

ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ И ПОСТРОЕНИЯ СИСТЕМ ГУСЕОБРАЗНЫХ (ANSERIFORMES)

А. Б. Поповкина, Н. Д. Поярков

Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия

Водоплавающие – иллюстрация большинства
важных этапов эволюционного процесса.

(Дэвид Лэк, 1974)

Основная задача систематики животных – не просто сгруппировать виды по каким-либо сходным признакам, но и показать эволюционные взаимоотношения отдельных форм и их групп. Для этого необходимо обширное и глубокое знание объектов исследования, поскольку иногда нелегко бывает отличить внешнее сходство от истинного родства. В истории систематики, в том числе водоплавающих птиц, известны классификации, основанные на сравнении признаков, совсем не подходящих для выявления филогенетических связей (см. ниже). Ископаемых остатков гусеобразных слишком мало, чтобы можно было судить об их предках и проследить их эволюцию. Поэтому анализ неизбежно основывается на знаниях о ныне живущих формах. Для классификации гусеобразных, как и других птиц, использовали прежде всего анатомические признаки и черты поведения, хотя и те, и другие могут претерпевать изменения в процессе адаптации. С течением времени систематики расширяли круг признаков, на основании сходства которых делались выводы о родстве форм. Стали использоваться параметры, которые предположительно мало меняются в зависимости от образа жизни (химическое строение белка яиц, химический состав жирных кислот копчиковой железы и др.). Развитие молекулярной биологии и совершенствование ее методов позволило включить в анализ строение ДНК.

В настоящем обзоре мы сделали попытку проследить эволюцию систематики гусеобразных на протяжении более двадцати двух веков. Начиная с XVII в., в большинстве случаев классификация водоплавающих основывалась на реконструкции филогенетических отношений, и их ревизии приводили к изменениям в системе отряда. Часть исследований анализируются в нашей статье достаточно подробно, другие же лишь упоминаются в ней. С одной стороны, это объясняется тем, что мы детально разбираем наиболее значимые, на наш взгляд, работы. С другой стороны, некоторые публикации, к сожалению, не были нам доступны, из-за чего пришлось воспользоваться ссылками на них других авторов или краткими рефератами. Рассматриваемые нами работы отнюдь не исчерпывают огромного числа публикаций на эту тему; нашей задачей было лишь показать основные вехи развития систематики водоплавающих и проследить главные направления исследований.

Создателем первой системы всего животного мира и автором первой системы класса птиц обычно считают *Аристотеля* (384–322 гг. до н. э.). Он объединил всех известных ему животных в несколько соподчиненных групп. Единицей классификации в его системе был род. Лебедь, гусь, утки, бакланы и поганки составляли род Перепончатопалых, или Водоплавающих (Steganopoda), – один из восьми «больших» родов «высшего» рода Птиц (Ornithes) (Аристотель, 1937; 1940). В течение многих последующих веков практически никаких существенных изменений в классификацию Аристотеля внесено не было, и созданная им система птиц сохранялась почти до конца XVIII в. Постепенно накапливались данные о разных видах: их биологии, распространении и т. д. Необходимость систематизации этих сведений привела к тому, что во второй половине XVII в. сразу несколько ученых предприняли попытки классификации птиц. Одним из них был *Френсис Виллоуби* (F. Willughby, 1635–1672), чья система была окончательно оформлена и опубликована уже после смерти автора его другом *Джоном Рэем* (1628–1705) (Ray, 1713) (этот человек знаменит тем, что впервые ввел в систематику понятие вида). В качестве систематических признаков Ф. Виллоуби и Дж. Рэй использовали главным образом внешние морфологические признаки. На этих же признаках была основана система *Карла Линнея* (1707–1778), согласно которой утки, лебеди и гуси относились к роду *Anas*, а крохали – к р. *Mergus*. Вместе с 9 другими родами (включавшими чистиковых, бакланов, пеликанов, фазанов, гагар, поганок, чаек, крачек, водорезов, альбатросов и буревестников) они составляли отряд *Anseres* – водоплавающих, один из 6 отрядов класса Птиц (*Aves*) (Linnaeus, 1735). К. Линней справедливо считают основоположником научной систематики, так как им были установлены четкие соподчиненные таксономические категории – класс, отряд, род и вид. Кроме того, в названиях видов Линней твердо придерживался бинарной номенклатуры, что значительно облегчало пользование его системой. Категория «семейство» была введена в систематику птиц *Карлом Иллигером* (1775–1813) в начале XIX в. (Illiger, 1811). На семейства подразделял 6 отрядов птиц и *Жорж Кювье* (1769–1832) (Cuvier, 1817, 1829). Интересно, что, будучи одним из признанных основателей сравнительной анатомии, он использовал для классификации птиц лишь внешние признаки. На основании более детального исследования комплекса внутренних морфологических признаков и результатов тщательного изучения расположения птерилий, *Христиан Людвиг Нитцши* (1782–1837) в 30-е гг. XIX в. выделил гусеобразных (*Unguistrostes*) в отдельную подгруппу в составе одной из 8-ми групп птиц – «Плавающих» (*Natatores*), включавшей еще 4 подгруппы (чайковые, трубконосые, веслоногие, а также поганки, гагары, чистики и пингвины) (Nitzsch, 1840). Несмотря на некоторую эклектичность, такая система оказалась намного более естественной для ряда групп, в том числе гусеобразных. Очевидным её преимуществом

было использование комбинации как внешних, так и внутренних признаков. В системе птиц, построенной *Жаном Батистом Ламарком* (1744–1829) и впервые опубликованной в 1801 г. (Lamarck, 1801), нашли отражение его взгляды на эволюцию живых организмов, основой которой, по мнению французского ученого, была безграничная изменяемость видов и, соответственно, происхождение более высокоорганизованных форм от низкоорганизованных (Ламарк, 1935; 1937). В классе Птиц отряд Лапчатоногих (плавающих), включавший гусеобразных, веслоногих, чайковых, трубконосых, поганок, чистиковых и пингвинов, стоял на последнем месте, т. е. был наиболее высокоорганизованным: птицы этого отряда способны не только летать, но еще плавать и нырять. Именно от Лапчатоногих, по Ж. -Б. Ламарку, произошли ехидна и утконос – и не птицы, и не млекопитающие. При формировании отрядов он использовал лишь небольшое число внешних признаков, и объединение птиц в отряды отражало преимущественно их «экологическое» сходство. Однако очень важно то, что Ж. -Б. Ламарк впервые сформулировал новую задачу систематики: необходимость отражения происхождения и эволюции всех групп и их естественных взаимоотношений.

Именно такой (филогенетический) подход к классификации животных появился после выхода в свет учения Чарльза Дарвина о происхождении видов (1859). Большую роль в развитии систематики в этом направлении сыграли работы убежденных пропагандистов эволюционного учения *Эрнеста Геккеля* (1834–1919) и *Томаса Гексли* (1825–1895). Их системы птиц были далеки от совершенства и являлись даже шагом назад по сравнению, например, с системой К. Нитцша, из-за того, что они основывались на совсем небольшом количестве признаков. Так, в системе Т. Гексли, где таксономическое значение имело лишь строение костного неба, гусеобразные попали в один подотряд (Desmognathae) с фламинго, цаплями, совами, попугаями, бананоедами, трогонами и другими далекими друг от друга птицами (Nuxley, 1867). Тем не менее, этими учеными были предприняты попытки построения систем, отражавших эволюционные изменения, и Э. Геккель был первым, кто предложил изобразить эволюцию органического мира в виде «родословного древа» (Häckel, 1866).

Классическим в области систематики не без оснований считается капитальный труд *Макса Фюрбрингера* (1846–1920) «Исследования морфологии и систематики птиц» (Fürbringer, 1888). Подробнейшие сравнительные описания большого числа анатомических признаков, сопоставление собственных и литературных данных, морфологические характеристики семейств заканчиваются в нем составленной на основе всего этого материала системой птиц. Для того, чтобы нагляднее показать филогенетические отношения выделенных им групп, Фюрбрингер привел родословное древо (рис. 1), доведя его ветвление до семейств, а иногда даже до крупных родов. Одним из недостатков этой системы является большой объем многих отрядов. Так,

в отряд Pelargornithes (водные, околотовные и хищные птицы) М. Фюрбрингер объединил гусеобразных (п/отр. Anseriformes), гагар и поганок (п/отр. Podicipitiformes), а также фламинго, ибисов, аистов, всех веслоногих и всех дневных хищников (п/отр. Ciconiiformes).

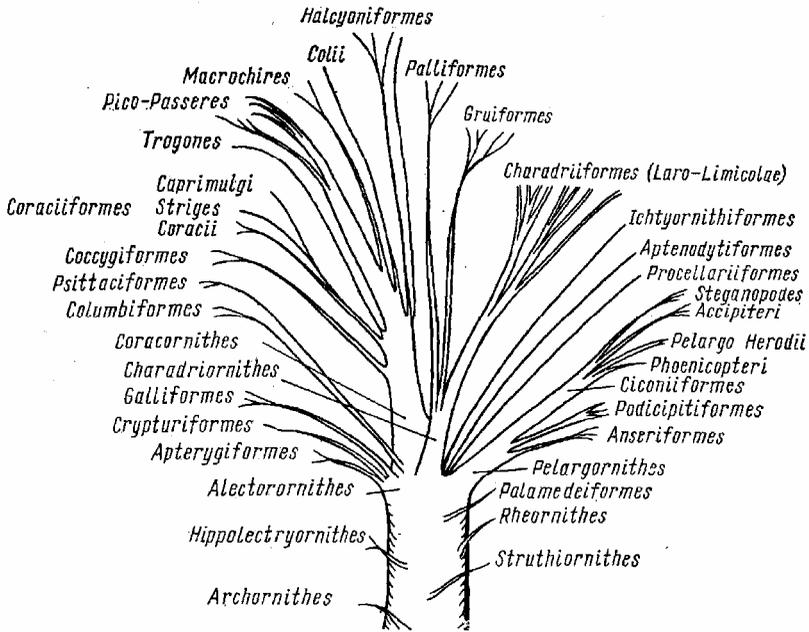


Рис. 1. Филогенетические отношения в классе птиц (из: Фюрбрингер, 1888).

Fig. 1. Phylogenetic relationships among Aves taxa (from: Fürbringer, 1888).

Через три года после появления работы М. Фюрбрингера была опубликована монография *Ганса Гадова* (1855–1928), содержащая построенную им систему класса Птиц. В первой части этого труда автор дал сравнительно-анатомическое описание практически всех систем органов птиц и данные об особенностях их эмбрионального развития (Gadow, 1891), а во второй привел системы класса, составленные его предшественниками (начиная с Линнея), перечислил признаки, использованные им для характеристики отдельных групп птиц и, наконец, представил собственную систему класса (Gadow, 1893). Гусеобразным (Anseriformes) в этой системе был присвоен ранг отряда, включающего два подотряда: паламеды (Palamedeae) и гусиных (Anseres). Вместе с отрядами аистообразных (Ciconiiformes) и соколообразных (Falconiformes) гусеобразные вошли в состав группы водных, околотовных и хищных птиц (Pelargomorphae). Система Г. Гадова в общих чертах была близка к системе М. Фюрбрингера, но, благодаря большей про-

стоте и стройности, именно она стала наиболее распространенной и общепринятой в первой трети XX столетия.

В XX веке работ, посвященных пересмотру всей системы класса птиц, было относительно немного. Основой практически для всех этих работ служили морфологические материалы Фюрбрингера и Гадова, которые в некоторых случаях дополнялись оригинальными данными. В 1930 г. появилась новая система класса птиц, составленная американским орнитологом *Александром Уэтмором* (1886–1978) (Wetmore, 1930). Позднее он неоднократно уточнял и слегка изменял ее, и последнее издание вышло в 1960 г. (Wetmore, 1960). В нем паламедеи, утки, гуси и лебеди были отнесены к отряду гусеобразных (Anseriformes). Система А. Уэтмора, представлявшая собой, по сути, усовершенствованные и дополненные системы М. Фюрбрингера и Х. Гадова, была рекомендована XI Международным орнитологическим конгрессом (Базель, 1954) в качестве стандарта для использования в научных публикациях. Систематический обзор класса птиц *Н. Н. Карташева* (1974), хорошо известный российским орнитологам, составлен по системе А. Уэтмора, но классификация семейства Anatidae приводится в нем преимущественно по работе *Жана Делякура и Эрнста Майра* (Delacour, Maug, 1945a) (см. ниже).

Эрвин Штресеманн (1889–1972) при разработке системы класса птиц придавал существенное значение не только морфологическим признакам, но и особенностям экологии, поведения, распространения и т. п. Он существенно увеличил количество отрядов птиц: до 49 (Stresemann, 1927–1934), а позже – до 51 (Stresemann, 1959), основываясь на своих представлениях о роли изоляции в видообразовании и становлении таксонов (у М. Фюрбрингера было 8 отрядов, у Х. Гадова – 14, у А. Уэтмора – 33). Гусеобразные в его системе образовывали отряд Anseres, а паламедеи – отдельный отряд Anhimae (согласно системе А. Уэтмора (Wetmore, 1960), эти две группы входили в состав отряда Anseriformes в качестве подотрядов). Среди других систем, не снискавших, впрочем, популярности, стоит вспомнить работу *Рудольфа Ферхейна* (Verheyen, 1961), механически использовавшего количественные показатели наличия-отсутствия признаков у форм и объединяя их на основе неких условных порогов сходства. Основной идеей построения его системы был принцип «чем больше признаков – тем естественней система» (он использовал около 200 различных признаков). Автор, однако, недооценивал биологического и таксономического значения признаков, а также конвергенции разных групп птиц по многим из них. В результате разработанная им система получилась скорее экологической, чем филогенетической. Паламедеи в ней были вновь выведены из отряда гусеобразных (Anseriformes) и выделены в самостоятельный отряд паламедей (Anhimiformes).

Завершая разговор о положении отряда гусеобразных в классе птиц, заметим, что согласно более современным и традиционным представлениям, родственников гусеобразных следует искать среди фламинго (Phoenicopteriformes) и крупных длинноногих околоводных птиц отряда Ciconiiformes (эта точка зрения была подтверждена детальными исследованиями химического состава протеинов яичного белка – Sibley, 1960), или же, что, на наш взгляд, более обоснованно, среди представителей отряда Galliformes (Держинский, 1993; наст. сборник; Bock, 1969; Dzerzhinsky, 1995; Sibley et al., 1988 и др.). С последними гусеобразных сближает ряд морфологических и поведенческих признаков, а также особенности репродуктивной биологии: крупные кладки, выводковый тип развития птенцов, нестабильные (как правило) связи партнеров и т. д.

С начала XX в. внимание систематиков стали чаще привлекать более низкие таксономические категории внутри отрядов. Среди работ, посвященных гусеобразным, нужно прежде всего назвать классификацию семейства Anatidae *Жана Делякура* и *Эрнста Майра* (Delacour, Maug, 1945a). Авторы обратили внимание на то, что предыдущие системы основывались на небольшом наборе морфологических признаков (в основном форме клюва и лап), неудачно выбранных с точки зрения построения филогенетических систем. В своей работе они обосновали необходимость использования как можно большего количества разнообразных признаков, причем с большим вниманием к консервативным (а значит, и более полезным для целей таксономии), по их мнению, признакам, таким как тип расположения щитков на цевке, окраска пуховых птенцов и взрослых птиц, количество линек в году, пропорции тела, длина шеи и форма головы, строение и форма трахеи и гортани. Учитывались ими и особенности поведения – по мнению авторов, одни из наиболее ранних продуктов эволюции. Принципиально новой идеей в работе явилось введение редкой в системах наземных позвоночных животных категории «триба» (группа близких родов внутри подсемейства), оказавшейся очень удобной. До сих пор практически все систематики используют ее применительно к гусеобразным. Роды объединяются в трибы по общности определенных морфологических признаков, а также особенностей биологии и экологии (основной тип корма, расположение гнезда) и поведения (продолжительность существования пар, участие самца в выращивании потомства, характер демонстраций). Авторы подчеркивали большое значение типа окраски пуховых птенцов, утверждая, что по этому характерному признаку птицу можно легко отнести к той или иной трибе.

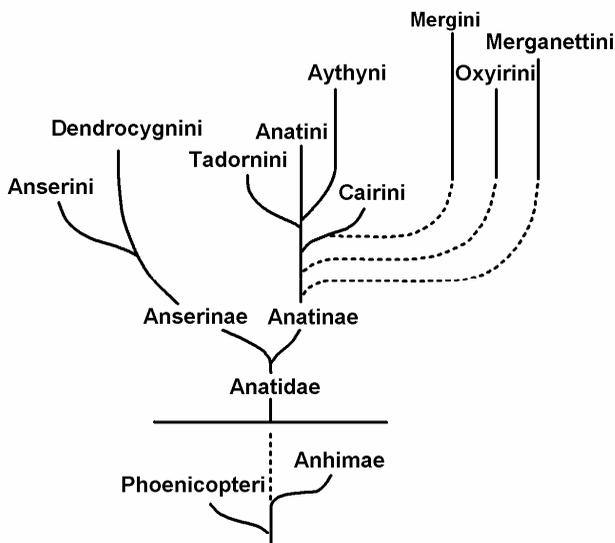


Рис. 2. Схема теоретических отношений подсемейств и триб Anatidae (из: Делякур, Майр, 1945а).

Fig. 2. Diagram of theoretical relationships of the subfamilies and tribes of the Anatidae (from: Delacour, Mayr, 1945a).

Согласно системе, предложенной Ж. Делякуром и Э. Майром, семейство Anatidae делится на два подсемейства: Anserinae и Anatinae, а они, в свою очередь – на трибы (рис. 2). В подсемействе Anserinae две трибы: Anserini (гуси и лебеди) и Dendrocygnini (свистящие, или древесные, утки). Авторы считают необоснованным выделение родов гусей *Chen*, *Cygnopsis*, *Eulabeia* и *Philacte* и помещают все виды этих родов в род *Anser*, так же, как гавайскую казарку (р. *Nesochen*) – в род *Branta*. У них остались сомнения относительно филогенетического положения р. *Coscoroba*. Считая, что он занимает промежуточное положение между гусями с лебедями и свистящими утками, они поместили его в трибу Anserini. В п/сем. Anatinae Ж. Делякур и Э. Майр выделяли 7 триб:

– Tadornini (pp. *Lophonetta*, *Tadorna*, *Alopochen*, *Neochen*, *Cyanochen*, *Chloephaga*, *Cereopsis* и *Tachyeres*). Род *Tadorna* объединил птиц бывших pp. *Casarca* и *Pseudotadorna*.

– Anatini (pp. *Anas*, *Hymenolaimus*, *Malacorhynchus*, *Rhodonessa* и *Stictonetta*). В род *Anas* были включены ранее выделявшиеся роды *Mareca*, *Spatula*, *Chaulelasmus*, *Nesonetta* и *Salvadorina*, а вынесены из него – р. *Amazonetta* (переведен в трибу Cairini) и р. *Lophonetta* (в трибу Tadornini).

– Aythyini (pp. *Netta* и *Aythya*, бывший *Nyroca*);

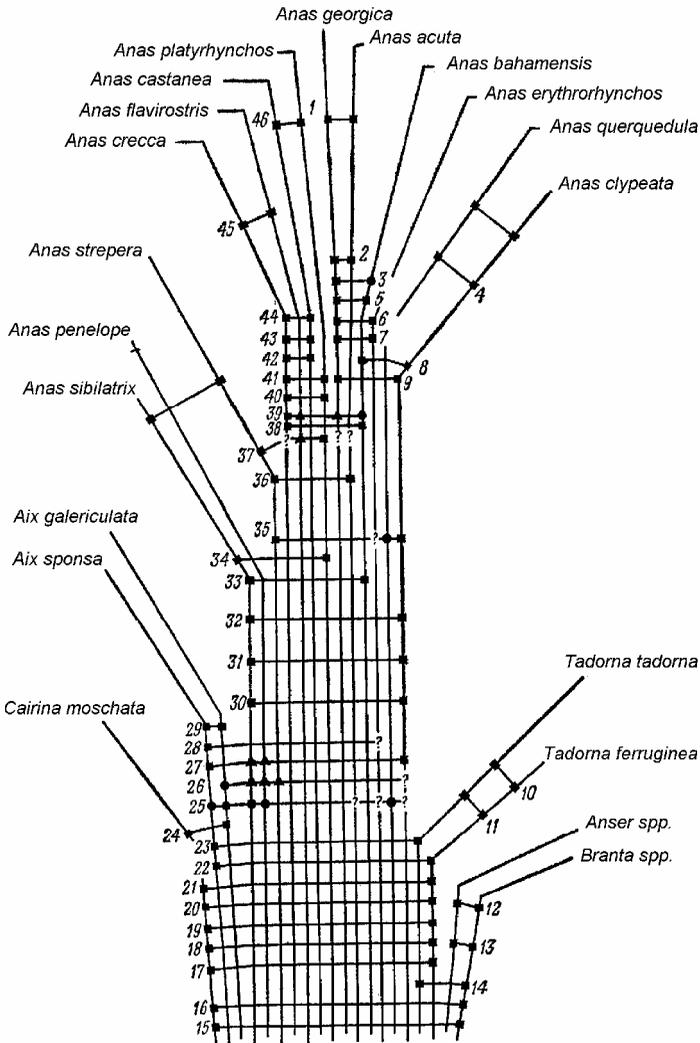


Рис. 3. Система семейства Anatidae, основанная на этологических признаках (из: Лоренц, 1941).

Вертикальные и наклонные линии – виды и роды; горизонтальные линии – поведенческие признаки, имеющиеся у вида, линию которого они пересекают.

Fig. 3. Classification of Anatidae based on the ethological characteristics of species (from: Lorenz, 1941).

Vertical and oblique lines refer to species and genera; horizontal lines indicate behavioural characteristics.

– Cairini (pp. *Amazonetta*, *Chenonetta*, *Aix*, *Nettapus*, *Sarkidiornis*, *Cairina*, *Plectropterus* и *Anseranas*). Т. Сальвадори (Salvadori, 1895) выделял представителей этой трибы в отдельное подсемейство Plectropterinae. Ж. Делякур и Э. Майр добавили к трибе роды *Anseranas*, *Amazonetta* – по мнению авторов, это «*Cairina* в миниатюре» – и *Chenonetta*, пуховые птенцы которого практически не отличаются от птенцов мандаринки.

– Mergini (pp. *Somateria*, *Camptorhynchus*, *Melanitta*, *Histrionicus*, *Clangula*, *Bucephala* и *Mergus*). Семь родов этой трибы связаны между собой промежуточными видами: крупные крохали связаны с гоголями рядом *Mergus cucullatus* – *Mergus* (бывший *Mergellus*) *albellus* – *Bucephala albeola*; р. *Histrionicus* – промежуточное звено между pp. *Clangula* и *Melanitta*, а вымерший р. *Camptorhynchus* – между pp. *Clangula* и *Somateria*. В последний Ж. Делякур и Э. Майр, проводя идеологию «укрупнения» родов, поместили выделявшиеся их предшественниками pp. *Polysticta* и *Arctonetta*. По утверждению авторов, представители этой трибы более близки к трибе Cairini, чем к какой-либо другой.

– Oxyurini (pp. *Oxyura*, *Biziura*, *Thalassornis* и *Heteronetta*). Родственные отношения с какой-либо другой трибой не очевидны.

– Merganettini с единственным монотипическим родом *Merganetta*.

← К рис. 3.

1 – крик «гии» шилохвости; 2 – удлиненные средние перья хвоста; 3 – крик «ррр» возбужденной самки; 4 – голубые кроющие перья крыла; 5 – приподнимание передней части туловища при возбуждении; 6 – отчетливо клинообразный хвост; 7 – пятнышки на боковой поверхности клюва; 8 – отсутствие свиста у селезней; 9 – ланцетовидные плечевые перья селезня; 10 – кроющие перья крыла белые, зеркальце зеленое, внутренние второстепенные перья красные; 11 – у взрослых птенцов черно-белые пятна; 12 – многосложные крики подросших птенцов при контакте; 13 – подросшие птенцы окрашены однотонно; 14 – опускание шеи как демонстрация перед спариванием; 15 – односложный писк потерявшегося птенца; 16 – «смешенное» питье как сигнал мира; 17 – резонатор в трахее самца; 18 – окраска пухового птенца, сходная с окраской настоящих уток; 19 – зеркальце на второстепенных перьях крыла; 20 – клюв с пластинами, служащими ситом; 21 – писк птенца при контакте (двусложный); 22 – «подстрекающая» демонстрация самки; 23 – «смешенное» встряхивание как демонстрация; 24 – начальные движения «нацеливания» головой в демонстрации перед спариванием; 25 – «смешенная» чистка второстепенных перьев крыла самца; 26 – «групповая» демонстрация у селезней; 27 – звуки «бэрп»; 28 – «подстрекающее» движение – поворот головы назад «через плечо»; 29 – окраска перьев, заметная при «смешенной» чистке; 30 – предварительное встряхивание; 31 – «раскачивание» перед спариванием; 32 – снижающийся по громкости крик самки; 33 – свист селезня; 34 – поднимание «подбородка»; 35 – поворот головы – затылком к самке; 36 – свист с «ворчанием»; 37 – движение «вверх-вниз»; 38 – демонстрация после спаривания с движением головы затылком назад; 39 – поза «голова вверх – хвост вверх»; 40 – окраска зеркальца, одинаковая у обоих полов; 41 – движение головы затылком назад; 42 – зеркальце черно-зеленого цвета; 43 – движение головой «затылком назад» как самостоятельное движение; 44 – двусложный крик чирка в сочетании со звуком «бэрп»; 45 – крик чирка без звука «бэрп»; 46 – кивки при плавании у самок.

Оказалось, что представители некоторых родов обладают особенностями или комплексами признаков, не позволяющими с полной уверенностью отнести их к той или иной трибе. Чтобы не присваивать им отдельные таксоны более высокого ранга, Ж. Делякур и Э. Майр выделяют почти во всех трибах «аберрантные» (нетипичные) роды. В трибе Tadamini такими родами оказались *Cereopsis* и *Tachyeres*, в Anatini – *Hymenolaimus*, *Malacorhynchus*, *Rhodonessa* и *Stictonetta*, в Cairini – *Anseranas* и в Oxyurini – *Thalassornis* и *Heteronetta*.

Одной из наиболее необычных идей авторов было то, что они поместили род *Anseranas* (полулапчатый гусь), выделяемый большинством их предшественников и последователей в отдельное подсемейство, в трибу Cairini, признавая сходство полулапчатых гусей (в основном внешнее) со шпорцевыми гусями рода *Plectropterus*.

На протяжении многих лет Ж. Делякур общался с **Конрадом Лоренцем**, в том числе обсуждая перспективы публикаций совместных работ по филогении гусеобразных. Подготовленные для этого материалы погибли при пожаре в 1939 г. В 1941 г. К. Лоренц опубликовал работу, в которой изложил свои взгляды на систему Anatidae, основанные на сравнении признаков, связанных в основном с особенностями поведения и вокализации взрослых птиц и птенцов (Lorenz, 1941). При этом он исходил из двух важных положений: 1) инстинктивные движения имеют систематическое значение; 2) необходимо избавиться от представления о линейном расположении видов внутри групп. Для того, чтобы не затрагивать вопрос о возрасте различных видов, схема с их филогенетическими отношениями была изображена в виде кисточки, как пучок расходящихся линий (рис. 3). Вертикальными линиями на схеме обозначены виды, а горизонтальными – признаки. Некоторые признаки, например, однослезный писк птенца, оставшегося без родителей (на схеме под номером 15), свойственны всем членам группы. Другие, как, например, смещенное «встряхивание», используемое как одна из форм демонстрационного поведения (23), встречаются почти у всех уток, но не встречаются у гусей. Ряд других признаков наблюдается только в отдельных группах утиных.

При сравнительном изучении поведения выявляется степень сходства между современными формами. И это сходство можно рассматривать как показатель филогенетического родства только в том случае, если допустить, что дивергенция разных видов происходила примерно с одинаковой скоростью. В этом смысле этологические признаки являются менее надежными с точки зрения построения филогенетических систем, чем морфологические, так как при использовании последних есть возможность опираться на палеонтологические данные.

Углубленное изучение поведения многих видов водоплавающих побудило одного из последователей Ж. Делякура и Э. Майра, **Пола Джонсгарда** внести в их систему ряд изменений (Johnsgard, 1961), причем и его классификация несколько менялась с течением времени. В ее последнем варианте полулапчатый гусь вновь попал в отдельное подсемейство Anseranatinae:

у него было выявлено несколько признаков, не свойственных ни одному из видов водоплавающих. Во-первых, во время очень продолжительной линьки полулапчатые гуси не теряют способности к полету. Во-вторых, они обладают трахеей уникальной длины (у самцов она достигает 150 см) и, наконец, часто образуют трио из самца и двух самок, причем все трое насиживают отложенные в одно гнездо яйца.

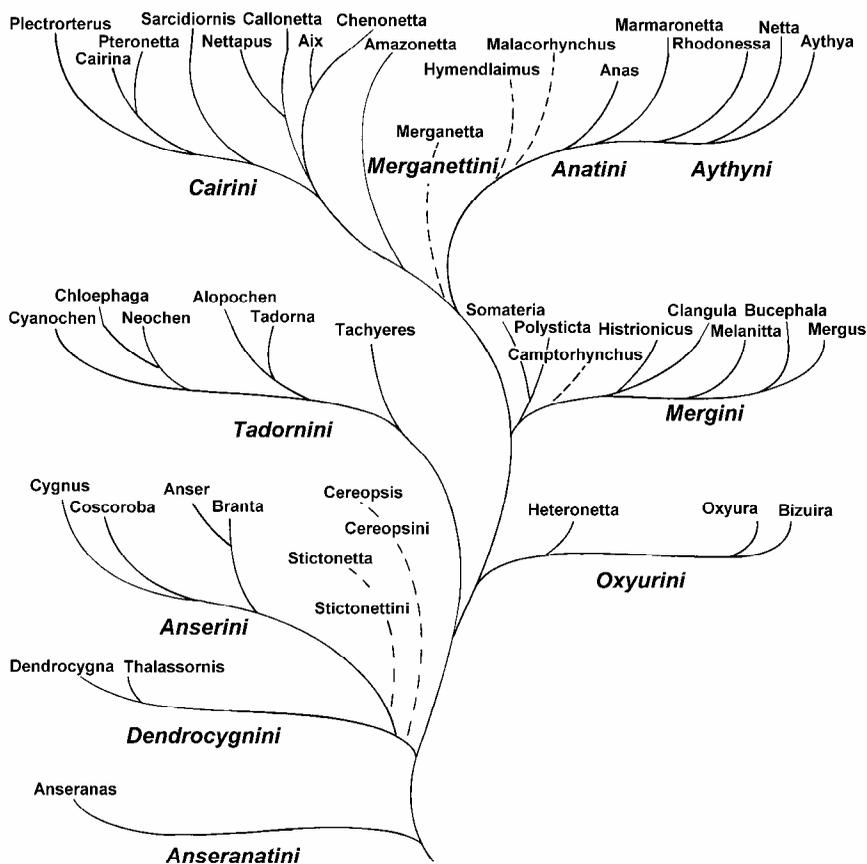


Рис. 4. Классификация семейства Anatidae П. Джонсгарда (1978).

Fig. 4. Classification of Anatidae after P. Johnsgard (1978).

Существенным изменением, внесенным П. Джонсгардом в систему Ж. Делякура и Э. Майра, было также выделение монотипических родов *Cereopsis* и *Stictonetta* в самостоятельные трибы Cereopsini и Stictonettini (Johnsgard, 1978; рис. 4) на основании наличия у них некоторых уникальных

признаков, не позволивших отнести их ни к одной из существующих триб. И хотя выделенные им новые трибы П. Джонсгард относит к подсемейству Anserinae, по его мнению, эти птицы – представители очень древней переходной группы между подсемействами Anserinae и Anatinae, большая часть видов которой вымерла. Кроме того, род *Thalassornis* был переведен им на основании результатов его собственных исследований из трибы Oxyurini в Dendrocygnini, т. е. в другое подсемейство (из Anatinae в Anserinae). Заметим здесь, что систематика гусеобразных в популярной в настоящее время сводке «Птицы мира» (Handbook of the Birds of the World) приведена по П. Джонсгарду, правда, без указания на конкретный вариант его системы (Carborenas, 1982).

В последующие годы некоторые исследователи продолжали поиск эволюционных признаков, наиболее пригодных для таксономического анализа. Например, по оценке З. Веселовского (Veselovsky, 1975), пищевое поведение имеет в этом смысле минимальную ценность (известно много примеров конвергенции в далеких друг от друга таксономических группах). Комфортное поведение эволюционирует относительно медленно, оно в целом одинаково и у частично наземных, и у чисто водных видов, что расценивается как доказательство устойчивой приспособленности водоплавающих к водному образу жизни. Поведение самцов при ухаживании может служить ценным признаком на уровне вида, а поведение самок при спаривании можно использовать для установления таксономического сходства между родами. Пре- и посткопуляторное поведение автор считает наиболее древним элементом полового поведения и важным критерием для различения триб. В другой работе того же времени (Schleidt, 1974) в качестве примера использования поведенческих признаков для реконструкции филогенеза подробно рассматривается схема эволюции сигнального поведения уток.

Высказывалось предположение, что эволюционная история видов гусеобразных может быть отражена в типах их фотопериодических реакций, и что особенности фотопериодической регуляции репродуктивного цикла могут служить таксономическими признаками (Murton, Kear, 1978). Некоторые выводы, сделанные авторами на основании сравнительного анализа этих признаков (например, о промежуточном положении *Netta rufina* и *N. peposaca* между рр. *Netta* и *Aythya*), вполне согласуются с результатами морфологических исследований.

Наконец, совсем недавно была предпринята попытка реконструкции эволюции посткопуляторных демонстраций практически всех видов речных уток р. *Anas* с использованием в качестве основы филогенетической схемы, полученной путем анализа последовательностей мтДНК (Johnson et al., 2000).

Ряд ученых занимались вопросами гибридизации водоплавающих, как на межвидовом (напр., внутри р. *Anas* – см. Sibley, 1957), так и на межродовом и более высоких таксономических уровнях, связывая их с построением филоге-

нетических систем. Основная идея этого направления такова: чем легче образуются плодовые гибриды, тем ближе виды друг к другу. Учитывая, что для сем. Anatidae известно огромное количество самых разнообразных гибридов¹ – существенно большее, чем для птиц любой другой таксономической группы такого ранга (см., например, Gray, 1958), – можно утверждать, что в эволюционном смысле все представители этого семейства достаточно близкородственны. Кроме того, это подтверждает монофилетическое происхождение группы. Примером последнего направления можно считать одну из работ П. Джонсгарда (Johnsgard, 1960a). На основе собственных и литературных данных он составил подробные схемы гибридизации видов внутри каждой из триб сем. Anatidae и между ними (рис. 5). На момент написания этой статьи не было известно ни одного гибрида с участием полулапчатого гуся, что, по мнению автора, обусловлено генетическими причинами. Отсутствие гибридов свистящих уток (триба *Dendrocygnini*) с представителями других триб говорит о том, что они более изолированы от остальных гусеобразных, чем гуси и лебеди. Возможность образования большого количества гибридов внутри трибы *Anserini* лишний раз свидетельствует в пользу «укрупнения» родов, проведенного Ж. Делякуром и Э. Майром (Delacour, Maug, 1945a). Известны плодовые гибриды между родами *Anser* и *Branta* – следовательно, эти две морфологически четко различающиеся группы все же достаточно близки. Наибольшим разнообразие многочисленных гибридов в неволе оказалось в трибе *Tadornini*, на основании чего П. Джонсгард высказал сомнение в целесообразности выделения в ней ряда географически изолированных монотипических родов (например, *Cyanochen*, *Neochen*, *Alopochen*). Гибриды внутри трибы *Cairini* образуются очень редко, и ни один из них (известных автору) не был плодовитым. П. Джонсгард объясняет это тем, что данная группа – набор относительно далеких друг от друга форм, объединенных достаточно примитивными признаками и представляющих собой «генерализованную утку», лежащую в основе адаптивной радиации всех остальных групп. При этом интересно, что каролинская утка (*Aix sponsa*) способна образовывать гибриды с 16 видами р. *Anas* и лишь с 2 видами своей трибы. Огромное количество гибридных комбинаций в трибе *Anatini* подтвердило правильность объединения Ж. Делякуром и Э. Майром большинства ее видов в р. *Anas*; при этом три других рода этой трибы, видимо, не образуют гибридов ни друг с другом, ни с родом *Anas*. Представители трибы *Aythiini* тоже легко образуют плодовые гибриды внутри группы и с представителями р. *Anas*. П. Джонсгард заключает, что в ней должно быть не больше двух родов: *Aythya* и *Netta*. Необходимость оставить р. *Netta* аргументируется

¹ В книге Э. и Б. Гиллхэмов «Гибридные утки» (E. & B. Gillham, 1996) описано около 1000 случаев гибридизации уток (pp. *Dendrocygna*, *Tadorna*, *Cairina*, *Aix*, *Somateria*, *Polysticta*, *Mergus*, *Lophodytes*, *Amazonetta*, *Aythya*, *Netta*, *Marmaronetta*, *Vucephala*, *Oxyura* и *Anas*) в 161 разной комбинации.

тем, что он – «прекрасное переходное звено между Anatinі и Aythyini» (Johnsgard, 1960a).

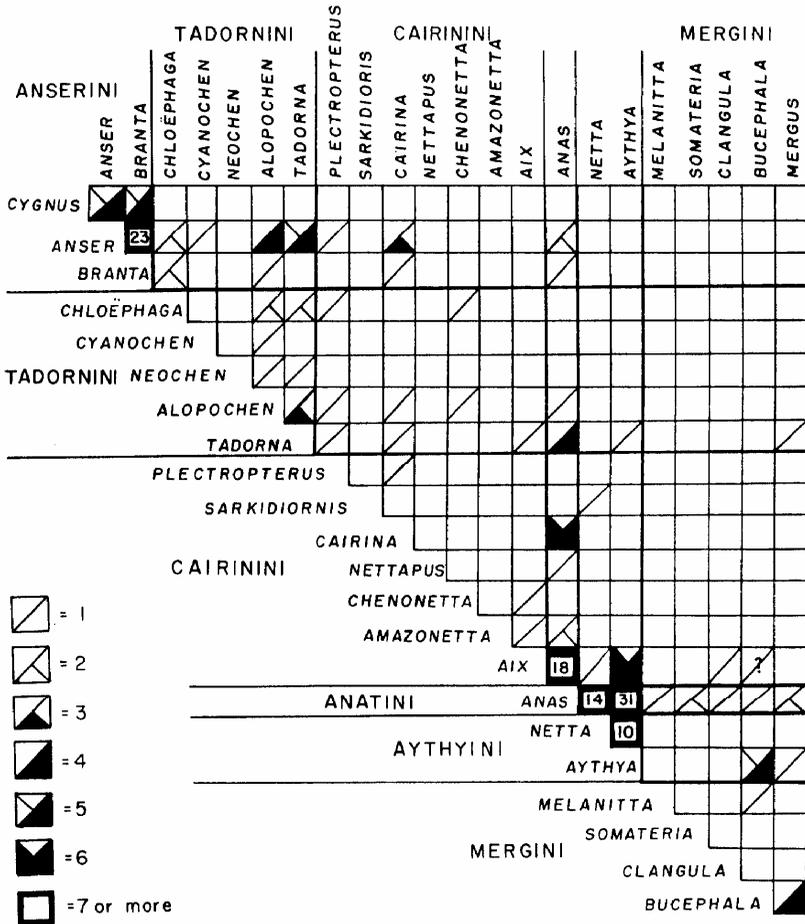


Рис. 5. Межродовые гибриды в семействе Anatidae: частота встреч внутри триб и между ними (Джонсгард, 1960a).

Номера соответствуют общему количеству межродовых гибридов.

Fig. 5. Intratribal and intertribal hybrid combinations recorded among the genera of the Anatidae. Numbers refer to total intergeneric combinations recorded (from: Johnsgard, 1960a).

Относительно небольшое количество известных гибридов в трибе Мегині автор объясняет тем, что этих птиц мало содержат в неволе и мало добывают в природе. Между тем, существование гибридов *Anas* x *Somateria* могло бы служить подтверждением того, что гаг нужно выделить в само-

стоятельную трибу *Somaterini* и поместить ее рядом с трибой *Anatini* (Humphrey, 1958). Гибридов в трибе *Oxyurini* к 1960 г. обнаружено не было. Между тем, в последние годы необычайно актуальной стала проблема сохранения белоголовой савки *Oxyura leucocephala*, основной угрозой существования которой является гибридизация с акклиматизировавшейся в Старом Свете американской савкой *Oxyura jamaicensis* (Hughes et al., 2000; Lovett, 2001; Hughes, Robertson, 2002 и т. д.).

На основании знаний о гибридизации видов сем. Anatidae, доступных к середине XX в., П. Джонсгард сделал следующие основные выводы: (1) триба *Cairini* должна располагаться между трибами *Tadornini* и *Anatini*, а не между *Authyini* и *Mergini*, как предполагали ранее (Delacour, Maug, 1945a); (2) *Dendrocygnini* – изолированная группа, в то время как *Anserini* достаточно близки к *Anatini*; (3) триба *Oxyurini* также занимает изолированное положение среди других триб.

Специальное исследование было посвящено уточнению таксономического статуса гаг (Humphrey, 1958a). Автор доказывает, что они не относятся к трибе *Mergini*, куда были помещены Ж. Делякур и Э. Майром в 1945 г. Они считали, что «несмотря на большие различия между крайними формами трибы (pp. *Mergus* и *Somateria*), морские утки (триба *Mergini*) образуют одну из групп подсемейства *Anatinae*, где виды наиболее близки друг к другу» (Delacour, Maug, 1945a). По утверждению Ф. Хамфри, однако, гаги имеют мало общего с другими морскими утками, за исключением способа кормодобывания и локомоторных адаптаций (и, следовательно, морфологических приспособлений). Большая часть признаков сближает этих птиц с утками трибы *Anatini* (Humphrey, 1958a). К таким признакам, в частности, относится строение трахеи, важность которого для классификации водоплавающих подчеркивали, в том числе, Ж. Делякур и Э. Майр (Delacour, Maug, 1945a). Если рассматривать только этот признак, то гаг следовало бы, без сомнения, поместить в трибу *Anatini*, так как строение их трахеи практически сходно с таковым птиц р. *Anas* и существенно отличается от строения этого органа у птиц pp. *Clangula*, *Melanitta*, *Bucephala* и *Mergus*. Гаги стоят особняком по отношению ко всем остальным представителям трибы *Mergini* по окраске и рисунку оперения взрослых и неполовозрелых самок и птенцов (как мы помним, Ж. Делякур и Э. Майр также придавали большое значение этому признаку в качестве систематического – Delacour, Maug, 1945a, b), а также по способам кормодобывания и передвижения под водой.

Ж. Делякур и Э. Майр (Delacour, Maug, 1945a) объединили все четыре вида гаг в один род *Somateria* на основании сходства рисунка оперения и формы клюва. Ф. Хамфри согласен с причислением к этому роду р. *Lampronetta*, но считает необходимым выделение р. *Polysticta*, аргумен-

тируя и то, и другое сравнением тех же признаков (рисунок оперения и форма клюва), а также особенностей строения трахеи и пропорций скелета.

Таким образом, Ф. Хамфри указывает на близость гаг к уткам трибы Anatinі и поддерживает выделение их в отдельную трибу Somaterini, произведенное Ж. Делякуром в 1956 г. (Delacour, 1956). В том же году вышла его работа, посвященная ревизии таксономического положения гавайской казарки на основании анализа строения трахеи (Humphrey, 1958b). По этому признаку гавайская казарка (*Branta [Nesochen] sandvicensis*) оказалась ближе к р. *Branta*, чем к р. *Anser*, что подтвердило правильность отнесения этого вида к р. *Branta* (Delacour, Mayr, 1945a).

Шестью годами позже к проблеме таксономического положения и филогенетических взаимоотношений гаг вернулся П. Джонсгард (Johnsgard, 1964). Начиная обсуждение этого вопроса, он упоминает о том, что в списке птиц Американского Союза Орнитологов (American Ornithologists' Union, 1957) три рода гаг – *Somateria*, *Lampronetta* и *Polysticta* – были помещены в подсемейство Aythynae. Интересно, что автор считает пересмотр систематического положения гаг Ж. Делякуром результатом появления данных анатомических исследований Ф. Хамфри, ссылаясь на проанализированную нами работу (Humphrey, 1958a). При этом Ф. Хамфри в 1958 г. уже знал об изменениях, сделанных Ж. Делякуром, и выразил свое согласие с ними – см. выше. Видимо, некоторая путаница возникла здесь из-за того, что П. Джонсгард ссылается на 3-й том монографии Ж. Делякура (Delacour, 1959), а Ф. Хамфри – на 2-й, вышедший тремя годами раньше (Delacour, 1956).

П. Джонсгард приводит подробное описание поз и демонстраций гаг, которые он использует в качестве систематических признаков. Их сравнительный анализ позволил автору сделать выводы о том, что правильное считать этих птиц представителями трибы Mergini, куда они были помещены ранее Ж. Делякуром и Э. Майром (Delacour, Mayr, 1945a) и самим П. Джонсгардом (Johnsgard, 1960b). Сравнение поведенческих паттернов разных видов подтвердило необходимость выделения р. *Polysticta* и объединения pp. *Lampronetta* и *Somateria*. В пользу такого деления на роды говорят и полученные ранее результаты изучения посткраниальных окостенений у четырех видов гаг (Woolfenden, 1961).

Продолжались и попытки ревизии таксономии и филогении водоплавающих на основании морфологических признаков. Наиболее значимым, несомненно, явился ряд работ американского ученого **Бредли Ливези** (B. Livezey), поражающих своей масштабностью и, с другой стороны, степенью детализации.

В 1986 г. появилась его обстоятельная работа «Филогенетический анализ современных родов отряда Anseriformes на основании морфологических признаков». Проанализировав родство родов гусеобразных по 120 признакам (последовательность выпадения маховых перьев при линьке, структура по-

крова цевки, наличие аптерий и перепонки между пальцами, особенности строения трахеи, черепа, костей крыла, нижней конечности и других отделов скелета), автор пришел к следующим выводам (Livezey, 1986):

- 1) р. *Anseranas* нужно поместить в монотипическое семейство;
- 2) pp. *Dendrocygna*, *Thalassornis*, *Stictonetta*, гуси и лебеди парафилетичны по отношению к другим Anatidae;
- 3) р. *Cereopsis* является сестринской группой по отношению к pp. *Anser* и *Branta*, а р. *Coscoroba* – по отношению к pp. *Cygnus* и *Olor*;
- 4) р. *Plectropterus* – сестринская группа по отношению к Tadorninae и Anatinae;
- 5) триба Cairini («perching ducks») является неестественной сборной полифилетической группой и отвергается;
- 6) речные утки («dabbling ducks») (включая более мелких «perching ducks») составляют непонятную, вероятнее всего, парафилетическую группу;
- 7) была подтверждена монофилия триб Aythyini (включающей *Marmaronetta* и *Rhodonessa*), Mergini (включающей гаг) и Oxyurini (включающей *Heteronetta*).

На основании этих выводов Б. Лайвези предложил классификацию Anseriformes (рис. 6), согласно которой отряд включает два подотряда (Anhimae и Anseres), при этом п/отр. Anseres делится на два семейства: Anseranatidae с единственным родом *Anseranas* и Anatidae с 7-ю подсемействами: *Dendrocygnae*, *Thalassorninae*, *Anserinae*, *Stictonettinae*, *Plectropterae*, *Tadorninae* и *Anatinae*. Четыре подсемейства являются монотипическими, а в трех выделяются трибы: Anserini (гуси) и Cygnini (лебеди) в п/сем. *Anserinae*; Sarkidiornini и Tadornini в п/сем. *Tadorninae* и Anatini, Aythyini, Mergini и Oxyurini в п/сем. *Anatinae*. И, наконец, триба Tadornini была разбита на 5 подтриб.

В дальнейшем Б. Лайвези занялся более детальным исследованием филогенетических связей гусеобразных, преимущественно на уровне триб. С 1991 по 1997 гг. вышло 9 его работ, посвященных филогении и систематике триб Anatini (1991), Mergini (1995a), Oxyurini (1995b), Aythyini (1996a) и Tadornini (1997a), а также подсемейств *Dendrocygnae* (Livezey, 1995c) и *Anserinae* (Livezey, 1996b). Анализ был по-прежнему основан на рассмотрении морфологических признаков, количество которых перевалило за полторы сотни.

Монофилия трибы Anatini вновь оказалась выраженной слабо; в ней было выделено три подтрибы: Cairinae, Nettapodeae и Anateae (Livezey, 1991). Анализируя некоторые дополнительные данные, Б. Лайвези пришел также к следующим выводам:



Рис. 6. Классификация Anseriformes Б. Лайвези (1986).

Fig. 6. Classification of Anseriformes after B. Livezey (1986).

(1) межвидовое скрещивание является недостаточно хорошим показателем родственных отношений;

(2) большинство групп трибы Anatinі произошли из южного полушария;

(3) размеры тела, размерный половой диморфизм и размеры яиц являются надежными признаками для филогенетического анализа, в то время как половой дихроматизм и размеры кладки – менее предсказуемые признаки;

(4) внутри трибы *Anatini* выращивание птенцов обоими родителями является примитивным признаком.

Филогенетический анализ трибы *Mergini* показал, что гаги (pp. *Polysticta* и *Somateria*) составляют монофилетическую группу, сестринскую остальным родам трибы (Livezey, 1995a). Род *Somateria* – тоже монофилетическая группа, в которой *S. fischeri* является сестринской по отношению к остальным родам. Кроме морфологических признаков, в работе, посвященной морским уткам, автор обсуждает эволюционную значимость таких признаков, как масса тела, половой диморфизм, размер и относительный вес кладки, а также возможности использования в филогенетических исследованиях таких характеристик видов, как предпочитаемые местообитания, состав кормов, способы ныряния, образование «детских садов», а также зоогеографического подхода.

Не оставила сомнений монофилетичность трибы *Oxyurini* (Livezey, 1995b).

В трибе *Aythiini* р. *Marmaronetta* оказался сестринской группой по отношению ко всем остальным родам. На примере филогении нырков Б. Лайвези вновь оценил эволюционные тренды в изменении массы тела, величины кладки, предпочитаемых мест гнездования, способов питания и картины распространения. На основании этих данных автор провел сравнение своей гипотезы филогении и гипотез, предложенных ранее, в частности, П. Джонсгардом, и предложил пересмотренную систему трибы *Aythiini* (Livezey, 1996a).

Что касается гусей и лебедей, было показано, что р. *Cereopsis* представляет собой сестринскую группу по отношению к pp. *Anser*, *Branta*, *Coscoroba* и *Cygnus* (что противоречит более ранним заключениям автора: Livezey, 1986). Подтвердилась также монофилия pp. *Anser* (sensu lato) и *Branta* (sensu lato). Кроме того, р. *Coscoroba* оказался сестринской группой по отношению к р. *Cygnus* (Livezey, 1996b).

Для прояснения филогенетических взаимоотношений «на самом сложном участке» Б. Лайвези проанализировал положение восьми проблемных родов: *Stictonetta*, *Plectropterus*, *Sarkidiornis*, *Hymenolaimus*, *Tachyeres*, *Merganetta*, *Malacorhynchus* и *Salvadorina*, основываясь на сравнении 114 морфологических признаков и используя несколько разных схем взвешивания признаков (Livezey, 1996c). У него получилось довольно большое количество разных кладограмм, которые существенно отличались друг от друга. После того, как на них были наложены отдельные экоморфологические признаки, четко выявились некоторые эволюционные тренды, однако, взаимоотношения между этими разнообразными родами и таксонами надродового ранга остались не совсем ясны.

В 1997 г. вышел обзор Б. Лайвези «Филогенетическая классификация водоплавающих, включая отдельные ископаемые виды» (Livezey, 1997b). В

нем приведена система отряда (175 современных видов и 30 вымерших форм), построенная на основании кладистического анализа групп водоплавающих, для которого были использованы морфологические признаки. Автор предлагает объединить отряды Anseriformes и Galliformes в надотряд Galloanserimorphae, в отряде Anseriformes выделить два подотряда – Anhimae и Anseres, два надсемейства (Anseranatoidea and Anatoidea) и пять семейств, два из которых – вымершие (Anhimidae, Anseranatidae, Presbyornithidae (вымершее), Cnemidornithidae (вымершее) и Anatidae). Сем. Anatidae является самым крупным и включает шесть подсемейств, четыре из которых делятся на трибы: Dendrocygninae (2 трибы и 2 рода), Dendrocheninae (2 рода), Anserinae (4 трибы, девять родов), Stictonettinae (1 род), Tadorninae (4 трибы, 15 родов) и Anatinae (5 триб, 31 род). Кроме того, Б. Лайвези выделяет два вида р. *Sarkidiornis* и приводит предположительное разделение нескольких проблематичных видов (*Branta canadensis*, *Merganetta armata* и *Somateria mollissima*). Система несколько отличается от приведенной автором в его предварительной работе 1986 года и является ее усовершенствованным вариантом.

Скрупулезность подбора морфологических признаков, привлечение различных современных методов математической статистики, исторического материала, данных по экологии и распространению видов говорят о глубине и серьезности работ автора. В частности, повышение систематического статуса полулапчатого гуся, расформирование трибы Cairini (так как группа искусственно объединяет рода, не являющиеся близкородственными) нужно считать обоснованной попыткой установить максимально точно и достоверно родство между отдельными видами и более высокими таксономическими категориями. При этом динамическая система дивергирующих (а, возможно, и конвергирующих) во времени форм превращается в статичную схему – как дерево, срезанное на определенной высоте одной плоскостью, в данном случае – нынешним временным моментом. В результате, как это нередко бывает, система Б. Лайвези стала настолько сложной и громоздкой, изобилующей многочисленными *над-* и *под-* таксонами – видами, родами, трибами и т. д., что оперировать ею становится очень сложно. Тем не менее, этот цикл работ и завершающая его система несомненно имеют теоретический и практический интерес и будут стимулировать дальнейшие исследования в данной области.

И, наконец, в том же 1997 г. Б. Лайвези обратился к анализу филогенетических связей Anseriformes на уровне таксонов высокого ранга (семейств, надсемейств и подотрядов), а также рассмотрел вопросы происхождения гусеобразных и их возможное родство с птицами других отрядов (Livezey, 1997c). Анализ 123 морфологических признаков подтвердил, что паламедеи являются сестринской группой по отношению к остальным гусеобразным, а полулапчатый гусь – по отношению ко всем современным гусеобразным,

кроме паламелей. Результаты этого исследования подтвердили традиционные представления о близком родстве курообразных и гусеобразных. Автор использовал для сравнительного анализа и признаки раннеэоценового *Presbyornis*, и оказалось, что он представляет сестринскую группу для Anatidae. В этой работе Б. Лайвези выступает с критикой С. Олсона и А. Федуччи (Olson, Feduccia, 1980), считавших, что строение *Presbyornis* подтверждает гипотезу о происхождении Anseriformes от Charadriiformes, а также их взглядов на положение паламелей и родственные отношения внутри современного семейства Anatidae. Пересмотр положения *Presbyornis* автор использует и для того, чтобы продемонстрировать принципиальные методологические недостатки интуитивной реконструкции филогении. Он предлагает «филогенетическую классификацию» таксонов высокого ранга в отряде гусеобразных. Выглядит она следующим образом:

Отр. Anseriformes (Wagler, 1831)

П/отр. Anhimae Wetmore & Miller, 1926

Сем. Anhimidae Stejneger, 1885

Род *Anhima* Brisson, 1760

Род *Chauna* Illiger, 1811

П/отр. Anseres

Надсем. Anseranatoidea (Sclater, 1880)

Сем. Anseranatidae (Sclater, 1880)

Род *Anseranas* Lesson, 1828

Надсем. Anatoidea (Leach, 1820)

Сем. Presbyornithidae Wetmore, 1926 – вымершее

Род *Presbyornis* Wetmore, 1926

Сем. Anatidae Leach, 1820

Отряд Anseriformes (гусеобразных) по этой классификации входит, вместе с отрядом Galliformes (курообразных), в надотряд Galloanserimorphae. Он соответствует таксону («parvclass») Galloansearae, выделенному К. Сиббли с соавторами (Sibley et al., 1988; Sibley, Monroe, 1990). Инфраотряд Anserides, описанный этими же авторами, эквивалентен надсем. Anatoidea приводимой выше системы, с той лишь разницей, что здесь в него включено семейство вымерших птиц. Б. Лайвези указывает на то, что, если расположение подотрядов в этом списке должно следовать тренду усложнения признаков, то Anhimae нужно поставить перед Anseres, а не наоборот, как было в некоторых изданиях (см., например, Johnsgard, 1979).

В этой работе автор еще раз высказывает мнение о том, что «филогенетический (кладиристический) анализ морфологических и молекулярных данных остается единственным точным и философски обоснованным инструментом, доступным для реконструкции взаимоотношений таксонов высокого ранга у птиц» (Livezey, 1997c).

Со второй половины XX столетия исследования в области систематики во многом стимулировались развитием экспериментальных наук (биохимии, иммунологии, молекулярной биологии) и появлением новых методов. Для таксономического анализа специально усовершенствовались методы математической статистики и разрабатывались компьютерные программы обработки данных (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Penny, Hendy, 1985; Forey et al., 1992; Maddison, Maddison, 1992; Swofford, 1997 и другие).

В ряде работ гусеобразных классифицировали на основании цитогенетических (Yamashina, 1952) и серологических (Cotter, 1957), данных. В качестве таксономических признаков использовали особенности строения скорлупы (Tyler, 1964) и данные электрофоретического анализа протеинов белка яиц (McCabe, Detsch, 1952; Sibley, 1960; Sibley, Ahlquist, 1972), состав кератинов пера (Brush, 1976) и липидов секрета копчиковой железы (Jacob, Glaser, 1975).

Попытка разработки таксономии на основании исследования состава липидов секрета копчиковой железы (так называемая «хемотаксономия»), предпринятая Ю. Жакобом и А. Глазером (Jacob, Glaser, 1975) привела к весьма неожиданным (и сомнительным) результатам. Например, выявилась близость по этому признаку родов *Tadorna*, *Mergus*, *Melanitta* и *Stictonetta*. В то же время по признаку наличия или отсутствия определенных жирных кислот в составе этих липидов *Tadorna tadornoides* (австралийская пеганка) оказалась близка к нескольким видам гусей р. *Anser*, а *Tadorna tadorna* и *T. ferruginea* вошли в другую группу вместе с *Cereopsis novaehollandiae*, *Branta leucopsis*, *Cairina moschata*, *Mergus serrator*, *M. albellus* и *Melanitta fusca*. Не вполне понятной оказалась и относительно большая дистанция между парами видов р. *Cygnus* (*C. atratus* и *C. olor*) и р. *Aythya* (*A. ferrina* и *A. fuligula*), причем последний вид оказался наиболее близок к *Somateria mollissima*. Подобные результаты с очевидностью показывают необходимость очень большой осторожности в использовании «хемотаксономического» подхода к систематике птиц. Тем не менее, исследования в этой области были продолжены: в частности, методом сравнения структуры восков копчиковой железы пытались выяснить систематическое положение уток-пароходов р. *Tachyeres*. Они оказались одинаково близки к уткам родов *Somateria* и *Anas* (Jacob, 1977). Через несколько лет вышла работа этого же автора, посвященная роли липидов покровов как систематического признака в зоологии (Jacob, 1982).

Сомнительные выводы иногда делались и на макротаксономическом уровне. Так, на основании сходства одной из кислот, содержащейся в желчи фламинго и нескольких гусеобразных, было предложено поместить представителей отр. *Phoenicopteriformes* рядом с *Anatidae*. Оба эти таксона образовали сестринскую группу по отношению к *Anseranas* (Hagey et al., 1990).

Результаты ряда исследований выглядели намного более естественными. Например, исследования кератинов (растворимых белков) пера методом электрофореза (Brush, 1976) в очередной раз выявили обособленность *Anseranatinae* и большую близость трибы *Dendrocygnini* к этому подсемейству (по системе П. Джонгарда), а не к п/сем. *Anserinae*. Были подтверждены обособленность трибы *Merganettini* и выделение трибы *Somaterini* из *Mergini*, а также единообразие трибы *Tadornini*, в которую попал род *Tachyeres*. По строению кератинов пера р. *Lophonetta* занимает промежуточное положение между представителями триб *Anatini* и *Tadornini*, а *Stictonetta* оказалась полностью отлична от всех *Anatinae* и гораздо ближе к *Anserinae*, куда попал и *Cereopsis*. Интересно, что у рр. *Dendrocygna* и *Cygnus* внутривидовая изменчивость по этому признаку не выражена, так же, как и во всех родах п/сем. *Anatinae*.

Изучение антигенного состава хрусталика глаза методами электрофореза и иммунодиффузии (Гизелс, 1969) показало, что гребенчатая (хохлатая) паламедея *Chauna cristata* является ближайшим родственником птиц р. *Cygnus*. Эти эксперименты вновь подтвердили то, что паламедеи – промежуточная форма между отрядами *Galliformes* и *Anseriformes*, а также принадлежность р. *Chauna* к отряду *Anseriformes*.

В последние десятилетия особенно бурно развиваются и активно используются молекулярные методы систематики животных (молекулярное клонирование и секвенирование последовательностей ДНК, полимеразная цепная реакция и др.), и водоплавающих птиц в том числе (Kessler, Avise, 1984; Madsen et al., 1988; Sibley et al., 1988; Sibley, 1990; Sibley, Monroe, 1990; Tuohy et al., 1992 и другие).

При этом неоднократно подчеркивалась важность сравнимости наборов признаков разной природы (напр., молекулярно-генетических и морфологических) для достоверности филогенетических реконструкций (Hillis, 1987; 1995; Bledsoe, Raikow, 1990; Miyamoto, Fitch, 1995 и др.). Десять лет назад вышел обзор различных методов молекулярной систематики птиц (Sheldon, Bledsoe, 1993), где были подробно рассмотрены их преимущества и недостатки. И хотя последних оказалось достаточно много, авторы все же считают, что при правильном применении эти методы могут быть полезными для изучения филогенетических отношений различных таксонов класса Птиц. Правомочность построения филогенетических деревьев на основе молекулярно-генетических признаков была также продемонстрирована (Omland, 1994) на основании сравнения несколькими математическими методами двух схем филогенетических отношений уток р. *Anas*, в одной из которых был использован анализ строения фрагментов мтДНК (Kessler, Avise, 1984), а в другой – морфологических признаков (Livezey, 1991).

Использование различных молекулярных маркеров в качестве систематических признаков вызывает необходимость сравнения их адекватности

задачам систематики. Авторы одной из работ, выполненных совсем недавно в этой области (Donnegousse et al., 2002), сравнивают результаты реконструкции филогенетических отношений в отряде Anseriformes, полученные при анализе полных последовательностей контрольного участка (CR) митохондриальной ДНК и двух митохондриальных белок-кодирующих генов: цитохрома b (*cytb*) и 2-й субъединицы никотинамид-дегидрогеназы (ND2). Филогенетическая схема, полученная на основании CR-анализа, оказалась более четкой, чем те, которые были построены на базе анализа двух других признаков (ген ND2 и *cytb*). Это позволяет авторам предположить, что CR-анализ может быть достаточно мощным инструментом для реконструкции филогении птиц, причем для выяснения родственных отношений не только на уровне видов, но и на уровне семейств. Использование этого метода позволило им получить следующие результаты. Роды *Chauna* и *Dendrocygna* были определены как ранние ответвления от общего ствола Anseriformes. Все остальные таксоны распались на две клады, соответствующие двум подсемействам: Anatinae и Anserinae. Внутри Anserinae pp. *Branta* и *Anser* образовали один кластер; другую кладу сформировали pp. *Coscoroba*, *Cygnus* и *Cereopsis*, причем первым дивергировал р. *Cygnus*. В Anatinae четко выделились пять клад: (1) Anatini с pp. *Anas* и *Lophonetta*; (2) Aythyini с pp. *Aythya* и *Netta*; (3) Cairinini с pp. *Cairina* и *Aix*; (4) Mergini с pp. *Mergus*, *Bucephala*, *Melanitta*, *Callonetta*, *Somateria* и *Clangula* и (5) Tadornini с pp. *Tadorna*, *Chloephaga* и *Alopochen*. Первыми в этой группе дивергировали Tadornini, затем Mergini и большая группа в составе Anatini, Aythyini, Cairinini и двух отдельных родов *Chenonetta* и *Marmaronetta*.

В качестве отдельного направления, развивающегося благодаря молекулярным методикам, можно выделить попытки определения степени и скорости дивергенции ДНК-последовательностей между разными видами водоплавающих. По результатам одной из таких работ, выполненных для 5 видов родов *Anser* и *Branta* (Shields, Wilson, 1987a), средняя скорость дивергенции последовательностей митохондриальной ДНК гусей оказалась 2 % за миллион лет, то есть примерно такой же, как и у млекопитающих. Эволюционное древо, построенное авторами, демонстрирует большую близость *Anser caerulescens* к *A. rossii*, чем к *A. albifrons*. Дивергенция между двумя формами казарок (*Branta canadensis maxima* и *B. bernicla nigricans*) оказалась существенно больше, чем между тремя исследованными видами р. *Anser*.

Благодаря названным современным методам появилась замечательная возможность анализа микроэволюционных процессов на уровне подвидов и популяций. Например, на основании исследования последовательностей мтДНК был подтвержден таксономический статус подвидов канадской казарки (Shields, Wilson, 1987b; Van Wagner, Baker, 1990) и тихоокеанского подвида черной казарки *Branta bernicla nigricans* (Shields, 1990), что продемонстрировало совпадение выделения подвидов на основании морфологи-

ческих и генетических критериев. Определение молекулярно-генетического статуса алеутских канадских казарок (*Branta canadensis leucopareia*), образующих изолированные популяции на островах, не позволило выделить их в отдельные подвиды: они оказались генетически гораздо ближе друг к другу, чем к другому мелкому подвиду, гнездящемуся на материке, – *B. c. minima* (Pierson et al., 2000).

Большой интерес, на наш взгляд, представляет работа Ф. Кука с соавторами (Cooke et al., 1988), пришедших на основании анализа различий аллозимов из 6 генных локусов белой и голубой морф белого гуся *Anser (Chen) caerulescens* к выводу о том, что до самого недавнего времени эти морфы были отдельными таксонами. Авторы считают, что вплоть до 1920-х гг. эти формы были аллопатрическими.

В то же время продолжались исследования филогенетических отношений между отдельными группами родов и видов. Вот несколько примеров таких работ.

Филогенетические отношения между р. *Coscoroba*, гусями и лебедями исследовались методом секвенирования полной последовательности митохондриального гена малой рибосомальной РНК (srRNA) пяти видов гусеобразных. Анализ генетических дистанций подтвердил отделение р. *Coscoroba* от общего ствола гусеобразных еще до дивергенции гусей и лебедей; р. *Coscoroba* оказался сестринской группой по отношению к лебедям. С помощью статистических тестов очередной раз была подтверждена монофилия гусей (Zimmer et al., 1994).

В Финляндии проводили сравнение последовательностей митохондриальной ДНК семи видов рода *Anser* (Ruokonen et al., 2000). Дивергенция по этому признаку составила 0,9–5,5 %, что является одним из самых низких значений этого показателя для птиц и доказывает очень близкое эволюционное родство видов внутри рода *Anser*. Изученные виды образовали четыре группы: (1) белый гусь и гусь Росса, (2) серый гусь, (3) белолобый гусь и (4) гуменник, короткоклювый гуменник и пискулька. Наиболее близкими друг к другу с точки зрения молекулярных дистанций оказались представители последней группы. Принимая во внимание расхождение представлений о родстве этих видов, основанных на анализе морфологических признаков, и их филогенетических отношений, выявленных методами молекулярной биологии, авторы высказывают предположение либо о предковом полиморфизме с последующей гибридизацией и интрогрессией, либо о конвергентном характере эволюции внутри названных групп.

Для выяснения филогенетических отношений 19 эндемичных видов австралийских водоплавающих, 6 из которых – представители монотипических родов, проводили сравнение последовательностей пар оснований в фрагментах гена цитохрома *b* (Sraml et al., 1996). Основной вывод этой работы подтвердил многократно высказывавшиеся предположения о том, что

роды *Anseranas* и *Dendrocygna* раньше других отделились от основного ствола гусеобразных. Остальные роды распределились по двум группам: (1) *Tadorna*, *Alopochen*, *Chenonetta*, *Anas*, *Aythya*, *Cairina*, *Aix* и (2) *Cygnus*, *Branta*, *Cereopsis*, *Biziura*, *Oxyura*, *Malacorhynchus*, *Stictonetta* и *Nettapus*.

Анализ последовательностей мтДНК использовали для построения филогенетического древа уток р. *Anas* (Johnson, Sorenson, 1998), на котором все виды этого рода разделились по признаку генетической близости на «шилохвостей», «зеленокрылых чирков», «крякв», «серых чирков», «бурых чирков» и «связзей». При этом молекулярные дистанции в группе «крякв» (13 видов) оказались заметно меньше, чем в других родственных группах и между ними.

Методом RAPD-PCR анализа особенностей генетического разнообразия кряквы *Anas platyrhynchos*, черной кряквы *A. poecilorhyncha* и серой утки *A. strepera* изучали филогенетические связи и возможные свидетельства межвидовой гибридизации (Novikova et al., 2000). Межвидовое сравнение показало, что наиболее дивергировавшей среди них является серая утка: ее дистанции с кряквой и черной уткой составили, соответственно, 0,499 и 0,650. Эти значения сопоставимы с теми, которые были получены при анализе филогенетических связей 8 видов отряда Anseriformes (Chelomina et al., 1998), а также другими авторами, исследовавшими мтДНК уток (Johnson, Sorenson, 1998). Анализ характера распределения внутривидовых генетических дистанций указал на генетическую обособленность серой утки и отсутствие четких генетических границ между двумя другими видами. Сходного рода работы были проведены для выяснения эволюционных отношений *Anas platyrhynchos* и американской черной кряквы *A. rubripes* (Avise et al., 1990).

В другом случае М. Кеннеди и Х. Спенсер (Kennedy, Spencer, 2000), проведя секвенирование трех генов мтДНК, доказывают необходимость придания статуса вида трем новозеландским чиркам *Anas aucklandica*, *A. nesiotis* и *A. chlorotis* (по классификации К. Джонсона и М. Соренсона (Johnson, Sorenson, 1998) они входят в группу «бурых чирков», но два последних эти авторы считают подвидами *A. aucklandica*). Уровень дивергенции последовательностей мтДНК между этими видами оказался гораздо больше (от 0,63 до 0,70 %), чем между австралийскими *A. gracilis* и *A. castanea* (0,29 %), что, безусловно, доказывает близость *A. castanea* к *A. gracilis* (такого же мнения придерживаются К. Джонсон и М. Соренсон, исследовавшие другие гены), а не к новозеландским чиркам, как это считалось ранее (Fleming, 1953) (иногда *A. gracilis* считают подвидом *A. gibberifrons* – см., например, Carboenas, 1992).

Через год после публикации упомянутой выше работы К. Джонсона и М. Соренсона вышла следующая статья этих же авторов (Johnson, Sorenson, 1999), в которой они проводят сравнение филогенетических схем, построенных на основе анализа молекулярных (Johnson, Sorenson, 1999) и морфо-

логических признаков (Livezey, 1991). Оказалось, что эти две схемы, хотя и имеют очень много общего, различаются по некоторым достаточно существенным положениям. Данные, полученные при секвенировании ДНК, указывают на обособленность клады так называемых «голубокрылых уток» (blue-winged ducks) от всех остальных уток р. *Anas* и необходимость включения в нее *Anas versicolor*, *A. puna*, *A. hottentota* и *A. querquedula*. По морфологическим признакам эти четыре вида попадали в кладу «зеленокрылых чирков» (green-winged teals), куда был включен и чирок-клоктуна *A. formosa* (Livezey, 1991). К. Джонсон и М. Соренсон считают также необходимым исключить из подтрибы *Anateae* (выделенной Б. Лайвези – Livezey, 1991) р. *Callonetta* и включить в нее р. *Tachyeres*. Молекулярные данные не дают также оснований для выделения р. *Mareca* из р. *Anas*. Филогенетический анализ этих данных позволил разделить речных уток на 4 четко очерченные группы: (1) четыре южноамериканских рода: *Amazonetta*, *Lophonetta*, *Speculanas* и *Tachyeres*, (2) *Anas formosa*, (3) «голубокрылые утки» (см. выше) и (4) крупная клада, включающая остальные виды: крякв, шилохвостей, серых уток, свизей, часть чирков и др. (Johnson, Sorenson, 1999). В этой же работе авторы используют построенную схему филогении для рассмотрения вопросов видообразования в биогеографическом контексте, указывая на широкие возможности этого процесса для р. *Anas*, виды которого распространены повсюду, кроме Антарктиды.

Материалы, проанализированные в настоящем обзоре, позволяют сделать следующие заключения. На наш взгляд, общая картина системы гусеобразных и их положение относительно других отрядов птиц к настоящему времени достаточно ясны. Однако даже если бы было известно существенно большее количество ископаемых останков и гораздо более детально исследована биология современных видов, систематики все равно периодически расходились бы во мнениях относительно классификации животных. К сожалению, исследователи лишены возможности увидеть родословное древо сбоку, на него всегда приходится смотреть сверху и судить об отношениях «веточек» друг к другу лишь по современным видам. Этот вынужденный ракурс, особенно при применении не вполне адекватных методов и подходов, может приводить к неправильным заключениям, тем более, что некоторые ранее разошедшиеся веточки по ряду признаков со временем вновь приближались друг к другу (например, настоящие гуси и южноамериканские гуси трибы *Tadornini*). Поэтому в «филогенетической» систематике всегда будут оставаться дискуссионные вопросы и спорные решения. Возможно, произойдут некоторые изменения внутри «проблемных» родов и триб, перемещения этих «веточек» по древу, но вряд ли стоит ожидать революционных изменений внутри системы отряда в целом. Вопросы же происхождения и филогении таксонов разного ранга, и в том числе отдельных форм, во многих случаях еще остаются открытыми. Например, остаются

разногласия в таксономической трактовке форм малых лебедей, гуменников, чёрных и канадских казарок, турпанов и синьг и т. д. Несомненно, особого внимания заслуживают проблемы географического происхождения видов и более высоких таксонов: выявление времени и центров (первичных и вторичных) их происхождения, реконструкция предпосылок и условий для адаптивной радиации форм. Широкое распространение, многообразие при очевидной близости форм внутри некоторых таксонов, сравнительно высокая степень изученности биологии и поведения гусеобразных делают их интереснейшим и перспективным объектом для разработки этих необычайно сложных вопросов. Такие исследования не только позволят в очередной раз приблизить систему отряда к наиболее естественной, но и будут иметь безусловную общебиологическую значимость. Замечательно, что в процессе эволюции сформировалась такая группа птиц – прекрасная модель для изучения множества самых разных биологических проблем!

Сведения об истории создания систем гусеобразных и развитии представлений об их филогении до начала XX века авторы в значительной степени почерпнули из книги Н. Н. Карташева “Систематика птиц” (1974). Мы благодарны Ф. Я. Держинскому, Е. Е. Сыроечковскому-мл., А. А. Банниковой и Джеффри Питерсу (Jeffrey L. Peters) за предоставленную литературу. Ряд ценных замечаний был сделан Е. А. Кобликом, за что авторы выражают ему искреннюю признательность.

Работа частично поддержана грантами РФФИ №№ 02–04–49749 и 02–04–49091 и программой «Университеты России – фундаментальные исследования».

ЛИТЕРАТУРА

- Аристотель. 1937. О частях животных. М., Биомедгиз: 1–220.
- Аристотель. 1940. О возникновении животных. М. -Л., Изд. АН СССР: 1–251.
- Держинский Ф. Я. 1993. Адаптации челюстного аппарата птиц в приложении к вопросам филогении класса. Дис.... докт. биол. наук. М.: 1–545.
- Карташев Н. Н. 1974. Систематика птиц. Учеб. пособие для ун-тов. М., «Высшая школа»: 1–362.
- Ламарк Ж-Б. 1935. Философия зоологии. Т. 1. М. -Л., Биомедгиз: 1–331.
- Ламарк Ж-Б. 1937. Философия зоологии. Т. 2. М. -Л., Биомедгиз: 1–484.
- Avise J. C., Ankney C. D., Nelson W. S. 1990. Mitochondrial gene trees and the evolutionary relationship of mallard and black ducks. – *Evolution* 44: 1109–1119. (цит. по: Scribner, 2001).
- Bledsoe A. H., Raikow R. J. 1990. A quantitative assessment of congruence between molecular and nonmolecular estimates of phylogeny. – *Journal of Molecular Evolution*, 30: 247–259. (цит. по: Livezey, 1997c).
- Bock W. J. 1969. The origin and radiation of birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* – 1967, N 1, 147–156.

- Brush A. H. 1976. Waterfowl feather proteins: Analysis of use in taxonomic studies. – *J. Zool.*, London 179 (4): 467–498.
- Carborenas C. Family Anatidae (Ducks, Geese and Swans). – del Hoyo, J., Elliott, A. & Sargatal, J. eds. 1992. *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona. Pp. 536–628.
- Cavalli-Sforza L. L., Edwards A. W. F. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. – *Am. J. Human Genet.* 19: 233–257. (цит. по: Pierson et al., 2000).
- Chelomina G. N., Novikova S. M., Zhuravlev Y. N., Zakharov E. 1998. Using RAPD for molecular-genetic typing and analysis of phylogenetic relationships among Anseriformes of the Russia Far East. – *Intern. Symp. “Modern achievements in population, evolutionary and ecological genetics” MAPEEG-98*. Vladivostok, Russia. Abstracts, p. 2–3.
- Cooke F., Parkin T., Rockwell R. F. 1988. Evidence of former allopatry of the two color phases of Lesser Snow Geese (*Chen caerulescens caerulescens*). – *Auk* 105: 467–479.
- Cotter W. B., Jr. 1957. A serological analysis of some anatid classifications. – *Wilson Bull.*, 69: 291–300.
- Cuvier G. 1817, 1829. *Le regne animal distribuí d’apres son organisation*, I–IV, Paris. (цит. по: Карташев, 1974).
- Delacour J., Mayr E. 1945a. The family Anatidae. *Wilson Bull.* 57: 3–55.
- Delacour J., Mayr E. 1945b. Supplementary notes on the family Anatidae. – *Wilson Bull.* 58: 104–110.
- Delacour J. 1956. *The waterfowl of the world*. Vol. 2. Country Life Ltd., London.
- Delacour J. 1959. *The waterfowl of the world*. Vol. 3. Country Life Ltd., London.
- Donnegousse, C., Laudet, V., Hanni, C. 2002. A molecular phylogeny of Anseriformes based on mitochondrial-DNA analysis. – *Mol. Phylogen. Evol.*, 23 (3): 339–356.
- Dzerzhinsky F. Ya. 1995. Evidence of common ancestry of Galliformes and Anseriformes. – *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 325–336.
- Fleming C. A. 1953. Checklist of New Zealand Birds. A. H. and A. W. Reed, Wellington, New Zealand. (по Kennedy, Spencer, 2000).
- Forey P. L., Humphries C. J., Kitching I. L., Scotland R. W., Siebert D. J., Williams D. M., eds. 1992. *Cladistics: a practical course in systematics*. Oxford: Clarendon Press, 124–136. (цит. по: Livezey, 1997c).
- Fürbringer M. 1988. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane*. Amsterdam: T. J. Van Holkema. (цит. по: Livezey, 1997).
- Gadow H. 1891. *Dr. H. G. Bronn’s Klassen und Ordnungen des Thierreichs*, Bd. VI, Abt. IV, Vögel. II. Anatomischer Theil. Leipzig, C. F. Winter. (цит. по: Карташев, 1974).

- Gadow H. 1893. Dr. H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Bd. VI, Abt. IV, Vögel. II. Systematischer Theil. Leipzig: 1–303 (цит. по: Карташев, 1974).
- Gillham E., Gillham B. 1996. Hybrid ducks. A contribution towards an inventory. Hythe Printers Ltd., Hythe, Kent: 1–88.
- Gray A. P. 1958. Bird Hybrids. A check-list with bibliography. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks. (цит. по: Johnsgard P. A., 1960).
- Häckel E. 1866. Generalle Morphologie der Organismen. Berlin. (цит. по: Карташев, 1974).
- Hagey L. R., Schteingart C. D., Ton-Nu H-T., Rossi S. S., Odell D., Hofmann A. F. 1990. β -phocacholic acid in bile; biochemical evidence that the flamingo is related to an ancient goose. – *Condor*, 92: 593–597. (цит. по: Livezey, 1997c).
- Hillis D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. – *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 23–42 (цит. по: Livezey, 1997c).
- Hillis D. M. 1995. Approaches for accessing phylogenetic accuracy. – *Systematic Biology* 44: 3–16. (цит. по: Livezey, 1997c).
- Hughes B., Criado J., Delany S., Gallo-Orsi U., Green A., Grussu M., Perennou C., Torres J. 2000. The status of the North American Ruddy Duck *Oxyura jamaicensis* in the Western Palearctic: toward an Action Plan for eradication. – *TWSGF News*. The bulletin of the Threatened Waterfowl Specialist Group, 12: 26–33.
- Hughes B., Robertson P., 2002. Conservation of the globally threatened White-headed Duck in the face of hybridization with the North American Ruddy Duck. – 23rd International Ornithological Congress. Abstract volume. Beijing: 100.
- Humphrey P. S. 1958a. Classification and systematic position of the eiders. – *Condor*, 60: 129–135.
- Humphrey P. S. 1958b. The trachea of the Hawaiian Goose. – *Condor*, 60: 303–307.
- Huxley T. H. 1867. On the classification of Birds, and on the taxonomie value of the modification of certain of the cranial bones observable in that Class. – *Proc. Zool. Soc., London*. (цит. по: Карташев, 1974).
- Illiger C. 1811. *Prodromus systematis Mammalium et Avium*. Berlin. (цит. по: Карташев, 1974).
- Jacob J., Glaser A. 1975. Chemotaxonomy of Anseriformes. – *Biochem. Syst. Ecol.* 2: 215–220.
- Jacob J. 1977. Die systematische Stellung der Dampfschiffenten (*Tachyeres*) innerhalb der Ordnung Anseriformes. – *J. Ornithol.*, 118 (1): 52–59.
- Jacob J. 1982. Integumentlipide – ihre chemische Structur und ihre Bedeutung als systematisches Merkmal in der Zoologie. – *Funkt. Biol. Med.*, 1: 83–90.
- Johnsgard P. A. 1960a. Hybridization of the Anatidae and its taxonomic implications. – *Condor*, 62: 25–33.
- Johnsgard P. A. 1960b. Classification and evolutionary relationships of the sea ducks. – *Condor*, 62: 426–433.

- Johnsgard P. A. 1961. The taxonomy of the Anatidae – a behavioural analysis. – *Ibis*, 103a: 71–85.
- Johnsgard P. A. 1964. Comparative behavior and relationships of the eiders. – *Condor*, 66: 113–129.
- Johnsgard P. A. 1978. Ducks, Geese, and Swans of the World. Univ. of nebraska Press, Lincoln & London: i–xxii; 1–404.
- Johnsgard P. A. 1979. Order Anseriformes. – Mayr E., Cottrell C. W., eds. Checklist of birds of the world. Vol. 1, 2nd ed. Cambridge, Massachusetts: Museum of Comparative Zoology, 425–506. (цит. по: Livezey, 1997c).
- Johnson K. P., McKinney F., Wilson R., Sorenson M. D. 2000. The evolution of postcopulatory displays in dabbling ducks (Anatini) – a phylogenetic perspective. – *Animal Behav.*, 59 (5): 953–963.
- Johnson K. P., Sorenson M. D. 1998. Comparing molecular evolution in two mitochondrial protein coding genes (cytochrome b and ND2) in the dabbling ducks (tribe: Anatini). – *Mol. Phyl. Evol.*, 10: 82–94. (цит. по: Johnson et al., 1999)
- Kear J., Murton R. K. 1973. The systematic status of the Cape Barren Goose as judged by its photoresponses. – *Wildfowl*, 24: 141–143.
- Kennedy M., Spencer H. G. 2000. Phylogeny, biogeography, and taxonomy of Australian teals. – *Auk*, 117 (1): 154–163.
- Kessler L. G., Avise J. C. 1984. Systematic relationships among waterfowl (Anatidae) inferred from restriction endonuclease analysis of mitochondrial DNA. – *Syst. Zool.*, 33: 370–380.
- Lack D. 1974. Evolution illustrated by waterfowl. Oxford e. a., Blackwell Sci. Publs: 1–99.
- Lamarck J. -B. 1801. *Système des animaux sans vertébrés*. Paris. (цит. по: Рубикон. www.rubicon.ru).
- Linnaeus K. 1735. *Systema Naturae*. (цит. по: Карташев, 1974).
- Livezey B. C. 1986. A phylogenetic analysis of recent Anseriform genera using morphological characters. – *Auk*, 103 (4): 737–754.
- Livezey B. C. 1991. A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (Tribe Anatini) based on comparative morphology. – *Auk*, 108(3): 471–507.
- Livezey B. C. 1995a. Phylogeny and evolutionary ecology of modern seaducks (Anatidae, Mergini). – *Condor*, 97(1): 233–255.
- Livezey B. C. 1995b. Phylogeny and comparative ecology of stiff-tailed ducks (Anatidae, Oxyurini). – *Wilson Bulletin*, 107(2): 214–234.
- Livezey B. C. 1995c. A phylogenetic analysis of the whistling and white-backed ducks (Anatidae, Dendrocygninae) using morphological characters. – *Annals of Carnegie Museum*, 64(1): 65–97.
- Livezey B. C. 1996a. A phylogenetic analysis of modern pochards (Anatidae, Aythyini). – *Auk*, 113(1): 74–93.

- Livezey B. C. 1996b. A phylogenetic analysis of geese and swans (Anseriformes, Anserinae), including selected fossil species. – *Systematic Biology*, 45(4): 415–450.
- Livezey B. C. 1996c. A phylogenetic reassessment of the Tadornine-Anatine divergence (Aves, Anseriformes, Anatidae). – *Annals of Carnegie Museum*, 65(1): 27–88.
- Livezey B. C. 1997a. A phylogenetic analysis of modern sheldgeese and shelducks (Anatidae, Tadornini). – *Ibis*, 139(1): 51–66.
- Livezey B. C. 1997b. A phylogenetic classification of waterfowl (Aves, Anseriformes), including selected fossil species. – *Annals of Carnegie Museum*, 66(4): 457–496.
- Livezey B. C. 1997c. A phylogenetic analysis of basal Anseriformes, the fossil *Presbyornis*, and the interordinal relationships of waterfowl. – *Zoological Journal of the Linnean Society*, 121: 361–428.
- Lorenz K. 1941. Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. – *Journal für Ornithologie* 89: 19–29.
- Lovett L. 2001. Spatial dynamics of the Ruddy Duck and its impact on the White-Headed Duck. – *TWSGF News*. The bulletin of the Threatened Waterfowl Specialist Group, 13: 24–25.
- Maddison W. P., Maddison D. R., 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*, version 3.04. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. (цит. по: Johnson, Sorenson, 1999)
- Madsen C. S., McHugh K. P., de Kloet S. R. 1988. A partial classification of waterfowl (Anatidae) based on single-copy DNA. – *Auk*, 105: 452–459.
- Miyamoto M. M., Fitch W. M. 1995. Testing species phylogenies and phylogenetic methods with congruence. – *Systematic Biology*, 44: 64–76. (цит. по: Livezey, 1997c).
- Murton R. K., Kear J. 1978. Photoperiodism in waterfowl: phasing of breeding cycles and zoogeography. – *J. Zool.*, 186 (2): 243–283.
- Nitzsch Ch. 1840. *System der Pterylographie*. Halle. (цит. по: Карташев, 1974).
- Novikova S. M., Chelomina G. N., Zhuravlev Y. N. 2000. RAPD-PCR analysis of phylogenetic relationships of three species belonging to the genus *Anas*: *A. platyrhynchos* × *A. poecilorhyncha* and *A. strepera* (Aves, Anseriformes): introgressive hybridization or paraphyletic origin of Mallard? – *Proc. Intern. Conf. «Biodiversity and dynamics of ecosystem in North Eurasia»*. V. I: 79–80.
- Olson S. L., Feduccia A. 1980. *Presbyornis* and the origin of the Anseriformes (Aves: Charadriomorphae). – *Smiths. Contrib. Zool.*, vol. 323: 1–24 (цит. по: Livezey, 1997c).
- Omland K. E. 1994. Character congruence between a molecular and morphological phylogeny for dabbling ducks (*Anas*). – *Systematic Biology*, 43(3): 369–386.
- Penny D., Hendy M. D. 1985. The use of tree comparison metrics. – *Systematic Zoology*, 34: 75–82. (цит. по: Johnson, Sorenson, 1999).

- Pierson B. J., Pearce J. M., Talbot S. L., Shields G. F., Scribner K. T. 2000. Molecular genetic status of Aleutian Canada geese from Buldir and the Semidi Islands, Alaska. – *Condor*, 102: 172–180.
- Ray J. 1713. Synopsis Methodica Avium. (цит. по: Карташев, 1974).
- Ruokonen M., Kvist L., Lumme J. 2000. Close relatedness between mitochondrial DNA from seven *Anser* goose species. – *J. Evol. Biol.*, 13: 532–540.
- Salvadori T. 1895. Catalogue of the Chenomorphae (Palamedeae, Phoenicopterii, Anseres), Crypturi and Ratitae in the collection of the British Museum. London: Longmans. (цит. по: Livezey, 1997).
- Schleidt W. M. 1974. The comparative study of behaviour. – *Birds. Brain and Behaviour*. New York e. a., 3–13.
- Scribner K. T., Petersen M. R., Fields R. L., Talbot S. L., Pearce J. M., Chesse R. K. 2001. Sex-biased gene flow in spectacular eiders (Anatidae): inferences from molecular markers with contrasting modes of inheritance. – *Evolution*, 55 (1): 2105–2115.
- Sheldon, F. H.; Bledsoe, A. H. 1993. Avian Molecular Systematics, 1970s to 1990s. – *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24: 243–278.
- Shields G. F. 1990. Analysis of mitochondrial DNA of Pacific black brant (*Branta bernicla nigricans*). – *Auk*, 107: 620–623. (цит. по: Scribner, 2001).
- Shields G. F., Wilson A. C. 1987a. Calibration of mitochondrial DNA evolution in geese. – *J. Mol. Evol.*, 24: 212–217.
- Shields G. F., Wilson A. C. 1987b. Subspecies of the Canada goose (*Branta canadensis*) have distinct mitochondrial DNAs. – *Evolution*, 41: 662–666. (цит. по: Scribner 2001).
- Sibley C. G. 1957. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. – *Condor*, 59: 166–191.
- Sibley C. G. 1960. The electrophoretic patterns of avian egg-white proteins as taxonomic characters. – *Ibis*, 102: 215–284.
- Sibley C. G. 1990. Phylogeny and Classification of Birds: A Study in Molecular Evolution. – Yale University Press, New Haven, Connecticut, xxiii + 976 pp.
- Sibley C. G., Ahlquist J. E. 1972. A comparative study of the egg white proteins of non-passerine birds. – *Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.*, 39: 1–276.
- Sibley C. G., Ahlquist J. E., Monroe B. L., Jr. 1988. A classification of the living birds of the world based on DNA–DNA hybridization studies. – *Auk*, 105: 409–423.
- Sibley C. G., Monroe B. L., Jr. 1990. Distribution and Taxonomy of Birds of the World. – Yale University Press, New Haven, Connecticut, xxiv + 1111 pp.
- Sraml M., Christidis L., Eastal S., Horn P., Collet C. 1996. Molecular relationships within Australasian waterfowl (Anseriformes). – *Australian Journal of Zoology*, 44(1): 47–58.
- Stresemann E. 1927–1934. Aves. Kükenthal Handbuch der Zoologie. Krumbach, Berlin und Leipzig. Bd. VII, Hf. 2: 728–853 (цит. по: Карташев, 1974).

- Stresemann E. 1951. The status of avian systematics and its unsolved problems. – *Auk*, 76(3): 269–280. (цит. по: Карташев, 1974).
- Swofford D. L. 1997. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using parsimony, version 4.0. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts. (цит. по: Johnson, Sorenson, 1999).
- Tuohy J. M., McHugh K. P., de Kloet S. R. 1992. Systematic relationships among some Anatini as derived from restriction-endonuclease analysis of a repeated DNA component. – *Auk*, 109: 465–473.
- Tyler C. 1964. A study of egg shells of the Anatidae. – *Proc. Zool. Soc. London*, 142: 547–583.
- Van Wagner C. E., Baker A. J. 1990. Association between mitochondrial DNA and morphological evolution in Canada geese. – *J. Mol. Evol.* 31: 373–382. (цит. по: Scribner, 2001).
- Verheyen R. 1961. A new classification for the Non-Passerine Birds of the World. – Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Bulletin. T. XXXVII, N 27, Bruxelles: 1–36 (цит. по: Карташев, 1974).
- Veselovsky Z. 1975. Comparative ethology in the order Anseriformes. – *Activ. nerv. super.*, 17(1): 70–71.
- Wetmore A. 1930. A systematic classification for the birds of the world. – *Proc. U. S. Nat. Mus.*, vol. 76, art. 24: 1–8. (цит. по: Карташев, 1974).
- Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world. – Smithsonian Miscellaneous Collections, Washington, 139 (11): 1–37. (цит. по: Карташев, 1974).
- Woolfenden G. E. 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. – *Bull. Florida State Mus.*, 6(1): 1–129. (цит. по: Johnsgard, 1964).
- Yamashina Y. 1952. Classification of the Anatidae based on cytogenetics. – *Pap. Coord. Comm. Res. Gen.*, 3: 1–24.
- Zimmer R., Erdtmann B., Thomas W. K., Quinn T. W. 1994. Phylogenetic analysis of the *Coscoroba coscoroba* using mitochondrial srRNA gene sequences. – *Mol. Phylogen. Evol.*, 3(2): 85–91.

HISTORY OF PHYLOGENETIC AND TAXONOMIC STUDIES OF ANSERIFORMES

A. B. Popovkina, N. D. Poyarkov

Moscow State University, Moscow, Russia

SUMMARY

The history of natural sciences dates back to Aristotelis. M. Fürbringer was the author of the first phylogenetic system of the Aves Class (Fig. 1). H. Gadow worked almost in parallel with him and proposed his own classification with the order Anseriformes including two suborders: Palamedeae and Anseres. It was the most widespread classification in the first third of the 20th century.

In the first half of the 20th century, the most noteworthy Anatidae classification was compiled by Jean Delacour and Ernst Mayr (Delacour, Mayr, 1945a). They used maximal number of characters, paying particular attention to the tarsus scaling pattern, down and feather coloration, the number of seasonal molts, and the structure and shape of trachea. These authors were the first to use “tribe” classification unit – a group of related genera within a subfamily. Such units appeared to be very convenient and are still in use (Fig. 2). According Delacour and Mayr (1945a), Anserinae was divided into two tribes: Anserini (geese and swans) and Dendrocygnini (whistling ducks). *Chen*, *Cygnopsis*, *Eulabeia*, and *Philacte* were all combined into *Anser*, whereas brants comprised the *Branta* genus. Anatinae consisted of seven tribes: (1) Tadornini with *Cereopsis*, *Tachyeres*, and *Tadorna* (*Casarca* + *Pseudotadorna*); (2) Anatini with *Stictonetta* and *Anas*, the latter including former *Mareca*, *Spatula*, *Chaulelasmus*, *Nesonetta*, and *Salvadorina* and excluding *Amazonetta* (transferred to Cairini) and *Lophonetta* (transferred to Tadornini); (3) Aythyini with *Netta* and *Aythya*; (4) Cairini with *Anseranas*, *Amazonetta*, *Cairina*, and *Chenonetta*; (5) Mergini with *Mergus*, *Bucephala*, *Histrionicus*, *Clangula*, *Melanitta*, and *Somateria*; (6) Oxyurini; and (7) Merganettini with *Merganetta*.

Specific features of some genera prevent for putting them into a particular tribe. Delacour and Mayr called such genera “aberrant” (*Cereopsis* and *Tachyeres* in Tadornini, *Hymenolaimus*, *Malacorhynchus*, *Rhodonessa*, and *Stictonetta* in Anatini, *Anseranas* in Cairini, and *Thalassornis* and *Heteronetta* in Oxyurini). Transfer of *Anseranas* from a separate subfamily into Cairini seems most peculiar.

In 1941 Anatidae classification based mostly on the behavioural and vocalization pattern was published by K. Lorenz (Lorenz, 1941). He stated that instinctive movements have taxonomic value and the order of species in the groups differs from linear (Fig. 3). His successors proceeded with the search for ethological traits most adequate for phylogenetic analysis. For example, flexible foraging behaviour appeared to be less valuable for these purposes, while evolutionary development of the comfort movements is very slow and, hence, they are more convenient.

P. Johnsgard made a number of changes in classification by J. Delacour and E. Mayr (Johnsgard, 1961); his own system, however, was altered by himself several times. He reassigned *Anseranas* its own subfamily Anseranatinae, put *Cereopsis* and *Stictonetta* into Cereopsini and Stictonettini, respectively, and transferred *Thalassornis* from Oxyurini to Dendrocygnini (Fig. 4).

Studies of hybridization and its phylogenetic application were based on the following idea: the more fertile hybrids between species are known, the closer are the species to each other. A great number of the known hybrids indicates evolutionary proximity of all Anatidae members and proves monophyletic origin of the group. P. Johnsgard compiled the diagrams of hybridization within Anatidae family (Johnsgard, 1960a; Fig. 5), which suggest that (1) Cairini should be placed

between Tadornini and Anatini rather than between Aythyini and Mergini as it was previously accepted (Delacour, Mayr, 1945a); (2) Dendrocygnini is an isolated group, whereas Anserini is relatively close to Anatini; and (3) Oxyurini is also isolated.

Large-scale studies by B. Livezey deserve particular attention. In 1986, he used 120 morphological characteristics for phylogenetic analysis of Anseriformes (Livezey, 1986) and drew the following conclusions (Fig. 6): the order includes two suborders (Anhimae и Anseres). The latter is divided into two families: Anseranatidae and Anatidae with 7 subfamilies: Dendrocygnae, Thalassorninae, Anserinae, Stictonettinae, Plectropterinae, Tadorninae, and Anatinae. Four subfamilies are monotypic, while a number of tribes are distinguished within the remaining three of them: Anserini and Cygnini in Anserinae; Sarkidiornini and Tadornini in Tadorninae; and Anatini, Aythyini, Mergini and Oxyurini in Anatinae. Since then, B. Livezey have carried out detailed investigations of phylogenetic relationships within the tribes (B. Livezey, 1991; 1995a; 1995b; 1995c; 1996a; 1996b; 1997a). In 1997 he summarised his results and compiled classification of the order (175 recent species and 30 extinct forms). Anseriformes was divided into Anhimae and Anseres suborders; the latter had two superfamilies (Anseranatoidea and Anatoidea) and five families (Anhimidae, Anseranatidae, Presbyornithidae (extinct), Cnemtorinthidae (extinct) and Anatidae). Anatidae includes six subfamilies: Dendrocygnae (2 tribes and 2 genera), Dendrochenninae (2 genera), Anserinae (4 tribes and 9 genera), Stictonettinae (1 genus), Tadorninae (4 tribes and 15 genera) and Anatinae (5 tribes and 31 genera).

Since the second half of the 20th century, the progress in phylogenetic studies has been promoted by the development of experimental methods. Statistical procedures and computer programmes were developed and improved for these studies (Cavalli-Sforza, Edwards, 1967; Penny, Hendy, 1985; Forey et al., 1992; Maddison, Maddison, 1992; Swofford, 1997 and others).

Anseriformes have been classified on the basis of cytogenetic (Yamashina, 1952) and serology (Cotter, 1957) data. Peculiarities of the egg shell (Tyler, 1964), egg-white protein composition (McCabe, Detsch, 1952; Sibley, 1960; Sibley, Ahlquist, 1972), feather proteins (Brush, 1976), and waxes of uropygial gland (Jacob, Glaser, 1975) were also used for Anseriform classification.

Recent decades are characterised by wide application of molecular methods (molecular cloning, DNA sequence analysis, RAPD-PCR analysis, etc.) in animal taxonomy, including waterfowl systematics (Kessler, Avise, 1984; Madsen et al., 1988; Sibley et al., 1988; Sibley, 1990; Sibley, Monroe, 1990; Tuohy et al., 1992 and others).

Importance of comparability of different character sets (e. g., molecular and morphological) used in phylogenetic reconstructions were emphasized by many experts (Hillis, 1987; 1995; Bledsoe, Raikow, 1990; Miyamoto, Fitch, 1995 and others).

The rate of DNA divergence in different Anseriform species was determined (Shields, Wilson, 1987a).

Many recent studies were devoted to the analysis of microevolution processes involving subspecies and populations (Shields, Wilson, 1987b; Cooke et al., 1988; Van Wagner, Baker, 1990; Shields, 1990; Pierson et al., 2000, and others). Phylogenetic relationships among particular groups of genera and species are still under study (Zimmer et al., 1994; Sraml et al., 1996; Johnson, Sorenson, 1998; Kennedy, Spencer, 2000; Novikova et al., 2000; Ruokonen et al., 2000 and others).

General layout of Anseriform classification and their position relative to other bird orders seem to be thoroughly elaborated. However, some items are still disputable and the origin and phylogeny of particular taxa are still vague. Special attention should be paid to the problems of geographic origin and further distribution of the species and higher taxa, as well as for reconstruction of prerequisites and conditions for their adaptive radiation.

Контактный адрес: 119992, Москва, МГУ, биологический факультет, кафедра зоологии позвоночных
Contact address: Dept. Vertebrate Zoology, Biological Faculty, Moscow State University, Moscow 119899 Russia
nastya@soil.msu.ru