNA и COI вернули группе байкальских видов статус самостоятельного рода *Pseudorhynchelmis* [4, 13–15], как ранее интуитивно полагали некоторые морфологи [16, 17]. Систематическая принадлежность таксонов, составляющих три рода (*Lamprodrilus*, *Teleuscolex*, *Agriodrilus*), не находила единодушного признания. Например, Кук [18] считал их одним родом. Молекулярными методами было показано, что образование многочисленной группы “*Lamprodrilus*” произошло сравнительно недавно в результате байкальского “взрыва” [14, 15, 19]. Тем не менее различия в строении полового аппарата (таксономически значимый признак) не позволяют свести их в один род.

Кроме того, благодаря 16S rDNA и COI установлено, что широко распространенные и морфологически высоко варьируемые олигохеты *Tubifex tubifex* и *Lumbriculus variegatus*, используемые в качестве маркерных и модельных организмов в экологии и токсикологии, представляют собой комплексы криптических видов [20–22].

Выводы

Обзор молекулярно-филогенетических работ показал, что, несмотря на успешное решение некоторых дискуссионных моментов в сем. Lumbriculidae и выявление как минимум двух комплексов криптических видов, в систематике водных олигохет остаются нерешенными еще многие ключевые вопросы: группирование семейств в отряды, парафилия таксонов высокого ранга, происхождение группы в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Michaelsen W. Zur Stammesgeschichte der Oligochaeten // Zeitschr. Wiss. Zool. 1929. Vol. 134. P. 693–716.
2. Livanow N. Die Organization der Hirudineen und die Beziehungen dieser Gruppe zu den Oligochaeten // Ergeb. Fortschritte Zool. 1931. Vol. 7. P. 387–484.
3. Чекановская О.В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 411 с.

4. Martin P., Kaygorodova I., Sherbakov D., Verheyen E. Rapidly evolving lineages impede the resolution of phylogenetic relationships among Clitellata (Annelida) // Mol. Phylogenet. Evol. 2000. Vol. 15. P. 355–368.
5. Martin P. On the origin of the Hirudinea and the demise of the Oligochaeta // Proc. R. Soc. Lond. B. 2001. Vol. 268. P. 1089–1098.

6. Siddall M., Apakupakul K., Burreson E., Coates K., Erséus C., Källersjö M., Gelder S., Trapido-Rosenthal H. Validating Livanow: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans and Acanthobdella peledina are a monophyletic group of oligochaetes // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2001. Vol. 21. P. 346—351.
7. Кайгородова И.А., Шербаков Д.Ю. Молекулярно-филогенетическое исследование положения байкальских олигохет в системе Clitellata // *Генетика*. 2006. Т. 42(12). С. 1647—1655.
8. Erséus C., Källersjö M. 18S rDNA phylogeny of Clitellata (Annelida) // *Zool. Scripta*. 2004. Vol. 33. P. 187—196.
9. Purschke G. Terrestrial polychaetes — models for the evolution of the Clitellata (Annelida)? // *Hydrobiologia*. 1999. Vol. 406. P. 87—99.
10. Erséus C., Källersjö M., Ekman M., Hövmöller R. 18S rDNA phylogeny of the Tubificidae (Clitellata) and its constituent taxa: dismissal of the Naididae // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2002. Vol. 22. P. 414—422.
11. Envall I., Källersjö M., Erséus C. Molecular evidence for the non-monophyletic status of Naidinae (Annelida, Clitellata, Tubificidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2006. Vol. 40(2). P. 570—584.
12. Erséus C., Envall I., Marchese M., Gustavsson L. The systematic position of Opistocystidae (Annelida, Clitellata) revealed by DNA data // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2010. Vol. 54(1). P. 309—313.
13. Kaygorodova I., Liventseva V. A test of monophyly of the genus *Rhynchelmis* Hoffmeister, 1843 (Oligochaeta, Lumbriculidae): morphology based phylogeny // *Investigated in Russia*. 2007. Vol. 139e. P. 1517—1527.
14. Кайгородова И.А. Молекулярно-филогенетическое исследование эволюционной истории байкальских люмбрикулид (Oligochaeta, Annelida): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск: Институт цитологии и генетики, 2000. 16 с.
15. Kaygorodova I., Sherbakov D., Martin P. Molecular phylogeny of Baikalian Lumbriculidae (Oligochaeta): Evidence for recent explosive speciation // *Comp. Cytogenet.* 2007. Vol. 1(1). P. 71—84.
16. Hrabě S. Contribution to the knowledge of Oligochaeta from the lake Baikal // *Vest. cs. Spolec. zool.* 1982. Vol. 46. P. 174—193.
17. Martin P., Ferraguti M., Kaygorodova I. Description of two new species of *Rhynchelmis* (Oligochaeta: Lumbriculidae) from Lake Baikal (Russia), using classical morphology and ultrastructure of spermatozoa // *Ann. Limnol.* 1998. Vol. 34(3). P. 283—293.
18. Cook D.G. Family Lumbriculidae // *Aquatic Oligochaeta of the World* / Eds. R.O. Brinkhurst, B.G.M. Jamieson. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1971. P. 200—285.
19. Кайгородова И.А., Ливенцева В.Г. Молекулярная филогения байкальского букета видов *Lamprodrilus* (Oligochaeta, Lumbriculidae) // *Изв. ИГУ*. 2008. Т. 1(2). С. 52—55.
20. Sturmbauer C., Opadiya G., Niederstatter H., Riedmann A., Dallinger R. Mitochondrial DNA reveals cryptic oligochaete species differing in cadmium resistance // *Mol. Biol. Evol.* 1999. Vol. 16. P. 967—974.
21. Beauchamp K., Kathman R., McDowell T., Hedrick R. Molecular phylogeny of tubificid oligochaetes with special emphasis on *Tubifex tubifex* (Tubificidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2001. Vol. 19. P. 216—224.
22. Gustafsson D.R., Price D.A., Erséus C. Genetic variation in the popular lab worm *Lumbriculus variegatus* (Annelida: Clitellata: Lumbriculidae) reveals cryptic speciation // *Mol. Phylogenet. Evol.* 2009. Vol. 51(2). P. 182—189.

Поступила в редакцию
15.04.10

MOLECULAR PHYLOGENY IN SYSTEMATICS OF OLIGOCHAETA: PRO ET CONTRA

I.A. Kaygorodova

Systematics of oligochaete worms during all 20th century caused discussions of experts. With development of computing and implementation of molecular methods, there was an opportunity to built phylogenetically justified system. Nevertheless eliminating of some paraphyletic lineages has not caused unanimous approval of the broad audience of biologists (taxonomists, ecologists, etc.). Molecular systematics has helped to clear up position of many disputable species and genera, simultaneously having raised the doubts in classification of high rank taxa seemed to be logical and firm until recently.

Key words: *molecular systematics, Oligochaeta.*

Сведения об авторе

Кайгородова Ирина Александровна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. лаборатории гено-систематики (ЛИН СО РАН, Иркутск). Тел. (3952)42-29-23; e-mail: irina@lin.irk.ru