

УДК 587.83:575.852113:593.194:593.312:593.8:593.46

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА РЕГРЕССА В ЭВОЛЮЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

© 2002 г. В. В. Алёшин, Н. Б. Петров

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского

119992 Москва

e-mail: petr@bioevol.genebee.msu.su

Поступила в редакцию 26.05.2001 г.

Молекулярные признаки позволяют строить филогенетическое дерево независимо от морфологических признаков. Это дает возможность рассматривать эволюцию последних вне рамок априорных гипотез о закономерностях морфологической эволюции и независимо от наличия и интерпретации палеонтологических находок. Кладистический анализ элементов вторичной структуры вариабельных областей V7 и V2 в 18S рРНК при использовании различных одноклеточных в качестве набора "внешних групп" свидетельствует, что Bilateria + Cnidaria монофилетичны, гребневики и губки представляют более ранние ответвления Metazoa, *Trichoplax* (Placozoa) - форма, родственная Cnidaria, а Rhombozoa, Orthonectida и Muxozoa - производные от Bilateria формы. Морфологическая редукция с потерей любых органов и тканей происходила неоднократно в ранней эволюции многоклеточных, как и в последующей эволюции Bilateria, в том числе у свободноживущих (не паразитических) видов. Ей подвержены как поздние, так и ранние стадии эмбрионального развития и дифференцировки. Предложены два альтернативных сценария морфологической дегенерации *Trichoplax* и способ выбора между ними. Указано на сходство гребневиков (*Stenophora*) и известковых губок (*Calcarea*) в эмбриональном развитии, состоящие в меридиональном или косом расположении третьей борозды дробления яйцеклетки, которое можно интерпретировать в пользу их родства.

Все существующие ныне и когда-либо возникшие на Земле формы – это победители в борьбе за существование. Способность любого изменения распространиться в популяции, стать достоянием вида или таксона более высокого ранга зависит от того, насколько оно повышает успех обладателя в выживании, размножении и расселении. С морфологической точки зрения изменения, обеспечившие биологический прогресс обладателю (или, по крайней мере, не мешающие ему), могут состоять как в усложнении, так и в упрощении многих или некоторых органов или структур (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1940). Для синтетической теории эволюции и морфологический прогресс, и регресс – не более чем частные случаи изменения, повышающего (или не уменьшающего) приспособленность в фишеровском смысле (Суходолец, 1996), и для объяснения прогрессивного развития предлагают специальные дополнительные генетические механизмы (Суходолец, 1996). Совсем другая роль отведена прогрессу в сравнительной анатомии. Как правило, морфологический ряд ориентируют в направлении прогрессивного усложнения, если отсутствуют прямые палеонтологические или иные веские аргументы для нисходящей или дивергентной ориентации ряда. Однако чем выше таксономиче-

ский уровень членов ряда, тем меньше надежды найти или распознать, даже если оно найдено, древнейшее состояние. Наши знания об эволюции типов и классов представляют собой не прямые палеонтологические свидетельства, а реконструкции, в основе которых наряду с другими аксиомами лежит гипотеза о прогрессивном развитии (Беклемишев В.Н., 1994, с. 89). "Для перехода... к филогенетическому дереву ось примитивности приравнивается к оси времени. Именно такая процедура всеми и применяется" (Беклемишев К.В., 1982, с. 61). Таким образом, проблема ориентации морфологического ряда (в том числе и прогрессивная) не может быть решена в общем случае сравнительной анатомией. Как любая аксиома не может быть проверена в рамках построенной на ее основании теории, так и гипотеза о прогрессе не может быть проверена в рамках сравнительной анатомии. Поскольку нет надежных критериев ориентации морфологических рядов, степень гипотетичности современных представлений об эволюции намного больше, чем кажется стороннему наблюдателю. Это подтверждается происходящей в последние годы ревизией филогенетических отношений крупных групп и распространением нетрадиционных гипотез об их эволюции

(таких, как концепции Lophotrochozoa, Ecdysozoa, Ambulacraria, и др.).

Известный способ проверки базовых концепций (аксиом) состоит в решении задачи с помощью альтернативной аксиоматики и последующего сопоставления результатов. Аксиоматика современной филогенетики далека от традиционной. Например, главный способ ориентации морфологического ряда в кладистике основывается не на сложности, а на состоянии признака во внешней группе (Павлинов, 1990). Построение филогенетического дерева по молекулярным признакам вообще обходится без апелляции к сравнительно-анатомическому материалу (Алешин и др., 1995; Антонов, 1999). Более того, алгоритмы многих программ, используемых для построения дерева по молекулярным признакам, базируются на гипотезе "молекулярных часов", не связанной ни с гипотезой о прогрессивности эволюции, ни с кладистической аксиоматикой. По этой причине даже тривиальные заключения кладистики и молекулярной филогенетики не лишены интереса. Скажем, вывод о монофилии вторичноротых животных не блещет новизной, но может использоваться для оценки как традиционных филогенетических гипотез, так и моделей морфологической эволюции без логического круга в рассуждениях, поскольку основан на порядке мономеров в генах рибосомной РНК, субъединицы I цитохромоксидазы или других, не имеющих никакого отношения к любым морфологическим и эмбриологическим признакам вторичноротых, будь то судьба бластопора, тип дробления, характер расчленения и способ образования целома, форма личиночных ресничных полосок и направление создаваемых ими водных потоков, судьба аборального органа, устройство центральной нервной системы.

В исследовании отношений между типами и классами молекулярные признаки часто оказываются единственно надежными филогенетическими маркерами. Разные типы, т.е. разные морфологические сущности, имеют очень мало общих анатомических признаков. Гомология почти любых одноименных структур у представителей разных типов спорна, будь то голова, целома, нефридии, рот, мозг, спинная или брюшная стороны тела и т.д., если для установления гомологии использовать традиционный материал сравнительной анатомии и эмбриологии (Беклемишев В.Н., 1964; Беклемишев К.В., 1974). Когда же удается сконструировать морфологический ряд, его невозможно ориентировать по правилам кладистики, поскольку внешняя группа для многоклеточных животных — одноклеточные, в которой не определено состояние признаков анатомии. Для молекулярных признаков проблема нехватки кажется не такой острой: у любых эвкариот, в том числе одноклеточных, есть тысячи гомологичных генов. Причем несколько сотен этих генов

имеют бесспорные бактериальные гомологи, так что проблема адекватной внешней группы тоже не кажется неразрешимой. Поскольку молекулярных признаков много, они становятся основным источником фактического материала для обоснования филогенетических гипотез и генерации новых филогенетических идей. Это обеспечивает устойчивый экспоненциальный рост числа работ по молекулярной филогенетике в последнее десятилетие (Pagel, 1999), чему в немалой степени способствуют разработка и удешевление стандартных процедур получения и обработки молекулярных данных. Производственные мощности, созданные для реализации программ секвенирования целых геномов, не будут свернуты.

Можно прогнозировать, что вскоре единственным признаваемым способом филогенетического анализа рецентных форм станет исследование их молекулярных признаков. Через несколько десятилетий это утвердится в зоологии и ботанике, как сейчас уже случилось в микробиологии. Вскоре будут получены молекулярные данные, позволяющие сравнивать многие таксоны по нескольким генам. Пока наиболее обширные сведения, относящиеся к тысячам видов, собраны только для одного гена — малой рибосомной РНК (18S, или SSU, или 16S-подобной рРНК). Ген 18S рРНК при отдаленных сравнениях поставяет несколько сотен информативных признаков. Этого недостаточно, чтобы отметить каждый акт дивергенции, но некоторые монофилетические группы по этим данным могут быть установлены с достаточной надежностью. С 2000 г. выборка генов 18S рРНК охватывает (с разной представительностью) все типы многоклеточных животных (за исключением лорицифер и *Lobatocerebrida*), и выводы из "рибосомной" филогении активно обсуждаются (Adoutte et al., 2000; Conway Morris, 1998; Garey, Schmidt-Rhaesa, 1998; Giribet et al., 2000; Peterson, Eernisse, 2001; Zrzavý et al., 1998).

В этом обзоре рассмотрены некоторые группы исключительно просто устроенных многоклеточных (Rhombzoa, Orthonectida, Placozoa), которые еще недавно казались первично-примитивными Metazoa (Малахов, 1990), и Мухозоа, до недавнего времени считавшиеся своеобразными протистами (Кусакин, Дроздов, 1998), однако в результате сравнения генов 18S рРНК эти организмы признаны производными Bilateria или Cnidaria. Это уже дает веское основание для представления их эволюции как регрессивной. Как было указано выше, сравнительная анатомия не располагает критериями, чтобы выбрать между двумя альтернативными возможностями: исходно ли примитивны Rhombzoa, Orthonectida, Placozoa, сохранили ли они свою простоту от общих с "высшими" многоклеточными предков, или же вторично упростились (Серавин, 1999).

Несмотря на успехи в трактовке некоторых за- годочных групп, филогения Metazoa требует даль- нейших исследований, поскольку порядок отделе- ния наиболее ранних клад в Metazoa остается небес- спорным. Хотя сестринские отношения Bilateria или Cnidaria при использовании "рибосомной" фи- логении отмечаются постоянно, они имеют обыч- но невысокие уровни статистической поддержки (Collins, 1998; Kim et al., 1999; Borchellini et al., 2000; Medina et al., 2001), почему могут быть по- ставлены под сомнение по формальному признаку. Было бы полезным наглядно представить, какие конкретные молекулярные структуры в генах 18S рРНК стоят за процентами "бутстрэп-поддержки" и являются реальными синапоморфиями Bilateria и Cnidaria, "Mesozoa" и Bilateria, Muxozoa и Bilateria или Cnidaria. Очевидна также необходимость ревизии в свете недавно предложенной филогении морфологических и эмбриологических признаков многоклеточных, которые ранее использовали в попытках установить состав и отношения наиболее древних их клад. Как суммировано ниже, совокупные данные по филогенезу, выведенному на основании анализа молекулярных признаков гена 18S рРНК (в том числе элементов вторичной структуры), и ревизия морфологических признаков свидетельствуют о многократном системном регрессе в эволюции Metazoa.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ "НИЗШИХ" МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

В учебниках зоологии таксономический состав низших многоклеточных не дискутируется (До- гель, 1981). К ним относят так называемых "дву- слойных" животных ("Diploblastica"): губок, греб- невиков, кишечнополостных, а также нередко "Mesozoa" в составе Orthonectida и Rhombozoa. "Двуслойные" конструктивно проще "трехслой- ных", их тело составлено из менее разнообразных клеток, отдельные их органы не достигают слож- ности, которую можно обнаружить у "трехслой- ных"; по ним, как моделям, были в XIX в. состав- лены образы гипотетических предков многокле- точных – Гастреи и Фагоцителлы (Haesckel, 1874; Metschnikoff, 1886). Многие билатерально-симме- тричные животные в своем эмбриональном или личиночном развитии, до формирования двусто- ронней симметрии, проходят радиальные гастре- еподобные либо фагоцителлоподобные стадии. Наконец, у гребневиков и губок клеточные пласты менее интегрированы, у них нет некоторых типов межклеточных контактов, а эпителиоподобный пласт губок может собираться в эксперименте из отдельных клеток после его дезагрегации, к чему не способны эпителиальные клетки остальных животных. Малую интеграцию губок, отсутствие у них нервной системы, улавливание пищи, как пра- вило, отдельными клетками рассматривают как

примитивные признаки, наследие колониального происхождения Metazoa. Однако в контексте но- вых филогенетических наблюдений, излагаемых ниже, такая аргументация недостаточна, посколь- ку не обоснована реальная эволюционная первич- ность признаков конструктивной примитивности губок, гребневиков и кишечнополостных.

Согласно анализу первичной структуры генов 18S рРНК, многоклеточные животные монофиле- тичны, т.е. не существует рецентных одноклеточ- ных, которые состояли бы в более тесном родстве с одним из субтаксонов Metazoa. Например, во- ротничковые жгутиконосцы родственны губкам в такой же степени, как и билатерально-симмет- ричным животным (Wainright et al., 1993; Medina et al., 2001). Наиболее ранние ветви филогенети- ческого дерева многоклеточных ведут к губкам и гребневикам (Wainright et al., 1993; Владыченская и др., 1995; Siddall et al., 1995; Cavalier-Smith et al., 1996; Collins, 1998; Kim et al., 1999), хотя такой поря- док ветвления не имеет надежной статистической поддержки. В связи с этим интересны дополнитель- ные свидетельства в его пользу из анализа моделей вторичной структуры 18S рРНК. Предсказанная вторичная структура области V7 18S рРНК гребне- виков (рис. 1) в существенных чертах не отлича- ется от таковой внешних групп (в качестве при- мера которых приведены дрожжи *Saccharomyces cerevisiae* и соя *Glycine max*). В то же время Bilate- ria и Cnidaria похожи между собой по вторичной структуре области V7 и приобрели в ней по два отличия от внешних групп (рис. 1, справа). Эти отличия представляют собой две их синапомор- фии (которые, как можно предполагать, унасле- дованы ими от ближайшего общего предка):

1) зафиксировалась делеция (или делеции) двух нуклеотидных остатков в 3'-ветви спирали 42 (в результате общая длина спирали сократилась с 6 до 4-5 пар, а ставшие свободными остатки 5'-ветви образовали одноцепочечный мостик между спи- ралями 42 и 43);

2) сократилась предсказанная длина спирали 44 вследствие нуклеотидных замен, нарушивших комплементарность ее ветвей в базальной части шпильки 44.

Укладки рРНК на рис. 1 представляют собой модели; в нативной рибосоме вследствие влияния других ее компонентов некоторые из изображен- ных связей могут отсутствовать или же, напротив, образоваться некоторые не предусмотренные, не уотсон-криковские связи между нуклеотидами. В природной рибосоме вторичная структура участков V7, например *Anemonia* и *Homo*, может оказаться как более, так и менее похожей, чем на рис. 1. Однако, как легко убедиться, последовательности, характерные для внешних групп и Stenophora, с одной стороны, и для Cnidaria и Bilateria, с другой стороны, при любых вариациях укладки

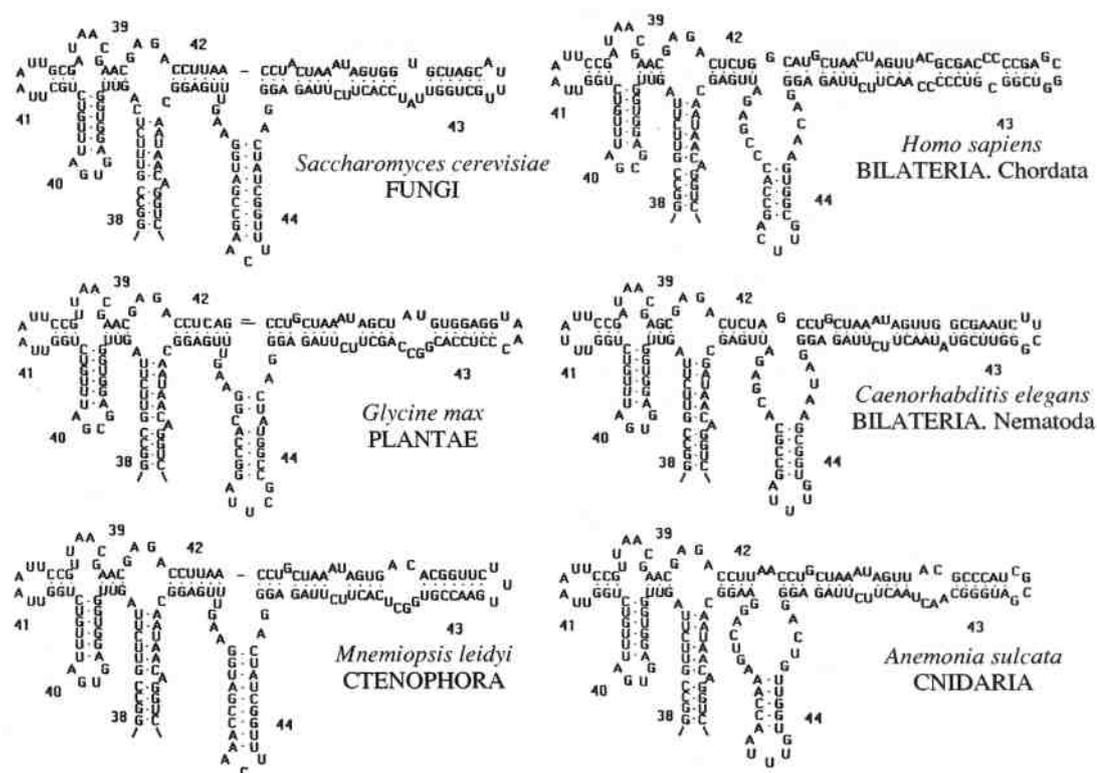


Рис. 1. Вероятная вторичная структура области V7 в 18S рРНК представителей Metazoa и внешних групп. Цифрами обозначены номера спиралей. В тексте обсуждается структура спиралей 42 и 44 и изменения в них.

невозможно свернуть одинаковым образом. Дополнительно это вопрос будет еще рассмотрен в разделе о V7 *Trichoplax*. Указанные признаки как плезиоморфного (исходного) состояния среди внешних групп (включая обширный набор протистов, губок и Stenophora), так и апоморфного (измененного) состояния в кладе Bilateria + Cnidaria, достаточно постоянны. Среди более чем 1000 последовательностей 18S рРНК Bilateria спираль 42 из 6 нуклеотидных пар вероятно только в 18S рРНК голоротых мшанок Gymnolaemata и ракообразных *Hutchinsoniella macracantha* (Sphalaricida) и *Derocheilocaris typicus* (Mystacocarida) (номера L81935 и L81937 в GenBank). Все изученные гребневники и губки плезиоморфны и подобны растениям, грибам, протистам по вторичной структуре области V7. Таким образом, тесная филогенетическая связь Bilateria с гребневниками более не предполагается, если не допускать конвергентного характера молекулярных синапоморфий Cnidaria и Bilateria. Соответственно теории происхождения Polyclada Ланга (Lang, 1881) и Deuterostomia Нильсена (Nielsen, 1995; Nielsen et al., 1996) от гребневников теряют если не морфологическое, то филогенетическое содержание. Предполагаемая монофилия Bilateria и Cnidaria заставляет исключить последних из состава "низших" Metazoa. В самом деле, если мы запишем Cnidaria в "низшие"

Metazoa, а Bilateria на запишем, то разъединим монофилетический таксон в нарушение обыкновенного мнения, что таксоны должны быть монофилетичны. А если запишем и Cnidaria, и Bilateria, то никаких иных Metazoa, кроме "низших", не останется.

Многие особенности гребневников, которые рассматривали ранее как прогрессивные осложнения в ряду Cnidaria → Stenophora → Bilateria, теперь логично рассматривать как плезиоморфии. Соответствующие структуры или признаки у кишечнополостных исчезли, редуцировались или сохранились только на личиночной стадии. К усложняющим организацию гребневников по сравнению с Cnidaria, но тем не менее плезиоморфным признакам следует отнести аборальный чувствующий орган, снабженные мускулатурой щупальца, гонодукты, более сложное расчленение гастроваскулярной системы (с последовательным ответвлением вдоль орально-аборальной оси трех групп боковых каналов – "периферического фагоцитобласта"), изолированную от эпителия мышечную обкладку гастроваскулярных каналов (например, осевой системы у *Mertensia ovum* (Mortensen, 1912)), наличие мультицилиарных клеток, ацетилхолинэргических синапсов и, может быть, "стереотипическое" дробление, в котором инвариантное расположение бластомеров с известным перспективным

значением сочетается с элементами межклеточно-го взаимодействия (Martindale, Henry, 1999).

Поскольку "двуслойные" животные полифилетичны, нет оснований приписывать общему предку Metazoa свойства кишечнополостных – всего лишь одной и не самой ранней ветви многоклеточных. Например, общий предок Metazoa мог иметь вовсе не радиальную симметрию (Martindale, Henry, 1999; Dewel, 2000). Таким образом, решаемая многими теориями происхождения Bilateria задача создания двусторонней симметрии из радиальной, возможно, изначально поставлена некорректно.

Пока не установлено с нужной степенью надежности, какая из групп, губки или гребневники, представляет собой самое раннее ответвление филогенетического дерева многоклеточных. К настоящему времени определены нуклеотидные последовательности очень немногих генов губок и гребневников. В пределах же гена 18S рРНК могло не сохраниться надежных индикаторов начальной дивергенции Metazoa, подобных синапоморфиям клады Bilateria + Cnidaria в спиралях 42 и 44. На основании первичной структуры гена 18S рРНК разными авторами были предложены почти все мыслимые, противоречащие друг другу филогенетические гипотезы: неразрешимая начальная трихотомия Metazoa (Wainright et al., 1993); базальное отделение губок и соответственно монофилия всех животных с нервной системой (Cavalier-Smith et al., 1996; Medina et al., 2001); парафилия губок (Borchiellini et al., 2000); сестринские отношения известковых губок (Calcarea) и "Eumetazoa" (в составе Stenophora + Cnidaria + Bilateria) (Cavalier-Smith et al., 1996; Borchiellini et al., 2000; Medina et al., 2001).

Если базальное положение губок согласуется с устоявшимся образом предка многоклеточных в виде колонии воротничковых жгутиконосцев (Иванов, 1968), то сходство 18S рРНК Stenophora и Calcarea, отмечаемое во многих работах, ставит под сомнение исходную примитивность губок. В связи с этим необходимо отнестись с большим вниманием к чертам сходства Calcarea и Stenophora. Их объединяет по крайней мере одна уникальная черта в эмбриональном развитии. В дробящемся яйце Calcarea третье деление происходит в меридиональном направлении, а не экваториальном, как обычно, и в результате формируется плоская розетка из 8 бластомеров; сходным образом третья борозда дробления у Stenophora проходит наклонно, в результате формируется изогнутая пластинка из 8 бластомеров (Иванова-Казас, 1975). В остальных случаях восьмилучевого дробления, нередкого у вторичноротых и некоторых других животных, восьмилучевая симметрия зародыша возникает после четвертого деления, на стадии 16 клеток, а восьмиклеточной пластинки не бывает. Меридиональная ориентация

третьей борозды дробления кажется синапоморфией Stenophora и Calcarea.

Тем не менее нельзя исключить и симплезиоморфный характер этого признака как остатка табличной палинтомии, свойственной зеленым водорослям и постулированной для колониальных предков Metazoa (Захваткин, 1949). Необычный вырезающийся характер борозд дробления (как и первых трех или четырех борозд гидроидных) внешне напоминает деление клеток жгутиконосцев. При такой трактовке 8-клеточная розетка представляет собой черту древнейших Metazoa, еще не выработавших трехмерное дробление яйцеклеток, и сохранившуюся только у известковых губок и гребневников, что указывает всего лишь на примитивность эмбриогенезов последних и не свидетельствует об их монофилии. Табличная палинтомия оказывается причиной последующей экскурвации губок (Захваткин, 1949, с. 255) и аналогов экскурвации в развитии гребневников и гидроидов. Еще одним наследием предкового онтогенеза могут быть сложные клеточные движения в эмбриональном развитии губок. Было выдвинуто предположение, что у предков Metazoa существовал сложный жизненный цикл с сидячей и расселительной стадиями (Захваткин, 1949). Тогда специфические клеточные движения, например "псевдогаструляция", могут быть остатком морфогенетического пути для более сложно устроенной, ныне утраченной расселительной стадии. По крайней мере редуцированный набор гомеотических генов Нох, ответственных у Bilateria за выработку передне-задней оси в эмбриогенезе, у губок имеется (Degnan et al., 1995), хотя их функциональная роль у губок не известна.

Примитивной особенностью губок считается отсутствие у них септированных (septate), плотных (tight) и щелевых межклеточных контактов в клеточных пластах. Однако это отсутствие может быть вторично, потому что в действительности септированные контакты описаны между самыми разными клетками губок: образующими оболочку геммул у пресноводных губок (De Vos, 1977); склероцитами, откладывающими кальцит у известковых губок (Ledger, 1975); хоаноцитами, откладывающими коллаген (Green, Bergquist, 1979). Если к сходству геометрии дробления Calcarea и Stenophora будут добавлены более надежные черты их молекулярного сходства, современную организацию губок надо будет признать результатом системного упрощения.

С другой стороны, некоторые особенности и в развитии гребневников очень трудно вывести из онтогенеза Bilateria. Как произошли эти уникальные особенности Stenophora? Не исключено, что они, как и жизненный цикл губок, представляют собой осколки онтогенеза низших Metazoa. Так, обращение полярности макромеров после третьего

деления в развитии гребневиков можно трактовать как замещение экскурвации, сдвинутое на стадию восьми бластомеров. Присущее некоторым гребневикам половое размножение на личиночной стадии с последующей редукцией гонад и повторным их развитием (диссогонию) трудно объяснить иначе, как остаток некогда существовавшего у предков гребневиков метагенетического цикла. В таком случае современный жизненный цикл гребневиков претерпел существенное упрощение, и этих животных, не имеющих сидячей фазы, можно рассматривать как "антигубок".

Постепенно накапливающиеся разнообразные косвенные данные в пользу значительной сложности ближайшего общего предка современных многоклеточных заставляют с большим сомнением относиться к идее первичности конструктивной простоты губок, гребневиков и кишечнополостных, которые теперь кажутся вторично упрощившимися животными. Это делает конструктивную простоту недостаточным аргументом в пользу отнесения таксонов к "низшим многоклеточным", а также заставляет пересматривать модели эволюции основных линий Metazoa и искать новые интерпретации их проморфологии. Возрождены старинные, известные из античности и эпохи просвещения идеи о происхождении животных путем соединения отдельных органов. В нынешнем изложении это звучит как интеграция колонии предка, составленной из многоклеточных (а не одноклеточных) модулей, и развитие органов из метаморфозированных зооидов. Происхождение из зооида приписывается либо отдельным частям (рту Deuterostomia (Lacalli, 1997)), либо распространяется на всю организацию Bilateria и Stenophora (Dewel, 2000), причем последняя концепция отличается детальной разработкой. В качестве главного способа проверки выдвинутых гипотез авторы называют изучение паттерна экспрессии гомеотических генов в различных таксонах. Аргументом в пользу гомологии рта и ануса (и их общей гомологии рту первичного зооида) было бы использование гомологичных генов для формирования blastopora (ануса) и рта. Хотя у позвоночных такого единства в использовании гомеотических генов для формирования рта и ануса нет, оно, по мнению Лакалли, утрачено вторично (Lacalli, 1997) и может быть обнаружено у иных Deuterostomia. Аналогично для прояснения исходной проморфологии Cnidaria, по Дэвел (Dewel, 2000), требуется исследование работы морфогенетических генов в формировании предположительно наиболее примитивного состояния для типа – билатерально-симметричных колоний кишечнополостных (как морские перья).

В рамках развиваемых идей находят естественное объяснение некоторые особенности гомеотических генов, управляющих планом строения многоклеточного, таких, как семейства Нох.

Свойственная им модульная, метамерная организация в составе хромосом (Finnerty, Martindale, 1998) могла возникнуть на основе дубликации и смены функции генов, изначально приспособленных для решения задачи формирования многочисленных однородных частей – зооидов в составе колоний предковых многоклеточных, где эти гены включали онтогенетическую программу развития зооида (Voero et al., 1998). Впоследствии, со специализацией зооидов и превращением их в сериально гомологичные части и органы Bilateria, включение программы развития органов и метамер в онтогенезе осуществляется теми же генами, но тоже специализировавшимися, как и зооиды (Voero et al., 1998). Таким образом, множество гомеотических генов в геноме образует семейство паралогов в смысле Фитча (Fitch, 1970), гомологичных друг другу подобно различным по номеру метамерам. Интеграция колонии связана не только с усложнением ее организации как целого, но также с потерей индивидуальности, редукцией отдельных органов-зооидов, самостоятельная независимая жизнь которых в прошлом предполагается этими гипотетическими сценариями.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ *TRICHOPLAX* ПУТЕМ РЕГРЕССА

После разочарования во всех модных в прошлом "живых предках" Metazoa *Trichoplax* использовались как последнюю "живую модель" происхождения многоклеточных животных. Детальные исследования ультраструктуры этого животного подтвердили, что оно лишено каких-либо органов, не имеет нервных, мышечных, рецепторных клеток (Иванов и др., 1980, 1982). Однако анализ структуры гена 18S рРНК не подтвердил гипотезы об особенно раннем отделении ветви *Trichoplax* на дереве многоклеточных животных. Более ранние ветви Metazoa ведут к губкам и гребневикам, тогда как *Trichoplax* обычно группируется со стрекающими кишечнополостными (Wainright et al., 1993; Владыченская и др., 1995; Siddall et al., 1995; Cavalier-Smith et al., 1996). В геноме *Trichoplax* найден гомеотический ген Нох из группы *antennapedia* (Schierwater, Kuhn, 1998). В эмбриональном развитии билатерально-симметричных животных его гомологи экспрессируются в головных сегментах. Их назначение у *Trichoplax*, не имеющего постоянной формы тела, пока неизвестно. Если признать простоту *Trichoplax* первичной, потребуется допустить независимое возникновение у Cnidaria, Stenophora и Bilateria сходных тканей и органов, отсутствующих у *Trichoplax*, а это противоречит требованию экономии в эволюционных построениях и кажется невероятным. Таким образом, первичность простоты *Trichoplax* отвергается.

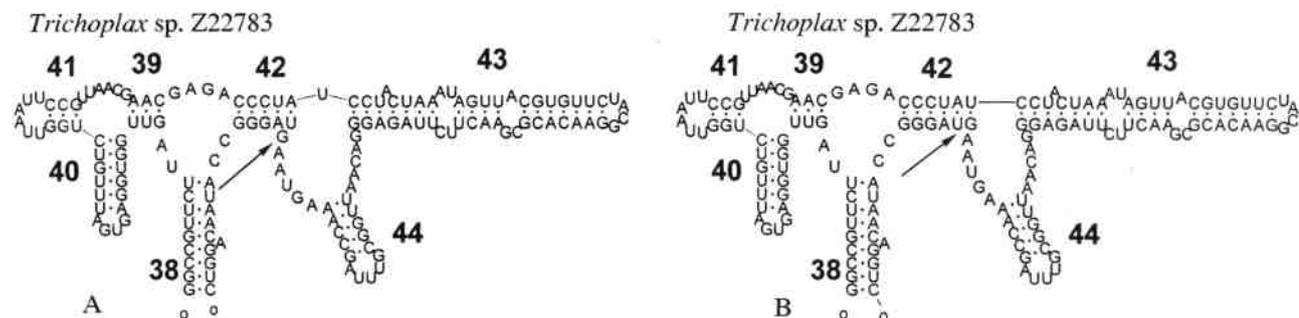


Рис. 2. Два альтернативных варианта вторичной структуры области V7 в 18S рРНК *Trichoplax sp.* Стрелки показывают зону, из которой удалено два остатка, судя по состоянию этой области во внешних группах.

Выравнивание последовательностей 18S рРНК показывает, что у *Trichoplax* зафиксированы делеции двух остатков в 3'-ветви спирали 42, как у *Bilateria* и *Cnidaria*. Моделирование вторичной структуры предсказывает для *Trichoplax* в качестве одного из вариантов сворачивание РНК области V7, типичное для кланды *Bilateria* + *Cnidaria* (рис. 2, А). Спираль 42 в 18S рРНК *Trichoplax* удобна в качестве модели, иллюстрирующей способ трансформации консервативной и, следовательно, функционально важной молекулярной структуры. Если ориентироваться исключительно на возможность образования канонических уотсон-криковских пар в РНК, нельзя исключить формирования в 18S рРНК *Trichoplax* длинной спирали 42 из 6 нуклеотидных пар такого же размера, как во внешних группах и, очевидно, у предков многоклеточных (рис. 2, Б). Какой из двух способов укладки РНК, "новый" (А) или "старый" (Б), реализуется в нативных рибосомах *Trichoplax*, неизвестно; это может быть предметом специального и в настоящее время несоразмерно дорогостоящего исследования. В отсутствие прямых экспериментальных данных проще предположить, что сходные по первичной структуре молекулы (с делецией двух остатков) сходны и по вторичной структуре (укороченной спирали 42). Тем не менее допустимость нескольких способов укладки V7 18S рРНК *Trichoplax* не позволяет исключить, что все они могут реализоваться, каждая в некоторой доле нативных молекул, в соответствии с константами их взаимного перехода. Следовательно, даже такие, казалось бы, несовместимые структуры, как имеющие различную длину (например, 5 вместо 6 нуклеотидов), могут иметь переходное "промежуточное" состояние в виде динамического равновесия между альтернативными способами пространственной укладки. Строгая приуроченность уникальных особенностей (паттернов) макромолекул к отдельным филогенетическим кландам, как показано здесь для области V7 и более детально для некоторых других областей гена 18S рРНК (Алешин и др., 1999), не может быть легко описа-

на в рамках градуализма без специальных объяснений. Случай области V7 *Trichoplax* дает ключ к такому описанию.

В случае, если формируется "длинная" спираль 42 в 18S рРНК *Trichoplax*, полное соответствие структуры этого участка с предковой невозможно, поскольку для конструирования новой версии спирали "42" требуется вовлечение в ее состав остатков, первоначально входивших в однопочечную петлю между спиралями 44 и 42, которая из-за этого укорачивается (рис. 2, Б). На этом примере видно, что для сложных молекулярных признаков, таких, как вторичная структура РНК, применимы закономерности эволюции, известные для сложных органов, в частности закон необратимости Долло.

Филогенетика недвусмысленно указывает на регресс в эволюции *Trichoplax*, но не раскрывает точных механизмов и этапов регресса. Долгое время *Trichoplax* рассматривали как уплощенную планулообразную личинку гидромедуз (Klumbach, 1907; Иванов, 1968). Подобная трактовка сейчас может приниматься только с существенной оговоркой. Как правило, на дендрограммах, построенных по гену 18S рРНК, *Trichoplax* занимает положение сестринской группы *Cnidaria* и в таком случае может быть неотенической планулой только некоего древнего кишечнополостного, утраченного в результате перехода к преждевременному размножению морфологические достижения взрослого организма. Коллинс, предполагающий сестринские отношения между *Trichoplax* и *Bilateria* (Collins, 1998), допускает своеобразное "филогенетическое бутылочное горлышко", в котором вновь формирующиеся *Bilateria*, пройдя через организацию *Trichoplax*, утратили многие апоморфии и генетические программы развития двуслойных животных, после чего наново создавали свою нынешнюю организацию.

В качестве альтернативы педогенезу можно представить и более постепенный регресс, начавшийся с перехода предка *Trichoplax* к детритофагии. Он как бы стал собирать крошки со дна, все

шире раскрывая рот, который теперь проходит по краю тела, а вывернутая энтодерма представляет обращенный к субстрату эпителиальный слой. Живой моделью выворачивая энтодермы через рот у кишечнополостных может служить организации *Polypodium*. *Polypodium hydriforme* паразитирует в ооцитах осетровых рыб, и, как считалось, его энтодерма вывернулась через рот наружу для лучшего контакта с содержимым икринки. Внутри ооцита планулообразная личинка, а затем развивающийся из нее столон имеют инвертированный характер листков – жгутиковыми энтодермальными клетками наружу (Raikova, 1980; Успенская, Райкова, 2001), а перед выходом из ооцита столон физически выворачивается.

Выбор из двух описанных (или измышление дополнительных) сценариев регресса *Trichoplax* выходит за рамки задач филогенетики и должен решаться другими науками. Очевидно, что каждый из сценариев при сходстве внешнего результата резко отличается от альтернативного с точки зрения сравнительной анатомии. Если по второму сценарию *Trichoplax* обращен к субстрату энтодермой, то по первому сценарию – эктодермой одной из личиночных антимер, сменившей физиологическую функцию с покровно-кинетической на пищеварительную, поскольку личинки кишечнополостных, хотя бы и педогенетических, не могут быть обращены к субстрату энтодермой: они все, за исключением планул *Anthozoa* и *Polypodium*, лецитотрофны, и энтодермальные клетки находятся всегда у них внутри. Чтобы понять, что происходило в эволюции *Trichoplax*, необходимо определить, какие из его клеток первично энтодермальные. По строению или функции клеток взрослого животного этого сделать нельзя, эмбриональное развитие *Trichoplax* не описано (за исключением дробления), и неизвестно, имеется ли оно. По всей видимости, морфологическое значение двух эпителиальных пластов и слоя внутренних отростчатых клеток *Trichoplax* потребуются устанавливать по экспрессии в них морфогенетических "энтодермальных" и "энтодермальных" генов.

RHOMBOZOA И ORTHONECTIDA – УПРОСТИВШИЕСЯ BILATERIA

Анализ строения гена 18S рРНК позволяет отнести Rhombozoa и Orthonectida к многоклеточным животным и с несомненностью указывает на их родство с Bilateria (Katayama et al., 1995; Hanelt et al., 1996; Pawlowski et al., 1996). Этот результат поддерживается сравнением нуклеотидных последовательностей и предсказанной вторичной структуры отдельных участков рРНК. Области V7 в 18S рРНК Rhombozoa и Orthonectida имеют апоморфии в спиралях 42 и 44, общие с Bilateria и Cnidaria. Об их отношении именно к Bilateria, а не

к Cnidaria позволяют судить другие участки молекулы. К таким относится специфическая для эвкариот шпилька E10_1 в вариабельной области V2. Для Bilateria, Rhombozoa и Orthonectida характерны короткие консервативные мотивы в области шпильки E10_1 (не показано), в то время как кишечнополостные и трихоплакс не имеют таких мотивов, и эта область их молекул подобна таковым гребневиков и губок, а не билатерально-симметричных животных.

На первый взгляд результаты сопоставления областей V7 и V2 в 18S рРНК кажутся противоречивыми. Пытаясь на "плоском" множестве таксонов решить, выделять или нет объединенный таксон Bilateria + Cnidaria, мы оказались бы в затруднительном положении и, как часто случается при анализе морфологии, были бы вынуждены отделяться замечаниями типа: по разным признакам (областям молекулы) получаются разные результаты", говорить о "мозаичности распределения признаков" или отделяться другими подобными бессодержательными сентенциями. Но разбираемые молекулярные признаки – апоморфии, т.е. они полярны по времени. Направление преобразования легко вывести на основании строения V2 в многочисленных внешних группах. Кишечнополостные сходны по морфологии шпильки E10_1 не только с гребневиками, но и с растениями, грибами и многими одноклеточными. Такому предковому сходству не следует придавать значения. Наоборот, апоморфное сходство двусторонне-симметричных животных между собой и с Rhombozoa и Orthonectida свидетельствует о едином филетическом корне, от которого и ведет историю их специфическая модификация в E10_1.

Кроме генов рРНК о родстве Rhombozoa и Bilateria свидетельствуют обнаруженные у Rhombozoa Нох гены (Kobayashi et al., 1999) с высоким уровнем сходства с гомологичными генами Bilateria.

Хотя у Rhombozoa и Orthonectida нет ни одного органа, а большая часть тела на некоторых стадиях жизненного цикла представляет собой всего лишь гигантскую (однойядерную или многоядерную) клетку, их все-таки удастся сопоставить с многоклеточными животными. Развитие девственных агамет кое в чем напоминает дробление яиц сосальщиков. Нематоген Rhombozoa в таком случае можно представить как неотеническую гастролу (Богомолов, 1970; Малахов, 1976). Единственное подобие ткани нематогена – покровные ресничные клетки – в таком случае надо считать рудиментом эктодермы, а осевую клетку – рудиментом энтодермы (Малахов, 1976).

Более точное соотнесение Rhombozoa и Orthonectida с типами менее редуцированных животных пока невозможно: еще секвенировано слишком мало генов, а в пределах гена 18S рРНК не найдено

высокоспецифичных синапоморфий Rhombozoa или Orthonectida с другими животными.

МУХОЗОА: ПРЕВРАЩЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ В ПРОТИСТОВ

Orthonectida и Rhombozoa вплотную подошли к грани, отделяющей многоклеточных от одноклеточных. Казалось бы, редукция сильнее, чем у них, невозможна. Но в природе реализуются даже самые немыслимые возможности, особенно когда дело касается регресса. Миксоспоридии перешли грань, перед которой задержались Orthonectida и Rhombozoa. У них исчезли не только всевозможные органы, но и вообще нет ни одного типа клеток, известных у их предков – многоклеточных животных. Кроме того, у них нет ничего похожего на дробление и эмбриональное развитие, в результате чего исчезли всякие следы зародышевых листков. В учебниках зоологии миксоспоридии рассматривают как протистов. Хоть спора миксоспоридии и многоклеточна, в ней нет признаков зародышевых листков; эта многоклеточность совсем не похожа на ту, что имеется у прочих животных и которая, как следует из филогенетического анализа молекулярных признаков, была свойственна предкам миксоспоридии. Многоклеточные споры миксоспоридии развиваются из делящихся споробластов – клеток, которые возникают в результате целлюляризации – обособления участков цитоплазмы плазмодия вокруг генеративных ядер (Шульман и др., 1997). Удивительным образом миксоспоридии многоклеточны на гаплоидной фазе жизненного цикла (Успенская, 2000), которая у остальных животных всегда одноклеточная, представлена сперматозоидами и яйцеклетками. У всех Metazoa, кроме миксоспоридии, гаплоидная и диплоидная фазы жизненного цикла резко различаются по морфологии, представляют собой соответственно гаметы и соматическое тело; у миксоспоридии гаплоидные микоспоры и диплоидные актиноспоры имеют очевидные гомологии морфологических структур; и те, и другие предположительно гомологичны целой гонаде диплоидного организма – *Polypodim hydriforme* (Успенская, Райкова, 2001).

Родство миксоспоридии с многоклеточными – которые авторы предполагали и раньше (обзор см.: Кусакин, Дроздов, 1998, Успенская, Райкова, 2001; Kent et al., 2001). Их аргументация заключалась в основном в указании на многоклеточность спор, на сходство полярных капсул миксоспоридии и нематоцист Cnidaria, на особенности жизненного цикла (Захваткин, 1949) и была поддержана открытием у миксоспоридии межклеточных контактов, характерных для Metazoa (Siddall et al., 1995), и коллагенов (Siddall et al., 1995). Но только молекулярные данные о строении генов 18S рРНК обеспечили признание этой точки зрения

(Smothers et al., 1994). К ней присоединились все исследователи генов рРНК миксоспоридии (Siddall et al., 1995; Schlegel et al., 1996; Saulnier et al., 1999; Kent et al., 2001). В настоящее время происхождение миксоспоридии – признанный пример снижения уровня организации в эволюции (Серавин, 1999). В связи с гипотезой о родстве Мухозоа и Metazoa был предпринят поиск у них генов семейства Нох, и последовательности, подобные *antennapedia*, действительно были обнаружены (Anderson et al., 1998). Их функции, так же как и организации всего кластера Нох генов у Мухозоа, пока неизвестны.

Анализ нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК с помощью традиционных программ построения деревьев не позволяет сделать решительный выбор между отнесением Мухозоа к Cnidaria или Bilateria (Smothers et al., 1994; Schlegel et al., 1996). При некоторых способах расчетов определенное преимущество получает более "традиционное" кластирование Мухозоа и Cnidaria, главным образом за счет aberrантной последовательности гена 18S рРНК *Polypodim hydriforme* (Siddall et al., 1995; Siddall, Whiting, 1999; Zrzavý, 2001). Иной вариант требует объяснения ультраструктурного сходства полярных капсул Мухозоа и нематоцист кишечнорастных либо глубокой конвергенцией Мухозоа и Cnidaria, либо утратой стрекательных клеток билатерально-симметричными животными (за исключением, может быть, турбеллярий Coelognoporidae, содержащих в покрове наряду с рабдитами обычного строения также особенные стрекательные клетки (Karling, 1966, цит. по: Иванов, Мамкаев, 1973)). Поскольку Мухозоа обладают всеми перечисленными выше апоморфиями не только в спиралях 42 и 44, но E10_1, их место среди Metazoa может быть уточнено: они – часть Bilateria. Соответственно нематоцисты приходится внести в список морфологических упрощений Bilateria.

ТЕНДЕНЦИЯ К РЕГРЕССУ НЕ ИСЧЕЗАЕТ У BILATERIA

Любая сложная структура, не поддерживаемая стабилизирующая отбором, разрушается в результате накопления мутаций в определяющих ее генах. Редукция многих систем органов у паразитических, мелких или малоподвижных животных широко известна и не вызывает удивления. В учебниках обычно приводят примеры дегенерации взрослых оболочников или паразитических ракообразных (например, корнеголовых), утраты одной из важнейших систем животных – пищеварительной – цестодами, скребнями и погонофорами. Но эти процессы редко учитывают при рассуждениях об эволюции типов или для установления их диагнозов. Например, карликовые самцы некоторых гастропод и двустворчатых не меняют обще-

Типы животных с предположительно упростившимся планом строения (по: Dewel, 2000)

В составе типа имеются формы без выраженной дегенерации	В организацию типа в целом существенный вклад внесен процессами морфологической дегенерации
Porifera	Placozoa ^a
Ctenophora	Мухозоа ^б
Cnidaria	Mesozoa ^б
Onychophora	Platyhelminthes ^{а, б}
Arthropoda	Gnathostomulida ^а
Mollusca	Rotifera ^а
Annelida	Cicliophora ^{а, б}
Brachiopoda	Gastrotricha ^а
Chaetognatha	Nematoda ^{а, б}
Echinodermata	Priapulida ^б
Chordata	Nematomorpha ^б
	Kinorhyncha ^а
	Loricifera ^а
	Tardigrada ^а
	Nemertea ^б
	Sipuncula ^б
	Echiura ^б
	Entoprocta ^б
	Bryozoa ^б
	Phoronida ^б
Hemichordata	(Pterobranchia) ^б

^а Очень мелкие или интерстициальные формы.

^б Паразитические формы.

^в Скрытоживущие формы (строят трубки, роют грунт, подстерегают добычу).

принятого мнения о моллюсках как высокоорганизованных беспозвоночных. И хотя, наверное, для любого типа животных когда-нибудь предполагался заметный вклад процессов редукции в формирование плана строения, в целом эволюционное дерево принято изображать восходящим, где филогенетические ветви пронзают некие грады повышения организации (Догель, 1981).

Наиболее просто устроенные свободноживущие Bilateria – это Acoela, Nemertodermatidae и Xenoturbellida. Если о филогенетическом положении первых двух групп молекулярные данные полной ясности не внесли (Tyler et al., 1999; Verney et al., 2000; Giribet et al., 2000) и не позволяют исключить гипотезу об их раннем ответвлении на филогенетическом дереве Bilateria (Zrzavý et al., 1998; Ruiz-Trillo et al., 1999; Littlewood et al., 2001; Telford et al., 2000), то Xenoturbellida, рассматривавшиеся обычно как наиболее примитивный класс плоских червей (Иванов, Мамкаев, 1973),

были сближены по стрению гена 18S рРНК с двустворчатыми моллюсками (Noren, Jondelius, 1997), а затем описаны сходство их оогенеза с таковым двустворчатых моллюсков Protobranchia (Israelsson, 1997) и аберрантная велигероподобная личина *Xenoturbella* (Israelsson, 1999). Таким образом, Xenoturbellida представляют собой сильно упрощенных двустворчатых моллюсков (Israelsson, 1999) или других близких к трохофорным животных (Zrzavý et al., 1998).

Молекулярные данные по строению гена 18S рРНК недвусмысленно свидетельствуют о более близком родстве немертин с целомическими первичноротыми, чем с плоскими червями (Turbeville et al., 1992). Некоторые особенности их организации получают естественное объяснение как результат редукции структур аннелидоподобных предков: например, гемоцель может происходить из целомических полостей (Turbeville et al., 1992) подобно тому, как это наблюдается у пиявок. Молекулярные данные если не доказали, то заметно усилили мнение о близком родстве трохофорных животных с плоскими червями, с одной стороны, и о близком родстве членистоногих с нематодами – с другой (Aguinaldo et al., 1977; Eernisse, 1998; Giribet, Ribera, 1998; Schmidt-Rhaesa et al., 1998). Таким образом, они "разрывают" прежде казавшийся единым тип Articulata. Сближение "низших" Bilateria с традиционно "высшими" формами хотя и требует более убедительного подтверждения, заставляет уже сейчас задумываться о возможной высокой сложности организации их общего предка, от которого путем упрощения возникли "низшие" беспозвоночные. Исключительная роль в обосновании этой гипотезы падает на гены, отвечающие за развитие. Например, не просто гомологи, а ортологи Нох генов, производящих разметку эмбриона для формирования гетерономно-метамерного тела членистоногих, имеются в геномах плоских, круглых червей и немертин (Balaivoine, 1997; Finnerty, Martindale, 1998; Kmita-Cunisse et al., 1998; de Rosa et al., 1999). Сходные, если не идентичные, генетические программы управляют у филогенетически удаленных вторичноротых и первичноротых целомических животных развитием сложных органов, таких, как конечности, сердце, глаза, центральная нервная система и другие. Если раньше считалось, что эти органы возникли независимо, вследствие общего повышения организации, то теперь можно предполагать, что они унаследованы от общего предка всех рецентных Bilateria. Если предполагаемые отношения получают более надежное подкрепление на большей выборке генов, придется допустить широкое распространение регресса не только в основании дерева Metazoa. Типы, отмеченные печатью системной редукции, составляют более половины от списочного состава (таблица). Если же учесть и таксоны более низкого ранга,

претерпевшие сильный морфологический регресс, связанный с паразитизмом или измельчением, то эволюционное дерево рецентных форм станет напоминать плачущую иву, если вообще не будет направлено вершиной вниз.

КОНСТРУКТИВНЫЙ РЕГРЕСС В ЭВОЛЮЦИИ ВЕРОЯТЕН

Молекулярные признаки гена рибосомной РНК полностью независимы от анатомических признаков, таких, как строение полости тела, организация нервной системы, тип симметрии взрослого животного или эмбриона. То, что на их основании мы способны делать разумные заключения, например о монофилии всех многоклеточных животных, свидетельствует о том, что мы в достаточной степени представляем закономерности молекулярной эволюции, чтобы по крайней мере некоторые наши выводы о филогении были правильными. Информация о строении молекул так же сильно меняет нашу картину эволюции, как в свое время внедрение в зоологию методов сравнительной эмбриологии и гистологии, а позднее электронной микроскопии. При этом важно не то, что некоторые загадочные виды находят свое место на филогенетическом дереве, а то, что построение филогенетического дерева становится весьма формальной и прозрачной процедурой. Среди молекулярных признаков многие универсальны, связаны с выполнением неизменных клеточных функций, гомологичны у всех типов эвкариот и не зависят от экологии вида, которая нередко искажает личиночное развитие. Установленные на их основе филогенетические отношения легко проецировать на морфологические ряды, для которых таким образом появляется относительно универсальный компас, не зависящий от палеонтологических находок предполагаемых предков и субъективной интерпретации их строения. Ввиду независимости такого способа ориентации ряда от морфологии макроскопического тела возможна проверка закономерностей морфологической эволюции, в частности вопроса о соотношении регресса и прогресса. Переоценке подлежат даже такие известные закономерности, как деградация паразитических форм. Деградация микроспоридий представляет собой, исходя из прежних представлений, явление из ряда вон выходящее, требующее переосмысления морфологической характеристики высших многоклеточных, к которым до сих пор относили двусторонне-симметричных животных, а теперь надо относить и микроспоридий. Мы видим катаморфоз свободноживущего *Trichoplax*, тем не менее вполне совместимый с процветанием его как вида. При немалом участии молекулярных данных выдвигаются гипотезы о высокой сложности ближайшего общего предка современных радиальных и билатерально-симметричных животных, у кото-

рого предполагают наличие двусторонней симметрии, передне-задней и дорзо-вентральной осей, конечностей, сегментов с зачатками целомических полостей (Dewel, 2000). На повестку дня на новом уровне подняты вопросы о вероятном конструктивном упрощении так называемых "низших" червей, на которых приходится значительная часть биологического разнообразия и некоторые таксоны которых осуществили широкую адаптивную радиацию и играют важную роль в хозяйстве природы, т.е. проявляют все признаки биологического прогресса на фоне предполагаемого морфологического регресса. Не исключено, что многие современные виды с "благополучной" морфологией прошли в своей истории этапы глубокого системного упрощения. Любые органы, включая пищеварительную систему и гонады, любые ткани и даже сама суть Metazoa, зародышевые листки, могут исчезнуть. Очевидно, регресс представляет собой эволюционную тенденцию, которую нельзя не учитывать. В то же время эволюционный прогресс оказывается на удивление хрупкими и уязвимыми, потому что любые прогрессивные приобретения утрачиваются с легкостью, казавшейся ранее немислимой.

Работы авторов по филогенетике финансировались из средств госбюджета, по грантам Российского фонда фундаментальных исследований № 99-04-48840,00-15-97905,01-04-48832 и Минобрнауки РФ (проект по фундаментальному естествознанию - направление "Биология", № 97-10-140).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алешин В.В., Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милотина И.А., Петров Н.Б. Сравнение генов 18S рибосомной РНК в филогении беспозвоночных // Мол. биология. 1995. Т. 29. № 6. С. 1408-1426.
- Алешин В.В., Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милотина И.А., Петров Н.Б. Вторичная структура шпильки 17 низшего многоклеточного животного *Rhopalura ophiocoma* (Mesozoa: Orthonectida) как пример "прерываемого равновесия" в эволюции 18S рибосомной РНК // Мол. биология. 1999. Т. 33. №2. С. 319-329.
- Антонов А.С. Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений? // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 3. С. 245-276.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.
- Беклемишев К.В. О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 2. С. 209-222.
- Беклемишев К.В. Проморфологический метод и его роль в построении "Большой Системы" животного царства // Проблемы развития морфологии живот-

- / Под ред. Воробьевой Э.И. М.: Наука, 1982. С. 58-67.
- Богомолов С.Н.* К вопросу о типе дробления дициемид // Вопросы эволюционной морфологии и биоценологии / Под ред. Вагина В.Л. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1970. С. 22-33.
- Владыненская Н.С., Кедрова О.С., Милютина И.А., Окитейн И.Л., Алёшин В.В., Петров Н.Б.* Положение типа Placozoa в системе многоклеточных животных по результатам сравнения последовательностей гена 18S рРНК // Докл. АН. 1995. Т. 344. № 1. С. 1-3.
- Догель В.А.* Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). М.: Сов. наука, 1949. 395 с.
- Иванов А.В.* Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1968. 287 с.
- Иванов А.В., Мамкаев Ю.В.* Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1973. 221 с.
- Иванов Д.Л., Малахов В.В., Цетлин А.Б.* Тонкая морфология и ультраструктура примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. I. Морфология взрослых особей и бродяжек по данным растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1980. Т. 59. № 12. С. 1765-1767.
- Иванов Д.Л., Малахов В.В., Прилепский Г.В., Цетлин А.Б.* Тонкая морфология и ультраструктура примитивного многоклеточного организма *Trichoplax* sp. II. Ультраструктура взрослых особей и бродяжек по данным растровой электронной микроскопии // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 5. С. 645-652.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л.* Филема органического мира. Ч. 2. Prokaryotes, Eukaryotes: Microsporobiontes, Archeomonadobiontes, Euglenobiontes, Muxobiontes, Rhodobiontes, Alveolates, Heterokontes. СПб.: Наука, 1998. 358 с.
- Малахов В.В.* Распространение соло-дробления (однолучевого дробления) у беспозвоночных // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 3. С. 387-403.
- Малахов В.В.* Загадочные группы морских беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1990. 144 с.
- Павлинов И.Я.* Концепция внешней группы в кладистике // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 3. С. 304-315.
- Северцов А.Н.* Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Серавин Л.Н.* Принцип противонаправленности морфологической эволюции и анализ закона Долло // Эволюционная биология: история и теория / Под ред. Колчинского Э.И. СПб., 1999. С. 81-92.
- Суходолец В.В.* Биологический прогресс и природа генетических рекомбинаций. М.: Биоинформсервис, 1996. 175 с.
- Успенская А.В.* Пloidность соматических ядер на протяжении жизненного цикла микоспоридий (Мухозоа, Grasse, 1970) // Цитология. 2000. Т. 42. № 7. С. 719-722.
- Успенская А.В., Райкова Е.В.* Цитологические аспекты сходства и различия Мухозоа и Cnidaria // Цитология. 2001. Т. 43. № 3. С. 284-309.
- Шмальгаузен И.И.* Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 232 с.
- Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А.* Класс микоспоридий (Muxosporaea) мировой фауны. Т. 1. Общая часть. СПб.: Наука, 1997. 578 с.
- Adoutte A., Balavoine G., Lartillot N., Lespinet O., Prud'homme B., de Rosa R.* The new animal phylogeny: reliability and implications // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. № 9. P. 4453-4456.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A.* Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. 1997. V. 387. № 6632. P. 489-493.
- Anderson C.L., Canning E.U., Okamura B.* A triploblast origin for Muxozoa? // Nature. 1998. V. 392. № 6674. P. 346-347.
- Balavoine G.* The early emergence of platyhelminths is contradicted by the agreement between 18S rRNA and Hox genes data // C.R. Acad. Sci. III. 1997. V. 320. № 1. P. 83-94.
- Berney C., Pawlowski J., Zaninetti L.* Elongation factor 1-alpha sequences do not support an early divergence of the Acoela // Mol. Biol. Evol. 2000. V. 17. № 7. P. 1032-1039.
- Boero F., Gravili C., Pagliara P., Piraino S., Bouillon J., Schmid V.* The cnidarian premises of metazoan evolution: from triploblasty, to coelom formation, to metamery // Ital. J. Zool. 1998. V. 65. № 1. P. 5-9.
- Borchiellini C., Manuel M., Alivon E., Boury-Esnault N., Vacelet J., Le Parco Y.* Sponge paraphyly and the origin of Metazoa // J. Evol. Biol. 2000. V. 14. № 1. P. 171-179.
- Cavalier-Smith T., Allosopp M.T.E.P., Chao E.E., Boury-Esnault N., Vacelet J.* Sponge phylogeny, animal monophyly, and the origin of the nervous system: 18S rRNA evidence // Can. J. Zool. 1996. № 11. V. 74. P. 2031-2045.
- Collins A.G.* Evaluating multiple alternative hypotheses for the origin of Bilateria: an analysis of 18S rRNA molecular evidence // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1998. V. 95. № 26. P. 15458-15463.
- Conway Morris S.* Early metazoan evolution: Reconciling paleontology and molecular biology // Amer. Zool. 1998. V. 38. № 6. P. 867-877.
- de Rosa R., Grenier J.K., Andreeva T., Cook C.E., Adoutte A., Akam M., Carroll S.B., Balavoine G.* Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // Nature. 1999. № 6738. V. 399. P. 772-776.
- De Vos L.* Morphogenesis of the collagenous shell of the gemmules of a fresh-water sponge *Ephydatia fluviatilis* // Arch. Biol. (Brux.). 1977. V. 88. P. 419-494.
- Degnan B.M., Degnan S.M., Giusti A., Morse D.E.* A *hox/homeobox* gene in sponges // Gene. 1995. V. 155. № 2. P. 175-177.
- Dewel R.A.* Colonial origin for Metazoa: major morphological transition and the origin of bilaterian complexity // J. Morphol. 2000. V. 243. № 1. P. 35-74.

- Eernisse D.J.* Arthropod and annelid relationships re-examined // *Arthropod Relationships. The Systematics Association Special Series. V. 55* / Eds Forty R.A., Thomas R.H. London: Chapman & Hall, 1998. P. 43-56.
- Finnerty J.R., Martindale M.Q.* The evolution of the Hox cluster: insights from outgroups // *Curr. Opin. Genet. Dev.* 1998. V. 8. № 6. P. 681-687.
- Fitch W.M.* Distinguishing homologous from analogous proteins // *Syst. Zool.* 1970. V. 19. P. 99-113.
- Garey J.R., Schmidt-Rhaesa A.* The essential role of "minor" phyla in molecular studies of animal evolution // *Amer. Zool.* 1998. V. 38. № 6. P. 907-917.
- Giribet G., Ribera C.* The position of arthropods in the animal kingdom: A search for a reliable outgroup for internal arthropod phylogeny // *Mol. Phylogenet. Evol.* 1998. V. 9. №3. P. 481-488.
- Giribet G., Distel D.L., Polz M., Sterrer W., Wheeler W.C.* Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: A combined approach of 18S rDNA sequences and morphology // *Syst. Biol.* 2000. V. 49. P. 539-562.
- Green C.R., Bergquist P.R.* Cell membrane specializations in Porifera // *Biologie des Spongiaires* / Eds LeMvi C., Bouty-Esnault N. Colloq. Int. CNRS Paris. 1979. V. 291. P. 153-157.
- Haeckel E.* Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Tierreichs und die Homologie der Keimblätter // *Jen. Zeitschr. Naturw.* 1874. B. 8. S. 1-55. (Геккель Э. Теория Гастреи, филогенетическая классификация животного царства и гомология зародышевых листков // Ф. Мюллер – Э. Геккель. Основной биогенетический закон. Избранные работы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 187-246).
- Hanelt B., Van Schyndel D., Adema C.M., Lewis L.A., Loker E.S.* The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocomae* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. № 9. P. 1187-1191.
- Israelsson O.* ...and molluscan embryogenesis // *Nature.* 1997. V. 390. № 6655. P. 32.
- Israelsson O.* New light on the enigmatic *Xenoturbella* (phylum uncertain): ontogeny and phylogeny // *Proc. R. Soc. Lond. B.* 1999. V. 266. № 1421. P. 835-841.
- Karling T.G.* On nematocysts and similar structures in turbellarians // *Acta Zool. Fennica.* 1966. V. 116. № 1. P. 3-28. (Цит. по: Иванов А.В., Мамкаев Ю.В. Ресничные черви (Turbellaria), и происхождение и эволюция. Филогенетические очерки. Л.: Наука, 1973. 221 с).
- Katayama T., Wada H., Furuya H., Saton N., Yamamoto M.* Phylogenetic position of the dicyemid Mesozoa inferred from 18S rDNA sequences // *Biol. Bull.* 1995. V. 189. №2. P. 81-90.
- Kent M.L., Andree K.B., Bartholomew J.P., El-Matbouli M., Desser S.S., Devlin R.H., Hedrick R.P., Hoffman R.W., Khattri J.W., Hallett S.L., Lester R.J.G., Palemeula O., Siddall M.E., Xiao C.* Recent advances in our knowledge of the Myxozoa // *J. Eukaryot. Microbiol.* 2001. V. 48. №4. 395-413.
- Kim J.H., Kim W., Cunningham C.W.* A new perspective on lower metazoan relationships from 18S rDNA sequences // *Mol. Biol. Evol.* 1999. V. 16. № 3. P. 111-120.
- Kmita-Cunisse M., Loosli F., Bierne J., Gehring W.J.* Homeobox genes in the ribbonworm *Lineus sanguineus*: evolutionary implications // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1998. V. 95. № 6. P. 3030-3035.
- Kobayashi M., Furuya H., Holland P.W.* Dicyemids are higher animals // *Nature.* 1999. V. 401. № 6755. P. 762.
- Krumbach T.* *Trichoplax*, die umgewandelte Planula einer Hydromeduse // *Zool. Anz.* 1907. B. 31. S. 450-454.
- Lacalli T.C.* The nature and origin of deuterostomes: some unresolved issues // *Invert. Biol.* 1997. V. 116. № 4. P. 363-370.
- Lang A.* Der Bau von Gunda segmentata und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Coelenteraten und Hirudineen // *Mitt. Zool. Stat. Neapel.* 1881. Bd. 3. S. 187-251.
- Ledger P.W.* Septate junctions in the calcareous sponge *Sycon ciliatum* // *Tissue Cell.* 1975. V. 7. № 1. P. 13-18.
- Littlewood D.T., Olson P.D., Telford M.J., Herniou E.A., Rittori M.* Elongation factor 1-alpha sequences alone do not assist in resolving the position of the Acoela within the Metazoa // *Mol. Biol. Evol.* 2001. V. 18. № 3. P. 437-442.
- Martindale M.Q., Henry J.Q.* Intracellular fate mapping in a basal metazoan, the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, reveals the origins of mesoderm and the existence of indeterminate cell lineages // *Dev. Biol.* 1999. V. 214. № 2. P. 243-257.
- Medina M., Collins A.G., Silberman J.D., Sogin M.L.* Evaluating hypotheses of basal animal phylogeny using complete sequences of large and small subunit rRNA // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 2001. V. 98. № 17. P. 9707-9712.
- Metschnikoff E.* Embryologische Studien an Medusen. Ein Beitrag zur Genealogie der Primitiv-Organen. Wien. 1886. 159 S. (Мечников И.И. Эмбриологические исследования медуз // Избр. биол. произв. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. С. 271-471).
- Mortensen Th.* Ctenophora // *The Danish India expedition. Copenhagen: H. Hagerup, 1912. V. 5. Pt 2. P. 1-95.* (Цит. по: Серавин Л.Н. Ctenophora – гребневики (методическое пособие). Биол. серия. Вып. 3. СПб.; Омск: Изд-во ОГПИ, 1998. 84 с.)
- Nielsen C.* Animal evolution. Interrelationships of the living phyla. Oxford: Oxford Univ. Press, 1995. 467 pp.
- Nielsen C., Schatff N., Eiby-Jacobsen D.* Cladistic analyses of the animal kingdom // *Biol. J. Linn. Soc.* 1996. V. 57. № 4. P. 385-410.
- Norén M., Jondelius U.* *Xenoturbella's* molluscan relatives // *Nature.* 1997. V. 390. № 6655. P. 31-32.
- Pagel M.* Inferring the historical patterns of biological evolution // *Nature.* 1999. V. 401. № 6756. P. 877-884.
- Pawlowski J., Montoya-Burgos J.I., Fahrni J.F., Wuest J., Zaninetti L.* Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences // *Mol. Biol. Evol.* 1996. V. 13. № 8. P. 1128-1132.
- Peterson K.J., Eernisse F.J.* Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: interferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // *Evol. Dev.* 2001. V. 3. № 3. P. 170-205.
- Raikova E.V.* Morphology, ultrastructure, and development of the parasitic larva and its surrounding trophamniion of

- Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Cell Tissue Res. 1980. V. 206. № 3. P. 487-500.
- Ruiz-Trillo I., Riutort M., Littlewood D.T., Herniou E.A., Baguña J. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian Metazoans, not members of Platyhelminthes // Science. 1999. V. 283. № 5409. P. 1919-1923.
- Saulnier D., Philippe H., de Kinkelin P. Molecular evidence that the proliferative kidney disease organism unknown (PKX) is a myxosporean // Dis. Aquat. Organ. 1999. 36. № 3. P. 209-212.
- Schierwater B., Kuhn K. Homology of Hox genes and the zootype concept in early metazoan evolution // Mol. Phylogenet. Evol. 1998. V. 9. № 3. P. 375-381.
- Schlegel M., Lorn J., Stechmann A., Bernhard B., Leipe D., Dykova I., Sogin M. Phylogenetic analysis of complete small subunit ribosomal RNA coding region of *Myxidium lieberkuehni*: evidence that Myxozoa are Metazoa and related to the Bilateria // Arch. Protistenkunde. 1996. V. 147. № 1. P. 1-9.
- Schmidt-Rhaesa A., Ehlers U., Bartolomaeus T., Lemburg C., Garey J.R. The phylogenetic position of the Arthropoda // J. Morphology. 1998. V. 238. № 3. P. 263-285.
- Siddall M.E., Whiting M.F. Long-Branch abstractions // Cladistics. 1999. V. 15. P. № 1. 9-24.
- Siddall M.E., Martin D.S., Bridge D., Desser S.S., Cone D.K. The demise of a phylum of protists: phylogeny of Myxozoa and other parasitic Cnidaria // J. Parasitol. V. 1995. 81. № 6. P. 961-967.
- Smothers J.F., van Dohlen C.D., Smith L.H., Spall R.D. Molecular evidence that the myxozoan protists are metazoans // Science. 1994. V. 265. № 5179. P. 1719-1721.
- Telford M.J., Herniou E.A., Russell R.B., Littlewood D.T. Changes in mitochondrial genetic codes as phylogenetic characters: two examples from the flatworms // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. № 21. P. 11359-11364.
- Tyler S., Rieger R.M., Smith J.P.S. Acoels misrepresented? // 1999. <http://www.umesci.maine.edu/Science/letter.htm>.
- Turbeville J.M., Field K.G., Rqff R.A. Phylogenetic position of phylum Nemertini, inferred from 18S rRNA sequences: molecular data as a test of morphological character homology // Mol. Biol. Evol. 1992. V. 9. № 2. P. 235-249.
- Wainright P.O., Hinkle G., Sogin M.L., Stickel S.K. Monophyletic origins of the Metazoa: an evolutionary link with fungi // Science. 1993. V. 260. № 5106. P. 340-342.
- Zrzavý J. The interrelationships of metazoan parasites: a review of phylum- and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses // Folia Parasitol. (Praha). 2001. V. 48. № 2. P. 81-103.
- Zrzavý J., Mihulka S., Kepka P., Bezděka, Tietz D. Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence // Cladistics. 1998. V. 14. № 3. P. 249-285.

Molecular Evidence of Regress in Evolution of Metazoa V.

V. Aleshin, N. B. Petrov

*A.N. Belozersky Institute of Physico-chemical Biology, M.V. Lomonosov Moscow State University,
Moscow 119992, Russia
e-mail: petr@belozersky.msu.ru*

Molecular data permit to construct phylogenetic trees independently of morphological characters. It allows to consider their evolution without the frames of a priori hypothesis of regularities of morphological evolution and independently of palaeontological data. Cladistic analysis of elements of secondary structure of variable areas V7 and V2 in 18S rRNA with different Protozoa as "external" groups shows that Bilateria + Cnidaria are monophyletic, Ctenophora and Porifera are early derivatives of Metazoa, *Trichoplax* (Placozoa) is a form related to Cnidaria, while Rhombozoa, Orthonectida and Myxozoa were branched within Bilateria. Morphological reduction with losses of any organs and tissues took place many times in early evolution of Metazoa and Bilateria not only in parasitic species. It occurred both at early and late stages of embryonic development and differentiation. Two alternative scenario of morphological degeneration in *Trichoplax* and the way of their testing are suggested. The similarity of Ctenophora and Calcarea is discussed. Meridional or oblique position of the third cleavage furrow of ovule can be considered as an evidence of their origin from common ancestor.