ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2004, том 65, № 5, с. 371 388

УДК 576.12:592

ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИЛАТЕРАЛЬНО СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ (BILATERIA)

© 2004г. В.В.Малахов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных
119992 Москва, Ленинские горы
e mail:vmalakhov@mtu net.ru

Поступила в редакцию 11.02.2004 г.

Проблема происхождения Bilateria проанализирована методами классической триады (сравнитель ная анатомия, сравнительная эмбриология, палеонтология) и молекулярной биологии. Рассмотре ны три группы концепций классической сравнительной анатомии относительно происхождения Bilateria: планулоидно турбеллярные, архицеломатные, метамерные. Сравнительная эмбриология дает убедительные доказательства того, что брюшная сторона всех Bilateria происходит от бласто поральной поверхности (за исключением Chordata), так же как того, что рот и анус происходят от переднего и заднего концов удлиненного бластопора. С точки зрения палеонтологии некоторые вендские многоклеточные представляют собой переходные формы между Radiata и Bilateria. У совре менных Bilateria гены *"Brachyury", "goosecoid"* и *"fork head'* экспрессируются вдоль удлиненного бла стопора и вокруг рта и ануса. У современных Cnidaria их гомологи экспрессируются вокруг рта. Эти данные подтверждают справедливость старой идеи амфистомии (происхождение рта и ануса от краев щелевидного бластопора) и гомологию брюшной стороны Bilateria и орального диска кишечно полостных. Комбинация четырех подходов позволяет предложить концепцию происхождения Bilateria от вендских билатерально симметричных кишечнополостных с метамерным расположением карма нов гастральной полости. Предки билатерий ползали на оральной поверхности (= брюшной стороне). Такие предки дали начало и фанерозойским книдариям и трехслойным билатериям. Предки Cnidaria прикрепились к субстрату аборальным полюсом, в результате чего произошла редукция аборального нервного ганглия. Билатеральная симметрия кораллов трактуется как примитивная особен ность книдарий. В случае трехслойных Bilateria удлиненный бластопор сомкнулся посредине и под разделился на рот и анус, а гастральные карманы отделились от центральной части кишечной по лости и превратились в метамерные камеры целома. Большая сложность первичных Bilateria служит объяснением обилия в кембрии высокоорганизованных организмов, таких, как членистоно гие, моллюски и т.п. Высказано мнение, что гребневики это единственная группа современных Eumetazoa с первичной осевой симметрией.

В последние годы происходит резкая пере стройка представлений о системе животного царст ва и основных направлениях эволюции много клеточных. Этому способствовало открытие но вых групп животных высокого таксономического ранга (таких, как Vestimentifera, Loricifera, Micro gnathozoa и др.), широкое применение новых ме тодов изучения морфологии и развития животных (прежде всего электронной микроскопии и мече ния бластомеров), а также появление двух новых направлений биологии докембрийской палеонто логии и сравнительной молекулярной биологии.

В течение почти полутора столетий проблемы происхождения и эволюции крупных таксонов животного царства (типов, надтипов, разделов и др.) обсуждались с привлечением только данных сравнительной анатомии и эмбриологии. Третья составляющая геккелевской триады палеонто логия почти не использовалась при реконструк ции путей эволюции таксонов с рангом выше типа. Это было связано с тем, что на протяжении долгого времени самыми древними были остатки многоклеточных кембрийского периода, в кото ром уже существовали почти все типы животного царства. Открытие богатой фауны Венда перио да протерозойской эры, непосредственно предшест вовавшего кембрию, позволило привлечь к об суждению проблемы происхождения Bilateria па леонтологический материал. Исследования по сравнительной молекулярной биологии (секвени рование рибосомальной РНК, генов актина, цито хромов и др., а также секвенирование и выявление характера экспрессии управляющих развитием гомеобоксных генов) внесли настолько важный вклад в решение филогенетических вопросов, что в настоящее время имеет смысл говорить не о три аде, а об эволюционной тетраде. В эту тетраду входят сравнительная анатомия, сравнительная эмбриология, палеонтология и сравнительная мо лекулярная биология. Сочетание методов этих

четырех разделов эволюционной биологии позволяет по новому взглянуть на проблему происхождения Bilateria.

КЛАССИЧЕСКИЕ ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ BILATERIA

Используя сведения о строении и развитии животных, сравнительные анатомы разработали несколько десятков концепций о происхождении Bilateria, которые до сих пор излагаются в руководствах по зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных. Попробуем объединить их в несколько основных групп, оговорившись, что представленный ниже обзор не претендует на полноту.

1. Планулоидно турбеллярные гипотезы. Сторонники этих гипотез (см. Graff, 1891; Bresslau, Reisinger, 1933; Беклемишев, 1937,1944,1952,1964; Hyman, 1951; Beklemischev, 1963; Salvini Plawen, 1968,1969; Codreanu, 1970; Иванов, Мамкаев, 1973; Иванов, 1976, и др.) предполагали, что предками Bilateria (или некоторых стволов Bilateria) были организмы, напоминавшие паренхимул или планул (рис. 1). На переднем полюсе таких организмов находилось скопление ресничных чувствительных клеток – так называемый "аборальный орган". Предполагалось, что ротовое отверстие появилось у таких организмов на заднем конце тела, но настоящего эпителизованного кишечника они еще не имели. Такие организмы сначала плавали в толще воды с помощью ресничек, потом опустились на дно. Активный донный образ жизни способствовал формированию билатеральной симметрии. Согласно взглядам сторонников планулоидно турбеллярных гипотез, первичные Bilateria были очень простыми организмами: они не имели сквозного кишечника и целома. Среди ныне живущих организмов самые примитивные Bilateria – это ресничные черви (точнее – бескишечные турбеллярии Acoela), от которых произошли все остальные группы билатерий.

При этом происхождение плана строения Bilateria разные авторы представляли себе неодинаково. В.Н. Беклемишев (1944, 1952, 1964), а также А.В. Иванов и Ю.В. Мамкаев (1973) считали, что радиально симметричный предок перешел от обитания в толще воды к передвижению по поверхности субстрата на "боковой" поверхности (точнее, на антимере), которая и стала брюшной стороной турбеллярий. Первичное положение рта в этом случае – заднее (рис. 1, *а в*). Гаймен (Hyman, 1951) предполагала, что планулообразный предок перешел к ползанию на оральной поверхности, которая стала брюшной стороной Bilateria и, следовательно, первичное положение рта Bilateria – вентральное (рис. 1, *г ж*). Особенностью взглядов В.Н. Беклемишева (1964, см. также Beklemishev, 1963) было то, что он считал турбеллярий потомками неотенических планул гидроидных, которые стали половозрелыми на личиночной стадии и утратили последующие стадии жизненного цикла сидячего полипа и медузы. Близкую точку зрения в более позднее время развивал Ригер (Rieger, 1994 a, b).

Необходимо отметить, что для трохофорных животных (аннелид, членистоногих, моллюсков и др.) В.Н. Беклемишев (1944, 1952,1964) предполагал другой путь происхождения от радиально симметричных предков. Он считал, что трохофорные животные (аннелиды, членистоногие, моллюски и др.) произошли не от планулообразных предков, а от организмов, сходных с гекклевской гастреей. Гастрея, опустившись на дно, перешла к ползанию на оральной поверхности, которая стала брюшной стороной. Поэтому план строения трохофорных животных, по мнению В.Н. Беклемишева (1944, 1952, 1964), кардинально отличается от плана строения сколецид (плоских червей, немертин, круглых червей), которые произошли от ползавшего на антимере планулообразного предка. Вторичноротых животных В.Н. Беклемишев (1964) выводил от форм, похожих на гребневиков, причем предполагал, что они перешли к ползанию не на оральной поверхности (как это делают современные ползающие Platyctenida), а на одной из антимер, лежащей в глоточной плоскости. Таким образом, В.Н. Беклемишев (1964) предполагал полифилию билатерально симметричных животных.

В.А. Догель (1954) тоже производил билатерально симметричных животных от турбеллярий, но происхождение самих турбеллярий представлял себе дифилетечным. Для ветвистокишечных турбеллярий В.А. Догель (1954) принимал концепцию Ланга (Lang, 1884), который выводил Polyclada от ползающих гребневиков, и таким образом считал брюшную сторону этих ресничных червей гомологом оральной поверхности гребневиков. Всех остальных турбеллярий В.А. Догель (1954) считал потомками Acoela, которых выводил от неотенических личинок гребневиков.

2. **Архицеломатные гипотезы.** Сторонники этих гипотез (Masterman, 1897,1898; Remane, 1950, 1958, 1967; Ulrich, 1950, 1951; Marcus, 1958; Siewing, 1967, 1969, 1972, 1973, 1974, 1980, и др.) предполагали, что предками Bilateria были четырехлучевые полипы, гастральная полость которых была разделена перегородками на четыре камеры (рис. 2, *а*). Такие полипы стали ползать на ротовой поверхности, которая превратилась в брюшную сторону. Первичный рот вытянулся и стал щелевидным (как у современных коралловых полипов), а затем сомкнулся посредине так, что от него осталось только два отверстия: одно на переднем, а другое – на заднем конце тела (рис. 2, *б, в*). Переднее отверстие стало ртом, а заднее – анусом. Гастральные карманы отделились от центральной части кишечника и дали начало пяти це

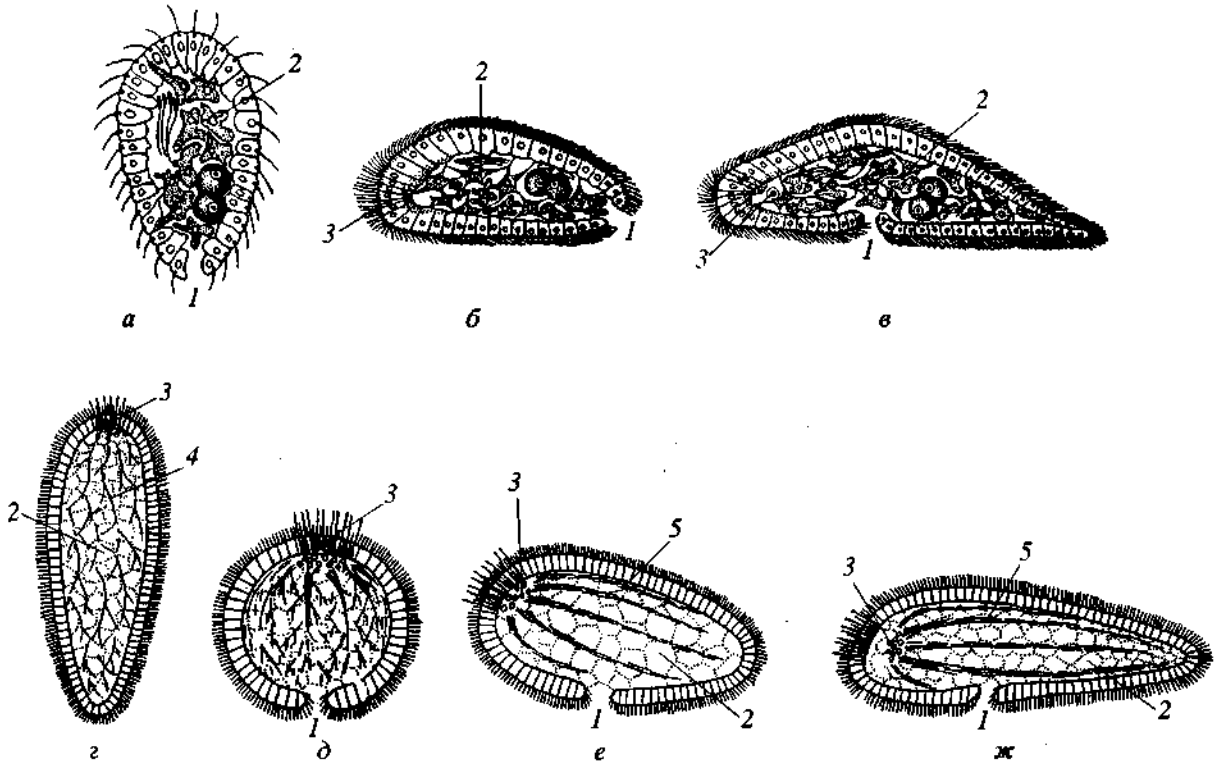

Рис. 1. Происхождение Bilateria согласно планулоидно турбеллярным гипотезам: *а в* стадии оседания радиально симметричного предка на антимеру, которая становится брюшной стороной Bilateria (по: Иванову, 1968); *г ж* оседание радиально симметричного предка на оральный полюс, который становится брюшной стороной (по: Hyman, 1951). Обозначения: *1* рот, *2* паренхима, *3* аборальный нервный центр, *4* — нервный плексус, 5 нервные стволы.

ломическим камерам: непарной предротовой, парным околоротовым и парным туловищным (рис. 2, *в*). Предротовая и околоротовые камеры произошли непосредственно от карманов гастральной полости, а туловищная пара целомов возникла из заднего гастрального кармана, который оказался разделенным из за того, что анальное отверстие сместилось на задний конец тела. Таким путем возникло расчленение тела первичных Bilateria на три архимера. Целом тоже оказался подразделенным на три отдела: предротовой (протоцель), околоротовой (мезоцель) и туловищный (метацель или соматоцель) (рис. 2, д, е). Среди современных организмов к таким формам ближе всего несегментированные целомические организмы (сипункулиды, плеченогие, форониды, полухордовые). Впоследствии у Spiralia предротовой и околоротовые целомы редуцировались, а туловищный (например, у аннелид) подвергся метамерии (рис. 2, *г*). У Deuterostomia предротовой целом расщепился на два диссиметричных мешка, а туловищный целом (только у хордовых) подвергся метамеризации (см. Siewing, 1969, 1973, 1974, 1980). По мнению сторонников архицеломатных гипотез, все нецеломические Bilateria утратили целом, а некоторые (например, плоские черви) и сквозной кишечник.

Как разновидность архицеломатных гипотез можно рассматривать и теорию билатерогастреи Егерстена (Jagersten, 1955, 1959). Он также предполагал, что предком Bilateria был целомический организм с трехмерной организацией. Правда, по мнению Егерстена (Jagersten, 1955, 1959), билатеральная симметрия была исходной для многоклеточных. Согласно взглядам этого исследователя, предком Metazoa был донный билатерально симметричный бластулообразный организм бластулобластея, который в свою очередь дал начало билатерально симметричному гаструлообразному существу (билатерогастрее), которое ползало по дну на ротовой поверхности. Егерстен (Jagersten, 1955, 1959), предполагал, что сквозной кишечник возник за счет замыкания щелевидного рта, а три пары целомических карманов за счет обособления периферических камер кишечной полости. По мнению Егерстена (Jagersten, 1955, 1959), кишечнополостные вторично приобрели радиальную симметрию в результате приспособления к сидячему образу жизни.

3. "Метамерные" гипотезы. Сторонники этих гипотез (см. Sedgwick, 1884; Beneden, 1891;

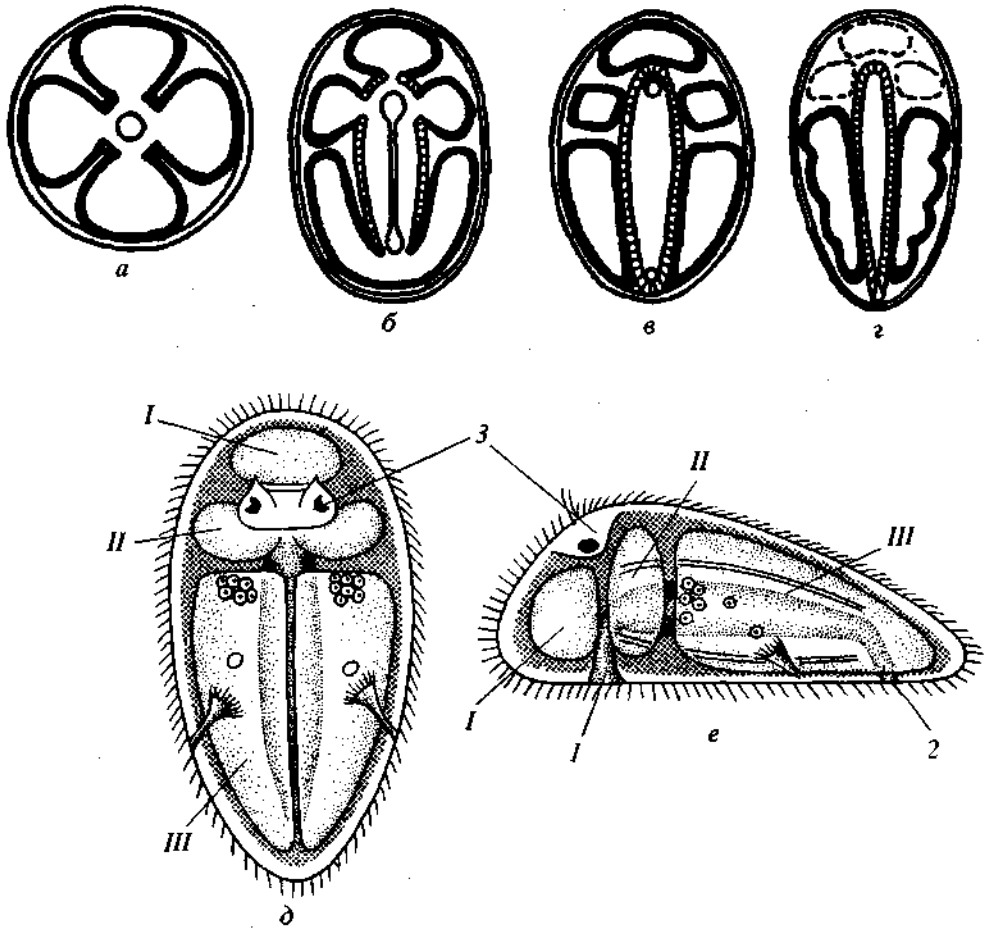

Рис. 2. Происхождение Bilateria согласно архицеломатным гипотезам (по: Remane et al., 1989): *а* строение четырех лучевого кораллового полипа предка Bilateria, *б* вытягивание первичного рта и начало дифференцировки гастральных карманов, *в* разделение первичного рта на рот и анус (амфистомия) и отделение гастральных карманов (=целомических мешков) от кишечника, г редукция протоцеля и мезоцеля Spiralia, *д* строение гипотетического архицеломатного предка, вид со спинной стороны, *е* то же, вид слева. Обозначения: *1* рот, 2 анус, *3* нервный центр, / предротовой целом (протоцель), // околоротовой целом (мезоцель), *III* туловищный целом (метацель).

Lameere, 1932; Snodgrass,.1938, и др.) тоже выводили Bilateria от кораллов, но не от четырехлучевых, а от многолучевых, т.е. таких, у которых кишечная полость поделена на множество камер многочисленными перегородками септами, таких, например, как цериантарии (рис. 3, *а, б).* Предполагается, что (так же, как в архицеломатных гипотезах) такие кораллы стали ползать на ротовой стороне, щелевидный рот замкнулся посредине, а камеры кишечной полости отделились от центральной части кишечника и дали начало многочисленным целомическим камерам (рис. 3, в). Таким образом, круговое расположение камер кишечной полости (цикломерия) у радиально симметричных форм превратилось в метамерию первичных Bilateria, а расположенные по кругу щупальца превратились в боковые метамерные придатки параподии или конечности (рис. 3, в). Согласно взглядам сторонников этих концепций, первичные Bilateria были не только целомическими, но и сегментированными организмами с метамерными придатками зачатками конечностей.

В заключение этого раздела упомяну гипотезу колониального происхождения Bilateria (хотя они, конечно, не могут быть отнесены к "классическим" хотя бы потому, что появились совсем недавно). Одна из них была подробно изложена Дьюэлом (Dewel, 2000). Особенность этих гипотез является то, что индивидуум Bilateria рассматривается как результат интеграции целой колонии особей кишечнополостных. Предлагается, например, модель превращения подвижной колонии морских перьев в особь Bilateria. При этом метамерно расположенные полипы колонии превращаются в отдельные органы билатерально симметричного индивидуума (например, в метамерные гонады). К сожалению, эта остроумная гипотеза не согласуется с данными эмбрионального развития

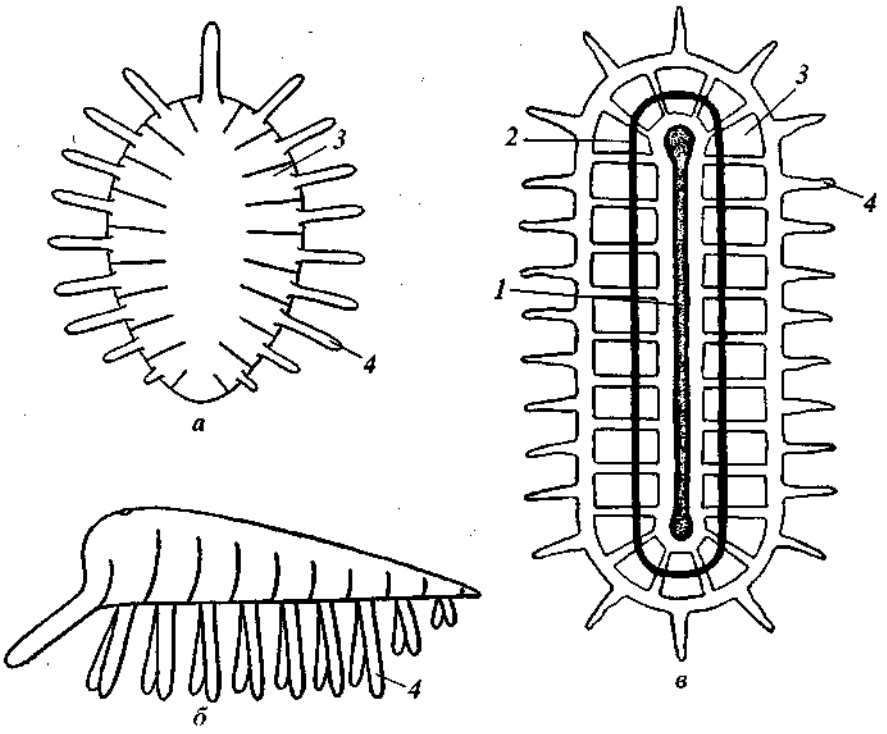

Рис. 3. Происхождение Bilateria согласно "метамерным" гипотезам (*а, б по:* Beneden, 1891; *в* по: Snodgrass, 1938): *а* строение предка билатерально симметричных животных, близкого по организации к кораллам цериантариям (фронтальный срез), *б* то же (вид слева), *в* происхождение метамерии из цикломерии. Обозначения: *1* щелевидный первичный рот, 2 — циркуморальное нервное сплетение, *3* метамерные карманы гастральной полости (целомические мешки), *4* щупальца (конечности Bilateria).

Bilateria, в онтогенезе которых нет никаких следов слияния нескольких особей.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ BILATERIA

Ранние стадии развития Bilateria подчиняются радиальной симметрии (конечно, это относится только к примитивным формам морским беспозвоночным, которые сохранили наружное оплодотворение и плавающих в толще воды ресничных личинок). Кстати, именно этот факт служил одним из основных доказательств первичности радиальной симметрии в филогенезе Bilateria.

Как известно, билатерально симметричные животные имеют два основных типа дробления: спиральное (характерное для кольчатых червей, моллюсков и других Spiralia) и радиальное (характерное для Lophophorata и Deuterostomia). Расположение клеток в дробящемся яйце в обоих типах дробления подчиняется 4 лучевой радиальной симметрии. Такое расположение клеток позволяет сформировать радиально симметричную бластулу, которая по существу является первой личиночной стадией примитивных Bilateria. У кольчатых червей и моллюсков ресничная бластула может состоять из 64 128 клеток, тогда как у щупальцевых и вторичноротых из многих сотен, а иногда и тысяч клеток. У вторичноротых, форонид и брахиопод бластулы имеют равномерный ресничный (точнее, жгутиковый) покров. У Spiralia бластулообразные личинки более дифференцированы: реснички имеются только на определенных клетках, собранных в специализированные ресничные кольца. Гаструляция у примитивных Bilateria осуществляется как впячивание внутрь клеток вегетативного полюса, а сами гаструлы обладают радиальной симметрией. Полюса оси симметрии маркированы теменным султанчиком ресничек (зачаточным аборальным органом) и бластопором.

Формирование билатеральной симметрии начинается у примитивных билатерий только после стадии гаструлы. Это происходит путем разрастания одного из секторов гаструлы, а именно того, который станет спинной стороной личинки. В результате меняется взаимное расположение аборального органа и бластопора. Аборальный орган смещается вперед, а бластопоральная сторона оказывается брюшной стороной личинки. Превращение бластопоральной стороны в брюшную сторону зародыша характерно для подавляющего большинства групп Bilateria: плоских червей, аннелид, моллюсков, форонид, брахиопод, иглокожих и мно

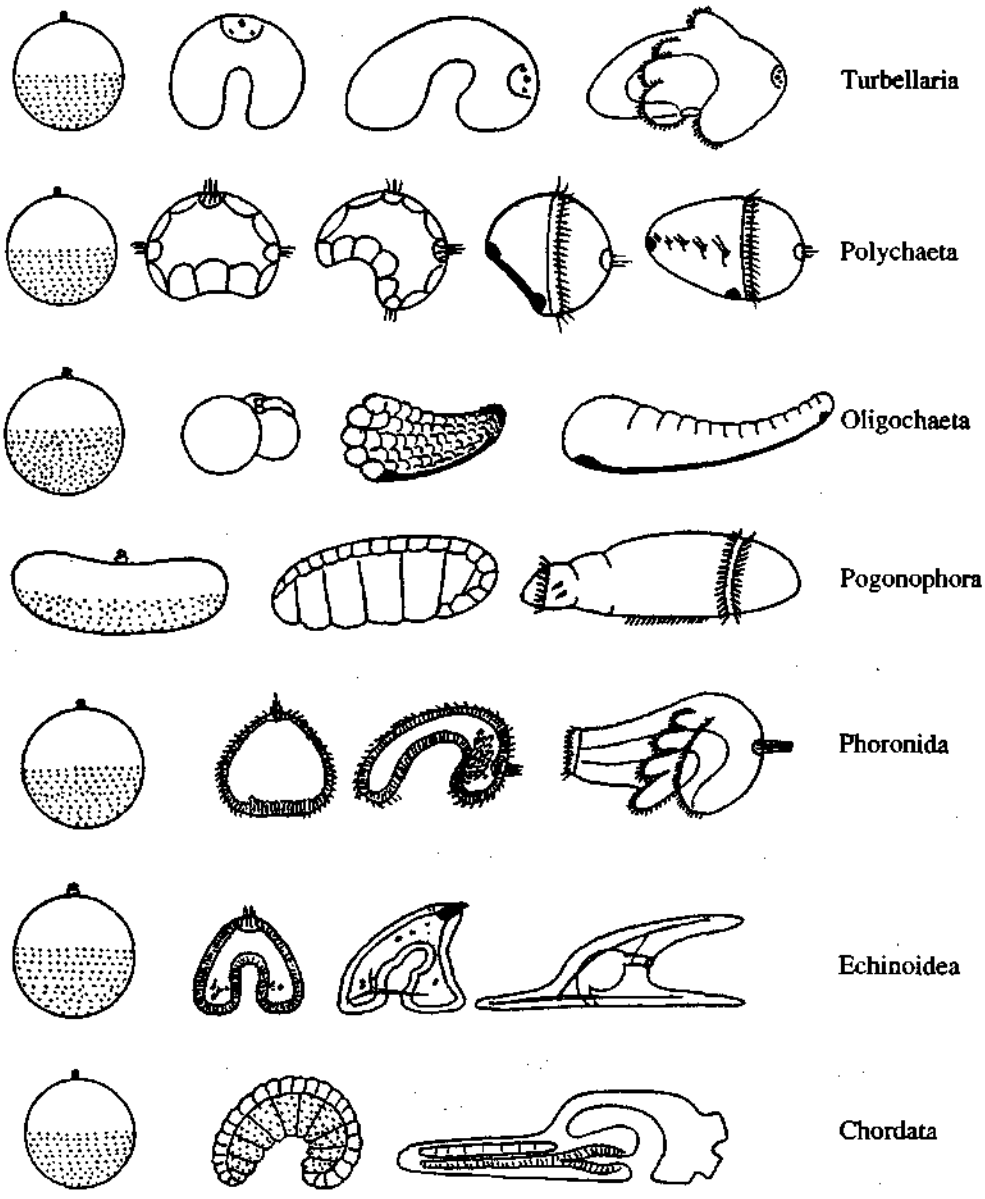

Рис. 4. Превращение бластопоральной поверхности в брюшную сторону в эмбриональном развитии некоторых групп Bilateria.

гих других (рис. 4). Единственное исключение хордовые животные, у которых бластопоральная сторона становится спинной стороной организма, но оно имеет объяснение в том, что хордовые суть перевернутые Bilateria (см. Малахов, 1977).

Во многих группах Bilateria бластопор вытягивается и приобретает щелевидную форму (рис. 5). Такая форма бластопора характерна для кольчатых червей (Treadwell, 1901; Woltereck, 1902; Shearer, 1911; Akesson 1962, и др.), моллюсков (Patten, 1886; Conklin, 1897; Heath, 1898; Малахов, Медведева, 1993, и др.), круглых червей (Goette, 1882; Mueller, 1903; Малахов, 1986, и др.) форонид (Rattenbury, 1954; Малахов, Темерева, 2000), брахиопод (Ковалевский, 1874; Percival, 1944; Малахов, 1976; Nielsen, 1991, и др.), низших хордовых (Hatschek, 1881; MacBride, 1898; Conklin, 1932), онихофор (Balfour, 1883; Sedgwick, 1885) и др. групп. У членистоногих щелевидный бластопор представлен глубокой продольной бороздой, идущей по брюшной стороне зародыша и соединяющей зачатки рта и ануса, что отмечено для ракообразных (см. Weygoldt, 1960), хелицеровых (см., например, Brauer, 1894), многоножек (Heymons, 1901; Лигнау, 1912; Иванов, 1940), насекомых (Kowalevsky, 1871, 1886; Wheeler, 1893; Иванов, 1940; Jura, 1956, и др.).

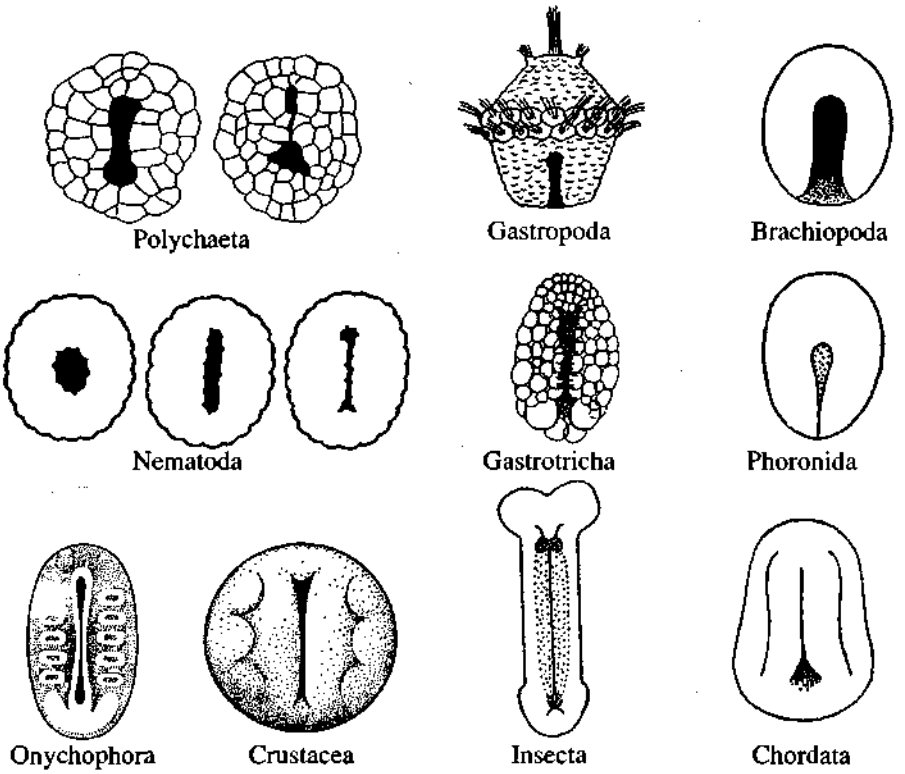

Рис. 5. Щелевидный бластопор в онтогенезе Bilateria (по разным авторам).

Замыкание щелевидного бластопора приводит к формированию трубчатого кишечника. В примитивных случаях бластопор сначала замыкается посредине, разделяясь на два отверстия, одно на переднем, а другое на заднем конце зародыша. У личинок морских беспозвоночных разных систематических групп вдоль замкнувшегося бластопора (от рта к анусу) формируется ресничная полоска невротрох.

Амфистомия, т.е. разделение бластопора на два отверстия, одно из которых (переднее) соответствует рту, а другое (заднее) анусу, в чистом виде довольно редкое явление. Оно встречается у примитивных аннелид, онихофор и нематод (рис. 5). У большинства аннелид, моллюсков и форонид бластопор замыкается сзади наперед, так что оставшееся от бластопора переднее отверстие становится ртом (анус прорывается заново, но, как правило, на месте заднего края щелевидного бластопора). У брахиопод и низших хордовых бластопор замыкается спереди назад (рот и анус при этом прорываются заново). У членистоногих встречаются оба варианта замыкания бластопора. Такие случаи, когда бластопор целиком переходит в рот (как у немертин и плоских червей) или в анус (как у иглокожих, волосатиков, некоторых улиток и ракообразных), могут рассматриваться как вторичные модификации исходной амфистомии. Здесь уместно процитировать мысль знаменитого эмбриолога Мак Брайда (MacBride, 1910, с. 335), сформулированную им в работе о развитии ланцетника: "Я твердо уверен, что рот и анус, у всех животных, у которых можно найти эти два отверстия, обязаны своим происхождением разделению длинного щелеобразного рта".

Таким образом, данные классической эмбриологии свидетельствуют, во первых, о том, что брюшная сторона билатерально симметричных животных представляет собой разрастание бластопоральной стороны, а во вторых, что рот и анус Bilateria суть производные переднего и заднего концов щелевидного бластопора.

ВЕНДСКИЙ ПЕРИОД ЭПОХА ФОРМИРОВАНИЯ БИЛАТЕРАЛЬНО СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Вендский период это последний период протерозойской эры, длившийся около 80 млн. лет и непосредственно предшествовавший кембрию. Судя по всему, именно в это время (между 620 и 545 млн. лет назад), непосредственно предшествовавшее так называемому "кембрийскому взрыву", происходило формирование билатеральной симметрии и начальная радиация основных стволов Bilateria, породившая богатый и разнообразный животный мир раннего фанерозоя. Остатки организмов вендского периода представлены

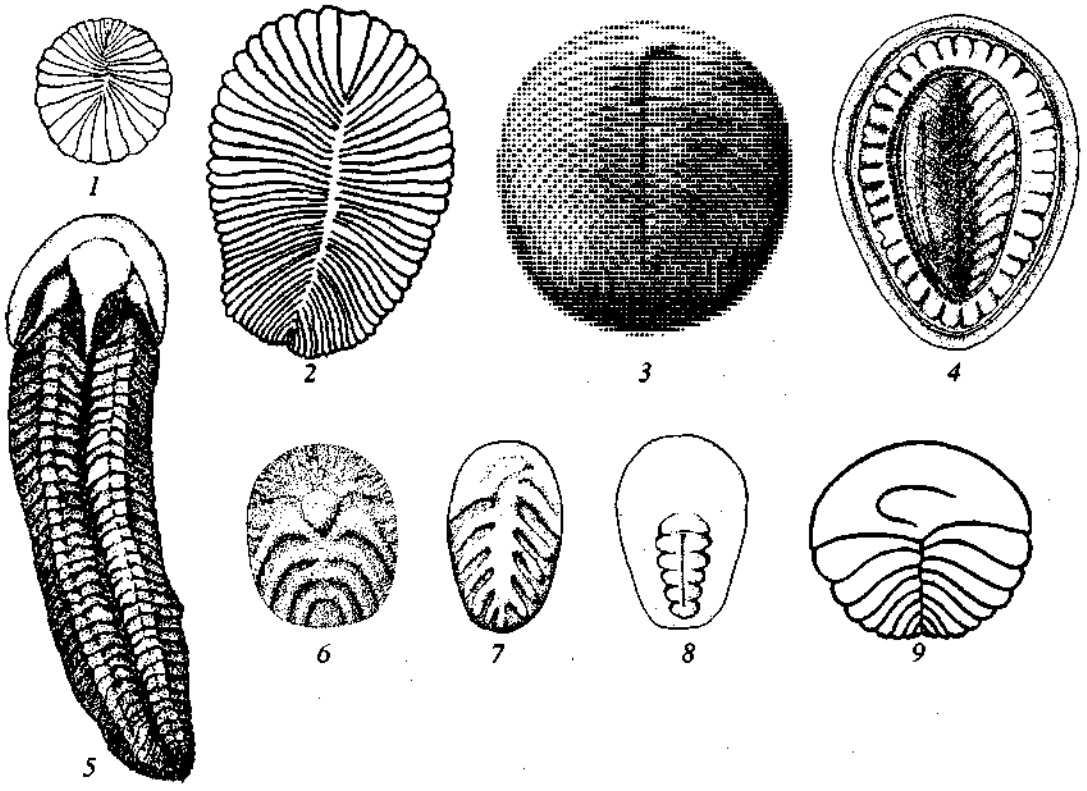

Рис. 6. Вендские Bilateria *(1, 2, 5 8* по: Fedonkin, 1998; *3* по: Dzik, Ivantsov, 1999; *4* по: Fedonkin, Waggoner, 1997; 9 по: Иванцов, 2001): *1* молодая *Dickinsonia, 2* — взрослая *Dickinsonia, 3 Yorgia, 4 Kimberella, 5* — *Spriggina, 6 Prae cambridium, 7 Vendia, 8 Onega, 9 Archaeaspis.*

только отпечатками разнообразных по строе нию, но преимущественно довольно крупных форм длиной от 1 2 см до 1 м (Федонкин, 1981, 1987; Со колов, 1997). Судя по отпечаткам, большинство организмов вендского периода не имели твердого минерального скелета, и это резко отделяет био ту Венда от сообществ последующих периодов фанерозоя.

Строение вендских организмов трактуется раз ными авторами неодинаково. Иногда их рассмат ривают как своеобразных гигантских простей ших, напоминающих современных Xenophyophorea (Zhuravlev, 1993), или как синцитиальные формы, имеющие облик "стеганых одеял" (Seilacher, 1989, 1991, 1992). Такие трактовки предполагают, что вендская фауна это своего рода неудачный экспе римент природы, который не имел продолжения в эволюции органического мира.

Более продуктивны трактовки вендских орга низмов как многоклеточных животных, которые не имели еще минерального скелета (Федонкин, 1981, 1984, 1985а, б, 1987, 2001; Fedonkin, 1985, 1998; Martin et al., 2000). Вопрос о том, почему вендские многоклеточные были бесскелетными, еще далек от решения. Одна из возможных гипо тез состоит в том, что они обитали в холодновод ных бассейнах вне контролируемого цианобакте риальными сообществами карбонатного пояса (Fedonkin, 1995; Федонкин, 1997, 2000). Тем не ме нее само отсутствие минерального скелета у вендских многоклеточных это надежно уста новленный факт, который говорит о том, что природная среда, в которой протекала морфоло гическая эволюция ранних Metazoa, сильно отли чалась от условий фанерозоя.

Среди вендских организмов с радиальной сим метрией можно выделить несколько групп (Фе донкин, 1984). Это формы с радиальной симмет рией бесконечно большого порядка: округлые отпечатки таких форм, как *Nemiana* или организ мы с концентрическими бороздками *Cyclome dusa, Ediacaria,* и др. Встречаются и формы с ра диальной симметрией неопределенного порядка: отпечатки с большим числом радиально расходя щихся придатков щупалец *Hiemalora, Eoporpita,* и др. или с неопределенным числом камер анти мер *Bonata.* Вендские радиально симметричные формы с небольшим числом антимер демонстри руют необычный порядок симметрии. Так, среди вендских организмов часто встречаются формы с 3 лучевой радиальной симметрией (например, *Anfesta)* или с чисто вращательной осевой симмет рией третьего порядка *{Albumares, Tribrachidium).* Гораздо реже среди вендских организмов обнару

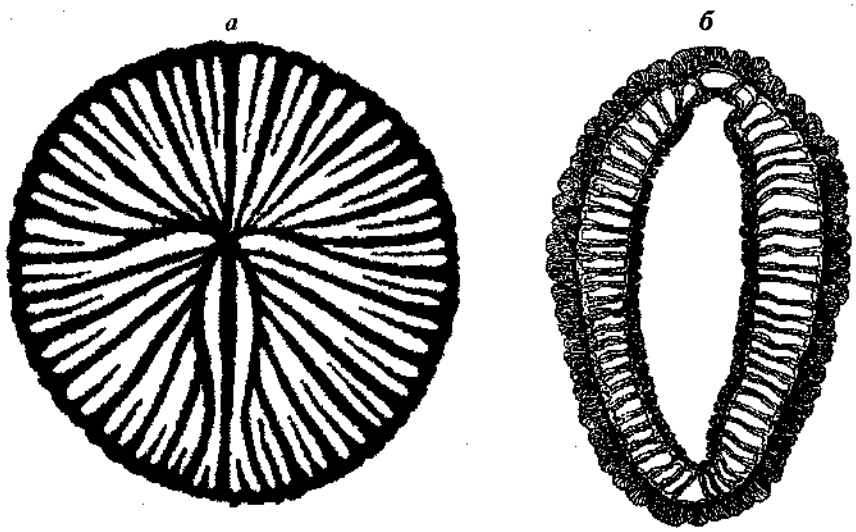

Рис. 7. Билатеральная симметрия у кораллов (*а* по: Ричи др., 1997; б по: Carlgren, 1912): *а* поперечный срез *Lambeophyllum profundum* (представитель примитивных Rugosa) из среднего ордовика; *б* поперечный срез *Cerianthus lloydii* (представитель современных Ceriantharia) на уровне глотки.

живаются формы с более привычной 4 лучевой симметрией (например, *Conomedusites).*

По видимому, вендские Radiata представляют собой кишечнополостных в широком смысле слова (не обязательно Cnidaria, поскольку нет доказательств, что они обладали стрекательными клетками), т.е. двуслойных организмов со ртом и гастральной полостью, которая могла быть мешковидной или сложно разветвленной (см., например, *Albumares* или *Tribrachidium).* По видимому, среди вендских Radiata были как прикрепленные формы (например, *Nemiana),* напоминающие полипов, так и плавающие в толще воды формы (например, *Albumares),* сходные с медузами.

Формы с радиальной или осевой симметрией очень многочисленны в Венде и во многих местонахождениях несомненно доминируют над билатерально симметричными. Тем не менее именно в Венде мы впервые встречаем настоящих Bilateria. Изучение следов, оставленных вендскими билатериями, показывает, что это были подвижные ползающие по дну организмы (Dzik, Ivantsov, 1999; Иванцов, Федонкин, 2001; Иванцов, Маловская, 2002). Наиболее интересной особенностью вендских билатерий является то, что практически все они метамерные формы (Федонкин, 1983; Fedonkin, 1998). Это полимерные формы с неопределенно большим числом сегментов *(Dickinsonia, Epibaion, Spriggina, Yorgia* рис. 6, *1 5)* или олигомерные формы всего с несколькими сегментами (Praecambridium, Vendia, Onega и др. рис. 7, *6 9).*

У некоторых вендских форм сегменты располагаются не строго симметрично относительно плоскости билатеральной симметрии, а со сдвигом. Если внимательно присмотреться к *Dickinsonia,* то окажется, что сегменты справа и слева от сагиттальной плоскости не точно совпадают (рис. 7,*1,2).* Сдвиг сегментов отчетливо выражен у другой полимерной формы *Yorgia* (рис. 6, *3).* Оба варианта расположения сегментов выражены у олигомерных сегментированных форм (рис. 6, *6,7).* Обычное симметричное расположение характерно для *Praecambridium, Vendomia, Onega,* тогда как у представителей рода *Vendia* сегменты расположены со сдвигом (Федонкин, 1983; Fedonkin, 1998; Иванцов, 2001).

Несегментированные вендские Bilateria немного численны и проблематичны. Известны листовидные отпечатки *Vladimissa* и *Platypholinia,* которые сравнивают с плоскими червями (Федонкин, 1983), продолговатые морщинистые отпечатки *Protechiurus,* которые считают докембрийскими эхиуридами (Glaessner, 1979). Эти отпечатки бедны деталями и не имеют отчетливых признаков, которые бы позволили поддержать высказанные интерпретации.

В отпечатках большинства вендских Bilateria хорошо заметна медианная борозда или валик, соответствующая центральному отделу кишечника, а также отходящие от него боковые ветви. В некоторых случаях (например, у *Vendia* и *Praecambridum)* боковые ветви суть просто выросты от центральной кишечной области (рис. 6, *6,7).* Что касается *Dickinsonia,* то в многочисленные "сегменты" этого организма тоже заходят от ветвления центрального кишечника.

Организация некоторых вендских Bilateria носит черты переходных форм от радиально симметричных к билатерально симметричным орга

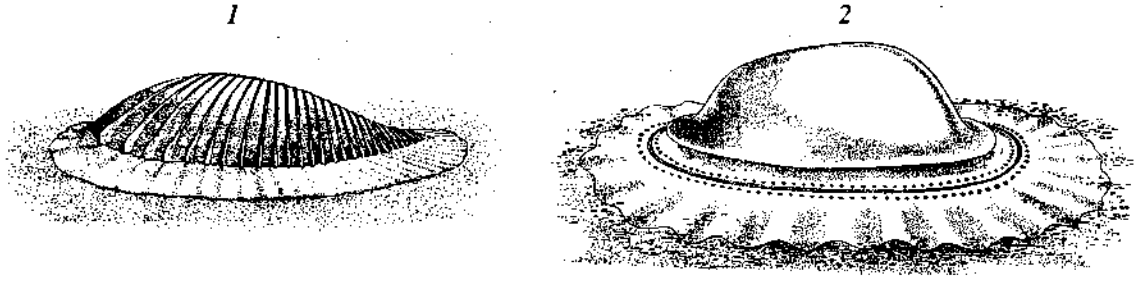

Рис. 8. Реконструкции вендских билатерально симметричных организмов (по Федонкину, 2001): *1* *Dickinsonia costata*, *2* *Kimberella quadrata*.

низмам. Так, молодые *Dickinsonia* обладают, по существу, радиальной симметрии: их сегменты располагаются радиально вокруг оси, перпендикулярной к плоскости организма, т.е. представляют собой антимеры (Zhuravlev, 1993; Fedonkin, 1998). У взрослых дикинсоний сегменты располагаются один за другим, хотя на переднем и заднем концах хорошо сохраняются элементы радиального расположения. Тем не менее билатеральная симметрия таких форм, как *Dickinsonia*, близка к билатеральной симметрии ископаемых кораллов Rugosa или современных Ceriantharia (рис. 7).

В некоторых случаях спинная сторона вендских Bilateria была защищена органической кутикулой, как это предполагается для *Dickinsonia* или *Kimberella* (рис. 8). Противоположная брюшная сторона была обращена к субстрату. Вероятно, на брюшной стороне располагалось ротовое отверстие, хотя надежных интерпретаций отверстий пищеварительного тракта у вендских Bilateria нет (см., например, Dzik, Ivantsov, 2002). Иногда, как у олигомерной формы *Onega*, имеется продольная бороздка, напоминающая щелевидный рот (Fedonkin, 1998). Глубокая продольная борозда проходила по брюшной стороне *Kimberella* (см. Fedonkin, Waggoner, 1997; Федонкин, 1998).

Организация вендских Bilateria такова, что их невозможно выводить из планулообразных предков или даже от архицеломатных предков. Вендские Bilateria – метамерные организмы, причем их метамерия – это результат трансформации цикломерии (как это наглядно показывают в своем онтогенезе *Dickinsonia)*. Само обилие сегментированных форм среди вендских билатерий показывает, что возникновение билатеральной симметрии происходило одновременно с формированием метамерии (Федонкин, 1983, 1985а, 1987). Только метамерные гипотезы удовлетворительно объясняют организацию вендских Bilateria. Вероятно, вендские Bilateria – это формы, близкие по организации к кишечнополостным, которые перешли к ползанию на оральной стороне. Сегменты вендских билатерий соответствуют антимерам кишечнополостного предка.

Гипотеза происхождения билатерий от многокамерного кишечнополостного предка объясняет сдвиг метамер правой и левой стороны друг относительно друга, наблюдающийся у части вендских Bilateria. Поскольку метамеры правой и левой сторон исходно не были частями одного сегмента, их закладка и рост могут быть неодновременными. У многокамерных полипов, перешедших к ползанию на оральной поверхности сначала, вероятно, было две симметричных зоны роста, деятельность которых могла осуществляться как в режиме чередования, так и в режиме синхронности. В первом случае метамеры будут располагаться со сдвигом, во втором – строго симметрично. Интересно, что у современных билатерально симметричных кораллов (например, цериантарий) метамезентерии закладываются не одновременно, а поочередно. На срезах через цериантарий видно, что общее число мезентериев у полипа справа и слева от сагиттальной (=глоточной) плоскости может не совпадать (рис. 7,*б)*.

Можно даже высказать положение о том, что неодновременная закладка сегментов правой и левой сторон более примитивна, поскольку свидетельствует о неполной интеграции правой и левой сторон тела (исходно они разделены незамкнутым щелевидным ртом). Однако самым примитивным следует считать такой вариант, который реализуется у *Dickinsonia*, где нет ни строгой симметрии, ни правильного чередования, а число метамер справа и слева просто не совпадает.

Вендские Bilateria часто интерпретировались как представители хорошо известных фанерозойских таксонов. Так, *Dickinsonia* трактовалась как полихета из семейства Spintheridae (Glaessner, 1959, 1961). *Spriggina* была интерпретирована как отпечаток примитивной аннелиды, трилобита или ракообразного (Glaessner, 1959, 1976; Hessler, Newman, 1975; Birket Smith, 1981). Олигомерные вендские формы, такие, как *Pracaembridium*, сравнивались с личинками артикулят (Birket Smith, 1981). Имеющая на дорсальной поверхности кутикулярный панцирь *Kimberella* рассматривается как моллюскоподобный организм (Fedonkin,

Waggoner, 1997; Федонкин, 1998). Список разно образных интерпретаций вендских билатерий можно продолжать.

Вендские Bilateria действительно имеют сход ство и с аннелидами, и с членистоногими, и с мол люсками, но эти сходства не частного порядка это сходства плана строения. Они обусловлены тем, что аннелиды, членистоногие и моллюски, так же как и вендские Bilateria, исходно мета мерные формы, брюшная сторона которых соот ветствует оральной стороне кишечнополостных предков.

Кстати, у нас не может быть уверенности, что вендские Bilateria не являются кишечнополост ными. Во многих случаях отчетливо видно, что метамерные выросты кишечника не отчленены от его медианной части (см. например, *Vendia*, *Dickinsonia* и др.). Возможно, в данном случае это не вторичные дивертикулы, а первичные гаст ральные карманы. Поскольку у вендских билате рий, как правило, не удается обнаружить хорошо выделенных рта и ануса, то не исключено, что по крайней мере у ряда форм кишечник сообщался с внешней средой вытянутым щелевидным ртом (см., например, *Onega)*. Таким образом, можно предположить, что вендские Bilateria (или часть из них) еще оставались кишечнополостными, хо тя уже обладали билатеральной симметрией, ко торая сформировалась под влиянием подвижного образа жизни на дне.

ГОМЕОБОКСНЫЕ ГЕНЫ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ПЛАНА СТРОЕНИЯ BILATERIA

В последние два десятилетия эволюционная би ология получила новый мощный инструмент изу чения гомологии сравнительный анализ структу ры и экспрессии гомеобоксных генов. Эти гены имеются у всех многоклеточных и регулируют развитие осевых структур, сегментацию, закладку конечностей и другие наиболее фундаментальные процессы в эмбриогенезе как беспозвоночных, так и позвоночных животных. Предполагается, что система гомеобоксных генов возникла в результа те мультипликации и последующей дифференциа ции из одного предкового гена.

Система гомеобоксных генов выявлена и у стрекающих кишечнополостных (см. Schierwater et al., 1991; Finnerty, Martindale, 1997; Broun et al., 1999; Broun, Bode, 2002; Scholz, Technau, 2003). У Cnidaria найдены, в частности, гомологи генов *"Brachyury"*, *"goosecoid"* и *"fork head"*. У Bilateria эти гены экспрессируются в процессе гаструля ции вдоль щелевидного бластопора и на переднем и заднем краях или вокруг продуктов его разделе ния рта и ануса. Они играют важную роль в формировании переднего и заднего мезодермаль

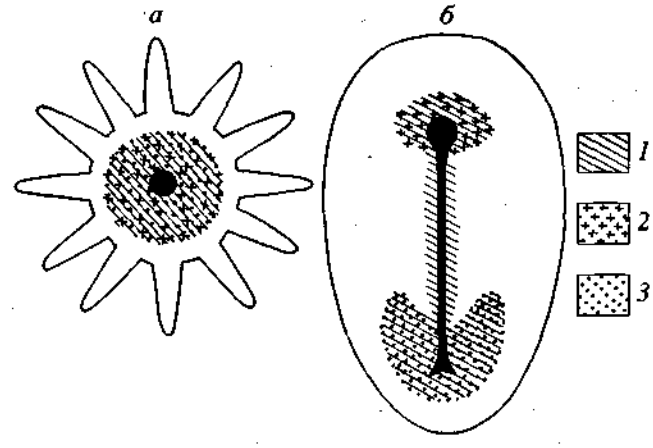

Рис. 9. Схема распределения зон экспрессии гомео боксных генов у *(а)* Cnidaria и (.6) эмбрионов Bilateria. *1 "fork head", 2 "goosecoid", 3 "Brachyury".*

ных зачатков и в деятельности головного и туло вищного организаторов у позвоночных и беспо звоночных животных (Weigel et al., 1989; Artinger et al., 1997; Filosa et al., 1997; Latinkic, Smith, 1999; Christen, Slack, 1999; Bassham, Postlethwait, 2000; Tagawa et al., 1998, 2001; Kusch, Reuter, 1999; Croce et al., 2001; Technau, 2001; Lartillot et al., 2002 a, b; Takada et al., 2002). У стрекающих кишечнополо стных гомологи этих генов экспрессируются в кольцевой области вокруг ротового отверстия (Martinez et al., 1997; Technau, Bode, 1999; Broun et al., 1999; Scholz, Technau, 2003). Это позволяет предполагать, что головной и туловищно хвосто вой организаторы у Bilateria, связанные с перед ним и задним концами щелевидного бластопора, могли произойти путем расщепления кольцеоб разного околоротового центра организации ки шечнополостных (рис. 9). Известно, что по край ней мере у позвоночных передний и задний орга низаторы имеют общие молекулярные свойства: и в головной, и в туловищно хвостовой мезодерме экспрессируется белковый фактор *HNF 3 бета* (Ang et al., 1993; Monaghan et al., 1993; Ruiz i Altaba, Jessell, 1992). Это позволяет предполагать их про исхождение от единого предкового организатора, расщепившегося на передний и задний. При этом некоторые гены, например *"fork head"*, задействова ны в переднем и заднем организаторах (а у *Drosop hila* еще и в серии участков вдоль вентральной средней линии см. Weigel et al., 1989), тогда как другие, например *"goosecoid"* и *"Brachyury"*, сегреги рованы: *"goosecoid"* в переднем и *"Brachyury"* в заднем (Lartillot et al., 2002 a, b).

Такое расщепление первоначально единого организатора могло возникнуть только в резуль тате удлинения первичного ротового отверстия, смыкания его посредине и превращения отвер стий на его концах в дефинитивные рот и анус Bilateria, как это предполагалось в построениях

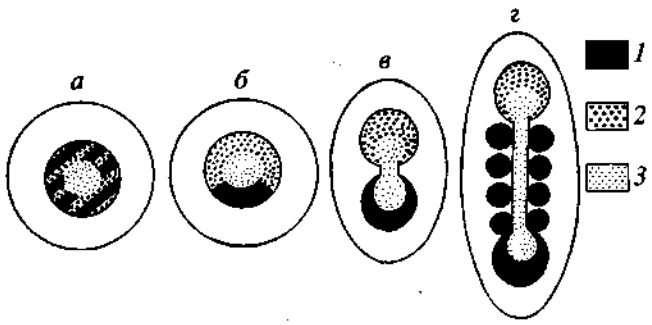

Рис. 10. Схема, иллюстрирующая происхождение переднего и заднего источников мезодермы и передне задней полярности Bilateria путем амфистомии (по: Lartillot et al., 2002): *а* общее мезодермальное поле, индуцируемое энтодермой у кишечнополостного предка, *б* — нарушение радиальной симметрии, ведущее к появлению передне задней полярности и подразделению мезодермы на переднюю и заднюю, *в* амфистомия, ведущая к окончательному разделению мезодермы на переднюю и заднюю вокруг рта и ануса, *г* формирование плана строения Bilateria путем растания заднего сектора и сегментация заднего мезодермального зачатка. *1* задняя мезодерма, 2 передняя мезодерма, *3* энтодерма.

классической сравнительной анатомии (Sedgwick, 1884; Beneden, 1891; Naef, 1927; Lameere, 1932; Беклемишев, 1944; Jagersten, 1955, и др.). Соответственно двум организаторам, связанным с передним и задним краями бластопора, у Bilateria сохранилось два источника мезодермы: один из них связан с передним краем щелевидного бластопора, а другой с задним (рис. 10). У Spiralia задний источник мезодермы это бластомер 4d и мезодермальные телобласты, тогда как передняя мезодерма происходит от клеток 2a, 2b, 2c или 3a, 3b (Lillie, 1895; Wierzejski, 1905; Biggelaar, 1977; Boyer et al., 1998; Henry, Martindale, 1998; Lartillot et al., 2002 a, b). У хордовых задняя мезодерма это мезодерма туловищно хвостовой почки, а передняя это так называемая "прехордальная мезодерма" (Adelman, 1922; Seifert et al., 1993; Kiecker, Niehrs, 2001). Среди Lophophorata два источника мезодермы отчетливо выражены у форонид (Малахов, Темерева, 1999, 2000; Freeman, Martindale, 2002).

НАИБОЛЕЕ ВЕРОЯТНЫЙ ПУТЬ ПРОИСХОЖДЕНИЯ BILATERIA

Сочетание подходов классической сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии и молекулярной биологии развития позволяет представить происхождение Bilateria следующим образом. В вендском периоде существовала обширная фауна радиально симметричных кишечнополостных в широком смысле (т.е. двухслойных Eumetazoa, но не обязательно Cnidaria). Часть представителей вендских двухслойных Eumetazoa перешла к ползанию по субстрату на оральной поверхности (рис. 11). Такой характер передвижения определил формирование у этих организмов билатеральной симметрии. Вендские Bilateria скорее всего не были еще трехслойными животными, но сохраняли организацию билатерально симметричных кишечнополостных. Это означает, что их кишечная полость могла быть связана с внешней средой длинным щелевидным ртом, тянущимся вдоль брюшной (оральной) стороны. Возможно, что метамерно расположенные карманы гастральной полости тоже еще не были отделены от ее центральной части. Такие билатерально симметричные кишечнополостные стали родоначальниками фанерозойских трехслойных животных. При этом щелевидный бластопор сомкнулся посредине, а гастральные карманы отделились от центрального трубчатого кишечника.

Не следует представлять происхождение Bilateria как результат открепления от субстрата и перехода к ползанию некоего кораллового полипа. У билатерально симметричных личинок трехслойных многоклеточных (трохофор, пилидиев, велигеров, актинотрох, торнарий и др.) сохраняется апикальная чувствительная пластинка гомолог аборального органа гребневиков и личинок кораллов. У полипов, которые прикрепляются к субстрату аборальным полюсом, аборальный нервный центр редуцируется. Сохранение аборального нервного центра у личинок современных Bilateria говорит о том, что их радиально симметричные предки не были сидячими формами. Скорее всего они вели пелагический образ жизни и перешли к донному существованию как подвижные организмы, ползающие на оральной поверхности.

Не исключено, что вендские билатерально симметричные кишечнополостные были предками не только трехслойных Bilateria, но и двухслойных фанерозойских Cnidaria (рис. 11). Среди последних у Anthozoa имеет место весьма полная билатеральная симметрия (рис. 7). Наличие такой симметрии резко контрастирует с сидячим образом жизни, который, как известно, способствует развитию радиальной симметрии. Проявление билатеральной симметрии у современных и ископаемых кораллов скорее всего представляет собой наследие симметрии предков, которая постепенно утрачивается в результате прикрепленного образа жизни. В этой связи нельзя не отметить, что жизненный цикл кораллов, включающий пелагическую ресничную личинку и взрослую донную форму, выглядит более примитивным, чем жизненный цикл Medusozoa, состоящий из пелагической ресничной личинки, неполовозрелого прикрепленного полипа и вторично пелагической половозрелой медузы. Таким образом, каким бы парадоксальным это ни выглядело, билатеральная симметрия может оказаться исходной для

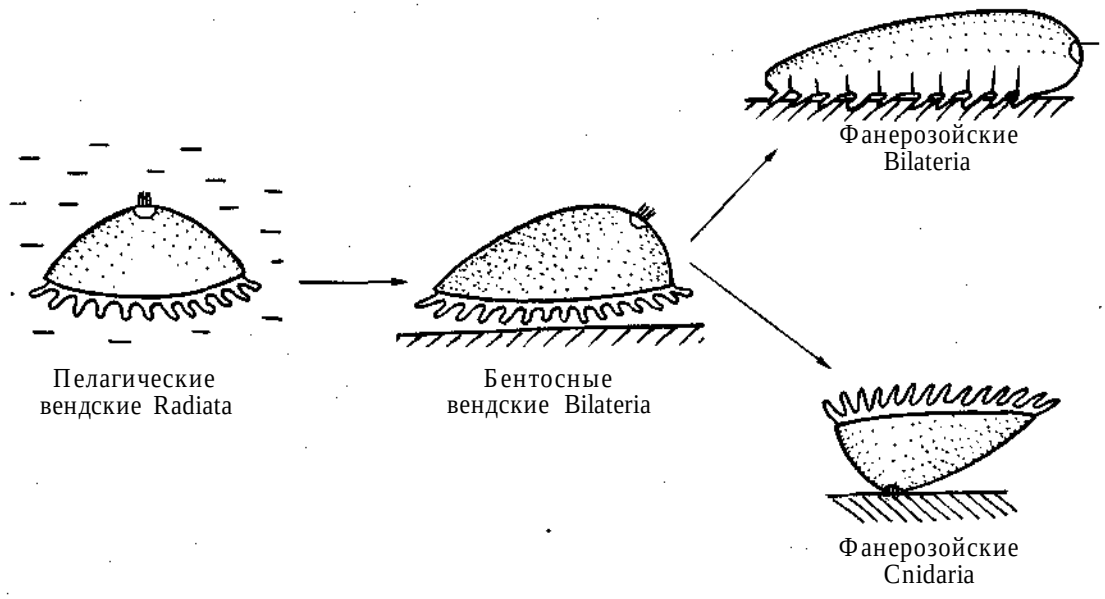

Рис. 11. Схема, иллюстрирующая происхождение билатерально симметричных животных.

Cnidaria, которых традиционно рассматривали в составе Radiata.

Не менее важно то, что вероятные предки трехслойных Bilateria оказались весьма сложны ми в морфологическом отношении организмами, обладавшими сквозным кишечником, метамери ей и целомом. Это сильно меняет наши представ ления об основных направлениях эволюции Bila teria. В частности, теперь, обсуждая направления эволюции животного царства, мы должны рас сматривать не теории происхождения целома и метамерии, а, наоборот, причины, пути и последст вия утраты целома и метамерии. Я надеюсь рас смотреть этот вопрос подробнее в последующих публикациях.

Большая морфологическая сложность венд ских предков Bilateria объясняет так называемый "кембрийский взрыв", т.е. как бы одновременное появление в кембрийском периоде почти всех ти пов билатерально симметричных животных, в том числе и таких, например, как членистоногие, которых, согласно ранее господствовавшим пред ставлениям, обычно помещали на верхние этажи филогенетического древа беспозвоночных. Их обилие в кембрии было как бы "подготовлено" тем, что уже в вендском периоде существовали сложно устроенные метамерные организмы, ко торые дали начало основным стволам билате рально симметричных животных.

В заключение хотелось бы еще остановиться на вопросе о филогенетических отношениях стрека ющих кишечнополостных и гребневиков. Из все го вышесказанного вытекает, что фанерозойские Cnidaria и трехслойные Bilateria это сестринские группы, потомки вендских билатерально симмет ричных кишечнополостных. Гребневики лишены признаков билатеральной симметрии. Сохране ние полной осевой симметрии и наличие сложно го аборального органа говорит о том, что гребне вики потомки древних пелагических Eumetazoa. Современные ползающие и сидячие гребневики это формы, вероятно, относительно недавно пе решедшие к донному образу жизни. Кстати, пол зают гребневики на оральной стороне (так же, как предполагаемые предки Cnidaria и трехслой ных Bilateria), но никакого выделенного передне го полюса у них нет, и поэтому даже Platyctenida сохраняют двулучевую симметрию. Единствен ный сидячий гребневик *Tjalfiella* прикрепляется не аборальным полюсом, а той же оральной сто роной.

Можно предполагать, что гребневики это ветвь Eumetazoa, обособившаяся раньше, чем про изошло разделение Cnidaria и трехслойных Bilateria (рис. 12). Данные сравнительной молекулярной биологии также указывают на раннее отделение гребневиков от других Eumetazoa. На кладограм

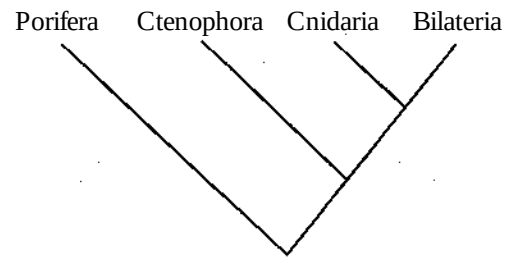

Рис. 12. Схема филогенетических отношений низших Eumetazoa.

мах, построенных по молекулярно биологическим данным, гребневики располагаются между губка ми и стрекающими кишечнополостными, тогда как Cnidaria и трехслойные Bilateria образуют се стринские клады (см., например, Владыченская и др., 1995; Collins, 1998; Kim et al., 1999; Collins, Valentine, 2001; Halanych, Passamaneck, 2001; Але шин, Петров, 2002, и др.). Таким образом, гребне вики это единственная группа первично ради ально симметричных организмов среди совре менных Eumetazoa.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алешин В.В., Петров Н.Б., 2002. Молекулярные сви детельства регресса в эволюции многоклеточных животных // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. С. 195 208.

Беклемишев В.Н., 1937. Класс ресничных червей (Tur bellaria) // Руководство по зоологии. Т. 1. М.; Л.: Сов. наука. С. 386 457.

Беклемишев В.Н., 1944. Основы сравнительной анато мии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 492 с.

Беклемишев В.Н., 1952. Основы сравнительной анато мии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 698 с.

Беклемишев В.Н., 1964. Основы сравнительной анато мии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. Проморфо логия. 432 с. Т. 2. Органология. 446 с.

Владыченская Н.С., Кедрова О.С., Милютина И.А., Окштейн ИЛ., Алешин В.В., Петров Н.Б., 1995. Положение типа Placozoa в системе многоклеточ ных животных по результатам сравнения последо вательностей гена 18S рРНК // ДАН. Т. 344. С. 1 3.

Догель В.А., 1954. Олигомеризация гомологичных ор ганов как один из главных путей эволюции живот ных. Л.: Изд во ЛГУ. 368 с.

Иванов А.В., 1968. Происхождение многоклеточных животных (филогенетические очерки). Л.: Наука. 287 с.

Иванов А.В., 1976. Соотношение между Protostomia и Deuterostomia и система животного мира // Зоол. журн.Т. 55. С. 1125 1137.

Иванов А.В., Мамкаев Ю.В., 1973. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Фило генетические очерки. Л.: Наука. 221 с.

Иванов П.П., 1940. Эмбриональное развитие сколо пендры в связи с эмбриологией и морфологией Tra cheata//Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 831 860.

Иванцов А.Ю., 2001. *Vendia* и другие докембрийские "Артроподы" // Палеонтол. журн. № 4. С. 3 10.

Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е., 2ОО2.Гигантские сле ды вендских животных // ДАН. Т. 385. С. 328 386.

Иванцов А.Ю., Федонкин М.А., 2001. Следы самостоя тельного передвижения финальное доказательст во животной природы эдиакарских организмов // Эволюция жизни на Земле: Матер. II Междунар. симпозиума 12 15 ноября 2001 г. Томск. С. 133 137.

Ковалевский А.О., 1874. Наблюдения над развитием Brachiopoda//Изв. Общ ва любит. естествозн., антроп. и этногр. Т. 14. С. 1 40.

Лигнау Н.Г., 1912. История эмбрионального развития *Polydesmus abchasius II* Зап. Новорос. общ. естество исп. Т. 38. С. 57 303.

Малахов В.В., 1976. Некоторые стадии эмбриональ ного развития замковой брахиоподы *Cnismatocentrum sakhaliensis parvum* и проблема эволюции способа закладки целомической мезодермы у беспозвоноч ных // Зоол. журн. Т. 55. С. 66 75.

Малахов В.В., 1977. Проблема основного плана строе ния в различных группах вторичноротых живот ных // Журн. общ. биологии. Т. 38. № 4 С. 485 499.

Малахов В.В., 1986. Нематоды: строение, развитие, си стема и филогения. М.: Наука. 215 с.

Малахов ВВ., Медведева Л.А., 1993. Эмбриональное развитие двустворчатых моллюсков в норме и при воздействии тяжелых металлов. М.: Наука. 134 с.

Малахов В.В., Темерева Е.Н., 1999. Эмбриональное развитие форониды *Phoronis ijimai* (Lophophorata, Phoronida): два источника целомической мезодер мы // ДАН. Т. 365. № 4. С. 574 576.

Малахов В.В., Темерева Е.Н., 2000. Эмбриональное развитие форониды *Phoronis ijimai* // Биология мо ря. Т. 26. № 6. С. 391 399.

Рич П.В., Рич Т.Х. Фентон М.Д., 1997. Каменная кни га. Летопись доисторической жизни: Пер. с англ. М.: Наука. 623 с.

Соколов Б.С., 1997. Очерки становления венда. М.: KMK Sci. Press. 156 с.

Федонкин М.А., 1981. Беломорская биота венда (До кембрийская бесскелетная фауна севера Русской платформы) // Тр. Геологического ин та АН СССР. М.: Наука. Вып. 342. С. 3 100.

Федонкин М.А., 1983. Органический мир венда // Ито ги науки и техники. Сер. Стратиграфия и палеонто логия. Т. 12. С. 3 127.

Федонкин М.А., 1984. Проморфология вендских Radia lia. // Стратиграфия и палеонтология древнейшего фанерозоя. М.: Наука. С. 30 57.

Федонкин М.А., 1985а. Проморфология вендских Bila teria и проблема происхождения метамерии Articu lata // Проблематики позднего докембрия и палео зоя: Тр. Ин та геологии и геофизики СО АН СССР. М.: Наука. Вып. 632. С. 79 91.

Федонкин М.А., 1985б. Систематическое описание вендских Metazoa. // Вендская система. Историко геологическое и палеонтологическое обоснование. Т. 1. Палеонтология. М.: Наука. С. 70 106.

Федонкин М.А., 1987. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции Metazoa. М.: Наука. 176 с.

Федонкин М.А., 1997. Глобальные события протеро зоя и становление фанерозойской биосферы (к во просу о состоянии проблемы) // Информационные материалы о деятельности Научного совета по про блемам палеобиологии и эволюции органического мира за 1996 г. М.: ПИН РАН. С. 39 53.

Федонкин М.А., 1998. Второе рождение кимбереллы// Природа. № 1. С. 3 10.

Федонкин М.А., 2000. Холодная заря животной жизни //Природа. №9 С.3 11.

Федонкин М.А., 2001. Колодец в прошлое глубиной 600 млн. лет // Наука в России. № 6. С. 6 15.

Adelman H.B., 1922. The significance of the prechordal plate // Amer. J. Anat. V. 31. P. 55 101.

Akesson B., 1962. The embryology of *Tomopteris helgolandicus* (Polychaeta) // Acta Zoologica. V. 48. P. 135 199.

Ang S. L., Wierda A., Wong D., Stevens K.A., Cascio S., Rossant J., Zaret K.S., 1993. The formation and maintenance of the definitive endoderm lineage in the mouse: involvement of HNF3 / forkhead proteins // Development. V. 119. P. 1301 1315.

Artinger M., Blitz I., Inoue K., Tran U., Cho K.W., 1997. Interaction of goosecoid and brachyury in *Xenopus* mesoderm patterning // Mech. Dev. V. 65. P. 187 196.

Balfour FM., 1883. Anatomy and development of *Peripatus capensis* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 23. P. 213 259.

Bassham S., Postlethwait J., 2000. Brachyury (T) expression in embryos of a larvacean urochordate, *Oikopleura dioica*, and the Ancestral Role of T // Dev. Biol. V. 220. P. 322 332.

Beklemischev V., 1963. On the relationship of the turbellaria to the other groups of the animal kingdom // The Lower Metazoa / Dougherty E.C. Berkeley; Los Angeles: Univ. Calif. Press. P. 324 244.

Beneden E., van., 1891. Recherches sur le développment des *Arachnactis*. Contribution à la morphologie de Ceriánthides // Arch. Biol. Paris. V. 11. P. 114 146.

Biggelaar J.A., van den., 1977. Development of dorsoventral polarity and mesentoblast determination in *Patella vulgate II* J. Morphol. V. 154.P. 157 186.

Birket Smith S. J.R., 1981. Is *Praecambridium* a juvenile *Spriggina?* // Zool. Jb. Abt. Anat. B.105. S. 237 258.

Boyer B.C.Henry JJ., Martindale M.Q., 1998. The cell lineage of a polyclad turbellarian embryo reveals close similarity to coelomic spiralians // Dev. Biol. V. 204. P. 111 123.

Brauer A., 1894. Entwicklungsgeschichte des Scorpions // Z. wiss. Zool. B. 57. S. 409 432.

Bresslau E., Reisinger E., 1933. Plathelminthes. Allgemeine Einleitung zur Naturgeschichte der Plathelminthes // Handbuch der Zoologie. B. 2. Lief.l. Hrsg. Kuekenthal W., Krumbach T. S. 34 51.

Broun M., Bode H.R., 2002. Characterization of the head organizer in hydra // Development. V. 129. P. 875 884.

Broun M., Sokol S., Bode H.R., 1999. Cngsc, a homologue of goosecoid, participates in the patterning of the head, and is expressed in the organizer region of *Hydra* // Development. V. 126. P. 5245 5254.

Carlgren O., 1912. Ceriantharia // The Danish Ingolf Expedition. V. 1. Pt 3. P. 1 78.

Christen B., Slack J.M., 1999. Spatial response to fibroblast growth factor signaling in *Xenopus* embryos // Development. V. 126. P. 119 125.

Codreanu R., 1970. Grands problèmes controverses de l'evolution phylogenetique des Metazoaires // Annee Biol. Paris. V. 9. P. 671 709.

Collins A.G., 1998. Evaluating multiple alternative hypotheses for the origin of Bilateria: an analysis of 18S rRNA molecular evidence // Proc. Natl. Acad. Sci. USA.. V. 95. P. 15458 15463.

Collins A.G., Valentine J.W., 2001. Defining phyla: evolutionary pathways to metazoan body plans // Evol. Dev. V. 3. P. 432 442.

Conklin E.G., 1897.The embryology of *Crepidula* // J. Morphol. V. 13. P. 1 226.

Conklin E.G., 1932. The embryology of *Amphioxus Ц* J. Morphol. V. 54. P. 69 151.

Croce J., Lhomond G., Gache C, 2001. Expression pattern of Brachyury in the development of the sea urchin *Paracentrotus lividus* // Dev. Genes EV. V. 211. P. 617 619.

Dewel RA., 2000. Colonial origin for Eumetazoa: major morphological transitions and the origin of bilaterian complexity // J. Morph. V. 243. P. 35 74.

DzikJ., IvantsovA.Y., 1999. An asymmetric segmented organism from the Vendian of Russia and the status of the Dipleurozoa // Historical Biol. V. 13. P. 255 268.

Dzik J., Ivantsov A.Y., 2002. Internal anatomy of a new Precambrian dickinsoniid dipleurozoan from northern Russia // Neues Jb. Geol. Palaont. Mh. B. 7. S. 385 396.

Fedonkin M.A., 1985. Precambrian metazoans: the problem of preservation, systematics and evolution // Phil. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B. V. 311. P. 27 45.

Fedonkin M.F., 1995. Cold Water Cradle of Animal Life // Ecosystem Evolution. Abstr. Int. Symp. Moscow. Sept. 26 30, 1995 / Eds Krasilov V.A., Rosanoff A.Yu. M.: PIN. P. 123 124.

Fedonkin MA., 1998. Metameric features in the Vendian metazoans // Ital. J. Zool. 1998. V. 68. P. 11 17.

Fedonkin MA., Waggoner B.M., 1997. The Late Precambrian fossil *Kimberella* is a mollusc like bilaterian organism // Nature. 1997. V. 338. 28 August. P. 868 871.

Filosa S., Rivera Perez J.A., Gomez A.P., Gansmuller A., Sasaki H., Behringer P. R., Ang S. L., 1997. Goosecoid and HNF 3beta genetically interact to regulate neural tube atterning during mouse embryogenesis // Development. V. 124. P. 2843 2854.

Finnerty JR., Martindale M.Q., 1997 Homeoboxes in sea anemones (Cnidaria: Anthozoa): a PCR based survey of *Nematostella vectensis* and *Metridium senile* // Biol. Bull. V. 193. P. 62 76.

Freeman G., Martindale M.Q., 2002. The origin of mesoderm in phoronids // Dev. Biol. V. 252. P. 301 311.

GlaessnerMF., 1959. The oldest fossils from South Australia // Geol. Rundsch. B.47. S. 522 531.

Glaessner M.F., 1961. Pre Cambrian animals // Scientific Amer. V. 204. № 3. P. 72 78.

Glaessner M.F., 1976. A new genus of Late Precambridian polychate worms from South Australia // Trans. Roy. Soc. South Australia. V. 100. P. 169 170.

Glaessner M.F., 1979. An echiurid worm the Late Precamrian // Lethaia. V. 12. P. 121 124.

Goette A., 1882. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Wuermer.II. Entwicklungsgeschichte der *Rhabdias nigrovenosa*. Leipzig: C.F. Winter'sche Verlagshandlung. 104 S.

Graff L., von., 1891. Die Organisation der Turbellaria Acoela. Leipzig. C.F.Winter'sche Verlagshandlung. 90 S.

Halanych K.M., Passamaneck Y., 2001. A brief review of metazoan phylogeny and future prospects in Hox research // Amer. Zool. V. 41. P. 629 639.

Hatschek B., 1881. Entwicklung des *Amphioxus II* Arb. Zool. Inst. Wien. B. 4. S. 1 88.

Heath H., 1898. The development of *1schnochiton* // Zool. Jb. Abt. Anat. B.12. S. 567 565.

Henry J.Q., Martindale M.Q., 1998. Conservation of the spi ralian development program: Cell lineage of the nemerte an *Cerebratulus lacteus* // Dev. Biol. V. 201. P. 253 269.

Hessler R.R., Newman WA., 1975. A trilobitomorph origin for the Crustacea // Fossils and Strata. V. 4. P. 437 459.

Heymons R., 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolo pender//Bibliotheca Zoologica (Stuttgart). B. 13. S. 1 224.

Hyman L.H., 1951. The Invertebrates 1951. V. 2. Plathyhel minthes and Rhynchocoela. The acoelomate Bilateria. N. Y.: McGraw Hill Book Co. 550 p.

Jagersten G., 1955. On the early phylogeny of the Metazoa. The Bilaterogastraea theory // Zool. Bidr. Uppsala. B. 30. P. 321 354.

Jagersten G., 1959. Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa // Zool. Bidr. Uppsala. V. 33. P. 79 108.

Jura Cz., 1956. Embryogenesis of the alimentary system of the weevil, *Phyllobius glaucus* // Zool. Polonica. V. 7. P. 155 176.

Kiecker C, Niehrs C, 2001. The role of prechordal meso derm in neural patterning // Curr. Opin. Neurobiol. V. 11. P. 27 33.

KintJ., Kim W., Cunningham CM., 1999. A new perspective on lower metazoan relationships from 18S rDNA se quences // Mol. Biol. Evol. V. 16. P. 423 247.

Kowalevsky A., 1871. Embryologische Studien an Wuermern und Arthropoden//Зап. Имп. Акад. наук, сер. 7. Т. 16. С. 1 70.

Kowalevsky A., 1886. Zur embryonalen Entwicklung der Musciden // Biol. Ctbl. B.6. S. 49 54.

Kusch T., Reuter R., 1999. Functions for *Drosophila* brachy enteron and forkhead in mesoderm specification and cell signaling // Development.. V. 126. P. 3991 4003.

Lameere A., 1932. Origine du coelome // Arch. Zool. (Ital.), Napoli.T.16.P. 197 206.

Lang A., 1884. Die Polycladen (Seeplanarien) // Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Monogr.l 1. S. 1 688.

Lartillot N., Le Gour M., Adoutte A., 2002a. Expression pat terns of fork head and goosecoid homologues in the mol lusk *Patella vulgate* supports the ancestry of the anterior mesentoderm across Bilateria // Dev. Gen. EV. V. 212. P. 551 561

Lartillot N.. Lespinet O., Vervoort M., Adoutte A., 2002b. Expression pattern of Brachyury in the mollusk *Patella vulgate* suggests a conserved role in the establishment of the AP axis in Bilateria // Development. V. 129. P. 1411 1421.

Latinkic B.V., Smith J.C., 1999. Goosecoid and mix. 1 repress Brachyury expression and are required for head forma tion in *Xenopus II* Development. V. 126. P. 1769 1779.

Lillie F.R., 1895. The embryology of the Unionidae // J. Mor phol. V. 10. P. 1 100.

Mac Bride E.W., 1898. On the early development of *Ant' phioxus II* Quart. J. Microsc. Sci. V. 40. P. 589 612.

Mac Bride E.W., 1910. The formation of the layers in *Am phioxus II* Qaurt. J. Microsc. Sci. V. 54. P. 279 346.

Marcus E., 1958. On the evolution of the animal phyla // Quart. Rev. Biol. V. 33. P. 24 58.

Martin M.W., Grazhdankin D.V., Bowring S.A., Evans DAD., Fedonkin MA., Kirschvink J.L., 2000. Age of Neopro terozoic Bilaterian Body and Trace Fossils, White Sea, Russia: Implications for Metazoan Evolution // Science. V. 288. № 5. P. 841 845.

Martinez D.E., Dirksen ML., Bode P. M., Jamrich M., Steele R.E., Bode H.R., 1997. Budhead, a fork head / HNF 3 homologue, is expressed during axis formation and head specification in hydra // Dev. Biol. V. 192. P. 523 536.

Masterman A.T., 1897 On the Diplochorda. 1. The structure of *Actinotrocha. 2.* The structure of *Cephalodiscus* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 40. P. 59 71.

Masterman A.T., 1898. On the theory of archimeric segmen tation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata // Proc. Roy. Soc. V. 22. P. 270 310.

Monaghan A.P., Kaestner K.H., Grau E., Schutz G., 1993. Postimplantation expression patterns indicate a role for the mouse forkhead / HNF 3 alpha, beta and gamma genes in determination of the definitive endoderm, chor domesoderm and neuroectoderm // Development. V. 119. P. 567 578.

Mueller H., 1903. Beitrage zur Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala* // Bibliotheca Zoologica. B. 7. S. 1 30.

Naef A., 1927. Notizen zur Morphologie und Stammesge schichte der Wirbeltiere.14. Blastoporusverschluss und Schwanzknospenanlage bei den Anamnieneirn // Zool. Jb. Abt. Anat. B. 49. P. 357 390.

Nielsen C, 1991. The development of the brachiopod *Crania (Neocrania) anomala* (O.F. Muller) and its phylogenetic signiphicance // Acta Zool. (Stokholm). V. 72. P. 7 28.

Patten W., 1886. The embryology of *Patella* // Arb. Zool. Inst. Wien. B. 7. S. 149 174.

Percival E., 1944. A contribution to the life history of the brachiopod *Terebratella inconspicta* // Trans. Roy. Soc. New Zealand. V. 74. P. 1 23.

Rattenbury J.C, 1954. The embryology of *Phoronopsis viri dis II* J. Morph. V. 95. P. 289 349.

Remane A., 1950 (1949). Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen // Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 16 23.

Remane A., 1958(1957). Zur Verwandschaft und Ableitung der niederen Metazoen (Stellungnahme zu den Hypothe sen Steinboecks und Hadzis) // Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 179 196.

Remane A., 1967. Die Geschichte der Tiere // Die Evolution der Organismen. B. 1. Hrgs. G.Heberer. S. 589 677.

Remane A., Storch V., Welsch U., 1989. Kurzes Lehrbuch der Zoologie. Stuttgart: Gustav Fischer. 572 S.

Rieger R.M., 1994a The biphasic life cycle a central theme of metazoan evolution // Amer. Zool. V. 34. P. 484 491.

Rieger R.M., 1994b. Evolution of the "lower" Metazoa // Early life on earth. Nobel Symposium 84 / Ed. Bengtson S. N.Y.: Columbia Univ. Press. P. 475 488.

Ruiz i Altaba A., Jessell T.M., 1992. Pintallavis, a gene ex pressed in the organizer and midline cells of a frog em bryos: involment in the development of neural axis // De velopment. V. 116. P. 81 93.

Salvini PlawenL., von., 1968. Die Funktions Coelomtheorie in der Evolution der Mollusken // Syst. Zool. B. 17. S. 192 208.

Salvini Plawen L., von., 1969. Solenogastres und Caudofo veata (Mollusca, Aculifera): Organization und phyloge netische Bedeutung // Malacologia. V. 9. P. 191 216.

Schierwater B., Murtha M., Dick M., Ruddle F.H., Buss L.W., 1991. Homeoboxes in cnidarians // J. Exp. Zool. V. 260. p. 413 416.

Scholz CB., Technau U., 2003. The ancestral role of Brachyury: expression of NemBral in the basal cnidarian *Nematostella vectensis* (Anthozoa) // Dev. Genes Evol. V. 212. P. 563 570.

Sedgwick A., 1884. On the origin of metameric segmentation and some other morphological question // Quart. J. Microsc. Sci. N.S. V. 24. P. 43 82.

Sedgwick A., 1885. The development of the Cape species of *Peripatus* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 25. P. 449 468.

Seifert R., Jacob M., Jacob HJ., 1993. The avian prechordal head region: a morphological study // J. Anat. V. 183. P. 75 89.

Seilacher A., 1989. Vendozoa: organismic construction in the Proteroszoic biosphere // Lethaia. V. 22. P. 229 239.

Seilacher A., 1991. Precambrian evolutionary experiment: Vendozoa and Psammocorallia // The reference points in evolution / Eds Albrecht P., Dover G.A. Fundacion Juan March, serie Universitaria. V. 225. P. 48 53.

Seilacher A., 1992. Vendobionta als Alternative zu Viel zellen // Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. B. 89. S. 9 20.

Shearer C, 1911. The development of the trochophore of *Hydroides (Eupomatus) uncinatus* // Quart. J. Microsc. Sci. V. 56. P. 543 590.

Siewing R., 1967. Discussions beitrag zur Phylogenie der Coelomaten//Zool. Anz. B. 179. S. 132 176.

Siewing R., 1969. Lehrbuch der vergleichenden Entwick lungschichte der Tiere. Hamburg: P. Parey Verlag. 531 S.

Siewing R., 1972. Zur Deszendenz der Chordaten Er widerung und Versuch einer Geschichte der Archicoelo maten // Z. f. zool. System, u. Evolutionsforsch. B. 10. S. 267 291.

Siewing R., 1973. Morphologische Untersucuhgen zum Ar chicoelomatenproblem 1. // Z. Morphol. Tiere. B. 7. S. 17 36.

SiewingR., 1974. Morphologische Untersuchungen zum Archi coelomatenproblem 2. // Zool. Jb. Abt. Anat. B. 92. S. 275 318.

Siewing R., 1980. Das Archicoelomatenkoncept // Zool. Jb. Abt. Anat. B.103. S. 439 482.

Snodgrass R.E., 1938. Evolution of the Annelida, Ony chophora and Arthropoda // Smithson. misc. coll. V. 97. P. 1 159.

Tagawa K., Humpreys T., Satoh N., 1998. Novel pattern of Brachyury gene expression in hemichordate embryos // Mech. Dev. V. 75. P. 139 143.

Tagawa K., Satoh N., Humpreys T., 2001. Molecular studies of hemichordate development: a key to understanding the evolution of bilaterian animals and chordat // Evol. Dev. V. 3. P. 443 454.

Takada N., Goto T., Satoh N., 2002. Expression pattern of the Brachyury gene in the arrow worm *Paraspadella gotoi* (Chaetognatha) // Genesis. V. 32. P. 240 245.

Technau U., 2001. Brachyury, the blastopore andevolution of the mesoderm // Bioessays. 2001. V. 23. P. 788 794.

Technau U., Bode H.R., 1999. HyBral, a Brachyury homo logue, acts during head formation in *Hydra* // Develop ment. V. 126. P. 999 1010.

Treadwell A.L., 1901. The cytogeny of *Podarke obscura* // J. Morphol. V. 17. P. 399 476.

Ulrich W., 1950(1949). Ueber die systematische Stellung einer neuen Tierklasse (Pogonophora E.K. Johansson) // Sitzungsber. Deutsch. Akad. Wiss. Berlin. Math. natur. Kl. S. 1 25.

Ulrich W., 1951(1950). Vorschlaege zu einer Revision der Grosseinteilung des Tierreichs // Verh. Deutsch. Zool. Ges. Marburg. S. 215 271.

Weygoldt P., 1960. Embryologische Untersuchungen an Ostracoden: Die Entwicklung von *Cyprides litoralis* // Zool. Jb. Abt. Anat. B. 78. S. 370 426.

Wheeler W.M., 1893. A contribution to insect embryology // J. Morphol. V. 8. S. 1 160.

Wiegel D., Jurgens G., Kuttner F., Seifert E., Jackie H., 1989. The homeotic gene fork head encodes a nuclear protein and is expressed in the terminal regions of the *Drosophila* embryo // Cell. V. 57. P. 645 658.

Wierzejski A., 1905. Embryologie von *Physa fontinalis* L. // Z. wiss. Zool. 1905. B. 83. P. 502 706.

Woltereck R., 1902. Trochophorastudien. 1. Ueber die En twicklung des Annelids bei den Polygordiusarten der Nordsee // Zoologica(Stuttgart). B. 34. S. 1 71.

Zhuravlev A.Yu., 1993. Were Ediacarian Vendobionta multicel lulars? //Neues Jb. Geol. Palaont. Abh. B. 190. S. 299 314.

Origin of Bilateria

V.V.Malakhov

Department of Invertebrate Zoology, Biological Faculty, Lomonosov Moscow State University

119992, Moscow, Russia

e mail:vmalakhov@mtu net.ru

The paper is an attempt to attack the old problem of the origin of Bilateria by the methods of evolutionary tetrad (i.e. combination of comparative anatomy, comparative embryology, paleontology, and molecular biology). Three groups of theories of classical comparative anatomy (planulod turbellarian, archicoelomate, and metameric) are discussed. Comparative embryology brings out clearly that the ventral side of embryo comes from the blastoporal region in all groups of Bilateria (except Chordata, where the blastoporal region corre sponds to the dorsal side that is come out of the upside down morphology of chordates) and mouth and anus comes from the anterior and posterior ends of elongated blastopore. From the point of view of paleontology, some of vendian metazoans demonstrate transitional conditions between the Radiata and Bilateria. Vendian bilaterians are metameric organisms with normal or asymmetric position of segments and could be pictured as

"bilateral coelenterates" creeping on the oral surface. In Cnidaria, the expression of homologues of *"Brachyury"*, *"goosecoid"*, and *"fork head"* genes are revealed in the circular region around the mouth. In Bilateria, these genes are expressed along the elongated blastopore and around the mouth and anus. These results support the old conception on the amphistomic origin of mouth and anus as well as the homology between the oral disc of cnidarians and ventral side of Bilateria. The combination of four mentioned approaches enables us to propose the conception of the origin of Bilateria from vendian bilateral coelenterates with numerous metameric pouches of gastral cavity. Bilaterian ancestors crawled on the oral disc (= ventral side). These ancestors gave rise to both phanerosoic cnidarians and triploblastic bilaterians. Cnidarian ancestors attached to bottom by the aboral pole with the resulting degradation of aboral nerve ganglion. Bilateral symmetry of anthozoans is considered to be primitive feature for cnidarians. In case of triploblastic Bilateria, the elongated blastopore closed in the middle and subdivided into mouth and anus (amphistomy) and gastral pouches separated from the central part of gastral cavity and transformed to metameric coelomic chambers. The primary bilaterians are supposed to be compli cated organisms having coelom and segmentation. The complexity of primary Bilateria provides an explanation for the abundance of highly organized organisms (arthropods, mollusks etc.) in Cambrian time. It is postulated that Ctenophora is the only group recent eumetazoans with primary axial symmetry.