

УДК 591

ARTICULATA И ECDYSOZOA

© 2015 г. **О. М. Иванова-Казас**

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра эмбриологии
190024, Санкт-Петербург, Университетская наб., д. 7/9

E-mail: i-kazas@yandex.ru

Поступила в редакцию 24.10.2014 г.
Окончательный вариант получен 23.12.2014 г.

В настоящее время Наука уже накопила такое количество ценной и разнообразной информации, что ученых-энциклопедистов (таких, как в XVII и XVIII вв.) уже быть не может. Теперь каждый ученый бывает хорошо осведомлен только в одной какой-то области и часто нуждается в консультациях у других специалистов. Такая ситуация сложилась и в биологии. Наряду с эволюционной морфологией, представляющей основы зоологии, возникло новое, бесспорно передовое и прогрессивное направление исследований, которое уже установило много важных общебиологических закономерностей — молекулярная генетика. Но выводы, вытекающие из рассмотрения явлений природы с новой точки зрения и с применением новых методик иногда оказываются в противоречии с традиционными представлениями. Значительные разногласия возникли по вопросу о филогенетическом положении типа Arthropoda. Особенности основного плана строения и типа развития этих животных свидетельствует о их происхождении от Annelida, с которыми их часто объединяют под названием Articulata. Но этой концепции была противопоставлена идея, что на ранней стадии эволюции Bilateria возник клад Ecdysozoa, в который входят наряду с такими низкоорганизованными животными как Nematoda и Priapulida, также и артроподы. Главной причиной объединения названных животных в этом кладе служит то обстоятельство, что у них происходят линьки, осуществляемые с помощью экдизона, а подкрепляется это точка зрения молекулярно-генетическими аргументами. Хотя в настоящей статье этот спорный вопрос рассматривается с морфологической точки зрения, ее главная цель состоит в том, чтобы подчеркнуть необходимость установления взаимопонимания между морфологами и молекулярными биологами и тщательного выяснения причин существующих разногласий. Оба научных направления должны быть не идейными противниками, а союзниками, помогающими друг другу в решении сложных проблем.

Ключевые слова: филогенез, монофилия, линьки, Arthropoda, Articularia, Cycloneuralia.

DOI: 10.7868/S0475145015030040

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время многие науки уже так насыщены всевозможными сведениями, что распадаются на более специальные дисциплины. Ученых-энциклопедистов уже не может быть, а высококвалифицированные специалисты в одной какой-то области часто бывают плохо осведомленными даже в смежных областях. В современной биологии тоже существует два направления исследований. Исторически первой является эволюционная морфология, за спиной которой уже два столетия интенсивной работы. А второе направление — это молекулярная генетика, которая оформилась всего лет 30 назад. Их филогенетические построения иногда не совпадают, так что возникают конфликтные ситуации и необходимость устранять существующие противоречия и понять их причины.

Хотя я отношусь к давно сошедшему со сцены поколению морфологов XX века, и крайне невежественна в области молекулярной генетики, я безоговорочно признаю, что это очень важное и прогрессивное направление исследований, которое проливает свет на тончайшие механизмы реализации содержащейся в зиготе наследственно закрепленной программы индивидуального развития. С эмбриологической точки зрения, особенно важен тезис, что весь морфогенез осуществляется в индивидуальном развитии при участии определенных генов. Но это не значит, что между генами и морфо-физиологическими признаками существуют прямые связи. В действительности онтогенез — это своего рода цепная реакция, сложный многоступенчатый процесс, протекающий на молекулярном уровне, в котором участвуют и взаимодействуют (в разных слу-

чаях по-разному) очень многие компоненты. А из этого следует, что молекулярные и морфологические признаки так тесно связаны, что они эволюционируют как единое целое, и все закономерности морфологической эволюции относятся также и к эволюции молекулярных механизмов. Но при решении некоторых конкретных филогенетических проблем этот тезис часто забывается, и выводы, сделанные на основании анализа морфологических и молекулярных признаков иногда не совпадают. Попытка выяснить причины этих разногласий и составляет цель написания настоящей статьи, но очень вероятно, что я беру на себя непосильную задачу. Конечно, я не имею права (да и возможности) критически обсуждать технику и логику молекулярных исследований и вынуждена базироваться только на данных эволюционной морфологии. А если мои аргументы недостаточно убедительны, они все-таки подскажут молекулярщикам, какие проблемы нуждаются во внимательном рассмотрении.

Проблема разногласий между морфологами и молекулярными биологами уже затронута в статье Халанича (Halanych, 2004), в которой упоминается, но серьезно не обсуждается, несколько подобных несовпадений. Халанич придерживается мнения, что молекулярные данные более точны и объективны, чем данные морфологические, а это ставит под сомнение эволюционные суждения морфологов (с которыми он, по-видимому, считает возможным не считаться). Но согласиться с этим мнением решительно невозможно. Каждый морфо-физиологический признак возник в результате каких-то филогенетических изменений и в то же время является вещественным доказательством того, что в онтогенезе данного вида животных происходили определенные молекулярные процессы, которые пока остаются нам неизвестными. И никакие открытия в области молекулярных основ морфогенеза не аннулируют филогенетического значения морфологических признаков.

Кроме того, эволюционная морфология имеет еще то преимущество, что в ее обобщениях учитываются также факты из области физиологии, экологии и палеонтологии. Поэтому пренебрежительное отношение к морфологическим признакам — это не только методологическая ошибка, но и нарушение морального кодекса научной работы. Если ученый, развивающий какую-то идею, сталкивается с фактами, противоречащими ей, он обязан приложить все усилия, чтобы выяснить причины такого противоречия. Он должен либо доказать ошибочность этих фактов, либо внести коррективы в собственные построения. А если сделать это не удалось, то обсуждаемый во-

прос остается нерешенным. Поэтому пренебрежительное отношение к морфологии сильно ограничивает кругозор молекулярных биологов и становится источником крупных ошибок. К числу таких ошибок относится и создание клада Ecdysozoa.

ПРОБЛЕМА ECDYSOZOA (ИСТОРИЯ ВОПРОСА)

Согласно традиционной точке зрения, происхождение членистоногих от кольчатых червей считалось бесспорным, эти группы часто даже объединяются под названием Articulata. Такие филогенетические представления сложились на основе данных сравнительной анатомии, эмбриологии, физиологии, а также сведений об образе жизни этих животных. Но в конце XX в. возникла гипотеза, основная идея которой состоит в том, что в самом начале эволюции первичноротых произошла дивергенция на два крупных эволюционных ствола — Ecdysozoa и Lophotrochozoa. К первым были причислены Cycloneuralia (Nematoda, Priapulida и др.) и Arthropoda, а кольчатые черви оказались в числе лофотрохозоев (Aguinaldo et al., 1997).

Главная и характерная черта экдизозоев состоит в том, что их тело покрыто плотной кутикулой, которая периодически сбрасывается и заменяется новой. Эти линьки осуществляются с помощью особого гормона (экдизона) и под контролем определенных генов. При этом считается, что такие линьки возникли в процессе эволюции только один раз и экдизозои представляют собой монофилетическую группу. Главным доказательством этого признано наличие у всех них SSU rRNA — small subunit 18S рибосомальной кислоты [как точно перевести?] и других молекулярных признаков. А то обстоятельство, что по уровню организации и по плану строения между циклонейралиями и артроподами существует огромный разрыв, сторонников экдизозойной гипотезы почему-то не смущает. Не менее пестрая компания объединена в кладе Lophotrochozoa, в который попали те первичноротые, которым линьки не свойственны (Plathemintes, Mollusca, Annelida, Lophophorata и др.).

С морфологической точки зрения в экдизозойной гипотезе особенно режет глаз решительное отрицание эволюционной преемственности между аннелидами и артроподами, и сближение последних с циклонейралиями. Критические замечания по поводу этой гипотезы были опубликованы разными авторами: Вегеле, Мисоф и Шольц (Wagele, Misoff, 2001, и Scholtz, 2002, и др.), но широкого обсуждения экдизозойной гипотезы в литературе не было. Тем не менее, эта гипотеза

получила широкое признание и приводится во всех учебных руководствах, как азбучная истина.

А некоторые морфологи начали изменять своим старым представлениям, чтобы согласовать их с молекулярной биологией. Так, К. Нильсен (Nielsen, 2003), этот всемирно известный зоолог, явно пренебрегая морфологией, создал новую концепцию, выраженную в кладограмме, на которой показано, что от первичнополостных червей (Schizocoelia) сначала произошли Articulata, которые дали начало двум сестринским группам — Annelida и Ecdysozoa, а последние разделились на Panarthropoda и Cycloneuralia. В своей статье он мельком упоминает некоторые факты, противоречащие экдизозойной теории (кутикула циклонейралий содержит коллаген, а у артропод — хитин; линьки, осуществляемые с помощью экдизона, существуют также у медицинской пиявки и даже у Doliolida и Appendicularia), но Нильсен не придает этим противоречиям особенного значения. Его беспокоит только отсутствие сегментации у нематод, которое он объясняет тем, что нематоды — животные вторично измененные, и могли утратить сегментацию. А если допустить утрату сегментации, нетрудно признать и общее упрощение организации (таким образом первое произвольное допущение облегчает ему принятие и новых таких же допущений), а какими биологическими причинами можно объяснить такое значительное упрощение организации нематод, Нильсен не рассматривает — логика, которую можно назвать по меньшей мере легкомысленной. Идею вторичной упрощенности циклонейралий поддержал также В.В. Малахов (2009), по мнению которого нематоды произошли неотеническим путем от сороконожек. А сам Нильсен в более поздней монографии (Nielsen, 2012) приводит уже другую кладограмму, на которой происхождение экдизозоев остается неизвестным и изображена их последующая дивергенция на циклонейралий и артропод.

Позднее в статье, посвященной происхождению типа членистоногих, я рискнула высказать ряд критических замечаний по поводу клада Ecdysozoa (Иванова-Казас, 2013), и очень благодарна редакции “Онтогенез” за то, что она нашла возможным опубликовать такую крамольную статью. Но допуская, что в моих суждениях могут оказаться и значительные ошибки, я надеялась, что там же будет помещена рецензия, в которой они будут убедительно разоблачены. Но такая рецензия не появилась. Создается впечатление, что молекулярные генетики почему-то не хотят (или не могут?) защищать свои позиции. Редкое исключение среди них представляет Шмидт-Раеза (Schmidt-Rhaesa, 2007), который признает, что

принадлежность членистоногих к экдизозоям остается спорной.

ДИСКУССИЯ

Считая, что решение проблемы экдизозоев имеет принципиальное научное значение, я решила нужным снова вернуться к ее обсуждению. Хотя экдизозойная теория с самого начала была опубликована как нечто бесспорное, все-таки оставались некоторые вопросы, нуждающиеся в более внимательном рассмотрении. С тех пор прошло уже 17 лет и сама теория цитируется во множестве публикаций, она не получила дальнейшего развития, а неясные вопросы вразумительных ответов. Таким образом, эта гипотеза остается, в сущности, очень слабо разработанной и бесплодной. Попробуем рассмотреть ее основы хотя бы с морфологической точки зрения.

Сама идея существования клада Ecdysozoa базируется на представлении, что линяющая кутикула возникла в процессе эволюции только один раз. Этот тезис считается аксиомой, не нуждающейся в доказательствах, хотя конвергенции и параллелизмы широко распространены в природе. Поэтому следует рассмотреть, что такое кутикула, когда, как и почему она образовалась. Сами сторонники экдизозойной теории об этом ничего не сообщают, так что мы сделаем небольшой экскурс в область эволюционной морфологии.

Если справедливо представление, что многоклеточные животные произошли от колониальных жгутиконосцев, то не удивительно, что кожные покровы у примитивных Metazoa бывают снабжены ресничками или жгутиками, которые выполняют локомоторную функцию. Но очень рано в процессе эволюции возник другой, по-видимому, более эффективный способ передвижения, осуществляемый изменениями формы тела из-за сокращения мышц. Поэтому у большинства водных беспозвоночных ресничный способ передвижения наблюдается только на ранних стадиях постэмбрионального развития (у личинки), а во время метаморфоза кожный эпителий утрачивает ставшие ненужными реснички и выделяет на своей поверхности кутикулу, которая укрепляет его функцию пограничной ткани. Переход от ресничного движения к мышечному — это один из основных этапов прогрессивной эволюции, который уже завершили, утратив стадию ресничной личинки, нематоды, головоногие моллюски, олигохеты, пиявки, членистоногие и хордовые.

С этим переходом были коррелятивно связаны и более или менее значительные (в разных эволюционных линиях различные) изменения в организации животных. У нематод, которые двигаются, изгибаясь всем телом из стороны в сторону,

преимущественное развитие получили продольные мышцы, а у членистоногих появились многочисленные парные конечности, приводимые в движение сложной системой мускульных пучков.

Да и сама кутикула у некоторых животных стала выполнять новые функции, что отразилось и на ее структуре. У Аппендикулярий, например, студенистая коллагеновая кутикула превратилась в просторный домик и ловчую сеть, помогающую улавливать пищевые частицы; этот сложный аппарат тоже периодически снашивается и заменяется новым, т.е. линяет. У кольчатых червей кутикула остается тонкой и эластичной, у нематод и приапулид, ведущих роющий образ жизни, она стала более плотной и защищает тело от соприкосновения с грубыми частицами почвы, а у артропод она превратилась в экзоскелет, служащий для прикрепления мышечных пучков. А так как жесткая кутикула нематод и членистоногих затрудняет процесс постэмбрионального роста, линьки стали необходимыми и им.

Итак, линька, как и другие морфо-физиологические признаки (скелет, конечности, органы чувств и т.п.) возникали в процессе эволюции многократно. В зависимости от конкретных условий образа жизни у разных животных они могут быть сходными или существенно различаться. И вообще — это явление гораздо более сложное, чем кажется. Кроме того, это критический период в жизни животного. После того, как старая кутикула сброшена, а новая еще не затвердела, животное временно утрачивает подвижность и остается незащищенным от внешних опасностей. А в осуществлении линек участвуют гормоны (чаще всего — экдизон) и гены (Fränd et al., 2005; Emig, 2005). Установлено, что у нематоды *Caenorhabditis elegans* в процессе линьки участвуют 159 генов, 8 или 9 из которых имеют особенно важное значение. Еще сложнее обстоит дело у артропод, так как у них с линьками связаны и морфологические изменения. Все постэмбриональное развитие насекомых (превращение личинки в куколку, а куколки в имаго) сопровождается линьками и протекает под контролем особой нейро-гуморальной системы.

Допуская происхождение членистоногих от нематод и учитывая сложность эволюции, которую им пришлось проделать, можно объяснить и причины возникновения существующих у них различий в функции и химическом составе кутикулы. А что же осталось неизменным и указывает на монофилию экдизозоев?

По мнению Халанича, справедливость экдизозойной гипотезы не вызывает сомнений потому, что в ее основе лежат сведения, относящиеся к таким хорошо изученным объектам, как нематода

Caenorhabditia и муха *Drosophila* (но при этом главное внимание уделяется молекулярным сходствам, а если говорить о морфологии, то это сходство ограничивается билатеральной симметрией и сквозным кишечником. Следовало бы также рассмотреть сходства и различия у артропод с аннелидами, и объяснить, почему артроподы не могли произойти от аннелид.

Кроме того, ценность этого аргумента довольно сомнительна из-за того, что для выяснения происхождения разных таксонов главный интерес представляют не характеристики считающихся типичными, далеко продвинувшихся в эволюционном отношении представителей, а более примитивных, у которых еще могли сохраниться признаки предков. Поэтому при обсуждении происхождения хордовых, главное внимание уделяется не птицам или млекопитающим, а ланцетнику. Что же касается “модельных” экдизозоев, то они уже высоко специализированы. Нематоды отличаются постоянством клеточного состава (в теле *Caenorhabditis* содержится только 959 соматических клеток, которые уже утратили способность делиться, что значительно ограничивает возможности дальнейшей эволюции), а в онтогенезе дрозифилы произошло вторичное, но рациональное упрощение — из него выпали такие характерные для большинства насекомых признаки, как эмбриональные оболочки, онтогенетический дуализм сегментов и др. Поэтому для выяснения происхождения артропод следовало бы также сравнить генетические характеристики кузнечика или циклопа с таковыми какой-нибудь полихеты.

Таким образом тезис о монофилии экдизозоев остается недоказанным. Посмотрим, как сторонники экдизозойной гипотезы решают другие филогенетические вопросы. От кого произошли экдизозои и что собой представлял первичный Экдизозоон? По мнению Телфорда с соавторами (Telford et al., 2008), этот предок подобно циклопидеял имел червеобразное тело, рот, расположенный терминально на переднем конце, и нервную систему в виде кольца, окружающего пищевод. Иначе говоря, это просто признание примитивности нематод. А обсуждая происхождение самих нематод, естественно предположить, что они произошли от еще более примитивных животных, т.е. от плоских червей. Хотя в организации турбеллярий и нематод имеются существенные различия, в природе существует сравнительно-морфологический ряд: Gnathostomulida—Rotifera—Gastrotricha—Nematoda, в котором различаются последовательные стадии вытеснения ресничного кожного эпителия кутикулярными структурами и преобразования спирального дробления в билатеральное. Но такое понимание

происхождения экдизозоев изобретателями этой группы отвергается, так как плоские черви числены ими к Lophotrochozoa.

При обсуждении вопроса о филогенетических отношениях внутри клада Ecdysozoa — произошли ли артроподы от циклонейралий или имели место обратные отношения — большинство молекулярных биологов отдает предпочтение первой альтернативе. Но как могли нематоды преобразоваться в членистоногих? И тут начались попытки найти таких животных, которые могли играть роль промежуточных, переходных форм. Так, Эджекомб с соавторами (Edgecombe, 2009; Edgecombe et al., 2011) предполагают, что связующим звеном между циклонейралиями и артроподами являются онихофоры и тардиграды, которые во многих отношениях примитивнее типичных членистоногих. Хотя уже существуют работы, в которых с использованием некоторых данных морфологии и палеонтологии рассматриваются отношения между Euarthropoda и Tardigrada (Budd, 2001) или Ruspogonida (Ungerer, Scholtz, 2009), но признаков близости этих животных с циклонейралиями не обнаружено.

Таким образом, все эти попытки найти связующее звено между артроподами и циклонейралиями оказались неудачными. И не удивительно, так как уже давно установлено, что членистоногие имеют полифилетическое происхождение, и разные их подтипы произошли от различных кольчатых червей Беклемишев (1964); Федотов (1966); Андерсон (Anderson, 1973). Двухветвистые конечности ракообразных явно произошли от пароподий полихет, а лобоподии, онихофор и тардиград возникли, как новообразование (по мнению Андерсона, онихофоры, многоножки и насекомые могли произойти от олигохет). Так что это даже не конвергенция, а параллелизм, что еще больше оправдывает существование клада Articulata. Но обсуждать здесь проблему отношений между подтипами членистоногих нет надобности.

А если признавать происхождение артропод от циклонейралий, то нужно выяснить, каким образом и почему возникли значительные различия в их организации и развитии. Прежде всего бросается в глаза наличие у артропод сегментации, отсутствующей у нематод, но имеющейся у аннелид. По мнению Халанича (Halanych, 2004), сегментация могла возникнуть у аннелид и артропод в результате конвергенции (хотя, когда речь идет о линьках, возможность конвергенции решительно отвергается). Сегментация действительно возникла в эволюции билатерий дважды и совершенно независимо — у кольчатых червей и у хордовых, но при этом в способе формирования сегментов у этих животных имеются существен-

ные различия. А у примитивных членистоногих формирование ларвальных и постларвальных сегментов протекает по тому же типу, что у аннелид. Сходная ситуация наблюдается и в отношении брюшной нервной цепочки, которая представлена только у аннелид и артропод; ничего даже отдаленно похожего у циклонейралий нет.

Очень много существенных различий имеется и в индивидуальном развитии нематод и членистоногих, начиная со способа установления передне-задней полярности в яйце Гильберг (Gilbert, 2010), типа дробления и т.д. Но особенно большой интерес представляет тот факт, что у зародышей многих членистоногих образуются зачатки целомических полостей, которых нет и никогда не было у нематод. А у аннелид целом хорошо развит и выполняет важную функцию внутреннего гидроскелета. У артропод эти зачатки не получают полного развития и никаких функций не выполняют, так что объяснять их возникновение конвергенцией нельзя, и приходится признать, что они унаследованы от предков, т.е. аннелид. Хотя в наше время никто уже не считает, что онтогенез есть точное повторение филогенеза, не считал так и сам Геккель, которому было хорошо известно, что индивидуальное развитие подвержено значительным эволюционным изменениям. Поэтому он и ввел в биологию понятия палингенеза и ценогенеза. А некоторые палингенетические признаки сохраняются очень стойко и помогают в решении проблем эволюции. Так, в развитии наземных позвоночных образуются зачатки жаберных щелей, которые впоследствии редуцируются или объединяются с зачатками других органов. Они являются бесспорным доказательством того, что примитивные хордовые жили в воде и дышали жабрами. Аналогичным образом можно трактовать и значение зачатков целома у членистоногих.

Ситуацию, сложившуюся перед сторонниками экдизозойной гипотезы, прекрасно охарактеризовал Бадд (Budd, 2001), который, по-видимому, лучше своих соратников разбирается в морфологии. В вольном (сокращенном) переводе это звучит так: “С точки зрения концепции Ecdysozoa, мы стоим перед дилеммой: объяснить поразительное сходство артропод с аннелидами конвергенцией или признать, что циклонейралии имели, но утратили целом”. Однако и то, и другое совершенно неправдоподобно. Сам автор выбора между этими альтернативами не делает. А между тем, проблема решается просто — под названием Ecdysozoa объединены далекие в филогенетическом отношении группы, это хороший пример того, что называется long branch attraction artifact. Это химера, а поиски промежуточных форм по-

добно обсуждению вопроса, сколько ангелов может поместиться на острие иглы. Перед молекулярной биологией находится необозримое поле нуждающихся в изучении интереснейших проблем, так стоит ли тратить время и силы на такую схоластику?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Завершив рассмотрение Ecdysozoa-теории, я считаю необходимым подчеркнуть, что все мои критические замечания относятся только к ней, а не к молекулярной биологии вообще. Последней уже установлено несколько важных общебиологических закономерностей и решен ряд сложных вопросов более частного характера. Но она еще очень молода и еще не успела накопить достаточно знаний и опыта для самостоятельного решения крупных филогенетических проблем. А между тем, как справедливо было отмечено Беклемишевым (1964), организм есть морфопроект, и обсуждая филогенетические отношения между нематодами, аннелидами и артроподами, необходимо руководствоваться не отдельными признаками, а характеристикой их жизненных циклов.

Не следует забывать также, что основным объектом изучения у биологии служат живые существа и их эволюция, в которой главную роль играет естественный отбор. Изменчивость подготавливает для него материал, наследственность сохраняет новоприобретенные признаки, а отбор, как разумное существо, “решает”, какие из них дают преимущества в борьбе за существование и должны быть сохранены, а от каких лучше освободиться. При этом он “работает” непосредственно с морфо-физиологическими признаками, а молекулярные механизмы индивидуального развития его “интересуют” не сами по себе, а по тем морфо-физиологическим признакам, которые формируются при их участии.

Из-за сложности изучаемых молекулярной биологией процессов, эта наука приобретает эзотерический характер. И для установления взаимопонимания между морфологами и молекулярными биологами нужно, чтобы последние прислушивались к суждениям первых и, в то же время, считали необходимым в своих публикациях разъяснять биологическое значение тех молекулярных признаков, о которых они пишут. Молекулярные генетики и эволюционные морфологи должны быть не идейными противниками, а союзниками. Морфологам нужно знать, как во время онтогенеза происходит реализация заключенной в зиготе наследственной информации, и почему у одних животных еще во время дробления яйца происходит автономная спецификация бластомеров, превращающая их в зачатки опреде-

ленных органов, а у других эта спецификация имеет зависимый характер, а зародыш обладает высокой регулятивной способностью. А молекулярным генетикам нужно, чтобы выводы, вытекающие из их исследований, контролировались и подтверждались данными эволюционной морфологии. Это уже стало насущной необходимостью для успешного развития нашей науки.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Работая над этой статьей, я выслушала множество критических замечаний от докторов биол. наук А.К. Дондуа и А.В. Чернышева и выражаю им свою глубокую благодарность.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. Т. 1. 432 с., Т. 2. 446 с.
- Иванова-Казас О.М.* Происхождение Членистоногих и клад Ecdysozoa // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 5. С. 303–315.
- Малахов В.В.* Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40–45.
- Федотов Д.М.* Эволюция и филогения беспозвоночных. М.: Наука, 1966. 404 с.
- Aguinaldo A.M., Turbeville J.M., Linfor L.S., Rivera M.C., Garey J.R., Raff R.A., Lake J.A.* Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. 1997. V. 387. P. 482–493.
- Anderson D.T.* Embryology and phylogeny in Annelids and Arthropods. Oxford, 1973. 495 p.
- Budd G.* Tardigrades as “Stem-group” Arthropods: the evidence from Cambrian fauna // Zool. Anz. 2001. Bd. 240. № 3. P. 265–270.
- Edgecombe G.D., Giribet G., Casey W.L. et al.* Higher level metazoan relationships: recent progress and remaining questions // Org. Divers. Evol. 2011. V. 11. P. 151–172.
- Edgecombe G.D.* Palaeontological and molecular evidence linking Arthropods, Onychophorans, and other Ecdysozoa // Evo. Edu. Outreach. 2009. 7 p.
- Emig J.* How the Ecdysozoan changed its coat // PLoS Biol. 2005. V. 3. № 10. P. 1696–1698.
- Frand A.R., Russel S., Ruvkin G.* Functional genomic analysis of *C. elegans* molting // PLoS Biol. 2005. V. 3. № 10. P. 1719–1733.
- Gilbert S.F.* Developmental Biology. 2010. 968 p.
- Halanych K.M.* The new view of animal phylogeny // Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2004. V. 35. P. 229–256.
- Nielsen C.* Proposing a solution of the Articulata–Ecdysozoa controversy // Zool. Scripta. 2003. V. 32. № 5. P. 475–482.
- Nielsen C.* Animal Evolution. Oxford, 2012. 402 p.
- Schmidt-Rhaesa A.* The Evolution of Organ System. Oxford, 2007. 385 p.
- Scholtz G.* The Articulata hypothesis – or what is a segment? // Org. Divers. Evol. 2002. V. 2. P. 197–215.

Telford M.J., Bourlat S.J., Economou A. et al. The evolution of the Ecdysozoa // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2008. V. 163. P. 1529–1537.

Ungerer P., Scholtz G. Cleavage and gastrulation in *Pycnogonum litorale* (Arthropoda, Pycnogonida): morpho-

logical support for the Ecdosozoa? // *Zoomorphology.* 2009. Original paper.

Wagele J.W., Misof B. On quality of evidence in phylogeny reconstruction : a reply to Zrzavy s defence of “Ecdysozoa” hypothesis // *J. Zool. Syst. Evol. Research.* 2001. V. 35. P. 165–176.

Articulata and Ecdysozoa

O. M. Ivanova-Kazas

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7/9, St. Petersburg, 199034 Russia

e-mail: i-kazas@yandex.ru

Received October 24, 2014

Science has accumulated to date such amounts of valuable and diverse information that no scientists can be encyclopedists (like those of the 17th and 18th centuries). Now every scientist is usually well informed only in one particular area and often needs consultations of other specialists. The current situation in biology is similar. In addition to evolutionary morphology, which represents fundamentals of zoology, there is a new, clearly cutting-edge and progressive area of studies, molecular genetics, which has already revealed many important general biological patterns. But the conclusions that follow from examining natural phenomena from this new point of view using new methods sometimes prove to be at odds with conventional notions. Considerable controversies have emerged on the phylogenetic position of the type Arthropoda. The peculiar features of the general body plan and the type of development of these animals seem to give evidence that they evolved from Annelida, with which they are often combined under the name Articulata. But attempts have been made to replace this concept by the idea that the clade Ecdysozoa, which includes Arthropods as well as such animals with low levels of organization as Nematoda and Priapulida, emerged early in the evolution of Bilateria. The main reason for combining the said animals in this clade is the fact that they have molts regulated with ecdysone; this point of view is supported by molecular genetic arguments. Although in this review this controversial problem is considered from the morphological point of view, the main purpose of the review is to emphasize the need to establish mutual understanding between morphologists and molecular biologists and carefully find out the causes of the existing disagreements. Rather than ideological opponents, the two areas of science should be allies helping each other to solve complicated problems.

Keywords: phylogeny, monophyly, molts, Arthropoda, Articularia, Cycloneuralia