



А.С. Антонов. «Геносистематика растений».

М.: ИКЦ «Академкнига», 2006. — 293 с.

Розвиток систематики виходить на якісно новий рівень, зумовлений застосуванням методів молекулярної біології, тому монографія А.С. Антонова становить великий інтерес. Власне, це підручник для студентів та аспірантів, корисний і для науковців, оскільки в ньому послідовно і логічно викладені питання, що стосуються основних понять, історії розвитку, методів і результатів дослідження геносистематики різних груп рослин — від водоростей до насінних.

Методи молекулярної біології дедалі ширше використовують у різних біологічних дослідженнях з різною метою. Однак А.С. Антонов розглядає ті аспекти, що безпосередньо стосуються систематики, він називає цей науковий напрямок чи дисципліну геносистематикою. У західних країнах його іменують молекулярною філогенією.

З одного боку, методи геносистематики вважають тією «чарівною паличкою», яка має відповісти на багато спірних питань. З іншого боку, численні дослідники критично оцінюють результати геносистематики, оскільки вони багато в чому є суперечливими, а намагання використати їх у фундаментальній, класичній ботаніці для ревізії систем окремих таксономічних груп не завжди успішні.

Однак цей напрямок інтенсивно розвивається впродовж 2001—2002 рр., за підрахунками М.А. Азаркіної та Г.М. Панкратової, опубліковано понад 400 праць і їх кількість інтенсивно зростає. Від себе додамо, що на останньому, XIII, Міжнародному Ботанічному конгресі у Відні обговорення цих питань збирало величезну аудиторію.

Перша глава розглядає питання «що таке геносистематика»? Розробки з геносистематики розпочинаються з вив-

чення шляхів еволюції окремих ділянок ДНК, тоді як кінцева, завершальна, її стадія має базуватися на дослідженні повного набору нуклеотидів ядерних геномів (геніка) чи пластолів організмів (протеоміка), що є метою майбутнього. Сьогодні ж ця наука оперує результатами аналізу лише фрагментів ДНК, РНК чи інших окремих генопродуктів, тому А.С. Антонов розглядає сучасну геносистематику як вступ до геніки. Водночас зрозуміло, що остання є значно ширшою дисципліною, оскільки виходить за рамки систематики. З іншого боку, вона ставить метою систематику генотипів, тоді як друга видима складова — фенотип — залишається за класичною систематикою і передбачає використання арсеналів сучасних анатомо-морфологічних та інших методів. Тобто проблема класифікації фено- та генотипу не знімається, а переходить на інший рівень відношень, пошуків комплементарності рішень, а не їх ігнорування. Відзначено, що окремі суттєві фенотипічні ознаки можуть виникати за рахунок однієї мутації в морфогенах (*Ulva*, *Enteromorpha* — таломі трубчастого та пластинчастого типів) і це може ставати неодноразово. Навпаки, значні зміни структури генотипу можуть не виявлятися у фенотипі. У результаті ми матимемо дві різні системи класифікації фенотипів та генотипів і розмірність таксонів буде різною, що й надалі спричинятиме гострі дискусії. На наш погляд, великими є перспективи застосування результатів геносистематики в еволюційних дослідженнях. Ми повинні використати все, що відображає зв'язки (як їх максимальну тісноту, так і навпаки — наявні розриви), але для побудови такої еволюційної системи слід відступити від правил формальної логіки, монотетичних класифікацій і взяти за основу принципи політетичних класифікацій. Останні передбачають широке використання статистичних методів.

Проте і тут існує чимало проблем. Наприклад, до гіпотези «молекулярного годинника», суть якої полягає у тому, що еволюція генотипу, на відміну від фенотипу, характеризується більш-менш сталою швидкістю, слід підходити критично і пам'ятати: вона потребує перевірки. Якщо еволюція фенотипів відбувається нерівномірно і з різною швидкістю, то чому темпи молекулярної еволюції мають бути рівномірними? З іншого боку, аналіз еволюції однієї послідовності ДНК (наприклад, гена рРНК) чи білка є недостатнім для того, аби судити про закономірності еволюції генотипу в цілому, а тим більше — співвідносити їх з еволюцією фенотипу.

Із цим пов'язані проблеми репрезентативності вибірки генів або інших компонентів для оцінки послідовності ДНК, зокрема, проблема «молекулярного шуму». Зміни ДНК не завжди супроводжуються зміною фенотипу, а їх прояв у фенотипі визначається природним добром. При оцінці генотипу треба визнати, що теорія Дарвіна про природний добір, конкуренцію та адаптацію не лише не працює, а й знаходиться поза межею аналізу. Тому слід чітко усвідомлювати, що геносистематика — один із двох основних розділів біосистематики — вивчає різноманітність генотипів. Але й еволюція геномів пластид може бути не цілком конгруентною до еволюції ядерних геномів, і проблема конгруентності отриманих систем може стати актуальною.

Другий розділ розкриває корені геносистематики та співвідношення понять гено- і феносистематики. Геносистематика базується на методах молекулярної

біології (генетики, порівняльної біохімії), хоча її корені автор вбачає в ідеях Вейсмана (про речовинну спадковість) та Г. Менделя (уявлення про гени), а в подальшому, з розвитком генетики, — В.Л. Йогансена (поняття генотипу і фенотипу) та в досягненнях біохіміків (будова нуклеїнових кислот). Подальший розвиток напряму пов'язаний з іменами А.М. Белозерського, О.Р. Кізеля, М.К. Кольцова, уявленням про хромосоми як молекули спадковості (М.В. Тимофеев-Ресовський), фізиків Е. Шредінгера та Е. Чаргаффа.

Доведено, що носієм генетичної інформації є ДНК. Порівняльний аналіз ДНК використано для систематики (геносистематики) на основі можливої оцінки генотипу (Дж. Сімпсон, І.І. Шмальгаузен, Е. Майр, А.М. Белозерський, Ф. Добжанський).

А.С. Антонов критично оцінює позиції класичних ботаніків, які не усвідомили, і навіть сьогодні продовжують не усвідомлювати перспектив розвитку цього напрямку. Новий напрямок геносистематики — геноміка (повна структура геномів та генопродуктів). Вивчення ядерних геномів — справа майбутнього, хоча вже розроблено методику великомасштабного секвенування геномів рослин. Дослідження спрямовують на вдосконалення методики оцінки ДНК на основі репрезентативної вибірки частини нуклеотидної послідовності, а не всіх генів ДНК. Автор наводить публікації критиків геносистематики — А.Л. Тахтаджяна (1970-ті рр.), О.О. Любищева, В.М. Тихомирова. Кількість публікацій з геносистематики лавиноподібно наростає і повальне захоплення нею може бути небезпечним, бо інтерпретація даних не завжди коректна. Погляди ботаніків-систематиків еволюціонували, змінювалися і тепер А.Л. Тахтаджян стоїть на інших позиціях. У цьому розділі висвітлюються різні етодологічні проблеми: оцінки різномасштабності таксонів, методи кількісної оцінки дендритів, використання принципів кладизму.

У главі 3 характеризується генотип рослин, зокрема таких його складових, як ДНК ядер, хлоропластів і мітохондрій, що суттєво відрізняються одне від одного. Вважається, що еволюційно найстабільнішим є геном хлоропластів.

Глави 4 і 5 присвячені методам геносистематики та вивченню послідовності мономерів у семантидах. Цей матеріал зацікавить відповідних спеціалістів.

У главі 6 розглядається реконструкція еволюції семантид. На думку автора, зараз у геносистематиці немає надійного методу зіставлення повних геномів рослин, а тим більше їх генотипів (МГСУ). Навіть якщо це стане можливим, то кількісно визначити ступінь їх суміщення, подібності поки що нереально. Тому більшість дослідників обмежуються секвенуванням фрагментів ДНК і на цій основі будують так звані «філогенетичні дерева» (дендрограми), які можна використовувати для оцінки еволюційних взаємовідносин. Такий дендрит — лише математична гіпотеза можливих еволюційних зв'язків генотипів відповідних організмів і не більше. Інтерпретація еволюційних зв'язків на основі цих даних — приклад редуціоністського підходу до вивчення проблем еволюції, і тут є як успіхи, так і поразки.

Ми можемо отримати різні дерева (кладограми), використовуючи як різні математичні методи побудови дендрограм, так і аналізуючи різні нуклеотидні послідовності, але спостерігається і збіг. Тому проблем щодо аналізу результатів чима-

ло. Зокрема, і в тому, що швидкість накопичення мутацій у ядерних, хлоропластних і мітохондріальних ДНК суттєво різна у різних таксонах. Детально описано методу побудови філогенетичних дерев, їх властивості. Насправді цей метод відображає лише ступінь подібності між складовими системи, яка базується на теорії графів. Для побудови використовують метод кладіограм, адитивних або ультракорометричних дерев. Останні відображають не тільки порядок, а й час і швидкість еволюційних змін.

Розробка топології (форми і структури) дерев досить детально описана. Існує ряд математичних методів їх побудови (найближчого зв'язку, максимальної економії, максимальної правдоподібності, Байєсів метод філогенетичного аналізу та інші), які, проте, дають різні результати зображень, а комп'ютерні програми не забезпечують можливості проводити елементарні допустимі операції, наприклад, зміщення показників на 180°. Тому А.С. Антонов ще раз застерігає, що будь-яке побудоване дерево є лише філогенетичною гіпотезою з певною часткою ймовірності, описує подібність первинних структур семантид, які зіставляються, а не видів організмів. Для критичного аналізу використовують імовірнісний аналіз даних, статистичні методи, які уможливають оцінку надійності отриманих даних.

Глава 7 висвітлює проблему вибору ділянок геномів, взятих для філогенетичних досліджень. Раніше такий вибір робили, виходячи із зручності досліджень, методом проб і помилок, а останніми роками (з 2000 р.) зроблено спроби оцінки природності різних ділянок ДНК для філогенії. Фрагменти ДНК мають бути репрезентативнішими, бо якщо вони короткі, то несуть мало філогенетичної інформації і вона дає спотворений результат. Довжина становить тисячі і десятки тисяч нуклеотидів, а аналізувати еволюцію на основі одного гена недостатньо. Виникає закономірне питання: що краще — довгі фрагменти ДНК з одного гена чи більша їх кількість із різних генів? Єдиної думки немає. В усякому разі пошук інформативних сайтів — це складна і працездатна робота, яка тільки розгортається, і в цьому вбачають майбутнє геносистематики. Водночас Коршлі і Уорд (2000) довели, що вивчення якихось конкретних, окремих генів недостатнє для реконструкції еволюційних подій, потрібно використовувати різні інформативні гени, які можуть суттєво відрізнитися у різних груп таксонів.

У главі 8 розглядаються проблеми походження і ранніх етапів еволюції водоростей та наземних рослин. Геносистематики працюють у цьому напрямку протягом 20 років. Якщо М. Сандерсон вважає, що дивергенція між рослинами і грибами сталася 425—490 млрд років тому, то Гекман — 700 млн років. При цьому деякі групи водоростей ближчі до грибів, аніж до інших груп водоростей, і лише зелені водорості, хлораракхіофіти та вищі рослини належать до однієї класифікації і можуть називатися «рослинами». Перші свідчення про зв'язок зелених водоростей (зокрема, харових) та наземних рослин молекулярні біологи отримали у 80-х рр. ХХ ст., а термін «водорості» втратив філогенетичну компоненту. З цього постає питання обсягу поняття «ботаніка», яке намагаються дискутувати в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Чи воно є настільки широким, що охоплює рослини, гриби і водорості, якими займаються, відповідно, фітологія, мікологія та фіко-

логія, чи ми маємо ботаніку розглядати у вузкому сенсі, віддаючи їй вищі рослини та водорості, а мікології — гриби? На мій погляд, останнє твердження менш логічне, оскільки водорості є досить збірною групою, і їх детальніші всебічні дослідження нададуть чимало вагомих аргументів до відокремлення від справжніх рослин.

Загалом доведено, що вихід на сушу зелених рослин і грибів стався паралельно у середині ордовіка, хоча деякі науковці вважають цей період більш раннім і відносять його до кембрію. У процесі подальшої еволюції від основного стовбура спочатку відокремлювалася група маршанцієвих, згодом — печіночникових і антоцеротових мохів, місце яких щодо інших груп таксонів дискутується, бо методами систематики розв'язати питання стосовно еволюційних зв'язків окремих груп кріофітів між собою та з іншими вищими рослинами поки не вдається. Думка про поліфілетичне походження наземних рослин поки що не підтверджена, але і не заперчується молекулярними біологами.

Питання молекулярної еволюції вищих рослин — у центрі уваги молекулярних біологів, проте отримані результати вельми неоднозначні. Загалом дані стосовно еволюції і спорідненості мохоподібних (глава 9) досить суперечливі. Подальша дивергенція груп на плауноподібні, хвощеподібні, папоротеподібні та насінні рослини відбулася у порівняно короткий період (близько 100 млн років), але в окремих групах темпи еволюції були різними. Вважають, що плауноподібні з'явилися ще у силурі (390 млн років). Однак здійснені різними авторами молекулярні дослідження дають різні результати, що пояснюється скоріш випадковими вибірками даних та їх недостатньою репрезентативністю. Останніми роками отримано матеріали, які дещо уточнюють і доповнюють попередні результати, але кардинальних змін не сталося.

Хвощеподібні, з огляду на їх нечисленність, геносистематиками поки що досліджені слабо.

Побудовано кілька схем еволюції птеридофітів, визначено базальні та просунуті групи їхніх таксонів, поділ, зокрема, за географічним поширенням (Старий і Новий світ), що уточнює систему папоротеподібних і дає змогу обрати з існуючих філогенетичних гіпотез найімовірнішу.

Глава 12 присвячена геносистематиці насінневих рослин. На думку морфологів покритонасінні, що виникли у крейдовому періоді, є «вінцем еволюції», а геносистематики вважають їх древнішими (350—400 млн років), де вже виділяються окремі монофілетичні клади голо- та покритонасінних. Жоден із існуючих класів голонасінних не може вважатися сестринською групою щодо покритонасінних. Дослідження еволюції покритонасінних на основі молекулярних методів ще далекі до завершення і різні автори публікують схеми, які різняться навіть залежно від кількості проаналізованих генів (2000 р. — 3 гени, 2004 р. — 7 генів). Якщо одні дослідники вважали, що базальною групою квіткових є *Amborellaceae*, інші — *Nymphaeales*, то А. Driskell et al. (2004) — однодольні. Російські (М.Г. Пименов) і американські (К.М. Valiejo-Roman et al., 2002) вчені, досліджуючи *Apiaceae*, виявили суттєві суперечності щодо положення окремих родів. Аналогічна ситуація у

порядку *Brassicales*, де ряд родів не знаходить свого місця в існуючих родин. Такі проблеми А.С. Антонов пояснює тим, що сьогодні про будову генотипів рослин ми знаємо значно менше, ніж знали про фенотип рослин класичні систематики епохи Ліннея. Він наголошує, що «спроби аналізу філогенезу фенотипів рослин на основі такої бідної інформації про еволюцію їх генотипів потрібно вважати лише попередніми і недостатньо обґрунтованими. Разом з тим цінність такої інформації зростатиме». Таким чином, методи геносистематики є складним, але потужним інструментом у руках сучасних біологів, що уможлиблює розкриття закономірностей систематики, філогенії таксонів на недоступному раніше рівні.

Високо оцінюючи рецензовану працю, зауважимо, що це перша на пострадянському просторі монографія, де висвітлено результати робіт, опублікованих російською мовою, які залишилися недоступними для англомовних дослідників, тому не цитувалися ними. У ній порушено цілий пласт складних проблем, що стоять перед сучасною систематикою, досить коректно і критично оцінюються досягнення останніх років. Класичні систематики мають не заперечувати їх, а визнавати перспективність досягнення єдиної мети — побудови філогенетичної системи рослин, яка ніколи не буде абсолютною, а базуватиметься на законах ймовірності, породжуватиме нові сумніви, дискусії, роздуми, як викликає у читача прекрасна і потрібна книга А.С. Антонова. Її слід видати значно більшим накладом, щоб ця праця була доступна всім російськомовним читачам, зокрема і в Україні.

Я.П. ДІДУХ