



УДК 598.2

СИСТЕМА ПТИЦ (AVES: NEORNITHES) В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Н.В. Зеленков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН, ул. Профсоюзная 123, 117997 Москва, Россия;
e-mail: nzelen@paleo.ru

РЕЗЮМЕ

Приведен краткий обзор исследований, лежащих в основе современной системы птиц. Отмечены несоответствия и сходства отдельных участков филогенетических схем, построенных на основании исследований ядерной, митохондриальной ДНК и морфологии. Предложена компромиссная классификация отрядов птиц, отражающая современные представления о родственных отношениях между семействами современных птиц и учитывающая анагенетическое сходство.

Ключевые слова: классификация, птицы, система, филогения

THE SYSTEM OF BIRDS (AVES: NEORNITHES) EARLY IN XXI CENTURY

N. V. Zelenkov

A.A. Borissiak Paleontological Institute of RAS, Profsoyuznaya str. 123, 117997 Moscow, Russia; e-mail: nzelen@paleo.ru

ABSTRACT

A brief review of studies leading to the current system of birds is provided. Cases of both congruence and inconsistency between the phylogenies inferred from studies of nuclear, mitochondrial DNA and morphology are emphasized. A compromise ordinal classification of birds summarizing the current views upon the relationships of taxa, and also taking into account an anagenetic similarity, is presented.

Key words: classification, birds, system, phylogeny

Посвящается
памяти Е.Н. Курочкина

ВВЕДЕНИЕ

В течение длительного периода птицы (класс *Aves* L., 1758) рассматривались как четко очерченная группа, морфологически отделенная от других групп позвоночных животных. Однако после находки и включения в состав птиц юрской рептилии *Archaeopteryx* морфологические границы группы заметно расширились. Существенное сходство между *Archaeopteryx* и *Deinonychosauria* послужило основой для воскрешения гипотезы о происхождении птиц от тероподных динозавров,

ныне принятой многими специалистами (напр., Chiappe and Dyke 2002; Xu 2006). Близкое родство птиц и динозавров формально поддерживается находкой у последних ряда специфических для птиц признаков (Makovicky and Zanno 2011), в том числе, оперения, но точное филогенетическое положение *Archaeopteryx* и множества других мезозойских пернатых (в том числе, проблематичных динозавров *Anchiornis* и *Xiaotingia*) до сих пор остается неясным. В сложившейся ситуации название *Aves* если и употребляется, то обычно по отношению к кладе, включающей всех потомков общего предка *Archaeopteryx* и современных птиц. Однако не исключено, что подобным образом определенный таксон *Aves* должен включать, кро-

ме птиц, также некоторые группы тероподных динозавров (напр., Mayr et al. 2005; Xu et al. 2011). По другой точке зрения, общего предка *Archaeopteryx* и современных птиц следует искать среди архозавровых предков тероподных динозавров и птиц (Курочкин 2006; Feduccia 1999; Martin 2004; James and Pourtless 2009). Но как бы ни определялся таксон Aves, очевидно, что все ныне живущие эволюционные линии птиц представляют собой монофилетическую группу, обычно называемую Neornithes (Cracraft 1988). Именно современной системе Neornithes (=Aves sensu Linnè) посвящена настоящая статья.

Очевидно, что история классификации птиц – группы, издревле привлекавшей внимание ученых – не может быть полноценно изложена в рамках настоящей публикации. В связи с этим основное внимание будет уделено истории становления современных представлений о родственных отношениях между таксонами птиц. Из-за ограниченного объема статьи упомянутые в ней классификации, а также большинство филогенетических деревьев не приводятся: многие из них в настоящее время легко доступны.

Традиционные и альтернативные системы птиц второй половины XX в.

К середине XX столетия было создано несколько довольно сходных классификаций птиц, среди которых наибольшее распространение получила классификация А. Уэтмора (Wetmore 1960), включающая 27 современных отрядов. В последней версии своей системы Уэтмор (Wetmore 1960) разделил современных птиц на два надотряда: Impennes (плавающие), включающий пингвинов и Neognathae (новонебные, все остальные современные птицы). В то же время уже в XIX в. было понятно, что среди современных птиц наиболее примитивны бескилевые (Struthioniformes s.l.), которых объединяет с тинаму (Tinamiformes) наличие неподвижного небо-крыловидного сочленения в черепе (дромеогнатическое небо). На сегодняшний день не вызывает сомнений тот факт, что дромеогнатическое небо бескилевых и тинаму – примитивное состояние для птиц. Древнебные птицы располагались в основании классификаций других авторов, например, в системе Штреземана, включавшей в последней версии 50 отрядов (напр., Stresemann 1959) и существенно отличавшейся от системы Уэтмора.

Общепринятые системы птиц XX столетия во многом были основаны на работах анатомов конца XIX века, в первую очередь, Макса Фюрбрингера и Ганса Гадова (цит. по Stresemann 1959). Исчерпывающий обзор ранних работ приведен Ч. Сибли и Дж. Олквистом (Sibley and Ahlquist 1990); ниже мы подробнее рассмотрим классификации, вышедшие после опубликования работы Сибли и Олквиста или не вошедшие в их обзор.

На международном орнитологическом конгрессе в Москве в 1982 г. альтернативная классификация птиц была предложена И. Мликовским (Mlíkovský 1982; 2002), не указавшим, к сожалению, какая именно методология положена в основу его системы. Выделенные Мликовским группировки, в целом, не находят поддержки в современных исследованиях. Так, например, курообразные и гусеобразные в его системе помещены в разные надотряды, отряд Accipitriformes, помимо дневных хищных птиц, включает пастушковых, кариам и кукушкообразных, а отряд Vucerotiformes включен в надотряд Gavii вместе с гагарами, цаплями и некоторыми веслоногими (Mlíkovský 2002).

С. Олсон (Olson 1985) формально не предлагал классификации птиц, однако заметил, что традиционная система Уэтмора, во-первых, не отражает реальной филогении класса, а во-вторых, не удобна для включения в систему ископаемых (в первую очередь, палеогеновых) групп. В своей фундаментальной сводке по ископаемым птицам Олсон (Olson 1985) выделил группу так называемых «высших наземных птиц» (~Anomalognatae sensu Beddard 1898), в которую включил птиц-мышей, ракшеобразных, совообразных, козодоеобразных, стрижеобразных, дятлообразных и воробьинообразных. Олсон, кроме того, поместил водных птиц не в начале системы, а в конце, посчитав примитивных наземных птиц более архаичными.

Е.Н. Курочкин (1993а) сузил понимание таксона Neornithes, исключив из него не только древнебных (Palaeornithes: Курочкин 1993а), но также и куро- и гусеобразных (Paraneornithes: Курочкин 1993а). Неорнисовых птиц он разделил на две крупные филогенетические ветви: одна включала большинство лесных птиц (дятлообразные, ракшеобразные, кукушки, попугаи, совы, козодой и др.), вторая – наземных и околоводных птиц (голубеобразные, дневные хищники, ржанкообразные, веслоногие, голенастые, гагары и др.).

Неясным осталось филогенетическое положение трехперсток, поганок и воробьиных. Базальная дихотомия Neornithes (Neoaves в современном понимании), предложенная Курочкиным, находит подтверждение в современных молекулярных исследованиях (см. ниже), хотя состав эволюционных стволов до сих пор остается во многом неясным.

ДНК-ДНК гибридизация

Во второй половине XX в. в биологии для оценки сходства начинают использоваться биохимические (молекулярные) данные. Пионерные работы в этой области применительно к орнитологии (обзор ранних публикаций см. в: Sheldon and Bledsoe 1993) были начаты Ч. Сибли (напр., Sibley and Ahlquist 1972, 1990; Sibley et al 1988). Первая классификация птиц, основанная на использовании биохимических данных (исследование протеинов яичного белка при электрофорезе), была предложена в начале 70-х годов (Sibley and Ahlquist 1972), а в 1990 году вышла в свет монументальная работа по филогении и эволюции птиц на основе ДНК-ДНК гибридизации (Sibley and Ahlquist 1990), положившая формальную основу под предложенную авторами ранее (Sibley et al. 1988) классификацию современных птиц.

Исследование Сибли и Олквиста (Sibley, Ahlquist, 1990) представляет собой первую попытку создать филогению крупной группы позвоночных на огромном числе исследованных таксонов (было проанализировано 26000 гибридов ДНК от 1700 видов птиц). Значение этой работы трудно переоценить: она до сих пор является одной из наиболее цитируемых публикаций в орнитологии и, несомненно, представляет отдельный этап в развитии макросистематики и макрофилогенетики птиц (Курочкин 1993б). Именно классификация птиц Сибли и Олквиста повлияла на сознание орнитологов до такой степени, что сама возможность создания системы птиц, альтернативной «Уэтморовской», стала казаться вполне реальной.

Сама по себе филогения птиц по данным ДНК-ДНК гибридизации существенно отличается от традиционных схем (Рис. 1): так, наиболее базальным отрядом Neoaves (инфракласса, включающего всех современных птиц кроме палеогнат и Galloanseres) оказались трехперстки

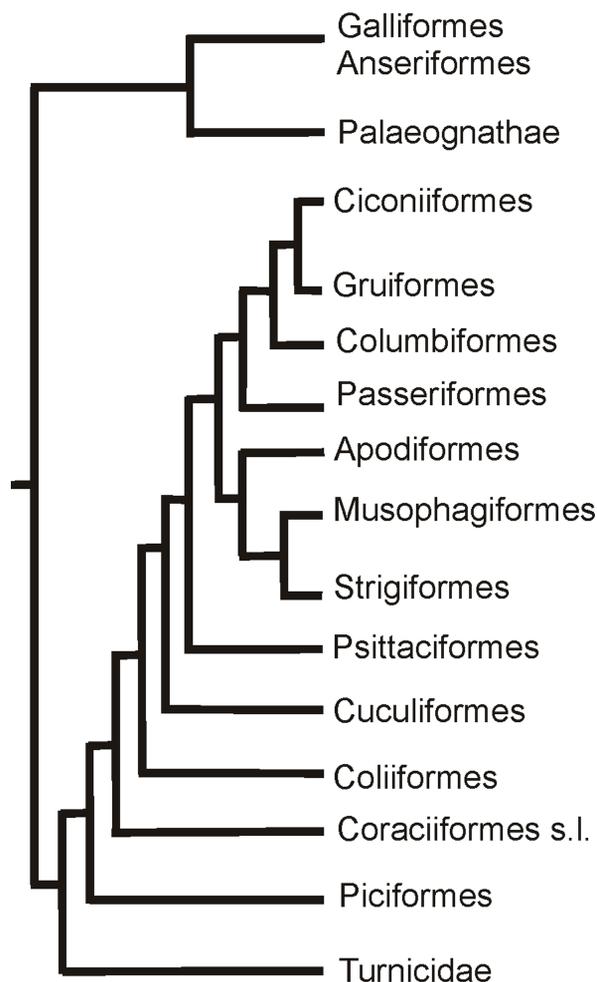


Рис. 1. Упрощенная схема филогении птиц по результатам ДНК-ДНК гибридизации (по: Sibley et al., 1988, с изменениями).

Fig. 1. Simplified scheme of phylogeny of birds resulted from DNA-DNA hybridization study (modified after Sibley et al., 1988).

(Turnicidae), затем дятлообразные (Piciformes), а вслед за ним – ракшеобразные (Coraciiformes; включая Galbulae и Trogoniformes) и птицы-мыши (Coliiformes). Среди наиболее неожиданных результатов данного исследования – включение отрядов Ciconiiformes и Gruiformes вместе с воробьинообразными в надотряд Passerimorphae. При этом в системе Сибли с соавторами отряд Ciconiiformes включает, помимо традиционных представителей этой группы, дневных хищников, ржанкообразных, поганок, гагар, пингвинов, трубконосых и веслоногих.

Одним из очевидных достоинств работы Сибли и Олквиста является ее эволюционность, однако не лишена она и недостатков (напр., Krajewski 1991; Cracraft 1992), в результате чего еще до окончания работы, а также вскоре после выхода книги, в зоологической литературе появилось множество критических публикаций (напр., O'Hara 1991; Harshmann 1994 и ссылки в этих работах). Классификация Сибли с соавторами (Sibley et al. 1988) не стала общепринятой, во многом благодаря тому, что ко времени публикации уже оказалась сильно устаревшей концептуально (O'Hara 1991): начиная с 80-ых годов XX в. простое сходство между организмами (как, например, данные по ДНК-ДНК гибридизации) перестало считаться достаточной основой для установления генеалогии. Критерием родства стало служить только апоморфное (эволюционно продвинутое) сходство, выявить которое на основании ДНК-ДНК гибридизации оказывается невозможным.

Эпоха молекулярных филогений

Первая работа по надотрядной филогении птиц с использованием секвенирования была посвящена сравнительному анализу белка хрусталика α -кристаллина и подтвердила монофилию бескилевых и их сестринские отношения с остальными птицам (Stapel et al. 1984). Исследование последовательностей двух генов мтДНК, а также ядерного гена α -кристаллина показало близость гоацина (*Opisthocomus*) к кукушкам (Hedges et al. 1995), что, в целом, соответствует биохимическим данным (Sibley and Ahlquist 1972, 1973, 1990) и находится в противоречии с Уэтморской и Штреземанновской системами, в которой гоацин помещался вблизи отряда Galliformes или включался в него.

Молекулярные филогении высших таксонов птиц с использованием секвенирования мтДНК, появившиеся в конце 90-х годов XX столетия, принесли неожиданные результаты. Двумя независимыми коллективами исследователей (на основании последовательности гена цитохрома *b* и всего митохондриального генома) было показано базальное положение воробьиных в филогении

современных птиц (Härlid et al. 1998; Härlid and Arnason 1999; Mindell et al. 1999), что не соответствовало ни традиционным классификациям, ни альтернативной филогении Сибли и Олквиста. В обеих работах использовалось небольшое число таксонов (представители 5 или 7 отрядов), что может служить причиной искажения филогенетического дерева при наличии большого числа гомоплазий; тем не менее, анализ последовательности гена цитохрома *b* для 916 таксонов также показал базальное положение воробьинообразных в филогении современных птиц (Johnson 2001). При этом топология внутри отдельных ветвей филогенетического дерева, построенного на основе мтДНК, оказалась вполне сопоставимой с традиционной таксономией (Mindell et al. 1997).

Одновременно анализ отдельных генов (RAG-1, CHD) ядерной ДНК (Groth and Barrowclough 1999; García-Moreno and Mindell 2000), а также ядерных и митохондриальных генов рРНК (van Tuinen et al. 2000) показал, что наиболее базальное положение в системе современных птиц занимают палеогнаты, а Galliformes и Anseriformes оказались сестринской группой (Galloanseres) по отношению ко всем остальным птицам. Несогласие между митохондриальными и ядерными филогениями вскоре было разрешено: анализ последовательности всей мтДНК для большего числа таксонов с исключением некоторых чрезвычайно быстро эволюционирующих генов привел к традиционной топологии филогенетического дерева, с базальной дихотомией на палеогнат и неогнат (García-Moreno et al., 2003). Подобное разделение Neornithes на Palaeognathae и Neognathae, с делением последних на Galloanseres и Neoaves, является в настоящее время практически общепринятым¹.

Вскоре появилась надежда, что найдена следующая точка бифуркации в филогенетическом дереве птиц. При анализе еще одного ядерного маркера (интрона 7 β -фибриногена) внутри Neoaves удалось выделить две сестринские группы, названные Metaves и Coronaves (Fain and Houde 2004). В Metaves вошли гоацин, козодоеобразные, стрижеобразные, некоторые из традиционных журавлеобразных (мадагаскарские пастушки Mesitornithidae, кару Rhynochetidae, солнечные

¹Сестринские отношения между палеогнатами и неогнатами темнее менее не поддерживаются рядом исследователей (напр., Olson 1985; Houde 1988; Copper and Penny 1997; Feduccia 1999; Woodbury 1998; Brinkmann 2010). В свете этих данных монофилетичность палеогнат и неогнат нам также не кажется очевидной.

цапли *Eurypygidae*), а также голубеобразные, фламинго, поганки и фаэтоны. Все остальные птицы попали в кладу *Coronaves*. Важным следствием подобного деления явилось предположение о множественных параллелизмах среди *Neoaves*, среди которых стоит упомянуть поганок и гагар, турако и гоацина, солнечную цаплю и настоящих цапель, фаэтонов и олуш, нектарниц и колибри, стрижей и ласточек (Fain and Houde 2004).

Несмотря на успехи молекулярной филогенетики в области базальных дихотомий в классе птиц, филогенетические отношения между большинством отрядов долгое время оставались практически неразрешенными. Статистический анализ, проведенный по некоторым генам, даже позволил предположить, что радиация *Neoaves* имела настолько взрывной характер, что точная филогения птиц не может быть установлена на основе молекулярных данных (Poe and Chubb 2004). Такая точка зрения вполне соответствовала мнению палеоорнитологов о том, что интенсивная радиация современных групп птиц имела место в очень коротком периоде времени в начале кайнозоя (Feduccia 2003). Йоханссоном с соавторами (Johansson et al. 2001) была предпринята попытка реконструировать филогению «высших наземных птиц» на основании анализа последовательностей медленно эволюционирующих ядерных генов *c-мус* и *RAG-1*. Результаты показали немонофилиетичность традиционных ракшеобразных: удода *Upuridae*, древесные удода *Phoeniculidae* и птицы-носороги *Vucerotidae* формируют кладу, родство которой с остальными ракшеобразными не выявлено. Не удалось установить отношения между кукушками и турако *Musophagidae*, а также между подотрядами *Pici* (дятлы, бородастики и тулканы) и *Galbulae* (пуховки, якамары) традиционного отряда дятлообразных *Piciformes* (Johansson et al. 2001).

Первое филогенетическое дерево с достаточно хорошим разрешением высших таксонов птиц было получено при анализе 5 ядерных маркеров (*c-мус*; *RAG-1*; интрон 2 миоглобина, интрон 7 β -фибриногена, ген декарбоксилазы). Выяснилось, что разделение *Neoaves* на *Metaves* и *Coronaves* при монофилии *Metaves* поддерживается только включением интрона 7 β -фибриногена (Ericson et al. 2006). Исключение данного гена не поддерживает монофилию *Metaves*. Однако анализ одного только интрона 7 β -фибриногена также не

поддерживает монофилию этой группы, что указывает на тот факт, что филогенетический сигнал для *Metaves*, хотя и слабый, имеется и в других исследованных генах (Ericson et al. 2006). Данная работа показала монофилиетичность клады, включающей традиционных стрижеобразных и козодоеобразных, что предполагает вторичность возникновения дневного образа жизни в этой группе птиц. Внутри «*Coronaves*» Эриксоном с соавторами обнаружены три крупных группировки (Рис. 2). Особенный интерес представляет выявление клады «наземных птиц», включающей дневных хищных птиц, кариам, попугаев и т.н. «высших наземных птиц». Монофилиетические группы, полученные внутри данной клады, в целом, соответствуют тем, что были получены Йоханссоном с соавторами (Johansson et al. 2001). Данная работа, как и некоторые другие молекулярные данные (напр., Johansson and Ericson 2003; Cracraft et al. 2004), подтвердила монофилию традиционного отряда *Piciformes* (*Pici* + *Galbulae*) и отсутствие близкого родства между *Accipitridae* и *Sagittariidae*, с одной стороны, и *Falconidae*, с другой (Ericson et al. 2006).

Анализ Эриксона с соавторами выявил в составе «*Coronaves*» кладу водных и околоводных птиц, в которую вошли все представители данных экологических групп за исключением поганок, фламинго, фаэтонов и некоторых традиционных «журавлеобразных», т.е. представителей «*Metaves*». Неразрешенное филогенетическое положение в основании этой клады занимают дрофы, кукушки и турако (Ericson et al. 2006). Данный анализ объединяет *Pelecanidae* с некоторыми из традиционных голенастых в составе клады околоводных птиц, а ржанкообразные (*Charadriiformes*) представляют собой монофилиетическую группу с неразрешенным положением по отношению к клadam «околоводных» и «наземных» птиц (Рис. 2).

Важным вкладом в развитие филогенетики современных птиц следует считать публикацию первого филогеномного (т.е., основанного на крупной порции генома) исследования ядерной ДНК (Hackett et al. 2008), в основу которого были положены данные по 19 локусам, представляющим собой, в основном, не кодирующие интроны. Примечательно, что, как указывают авторы, ни один из индивидуальных локусов не поддерживает все клады, выявленные в результате группового анализа. Результаты данного исследования в общем

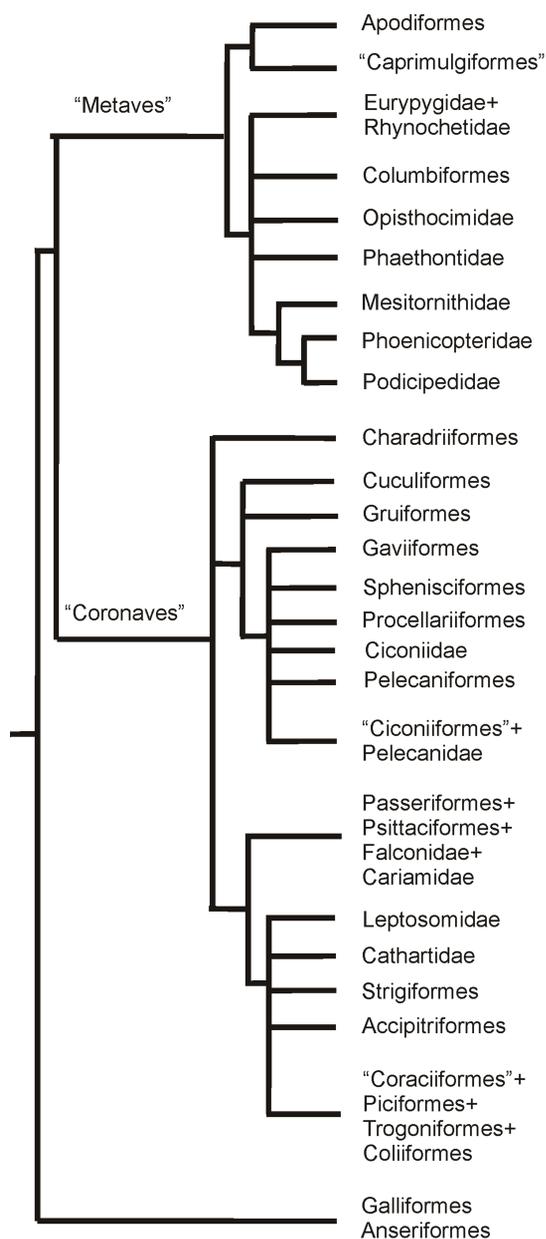


Рис. 2. Упрощенная схема филогенетического дерева современных птиц, полученного Эриксоном с соавторами (Ericson et al., 2006). Ряд клад не показано.

Fig. 2. Simplified scheme of phylogenetic tree of modern birds by Ericson et al. (2006). Not all the nodes are shown.

виде соответствуют филогенетической гипотезе Эриксона с соавторами, но отличаются рядом деталей. Так, сестринской группой воробьинообразных оказались попугаи, а соколиные оказываются сестринской группой к кладе Passeriformes + Psit-

taciformes (см. также Suh et al. 2011); традиционные Coraciiformes оказываются монофилетичны только при включении в них Piciformes, при этом *Leptosomus* помещается в качестве сестринской группы к Coraciiformes s.l. + Piciformes (Hackett et al. 2008). Ржанкообразные по результатам данного исследования – сестринская группа к кладе «наземных» птиц, однако такая топология определяется только геном β -фибриногена. Тем не менее, независимо от точного положения Charadriiformes на кладограмме, ясно, что эта группа не может считаться базальной среди Neoaves (contra Feduccia 1995), что ранее было предположено при анализе митохондриального генома (Paton et al. 2002). На полученном филогенетическом дереве турако, традиционные журавлеобразные, кукушки и дрофы занимают базальное положение по отношению к кладе «околоводных» птиц, но подобная топология, опять же, определяется только геном β -фибриногена (Hackett et al. 2008). Филогенетическое положение гоацина среди «Coronaves» остается неразрешенным.

Примечательно, что в исследовании Хэкетт с соавторами разделение Neoaves на Metaves и Coronaves не получило значимую статистическую поддержку. Авторы предполагают, что монофилия Metaves, поддерживаемая всего двумя локусами в их анализе, может объясняться эффектом притяжения длинных ветвей (Hackett et al. 2008). Отмечено также, что в случае с интроном 7 гена β -фибриногена, не удастся выявить ни одного консервативного участка, общего для всех таксонов, что ставит под большое сомнение надежность выравнивания нуклеотидных последовательностей (Morgan-Richards et al. 2008). Иногда также предполагается, что последовательности интронов (которые, в основном, использовались в работе Хэкетт с соавторами) вообще не подходят для выявления древних эпизодов дивергенций ввиду трудностей с выравниванием в результате множественности инделов в этих участках ДНК (Pratt et al. 2009).

Альтернативная (митохондриальная) филогения

Большинство исследователей сходятся во мнении, что согласованность отдельных филогений должна считаться финальным арбитром в выяснении родственных отношений. В молекулярной филогенетике альтернативным источником

информации выступает митохондриальная ДНК, эволюционирующая быстрее, чем ядерная, и поэтому более чувствительная к применяемым методам анализа. В то же время имеющая простую структуру мтДНК оказывается гораздо лучше изучена, что делает процесс филогенетического анализа значительно более осознанным. Достигнутая согласованность митохондриальных и ядерных филогений в отношении базальных дихотомий Neornithes (García-Moreno et al. 2003; Slack et al. 2007), а также продемонстрированная возможность разрешения филогении Neoaves на основании митохондриального генома (Gibb et al. 2007), указывают, что мтДНК в филогенетическом анализе птиц не должна играть второстепенную роль.

Исследование Гибба с соавторами (Gibb et al. 2007) выявило разделение Neoaves на два ствола: один, включающий воробьинообразных и дятлообразных, и второй – всех остальных птиц. И хотя данная работа показала принципиальную возможность разрешения филогении птиц с помощью мтДНК, такая дихотомия, как и многие другие полученные данные, выглядит сомнительной и не согласуется ни с морфологическими, ни с «ядерными» филогениями. В частности, хищные птицы по результатам данного анализа оказываются парафилетической группой, помещаемой в основании ствола, ведущего к околоводным птицам (пингвинам, трубконосым, гагарам, аистообразным, веслоногим и ракшеобразным). Эти данные позволяют авторам предполагать, что птицы с фенотипом наземного хищника могли быть предками различных морских плотоядных пернатых (Gibb et al. 2007).

В более поздней работе этого же коллектива (Pratt et al. 2009) было увеличено число расшифрованных митохондриальных геномов и изменены техники анализа данных (позволившие, в частности, уменьшить филогенетический шум), в результате чего было достигнуто большее соответствие с филогениями, полученными по другим данным. По результатам этого анализа, наиболее базальное положение в филогении Neoaves занимают Psittaciformes, а клада Piciformes + Coraciiformes (поддерживаемая также и данными по ядерной ДНК) представляет собой сестринскую группу ко всем остальным птицам. Воробьиные в данном анализе объединяются с кукушками, при этом сестринской группой к этой кладе являются Charadriiformes.

Недавно опубликованная работа Пачеко с соавторами (Pacheco et al. 2011) представляет собой наиболее внушительную попытку реконструкции филогении Neoaves на основании мтДНК. Авторы включили в анализ наибольшее на сегодняшний день число митохондриальных геномов (80) и получили довольно любопытные результаты (Рис. 3). В частности, полученные данные свидетельствуют о монофилии традиционного отряда Falconiformes (Falconidae + Accipitridae), что не соответствует другим молекулярным филогениям; кукушки (Cuculidae) совершенно неожиданно оказываются либо частью радиации Caprimulgiformes + Apodiformes, либо сестринской группой к этой кладе. Пачеко с соавторами не удалось однозначно определить положение совообразных и попугаеобразных, однако ими также и не было показано родство попугаев и воробьинообразных, предполагавшееся данными по ядерной ДНК (Hackett et al. 2008; Suh et al. 2011). Возможно, что именно Strigiformes представляют собой среди современных птиц ближайших родственников Psittaciformes (Pacheco et al. 2011). Как и все другие молекулярные исследования (van Tuinen et al. 2001; Cracraft et al. 2004; Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008), данная работа поддерживает вывод о сестринских отношениях между поганками и фламинго. Примечательно, что Пачеко с соавторами показали сестринские отношения между Charadriiformes и Columbiformes – положение, поддерживаемое традиционной филогенетикой; воробьиные птицы оказываются сестринской группой по отношению к кладе, включающей ракшеобразных, дятлообразных и трогонов (Рис. 3).

Результаты Пачеко с соавторами, с одной стороны, привлекают своей схожестью с традиционными взглядами на эволюционную историю птиц, но с другой стороны, в этот анализ не было включено множество таксонов неясного филогенетического положения (напр., дрофы, гоацин, курол, турако, грифы Нового Света, все журавлеобразные). Как показывает история молекулярной филогенетики, увеличение числа анализируемых таксонов, в особенности, когда речь идет о выяснении филогении групп высокого таксономического ранга, может оказывать существенное влияние на топологию получаемого дерева. Не приходится сомневаться, что включение в анализ всех вышеупомянутых таксонов сильно исказит полученную картину.

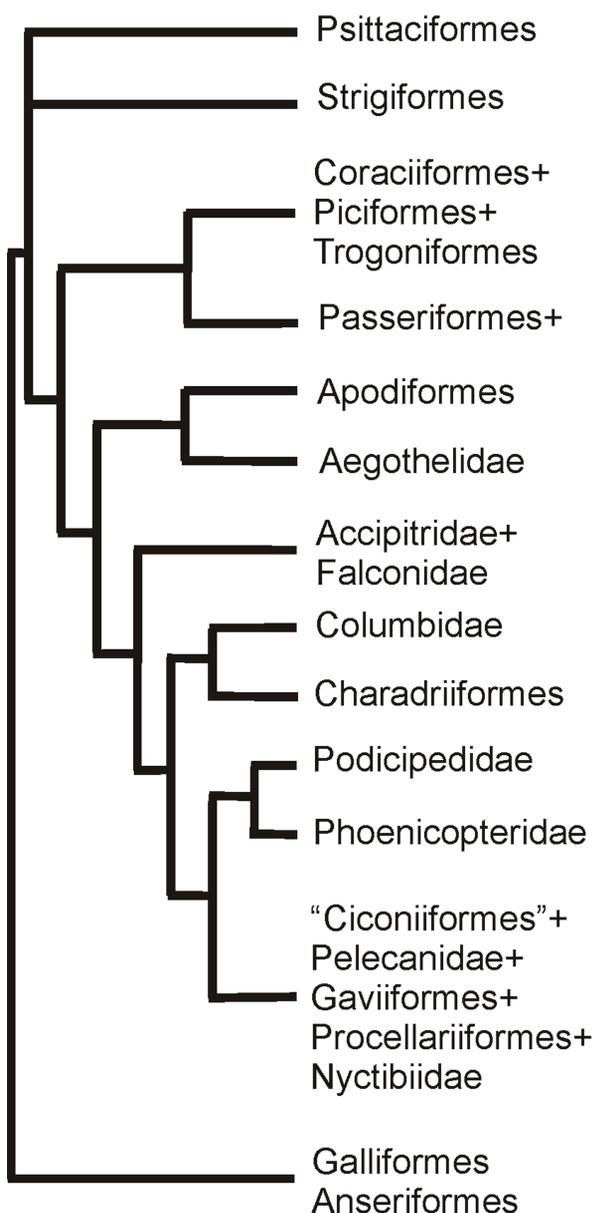


Рис. 3. Упрощенная схема филогенетического дерева современных птиц, полученного Пачеко с соавторами (Pacheco et al., 2011) в программе MrBayes. Клады с апостериорной вероятностью менее 0.9 и ряд клад с более высокой апостериорной вероятностью не показаны.

Fig. 3. Simplified scheme of phylogenetic tree of modern birds obtained by Pacheco et al. (2011) using MrBayes software. Nodes with posterior probability below 0.9 and some nodes with higher posterior probability are collapsed.

Один из полученных Пачеко с соавторами результатов заключается в том, что разные участки митохондриального генома и у разных таксонов эволюционируют с разной скоростью (Pacheco et al. 2011). Вероятно, более пристальное внимание к подобным особенностям изменения генома во времени должно учитываться в значительно большей степени в филогенетических исследованиях ближайшего будущего. В настоящее время наибольшие надежды молекулярные филогенетики возлагают на так называемые редкие геномные изменения (РГИ) – всевозможные преобразования в структуре ДНК, вероятность независимого возникновения которых у неродственных таксонов считается исчезающе малой. К таким изменениям относятся, в частности, перестройки последовательности генов в цепочке ДНК, а также вставки транспозонов, потери или вставки интронов, дупликация генов и др. Недавнее исследование последовательностей ядерной ДНК, послуживших исходными данными для работы Хэкетт с соавторами (Hackett et al. 2008), и выполненное тем же коллективом исследователей (Han et al. 2011), представило любопытные результаты: оказалось, что распределение РГИ (в основном, вставок мобильных элементов) на полученном Хэкетт с соавторами дереве практически лишено гомоплазий. И хотя эти данные существенно поддерживают филогенетическую гипотезу, полученную при анализе ядерной ДНК, необходимо иметь в виду, что большинство из найденных РГИ являются синапоморфиями относительно недавно дивергировавших групп (уровня семейства; Han et al. 2011) и поэтому мало что говорят о надотрядных взаимоотношениях.

Необходимо обратить внимание на еще одну проблему при построении молекулярных филогений. На сегодняшний день очевидно, что филогенетические деревья, построенные по отдельным маркерам (gene trees), могут не совпадать и часто не совпадают между собой и с реальным филогенетическим (т.н. организменным, species tree) деревом. При этом особенно важно, что при определенной длине ветви наиболее вероятные генные деревья статистически будут иметь тенденцию отличаться от организменного дерева (Degnan and Rosenberg 2006). Это означает, что увеличение числа маркеров, по которым построена филогения, не только не приведет к соответствию генных и организменного деревьев, но при наличии доста-

точно коротких ветвей (т.н. «аномальной зоны» в филогении) согласованное дерево заведомо будет отличаться от организменного. И поскольку предполагается, что в основании филогенетического дерева *Neoaves* лежит множество коротких ветвей (e.g. Poe and Chubb 2004; Chojnowski et al. 2008), весьма вероятно, что получение реального организменного дерева при помощи поиска соответствия между отдельными генными деревьями приведет к ложным результатам. В данной ситуации нельзя исключать, что истинная генеалогия таксонов может соответствовать филогении отдельных генов, но не обязательно согласованным деревьям, полученным на основе анализа больших порций генома.

Морфологические филогении в эпоху кладизма

Среди современных биологов широко распространено мнение о приоритете молекулярных филогений над морфологическими, вплоть до полного отрицания необходимости использования морфологических признаков в филогенетике. При этом защитники морфологии обычно указывают на необходимость включения в филогенетическое дерево ископаемых организмов, для абсолютного большинства из которых молекулярные маркеры недоступны. В филогенетике птиц имеется несколько примеров, когда ископаемые группы можно рассматривать в качестве связующего звена между заметно дивергировавшими современными группами. Так, например, современные гусе- и курообразные довольно сильно различаются в строении посткраниального скелета, но примитивные палеогеновые курообразные *Gallinuloididae* имели посткраниальный скелет, более сходный с таковым гусеобразных (Mayr 2008a). Объединение поганок и фламинго противоречит традиционной морфологии, но поддерживается рядом независимых митохондриальных и ядерных маркеров (van Tuinen et al. 2001; Cracraft et al. 2004; Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008; Pacheco et al. 2011). При этом ископаемое палеоген-неогеновое семейство околоводных птиц *Palaelodidae* рассматривается как промежуточное между поганками и фламинго (Mayr 2004): палелодиды в общих чертах сходны с фламинго, но отличаются укороченными задними

конечностями, демонстрирующими приспособления к плаванию, и генерализованным строением черепа. Среди других примеров переходных ископаемых групп можно упомянуть олигоценовую *Turnipax*, промежуточную между ржанкообразными и трехперстками (Mayr 2008a), и, таким образом, поддерживающую отнесение трехперсток к *Charadriiformes* (Cracraft et al. 2004; Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008).

Роль морфологической филогенетики как источника независимой проверки молекулярных филогений также достаточно важна. Защитники морфологии отмечают, что вряд ли в ближайшее время молекулярная филогенетика достигнет такого уровня, что перестанет нуждаться в морфологической основе для сравнения. Первая кладистическая филогения птиц, основанная на синапоморфиях и предложенная Крэкэрфтом (Cracraft 1988), имела небольшие расхождения с традиционной классификацией: так, *Ardeidae* оказались обособлены от остальных *Ciconiiformes*, а *Falconiformes* и *Strigiformes* оказались сестринскими группами. Важно добавить, что некоторые таксоны (напр., птицы-мыши, турако) были исключены Крэкэрфтом из анализа. Примечательна попытка подвергнуть филогенетическому анализу мускулатуру задних конечностей птиц (McKittrick 1991). В результате проведенного анализа базальное положение среди *Neornithes* заняла клада, включающая гоацина, кукушкообразных и голубей. В целом, полученное согласованное дерево демонстрирует полное несоответствие как традиционным классификациям, так и современным представлениям о филогении птиц.

Особого внимания заслуживает филогения птиц, полученная в результате кладистического анализа 71 остеологического признака, нацеленного на выяснение родственных связей отдельных групп гусеобразных (Ericson 1997). На полученном филогенетическом дереве курообразные занимают привычное положение, однако гусеобразные, фламинго и традиционные аистообразные представляют собой сестринскую группу по отношению к ржанкообразным – при этом обе клады занимают терминальное положение в составе *Neoaves*², а филогенетическое положение

²Любопытно, что недавнее кладистическое исследование остеологии, нацеленное на установление филогенетического положения ископаемых ложнозубых птиц *Odontopterygiformes*, также не показало монофилию *Galloanseres* (Bourdon 2011; но см. Mayr 2011a).

остальных групп остается неразрешенным (Ericson 1997).

Более позднее исследование 148 признаков (Mayr and Clarke 2003) показало, что с помощью морфологических данных можно показать монофилетичность Galloanseres и Neoaves. По результатам данной работы традиционные отряды журавлеобразных и аистообразных оказались немонафилетичны (что также следует из молекулярных данных), а совы стали частью адаптивной радиации дневных хищных птиц (включая Cathartidae). Кроме того, данный анализ указывает на возможную близость попугаев и птиц-мышей, турако и кукушек, а также гоацина и кариам. Большинство клад, выделенных в данной работе, получило слабую статистическую поддержку (Mayr and Clarke 2003).

Попытка проанализировать филогению высших наземных птиц была предпринята А. Мэйнголдом (Manegold 2005), в основном, на остеологическом материале. На полученном филогенетическом дереве воробьинообразные, дятлообразные и удообразные помещаются в качестве сестринской группы ракшеобразных, базальнее на дереве располагаются тргоны, козодоеобразные + стрижеобразные, попугаи + дневные хищники и совы, а также птицы-мыши + кукушкообразные (включая гоацина). И хотя такая гипотеза не соответствует молекулярным данным, некоторые результаты явно заслуживают внимания: например, сближение курола (*Leptosomus*) с козодоеобразными и птиц-мышей – с кукушкообразными.

Б. Лайвизи и Р. Цуси (Livezey and Zusi 2006, 2007) была предпринята беспрецедентная попытка проанализировать огромное количество морфологических (большой частью, остеологических) признаков для реконструкции филогении птиц. По причине включения в анализ огромного числа признаков (почти 3000) данная работа обычно рассматривается многими молекулярными филогенетиками как манифестация морфологической филогенетики птиц: практически в любой публикации по молекулярной филогении птиц, опубликованной после 2007 г., имеются ссылки на т.н. «морфологические данные», представленные в таком случае исключительно филогенией Лайвизи и Цуси. К сожалению, филогенетическая гипотеза упомянутых авторов имеет немного общего с современными представлениями о филогении

птиц, что, несомненно, указывает на тот факт, что простое увеличение числа используемых признаков не обязательно приводит к корректной филогении (Wägele 2004; Mayr 2008b). Данный анализ, в большинстве случаев, поддержал традиционные Уэтморовские представления о системе птиц и не выявил множества групп, полученных на основе независимых молекулярных данных (напр., объединение поганок и фламинго, сближение Aegothelidae с традиционными Apodiformes, отнесение трехперсток к ржанкообразным и др.). В филогении Лайвизи и Цуси совообразные оказываются сестринской группой ко всем дневным хищникам (включая Cathartidae), а гагары и поганки объединяются в кладу, базальную по отношению к пингвинам и трубконосым. Подробнее о несоответствии результатов Лайвизи и Цуси другим данным см. у Г. Майра (Mayr 2008b).

Таким образом, три, в общем независимых набора данных (ядерная ДНК, митохондриальная ДНК и морфология) на сегодняшний день предлагают три весьма слабо согласующихся филогенетических дерева, не оправдывая уверенность многих орнитологов в том, что в ближайшем будущем проблема корректного отображения филогении птиц будет разрешена. На сегодняшний день кажется преждевременным отдавать приоритет какой-нибудь одной из имеющихся гипотез (например, ядерной), хотя бы из соображений того, чтобы минимизировать изменения в классификации в будущем, весьма вероятные в связи с получением новых данных. Недавно попытку суммировать имеющиеся данные по филогении Neoaves предпринял Г. Майр (Mayr 2011b). В этой работе читатель также может найти обзор публикаций по отдельным частям филогенетического дерева птиц, которые, ввиду ограниченного объема статьи, мы здесь не упоминаем. Майр предложил название Aequornithes для группировки околотовных птиц, включающей гагар, пингвинов, трубконосых, веслоногих и голенастых. Большинство из опубликованных работ с некоторыми вариациями поддерживают монофилию этой клады, хотя ее точный состав остается неясным (так, вызывают вопросы родственные отношения фаэтонов). Также он предложил название Picosogasiae для группировки, включающей ракшеобразных и дятлообразных птиц (Mayr 2011b), посчитав филогенетические отношения внутри этой клады установленными.

Одной из наиболее явных клад среди Neoaves являются Strisores (Mayr 2011b), включающие традиционных представителей козодоеобразных и стрижеобразных. Точное положение многих групп остается неясным.

Компромиссная классификация птиц

Современный прогресс в филогенетике уже привел к перестройке традиционной Уэтморовской системы птиц. К сожалению, точное филогенетическое положение большинства групп до сих пор остается неустановленным (Mayr 2011b), а предложенная классификация Лайвизи и Цуси (Livezey and Zusi, 2007) отражает лишь одну из точек зрения, скорее всего, далекую от реальности (Mayr 2008b). Случай с исследованием Лайвизи и Цуси (Livezey and Zusi, 2007), как и с филогенией, построенной по миологическим данным (McKittrick 1991), показывает, что бездумное кодирование морфологических признаков не может дать удовлетворительных результатов (напр., Wägele 2004). В то же время современные классификации, используемые в практических руководствах по орнитологии и региональных сводках, зачастую отражают результаты, полученные при анализе ядерной ДНК и не учитывают альтернативных точек зрения. В данной ситуации кажется необходимым предложить компромиссную систему птиц, т.е. такую, которая бы одновременно учитывала новейшие достижения филогенетики (как молекулярной, так и морфологической) и при этом оставалась бы относительно толерантной к новым данным³. Поскольку на современном уровне знаний устойчивая филогенетическая классификация птиц не может быть построена, кажется, что единственной системой, отвечающей изложенным выше требованиям, может быть ранговая классификация, залогом устойчивости которой должно стать минимальное число делений. Ниже предлагается такая классификация птиц, построенная с учетом современных представлений о родственных связях отдельных таксонов. Данная классификация поддерживается остеологическими данными, которые здесь не приводятся

из-за ограниченного объема статьи. Как показывает практика, остеология лучше, чем другие морфологические признаки отражает филогению крупных таксонов птиц.

Необходимо сделать несколько комментариев относительно предлагаемой классификации. Мы, в целом, согласны с точкой зрения У. Бока (Bock 1977), что филогения и классификация имеют разное назначение и, следовательно, могут быть относительно независимы. Система, в нашем понимании, может отличаться от генеалогии настолько, насколько это необходимо, чтобы соответствовать эволюционной парадигме (см. Zander 2011). Несомненно, что при построении надотрядной классификации современных птиц должна учитываться только генеалогия, поскольку сходство между отрядами чрезвычайно мало и полностью перекрывается отличиями. Совсем по-другому обстоит дело с таксонами более низкого ранга. Для птиц наиболее надежные из группировок надродового уровня – семейства, однако классификация, представляющая собой простое перечисление семейств, недостаточна. На наш взгляд, основой классификации должен быть следующий иерархический уровень (отряда), представляющий собой первичное обобщение наших представлений об эволюции семейств. На уровне ниже отряда эволюционные преобразования морфологического типа еще могут быть прослежены, поскольку между различными семействами внутри отряда обычно отмечается довольно сильное сходство. Большинство из традиционных отрядов птиц приблизительно соответствуют филогенетическим линиям, что позволяет строить довольно надежную «отрядную» классификацию. Придавая ранг отряда обособленным группировкам, мы не считаем, что все они соответствуют единому уровню ветвления на филогенетическом дереве или отражают единый процесс адаптивной радиации; кроме того, деление птиц на отряды не может быть основано на наличии какого-то общего основания, которое попросту нельзя обнаружить.

Из-за ограниченного объема статьи нет возможности обсудить большую часть публикаций,

³Е.А. Кобликом (2001а, б) ранее также была предложена компромиссная система птиц, объединяющая традиционные представления и, в основном, данные по ДНК-ДНК-гибридизации. От Уэтморовской системы она отличается, в частности, широкой трактовкой отряда страусообразных, а также выделением в отдельные отряды трехперсток, грифов Нового Света, фламинго и рябков. Данная система получила дальнейшее развитие в работах В.С. Жукова (2004), который также принял отрядный ранг для удонов.

посвященных систематике отдельных групп птиц. Ссылки на работы, поддерживающие монофилию отдельных их групп и филогенетическое положение ряда проблематичных таксонов (принимаемое при построение данной классификации) можно найти в работе Майра (Mayr 2011b). Монофилия большинства из принимаемых нами отрядов поддерживается молекулярными данными, большая часть – также и морфологическими (включая наши данные). Однако в ряде случаев мы разбиваем предположительно монофилетические таксоны (напр., Palaeognathae, Ciconiiformes + Pelecaniformes, а также Caprimulgiformes + Apodiiformes, Piciformes + Coraciiformes) на ряд мелких отрядов в соответствии со степенью анагенетического сходства.

Систематическое положение некоторых таксонов требует обсуждения. Особый интерес представляет систематическое положение турако (Musophagiformes). Ядерная ДНК указывает на принадлежность их к кладе, включающей околоводных птиц, журавлеобразных и кукушек (Hackett et al. 2008). Турако, действительно, существенно отличаются от кукушек строением скелета: в частности, они имеют совершенно отличный тарзометатарзус и коракоид (но сходны морфологией локтевой кости запястья – Hughes 2000). Среди возможных родственников турако следует считать гоацина. Родство турако и гоацина поддерживается палеонтологическими (Olson 1992) и морфологическими данными (напр. Зиновьев 2007; Hughes 2000, Korzun et al. 2003 и ссылки в этих работах). В то же время некоторые молекулярные данные сближают гоацина и кукушек (Hedges et al. 1995; Mindell et al. 1997), однако в первой работе турако не были включены в анализ (как и ряд других возможных родственников гоацина), а результаты второй работы основаны только на одном гене – 12S рДНК. Не позволило выявить родственные отношения гоацина молекулярными методами и увеличение числа таксонов (Sorenson et al. 2003).

Кукушки по ядерным генам оказывается членами той же клады, что и турако (Hackett et al. 2008), однако данные митохондриальной ДНК сближают их с Caprimulgiformes (Pacheco et al., 2011). Морфологическое сходство между турако и кукушками очень невелико (напр., Berger 1960): клада Cuculidae + Musophagidae получила слабую поддержку в исследовании Лайвизи и Цуси

(Livezey and Zusi 2007) – малоинформативном с точки зрения филогении (Mayr 2008b), но показательным с точки зрения общего сходства. Лайвизи и Цуси отмечают, что отличия между турако и кукушками, отмеченные Берджером (Berger 1960), имеют гомопластичную природу. Это, действительно, так, если рассматривать турако и кукушек отдельно от других таксонов; сравнение же их с другими таксонами может выявить гомологичность многих кажущихся гомоплазий. Мы склонны сближать кукушек с «козодоеобразными» (см. также Pacheco et al. 2011), с примитивными представителями которых (напр., *Podargus*) они имеют очень сходный скелет (наши данные).

Систематическое положение курола (*Leptosomus*) также остается неясным. Традиционно помещаемый в отряд Coraciiformes, курола демонстрирует существенные отличия от ракш (Корзун 1988; Зеленков 2007; Cracraft 1971; Burton 1984; Mayr 2008c). Молекулярные данные (Hackett et al. 2008) помещают его в качестве сестринской группы к кладе, включающей трогонов, ракшеобразных и дятлообразных. Однако морфологически курола гораздо более сходна с Cuculiformes (наши данные) и близкими им «козодоеобразными» (Manegold 2005). Из «козодоеобразных», наибольшее сходство отмечается с *Podargus* (наши данные). По нашему заключению, курола представляет часть радиации примитивных наземных птиц (к которым, в частности, относятся кукушки), давших начало «козодоеобразным» и совообразным. Кажется уместным вернуть его в состав Cuculiformes.

Монофилия традиционного отряда ракшеобразных не поддерживается молекулярными исследованиями, по результатам которых сестринской группой Coraciiformes (исключая Vucerotiformes) оказываются Piciformes (Ericson et al. 2006; Hackett et al. 2008). Подобная точка зрения не находит поддержки в морфологических исследованиях филогении, которые или объединяют Piciformes с Vucerotiformes (см. Mayr 2011b), или поддерживают кладу Vucerotiformes + остальные Coraciiformes (Livezey and Zusi 2007). Подобные результаты, несомненно, являются результатом оптимизации большого числа признаков с низкой вероятностью гомологии и не должны рассматриваться в качестве доказательства неспособности восстановить надотрядную филогению морфологическими методами. Так, предлагаемая А.В.

Зиновьевым (2008) схема эволюции типов конечных сухожилий длинных сгибателей пальцев стопы указывает на базальное положение *Vucogitiformes* по отношению к остальным *Coagaciiiformes* и *Piciformes*, что соответствует молекулярным данным и подтверждается нашим исследованием остеологии (синапоморфии без учета оптимизации; наши данные). Как было показано недавно на представителях семейства *Phalacrocoracidae* (Holland et al. 2010), проблемы с реконструкцией филогении на морфологических данных могут быть вызваны параллельной согласованной эволюцией комплексов признаков. Сходные преобразования в строении скелета были отмечены нами для таких неблизкородственных групп, как воробьиные и курообразные (Зеленков 2011). Параллельные преобразования такой сложной морфологической структуры, как плечевой сустав, были показаны ранее для тинаму, курообразных и колибри (Карху 1993).

В предлагаемой классификации для каждого отряда приведены входящие в его состав семейства. Парафилетические семейства также указываются, поскольку родственные отношения внутри отрядов не составляют предмет настоящей работы. В классификацию включены ископаемые семейства, за исключением тех, что требуют выделения в отдельные отряды (например, *Gastornithiformes*, *Odontopterygiformes*), а также тех, систематическое положение которых ввиду плохой изученности остается неясным.

NEORNITHES

Apterygiformes (Apterygidae)
Rheiformes (Rheidae)
Casuariiformes (Casuariidae, Dromaiidae)
Struthioniformes (Struthionidae)
Tinamiformes (Tinamidae)
Galliformes (†Gallinuloididae, †Paraortygidae, †Quercymegapodiidae, †Sylviornithidae, Megapodiidae, Cracidae, Phasianidae, Numididae, Meleagrididae, Tetraonidae, Odontophoridae)
Anseriformes (†Presbyornithidae, Anhimidae, Anseranatidae, Anatidae)
Podicipediformes (Podicipedidae)
Phoenicopteriformes (†Palaelodidae, Phoenicopteridae)
Ardeiformes (†Xenerodiopidae, Ardeidae)
Ciconiiformes (Threskiornithidae, Ciconiidae)

Balaenicipitiformes (Balaenicipitidae, Scopidae)
Pelecaniformes (†Plotopteridae, Pelecanidae, Fregatidae, Sulidae, Anhingidae, Phalacrocoracidae)
Sphenisciformes (Spheniscidae)
Gaviiformes (Gaviidae)
Phaethontiformes (†Prophaethontidae, Phaethontidae)
Procellariiformes (†Diomedeoididae, Diomedeidae, Procellariidae, Pelecanoididae, Hydrobatidae)
Gruiformes (†Messelornithidae, †Parvigruidae, †Geranoididae, †Eogruidae, †Ergilornithidae, Otididae, Gruidae, Aramidae, Psophiidae, Rallidae, Heliornithidae)
Eurypigiformes (Eurypigidae, Rhynochetidae)
Charadriiformes (Turnicidae, Jacanidae, Rostratulidae, Dromadidae, Haematopodidae, Ibidorhynchidae, Recurvirostridae, Burhinidae, Glareolidae, Charadriidae, Scolopacidae, Thinocoridae, Chionidae, Stercorariidae, Laridae, Rynchopidae, Alcidae)
Columbiformes (Columbidae, Pteroclididae)
Musophagiformes (Opisthocomidae, Musophagidae)
Cuculiformes (Mesitornithidae, Leptosomidae, Cuculidae)
Steatornithiformes (Steatornithidae)
Podargiformes (Podargidae)
Apodiformes (†Eocypselidae, †Aegialornithidae, †Jungornithidae, Aegothelidae, Hemiprocnidae, Trochilidae, Apodidae)
Strigiformes (†Sophiornithidae, †Protostrigidae, †Heterostrigidae, †Ogygoptyngidae, †Palaeoglaucidae, Tytonidae, Strigidae)
Nyctibiiformes (Nyctibiidae)
Caprimulgiformes (†Archaeotrogonidae, Caprimulgidae)
Cariamiformes (†Phorusrhacidae, †Idiornithidae, †Bathornithidae, †Ameghinornithidae, †Salmiliidae, Cariamidae)
Accipitriformes (†Teratornithidae, †Horusornithidae, Cathartidae, Sagittariidae, Pandionidae, Accipitridae)
Falconiformes (Falconidae)
Psittaciformes (†Quercypsittidae, Psittacidae)
Passeriformes (Oscines, Suboscines)
Coliiformes (†Sandcoleidae, †Chascacocoliidae, †Selmidae, Coliidae)
Trogoniformes (Trogonidae)
Bucerotiformes (Bucerotidae, Upupidae, Phoeniculidae)

Piciformes (†Sylphornithidae, Bucconidae, Galbulidae, Rhamphastidae, Capitonidae, Indicatoridae, Picidae)

Coraciiformes (†Primobucconidae, †Eocoraciidae, †Geranopteridae, Brachypteraciidae, Coraciidae, Meropidae, Alcedinidae, Todidae, Momotidae)

БЛАГОДАРНОСТИ

Данная работа не могла быть выполнена без долговременной помощи и всесторонней поддержки моего учителя Е.Н. Курочкина. Автор также благодарен организаторам за приглашение принять участие в конференции «Проблемы биологической систематики» и персонально А.О. Аверьянову за предложение выступить с докладом о современном состоянии систематики вышших таксонов птиц. Замечания Е.Н. Курочкина, Е.А. Коблика, А.В. Зиновьева и Ф.Я. Дзержинского позволили существенно улучшить текст и содержание статьи; в то же время за все возможные недостатки обзора и предложенной системы полностью ответственен автор. Работа поддержана грантом РФФИ № 10-04-00575 и проектом «Сравнительный анализ морфологических, палеонтологических и молекулярно-генетических данных по филогении и систематике основных групп позвоночных и беспозвоночных животных» Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

Примечание:

Уже после того как была подготовлена данная статья, вышло несколько важных публикаций по макрофилогении птиц. Набхольц с соавторами (Nabholz B., Künstner A., Wang R., Jarvis E.D., Ellegren H. 2011. Dynamic evolution of base composition: causes and consequences in avian phylogenomics. *Molecular Biology and Evolution*, 28(8): 2197–2210) с помощью новейших технологий секвенировали последовательности 1995 генов для девяти видов птиц и показали, что даже существенное увеличение объема данных не решает проблему несоответствия отдельных генных деревьев. Близкое родство попугаев к воробьиным птицам удалось показать только при использовании определенных моделей молекулярной эволюции. Другой коллектив авторов (Wang N., Braun E.L., Kimball R.T. 2012. Testing hypotheses about the sister group of the Passeriformes using an independent 30-locus data set. *Molecular Biology and Evolution*, 29(2): 737–750) исследовал то, какая группа является сестринской для воробьинообразных. В большинстве предпринятых анализов такой группой опять же оказались попугаи, но в некоторых – также птицы-мыши, положение которых оказалось крайне неустойчивым. Филогения на основании 1500 локусов (в работе Хэкетт с соавторами было секвенировано 19) также показала родство воробьинообразных и по-

пугаев, а также Phaethontidae и Eurypygidae, Otididae и Musophagidae, в то время как сестринские отношения между соколиными и ястребиными не были выявлены (McCormack J.E., Harvey M.G., Faircloth B.C., Crawford N.G., Glenn T.C., Brumfield R.T. 2013. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. *PloS ONE*, 8(1): e54848). П. Эриксон (Ericson P.G.P. 2012. Evolution of terrestrial birds in three continents: biogeography and parallel radiations. *Journal of Biogeography*, 39: 813–824) выявил три монофилетические группировки птиц, произошедшие на трех южных континентах. Его таксон Australavis включает воробьинообразных и попугаеобразных; таксон Afroaves включает современных ракшеобразных, дятлообразных, сов, ястребообразных, трогонов, птиц-мышей и курола; неназванная южноамериканская ветвь объединяет кариам и соколиных.

ЛИТЕРАТУРА

- Зеленков Н.В. 2007.** Строение и возможный путь эволюционного формирования лапы дятлообразных (Aves: Piciformes). *Палеонтологический журнал*, 2007(3): 56–63.
- Зеленков Н.В. 2011.** Морфологические гемиплазии в кладистических исследованиях филогении (на примере птиц). *Зоологический журнал*, 90(7): 883–890.
- Зиновьев А.В. 2007.** Аппарат двуногой локомоции кукушкообразных (Aves: Cuculiformes): сценарий адаптивной эволюции. *Зоологический журнал*, 86(10): 1250–1258.
- Зиновьев А.В. 2008.** Типы взаимодействия конечных сухожилий длинных глубоких сгибателей пальцев стопы птиц и их возможный генезис. *Зоологический журнал*, 87(2): 197–205.
- Жуков В.С. 2004.** Хорологический анализ орнитофауны Северной Евразии: ландшафтно-экологический аспект. Аналитический обзор. ГПНТБ, ИСиЭЖ СО РАН, Новосибирск, 182 с.
- Карху А.А. 1993.** Конвергенция в строении плечевого сустава колибри, курообразных и тинаму. В кн: Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов (Ред.). Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Труды Международной конференции «Актуальные проблемы изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Магариф, Казань: 118–132.
- Коблик Е.А. 2001а.** Разнообразие птиц (по материалам экспозиции Зоологического музея МГУ). Издательство МГУ, Москва: Ч. 1. 384 с.; Ч. 2. 400 с.; Ч. 3. 360 с.; Ч. 4. 384 с.
- Коблик Е.А. 2001б.** Систематика птиц: некоторые итоги и перспективы. В кн: Е.Н. Курочкин и И.И. Рахимов (Ред.). Достижения и проблемы орнитологии Северной Евразии на рубеже веков: Труды Международной конференции «Актуальные проблемы

- изучения и охраны птиц Восточной Европы и Северной Азии». Магариф, Казань: 132–149.
- Корзун Л.П. 1988.** К вопросу о трофических адаптациях древесных птиц. Ключевая пищевая адаптация эндемичных мадагаскарских ракшевых (Brachypteraciidae и Leptosomatidae). *Зоологический журнал*, 67(4): 589–599.
- Курочкин Е.Н. 1993а.** Основные этапы эволюции класса птиц. Автореферат диссертации доктора биологических наук. Палеонтологический институт РАН, Москва, 64 с.
- Курочкин Е.Н. 1993б.** [Рецензия на] Ch.G. Sibley, J.E. Ahlquist "Phylogeny and classification of birds. A study in molecular evolution". *Зоологический журнал*, 72(4): 150–154.
- Курочкин Е.Н. 2006.** Параллельная эволюция тероподных динозавров и птиц. *Зоологический журнал*, 85(3): 283–297.
- Beddard F.E. 1898.** The structure and classification of birds. Longmans, Green, and Co., London, New York and Bombay, 548 p.
- Berger A.J. 1960.** Some anatomical characters of the Cuculidae and the Musophagidae. *The Wilson Bulletin*, 72(1): 60–103.
- Bock W.J. 1977.** Foundations and methods of evolutionary classification. In: M.K. Hecht, P.C. Goody and B.M. Hecht (Eds.). Major patterns in vertebrate evolution. Plenum Press, New-York: 851–895.
- Bourdon E. 2011.** The pseudo-toothed birds (Aves, Odontopterygiformes) and their bearing on the early evolution of modern birds. In: G. Dyke and G. Kaiser (Eds.). Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds. John Wiley and Sons, Ltd., London: 209–234.
- Brinkmann J. 2010.** Vergleichende Untersuchungen an der Hinterextremität palaeognather Vögel in Hinblick auf deren phylogenetische Systematik. Unpublished PhD thesis. Eberhard Karls Universität, Tübingen. 502 p.
- Burton P.J.K. 1984.** Anatomy and evolution of the feeding apparatus in the avian orders Coraciiformes and Piciformes. *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoological Series, 47: 331–443.
- Chiappe L.M. and Dyke G.J. 2002.** The Mesozoic radiation of birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 91–124.
- Chojnowski J.L., Kimball R.T. and Braun E.L. 2008.** Introns outperform exons in analyses of basal avian phylogeny using clathrin heavy chain genes. *Gene*, 410: 89–96.
- Cooper A. and Penny D. 1997.** Mass survival of birds across the cretaceous-tertiary boundary: molecular evidence. *Science*, 275(5303): 1109–1113.
- Cracraft J. 1971.** The relationships and evolution of the rollers: families Coraciidae, Brachypteraciidae, and Leptosomatidae. *The Auk*, 88(4): 723–752.
- Cracraft J. 1988.** The major clades of birds. In: M.J. Benton (Ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Clarendon Press, Oxford: 333–355.
- Cracraft J. 1992.** [Review of] Phylogeny and classification of birds. By Charles G. Sibley and Jon E. Ahlquist. *Molecular Biology and Evolution*, 9(1): 182–186.
- Cracraft J., Barker F.K., Braun M.J., Harshman J., Dyke G.J., Feinstein J., Stanley S., Cibois A., Schikler P., Beresford P., García-Moreno J., Sorenson M.D., Yuri T. and Mindell D.P. 2004.** Phylogenetic relationships among modern birds. In: J. Cracraft and M.J. Donoghue (Eds.). Assembling the tree of life. Oxford University Press, New-York: 468–489.
- Degnan J.H. and Rosenberg N.A. 2006.** Discordance of species trees with their most likely gene trees. *PLoS Genetics*, 2(5): e68.
- Ericson P.G.P. 1997.** Systematic relationships of the palaeogene family Presbyornithidae (Aves: Anseriformes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121(4): 429–483.
- Ericson P.G.P., Anderson C.L., Britton T., Britton T., Elzanowski A., Johansson U.S., Kallersjo M., Ohlson J.L., Parsons T.J., Zuccon D. and Mayr G. 2006.** Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biology Letters*, 2(4): 543–547.
- Fain M.G. and Houde P. 2004.** Parallel radiations in the primary clades of birds. *Evolution*, 58(11): 2558–2573.
- Feduccia A. 1995.** Explosive evolution in Tertiary birds and mammals. *Science*, 267: 637–638.
- Feduccia A. 1999.** The origin and evolution of birds. 2nd ed. Yale Univ. Press, New Heaven and London, 466 p.
- Feduccia A. 2003.** 'Big bang' for tertiary birds? *Trends in Ecology and Evolution*, 18(4): 172–176.
- García-Moreno J. and Mindell D.P. 2000.** Rooting a phylogeny with homologous genes on opposite sex chromosomes (gametologs): a case study using avian CHD. *Molecular Biology and Evolution*, 17(12): 1826–1832.
- García-Moreno J., Sorenson M.D. and Mindell D.P. 2003.** Congruent avian phylogenies inferred from mitochondrial and nuclear DNA Sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 57(1): 27–37.
- Gibb G.C., Kardailsky O., Kimball R.T., Brown E.L. and Penny D. 2007.** Mitochondrial genomes and avian phylogeny: complex characters and resolvability without explosive radiations. *Molecular Biology and Evolution*, 24(1): 269–280.
- Groth J.G. and Barrowclough G.F. 1999.** Basal divergences in birds and the phylogenetic utility of the nuclear RAG-1 gene. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 12(2): 115–123.
- Hackett S.J., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun E.L., Braun M.J., Chojnowski J.L., Cox W.A., Han K.-L., Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt C.C. and Yuri T. 2008.** A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science*, 320(5884): 1763–1768.
- Han K.-L., Braun E.L., Kimball R.T., Reddy S., Bowie R.C.K., Braun M.J., Chojnowski J.L., Hackett S.J.,**

- Harshman J., Huddleston C.J., Marks B.D., Miglia K.J., Moore W.S., Sheldon F.H., Steadman D.W., Witt C.C. and Yuri T. 2011.** Are transposable element insertions homoplasy free?: an examination using the avian tree of life. *Systematic Biology*, **60**(3): 375–386.
- Härlid A. and Arnason U. 1999.** Analyses of mitochondrial DNA nest ratite birds within the Neognathae: supporting a neotenuous origin of ratite morphological characters. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**(1416): 305–309.
- Härlid A., Janke A. and Arnason U. 1998.** The complete mitochondrial genome of *Rhea americana* and early avian divergences. *Journal of Molecular Evolution*, **46**(6): 669–679.
- Harshman J. 1994.** Reweaving the tapestry: what can we learn from Sibley and Ahlquist (1990)? *Auk*, **111**(2): 377–388.
- Hedges S.B., Simmons M.D., van Dijk M.A.M., Caspers G.-J., de Jong W.W. and Sibley C.G. 1995.** Phylogenetic relationships of the hoatzin, an enigmatic South American bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**(25): 11662–11665.
- Holland B.R., Spencer H.G., Worthy T.H. and Kennedy M. 2010.** Identifying cliques of convergent characters: concerted evolution in cormorant and shags. *Systematic Biology*, **59**(4): 433–445.
- Houde P. 1988.** Paleognathous birds from the early Tertiary of the Northern Hemisphere. Cambridge, Massachusetts: Nuttall Ornithological Club.
- Hughes J.M. 2000.** Monophyly and phylogeny of cuckoos (Aves, Cuculidae) inferred from osteological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **130**: 263–307.
- James F.C. and Pourtless J.A. 2009.** Cladistics and the origin of birds: a review and two new analyses. *Ornithological Monographs*, **66**: 1–78.
- Johansson U.S. and Ericson P.G.P. 2003.** Molecular support for a sister group relationship between Pici and Galbulae (Piciformes sensu Wetmore 1960). *Journal of Avian Biology*, **34**(2): 185–197.
- Johansson U.S., Parsons T.J., Irestedt M. and Ericson P.G.P. 2001.** Clades within the 'higher land birds', evaluated by nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **39**(1): 37–51.
- Johnson K.P. 2001.** Taxon sampling and the phylogenetic position of Passeriformes: evidence from 916 avian cytochrome b sequences. *Systematic Biology*, **50**(1): 128–136.
- Korzun L.P., Erard C., Gasc J.-P. and Dzerzhinsky F.J. 2003.** Biomechanical features of the bill and jaw apparatus of cuckoos, turacos and the hoatzin in relation to food acquisition and processing. *Ostrich*, **74**(1–2): 48–57.
- Krajewski C. 1991.** [Review of] Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. *Auk*, **108**(4): 987–990.
- Livezey B.C. and Zusi R.L. 2006.** Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. I. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **37**: 1–544.
- Livezey B.C. and Zusi R.L. 2007.** Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**(1): 1–95.
- Makovicky P.J. and Zanno L.E. 2011.** Theropod diversity and the refinement of avian characteristics. In: G. Dyke and G. Kaiser (Eds.). *Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds*. John Wiley and Sons, Ltd., London: 9–29.
- Martin L.D. 2004.** A basal archosaurian origin for birds. *Acta Zoologica Sinica*, **50**(6): 978–990.
- Manegold A. 2005.** Zur Phylogenie und Evolution der „Racken“, Specht- und Sperlingsvögel („Coraciiformes“, Piciformes und Passeriformes: Aves). Dissertation.de, Berlin: 274 p.
- Mayr G. 2004.** Morphological evidence for sister group relationship between flamingos (Aves: Phoenicopteridae) and grebes (Podicipedidae) // *Zoological Journal of the Linnean Society*, **140**(2): 157–169.
- Mayr G. 2008a.** The higher-level phylogeny of birds – when morphology, molecules, and fossils coincide. *Oryctos*, **7**: 67–73.
- Mayr G. 2008b.** Avian higher-level phylogeny: well-supported clades and what we can learn from a phylogenetic analysis of 2954 morphological characters. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **46**(1): 63–72.
- Mayr G. 2008c.** The Madagascan “Cuckoo-roller” (Aves: Leptosomidae) is not a roller – notes on the phylogenetic affinities and evolutionary history of a “living fossil”. *Acta Ornithologica*, **43**(2): 226–230.
- Mayr G. 2011a.** Cenozoic mystery birds – on the phylogenetic affinities of bony-toothed birds (Pelagornithidae). *Zoologica Scripta*, **40**(5): 448–467.
- Mayr G. 2011b.** Metaves, Mirandornithes, Strisores, and other novelties – a critical review of the higher-level phylogeny of neornithine birds. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **49**(1): 58–76.
- Mayr G. and Clarke J.A. 2003.** The deep divergences of neornithine birds: a phylogenetic analysis of morphological characters. *Cladistics*, **19**(6): 527–553.
- Mayr G., Pohl B. and Peters D.S. 2005.** A well-preserved *Archaeopteryx* specimen with theropod features. *Science*, **310**(5753): 1483–1486.
- McKittrick M.C. 1991.** Phylogenetic analysis of avian hindlimb musculature. *Miscellaneous Publications. Museum of Zoology, University of Michigan*, **179**: 1–87.

- Mindell D.P., Sorenson M.D., Huddleston, C.J., Miranda H.C., Knight A., Sawchuk S.J. and Yuri T. 1997.** Phylogenetic relationships among and within select avian orders based on mitochondrial DNA. In: D.P. Mindell (Ed.). *Avian molecular evolution and systematics*. Academic Press, San Diego, London, Boston, New-York, Sydney, Tokyo, Toronto: 214–247.
- Mindell D. P., Sorenson M.D., Dimcheff D. E., Hasegawa M., Ast J.C. and Yuri T. 1999.** Interordinal relationships of birds and other reptiles based on whole mitochondrial genomes. *Systematic Biology*, **48**(1): 138–152.
- Mlíkovský J. 1982.** Towards a new classification of birds. In: Il'ichev V.D., Gavrilov V.M. (Eds.). *Acta XVIII international ornithological congressus*. Nauka, Moscow: 1145–1146.
- Mlíkovský J. 2002.** Cenozoic birds of the world. Part 1: Europe. Ninox press: Praha, 406 p.
- Morgan-Richards M., Treweek S.A., Bartosch-Härlid A., Kardailsky O., Phillips M.J., McLenachan P.A. and Penny D. 2008.** Bird evolution: testing the Metaves clade with six new mitochondrial genomes. *BMC Evolutionary Biology*, **8**: 20.
- O'Hara R.J. 1991.** [Review of] Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. *Auk*, **108**(4): 990–994.
- Olson S.L. 1985.** The fossil record of birds. In: D.S. Farner, J.R. King and K.C. Parkes (Eds.). *Avian Biology*. Volume 8. Academic Press, New-York: 79–238.
- Olson S.L. 1992.** A new family of primitive landbirds from the lower Eocene green river formation of Wyoming. *Natural History Museum of Los Angeles County, Science Series*, **36**: 128–136.
- Pacheco M. A., Battistuzzi F. U., Lentino M., Aguilar R.F., Kumar S. and Escalante A.A. 2011.** Evolution of modern birds revealed by mitogenomics: timing the radiation and origin of major orders. *Molecular Biology and Evolution*, **28**(6): 1927–1942.
- Paton T., Haddrath O. and Baker A.J. 2002.** Complete mitochondrial DNA genome sequences show that modern birds are not descended from transitional shorebirds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**(1493): 839–846.
- Poe S. and Chubb A.L. 2004.** Birds in a bush: five genes indicate explosive evolution of avian orders. *Evolution*, **58**(2): 404–415.
- Pratt R.C., Gibb G.C., Morgan-Richards M., Phillips M.J., Hendy M.D. and Penny D. 2009.** Toward resolving deep neoaves phylogeny: data, signal enhancement, and priors. *Molecular Biology and Evolution*, **26**(2): 313–326.
- Sheldon F.H. and Bledsoe A.H. 1993.** Avian molecular systematics, 1970s to 1990s. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **24**: 243–278.
- Sibley C.G. and Ahlquist J.E. 1972.** A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. *Peabody Museum Bulletin*, **39**: 1–276.
- Sibley C.G. and Ahlquist J.E. 1973.** The relationships of the Hoatzin. *Auk*, **90**(1): 1–13.
- Sibley C.G. and Ahlquist J.E. 1990.** Phylogeny and classification of birds: a study in molecular evolution. Yale University Press, New Heaven, London: 976 p.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. and Monroe B.L. 1988.** A classification of birds of the World based on DNA-DNA hybridization studies. *Auk*, **105**(3): 409–423.
- Slack K.E., Delsuc F., McLenachan P.A., Arnason U. and Penny D. 2007.** Resolving the root of the avian mitogenomic tree by breaking up long branches. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **42**(1): 1–13.
- Sorenson M.D., Oneal E., García-Moreno J. and Mindell D.P. 2003.** More taxa, more characters: the hoatzin problem is still unresolved. *Molecular Biology and Evolution*, **20**(9): 1484–1499.
- Stapel S.O., Leunissen J.A.M., Versteeg M., Wattel J. and de Jong W.W. 1984.** Ratites as oldest offshoot of avian stem—evidence from α -crystallin A sequences. *Nature* **311**: 257–259.
- Stresemann E. 1959.** The status of avian systematics and its unsolved problems. *Auk*, **76**(3): 269–280.
- Suh A., Paus M., Kiefmann M., Churakov G., Franke F.A., Brosius J., Kriegs J.O. and Schmitz J. 2011.** Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature communications*, **2**: 443.
- van Tuinen M., Sibley C.G. and Hedges S.B. 2000.** The early history of modern birds inferred from DNA sequences of nuclear and mitochondrial ribosomal genes. *Molecular Biology and Evolution*, **17**(3): 451–457.
- van Tuinen M., Butvill D.B., Kirsch J.A.W. and Hedges S.B. 2001.** Convergence and divergence in the evolution of aquatic birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **268**: 1345–1350.
- Wägele J.W. 2004.** Hennig's phylogenetic systematics brought up to date. In: D.M. Williams and P.L. Forey (Eds.). *Milestones in systematics*. CRC Press, Boca Raton, London, New York, Washington DC: 101–125.
- Wetmore A. 1960.** A classification for the birds of the world. *Smithsonian Miscellaneous collections*, **139**(1): 1–37.
- Woodbury C. J. 1998.** Two spinal cords in birds: novel insights into early avian evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**: 1721–1729.
- Xu X. 2006.** Feathered dinosaurs from China and evolution of major avian character. *Integrative Zoology*, **1**(1): 4–11.
- Xu X., You H., Du K. and Han F. 2011.** An *Archaeopteryx*-like theropod from China and the origin of Avialae. *Nature*, **475**(7357): 465–470.
- Zander R.H. 2011.** Structuralism in phylogenetic systematics. *Biological Theory*, **5**(4): 383–394.