

УДК 575.86+57.065

КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОВРЕМЕННЫХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ФИЛОГЕНИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

А. В. Корнюшин

*Институт зоологии НАН Украины им. И. И. Шмальгаузена,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев-30, ГСП, 01601 Украина*

Получено 5 июня 2003

Критический анализ современных представлений о филогении многоклеточных животных. [Корнюшин А. В.] — Рассмотрены новые методы и подходы, внедренные в практику филогенетических исследований за последние годы. Обобщены важнейшие результаты этих исследований, кратко изложены современные представления о филогении многоклеточных животных. Показана общность происхождения всех многоклеточных, парафилетичность радиальных и монофилетичность билатеральных животных, охарактеризованы крупнейшие филогенетические ветви билатерий (Lophotrochozoa, Ecdysozoa, Deuterostomia), рассмотрены родственные отношения входящих в них типов. В свете новых данных обсуждаются некоторые классические гипотезы происхождения целомических животных.

Ключевые слова: филогения животных, методология, многоклеточные, радиальные, билатеральные, целомические животные.

Critical Review of the Modern Views on the Phylogeny of Metazoa. [Korniushin A. V.] — The new methods and approaches introduced into the practice of phylogenetic research in the last years are considered. The most important results of such studies are summarized and the modern views on the metazoan phylogeny are briefly reviewed. The monophyletic origin of Metazoa, paraphyly of Radiata and monophyly of Bilateria are confirmed, the major clades of bilaterians (Lophotrochozoa, Ecdysozoa, Deuterostomia) are characterized, and relationships of phyla within these clades are observed. Some classic hypotheses about the origin of coelomic animals are observed in the light of the new data.

Key words: animal phylogeny, methodology, Metazoa, Radiata, Bilateria, coelomic animals.

Введение

В настоящее время во всем мире наблюдается повышенный интерес к филогенетическим исследованиям. Каждый год выходят десятки статей, в которых подвергаются существенному пересмотру некоторые сложившиеся представления о происхождении и родственных связях крупных групп, разрешаются проблемы, обсуждавшиеся в течение десятилетий или даже столетий, и ставятся новые задачи. Причиной этому являются, прежде всего, коренные изменения методологической и методической базы филогенетики, происшедшие в 80–90-е гг. XX в. и связанные с развитием формализованных методов филогенетической реконструкции (филогенетического или кладистического анализа), а также с привлечением методов молекулярной биологии для получения филогенетически значимой информации.

Адекватность тех или иных новых методов и достоверность получаемых с их помощью результатов продолжают вызывать споры (Hausdorf, 2000; Sørensen et al., 2000). Кроме того, реконструкции, построенные на основании разных комплексов признаков (молекулярно-генетических или морфологических) или с применением разных алгоритмов анализа, далеко не всегда согласуются. Тем не менее ряд методов, еще десять лет назад представлявшиеся новаторскими, стали рутинными, доступными широкому кругу исследователей, а многие положения современной молекулярной филогенетики подтверждены независимыми группами исследователей. Таким образом, можно говорить о смене парадигм в этой науке, о формировании новой концепции исторического развития животного мира, включающей в себя целый ряд традиционных представлений, но в то же время отличающейся рядом принципиальных черт. Однако эта новая концепция еще не успела найти отражение в учебниках или монографиях, особенно отечественных (см., например, новое издание «Руководства по зоологии»). Обзорные статьи в русскоязычных научных изданиях также немногочисленны и посвя-

щены главным образом филогении протист (Микрюков, 1999) или отдельных групп многоклеточных животных (Воронов, 2001). Обобщающие работы по филогении многоклеточных в последнее время, насколько нам известно, на русском языке не публиковались. Иностранские же оригинальные и обзорные статьи по филогенетической проблематике остаются труднодоступными для многих наших специалистов.

Настоящая публикация призвана, по крайней мере частично, заполнить этот пробел. Она включает в себя краткий обзор принципов и методов реконструкции филогении и обобщение важнейших результатов исследований последних лет. Предлагаемые здесь филогенетические схемы учитывают данные многих авторов и отражают хорошо подтвержденные или предполагаемые родственные связи между группами высокого ранга. Обозначены наиболее спорные проблемы и обсуждаются альтернативные гипотезы, предлагаемые для объяснения противоречий.

Современные методы реконструкции филогении

Рамки данной работы не позволяют обсудить в деталях методы современного филогенетического анализа и принципы работы филогенетических компьютерных программ. Отметим лишь, что в основе наиболее популярной программы PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) (Swofford, 1998) и многих других продуктов лежит методология, разработанная В. Хеннигом (Hennig, 1966), в соответствии с которой важнейшим показателем родства считается наличие общих продвинутых состояний признаков — синапоморфий. Для определения направления изменений признаков широко используется критерий внешней группы. Другой важный принцип — экономии (парсимонии) — заключается в том, что из множества теоретически возможных выбирается реконструкция, предусматривающая наименьшее число эволюционных шагов (Павлинов, 1989; Nixon, Carpenter, 1996; Wägele, 2000). Помимо алгоритмов, основанных на принципе парсимонии, широко используются анализ морфологических или генетических дистанций (алгоритм «Neighbor Joining»), а также методы, основанные на тех или иных эволюционных моделях — Maximum Likelihood Analysis (Wägele, 2000).

Материалом для филогенетического анализа служат обычно морфологические признаки либо данные сиквенса — определения последовательности нуклеотидов в генах или других гомологичных участках ДНК; в обоих случаях используются одни и те же алгоритмы и программы. При анализе морфологических признаков альтернативные состояния обозначаются различными цифровыми кодами (Eernisse et al., 1992; Pleijel, 1995; Haszprunar, 1996; Nielsen et al., 1997; Salwini-Plawen, 1998; Rouse, 1999; Strong, Lipscomb, 2000). Следует отметить, что существующие системы кодирования признаков основываются на априорных суждениях о гомологичности тех или иных состояний (например, вторичной полости тела или прототроха) у представителей разных типов, т. е. остаются в значительной мере субъективными (Hausdorf, 2000). Молекулярные признаки более многочисленны (в качестве такового может считаться любой переменный сайт в последовательности любого гена) и менее подвержены субъективной интерпретации. Для выявления гомологичных сайтов используют процедуру «выравнивания» (alignment), которая может осуществляться вручную или автоматически.

Первые работы, в которых ключевые вопросы филогенетики беспозвоночных животных решались на основе анализа нуклеотидных последовательностей, были опубликованы в начале 90-х гг. (Turbeville et al., 1991, 1992; Telford, Holland, 1993; Kobayashi et al., 1993). Наибольшая база данных накоплена по ядерному гену, кодирующему 18S рРНК, которая включает в настоящее время представителей почти всех современных типов животных (Winnepennincks et al., 1995, 1996, 1998; Cavalier-Smith et al., 1996; Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001). Для филогенетических реконструкций на высоком таксономическом уровне используются и другие гены или участки ядерной ДНК, например так называемый elongation factor (EF-1a) (McHugh, 2000; Eeckhaut et al., 2000), гены белков термического шока (Koziol et al., 1998), миозинов (Ruiz-Trillo et al., 2002), гисто-

нов (Miller et al., 1993). Сравнивают также вторичные структуры РНК (Winne-pennickx et al., 1992; Ender, Schierwater, 2003) и аминокислотные последовательности белков (Kojima et al., 1993; Kobayashi et al., 1999; Hausdorf, 2000). На уровне семейств и родов широко используют митохондриальные гены (16S рРНК и цитохромоксидазы).

Помимо последовательностей нуклеотидов и аминокислот важным источником филогенетической информации является анализ положения в геноме и функций отдельных генов (non-sequence data). Наиболее интенсивно изучаются в этом отношении так называемые гомеобоксные гены или НОХ-гены, ответственные за формирование плана строения в ходе индивидуального развития (Telford, Thomas, 1998; Kobayashi et al., 1999; Cook et al., 2001). У ряда организмов реконструированы митохондриальные геномы в целом (Hwang et al., 2001).

Перспективным методом представляется комплексный анализ всего массива филогенетической информации — морфологических признаков, нуклеотидных последовательностей многих генов и структурных признаков геномов. При этом ставится задача поиска наиболее экономного (парсимоничного) решения для объединенной матрицы данных, включающей в себя все перечисленные комплексы признаков (Nixon, Carpenter, 1996; Zrzavý et al., 1998; Giribet et al., 2000, 2001; Peterson, Eernisse, 2001). Для анализа больших массивов данных разработана новая компьютерная программа POY (Gladstein, Wheeler, 1997), основанная на методе «прямой оптимизации» (direct optimization, Wheeler, 1996), позволяющем моделировать эволюцию нуклеотидных последовательностей без их предварительного выравнивания.

Наряду с новыми подходами продолжают развиваться и традиционные методы изучения эволюции, в частности палеонтологический (см., например, Sutton et al., 2001). Продолжение таких традиционных исследований необходимо, во-первых, для уточнения и пополнения информационной базы по морфологическим признакам и, во-вторых, для интерпретации молекулярно-генетической информации, например для определения скорости молекулярной эволюции в разных группах (т. е. калибровки «молекулярных часов»).

Важнейшие результаты филогенетических исследований многоклеточных животных

Происхождение многоклеточных. Молекулярные данные (Cavallier-Smith et al., 1996 и др.) в целом подтверждают высказанное ранее морфологами предположение (Иванов, 1968) о родстве многоклеточных животных и воротничковых жгутиконосцев. Ряд реконструкций показывает, однако, что трибы также могут иметь общих предков с последней группой (Philippe, Adoutte, 1995; Cavallier-Smith et al., 1996; Микрюков, 1999). Все три таксона объединяют в современных обзорах (Микрюков, 1999) под названием Opisthokonta, подчеркивающим их общую морфологическую черту — наличие в онтогенезе одножгутиковой стадии с задним положением жгутика (у многоклеточных животных это сперматозоид). Порядок разделения крупных ветвей Opisthokonta нельзя считать окончательно установленным; некоторые реконструкции предполагают, например, сестринские отношения между грибами и Metazoa. В последнее время в качестве ближайших родственников многоклеточных приводится малоизученная паразитическая группа, сходная по ряду признаков с воротничковыми жгутиконосцами — Mesomycetozoa (Herr et al., 1999).

Молекулярные исследования свидетельствуют также о монофилетичности многоклеточных животных (рис. 1, А), т. е. высказанная рядом морфологов гипотеза о независимом происхождении губок от одноклеточных не подтверждается (Kobayashi et al., 1993; Cavallier-Smith, Allsop, 1996; Cavallier-Smith et al., 1996; Koziol et al., 1998; Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001).

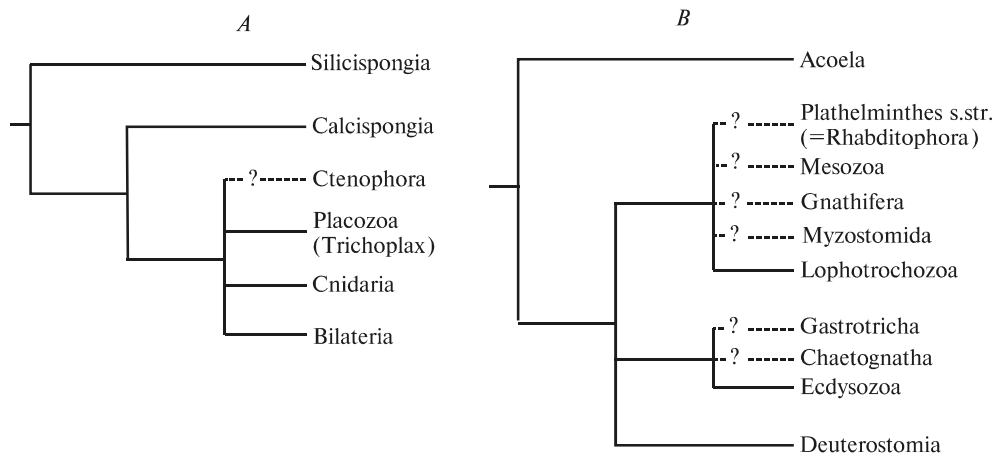


Рис. 1. Важнейшие филогенетические линии многоклеточных по данным анализа молекулярных и морфологических признаков (обобщено по данным многих авторов, схематизировано): *A* — низшие многоклеточные; *B* — билатеральные животные.

Fig. 1. Principal phylogenetic lineages of Metazoa derived from the analyses of molecular and morphological characters (summarized from the data of many authors, diagrammatic): *A* — lower metazoans; *B* — bilaterians.

Филогенетические отношения низших многоклеточных. По мнению большинства современных исследователей, наиболее примитивные многоклеточные животные — губки — являются парафилетической группой (рис. 1, *A*). При этом известковые губки (*Calcispongia*) оказались более продвинутыми и близкими к настоящим многоклеточным, чем кремниевые, выделяемые теперь в отдельный тип *Silicispongia* (Zrzavý et al., 1998). Последний результат может показаться парадоксальным, поскольку кремниевые губки характеризуются более сложной организацией, чем известковые. Следует отметить, однако, что минеральные скелеты еще более высокоорганизованных настоящих многоклеточных (*Eumetazoa*), например кишечнополостных, построены именно из углекислого кальция. Таким образом, замену кремниевого скелета известковым можно рассматривать как синапоморфию, объединяющую *Calcispongia* и *Eumetazoa*.

Радиальные животные (кишечнополостные и гребневники), по-видимому, не имели ближайших общих предков и развивались параллельно (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001; см. рис. 1, *A*). При этом морфологи склонны трактовать гребневников (*Ctenophora*) как переходную группу по отношению к двусторонне-симметричным животным — *Bilateria*, ссылаясь на сложность их симметрии (сочетание дву- и восьмилучевого планов) и развитие мускулатуры из особого зачатка, который можно трактовать как третий зародышевый листок (Nielsen et al., 1996 и др.). Однако молекулярные исследования (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001) неожиданно показали большую примитивность гребневников по сравнению с кишечнополостными (*Cnidaria*). На некоторых современных реконструкциях сами кишечнополостные (книдарии) также оказываются парафилетической группой (Zrzavý et al., 1998), но другие авторы показывают их общее происхождение (Peterson, Eernisse, 2001).

Отдельная ветвь низших многоклеточных представлена трихоплаксом, который характеризуется многими примитивными признаками и выделяется в отдельный тип *Placozoa* (Малахов, 1990). Молекулярные данные по этому уникальному организму до сих пор оставались противоречивыми (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001), однако результаты последнего исследования, по-видимому, окончательно опровергают альтернативную гипотезу о том, что он является

ся aberrантной личинкой какого-то представителя кишечнoполостных (Ender, Schierwater, 2003). При этом ближайшие родственники трихоплакса и его роль в становлении многоклеточности у животных остаются неопределенными (он может рассматриваться, например, как сестринская группа кишечнoполостных или ветви, объединяющей кишечнoполостных и билатеральных).

В последнее время вновь интенсивно обсуждается статус и филогенетические связи слизистых споровиков — Мухозоа. Их принадлежность к многоклеточным животным и вторичность примитивной плазмодиальной организации теперь уже не вызывают сомнений, однако происхождение остается спорным. Ряд молекулярно-филогенетических исследований подтвердили родство обсуждаемой группы с кишечнoполостными, что согласовывается с морфологической гипотезой, основанной на ультраструктурном сходстве стрекательных капсул этих животных (Siddall et al., 1995; Schlegel et al., 1996, цит. по Микрюков, 1999). На некоторых молекулярных реконструкциях (Zrzavý et al., 1998) слизистые споровики представлялись сестринской группой паразитических кишечнoполостных *Polypodium*. Ситуация изменилась в результате молекулярного исследования *Buddenbrockia* — загадочного паразита мшанок, систематическое положение которого до сих пор оставалось неопределенным. Оказалось, что этот червеобразный многоклеточный организм без рта, кишечника и центральной нервной системы, но с выраженной продольной мускулатурой и слизистые споровики, паразитирующие у тех же мшанок, имеют почти идентичные последовательности гена 18S рРНК (Moteiro et al., 2002). Предполагают, что это разные стадии развития одного и того же организма, а вся группа в целом происходит от билатеральных предков.

Важнейшие филогенетические линии *Bilateria* и положение «проблемных» групп. В противоположность радиальным, билатеральные животные (*Bilateria*) представляются хорошо обоснованной монофилетической группой (Peterson, Eernisse, 2001 и др). Исходное положение в этой группе (рис. 1, *B*) занимают, по-видимому, бескишечные турбеллярии — *Acoelomorpha*. Подобная точка зрения уже давно высказывалась морфологами (Иванов, Мамкаев, 1973; Ах, 1985) и согласуется с результатами большинства молекулярно-генетических анализов (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001; Ruiz-Trillo et al., 2002; Zrzavý, 2003). Однако данные по НОХ-генам и EF-1a (Adoutte et al., 2000), а также результаты некоторых комплексных анализов (Giribet et al., 2000) показывают близкое родство *Acoelomorpha* с другими плоскими червями, которые рассматриваются названными авторами в качестве самостоятельной ветви билатерий (см. ниже). Таким образом, положение бескишечных турбеллярий до сих пор окончательно не определено.

Молекулярные исследования выявляют среди собственно билатеральных животных три главные линии эволюции (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001; см. рис. 1, *B*). Только одна из них — вторичноротые (*Deuterostomia*) — имеет традиционный состав, включая типы иглокожих (*Echinodermata*), полухордовых (*Hemichordata*) и хордовых (*Chordata*), характеризующиеся радиальным дроблением, вторичной закладкой рта, энтероцельной закладкой целома и двустороннесимметричными личинками.

Вторая крупная ветвь, получившая название *Lophotrochozoa*, объединяет большую часть типов первичноротых животных: так называемых трохофорных (внутрипорошицевых — *Entoprocta* или *Kamptozoa*, кольчатых червей — *Annelida*, моллюсков и сипункулид), немертин, а также форонид (*Phoronida*), плеченогих (*Brachiopoda*) и мшанок (*Bryozoa* или *Ectoprocta*), имеющих специализированный щупальцевый аппарат (лофофор). Эта ветвь выделяется на филогенетических деревьях, построенных по результатам анализа последовательностей 18S

pРНК (Cavalier-Smith et al., 1996; McHugh, 2000; Giribet et al., 2000; Peterson, Eernisse, 2001; Zrzavý et al., 2001; Zrzavý, 2003), и подтверждается структурными признаками геномов — как митохондриальных, так и ядерных, в частности набором НОХ-генов (Kobayashi et al., 1999; Adoutte et al., 2000; McHugh, 2000). Объединение трохофорных животных, характеризующихся общими чертами плана строения и онтогенеза (спиральное дробление, первичный рот, телобластическая закладка мезодермы и личинка-трохофора), вполне традиционно. Однако близкое родство трохофорных и лофофорных (щупальцевых) противоречит представлениям, основанным на морфологии, в соответствии с которыми последние рассматривались как группа, промежуточная между трохофорными и вторичноротыми (Догель, 1981; Emig, 1997). Следует отметить, однако, что детальный анализ последовательностей генов рибосомных РНК наряду со сходством лофофорных и трохофорных выявляет также общие черты некоторых щупальцевых (форонид и плеченогих) и вторичноротых (Zrzavý et al., 1998). Таким образом, сомнения относительно филогенетического положения лофофорных все же остаются.

Показательно включение в группу Lophotrochozoa погонофор, чья морфология отечественной школы сближалась с вторичноротыми (Иванов, 1975, 1986; Малахов и др., 1997; Малахов, Галкин, 1998). Молекулярные данные надежно подтверждают близкое родство погонофор (включая вестиментифер) и аннелид, вплоть до включения в состав последних (Winneperenninckx et al., 1998; McHugh, 2000; Vooge, Brown, 2000; Peterson, Eernisse, 2001).

Состав третьей крупной группы билатерий оказался самым неожиданным — она объединяет членистоногих (Arthropoda), первичнотрахейных (Onychophora) и тихоходок (Tardigrada), круглых червей (Nemathelminthes) и головохоботных (Cephalorhyncha или Scalidophora). Эти группы весьма непохожи по плану строения и объединяются лишь наличием сложной многослойной кутикулы и развитием с периодической сменой покровов — линькой. По последнему признаку новый таксон получил название Ecdysozoa — линяющие (Aguinaldo et al., 1997; Zrzavý et al., 1998; Giribet et al., 2000, 2001). Интересно, что в рамках данной концепции находит объяснение также необычное сочетание у тихоходок черт сходства с нематодами (трехгранная глотка) и членистоногими (метамерия, наличие своеобразных конечностей).

Следует отметить, что Ecdysozoa оказываются монофилетичными не во всех вариантах анализа генов рибосомных РНК и морфологических признаков (Zrzavý et al., 1998). Также неоднозначны данные по другим генам, которые пока не позволяют полностью исключить связь членистоногих с какими-либо группами трохофорных (McHugh, 2000; Hausdorf, 2000). Концепция Ecdysozoa подвергается критике и со стороны некоторых морфологов (Sørensen et al., 2000). В то же время классические представления о родстве членистоногих и кольчатых червей, долгое время казавшиеся незыблемыми, также не получили однозначного подтверждения современными методами анализа морфологических признаков (Eernisse et al., 1992). Таким образом, филогенетические связи членистоногих еще нуждаются в уточнении, но в любом случае их непосредственное происхождение от кольчатых червей представляется маловероятным.

О связях между тремя крупными ветвями, охарактеризованными выше, пока судить трудно. На одних реконструкциях линяющие объединяются с вторичноротыми (Peterson, Eernisse, 2001 — молекулярная реконструкция), на других — с Lophotrochozoa (McHugh, 2000; Adoutte et al., 2000; Patterson, Eernisse, 2001 — реконструкция с учетом морфологических признаков), некоторые авторы сближают трохофорных, щупальцевых и вторичноротых (Zrzavý et al., 1998).

Филогенетическое положение многих традиционных типов по-прежнему вызывает споры. Среди таких групп следует прежде всего рассмотреть плоских

червей (о положении бескишечных турбеллярий см. выше). Наиболее вероятной представляется их близость к Lophotrochozoa. У плоских червей, трохофорных и плеченогих имеются общие уникальные последовательности в НОХ-генах (Kobayashi et al., 1999; Adoutte et al., 2000). Кроме того, эти группы часто объединяются в реконструкциях, включающих в себя молекулярные и морфологические признаки (Peterson, Eernisse, 2001; Giribet et al., 2000). Однако другие авторы приводят аргументы в пользу большей примитивности плоских червей, рассматривая их в качестве одной из главных ветвей билатерий (Zrzavý et al., 1998). Ряд авторов (Giribet et al., 2000) выделяют особый таксон высокого ранга — Platyzoa, включающий в себя наряду с плоскими червями Gnathifera (см. ниже). В качестве исходной для плоских червей называют группу, ранее относимую к турбелляриям — Catenulida, прочие традиционные отряды турбеллярий (очевидно, что этот класс в его традиционном понимании представляет собой парафилетическую группировку) и паразитические классы объединяют под названием Rhabditophora (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001).

Молекулярные исследования позволяют определить положение одной из спорных («проблемных») групп — мезозой (Mesozoa) — мелких паразитических организмов, характеризующихся очень простой организацией. Эту группу одни исследователи считали примитивной, промежуточной между одноклеточными и многоклеточными, а другие — вторично упрощившейся, выводимой из плоских червей (Малахов, 1990, обзор). Исследования гомеобоксных генов (Kobayashi et al., 1999) показали, что по крайней мере один из двух классов мезозой (дициемиды) — это достаточно продвинутая группа, действительно близкая к плоским червям, и вторичность их упрощенной организации теперь почти не вызывает сомнений.

В последнее время оформились контуры еще одной группы, по-видимому, близкой к плоским червям — Gnathifera (Sørensen et al., 2000; Zrzavý, 2003). Этот таксон включает в себя коловраток и скребней (они объединяются под названием Syndermata, причем сами коловратки, возможно, являются парафилетическим объединением), гнатостомулид (Gathostomulida), которые ранее относились к плоским червям (Иванов, Мамкаев, 1973; Мамкаев, 1991) либо выделялись в отдельный тип (Ах, 1985) и недавно открытый в интерстициали гренландского ручья новый класс — Micrognathozoa (Kristensen, Funch, 2000). Единство Gnathifera подтверждается, прежде всего, наличием особого вооружения в глотке. Наиболее показательны в этом отношении Micrognathozoa, характеризующиеся наличием сложного челюстного аппарата, сходного, с одной стороны, с челюстями гнатостомулид, а с другой — с элементами глоточного вооружения коловраток; у скребней пищеварительная система подвергается общей редукции. Имеющиеся молекулярно-биологические данные по этой группе согласуются с морфологическими (Micrognathozoa в молекулярно-генетическом отношении пока не изучены).

Некоторые авторы (Zrzavý et al., 2001; совместный анализ генов рРНК и морфологических признаков) сближают с Gnathifera мизостомид (Myzostomida) — своеобразную группу эктопаразитических червей, которых ранее считали aberrantными полихетами или выделяли в особый тип. Следует отметить, что, по результатам другого анализа, включающего данные по 18S рРНК и EF-1a (Eeckhaut et al., 2000), эта группа близка к плоским червям и может служить связующим звеном между последним типом и трохофорными. Родство мизостомид с полихетами в настоящее время отвергается.

В связи с Gnathifera заслуживает обсуждения также недавно открытый тип Cycliophora (Funch, Kristensen, 1995). Его единственный представитель *Symbion pandora* — мелкий сидячий организм, локализующийся на ротовых органах лан-

густов. Молекулярные исследования свидетельствуют о близости нового типа к коловраткам (Winneperenninckx et al., 1998). Тем не менее на многих реконструкциях, включающих морфологические признаки, эта группа объединяется с Kamptozoa, т. е. относится к трохофорным (Zrzavý et al., 1998; Sørensen et al., 2002; Zrzavý, 2003). Cycliophora не имеют глоточного вооружения, их рот окружен венчиком ресничек, кишечник петлеобразно изогнут (ротовое и анальное отверстия сближены), целом не выражен. Показательно наличие карликовых самцов, прикрепляющихся к телу самки (Funch, Kristensen, 1995).

Две «проблемные» группы — брюхопесничных червей (Gastrotricha) и щетинкочелюстных (Chaetognatha) многие современные исследователи сближают с Ecdysozoa. В отношении первой группы подобная гипотеза обоснована совсем недавно (Zrzavý, 2003), по результатам более ранних анализов Gastrotricha относили к Platyzoa (Giribet et al., 2000), либо считали одной из предковых групп билатерий (Peterson, Eernisse, 2001). Интересно, что высказанное ранее В. В. Малаховым (1986) предположение о ближайшем родстве гастротрих с нематодами не подтвердилось (Aleshin et al., 1998; Zrzavý, 2003). Родство щетинкочелюстных и «линяющих» было показано уже в ранних молекулярно-генетических работах (Telford, Holland, 1993) и получило дополнительное обоснование в ряде недавних обзоров (Peterson, Eernisse, 2001). Некоторые современные авторы не согласны с этой точкой зрения и выводят щетинкочелюстных от самых примитивных билатеральных предков (Giribet et al., 2000), однако все перечисленные работы отвергают традиционную гипотезу о близости этой группы к вторичноротым (Догель, 1981).

Наконец, одной из самых загадочных групп билатеральных остаются ксенотурбеллиды (Xenoturbellida) — червеобразные животные с очень примитивными чертами организации: ресничным покровом своеобразного строения, мешковидным кишечником и просто устроенной нервной системой. Молекулярные исследования, а затем и изучение строения развивающихся в паренхиме личинок (они оказались типичными велигерами, вплоть до наличия зачатка ктенидия) неожиданно показали принадлежность этих организмов к двустворчатым моллюскам (Israelsson, 1998). Однако чрезвычайное упрощение организации взрослых животных, предполагаемое в этом случае, трудно объяснимо, поскольку они остаются довольно крупными (несколько сантиметров длиной), свободноживущими, активными организмами. Новые ультраструктурные исследования взрослых ксенотурбеллид также не выявили никаких характерных для моллюсков черт (Raikova et al., 2000). В результате была выдвинута альтернативная гипотеза, которая могла бы объяснить наблюдаемые противоречия — личинки, найденные в паренхиме ксенотурбеллид, принадлежат не этим организмам, а моллюскам и попали туда случайно или как объект питания. Следует отметить, что метаморфоз загадочных личинок до сих пор не наблюдали. Кстати, именно из личинок, а не из взрослых могла происходить и секвенированная ДНК.

К сожалению, ряд важных в филогенетическом отношении групп до сих пор не изучен в молекулярно-биологическом отношении. К таковым, помимо уже упоминавшихся Micrognathozoa, относятся также интерстициальные Logicifera, включаемые в настоящее время в ранге класса в тип Cephalorhyncha (Малахов, Адрианов, 1995) и Lobathocerebromorpha, обычно трактуемые как сильно упрощившиеся (в частности, утратившие целом) потомки полихет или как особый тип нецеломических животных (Rieger, 1991).

Филогенетические отношения лофотрохофорных (Lophotrochozoa). По данным анализов генов рибосомных РНК, ни трохофорные, ни щупальцевые (лофофорные), взятые в отдельности, не образуют монофилетические группы (Peterson, Eernisse, 2001). Однако морфологические работы (Rou-

se, 1999), а также совместный анализ молекулярных и морфологических признаков (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001) подтверждают монофилетичность трохофорных. При этом в состав последней группы включаются нецеломические Kamptozoa и Nemertea, а также типы, характеризующиеся наличием целома и объединяемые под названием Neotrochozoa — Annelida, Sipunculida, Echiurida, Pogonophora и Mollusca (рис. 2, A).

С двумя крупнейшими типами трохофорных — аннелидами и моллюсками — связана одна из нерешенных проблем современной филогенетики. Монофилия этих групп, обоснованная многочисленными морфологическими признаками, до сих пор не подтверждена молекулярными данными. На реконструкциях, построенных по данным секвенирования генов рибосомных РНК без учета морфологических признаков (Winnepeninckx et al., 1995, 1996, 1998; McNugh, 2000; Peterson, Eernisse, 2001), отдельные традиционные типы (эхиуриды, сипункулиды, погонофоры, а на некоторых реконструкциях и немертины) и классы моллюсков кластеризуются с разными семействами полихет. Напротив, филогенетический анализ морфологических признаков, в том числе личиночных (Hassgrunar, 1996; Rouse, 1999), а также комплексный анализ (Peterson, Eernisse, 2001) подтверждают монофилетичность моллюсков и аннелид, но при условии

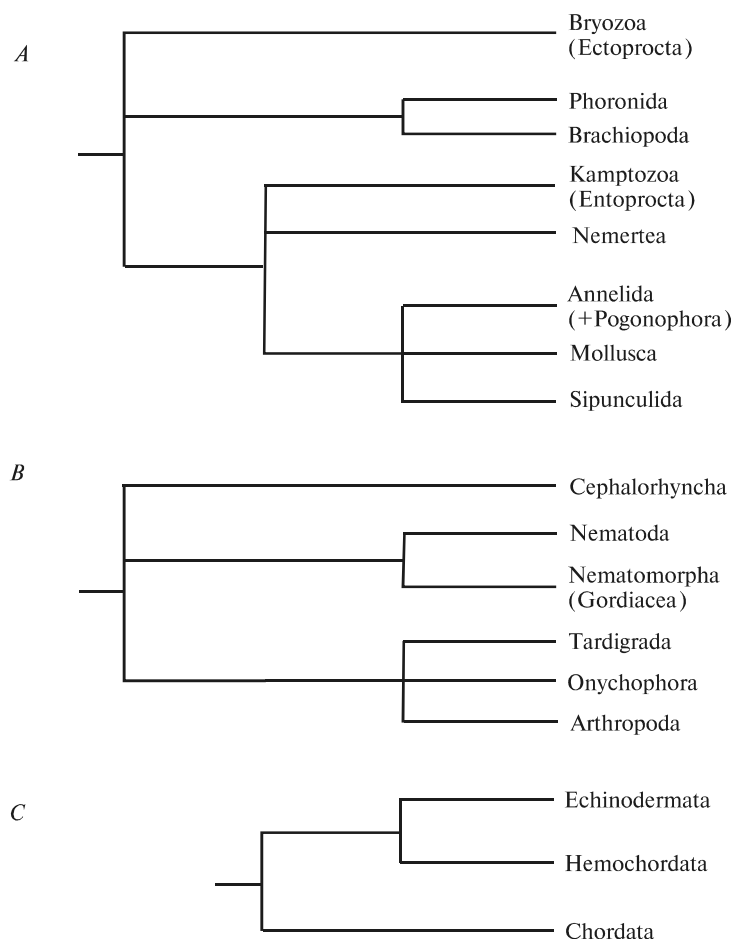


Рис. 2. Филогенетические отношения важнейших групп Lophotrochozoa (A), Ecdysozoa (B) и Deuterostomia (C); обобщено по данным многих авторов, схематизировано.

Fig. 2. Phylogenetic relationships of the principal groups of Lophotrochozoa (A), Ecdysozoa (B) и Deuterostomia (C); summarized from the data of many authors, diagrammatic.

включения в последний тип, по крайней мере, погонофор и эхиурид. На данном этапе противоречия частично разрешаются в классификации посредством расширения рамок типа Annelida. Показательно, что наиболее радикальные ревизии этого типа (Rouse, 1999) представляют погонофор в составе полихет в ранге семейства, т. е. восстанавливается первоначальный статус этой группы. Общая классификация моллюсков ревизии пока не подвергается.

Говоря о взаимоотношениях традиционных групп лофофорных, следует отметить близкое родство форонид и плеченогих (рис. 2, А), которое хорошо обосновано, прежде всего, молекулярными данными. Статус мшанок остается неясным, по-видимому, это весьма примитивная группа, возможно, лежащая у основания ветви, объединяющей трохофорных и лофофорных (Emig, 1997; Peterson, Eernisse, 2001). В некоторых реконструкциях она даже находится за пределами Lophotrochozoa (Giribet et al., 2000).

Филогенетические отношения Ecdysozoa. Очевидно, в составе Ecdysozoa (рис. 2, В) достаточно рано обособилась ветвь, объединяющая приапулид и киноринх — группы, включаемые в тип Cephalorhyncha (Малахов, Адрианов, 1995). Таким образом, единство последнего типа в целом подтверждается; один из его классов, лорициферы, до сих пор не изучен в молекулярно-биологическом отношении, но его морфологическая близость к приапулидам не вызывает сомнений. Однако волосатики, также отнесенные вышеназванными авторами к Cephalorhyncha, принадлежат, по-видимому, к другой ветви и являются ближайшей сестринской группой нематод (Peterson, Eernisse, 2001; Bleidorn et al., 2002).

В то же время хорошо подтвержденным представляется родство членистоногих с тихоходками и первичнотрахейными (рис. 2, В). Группа, объединяющая эти типы, получила название Panarthropoda (Peterson, Eernisse, 2001; Giribet et al., 2001). Монофилетическое происхождение самих членистоногих также считается надежно обоснованным (Winnepenninckx et al., 1995; Aguinaldo et al., 1997; Peterson, Eernisse, 2001; Giribet et al., 2001).

Результаты молекулярно-филогенетических реконструкций отношений традиционных классов членистоногих оказались парадоксальными. Филогенетическое единство трахейных, объединяющих многоножек и насекомых (точнее гексапод) и признаваемых в качестве таксона всеми морфологами, не подтвердилось. Вместо этого выявляется группа, включающая в себя ракообразных и насекомых (но не многоножек), получившая название Pancrustacea (Zrzavý et al., 1998; Giribet, Ribera, 2000; Giribet et al., 2001; Hwang et al., 2001; Cook et al., 2001). Монофилия Pancrustacea подтверждается анализом последовательностей генов рРНК, наборов НОХ-генов, митохондриальных геномов и, наконец, комплексным анализом всех данных (Giribet et al., 2001). При этом положение многоножек остается спорным: некоторые данные свидетельствуют в пользу их близости к хелицеровым (Hwang et al., 2001; Cook et al., 2001); другие представляют их как сестринскую группу по отношению к Pancrustacea (Giribet et al., 2001), подтверждая тем самым, в сильно видоизмененном виде, концепцию мандибулят, т. е. группы, характеризующейся наличием челюстей (традиционно к ней относят ракообразных и всех трахейных). В обоих вариантах предполагается древность многоножек по сравнению с ракообразными. Следует отметить, что генетические системы многоножек, в частности рРНК, вообще характеризуются большим своеобразием (Giribet, Ribera, 2000; Giribet, Wheeler, 2001), что может осложнять их применение в филогенетических реконструкциях.

Несмотря на все усилия, концепция Pancrustacea остается слабоподкрепленной данными палеонтологии и сравнительной морфологии. В то время как ракообразные известны с кембрия, многоножки появились уже после выхода членистоногих на сушу, и их появление предшествовало появлению гексапод. Единственной надежной синапоморфией, объединяющей ракообразных и насе-

комых, является организация омматидиев (элементов сложных глаз). Только у названных групп хрустальный конус состоит из четырех клеток с одинаковым расположением отростков, и некоторые исследователи называют объединяющий их таксон *Tetraconata* (Richter, 2002). Черты сходства между ракообразными и насекомыми выявляют также исследования онтогенеза нервной системы, но число изученных в этом отношении таксонов пока весьма ограничено (Richter, 2002). Поэтому к попыткам радикального пересмотра филогении членистоногих следует относиться, по нашему мнению, с некоторой осторожностью.

Филогенетические отношения типов вторичноротых. Большинство современных анализов (Zrzavý et al., 1998; Peterson, Eernisse, 2001) показывает родство иглокожих и полухордовых, объединяющая их группа получила название *Ambulacraria* и является сестринской по отношению к хордовым (рис. 2, С). Таким образом, традиционная точка зрения о происхождении хордовых от полухордовых не согласуется с новыми данными. В то же время монофилия самих хордовых хорошо подтверждается современными исследованиями.

Несоответствие молекулярных и морфологических реконструкций и другие нерешенные проблемы

Как было показано на примере многих групп, одна из проблем современной филогенетики — противоречия между реконструкциями, построенными по молекулярным и морфологическим признакам. Безусловно, во многих случаях причина таких противоречий заключается в недостаточной объективности морфологических реконструкций (наши суждения о важности того или иного признака и гомологии его состояний сохраняют известный элемент произвольности даже при применении формализованных методов анализа). Однако обсуждаются и методические недостатки молекулярных реконструкций (Zrzavý et al., 1998; Adoutte et al., 2000; Hausdorf, 2000 и др.). Прежде всего очевидно, что филогенетическая информативность любого гена ограничена. При сравнении молодых, близких групп может не хватать изменчивых, информативных сайтов. Напротив, у очень древних, т. е. филогенетически далеких групп, последовательности гена могут настолько отличаться, что трудно выявить гомологичные участки, необходимые как маркеры для их сопоставления. Так, есть основания полагать, что наиболее используемый ген рибосомной РНК недостаточно чувствителен на интервалах более 500 млн лет (McHugh, 2000; Hausdorf, 2000), т. е. вряд ли сможет обеспечить достоверную реконструкцию процесса разделения основных ветвей многоклеточных, который происходил намного раньше.

Филогенетическую реконструкцию затрудняет также неравномерность темпов молекулярной эволюции, т. е. накопления замен нуклеотидов в том или ином гене (Hausdorf, 2000). Если в какой-либо группе такое накопление идет аномально быстро, то ее возраст будет искусственно завышаться. Возможны и скачкообразные изменения последовательностей, например потери или вставки достаточно длинных участков. При использовании стандартных методов анализа филогенетическое значение таких изменений также будет завышаться. Наконец, большие затруднения могут вызывать случаи быстрой («взрывной») морфологической эволюции и адаптивной радиации. В таких случаях в генах не успевают накопиться нейтральные изменения, достаточные для определения порядка расхождения ветвей (Philippe, Adoutte, 1998; Adoutte et al., 2000). Возможно, именно такой «взрывной» характер имела эволюция ранних эукариот, многоклеточных и билатеральных животных, трохофорных, членистоногих.

Ряд артефактов могут порождаться самими алгоритмами, применяющимися для филогенетического анализа. Один из таких эффектов — «притяжение длинных ветвей» — заключается в нестабильности расположения на филогенети-

ческом дереве морфологически или генетически сильно обособленных (древних или быстро эволюционировавших) таксонов. Такие ветви (примером могут послужить бескишечные турбеллярии) могут объединяться с другими группами случайным образом, не отражая историю эволюционных преобразований.

В последнее время появилась возможность количественной оценки неравномерности молекулярной эволюции и других эффектов, снижающих достоверность филогенетических реконструкций. Так используются тесты, основанные на определении сходимости реконструкций по нескольким генам. Большое значение имеет анализ чувствительности реконструкции к параметрам лежащей в ее основе эволюционной модели, реализуемый, например, в программе *POY*. Наконец, расхождения между молекулярными и морфологическими реконструкциями уменьшаются по мере расширения базы данных за счет включения новых таксонов, что можно увидеть на примере двустворчатых моллюсков (Campbell, 2000).

Ограниченность современных методов филогенетики заключается еще и в том, что они не позволяют реконструировать промежуточные этапы эволюции, не представленные современными или ископаемыми формами. Так, несмотря на доказательство родства многоклеточных с воротничковыми жгутиконосцами, мы по-прежнему мало знаем о возможных путях становления многоклеточности (в частности, не можем сделать выбор между классическими гипотезами гастреи и фагоцителлы). Такая же неопределенность остается и в отношении происхождения билатеральных животных. Морфологические различия между наиболее примитивными их представителями (*Acoelomorpha*) и вероятной ближайшей сестринской группой (*Cnidaria*) очень велики, а если допустить большую продвинутость *Acoelomorpha*, как предполагают некоторые исследователи (Adoutte et al., 2000), то разрыв между радиальными и билатеральными еще более увеличивается. Наконец, по-прежнему допускаются альтернативные сценарии, объясняющие происхождение целомических животных. Так, наличие целомических форм в составе нескольких крупных филогенетических ветвей при раннем обособлении вторичноротых интерпретируется некоторыми исследователями (Adoutte et al., 2000; Peterson, Eernisse, 2001) как свидетельство в пользу первичности целомической организации билатерий или, по крайней мере, раннего и однократного возникновения целомической организации (Малахов, Галкин, 1998), т. е. архицеломатной гипотезы. Этот сценарий подкрепляется также наличием трехсегментного плана строения, характерного для вторичноротых, у представителей других ветвей — лофотрохофорных (щупальцевые) и «линяющих» (щетинкочелюстные?). Однако тот факт, что в двух последних ветвях исходное или близкое к исходному положение занимают именно нецеломические группы (плоские черви, гастротрихи, цефалоринхи и др.) лучше согласуется, на наш взгляд, с другой классической гипотезой, предполагающей параллельное развитие целомов в нескольких эволюционных линиях. Следует отметить также, что среди «линяющих» (*Ecdysozoa*) формы с развитой целомической организацией отсутствуют (у примитивных представителей этой ветви полость тела первичная, у более продвинутых — смешанная).

Перспективными для понимания «узловых» событий в эволюции животных, таких как возникновение многоклеточности, билатеральной организации, целома, сегментации и др., представляются исследования по реконструкции геномов предковых форм. Методические возможности для подобной реконструкции уже имеются (Adoutte et al., 2000). При этом особое значение приобретает определение наборов НОХ-генов и локализация областей их экспрессии, что позволяет предметно судить о возможных планах строения организмов. Большое значение имеют и палеонтологические исследования древнейших отложений, которые могут содержать остатки еще неизвестных примитивных типов (Adoutte et al., 2000).

Проблемы классификации

Насколько нам известно, попытки полной ревизии классификации многоклеточных животных на основании молекулярно-биологических реконструкций филогении пока не предпринимались. Можно указать две причины такой осторожности. Во-первых, состав и родственные отношения ряда групп высокого ранга до сих пор остаются неясными, а монофилетическое происхождение некоторых традиционных групп не подтверждено молекулярными данными. Во-вторых, многие сторонники филогенетического (кладистического) подхода в систематике вообще отказываются от установления абсолютных таксономических рангов, утверждая, что соответствующая процедура не имеет объективного основания. Наиболее последовательно, на наш взгляд, ревизия системы на высшем таксономическом уровне выполнена группой чешских исследователей, которые насчитывают 35 типов многоклеточных (Zrzavý et al., 1998). Однако последующие молекулярные исследования и открытие новых групп уже внесли коррективы в эту классификацию. Число типов многоклеточных животных, признаваемых современными исследователями, остается близким к традиционному (см. например Догель, 1981), но объем и статус ряда групп существенно изменен. Так, понижен ранг коловраток и скребней (классы в составе Syndermata или Gnathifera), погонофор (семейство? в составе полихет). Напротив, в ряде классификаций (Zrzavý et al., 1998) в ранге типов признается целый ряд групп, традиционно включаемых в тип Plathelminthes: Acoela, Nemertodermatida, Gnathostomulida, Xenoturbellida и Catenulida. Подтверждена обособленность Myzostomida на уровне типа. Описаны новые таксоны высокого ранга (Cycliophora, Micrognathozoa).

Заключительные замечания

Обзор современной литературы показывает, что в последние годы филогенетика добилась несомненных успехов. Так, подтверждены монофилетичность многоклеточных и их родственные связи с воротничковыми жгутиконосцами, общность происхождения билатеральных животных. Получены новые свидетельства в пользу гипотезы о примитивности бескишечных турбеллярий. Обозначены три основные ветви билатеральных — вторичноротые, лофотрохофорные и «линяющие». Достигнут прогресс в понимании родственных связей ряда «проблемных» групп: слизистых споровиков, мезозой, мизостомид, немертин, тихоходок, погонофор.

В то же время положение многих групп высокого ранга до сих пор окончательно не определено. Это прежде всего обособленные и, по-видимому, древние группы, такие как гребневики, Placozoa, гастротрихи и щетинкочелюстные. Остается спорным положение плоских червей и связанных с ними групп — мезозой, мизостомид, Gnathifera. Ряд групп (Xenoturbellida, Cycliophora, Micrognathozoa, Lobatocerebromorpha, Loricifera) требует дополнительных молекулярных и морфологических исследований. Наконец, комплекс пока нерешенных проблем связан с реконструкцией «узловых» событий в эволюции планов строения многоклеточных животных и расшифровкой механизмов их эволюционного преобразования.

Несмотря на перечисленные проблемы, возможности современных методов филогенетического анализа далеко не исчерпаны. Дальнейший прогресс может быть обеспечен расширением баз данных за счет привлечения новых, в том числе «ключевых» (характеризующихся необычным планом строения или переходными признаками), таксонов и комплексов признаков (морфологических, генетических, биохимических и онтогенетических), а также разработкой новых, более мощных и эффективных алгоритмов и программных средств для филоге-

нетического анализа. В то же время продолжается и поиск новых подходов в области геномных исследований и генетики развития, которые могут оказать решающее воздействие на будущую филогенетику.

- Воронов Д. А.* Сравнительная эмбриология нематод и закон зародышевого сходства // Журн. общ. биол. — 2001. — **62**, № 1. — С. 34–48.
- Догель В. А.* Зоология беспозвоночных : Учебник для университетов. Изд. 7-е, перераб. и дополн. / Под ред. Ю. И. Полянского. — М. : Высш. шк., 1981. — 606 с.
- Иванов А. В.* Происхождение многоклеточных животных. — Л. : Наука, 1968. — 297 с.
- Иванов А. В.* О происхождении Coelomata // Журн. общ. биол. — 1975. — **36**, вып. 5. — С. 643–653.
- Иванов А. В.* Об эволюции зародышевых листков // Зоол. журн. — 1986. — **65**, вып. 5. — С. 652–665.
- Иванов А. В., Мамкаев Ю. В.* Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. — Л. : Наука, 1973. — 221 с.
- Малахов В. В.* Нематоды: строение, развитие, система и филогения. — М. : Наука, 1986. — 215 с.
- Малахов В. В.* Загадочные группы морских беспозвоночных: трихоплакс, ортонектиды, дициемиды, губки. — М. : Изд-во МГУ, 1990. — 144 с.
- Малахов В. В., Адрианов А. В.* Головохоботные (Cephalorhyncha) — новый тип животного царства. — М. : КМК Лтд., 1995. — 206 с.
- Малахов В. В., Галкин С. В.* Вестиментиферы: бескишечные беспозвоночные морских глубин. — М. : КМК Лтд., 1998. — 200 с.
- Малахов В. В., Попеляев И. С., Галкин С. В.* К вопросу о положении Vestimentifera в системе животного мира // Зоол. журн. — 1997. — **76**, вып. 11. — С. 1336–1347.
- Мамкаев Ю. В.* О морфологических основах систематики плоских червей // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1991. — **241**. — С. 3–25.
- Микрюков К. А.* Изучение ультраструктуры и сравнение генов рибосомальной РНК как методы построения системы протистов // Зоол. журн. — 1999. — **78**, вып. 8. — С. 901–915.
- Павлинов И. Я.* Методы кладистики. — М. : Изд-во МГУ, 1989. — 118 с.
- Adoutte A., Balavoine G., Lartillot N. et al.* A new animal phylogeny: reliability and implications // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. — 2000. — **97**, N 9. — P. 4453–4456.
- Aguinaldo A. M., Turbeville J. M., Linford L. S. et al.* Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. — 1997. — **387**, N 6632. — P. 489–493.
- Aleshin V. V., Milyutina I. A., Kedrova O. S. et al.* Phylogeny of Nematoda and Cephalorhyncha derived from 18S rDNA // J. Mol. Evol. — 1998. — **47**. — P. 597–605.
- Ax P.* The position of the Gnathostomulida and plathelminthes in the phylogenetic system of the Bilateria // The origin and relationships of lower invertebrates / Eds. S. Conway et al. — Oxford : Oxford Univ. Press, 1985. — P. 168–180.
- Bleidorn Ch., Schmidt-Raesa A., Garey J. R.* Systematic relationships of Nematomorpha based on molecular and morphological data // Invertebrate Biol. — 2002. — **121**, N 4. — P. 357–364.
- Boore J. L., Brown W. M.* Mitochondrial genomes of Galathealium, Helobdella, and Platyneris: sequence and gene arrangement indicate that Pogonophora is not a phylum and Annelida and Arthropoda are not sister-taxa // Mol. Biol. Evol. — 2000. — **17**. — P. 87–106.
- Campbell D. C.* Molecular evidence on the evolution of the Bivalvia // The evolutionary biology of the Bivalvia / Eds. E. M. Harper, J. D. Taylor, J. A. Crame. — London : Geolog. Soc. Special Publ., 2000 — P. 31–46.
- Cavallier-Smith T., Allsop M., Chao E. et al.* Sponge phylogeny, animal monophyly, and the origin of the nervous system: 18S rRNA evidence // Can. J. Zool. — 1996. — **74**. — P. 1989–1998.
- Cook C. E., Smith M. L., Telford M. J. et al.* HOX genes and the phylogeny of the arthropods // Current Biol. — 2001.
- Eeckhaut I., McHugh D., Mardulyn P. et al.* Myzostomida: a link between trochozoans and flatworms? // Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci. — 2000. — **267**. — P. 1383–1392.
- Eernisse D. J., Albert J. S., Anderson F. E.* Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology // Syst. Biol. — 1992. — **41**, N 3. — P. 305–330.
- Emig Ch. C.* Les Lophophorates constituent-ils un embranchement // Bull. Soc. zool. Fr. — 1997. — **122**, N 3. — P. 279–288.
- Ender A., Schierwater B.* Placozoa are not deived Cnidarians: evidence from molecular morphology // Molec. Biol. Evolution. — 2003. — **20**, N 1. — P. 130–134.
- Funch P., Kristensen R. M.* Cycliophora is a new phylum with affinities to Entoprocta and Ectoprocta // Nature. — 1995. — **378**. — P. 711–714.
- Giribet G., Edgecombe G. D., Wheeler W.* Arthropod phylogeny based on eight molecular loci and morphology // Nature. — 2001. — **413**. — P. 157–161.
- Giribet G., Distel D. L., Pilz M. et al.* Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cycliophora, Plathelminthes and Chaetognatha: a combined approach of 18S rDNA and morphology // Systematic Biology. — 2000. — **49**, N 3. — P. 539–562.
- Giribet G., Ribera C. A.* A review of arthropod phylogeny: new data based on ribosomal DNA sequences and direct character optimization // Cladistics. — 2000. — **16**. — P. 204–231.

- Giribet G., Wheeler W. C.* Some unusual small-subunit ribosomal RNA sequences of metazoans // *Amer. Mus. Novitates*. — 2001. — N 3337. — P. 1–14.
- Gladstein D. S., Wheeler W. C.* POY: the optimization of alignment characters. — New York : American Museum of Natural History, 1997.
- Haszprunar G.* The Mollusca: coelomate turbellarians or mesenchymate annelids // *Origin and evolutionary radiation of Mollusca* / Ed. J. Taylor. — Oxford : Oxford Univ. Press, 1996. — P. 1–28.
- Hausdorf B.* Early evolution of the Bilateria // *Syst. Biol.* — 2000. — **49**, N 1. — P. 130–142.
- Hennig W.* Phylogenetic systematics. — Urbana et al. : University of Illinois Press, 1966. — 263 p.
- Herr R. A., Ajello L., Taylor J. W. et al.* Phylogenetic analysis of *Rhinosporidium seeberi*'s 18S small-subunit ribosomal DNA groups this pathogen among members of protistan Mesomyzozoa clade // *J. Clin. Microbiol.* — 1999. — **37**. — P. 2750–2754.
- Hwang U. W., Friedrich M., Tautz D. et al.* Mitochondrial protein phylogeny joins myriapods with chelicerates // *Nature*. — 2001. — **413**. — P. 154–157.
- Israelsson O.* New light on the enigmatic *Xenoturbella* (phylum uncertain): ontogeny and phylogeny // *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* — 1999. — **266**. — P. 835–841.
- Kobayashi M., Furuya H., Holland P. W. H.* Dicyemids are higher animals // *Nature*. — 1999. — **401**. — P. 762.
- Kobayashi M., Takahashi M., Hiroshi W., Noriyuki S.* Molecular phylogeny inferred from Sequences of small subunit ribosomal DNA supports the monophyly of the Metazoa // *Zool. Sci.* — 1993. — **10**. — P. 827–833.
- Kojima S., Hashimoto T., Hasegawa M. et al.* Close phylogenetic relationship between Vestimentifera (tube worms) and Annelida revealed by the amino acid sequences of elongation factor-1a // *J. Mol. Evol.* — 1993. — **37**. — P. 66–70.
- Koziol C., Kobayashi N., Müller I. M., Müller W. E. G.* Cloning of sponge heat shock proteins: evolutionary relationships between the major kingdoms // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* — 1998. — **36**. — P. 101–109.
- Kristensen R. M., Funch P.* Micrognathozoa: a new class with complicated jaws like those of Rotifera and Gnathostomulidae // *J. Morphol.* — 2000. — **246**. — P. 1–49.
- McHugh D.* Molecular phylogeny of the Annelida // *Can. J. Zool.* — 2000. — **78**. — P. 1873–1884.
- Miller D. J., Harrison P. L., Mahony T. J. et al.* Nucleotide sequence of the histone gene cluster in the coral *Acropora formosa* (Cnidaria; Scleractinia): features of histone gene structure and organization are common to diploblastic and triploblastic metazoans // *J. Mol. Evol.* — 1993. — **37**. — P. 245–253.
- Monteiro A. S., Okamura B., Holland P. W. H.* Orphan finds home: Buddenbrockia is a myxozoan // *Mol. Biol. Evol.* — 2002. — **19**, N 6. — P. 968–971.
- Nielsen C.* Animal classification — then and now // *Bull. Soc. zool. Fr.* — 1997. — **122**, N 3. — P. 243–253.
- Nixon K. C., Carpenter J. M.* On simultaneous analysis // *Cladistics*. — 1996. — **12**. — P. 221–241.
- Peterson K. J., Eernisse D. J.* Animal phylogeny and the ancestry of bilaterians: inferences from morphology and 18S rDNA gene sequences // *Evol. Dev.* — 2001. — **3**, N 3. — P. 170–205.
- Philippe H., Adoutte A.* How reliable is our current view on eucaryotic phylogeny // *Proc. of the 2nd Europ. Congr. Protistol.* — Clermont-Ferrand, 1995. — P. 17–33.
- Philippe H., Adoutte A.* The molecular phylogeny of Eucaryota: solid facts and uncertainties // *Evolutionary relationships among Protozoa* / Eds. G. H. Coombs et al. — London : Kluwer, 1998. — P. 25–56.
- Pleijel F.* On character coding for phylogeny reconstruction // *Cladistics*. — 1995. — **11**. — P. 309–315.
- Raikova O. I., Reuter M., Jondelius U., Gustafsson K. S.* An immunocytochemical and ultrastructural study of the nervous and muscular systems of *Xenoturbella westbladi* (Bilateria inc. sed.) // *Zoomorphology*. — 2000. — **120**. — P. 107–118.
- Richter S.* The Tetraconata concept: hexapod-crustacean relationships and the phylogeny of Crustacea // *Organisms Diversity and Evolution*. — 2002. — **2**. — P. 217–237.
- Rieger R. M.* Neue Organisationsstypen aus der Sandlückenraumfauna: die Labatocerebriden und Jennaria pulchra // *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*. — 1991. — **84**. — P. 247–259.
- Rouse G. W.* Trochophore concepts: ciliary bands and the evolution of larvae in spiralian Metazoa // *Biol. J. Linn. Soc.* — 1999. — **66**. — P. 411–464.
- Ruiz-Trillo I., Paps J., Loukota M. et al.* A phylogenetic analysis of myozin heavy chain type II sequences corroborates that Acoela and Nemetodermatida are basal bilaterians // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 2002. — **99**, N 17. — P. 11246–11251.
- Salwini-Plawen L. V.* The urochordate larva and archicelomate organization: chordate origin and anagenesis revisited // *J. Zool. Syst. Evol. Research*. — 1998. — **36**. — P. 129–145.
- Sørensen M. V., Funch P., Willerslev E. et al.* On the phylogeny of Metazoa in the light of Cycliophora and Micrognathozoa // *Zool. Anz.* — 2000. — **239**. — P. 297–318.
- Strong E., Lipscomb D.* Character coding and inapplicable data // *Cladistics*. — 2000. — **15**. — P. 363–371.
- Sutton M. D., Briggs D. E. G., Siveter D. J., Siveter D. J.* An exceptionally preserved vermiform mollusc from the Silurian of England // *Nature*. — 2001. — **410**. — P. 461–463.
- Swofford, D. L.* PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). — Sunderland, Massachusetts : Sinauer, 1998.
- Telford M. J., Holland P. W. H.* The phylogenetic affinities of the Chaetognaths: a molecular analysis // *Mol. Biol. Evol.* — 1993. — **10**, N 3. — P. 660–676.
- Telford M. J., Thomas R. H.* Expression of homeobox genes shows chelicerate arthropods retain their deutocerebral segment // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. — 1998. — **95**. — P. 10671–10675.

- Turbeville J. M., Pfeifer D. M., Field K. G., Raff R. A.* The phylogenetic status of arthropods, as inferred from 18S rRNA sequences // *Mol. Biol. Evol.* — 1991. — **8**, N 5. — P. 669–686.
- Turbeville J. M., Field K. G., Raff 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. — **9**, N 2 — P. 235–249.
- Valentine J. W.* Cleavage patterns and the topology of the metazoan tree of life // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* — 1997. — **94**. — P. 8001–8005.
- Wägele J.-W.* Grundlagen der Phylogenetischen Systematik. — Munchen : Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2000. — 315 S.
- Wheeler W. C.* Optimization alignment: The end of multiple sequence alignment in phylogenetics? // *Cladistics.* — 1996. — **12**. — P. 1–10.
- Winnepenninkx B., Backeljau T., de Peer Y., de Wachter R.* Structure of the small ribosomal subunit RNA of the pulmonate snail, *Limicola kambeul*, and phylogenetic analysis of the Metazoa // *FEBS Letters.* — 1992. — **309**, N 2. — P. 123–126.
- Winnepenninkx B., Backeljau T., de Wachter R.* Phylogeny of the protostome worms derived from 18S sequences // *Mol. Biol. Evol.* — 1995. — **12**. — P. 641–649
- Winnepenninkx B., Backeljau T., de Wachter R.* Investigation of molluscan phylogeny on the basis of 18S rRNA sequences // *Mol. Biol. Evol.* — 1996. — **13**. — P. 641–649.
- Winnepenninkx B., Backeljau T., Kristensen R. M.* Relations of the new phylum Cycliophora // *Nature.* — 1998 a. — **393**. — P. 636–638.
- Winnepenninkx B., Van de Peer J., Backeljau T.* Metazoan relationships on the basis of 18S rRNA sequences: a few years later // *Am. Zool.* — 1998 b. — **38**. — P. 888–906.
- Zrzavý J.* Gastrotricha and metazoan phylogeny // *Zool. Scr.* — 2003. — **32**, N 1. — P. 1–81.
- Zrzavý J., Hypsa V., Tietz D. F.* Myzostomida are not annelids: molecular and morphological support for a clade of animals with anterior sperm flagella // *Cladistics.* — 2001. — **17**. — P. 170–198.
- Zrzavý J., Mihulka S., Kepka P. et al.* Phylogeny of the Metazoa based on morphological and 18S ribosomal DNA evidence // *Cladistics.* — 1998. — **14**. — P. 249–285.

От главного редактора

Во время подготовки номера к печати на 42-м году трагически оборвалась жизнь автора этой и еще более чем 100 научных публикаций, известного малаколога, с 1997 г. научного редактора журнала «Вестник зоологии» — кандидата биологических наук А. В. Корнюшина.