



УДК 575.852

ФИЛОГЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ: ПЕРСПЕКТИВЫ ЗАВЕРШЕНИЯ ФИЛОГЕНЕТИКИ КАК НАУКИ

В.В. Алёшин

*Научно-исследовательский институт физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 119991 Москва, Российская Федерация;
e-mail: Aleshin@genebee.msu.su*

РЕЗЮМЕ

Перечислены технические особенности использования молекулярных признаков в филогенетике и их перспективы в систематике. Сделан краткий обзор современных представлений о родственных связях крупнейших групп одноклеточных и многоклеточных; высказано мнение о скором, в историческом масштабе, решении филогенетикой основных стоящих перед ней задач. Разобран пример использования филогенетических данных для разработки эволюционного сценария (на примере происхождения многоклеточных животных).

Ключевые слова: беспозвоночные, двустороннесимметричные животные, заднежутиковые, молекулярная эволюция, происхождение многоклеточных животных, систематика, филогенетика

INVERTEBRATE PHYLOGENY IN LIGHT OF MOLECULAR DATA: THE PROSPECT OF PHYLOGENETICS AS A FINISHED SCIENTIFIC DISCIPLINE

V.V. Aleoshin

Belozersky Institute for Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Leninskie Gory, Moscow 119991, Russian Federation; e-mail: Aleshin@genebee.msu.su

ABSTRACT

We are listing the technical features of using molecular characters in phylogenetics and the perspective for their application in systematics. We are giving a brief review of the current picture of phylogenetic relationship between the major groups of protists and metazoans, and expressing an opinion that phylogenetics will answer its main questions in the near future. We are considering a case of using phylogenetic data for constructing an evolutionary scenario, illustrated by the origin of Metazoa.

Key words: invertebrates, Bilateria, Opisthokonta, molecular evolution, the origin of Metazoa, systematics, phylogenetics

ВВЕДЕНИЕ

Изложенные здесь оценки были высказаны в Зоологическом институте РАН на конференции «Современные проблемы биологической систематики» (18 – 21 апреля 2011 г.). Мнение о скором завершении филогенетики как науки не получило одобрения, так что послефилогенетическая эпоха наступит неожиданно. Зато на конференции не утихали споры по якобы проблеме отношения систематики и филогенетики и месте молекулярных данных в зоологии и ботанике; они поднимались к таким философским вершинам, где оставалось не много от зоологии, ботаники и молекулярных данных, а эмоциональный накал подчас был достоин защиты святынь либо чего-то сугубо материального. Примечательно, что высказанная на конференции А.В. Мартыновым новая гипотеза о трансформации планов строения беспозвоночных (с приписанием эволюционного значения) и объявление новых таксонов надтипового ранга вызвали только краткое и самое поверхностное обсуждение. Ни поддержки, ни развернутой критики не последовало, хотя проблематика и основной материал знакомы дипломированным участникам хотя бы из общего курса зоологии. Это обстоятельство яснее формальных заявлений показывает снижение интереса в научном сообществе к филогенетическим гипотезам, подкрепляемым только традиционными методами сравнительной анатомии и эмбриологии.

Основные понятия: (1) систематика

Здесь принимается самое простое понимание задач систематики и филогенетики (Беклемишев [1927] 1994). Систематика используется для описания наиболее кратким способом всего известного разнообразия. Это требование внутренне противоречиво: сокращая описание, мы теряем в полноте. Точным соответствием объекту является сам объект, но заменив объектом (гербарным листом, живой культурой) его описание, мы ничего не выгадываем в научной картине. Решение противоречивой задачи систематики достигается созданием категорий (научных абстракций) двух видов (Беклемишев [1927] 1994).

Один вид абстракций – то, что называют признаками. В множестве объектов систематик вы-

деляет элементы, кажущиеся ему сходными и повторяющимися. Удобство выделения именно их для описания, а не каких-то альтернативных, как всегда, выявляется практикой: многократно повторяющимся анализом (разложением) объектов на элементы и синтезом. Например, удобство признака «целом» сильно зависит от уровня знаний, целей исследования, теоретических посылок: доступна ли гистологическая и ультрамикроскопическая техника, придается или нет значение различиям онтогенетических способов закладки целома, как интерпретируются и классифицируются «нетипичные» состояния (редукция одного или обоих эпителиальных листков (Заварзина и Цетлин 1990), полость тела «псевдоцеломических» животных и т. п.). Предмет систематики увеличивается каждым большим и малым открытием, он так же бесконечен, как познание. До изобретения микроскопа невидимые простым глазом объекты не входили в поле зрения зоологии; сегодня с помощью световой и электронной микроскопии мы разглядываем всё больше деталей, и они должны быть описаны и систематизированы, включены в диагнозы видов и других таксонов. Геномные структуры для их краткого описания должны быть формализованы и систематизированы, как и структуры, различимые в микроскоп. Типы дыхания и эмбрионального развития, электрическая и синаптическая связь нейронов, способы регуляции активности генов и детали поведения, гнезда муравьев и птиц, – всё, что уже открыто и будет открыто в будущем – всё это должно быть учтено в диагнозах таксонов, создаваемых систематикой, и повлиять на их объем. Приходится согласиться с идеей неопределенного диагноза и систематики, устремленной в бесконечность (Заренков 1976), хотя здесь на первый план выходит иная и более простая (не онтологическая, а гносеологическая) причина.

Другой вид абстракции в систематике – таксоны, то есть группы объектов, которым приписаны название и диагноз. Наиболее полезны таксоны, которым можно дать максимально подробный и однозначно строгий диагноз; в такие таксоны и стремится организовывать объекты систематик. Эта цель определяет типологическую природу систематики (Иванов 1996), независимо от того, удастся диагноз строгий или только вероятностный, независимо от номотетического компонента в процедуре создания признаков и гомологизации.

Для цели экономного описания таксоны лучше всего организовать в иерархическую систему: в ней вместо перечисления множества признаков объекта достаточно указать на вхождение в род (вышестоящий таксон, которому диагноз дается один раз) и перечислить видовые отличия. Можно дать и другую, эквивалентную формулировку: полезны таксоны максимально крупные, при этом с максимально подробными и строгими диагнозами.

Между двумя видами абстракций систематики – созданием таксонов и признаков – устанавливается тесная связь: итеративно пересматривается объем первых и содержание вторых (Павлинов 2004) для лучшего описания разнообразия. Задача оптимизации системы по двум параметрам в общем виде не имеет решения, но иерархическая организация таксонов оказывается лучшим компромиссом: по мере увеличения ранга диагноз обедняется, но объем возрастет. Объекты, нарушающие диагноз (четырёхногие имаго сатирид и нимфалид или восьминогие мутанты *bithoraxoid* среди *Neharopa* – даже подобные случаи «ненастоящего» нарушения признака, здесь допускающие интерпретацию в рамках «шестиногости», а тем более настоящие отклонения от диагноза), должны болезненно восприниматься систематикой, приводить ради сохранения объема таксона к созданию более абстрактных и, таким образом, бедных диагнозов, в нарушение ее основной цели. А при эклектичном смешении систематики и филогенетики строгий диагноз для таксона-клады эквивалентен запрету на коренное изменение зафиксированных в диагнозе состояний в эволюции, то есть предсказанию эволюции.

Частью работы систематика, помимо выделения признаков и таксонов, является идентификация видового названия и систематического положения, например, экспресс-диагностика патогена в медицине. В момент идентификации не производится исчерпывающее описание. Если система имеет предсказательный характер, то идентификация одновременно является и гипотезой о неисследованных признаках и свойствах объекта (например, наличии у инфекционного возбудителя конкретных биохимических путей – мишеней, обуславливающих чувствительность к определенным антибиотикам). Поэтому система желательна максимально предсказательная (то есть диагнозы высших таксонов желательны содержательные, полные и по возможности при-

менимые к подчиненным таксонам). А методы идентификации желательны такие, чтобы однозначно отнести объект в нужное место системы наиболее простым способом, и, таким образом, без исследования множества признаков дать максимальные правдоподобные гипотезы об их состоянии. Понятность (рациональность, (Павлинов 2011)) линнеевской системы и появившиеся позднее определительные ключи выполняли эти задачи наилучшим образом два с половиной века при тогдашнем уровне техники. И обеспечили этим полезность – для исследований (эвристичность) и практики. Эвристичность сохраняется и сейчас: в современных молекулярно-филогенетических работах стараются выбирать представителей традиционных субтаксонов исследуемого таксона. Но почему традиционная форма системы останется наилучшей всегда? Например, сочетание мировых электронных баз данных и их мобильной доступности в любой точке Земли посредством телекоммуникации обещает простой доступ к информации и помимо иерархической системы, а ожидаемые в рамках научной фантастики инвентаризация биоразнообразия и появление микрометодов автоматического, в том числе полевого определения видов на основе ДНК-штрихкодирования (Шнеер 2009), в сочетании с информационными технологиями, делает необязательной не только рациональную (понятную) систематику, но вообще необязательным краткое описание разнообразия.

Терминология

Конструируемые системы бывают искусственные, т. е. построенные «по одному признаку», и «естественные» – учитывающие множество признаков и предполагающие применение для широкого круга задач, в том числе академических¹. Искусственная система выдерживает требование логики о едином основании деления, а также, в отличие от «естественной» системы, может быть истинной или ложной, это проверяется (в принципе). «Естественная» система учитывает особым образом множество признаков, но, конечно, не может реализовать адансонов принцип учета **всех** признаков – хотя бы ввиду конструктивного происхождения «признаков» как абстракций. Противоречия² между отдельными признаками в «естественной» системе решаются, помимо

пересмотра самих признаков и таксонов, также назначением «более важных» и «менее важных» признаков³. Процедуру систематизации можно кратко определить как взвешивание признаков⁴. Поскольку основное назначение системы (наиболее полное и краткое описание разнообразия) строго не определено, то удобство (пригодность) или неудобство (непригодность)⁵ системы для тех или иных нужд оценивается без особой формальности по содержанию и понятности диагнозов, их строгости, корреляции различных признаков друг с другом или мозаичности, легкости определения систематического положения конкретного экземпляра, предсказательной силе, соответствии божественному плану творения в представлении автора системы, согласованности с данными филогенетики и т. п. субъективным или посторонним свойствам.

Основные понятия: (2) филогенетика

Задача филогенетики по сравнению с систематикой намного конкретнее, она конечна – установить родственные связи безотносительно к сходству и различию в целом (Беклемишев [1927] 1994; Пономаренко и Расницын 1971; Шаталкин

1988; Клюге 2000; Павлинов 2005). По формальному признаку филогенетическая система, то есть совокупность записей о степени родства, должна рассматриваться как искусственная, то есть построенная по одному, пусть и особенному, признаку (порядку отделения ветви на родословном дереве). Как любая искусственная система, она выдерживает требование логики о едином основании деления и, в отличие от «естественной» системы, может быть истинной или ложной. Родственные отношения, в отличие от создаваемой человеком «естественной» системы, зависящей от методического уровня, степени изученности (см. выше) и философских позиций субъекта, – это объективная реальность. Филогенетическая система может, но не обязана быть наглядной, удобной, прогностичной. Единственное требование к ней – чтобы она была истинной.

Конечно, мы вправе надеяться, что филогенетическая система будет обладать также и некоторой прогностичностью в той степени, насколько монофилетические (т.е. голофилетические) таксоны характеризуются не одной-единственной синапоморфией. Что она будет наглядной и удобной в той степени, насколько общие признаки наследуются, а не приобретаются независимо, в эволюции при-

¹Исторически «естественной» системе ставилась задача отражать объективно существующий порядок в природе (например, реализующий идеальный, божественный план творения), который, однако, надлежало в новое время понять не из откровения, а познания природы в ее полноте. Позднее объективная основа, «естественность» объяснялась материальной причиной – эволюционной преемственностью. При всем познавательном значении такого объяснения, отождествление искомой, наиболее правильно, точно и полно описывающей разнообразие («естественной») системы с филогенетической логически уязвимо. Филогенетическая система окажется наиболее полно описывающей разнообразие только при выполнении некоторых дополнительных условий. Поскольку задачи «естественной» системы (наиболее полное описание разнообразия) и филогенетической системы (описание истинных родственных отношений) не идентичны и решаются разными (только частично совпадающими) методами, то здесь они в общем случае не отождествляются.

²Иначе, при отсутствии противоречий, по крайней мере для каждой группы в рамках одного ранга, можно было бы приносить один-единственный признак – аналогично искусственной системе.

³Адансонова идея эквивалентности признаков с тем чтобы найти систему, удовлетворяющую большинству признаков, вместо их взвешивания, не имеет смысла, по крайней мере для признаков анатомии: там важный «признак» всегда можно разбить на 2 или 20 более или менее связанных между собой простых признаков (или, если это трудно, то дополнить нужным числом «отрицательных» признаков) чтобы сдвинуть счет к желаемому результату; из этого видно отсутствие принципиальных различий между взвешиванием признаков и их выделением.

⁴Этому не противоречит практика некоторых методик численной (нумерической) таксономии присуждать равный вес всем учитываемым признакам: ведь признакам, не принимаемым во внимание, при этом присваивается нулевой вес.

⁵Иногда непригодные для тех или иных академических целей системы ошибочно именуют «искусственными» (как синоним «плохие»), что создает терминологическую путаницу; при этом подразумевается существование «хороших» – «естественных» систем, будто бы объективных и не зависящих от целей, к которым их применяют.

скором будущем выявлены и исправлены. Таково общее ожидание.

После того как истинная филогения с достоверностью установлена, она, в контраст систематике, не нуждается в дальнейших исследованиях и переработках. Если взять ее для номенклатуры, то будет обеспечена превосходная стабильность. А при наличии простого способа идентификации (например, на основе ДНК-штрихкодирования) и единой мировой электронной базы данных, сегодняшние недостатки филогенетической системы по сравнению с линнеевской (отсутствие рациональности, немыслимость рангов – по числу узлов дерева, и др.) сохранят лишь историческое значение.

Технические особенности молекулярных признаков

Прогресс филогенетики, как и любой науки, связан с техническими достижениями. Так оказалось, что задача практической реконструкции филогении будет решаться на данных о последовательностях нуклеотидов или аминокислот (Шаталкин 2005). Молекулярные признаки многочисленны (сотни и тысячи, в ближайшей перспективе миллионы), их легко формализовать, а обработку автоматизировать, многие бесспорно гомологичны во всех типах или даже у животных и бактерий (то есть признаков не только **очень** много, но много пригодных для сравнения и для определения состояния во внешней группе, и просматриваются естественные способы их формализованного учета). Развитие методической и технической базы, их стандартизация и роботизация ведет к тому, что гигантские массивы молекулярных данных становится получить дешевле и проще, нежели данные по гистологии и ультраструктуре, располагая ничтожным количеством биологического материала, без привлечения дорогостоящего труда⁶ специалистов высшей квалификации (по некоторым группам такого может и не найтись в мире). Получаемые результаты отличаются хорошей воспроизводимостью независимо от лаборатории, деталей методики и

идеологических предпочтений исследователя как в фактическом плане (почти однозначная интерпретация в последовательность нуклеотидов), так и, в известной степени, результатов сравнения. Их, по сути, получить может каждый, применив стандартную (а при желании оригинальную) методику, без многолетнего изучения группы и будучи уверенным в доброкачественности фактического результата. Каждый в состоянии самостоятельно проверить контрольными опытами достоверность хоть биохимической, хоть вычислительной составляющей, причем хотя бы минимальный уровень такой проверки воспитывается этикой экспериментальной науки. Молекулярная эволюция независима от морфологической, легко принимается независимым способом проверки традиционных филогенетических гипотез. Причем независимость определяется не только тем тривиальным обстоятельством, что по признакам фенотипа невозможно предсказать генотип, следовательно, так называемый «отбор в некотором направлении», в понимании фенетиков, не предполагает отбора конкретной первичной структуры ДНК. Существенно важнее эффективная нейтральность (не в бытовом, а математическом смысле, см.: Кимура (1985)) огромной массы молекулярных признаков, и, ввиду этого, принципиально иной характер их эволюции: бóльшая повторяемость, бóльшая применимость статистических методов к описанию. В отношении молекулярных признаков легко выдвигать вероятностные гипотезы об их эволюции⁷ и тестировать, отвергать или уточнять их, выбирая модели, усредненные на больших выборках или же адаптированные к особенностям рассматриваемого гена в отдельных кладах. Такой подход полностью согласуется с парадигмой выявления филогении как решения вероятностной задачи (Лухтанов и Кузнецова 2009). Для признаков анатомии практически невозможно в настоящее время дать количественные оценки вероятностей независимого возникновения или редукции в том или другом случае. Это одна из главных причин беспомощности традиционных концепций (например, концепции *Articulata*) в противостоянии

⁶Если учитывать не зарплату, а издержки по многолетней подготовке и число экземпляров, определяемых систематиком в «трудной» группе за весь трудовой стаж.

⁷Т. е. матрицы вероятностей аминокислотных замещений, распределение признаков по степени консервативности с численными значениями параметров распределения и т. п., см.: (Ней и Кумар 2004; Лукашов 2009).

гипотезам, основанным на молекулярных данных. Практика показала реальную беспрецедентную устойчивость выводов, основанных на молекулярных данных: филогенетические гипотезы, выдвинутые при анализе отдельных генов, таких как ген 18S рРНК, теперь подтверждаются геномными данными – при увеличении объема учитываемой информации не в разы, а на порядки. Таковы основные причины удобства и повсеместного применения молекулярных признаков в филогенетике. Когда задача реконструкции всеобщей филогении будет решена, видно, что это будет сделано независимо от признаков анатомии, размещение состояний последних на дереве, может быть, уточнит закономерности морфологической эволюции (соотношение модусов и т. п.) без логического круга в рассуждениях. Возможно, уточненные знания об обычных в эволюции и редких способах трансформаций пригодятся для филогенетической интерпретации палеонтологического материала, недоступного молекулярным методам.

Особенности макромолекул как химических объектов оказывают техническое влияние на ход реконструкции филогении. Далеко не самым важным источником ошибок, тем не менее по небрежности не всегда выявляемых, являются лабораторные загрязнения, паразиты, присутствующие в тканях, непереваренные остатки пищи, микрообрастания и частицы осадка (Buckley et al. 2008; Wray et al. 1995; Pawlowski et al. 1996; Bourlat et al. 2003; Lecroq et al. 2009) – то, о чем в традиционной филогенетике не надо беспокоиться. В особых случаях загрязнение носит единый систематический характер (например, полимеразная цепная реакция (ПЦР) с «универсальными» праймерами при обычных условиях в разных лабораториях вместо гена 18S рРНК бороздчатобрюхих моллюсков приводит к амплификации гена их жертвы – гидроидов, даже при специальной препаровке тканей (Okusu and Giribet 2003); причина не в физическом преобладании ДНК гидроидов, а вторичной структуре рДНК соленограстов, содержащей GC-богатые термостабильные шпильки (Meuer et al. 2010), препятствующие полимеразной реакции). Практически гораздо важнее лабораторных ошибок универсальные свойства ДНК и белков, проявляющиеся в эволюции. С ними сталкиваются независимо от степени аккуратности или необычных свойств объекта – всегда и неизбежно, по самому факту

работы. Так, при сравнении далеких видов нередко затруднены определение ортологичности генов и правильное выравнивание последовательностей (потенциальные источники ошибок!); требуется учитывать эффекты насыщения последовательностей заменами, гомоплазии, неодинаковость скоростей эволюции и вызываемый ими артефакт, известный как притяжение длинных ветвей (LBA в англоязычной литературе) (Felsenstein 1978; Philippe 2000; Anderson and Swofford 2004, и др.). Наоборот, при сравнении близких видов насыщения заменами не наблюдается, а гомоплазиями можно пренебречь, но вместо этого действуют факторы популяционной генетики: аллельного полиморфизма, независимой фиксации аллелей, гибридизации и связанным с ней замещением аллелей, которые не имеют значения при отдаленных сравнениях. Вызываемые перечисленными эффектами отклонения сконструированного дерева от истинного носят систематический характер и принципиально не могут быть обнаружены статистическими тестами, такими как индекс непараметрического бутстрэпа (Felsenstein 1985), который вполне может в таких случаях приписывать 100% поддержку ошибочному узлу. Это не значит, что статистические тесты не нужно применять: без них невозможна правильная интерпретация результатов сравнения первичных структур – ведь в их эволюции очень велик стохастический компонент. Для выявления и исправления систематических ошибок не разработано универсального инструмента, но они находятся, кроме наиболее тяжелых случаев, специальными средствами, да и в целом современные программы выравнивания последовательностей, построения деревьев, тестирования топологий существенно менее подвержены артефактам, чем десятилетие назад, а полногеномные проекты и специализированные базы данных снижают опасность ошибки выбора ортологов. Горизонтальный перенос традиционно рассматривается как потенциальный источник ошибок – он поражает воображение и заслоняет сходный эффект более обычных и всеобщих процессов: утраты генов (в том числе паралогов) в отдельных эволюционных линиях и разной скорости эволюции. Теоретически главная трудность горизонтального переноса не в проникновении и включении в геном чужеродной ДНК, а фиксации такого события в популяции и замещении хозяйского аналогичного гена. Фиксация должна

осуществляться стохастическим процессом, как правило – без помощи отбора – ввиду редкости эффективного функционирования гена в несогласованной системе (это знают биотехнологи, пытающиеся экспрессировать чужеродный ген, а получающие нередко тельца включения вместо нативного белка). Структурно и функционально макромолекулы в клетке скоррелированы, аналогично органам в организме (только корреляций больше, что и обуславливает большую консервативность молекулярных признаков и медленную молекулярную эволюцию по сравнению с морфологической; ср. с мнением Г. Спенсера (1870) о невозможности эволюции сложных органов без специального механизма, обеспечивающего согласованное изменение частей – для молекул подобных механизмов нет, в отличие от анатомических структур, подстраивающихся друг к другу за счет онтогенетических и эргономических корреляций). Не случайно даже в бактериальных системах наиболее известны как распространяющиеся горизонтально детерминанты устойчивости к лекарствам и солям тяжелых металлов: их абсолютная жизненная необходимость чаще компенсирует, в известных условиях, издержки переноса, чем, допустим, выигрыш от переноса гена для утилизации необычного углевода. Но в случаях длительной эволюции внутриклеточных симбионтов доказан успешный, закономерный и массовый перенос их генов в ядро хозяина; учитывая наличие первичных, вторичных, третичных эндосимбионтов у одноклеточных, перемежающееся с их утратой, горизонтальным переносом генов в протозоологии нельзя пренебречь, а его выявление становится трудной задачей.

Техническими являются также вопросы о законности суждений о филогении видов по одному гену, о различиях деревьев, сконструированных по разным генам, и чего надо больше для достоверной филогении сравнивать: генов или видов. Первый вопрос дипломатически маскирует наивный скепсис по отношению к применимости молекулярных данных для реконструкции филогении. Поскольку ген не существует сам по себе,

если б удалось реконструировать его достоверную филогению, она была бы и филогенией вида (исключая дубликации и горизонтальный перенос). Конечно, трудно рассчитывать, что любой ген столь изменчив, что каждый кладогенез в истории жизни на Земле отмечался в нем уникальной апоморфией, и столь консервативен, что сохранил все эти апоморфии в неизменном виде с докембрия до наших дней. В противном случае те или иные узлы дерева с его помощью будут реконструированы недостоверно или ошибочно. Поэтому филогенетические гипотезы, основанные на одном гене, на каких-то других генах обязательно не подтвердятся, но это не имеет значения, и в этом нет парадокса (Алёшин и др. 2007). Истинное дерево необходимо устанавливать не усреднением ошибок, а выявлением достоверных и недостоверных узлов для каждого гена (или рассматривать с тех же позиций объединенный массив, в случае необходимости подразделенный – не обязательно на гены, а, например, на консервативные и варьируемые области). Важный вопрос – о таксономической выборке. На первый взгляд, ее ограниченность не должна представлять проблемы при условии что у нас есть надежный способ реконструкции филогении⁸. Например, применим его к четверке видов: муха, кольчатый червь, круглый червь, моллюск, найдем ближайшую пару и узнаем какая гипотеза правильная – *Articulata* или *Ecdysozoa*. Практика выявила ограничения для такого оптимизма. Не в том причина, что по отдельным представителям, без абсолютно всех признаков абсолютно всех видов филогенетике не справиться. В отсутствие гомоплазий истинное дерево реконструируется методом максимальной экономии независимо от числа видов. Но при наличии гомоплазий – источнике артефактов реконструкции – выявить их можно только в достаточно больших наборах при использовании методов максимальной экономии, как учесть повторные замены, консолидировать группы с разной скоростью эволюции и внести поправки на гетерогенность – при использовании дистанционных методов, повысить точность оценки параметров – для методов максимального

⁸А если результат реконструкции зависит от выборки, то резонно задать вопрос о неописанных видах, вымерших в ходе дивергенции видов, разновидностях, гаплотипах – они навсегда останутся недоступны. Если все они необходимы для реконструкции, то это означает, что у нас нет способа реконструкции. Кстати, при их доступности способ реконструкции филогении был бы и не нужен (при абсолютно точном априорном знании науки с ее «законами» и методами установления истины не нужна).

правдоподобия. Таким образом, зависимость точности реконструкции от числа анализируемых таксонов носит не философский, а технический характер и, будь она проще, то вычислялась бы как параметр. Но теперь добропорядочная научная дискуссия чего надо секвенировать больше – генов или видов (Degtjareva et al. 2004) – подошла к промежуточному финалу: уже сейчас издержки на секвенирование меньше чем на компьютерную обработку. Уже ясно, что вскоре будут определены нуклеотидные последовательности сотен и тысяч генов многих тысяч видов, и вопрос не в выборе стратегии секвенирования, а обработки. И уже ясно, что простое увеличение объема данных не избавляет от известных прежде, по результатам сравнения отдельных генов, артефактов, а способно и усилить систематические ошибки. Например, нематоды, представленные одним видом *Caenorhabditis elegans*, на максимально правдоподобном дереве, построенном по конкатенированным 133 белоккодирующим генам (более 31000 аминокислотных позиций), группируются с плоскими червями (как «низшие черви *Scolecida*»), но они же группируются с тихоходками и членистоногими (в составе *Ecdysozoa*), если *Caenorhabditis* заменить на *Xiphinema*. Причина в меньшей скорости эволюции множества генов *Xiphinema* (меньшей длине ветви на дереве) (Baurain et al. 2007). Этот результат получен на выборке из 23 таксонов, но на расширенной выборке из 56 таксонов противоречие в топологии сконструированных деревьев исчезает: независимо от того, каким видом представлены нематоды, они оказываются в составе *Ecdysozoa* (Baurain et al. 2007). Остальные 20 (точнее, 19 независимых) внутренних узлов на двух деревьях из 23 таксонов полностью совпадают, если не учитывать положения нематод. И они замечательным образом полностью совместимы с топологией дерева из 56 таксонов. В то время как «простые» случаи однозначно разрешаются наличными средствами построения деревьев, для преодоления артефактов и выявления истинной филогении в «сложных» случаях потребуется и привлечение дополнительных данных, и разработка более совершенных способов их анализа.

Одно примечательное обстоятельство нынешнего переходного этапа филогенетики также можно назвать техническим, но его положение особенное. Теоретически известно, какой таксон

следует именовать монофилетическим: включающий всех потомков ближайшего общего предка. Не отказываясь формально от этого положения, молекулярная филогенетика злостно нарушает его на практике. Так, утверждается монофилия первичноротых животных (Philippe et al. 2005). В самом деле, обнаружены синапоморфии в первичных структурах белоккодирующих генов главных типов *Protostomia*. Но состояние этих признаков в некоторых группах потенциальных первичноротых (*Acoela*, *Nemertodermatida*, *Dicyemida*, *Orthonectida*, *Muxozoa*, *Lobatocerebrida*) пока не известно либо аутапоморфно; все они, кроме не исследованных молекулярными методами *Lobatocerebrida*, отличаются повышенной скоростью молекулярной эволюции, и их положение на сконструированных деревьях спорное ввиду эффектов притяжения длинных ветвей. Практика такова, что монофилия больших групп (не обязательно типов или классов) устанавливается не честно, а при условии исключения из рассмотрения отдельных проблемных или не исследованных таксонов, размещение которых на дереве, когда оно будет сделано с достоверностью, может изменить состав некоторых групп, выведенных сейчас как «монофилетические».

Данные о первичных структурах, если включить видовую диагностику, геогеографию, генетику развития и совсем уж редкую молекулярную «физиологию», используются в зоологии как индикаторы родства. Это филогенетика по ее методологии и задачам. В этом смысле термин «геносистематика», введенный А.С. Антоновым (1974), неудачен, так как проводит границу не по ключевому признаку (методологии кладистики вместо систематики), а несущественному (использованию генотипа вместо фенотипа в традиционной «феносистематике»). Точнее, термин «геносистематика» был преждевременным. С удешевлением геномики взгляд на биоразнообразие будет всё более становится генетическим, а не анатомо-морфологическим, в метагеномах функционирование сообщества интерпретируется исходя из последовательностей, а не полевых наблюдений и т. д. Молекулярная филогенетика, ныне со своей бедной задачей конструирования математического объекта – графа без циклов, всё больше будет захватывать сектор содержательного биологического знания и ставить задачи истинной геносистематики (под именем «системной

биологии»). Так же, симметрично, систематика должна будет описывать **основное известное**, то есть генетическое, биоразнообразие адекватными способами – не просто «учитывать молекулярные признаки наравне с прочими», а создавать адекватные в первую очередь для генетического разнообразия мерономию (ее зачатками являются международные классификации и базы данных консервативных доменов, пространственных структур (фолдов), семейств белков, классов мРНК и т. п.) и таксономию (ее зачатком являются достоверные голофилетические таксоны).

Одноклеточные

Принципиально отличные от микроскопии технические средства создали новую ситуацию в филогенетике. Она добилась успехов даже на столь невыгодном поле, как радиация современных эвкариотов, где, казалось бы, должен навечно царить хаос. Пусть вместо устремленного к прогрессу дихотомического дерева она пока осторожно выбирает «филогенетическую розетку» (Baldauf 2003), в центре которой остаётся «белое пятно истории» (Рис. 1). Тем не менее она смело, где возможно, соединяет наивысшие таксономические категории – царства (например, грибов и животных) и типы (например: инфузорий с их уникальной аутопоморией – ядерным дуализмом, споровиков, типологически характеризующихся апикальным комплексом, – объект протозологии с рудиментом пластиды, и панцирных жгутиконосцев – одноклеточных водорослей, “Mesokaryota”, отличающихся от всех прочих эвкариотов структурой интерфазных хромосом). В учебнике «Зоология беспозвоночных» под редакцией Ю.И. Полянского (Догель 1981) инфузории и споровики – это два типа из пяти, выделенных для одноклеточных; теперь они часть узкого монофилетического таксона Alveolata. Из трех оставшихся микроспоридии включены в грибы, микроспоридии в Metazoa, а «тип сакромастигофоры» разбит на множество групп, распределен-

ных согласно выявленному родству. Для Alveolata найден общий ультраструктурный признак: мелкие пузырьки, лежащие под мембраной (у инфузорий), или «слившиеся» в один гигантский «пузырек» на всю клетку – две внутренние мембраны трехмембранной пелликулы споровиков. Соединять покровы инфузорий и споровиков в один морфологический ряд пришло в голову, конечно же, благодаря монофилии Alveolata, открытой на генах рРНК (Gajadhar et al. 1991; Wolters 1991) и впоследствии подтвержденной геномными данными. Выполняя свою исследовательскую программу, филогенетика постепенно «разгребает» мультифуркации филогенетической «розетки», например, объединяет stramenopiles, Alveolata, Rhizaria под аббревиатурой SAR или RAS (Burki et al. 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al. 2007). Правда, и раньше в разножгутиковых и Alveolata подозревали родственников: в литературе утвердилось неудачное название “Chomalveolata” (Cavalier-Smith 1999) как общее для монофилетических Alveolata и полифилетического “царства Chromista” (соединяющего разножгутиковых с гаптофитовыми и криптофитовыми и сохраняемого благодаря родству эндосимбионтов его фототрофных форм (Yoon et al. 2002)). Но монофилия Alveolata и разножгутиковых остается не доказанной, поскольку они объединены в составе неразрешенной пока трихомии с Rhizaria, монофилетическим таксоном с исключительным разнообразием типов клеток и жизненных циклов⁹. Из разнообразия жизненных форм Rhizaria и SAR в целом, отсутствия каких-либо соответствий их объема с традиционными таксонами одноклеточных, ясно: о содержательных их морфологических диагнозах говорить не приходится. При этом филогенетика устанавливает единство и Rhizaria, и SAR, «взвешивая» структуры сотен генов. Пока уменьшение числа лепестков в «розетке» за счет объединения крупных таксонов компенсируется повышением ранга некоторых малочисленных или вновь открытых, например, показана обособленность *Telonema* (Burki et al. 2009). В дальней-

⁹К Rhizaria относятся многочисленные почвенные гетеротрофные жгутиконосцы и амёбофлагелляты, такие как церкомонады, тауматомонады, спонгомонады, образующие разветвленные плазмодиальные сети *Gymnophrys* и *Borkovia*, филозные амёбы *Massisteria*, раковинные филозные амёбы, такие как *Euglypha* и несущая цианеллы *Paulinella*, фототрофные, содержащие в виде пластиды зеленого эвкариотического эносимбионта хлорарахниофитовые, десмоторацидные солнечники, паразиты животных гаплоспоридии и паразиты растений плазмодиофоровые, вампиреллиды, гигантские амёбы громиды, фораминиферы, радиолярии

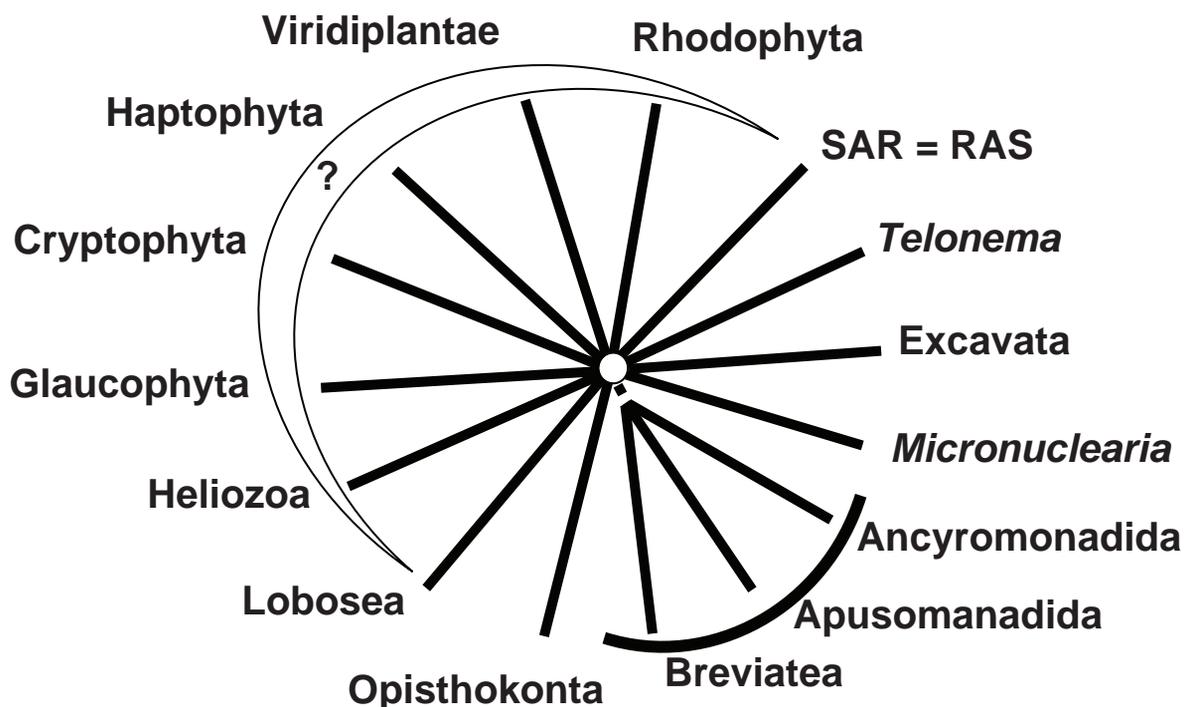


Рис. 1. Филогенетическая «розетка» эвкариотов (по: (Алёшин и др. 2005), с изменениями). Кружок в центре показывает не разрешенную к настоящему времени политомию, полумесяц объединяет предположительно монофилетическую группу "Plantae". Обособленное положение Micronuclearia следует из работы (Cavalier-Smith et al. 2008), монофилия Apusomonas, Ancyromonas (syn. Planomonas), Breviata и близких родов (черная дуга) поддерживается ограниченными пока данными (Katz et al. 2011).

Fig. 1. Phylogenetic "bush" of eukaryotes (based on: (Алёшин и др. 2005), with modifications). The circle at the center shows currently unresolved tree polytomy, crescent unites putatively monophyletic group "Plantae". The isolated position of Micronuclearia is based on Cavalier-Smith et al. 2008, the monophyly of Apusomonas, Ancyromonas (syn. Planomonas), Breviata and closely related genera (black arc) is supported by limited data at present (Katz et al. 2011).

шем этот род, может быть, войдет четвертой группой в SAR. Много собрано аргументов в пользу монофилии "Plantae" – глаукофитовых, красных водорослей, зеленых растений, криптофитовых, гаптофитовых, центрохелидных солнечных (полумесяц на рис. 1). Это как раз случай, требующий учета генов, перенесенных в ядро хозяина из геномов эвкариотических эндосимбионтов. «Розетка» эвкариотов заметно упростится, если будет окончательно доказана монофилия "Plantae". Существенный прогресс достигнут в понимании сложнейшей, наверное, для молекулярной филогенетики клады Excavata (Hampl et al. 2009). Ядром ее оказалась выделенная в домолекулярную эпоху группа Discicristata¹⁰, объединяющая

автотрофных эвгленовых, гетеротрофных кинетопластид, жгутиконосцев *Percolomonas*, инфузориоподобных *Stephanopogon*, гетеролобозных амeboфлагеллят схинопиренид, в том числе социальных акразиевых амeб, подобных неродственным клеточным миксомицетам *Dictyostelium*. Для этих столь внешне непохожих форм характерны дисконидные кристы митохондрий, закрытый ортомитоз, отсутствие легко наблюдаемого полового процесса, разножгутиковость на основе двух или четырех жгутиков, из которых задний нередко снабжен ундулирующей мембраной. Четырехжгутиковость свойственна анаэробным несущим гидрогеносомы парабазалиям и полимеризованным их родственникам гипермастигинам, а также без-

¹⁰Только амeбы нуклеари исключены из их состава, поскольку оказались родственниками грибов.

митохондриальным дипломонадам, оксимонадам и ретортамонадам. По нуклеотидным последовательностям генов рРНК (а также и других генов) *Excavata*, в особенности безмитохондриальные, сильно отличаются от других организмов и между собой, то есть их эволюция была либо ускоренная, либо независимая в течение очень длительного времени. Сначала общественное мнение склонялось в пользу второй возможности под влиянием концепции молекулярных часов, предложенного для предков эукариотов анаэробнозиса, атипичности аппарата Гольджи, не выявляемого у многих анаэробных форм по ультраструктуре. Анаэробные *Excavata*, анаэробные лобозные амёбы и микроспоридии¹¹ были противопоставлены всем прочим эукариотам как первично безмитохондриальные “*Archezoa*” (Табл. 1). В настоящее время эта ошибка преодолена. Однако вопрос о монофилии *Excavata* и их отношении к другим кладам остается дискуссионным. Его значение только усиливается, благодаря описанию большого числа неизвестных ранее и частью сильно генетически обособленных форм: аэробных или микроаэрофильных, как *Malawimonas*, *Histiona*, *Reclinomonas*, *Jacoba* (с кристами различной формы), а большей частью анаэробных из различных местообитаний: от мангровых болот и кишечника термитов до глубоководных гидротермалей. Помимо оформления таксонов в монофилетические супертаксоны, филогенетика должна построить бинарное дерево и правильно его укоренить. Например, небольшое число эукариотов, в первую очередь заднежутиковые, сохраняют плезиоморфное (свойственное прокариотам) состояние генов пиримидинового метаболизма, тогда как в большинстве таксонов (названных *Vikonta*) обнаруживается синапоморфия – слияние генов дигидрофлатредуктазы и тимидилатсинтазы (Stechmann and Cavalier-Smith 2002). Кладистический анализ подобных редко возникающих в эволюции признаков при пополнении геномных данных кажется потенциально действенным способом преодоления артефактов, вызываемых насыщением и неравной скоростью накопления замен.

Молекулярная филогенетика для любых таксономических уровней

Предложения по новым комбинациям типов и царств кажутся выигрышным и пропагандируются, что создает иллюзию, будто применимость молекулярных данных ограничена высоким таксономическим уровнем, не важным для повседневной работы, к тому же в малой степени подверженным проверке иными методами. Это не так. При известных модификациях (выбору, в зависимости от задачи, изменчивых либо эволюционно консервативных маркеров и т. п.), молекулярные данные применяются на любых уровнях, вплоть до экологических исследований видов-двойников и ложнокриптических видов одноклеточных (Scheckenbach et al. 2006) и многоклеточных (Абрамсон 2009). Группой с наиболее исследованными молекулярными методами разнообразием является вирус гриппа. Каждый год производится полногеномное секвенирование новых и новых штаммов в азартной надежде сорвать банк в эволюционной рулетке – угадать на разветвленном филогенетическом дереве предка следующего пандемического штамма, загодя наработать вакцину к нему и тем снизить экономический ущерб от гриппа в мировом масштабе. Естественно, прямая задача решается при этом с эффективностью игры в рулетку, однако ценность получаемых при этом данных для понимания закономерностей молекулярной эволюции несомненна и оправдывает расходы по секвенированию близких геномов.

Радиация многоклеточных

Ко времени появления методологии филогенетического анализа и богатых (молекулярных) наборов признаков в зоологии не существовало общепринятых представлений о Большой Системе. Каждая морфологическая школа разработала собственные оригинальные схемы эволюции, которые считались – в рамках школы – общепринятыми. Хорошо известные отечественные

¹¹Микроспоридии, живое воплощение исправляемых ошибок молекулярной филогенетики, за двадцать лет проделали путь от основания филогенетического дерева как предполагаемая ближайшая к бактериям группа эукариотов с рибосомами «прокариотического» типа (Vossbrinck et al. 1987) в крону филогенетического древа, в состав грибов-зигомицетов (Keeling 2003) или, по другой версии, как одна из ранних ветвей *Holomycota* (Liu et al. 2006).

примеры – учебник «Зоология беспозвоночных» под редакцией Ю.И. Полянского (Догель 1981: с. 578) и прямая филогенетическая интерпретация планов строения К.В. Беклемишевым (1974) – от обеих, при их кардинальных различиях и минимуме сходства, очень мало остается принимаемого в нынешней картине крупномасштабной филогении (Табл. 2). То же справедливо в большей или меньшей степени и по отношению к другим отечественным (Ливанов 1955; Федотов 1966) и зарубежным системам. Каждая из школ выдвигала корпус правдоподобных аргументов в пользу «своей» схемы против «чужих», и не существовало в рамках фактического багажа сравнительной анатомии и эмбриологии способа преодоления антиномий зоологии.

Стороннему наблюдателю может показаться, что молекулярная филогенетика не изменила ситуации, если не ухудшила, поскольку в ряду новейших публикаций, иногда тех же самых авторов, нетрудно отыскать кладограммы на любой вкус (Рис. 2). Может показаться: раз коллеги не в состоянии прийти к согласию относительно, скажем, места *Trichoplax*, когда его геном уже полностью секвенирован, нынешние гипотезы ничем не лучше прежних, и надежды на реконструкцию истинного филогенетического дерева не остается. Однако, несмотря на противоречивость, неустойчивость многих нынешних реконструкций, авторы, работающие в молекулярной филогенетике, имеют пусть не идентичное, но сходное понимание того, **какого рода** аргументы убедили бы их в ошибочности выдвигаемой гипотезы, что сильно отличает их от лидеров традиционных школ. И с другой стороны от груды трудных и не решенных на сегодня вопросов мы видим немало старинных проблем, которые решены (Табл. 2), по крайней мере не вызывают споров, даже если решение оказалось неожиданным или парадоксальным. Не видно, за исключением отдельных попыток, уже ставших достоянием истории (Conway Morris et al. 1996; Wägele et al. 1999), желания оспорить принадлежность брахиопод или погонофор к первичноротым или обосновать монофилию *Articulata* на молекулярно-генетическом материале: критика, если кто-то на нее решается (Иванова-Казас 2007), новые данные игнорирует.

Бесспорно, пересмотр и реинтерпретация традиционных сравнительно-анатомических и эмбриологических данных остро необходимы, ведь

животные – это не английские названия в таксономическом браузере NCBI, которые достаточно приписать к концам отрезков, нарисованных на бумаге. Морфологию беспозвоночных XIX в. можно кратко охарактеризовать постановкой проблемы единства плана строения в противовес теории типов и ее «окончательного» решения сквозной гомологизацией зародышевых листков. Сейчас, с включением микроспоридий (у которых нет эктодермы и энтодермы) в крону дерева *Metazoa* (для обзора см.: Evans et al. 2010), животные потеряли содержательный морфологический диагноз (о бластулородной стадии *Buddenbrockia allmani* см.: (Canning et al. 2007)). Об одноклеточных млекопитающих официального рода *Helacyton* (Van Valen and Maiorana 1991) у териологов не принято вспоминать при обсуждении диагноза класса. Ссылка на «искусственность» поддержания HeLa неосновательна: с такой аргументацией пришлось бы изъять из системы и виды домашних животных, да и любой природный вид (который существует в рамках, узких или широких, задаваемых доминирующими или иными видами биоценоза). Природные аналоги *Helacyton* – одноклеточные млекопитающие: возбудители лицевого рака таманийских дьяволов (DFTD) и трансмиссивной венерической саркомы собак (CTVT) – поддерживаются самостоятельно, без помощи человека, причем CTVT – в течение тысяч лет. Кстати, практическое значение перевиваемых человеком клеточных линий определяется именно их сходством с многоклеточными родственниками с точки зрения клеточной биологии или биотехнологии: в рамках рассматриваемых ими признаков *Helacyton* – вполне обычное млекопитающее. Микроспоридий, богатую видами ветвь филогенетического дерева многоклеточных, важную для паразитологии, игнорировать, в отличие от *Helacyton*, DFTD, CTVT, не получается. В результате не остается признаков анатомии или эмбриологии, общих для всех *Metazoa*. Отсутствие диагноза не имеет значения для филогенетики, но недопустимо для систематики.

Пока что потеря морфологического диагноза животных никого из теоретиков систематики не беспокоит. Самым известным и болезненным итогом применения молекулярной филогенетики в зоологии беспозвоночных считается отказ в монофилии старейшему, лучше всего обоснованному типу *Articulata* (Aguinaldo et al. 1997); он тоже

Таблица 2. Основные факты филогении беспозвоночных, установленные по молекулярным данным, и текущие филогенетические гипотезы, представляющиеся правдоподобными (ссылки на соответствующие оригинальные работы опущены).

Table 2. The main assertions of invertebrate phylogeny established on the basis of molecular data, and currently plausible phylogenetic hypotheses (the references to original works are omitted).

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Монофилия Metazoa (с включением микоспоридий)	Бесспорно показана монофилия (голофилия) Metazoa относительно современных воротничковых жгутиконосцев; по-видимому, Metazoa находятся в сестринских отношениях с хоанофлагеллятами в узком понимании, либо в комбинации с одноклеточным <i>Crallochytrium</i> (и/или, мене вероятно, <i>Ministeria</i>).	Обычно принималась монофилия Metazoa, однако мнение о независимом происхождении губок (аргументируемое сходством хоаноцитов и хоанофлагеллят, в том числе в организации корешков, большой автономией клеток, особенностями эмбриогенеза) не считалось маргинальным, начиная с монографии В. Кента.
Гребневки представляют одну из ранних ветвей дерева Metazoa, не являющаяся сестринской ни Cnidaria, ни Bilateria	Наиболее правдоподобным выглядит ответвление гребневиков вслед за расхождением губок и Eumetazoa, однако не исключается базальное положение. Предлагаемая в отдельных работах монофилия “Diploblastica” обязана, по-видимому, вычислительным артефактам.	В зависимости от научной школы, гребневиков рассматривали как независимую линию с неясными связями с кишечнополостными, либо как вершину эволюции двуслойных животных и форму, подобную предку Bilateria либо Deuterostomia.
Принадлежность Trichoplax к Parahoxozoa (= Bilateria + Cnidaria + Placozoa) скорее, чем базальное положение среди Metazoa	Подтверждена изолированность <i>Trichoplax</i> как отдельной филогенетической линии Metazoa. На основании сходных массивов данных, обработанных похожими методами, получены свидетельства в пользу несомнимых гипотез, однако предпочтительнее выглядит гипотеза о позднем обособлении линии <i>Trichoplax</i> , из чего вытекает вывод об утрате нервной, мышечной ткани, рецепторов, кишечника, гонад, свойственных предку Placozoa.	Первоначально описанный как простейший живой представитель многоклеточных, <i>Trichoplax</i> длительное время рассматривался как aberrantная личинка гидроидных, а в конце XX в. вновь как низшее многоклеточное.
Принадлежность микоспоридий к Metazoa	С включением микоспоридий животные теряют содержательный морфологический диагноз (у микоспоридий нельзя с уверенностью установить эктодерму и энтодерму). Считаются видоизмененными Cnidaria, но не исключена и принадлежность к Bilateria: такой разброс мнений обусловлен недостатком данных и экстремально высокой скоростью молекулярной эволюции.	Обычно полагались типом простейших, хотя и высказывалось предположение о происхождении от кишечнополостных из-за сходства полярных капсул и стрекательных клеток.
Принадлежность Buddenbrockia к микоспоридиям (в составе класса Malacosporea)	Имеющие в жизненном цикле червеобразную целомиарную стадию, <i>Buddenbrockia</i> , в случае их родства с кишечнополостными, могут оказаться ключевой формой для понимания организации общего предка Bilateria и Cnidaria.	<i>Buddenbrockia</i> , паразиты пресноводных мшанок, считались aberrantными нематодами или особым типом животных.
Обособленное положение в рамках или вне кишечнополостных Polypodium hydriforme	На основании анализа единственного известного гена, 18S рРНК, высказана гипотеза о монофилии <i>P. hydriforme</i> с микоспоридиями; при определенных условиях построения дерева экстремально длинная ветвь <i>P. hydriforme</i> представляется сестринской по отношению к Bilateria	Вид считался гидроидным неясного систематического положения, сочетающим признаки полипа и медузы.
Монофилия Bilateria (с включением “Mesozoa”)	Установлена монофилия Bilateria, включая Dicyemida и Orthonectida (положение микоспоридий – в составе Cnidaria либо Bilateria – остается спорным).	Антиномия: в зависимости от научной школы, предполагалась монофилия Bilateria либо более или менее широкая полифилия (независимое происхождение типов от двуслойного предка).

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Дивергенция Bilateria на Protostomia и Deuterostomia, а не «высших» и «низших», «целомических» и «ацеломических»	Подтверждена дихотомия Bilateria на клды первичноротых и вторичноротых (без учета бескишечных турбеллярий, положение которых спорно).	В разных школах принималось несовместимые гипотезы о начальной дивергенции Bilateria и их крупнейших группах.
Принадлежность актинотрохных и трохофорных к Lophotrochozoa в составе первичноротых животных	Первоначально установлена близость брахиопод и форонид к трохофорным, далее группа пополнилась другими «целомическими» и ацеломическими Lophotrochozoa. Ее состав вполне определен, в отличие от внутренней структуры.	Антиномия: в зависимости от научной школы, «щупальцевые» (брахиоподы, форониды, мшанки) рассматривали как родственные или не родственные типы в основании первичноротых или, позднее, преимущественно, вторичноротых (по признакам дробления, трехраздельности целома и его закладки)
Плоские черви (без учета бескишечных) не являются ранней группой Bilateria, а входят в состав Lophotrochozoa либо кластеризуются с последними	На современных сконструированных деревьях периферия Lophotrochozoa занята ацеломическими «Platyzoa» (Giribet et al. 2000): плоскими, брюхооресничными червями, гнатостомулидами, коловратками. Внешними группами, по мере удаления, кажутся Ecdysozoa (в их составе целомические членистоногие и онихофоры), целомические щетинкочелюстные и целомические вторичноротые.	Антиномия: в зависимости от научной школы, плоских червей рассматривали либо как низших Bilateria, либо как вторично упростившихся целомических животных
Гнатостомулиды не являются ранней группой Bilateria, а входят в состав Lophotrochozoa либо кластеризуются с последними	На современных сконструированных деревьях периферия Lophotrochozoa занята ацеломическими плоскими и брюхооресничными червями, гнатостомулидами, коловратками.	Антиномия: в зависимости от научной школы, гнатостомулид трактовали либо как наиболее примитивных Bilateria (ввиду моноцилиарного эпителия во взрослом состоянии), либо как группу, родственную плоским или первичнополостным червям.
«Турбеллярии» являются парафилетической группой, а все «классы» Neodermata – единая монофилетическая группа.	Если не рассматривать бескишечных турбеллярий, то плоские черви монофилетичны, первой из современных отделились клда Catenulida, второй – Macrostomida, в полном соответствии с традиционными представлениями.	Парафилия «турбеллярий» и монофилия Neodermata не вызывали сомнений, однако первая оставлялась в учебниках единой, а вторая рассматривалась подробно из дидактических и практических соображений.
Монофилия Syndermata	Монофилия Syndermata подтвердилась, но скорее неожиданностью явилась парафилия коловраток относительно колючеголовых.	Объединялись по уникальному строению покровов, осевому мозгу и другим признакам.
Немертины входят в состав Lophotrochozoa, и, по-видимому, наиболее родственны целомическим животным	Не обнаруживается специфической связи немертин с плоскими червями, а, скорее, с ядром целомических Lophotrochozoa. С идеей утраты немертинами целома, аналогично другой группе гипермиарных животных, пиявок, согласуется ряд особенностей их анатомии. В последнее время отмечается группировка немертин с брахиоподами и форонидами, которая не находит поддержки в каких-либо немоллекулярных признаках, и нуждается в дополнительной проверке.	Антиномия: в зависимости от научной школы, немертины считались вершиной эволюции паренхиматозных червей или деградировавшими аннелидами.
Kamptozoa входят в состав клды целомических Lophotrochozoa	Положение по отношению к другим типам нуждается в уточнении; имеются данные в пользу объединения в одну клду Entoprocta и Ectoprocta.	Родство ацеломических Kamptozoa с целомическими трохофорными животными предполагалось ввиду сходства личинок.

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Принадлежность Echiura, Clitellata и, предположительно, Sipunculida к “Polychaeta”	Обнаружилась парафилия «полихет» относительно класса Clitellata и некоторых типов, причем Clitellata и эхиуриды оказываются родственны семейству Capitellidae. Таким образом, поднимается вопрос о детальном исследовании объема аннелид и их взаимоотношении с другими типами Lophotrochozoa.	В последние годы дискуссия о родственных связях эхиурид потеряла остроту, так как их происхождение от сегментированных предков было хорошо аргументировано, в том числе с использованием конфокальной микроскопии. Однако тесное родство эхиурид и поясковых червей с вполне конкретными семействами «полихет» не предполагалось.
Принадлежность погонофор к аннелидам	Анализ различных молекулярно-генетических маркеров показал монофилию погонофор и вестиментифер и несомненную их близость к аннелидам, что выразилось в понижении их ранга в системе от типа до семейства. Однако, ввиду включения в состав «полихет» и других групп высокого ранга, оказывающихся эквивалентными отдельным семействам, требуется исследование всех известных семейств аннелид для уточнения объема группы.	Во второй половине XX в. типовой ранг погонофор, а позднее и вестиментифер, был широко принят, притом иногда допускалась их близость к Deuterostomia или переходное положение между первичноротыми и вторичноротыми.
Принадлежность щетинкочелюстных к Protostomia	Принадлежность щетинкочелюстных к первичноротым не вызывает сомнения. По-видимому, это наиболее ранняя современная кладка Protostomia, хотя последнее нуждается в подтверждении.	Щетинкочелюстным свойственна вторичноротость и другие особенности развития, сближающие их с Deuterostomia.
Парафилия Articulata и монофилия Ecdysozoa	Предложенная в 1997 г. группой авторов концепция Ecdysozoa была обоснована вначале довольно слабо, встретила умеренную критику с позиций альтернативного анализа молекулярных данных, но расширение данных способствует только ее упрочению.	Единство плана строения Articulata считалось одним из наиболее твердо установленных фактов сравнительной анатомии. Идей о более тесном родстве трохофорных (аннелид и моллюсков), происхождении нематод от неотенических членистоногих и др. высказывались отдельными авторами, но не имели сколько-нибудь широкой поддержки.
Полифилия “Cycloneuralia” (Nematoda и Gastrotricha)	Брюхохресничные оказываются на периферии Lophotrochozoa, тогда как другие “Cycloneuralia” (Scalidophora, Nematomorpha, Nematoda) принадлежат к кладке Ecdysozoa (однако нет весомых оснований и остаток “Cycloneuralia” считать монофилетическим).	В концепции первичнополостных червей нематоды, самый многочисленный их таксон, казался и наиболее изолированным; брюхохресничным придавалось значение переходного звена между турбелляриями и нематодами.
Монофилия Pancrustacea (парафилия Atelocerata)	Обоснована монофилия Pancrustacea, то есть Hexapoda + Crustacea. Найдены также немногочисленные не-молекулярные синапоморфии, например, в строении омматида. В настоящее время более вероятной кажется парафилия ракообразных относительно Hexapoda.	Гипотеза о происхождении насекомых от ракообразных неоднократно высказывалась, но не имела признания: почти всеми признавалось родство насекомых и многоножек в составе подтипа Atelocerata или Tracheata с синапоморфией – редукцией антенн II, другими общими признаками.
Монофилия Hexapoda	Подтверждена монофилия Ectognatha и Entognatha.	В разных научных школах принималась либо монофилия скрыточелюстных и открыточелюстных насекомых, либо первых сближали с многоножками.

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Клада, группа	Комментарий	Традиционный взгляд
Монофилия Myriapoda	Монофилия Myriapoda (Chilopoda, Symphyla, Raucopoda, Diplopoda) обоснована.	Высказывались различные мнения о парафилии многоножек относительно насекомых.
Принадлежность <i>Xenoturbella</i> к Deuterostomia	Первоначально анализ нуклеотидных последовательностей, полученных от <i>Xenoturbella</i> , обнаружил сходство с моллюсками, а в паренхиме были найдены личинки, похожие на велигеры. В настоящее время эти последовательности признаны происходящими от пищевых объектов <i>Xenoturbella</i> . Анализ множественных молекулярных данных бесспорно относит <i>Xenoturbella</i> ко вторичноротым, отделившимся, предположительно, от основания клады Ambulacraria.	В разных научных школах <i>Xenoturbella</i> полагались либо близкой к плоским червям группой, либо, на основании многослойного эпидермиса, субэпидермального «статоциста» со множественными «литоцитами», спермиев плезиоморфного строения – неотеническими вторичноротыми.
Монофилия полухордовых и иглокожих	Установлена на начальных этапах анализа первичных структур и подтверждается геномными данными.	Объединение И.И. Мечниковым иглокожих и полухордовых в Ambulacraria по сходству личинок не имело признания. Ископаемые переходные формы между хордовыми и иглокожими трактовались в рамках кальцихордатной теории как звенья на эволюционном пути от беспозвоночных к позвоночным.
Монофилия оболочников и хордовых (без бесчерепных)	Анализ мультигенных данных выявил более тесное родство хордовых с оболочниками, нежели ланцетником.	Бесчерепные обычно считались группой, наиболее близкой к хордовым

(как и включение Muchozoa в Metazoa) требует ревизии прежних интерпретаций и понятийного аппарата сравнительной анатомии в целом. Обычная в журнальных статьях оговорка, что монофилия Ecdysozoa свидетельствует о независимом возникновении метамерии в эволюции животных, по сути дела замазывает остроту вопроса, так как Articulata объединяет не признак метамерии, а его особый вид:

- с общим планом взаиморасположения метамерных и неметамерных частей: предротовой и анальной лопасти, обычно лишенных целома, и сегментов; зоны роста обычно непосредственно перед пигидием или тельсоном;

- с единым планом строения метамер-сегментов (парные целомические мешки, вентро-латеральные придатки-конечности с мускулатурой, нейромеры, нефридии);

- со специальным способом развития сегментов в онтогенезе (т. н. гетерономностью), при котором определенные, специфические для таксона сег-

менты, вне связи с тагмозисом современных видов, закладываются как «ларвальные», а другая часть – как «постларвальные» (при справедливости замечаний что под «ларвальной» и «постларвальной» сегментацией у разных видов понимается далеко не одно и то же); развитие «постларвальных» сегментов в зоне роста обычно происходит в порядке их следования спереди назад и начинается с зачаточных парных целомических мешков;

- с принципиальным способом построения усложненного тела за счет тагмозиса.

Articulata как таксон в традиционной системе объединяет также:

- сходный набор и взаиморасположение основных органов внутреннего и наружного строения, в том числе придатков предротовой лопасти и сегментов тела;

- малосегментные личинки метатрохофора и науплиус (или соответствующие им эмбриональные стадии) с предротовой и анальной лопастью, ларвальным телом и зоной роста;

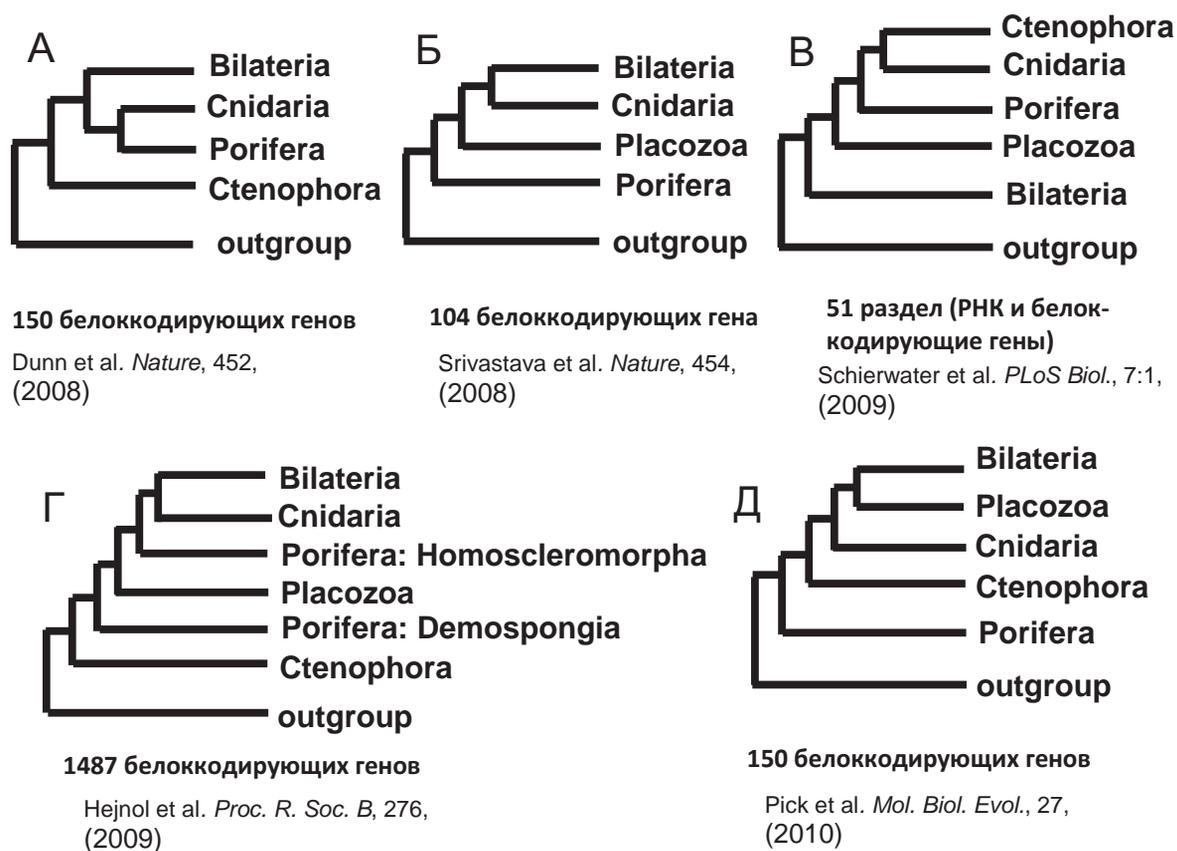


Рис. 2. Противоречивые современные гипотезы о родственных отношениях крупнейших групп многоклеточных животных по результатам мультигенного анализа. Кладистический анализ молекулярных признаков, редко подверженных гомоплазиям (Алёшин и Петров 2002), свидетельствует в пользу вариантов Б или Д и отвергает прочие.

Fig. 2. Contemporary conflicting hypotheses regarding the phylogenetic relationship of major groups of multicellular animals based on multigene data. Cladistic analysis of molecular data, which are less prone to homoplasy (Алёшин и Петров 2002), supports scenarios Б or Д, and rejects any other scenario.

– сходные по положению личиночный теменной орган и науплиальный глаз (несмотря на спорность их гомологии ввиду парной закладки последнего);

– принципиально сходное устройство нервной системы, включающей: окологлоточное нервное кольцо с надглоточным ганглием (который принято гомологизировать с первичным мозгом, хотя интерпретация – это не особенность строения) с парными грибовидными телами и нейромеры с однотипными парными брюшными ганглиями, коннективами, комиссурами, боковыми нервами;

– спинное сердце;

– связанные с диссипиментами нефридии;

– отсутствие признаков других типов (ортогональной нервной системы, не включенного в

надглоточный ганглий осевого нервного центра и статоциста, развитой паренхимы, ктенидиев, диссимметрии целомов)...

А теперь даже авторы, не согласные с монофилией Ecdysozoa, не берутся защищать Articulata, а только монофилию целомических животных (например: Rogozin et al. 2007a, 2007b). Все перечисленные признаки Articulata уже не выглядят весомым аргументом и не используются в дискуссии об их статусе.

Филогенетически аннелиды объединяются с другим кювьеровским типом – моллюсками. Такие преобразования недешево стоят. Таксонам, соединяющим разные типы – моллюсков с аннелидами и нематод с членистоногими – не дать особо богатого морфологического диагно-

за. Правда, ближайшая история ярко осветила субъективизм в этом вопросе: если из старых морфологических работ в очень немногих предполагалось родство тех или иных типов из нынешних Ecdysozoa (последняя по времени и самая масштабная – А.Ю. Журавлева (1995)) и широко известна только одна работа (Eernisse et al. 1992), в которой отдается предпочтение трохофорным перед членистыми по результатам построения дендрограмм по матрице кодированных состояний признаков, то после 1997 г. таких работ сразу появилось множество. При такой контрастной статистике до и после 1997 г. трудно отделаться от мысли об осознанной либо неосознанной подгонке авторами результатов путем выбора «нужных» признаков и их «правильного» кодирования – ведь объем фактических знаний по анатомии и развитию беспозвоночных вырос за несколько лет не так сильно. Кроме формального вопроса систематики о содержательности диагнозов Ecdysozoa и Lophotrochozoa, поднимается вопрос по объективной эволюции: мы вынуждены теперь все черты единства Articulata либо признать конвергенцией (но тогда какова цена всей сравнительной анатомии?), либо «провалить» их в симплезиоморфии – как диагноз общего предка (Малахов 2009). Второй способ не требует независимого возникновения сходств аннелид и членистоногих и, на первый взгляд, кажется более щадящим. Однако тогда придется согласиться с почти бесследной утратой признаков Articulata другими типами первичноротых (нематодами, приапулидами, сипункулидами, моллюсками, брахиоподами, форонидами, мшанками, плоскими, брюхоресничными червями, коловратками, гнатостомулидами и др.). А это немногим лучше для характеристики нашего прежнего незнания морфологической эволюции (в данном случае – насколько способен к трансформации план строения). Новая интерпретация морфологических характеристик всех типов Bilateria с учетом известной или вероятной филогении (Малахов 2009) становится крайне настоящей задачей.

Постепенно готовится второй акт ревизии Articulata – на этот раз его остатка в виде кольчатых червей. Потеряло значение деление на многощетинковых и малощетинковых, так как поясковые черви входят в состав многощетинковых (Рис. 3). Среди поясковых установлена парафилия олигохет относительно пиявок.

Эхиуриды, группа олигомеризованных полихет, иногда полагавшаяся типом, не просто включены в состав аннелид, но сближаются с конкретным семейством Capitellidae (Рис. 3) (выборка исследованных семейств на сегодня ограничена). Приходится ожидать, что какие-то семейства «полихет» окажутся скрытородственными таксонами (по терминологии В.С. Чупова (2002)) прежних классов и типов.

Ревизия, осуществляемая благодаря молекулярным признакам, может показаться не такой уж революционной по сравнению с поднятой шумихой, ведь большинство традиционных типов, классов и таксонов более низкого ранга признаются монофилетическим. Факты монофилии первичноротых, принадлежности *Xenoturbella* к Deuterostomia или монофилии Syndermata не содержат особой новизны, парафилия коловраток относительно колючеголовых и даже родство нематод и членистоногих предполагались. Но что из того? Поддержку получают далеко не все прежние гипотезы, и если раньше они были одинаково недоказуемы, то теперь есть новый эффективный способ проверки прежних и выдвижения независимых филогенетических гипотез. Пока молекулярной филогенетикой не преодолен поисковый (научный) этап развития, нерешенных вопросов больше чем решенных, не решены содержательно важные вопросы прикладного (Табл. 3) и методического плана. Не обходится без казусов, как предварительное отнесение *Xenoturbella* к моллюскам по специфической причине загрязнения ДНК. Однако прогресс последних лет и привлечение больших людских и финансовых ресурсов в эту область дают надежду на скорое объективное решение стоящих перед филогенетикой задач на основании, в первую очередь, использования транскриптомных и геномных данных, а также развития аналитического аппарата.

Эволюция многоклеточности в свете филогенетики

Происхождение многоклеточных считалось трудной эволюционной проблемой. Со времени первой попытки ее научного решения – модели Гастреи, опубликовано множество вариаций и оригинальных идей (Иванов 1968), не преодолевших, однако, в должной мере умозрительности. Ситуация стала решительно меняться в последние

Таблица 3. Текущие вопросы по филогении крупных групп многоклеточных животных.**Table 3.** Present-day phylogenetic problems concerning the major groups of multicellular animals

Нерешенная проблема	Комментарий
Парафилия или монофилия губок	Если будет доказана предполагаемая в ряде работ парафилия губок, это сделает наиболее экономным предположение о наличии водоносной системы у общего предка Metazoa и его преимущественном образе жизни во взрослой фазе жизненного цикла как сидячего фильтрата.
Положение гребневиков как начальной или следующей за губками линии Metazoa	Если обнаружится парафилия Eumetazoa, то существенно расширится область доказанных случаев глобальной редукции организации животных в эволюции, одновременно это создаст определенные трудности перед гипотезой преимущественно сидячего предка Metazoa.
Уточнение положения <i>Trichoplax</i> среди Metazoa	Несмотря на правдоподобие гипотезы монофилии Parahoxozoa (=Bilateria+Cnidaria+Placozoa), противоречия в реконструкциях (более раннее отделение <i>Trichoplax</i> , согласно некоторым исследованиям) в настоящее время не должны игнорироваться и нуждаются в прояснении для обоснованного исключения ошибочных вариантов.
Принадлежность микоспоридий к Cnidaria или Bilateria	Микоспоридии – наиболее морфологически специализированная группа Metazoa, утратившая основные признаки многоклеточных, считается дериватом Cnidaria или, реже, Bilateria. Показано, что приписываемые ранее микоспоридиям Нох гены свойственного Bilateria типа принадлежат хозяину. Однако недостаток данных и крайне высокая скорость молекулярной эволюции не позволяют в настоящее время с уверенностью исключить происхождение микоспоридий от Bilateria или Cnidaria.
Положение <i>Polypodium hydriforme</i> по отношению к микоспоридиям, кишечнополостным и Bilateria	На основании анализа единственного известного гена, 18S рРНК, высказана гипотеза о монофилии <i>P. hydriforme</i> с микоспоридиям; при определенных условиях построения дерева экстремально длинная ветвь <i>P. hydriforme</i> представляется сестринской по отношению к Bilateria.
Положение бескишечных Acoela и Nemertodermatida на древе Bilateria	Филогенетическое положение бескишечных турбеллярий в корне или кроне дерева Bilateria всегда представлялось крайне важным для оценки планулоидной гипотезы происхождения Bilateria. В настоящее время планулоидная гипотеза не в ходу, а положение бескишечных остается одной из тяжелейших загадок ввиду экстремальной скорости молекулярной эволюции и вызываемых этим артефактов притяжения длинных ветвей. Предлагаются несовместимые варианты базального положения бескишечных на древе Bilateria, включения их в состав плоских червей, а недавно – в состав вторичноротых. Аргументы в пользу монофилии Acoela и Nemertodermatida нуждаются в усилении.
Положение ацеломических групп Lophotrochozoa (Platyhelminthes, Gastrotricha, Gnathostomulida, Syndermata) относительно «целомических»	На большинстве сконструированных деревьев ацеломические Platyhelminthes, Gastrotricha, Gnathostomulida, Syndermata (вместе обозначаемые как “Platyzoa”) группируются вместе и занимают сестринское положение к кладе «целомических» (включая ацеломических Nemertini, Kamptozoa, Cycliophora) Lophotrochozoa. Ветвь, ведущая на древе к любому виду “Platyzoa”, заметно длиннее, что заставляет подозревать эффекты притяжения длинных ветвей как в их объединении, так и противопоставлении на древе «целомическим» Lophotrochozoa.
Причина объединения брахиопод и форонид с немертинами на деревьях, построенных по транскриптомным данным: родство или следствие артефакта?	В нескольких работах получено статистически значимое объединение брахиопод и форонид с немертинами на деревьях, построенных по обширным транскриптомным данным. Ветви, ведущие к этим группам, не отличаются особой длиной, не видно потенциальных источников артефактов. Каких-либо морфологических признаков такой группы неизвестно.

Таблица 3. Продолжение
Table 3. Continued

Нерешенная проблема	Комментарий
Положение мшанок относительно других Lophotrochozoa	На масштабированных деревьях ветви, ведущие к мшанкам Gymnolaemata и Stenolaemata мшанкам, относятся к наиболее длинным среди Lophotrochozoa. Это снижает доверие к обычно выводимой топологии, согласно которой мшанки на сконструированных деревьях отвечают сразу вслед за "Platyzoa" и представляются сестринской группой остальных «целомических» Lophotrochozoa. При учете только Phylactolaemata, не проявляющих повышенной скорости молекулярной эволюции, обнаружена традиционная и давно отвергнутая группировка Entoprocta и Ectoprocta, реальность которой нуждается в подтверждении.
Объем и радиация "Annelida"	Показана парафилия полихет относительно олигохет и пиявок, эхиурид и предполагается относительно сипункулид и погонофор; ввиду недостаточности выборки обстоятельно исследованных «полихет», не доказана монофилия аннелид (в расширенном понимании, включая перечисленные группы) относительно других типов Lophotrochozoa.
Положение Myzostomida относительно "Annelida"	Требуется уточнение ввиду недостатка выборки геномных и транскриптомных данных по «полихетам» и повышенной скорости эволюции генов Myzostomida, приводившей к их объединению на сконструированных деревьях с плоскими, а в других случаях с ключеголовыми червями (для таких нетрадиционных группировок авторы подбирали поддерживающие их морфологические признаки).
Положение некоторых групп «архианнелид»	Положение некоторых родов микроскопических беспозвоночных определено на основании поверхностного исследования, и не исключена ревизия с переносом их в другой тип. В частности, на основании новых морфологических и ограниченных молекулярных данных предложено перенести род <i>Diurodrilus</i> из состава «архианнелид» к Micrognathozoa.
Положение Lobatocerebrida и некоторых других групп предположительно высокого ранга, по которым молекулярные данные к настоящему времени не опубликованы	По некоторому числу родов микроскопических беспозвоночных (<i>Lobatocerebrum</i> , <i>Jennaria</i>), предположительно представляющих таксоны высокого ранга (типы), до сих пор отсутствуют молекулярные данные. Степень филогенетической обособленности их, таким образом, остается неизвестной.
Положение "Mesozoa": Dicyemida и Orthonectida на древе Bilateria	Описываемые в XIX в. как переходные между одноклеточными и многоклеточными, Mesozoa к настоящему времени потеряли большинство таксонов по причине установления их положения либо сомнительности описаний. В XX в. простота Mesozoa обычно полагалась не первичной, а результатом упрощения в связи с паразитизмом. Анализ молекулярных признаков относит Dicyemida и Orthonectida к Bilateria, но недостаток данных и высокая скорость молекулярной эволюции не позволяют в настоящее время определить, являются ли они монофилетической группой и каким современным группам родственны.
Статус Spiralia	В текущей версии родословного дерева таксоны, хотя бы единичные представители которых обладают спиральным дроблением, понимая под таковым не только геометрию, а проспективное значение blastomeres, полностью сосредоточены в рамках Lophotrochozoa, что послужило основанием для гипотезы о его возникновении в линии Lophotrochozoa. Однако распределение таких таксонов на текущей версии дерева соответствует крайне неэкономному сценарию независимой утраты спирального дробления, заменяемого как развитием с многоклеточными закладками, так и иными способами детерминированного дробления. Учитывая проблемы построения точного дерева Lophotrochozoa, возникает вопрос: является ли неэкономный сценарий следствием ошибочности топологии текущей версии дерева или особенностью эволюции дробления.

Таблица 3. Продолжение
Table 3. Continued

Нерешенная проблема	Комментарий
Радиация брюхоногих моллюсков	Информация по отдельным генам достоверно выявляет крупные группы брюхоногих, но их расхождение в условиях нынешнего недостатка данные представляется полнотой.
Радиация Ecdysozoa	Достоверно установлена монофилия Scalidophora как надтипового таксона в составе Ecdysozoa. Относительно группировки остальных типов имеются крайне противоречивые, в разной степени обоснованные гипотезы.
Разрешение трихотомии в основании дерева круглых червей	Установлены три крупнейшие клады круглых червей: Ecnorhiza, Dorylaimia, Chromadorea, однако не известно, какая из них ответвилась первой на дереве нематод. Учитывая, что нематоды – наиболее изолированная группа Ecdysozoa, точный порядок отхождения ветвей в основании их родословного дерева может быть полезен для реконструкции ближайшего общего предка.
Положение многоножек среди членистоногих	Обсуждается два альтернативных варианта: сестринские отношения многоножек с Pancrustacea в группе Mandibulata традиционного состава (но нетрадиционной структуры), и сестринские отношения с хелицеровыми (“Paradohoroda” = “Myreochelata”), в пользу последнего приводятся исключительно молекулярные признаки. Начальный перевес в популярности гипотезы “Paradohoroda” был связан скорее с новизной; теперь видно, что для выбора между указанными альтернативами необходима дополнительная информация.
Положение насекомых среди Pancrustacea	Более вероятной кажется парафилия ракообразных относительно Hexaroda, но данные о том, какая группа ракообразных сестринская Hexaroda, противоречивы. Гипотеза о близком родстве Hexaroda и Remipedia имеет весомую поддержку, принадлежность к этой кладе Cephalocarida нуждается в дополнительных подтверждениях.
Точное положение щетинкочелюстных по отношению к другим первичноротым	Принадлежность щетинкочелюстных к линии первичноротых сомнений не вызывает; по-видимому, их обособление предшествовало дивергенции на Lophotrochozoa и Ecdysozoa, однако исключение сестринских отношений с одной из названных клад требует дополнительного подтверждения.
Отношения классов иглокожих	Обсуждается не так много вариантов отношений классов иглокожих, но ограниченные данные, используемые для реконструкции филогении, дают противоречивые результаты. Для решения вопроса потребуется анализ транскриптомных или геномных данных по всем классам.

15 лет благодаря двум факторам: появлению более обоснованных филогенетических гипотез (Рис. 4) и сведений о генах, управляющих эмбриональным развитием и клеточной дифференцировкой. Они фальсифицируют (в позитивистском понимании) гипотезу Гастреи. С учетом генетики развития и филогенетики вырисовывается высоко правдоподобный сценарий происхождения Metazoa – конкретизация гипотезы синзооспоры А.А. Захваткина (1949), он описан в деталях (Mikhailov et al. 2009); за прошедшие три года получены новые согласующиеся с ним факты (Brown et al. 2009; Carr et al. 2010; Sebé-Pedrós et al. 2011), а оснований к фальсификации не известно, поэтому здесь он рассматривается не в полном объеме, а лишь как

иллюстрация использования филогенетики для разработки эволюционного сценария.

Наиболее крупным субтаксонам заднежгутиковых (Opisthokonta) – животным и грибам, после выделения последних из низших растений, – в системах присваивали наивысший таксономический ранг – царства, так что вопрос об их объединении с чем-то не стоял. Для кладистика не существует наивысшего ранга, она требует любому таксону найти сестринскую группу (и присвоить ей эквивалентный ранг). И она находит множество синапоморфий двух «царств» в первичных структурах макромолекул, начиная с фактора элонгации, EF1A (Baldauf and Palmer 1993), первоначально для нескольких видов. Затем признак

Изучение радиации заднежгутиковых дает два урока. Первый – мало продуктивный: наше знание даже в «филогенетической окрестности» животных и грибов недостаточное, если открываются неизвестные жизненные формы, а известным таксонам должен быть присвоен ранг, эквивалентный рангу грибов (*Rozella* и другие криптомицеты), или более высокий, чем у грибов (нуклеарии) и животных (*Mesomycetozoea*). Второй урок: большинство новых форм – это недавно найденные в природе и описанные по канонам микологии и протозоологии виды, но ведущая, почти исключительная роль в распознавании их родственных связей принадлежит молекулярным методам. Еще 3–5 лет назад в принимаемой кладограмме Opisthokonta допускался плюрализм. Теперь он постепенно изживается, и мы близки к реконструкции объективных родственных отношений. Часть узлов родословного дерева обосновывается с лёгкостью. Если взять наудачу два–три белоккодирующих гена, то в них найдется достаточно молекулярных синапоморфий нетрадиционной и лишённой морфологического диагноза группы Holozoa, а традиционную группу Metazoa+Choanoflagellata так легко не доказать: для этого потребуется намного больше генов (Алёшин и др. 2007). Равная лёгкость реконструкции каждого узла была бы возможна при равномерности кладогенезов и их редкости по отношению к филетической эволюции, что вряд ли исполняется во все времена. Нынешняя версия родословного дерева Opisthokonta наверняка дополнится новыми, пока еще не описанными таксонами высокого ранга, возможно даже будет перестроена (см: Torruella et al. 2012), но вряд ли значительно.

Что дает нам филогенетическое дерево Opisthokonta (Рис. 4)? Заселим его современными формами. Среди Holozoa в современной биоте есть жгутиковые, амeboидные, дрожжевидные, нитчатые, мицелиальные формы, а также виды с отчетливой клеточной дифференцировкой, когда в жизненном цикле сменяют друг друга амеба, мицелий, покоящаяся циста, присутствуют многоклеточные или многоядерные агрегаты, как у *Ichthyophonus hoferi*. Те же клеточные типы, только в других соотношениях, если рассчитывать на число видов, есть и в «грибной» линии Holomycota. Опротетчиво сбрасывать со счетов всю эту родню Metazoa. Можно представить ее как про-

явление эволюционной пластичности, широкой конвергенции, независимого возникновения. Но, с учетом дополнительных сведений, такое предположение выглядит малопривлекательным. **Во-первых**, разнообразие типов клеток сохраняется во всей эволюции Opisthokonta, только немногие таксоны характеризуются одним–двумя типами, да и то, по-видимому, как результат плохой изученности. Воротничковые – заднежгутиковые с упрощенным жизненным циклом, в учебниках огрубленно подаются как существа однотипные. В действительности у части видов отмечено два типа клеток, отличающихся по морфометрии: один свойственен преимущественно сидячим, другой – преимущественно плавающим жгутиконосцам. Обычно, при недостатке наблюдений, их относят к разным родам, что не способствует правильной интерпретации жизненного цикла (Maldonado 2004). У других, лучше изученных видов, репертуар включает не менее четырех типов вегетативных клеток без учета цист (Карпов 1980), в том числе безжгутиковые клетки (Leadbeater 1983; Dayel et al. 2011). Клеточная дифференцировка у *Mesomycetozoea* еще богаче. **Во-вторых**, у одноклеточных Opisthokonta имеются гомологи генов, обеспечивающих у Metazoa прикрепление клеток к матриксу, к другим клеткам, миграцию в пределах зародыша, дифференцировку (King et al. 2003; Shalchian-Tabrizi et al. 2008; Mikhailov et al. 2009; Sebé-Pedrós et al. 2011). Их функции у одноклеточных неизвестны, но экономнее предположить участие хотя бы некоторых в управлении превращением клеток и в онтогенезе Metazoa, и по ходу жизненного цикла остальных Opisthokonta. Это предположение, конечно, не останется в рамках философии, а будет проверено экспериментально, правда, вряд ли очень скоро. Таким образом, пластичность, повторное возникновение определенных типов клеток если и имели место в эволюции Opisthokonta, то на основе сохранения общих генетических регуляторных элементов и, предположительно, их преемственности – хотя бы в некоторой степени. При эволюционном переходе к Metazoa не происходило сначала создание многоклеточности, а затем клеточной дифференцировки в колонии однородных клеток (превращения на протяжении миллионов лет Бластем в Гастрему), а был использован существовавший потенциал «одноклеточных» по адгезии, регуляции пролиферации и клеточной дифференцировке (Mikhailov et

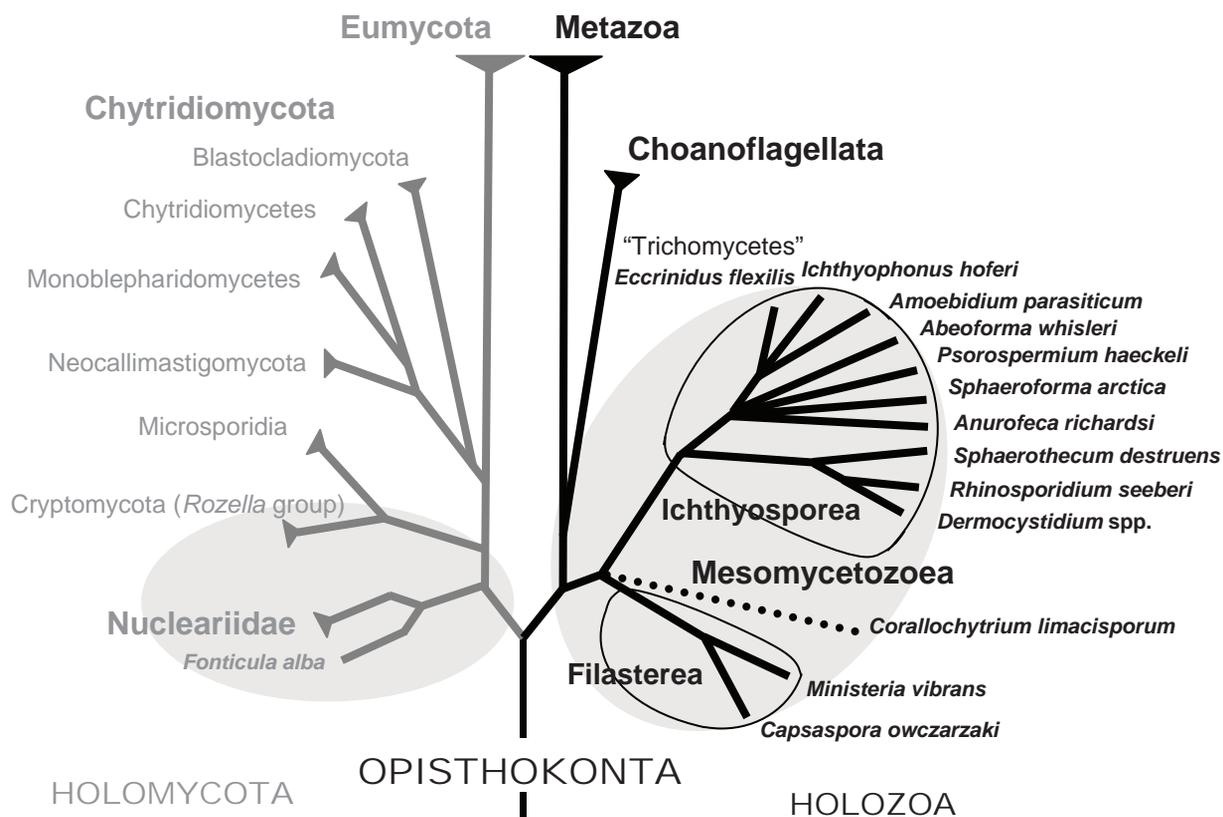


Рис. 4. Родословное дерево заднежутиковых (по: (Mikhailov et al. 2009), с изменениями). Альтернативны варианты (Torruella et al. 2012) подразумевают независимое ответвление Filasterea и Ichthyosporea в кладе Holozoa и независимое ответвление Chytridiomycetes и Blastocladiomycetes в кладе Holomycota. Клады, богатые амебидными формами, даны на сером фоне.

Fig. 4. Phylogenetic tree of opisthokonts (based on: (Mikhailov et al. 2009), with modifications). Alternative variants (Torruella et al. 2012) include independent branching of Filasterea and Ichthyosporea within Holozoa, and independent branching of Chytridiomycetes and Blastocladiomycetes within Holomycota. Clades with an excess of amoeboid forms are shaded grey.

al. 2009). Социальное поведение и клеточная дифференцировка, распространенные у Amoebozoa (Серавин и Гудков 2005) и других «одноклеточных», не являющихся близкими родственниками Metazoa, не основаны на использовании очевидно гомологичных генетических программ, не приводят к формированию аналогичных синзооспоре клональных колоний и не являются реальными промежуточными этапами становления Metazoa, хотя наводят на мысль о плезиоморфности сложного жизненного цикла у простейших, возможно имеющего общее начало с глобальными системами регуляции бактерий. Естественно, интеграция жизненного цикла «одноклеточных» Opisthokonta в онтогенез Metazoa (Захваткин 2008) не подразумевает чудесного скачка: предложен (Mikhailov

et al. 2009) гипотетический сценарий постепенных, селективно оправданных преобразований, поддержанный актуальными физиологическими характеристиками ранжированных на филогенетическом дереве форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Филогенетика в настоящее время переросла зачаточную стадию бытового знания или искусства, но не поднялась до высшего уровня – инженерии, то есть остается наукой. В ней сегодня больше вопросов, чем ответов, и много ошибочных гипотез и ненадежных методов, что характерно для науки. Однако, с учетом скорости ее развития в последнюю пару десятилетий, кажется близким день,

когда все сколько-нибудь важные ее задачи будут разрешены. Всякая наука когда-то возникла, в случае филогенетики мы видим необычную (если не уникальную) для науки близкую перспективу ее завершения в связи с выполнением стоявших перед ней задач. Это не значит, что ей не нужны финансирование и авторитет: сейчас они как никогда высоки в мире, и чем выше будет авторитет и щедрее финансирование, тем скорее современное научное поколение своей добротной работой уничтожит филогенетику, выведет ее навсегда из статьи расходов на фундаментальную науку. Наверное, и дальше для нее останется ограниченное поле деятельности в связи с описанием новых или ошибочно этикетированных старых видов, в филогеографии и эпидемиологии. Однако, если родственные связи миллиона видов будут достоверно реконструированы, это значит, что методология и техника реконструкции будут настолько разработаны, что проблема новых видов станет не научной, а чисто технической, почти как идентификация бактерий в клинической лаборатории. В академической науке достоверная филогения даст каркас для спекулятивных эволюционных сценариев. Закончившись как наука, филогенетика оставит метод, который будет применяться как техническое средство.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен организаторам конференции «Современные проблемы биологической систематики» и руководству Зоологического института РАН за предоставленную прекрасную возможность обмена мнениями с коллегами, В.А. Лухтанову, С.Д. Степаньянц и Л.Я. Боркину за комментарии по рукописи и ее правку. Оригинальные данные получены при финансировании из средств госбюджета, грантов Российского фонда фундаментальных исследований и Министерства образования и науки РФ.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамсон Н.И. 2009.** Молекулярные маркеры, филогеография и поиск критерия разграничения видов. В кн.: А.Ф. Алимов и С.Д. Степаньянц (Ред.). Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. *Труды Зоологического института РАН*, **313**(Приложение 1). Зоологический институт РАН, Товарищество научных изданий КМК, Санкт-Петербург: 185–198.
- Алёшин В.В. и Петров Н.Б. 2002.** Молекулярные свидетельства регресса в эволюции многоклеточных животных. *Журнал общей биологии*, **63**(3): 195–208.
- Алёшин В.В., Мыльников А.П. и Петров Н.Б. 2005.** Дерево корненожек. *Природа*, 8: 40–46, 9: 65–72.
- Алёшин В.В., Константинова А.В., Михайлов К.В., Никитин М.А. и Петров Н.Б. 2007.** Нужно ли много генов для филогенетического дерева? *Биохимия*, **72**(12): 1610–1623.
- Антонов А.С. 1974.** Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы. *Успехи современной биологии*, **77**(2): 31–47.
- Белозерский А.Н., Антонов А.С. и Медников Б.М. 1972.** Введение. В кн.: А.Н. Белозерский и А.С. Антонов (Ред.). Строение ДНК и положение организмов в системе. Издательство Московского университета, Москва: 3–16.
- Беклемишев В.Н. 1994.** Методология систематики. КМК Scientific Press Ltd., Москва, 250 с.
- Беклемишев К.В. 1974.** О возможных и осуществленных направлениях эволюции беспозвоночных. *Журнал общей биологии*, **35**(2): 209–222.
- Догель В.А. 1981.** Зоология беспозвоночных. 7-е изд., перераб. Ю.И. Полянский (Ред.). Высшая школа, Москва, 606 с.
- Журавлев А.Ю. 1995.** Мир, которого не может быть. *Природа*, 12: 21–28.
- Заварзина Е.Г. и Цетлин А.Б. 1990.** Строение полости тела некоторых аннелид. Предварительные результаты. *Зоологический журнал*, **69**(1): 31–34.
- Заренков Н.А. 1976.** Лекции по теории систематики. Издательство Московского университета, Москва, 140 с.
- Захваткин А.А. 1949.** Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). Советская наука, Москва, 395 с.
- Захваткин А.Ю. 2008.** Преемственность поколений и их интеграция. *Журнал общей биологии*, **69**(4): 243–263.
- Иванов А.В. 1968.** Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Наука, Ленинград, 287 с.
- Иванов Д.Л. 1996.** Типология как метод описания таксономического разнообразия (Декларация типологии). *Труды Зоологического музея МГУ*, **34**: 155–164.
- Иванова-Казас О.М. 2007.** Эмбриологическая характеристика и происхождение Pogonophora. В кн.: Эволюционная морфология животных. К столетию со дня рождения акад. А. В. Иванова. *Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Серия 1, 3*. Издательство Санкт-Петербургского университета, Санкт-Петербург: 141–157.
- Карпов С.А. 1980.** Изменчивость *Monosiga ovata* (Choanoflagellida, Monosigidae) в культуре. *Зоологический журнал*, **59**(2): 295–299.

- Кимура М. 1985.** Молекулярная эволюция: теория нейтральности. Мир, Москва, 394 с.
- Клоге Н.Ю. 2000.** Современная систематика насекомых. Принципы систематики живых организмов и общая система насекомых с классификацией первичнобескрылых и древнекрылых. Лань, Санкт-Петербург, 333 с.
- Ливанов Н.А. 1955.** Пути эволюции животного мира. Анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. Советская наука, Москва, 400 с.
- Лукашов В.В. 2009.** Молекулярная эволюция и филогенетический анализ. БИНОМ. Лаборатория знаний, Москва, 256 с.
- Лухтанов В.А. и Кузнецова В.Г. 2009.** Молекулярно-генетические и цитогенетические подходы к проблемам видовой диагностики, систематики и филогенетики. *Журнал общей биологии*, **70**(5): 415–433.
- Малахов В.В. 2009.** Революция в зоологии: новая система билатерий. *Природа*, **3**: 40–54.
- Ней М. и Кумар С. 2004.** Молекулярная эволюция и филогенетика. КВЦ, Киев, 418 с.
- Павлинов И.Я. 2004.** Замечания о соотношении таксона и признака в систематике (по поводу статьи А.А. Стекольниковой «Проблема истины...»). *Журн. общ. биологии*. 2003. Т. 64. № 4. С. 357–368). *Журнал общей биологии*, **65**(2): 187–192.
- Павлинов И.Я. 2005.** Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). Товарищество научных изданий КМК, Москва, 391 с.
- Павлинов И.Я. 2011.** Концепции рациональной систематики в биологии. *Журнал общей биологии*, **72**(1): 3–26.
- Пономаренко А.Г. и Расницын А.П. 1971.** О фенетической и филогенетической системах. *Зоологический журнал*, **50**(1): 5–14.
- Серавин Л.Н. 1993.** Основные типы и формы тонкого строения крист митохондрий, степень их эволюционной стабильности (способность к морфологическим трансформациям). *Цитология*, **35**(1): 3–34.
- Серавин Л.Н. и Гудков А.В. 2005.** Амебодные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa. *Журнал общей биологии*, **66**(3): 212–223.
- Спенсер Г. 1870.** Основания биологии. В кн.: Сочинения. А. Герд (Ред. пер. с англ.). Поляков, Санкт-Петербург, **1**: 370 с., **2**: 440 с.
- Федотов Д.М. 1966.** Эволюция и филогения беспозвоночных животных. Наука, Москва, 404 с.
- Чупов В.С. 2001.** Анализ отражения эволюционного процесса в системе современных организмов. *Успехи современной биологии*, **121**(3) 241–251.
- Чупов В.С. 2002.** Форма боковой филогенетической ветви у растений по данным неонтолого-таксономической летописи эволюции. *Успехи современной биологии*, **122**(3) 227–238.
- Шаталкин А.И. 1988.** *Биологическая систематика*. Издательство Московского университета, Москва, 184 с.
- Шаталкин А.И. 2005.** Молекулярные филогении – революционный прорыв в систематике. В кн.: Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. Товарищество научных изданий КМК, Москва: 30–43.
- Шнеер В.С. 2009.** ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия. *Журнал общей биологии*, **70**(4): 296–309.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linford L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A. and Lake J.A. 1997.** Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals. *Nature*, **387**(6632): 489–493.
- Anderson F.E. and Swofford D.L. 2004.** Should we be worried about long-branch attraction in real data sets? Investigations using metazoan 18S rDNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**(2): 440–451.
- Baldauf S.L. 2003.** The deep roots of eukaryotes. *Science*, **300**(5626): 1703–1706.
- Baldauf S.L. and Palmer J.D. 1993.** Animals and fungi are each other's closest relatives: congruent evidence from multiple proteins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **90**(24): 11558–11562.
- Baurain D., Brinkmann H. and Philippe H. 2007.** Lack of resolution in the animal phylogeny: closely spaced cladogeneses or undetected systematic errors? *Molecular Biology and Evolution*, **24**(1): 6–9.
- Brown M.W., Spiegel F.W. and Silberman J.D. 2009.** Phylogeny of the “forgotten” cellular slime mold, *Fusicularia alba*, reveals a key evolutionary branch within Opisthokonta. *Molecular Biology and Evolution*, **26**(12): 2699–2709.
- Bourlat S.J., Nielsen C., Lockyer A.E., Littlewood D.T. and Telford M.J. 2003.** *Xenoturbella* is a deuterostome that eats mollusks. *Nature*, **424**(6951): 925–928.
- Buckley M., Walker A., Ho S.Y., Yang Y., Smith C., Ashton P., Oates J.T., Cappellini E., Koon H., Penkman K., Elsworth B., Ashford D., Solazzo C., Andrews P., Strahler J., Shapiro B., Ostrom P., Gandhi H., Miller W., Raney B., Zylber M.I., Gilbert M.T., Prigodich R.V., Ryan M., Rijdsdijk K.F., Janoo A. and Collins M.J. 2008.** Comment on “Protein sequences from mastodon and *Tyrannosaurus rex* revealed by mass spectrometry”. *Science*, **319**(5859): 33c.
- Burki F., Shalchian-Tabrizi K., Minge M., Skjaeveland A., Nikolaev S.I., Jakobsen K.S. and Pawlowski J. 2007.** Phylogenomics reshuffles the eukaryotic supergroups. *PLoS ONE*, **2**(8): e790.
- Burki F., Inagaki Y., Bråte J., Archibald J.M., Keeling P.J., Cavalier-Smith T., Sakaguchi M., Hashimoto T., Horak A., Kumar S., Klaveness D., Jakobsen K.S., Pawlowski J. and Shalchian-Tabrizi K.**

2009. Large-scale phylogenomic analyses reveal that two enigmatic protist lineages, Telonemia and Centroheliozoa, are related to photosynthetic chromalveolates. *Genome Biology and Evolution*, 1: 231–238.
- Canning E.U., Curry A., Hill S.L. and Okamura B. 2007.** Ultrastructure of *Buddenbrockia allmani* n. sp. (Myxozoa, Malacosporae), a parasite of *Lophopus crystallinus* (Bryozoa, Phylactolaemata). *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 54(3): 247–262.
- Carr M., Leadbeater B.S. and Baldauf S.L. 2010.** Conserved meiotic genes point to sex in the choanoflagellates. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 57(1): 56–62.
- Cavalier-Smith T. 1999.** Principles of protein and lipid targeting in secondary symbiogenesis: euglenoid, dinoflagellate, and sporozoan plastid origins and the eukaryote family tree. *The Journal of Eukaryotic Microbiology*, 46(4): 347–366.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E., Stechmann A., Oates B. and Nikolaev S. 2008.** Planomonadida ord. nov. (Apusozoa): ultrastructural affinity with *Micronuclearia podovernalis* and deep divergences within *Planomonas* gen. nov. *Protist*, 159(4): 535–562.
- Conway Morris S., Cohen B.L., Gawthrop A.B., Cavalier-Smith T. and Winnepeninckx B. 1996.** Lophophorate phylogeny. *Science*, 272(5259): 282–283.
- Dayel M.J., Alegado R.A., Fairclough S.R., Levin T.C., Nichols S.A., McDonald K. and King N. 2011.** Cell differentiation and morphogenesis in the colony-forming choanoflagellate *Salpingoeca rosetta*. *Developmental Biology*, 357(1): 73–82.
- Degtjareva G.V., Samigullin T.H., Sokoloff D.D. and Valiejo-Roman C.M. 2004.** Gene sampling versus taxon sampling: Is *Amborella* (Amborellaceae) a sister group to all other extant angiosperms? *Ботанический журнал*, 89(6): 896–907.
- Dunn C.W., Hejnal A., Matus D.Q., Pang K., Browne W.E., Smith S.A., Seaver E., Rouse G.W., Obst M., Edgecombe G.D., Sørensen M.V., Haddock S.H., Schmidt-Rhaesa A., Okusu A., Kristensen R.M., Wheeler W.C., Martindale M.Q. and Giribet G. 2008.** Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature*, 452(7188): 745–749.
- Eernisse D.J., Albert J. S. and Anderson F.E. 1992.** Annelida and Arthropoda are not sister taxa: a phylogenetic analysis of spiralian metazoan morphology. *Systematic Biology*, 41(3): 305–330.
- Evans N.M., Holder M.T., Barbeitos M.S., Okamura B. and Cartwright P. 2010.** The phylogenetic position of Myxozoa: exploring conflicting signals in phylogenomic and ribosomal data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 27(12): 2733–2746.
- Felsenstein J. 1978.** Cases in which parsimony or compatibility methods will be positively misleading. *Systematic Zoology*, 27(4): 401–410.
- Felsenstein J. 1985.** Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4): 783–791.
- Gajadhar A.A., Marquardt W.C., Hall R., Gunderson J., Ariztia-Carmona E.V. and Sogin M.L. 1991.** Ribosomal RNA sequences of *Sarcocystis muris*, *Theileria annulata* and *Cryptocodium cohnii* reveal evolutionary relationships among apicomplexans, dinoflagellates, and ciliates. *Molecular and Biochemical Parasitology*, 45(1): 147–154.
- Giribet G., Distel D., Polz M., Sterrer W. and Wheeler W.C. 2000.** Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position of Gnathostomulida, Cyclophora, Plathelminthes, and Chaetognatha: A combined approach of 18S rDNA sequences and morphology. *Systematic Biology*, 49(3): 539–562.
- Hapl V., Hug L., Leigh J.W., Dacks J.B., Lang B.F., Simpson A.G. and Roger A.J. 2009.** Phylogenomic analyses support the monophyly of Excavata and resolve relationships among eukaryotic “supergroups”. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(10): 3859–3864.
- Hejnal A., Obst M., Stamatakis A., Ott M., Rouse G.W., Edgecombe G.D., Martinez P., Bagnà J., Bailly X., Jondelius U., Wiens M., Müller W.E., Seaver E., Wheeler W.C., Martindale M.Q., Giribet G. and Dunn C.W. 2009.** Assessing the root of bilaterian animals with scalable phylogenomic methods. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1677): 4261–4270.
- Jones M.D., Forn I., Gadelha C., Egan M.J., Bass D., Massana R. and Richards T.A. 2011.** Discovery of novel intermediate forms redefines the fungal tree of life. *Nature*, 474(7350): 200–203.
- Katz L.A., Grant J., Parfrey L.W., Gant A., O’Kelly C.J., Anderson O.R., Molestina R.E. and Nerad T. 2011.** *Subulatomonas tetraspora* nov. gen. nov. sp. is a member of a previously unrecognized major clade of eukaryotes. *Protist*, 162(5): 762–773.
- Keeling P.J. 2003.** Congruent evidence from alpha-tubulin and beta-tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of microsporidia. *Fungal Genetics and Biology*, 38(3): 298–309.
- Kerk D., Gee A., Standish M., Wainwright P.O., Drum A.S., Elston R.A. and Sogin M.L. 1995.** The rosette agent of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) is closely related to choanoflagellates, as determined by the phylogenetic analyses of its small ribosomal subunit RNA. *Marine Biology*, 122(2): 187–192.
- King N., Hittinger C.T. and Carroll S.B. 2003.** Evolution of key cell signaling and adhesion protein families predates animal origins. *Science*, 301(5631): 361–363.
- Lara E., Moreira D. and López-García P. 2010.** The environmental clade LKM11 and Rozella form the deepest branching clade of fungi. *Protist*, 161(1): 116–121.

- Leadbeater B.S.C. 1983.** Life-history and ultrastructure of a new marine species of *Proterospongia* (Choanoflagellida). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **63**(1): 135–160.
- Lecroq B., Gooday A., Cedhagen T., Sabbatini A. and Pawlowski J. 2009.** Molecular analyses reveal high levels of eukaryotic richness associated with enigmatic deep-sea protists (Komokiacea). *Marine Biodiversity*, **39**(1): 45–55.
- Liu Y.J., Hodson M.C. and Hall B.D. 2006.** Loss of the flagellum happened only once in the fungal lineage: phylogenetic structure of kingdom Fungi inferred from RNA polymerase II subunit genes. *BMC Evolutionary Biology*, **6**: 74.
- Liu Y., Steenkamp E.T., Brinkmann H., Forget L., Philippe H. and Lang B.F. 2009.** Phylogenomic analyses predict sistergroup relationship of nucleariids and fungi and paraphyly of zygomycetes with significant support. *BMC Evolutionary Biology*, **9**: 272.
- Maldonado M. 2004.** Choanoflagellates, choanocytes, and animal multicellularity. *Invertebrate Biology*, **123**(1): 1–22.
- Medina M., Collins A.G., Taylor J.W., Valentine J.W., Lipps J.H., Amaral-Zettler L. and Sogin M.L. 2003.** Phylogeny of Opisthokonta and the evolution of multicellularity and complexity in Fungi and Metazoa. *International Journal of Astrobiology*, **2**(3): 203–211
- Mendoza L., Taylor J.W. and Ajello L. 2002.** The class Mesomycetozoa: a heterogeneous group of microorganisms at the animal-fungal boundary. *Annual Review of Microbiology*, **56**: 315–344.
- Meyer A., Todt Ch., Mikkelsen N.T. and Lieb B. 2010.** Fast evolving 18S rRNA sequences from Solenogastres (Mollusca) resist standard PCR amplification and give new insights into mollusk substitution rate heterogeneity. *BMC Evolutionary Biology*, **10**: 70.
- Mikhailov K.V., Konstantinova A.V., Nikitin M.A., Troshin P.V., Rusin L.Y., Lyubetsky V.A., Panchin Y.V., Mylnikov A.P., Moroz L.L., Kumar S. and Aleoschin V.V. 2009.** The origin of Metazoa: a transition from temporal to spatial cell differentiation. *Bioessays*, **31**(7): 758–768.
- Okusu A. and Giribet G. 2003.** New 18S rRNA sequences from neomeniid aplousobranchs and the possible origin of persistent exogenous contamination. *Journal of Molluscan Studies*, **69**(4): 385–387.
- Patterson D.J. 1999.** The diversity of eukaryotes. *The American Naturalist*, **154**: S96–S124.
- Pawlowski J., Bolivar I., Fahrni J.F., Cavalier-Smith T. and Gouy M. 1996.** Early origin of foraminifera suggested by SSU rRNA gene sequences. *Molecular Biology and Evolution*, **13**(3): 445–450.
- Philippe H. 2000.** Opinion: Long branch attraction and protist phylogeny. *Protist*, **151**(4): 307–316.
- Philippe H., Lartillot N. and Brinkmann H. 2005.** Multigene analyses of bilaterian animals corroborate the monophyly of Ecdysozoa, Lophotrochozoa, and Protostomia. *Molecular Biology and Evolution*, **22**(5): 1246–1253.
- Pick K.S., Philippe H., Schreiber F., Erpenbeck D., Jackson D.J., Wrede P., Wiens M., Alié A., Morgenstern B., Manuel M. and Wörheide G. 2010.** Improved phylogenomic taxon sampling noticeably affects nonbilaterian relationships. *Molecular Biology and Evolution*, **27**(9):1983–1987.
- Ragan M.A., Goggin C.L., Cawthorn R.J., Cerenius L., Jamieson A.V., Plourde S.M., Rand T.G., Söderhäll K. and Gutell R.R. 1996.** A novel clade of protistan parasites near the animal-fungal divergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**(21): 11907–11912.
- Rodriguez-Ezpeleta N., Brinkmann H., Burger G., Roger A.J., Gray M.W., Philippe H. and Lang B.F. 2007.** Toward resolving the eukaryotic tree: the phylogenetic positions of jakobids and cercozoans. *Current Biology*, **17**(16): 1420–1425.
- Rogozin I.B., Wolf Y.I., Carmel L. and Koonin E.V. 2007a.** Ecdysozoan clade rejected by genome-wide analysis of rare amino acid replacements. *Molecular Biology and Evolution*, **24**(4):1080–1090.
- Rogozin I.B., Wolf Y.I., Carmel L. and Koonin E.V. 2007b.** Analysis of rare amino acid replacements supports the Coelomata clade. *Molecular Biology and Evolution*, **24**(12): 2594–2597.
- Scheckenbach F., Wylezich C., Mylnikov A.P., Weitere M. and Arndt H. 2006.** Molecular comparisons of freshwater and marine isolates of the same morphospecies of heterotrophic flagellates. *Applied and Environmental Microbiology*, **72**(10): 6638–6643.
- Schierwater B., Eitel M., Jakob W., Osigus H.-J., Hadryns H., Dellaporta S.L., Kolokotronis S.-O. and DeSalle R. 2009.** Concatenated analysis sheds light on early metazoan evolution and fuels a modern “urmetazoon” hypothesis. *PLoS Biology*, **7**(1): e20.
- Sebé-Pedrós A., de Mendoza A., Lang B.F., Degnan B.M. and Ruiz-Trillo I. 2011.** Unexpected repertoire of metazoan transcription factors in the unicellular holozoan *Capsaspora owczarzaki*. *Molecular Biology and Evolution*, **28**(3): 1241–1254.
- Shalchian-Tabrizi K., Minge M.A., Espelund M., Orr R., Ruden T., Jakobsen K.S. and Cavalier-Smith T. 2008.** Multigene phylogeny of choanozoa and the origin of animals. *PLoS ONE*, **3**: 2098.
- Srivastava M., Begovic E., Chapman J., Putnam N.H., Hellsten U., Kawashima T., Kuo A., Mitros T., Salamov A., Carpenter M.L., Signorovitch A.Y., Moreno M.A., Kamm K., Grimwood J., Schmutz J., Shapiro H., Grigoriev I.V., Buss L.W., Schierwater B., Dellaporta S.L. and Rokhsar D.S. 2008.** The Trichoplax genome and the nature of placozoans. *Nature*, **454**(7207): 955–960.

- Stechmann A. and Cavalier-Smith T. 2002.** Rooting the eukaryote tree by using a derived gene fusion. *Science*, **297**(5578): 89–91.
- Steenkamp E.T., Wright J. and Baldauf S.L. 2006.** The protistan origins of animals and fungi. *Molecular Biology and Evolution*, **23**(1): 93–106.
- Torruella G., Derelle R., Paps J., Lang B.F., Roger A.J., Shalchian-Tabrizi K. and Ruiz-Trillo I. 2012.** Phylogenetic relationships within the Opisthokonta based on phylogenomic analyses of conserved single copy protein domains. *Molecular Biology and Evolution*, **29**(2): 531–544.
- Van Valen L.M. and Maiorana V.C. 1991.** HeLa, a new microbial species. *Evolutionary Theory*, **10**: 71–74.
- Vossbrinck C.R., Maddox J.V., Friedman S., Debrunner-Vossbrinck B.A. and Woese C.R. 1987.** Ribosomal RNA sequence suggests microsporidia are extremely ancient eukaryotes. *Nature*, **326**(6111): 411–414.
- Wägele J.W., Erikson T., Lockhart P. and Misof B. 1999.** The Ecdysozoa: Artifact or monophylum? *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, **37**(4): 211–223.
- Wolters J. 1991.** The troublesome parasites – molecular and morphological evidence that Apicomplexa belong to the dinoflagellate-ciliate clade. *Biosystems*, **25**(1-2): 75-83.
- Wray C.G., Langer M.R., DeSalle R., Lee J.J. and Lipps J.H. 1995.** Origin of the Foraminifera. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**(7): 141–145.
- Yoon H.S., Hackett J.D., Pinto G. and Bhattacharya D. 2002.** The single, ancient origin of chromist plastids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **99**(24): 15507–15512.