

Ежова Ольга Владимировна

канд. биол. наук, доцент

Малахов Владимир Васильевич

д-р биол. наук, академик

Российская академия наук (РАН), профессор

ФГБОУ ВО «Московский государственный

университет им. М.В. Ломоносова»

г. Москва

DOI 10.31483/r-155365

ПЕРВИЧНОРОТЫЕ И ВТОРИЧНОРОТЫЕ УСТАРЕЛИ?

Аннотация: в статье анализируется традиционное разделение трёхслойных животных на первичноротых и вторичноротых. На основе данных сравнительной анатомии, биологии развития и генетики показано, что классические критерии разделения не выдерживают критики: формирование сквозного кишечника путём амфистомии, сходные механизмы развития нервной системы и генетическая регуляция характерны для обеих групп. Несмотря на это, разделение *Triploblastica* на *Protostomia* и *Deuterostomia* имеет сильную молекулярно-филогенетическую поддержку, что предполагает наличие морфологических синапоморфий. Авторы предлагают переименовать таксоны в *Ectopharyngeata* и *Endopharyngeata*, чтобы избежать пояснений и оговорок, неизбежных при использовании традиционных названий.

Ключевые слова: амфистомия, целомическая метамерия, эктодермальная глотка, жаберные щели, плавниковая складка.

Авторы признательны Шуклову Алариху Артемовичу и Шукловой Владими́ре Артемовне за предоставление возможности для подготовки иллюстраций к работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского Научного Фонда, проект № 23-14-00047-П.

*...Если моя картина озарила тебя иным
пониманием вещей, уподобилась вершине,
что упорядочила пейзаж, став подарком тебе
от Господа, дай ей имя, придумай слово,
чтобы она не забылась.*

А. Сент-Экзюпери «Цитадель»

1. Введение

В 1902 году немецкий зоолог Александр Вильгельм Гётте выпустил учебник зоологии, в котором отмечались глубокие различия в планах строения трёхслойных животных: *Bilateria hypogastrica* (куда были отнесены принимавшиеся в то время типы *Vermes*, *Arthropoda* и *Mollusca*) и *Bilateria pleurogastrica* (куда были отнесены типы *Vermiformia*, *Echinodermata* и *Chordata*). На основании взглядов Гётте в 1908 году австрийский зоолог Карл Гроббен выступил с предложением разделить всех трёхслойных (целомических) животных на две группы – первичноротые (*Protostomia*) и вторичноротые (*Deuterostomia*). В основу этого разделения легла гипотетическая судьба первичного рта – бластопора. Согласно идеям Гётте [31] и Гроббена [34], предком билатерально-симметричных трёхслойных животных (*Triploblastica*) был радиально-симметричный организм, который вёл пелагический образ жизни и по своей организации напоминал гастролу. Формирование билатеральной симметрии было связано с переходом к подвижному образу жизни на дне. Однако родоначальники двух основных стволов *Triploblastica* совершили этот переход по-разному (рис. 1). Предок *Protostomia* (= *Bilateria hypogastrica*) при переходе к донному образу жизни начал ползать по дну на оральной (т.е. бластопоральной) поверхности, в результате чего бластопор удлинился, принял щелевидную форму и, срастаясь краями в своём центральном участке, разделился на рот и анус. Таким образом, по представлению Гётте [31] и Гроббена [34], у *Protostomia* переднезадняя ось перпендикулярна орально-аборальной оси кишечнополостного предка, а вентральная сторона гомологична его оральной поверхности (рис. 1Б). Радиально-симметричный предок *Deuterostomia* (= *Bilateria pleurogastrica*) перешёл к полза-

нию на одном из секторов тела, его бластопор оказался на заднем конце и превратился в анус, а рот прорвался как новое отверстие на переднем конце тела. Таким образом, переднезадняя ось вторичноротых совпадает с орально-аборальной осью кишечнополостного предка (рис. 1А). Эти представления вошли в основу систематики трёхслойных животных, господствовавшей в зоологии на протяжении всего XX века.

На рубеже XX и XXI веков филогенетическая тетрада заменила геккелевскую триаду: эволюционные представления стали основываться на сочетании четырёх массивов данных – сравнительной анатомии, эволюционной биологии развития (так называемый метод «evo-devo»), палеонтологии и молекулярной филогенетики [4; 5]. Результатом этого стали грандиозные перестройки в представлениях о системе животного царства, и в наши дни молекулярной филогенетике принадлежит ведущая роль в выяснении филогенетической близости между различными организмами. При этом, несмотря на произошедший революционный пересмотр, две основные ветви Triploblastica, соответствующие Protostomia и Deuterostomia, сохраняются в современных филогенетических схемах, основанных на достижениях молекулярной филогенетики [11; 35 и др.]. В каждом из этих двух основных стволов Triploblastica выделяется ещё по две крупные клады: Ecdysozoa и Lophotrochozoa среди первичноротых и Chordata и Ambulacraria среди вторичноротых (рис. 2). Однако признаки деления трёхслойных животных на первичноротых и вторичноротых, взятые за основу Гётте и Гроббеном, не выдерживают критики.

2. Амфистомия – общий путь формирования сквозного кишечника у первичноротых и вторичноротых

В учебниках и руководствах оказались закреплёнными очень упрощённые представления о том, что у Protostomia рот всегда происходит от бластопора, а у Deuterostomia от бластопора происходит анус, а рот закладывается независимо от бластопора. Разумеется, реальная ситуация очень далека от таких представлений. На самом деле, среди Deuterostomia типичная вторичноротость, т.е. превращение бластопора в анус и формирование рта независимо от бласто-

пора, характерна только для иглокожих. В развитии кишечнодышащих полухордовых бластопор закрывается, и дефинитивные отверстия пищеварительного тракта образуются заново: рот прорывается на вентральной стороне в передней половине зародыша, а анус – на заднем конце зародыша на месте бластопора. С другой стороны, у типичных *Protostomia* немало примеров «вторичноротости», когда анус формируется на месте бластопора, а рот прорывается на переднем конце без связи с бластопором. Такие примеры известны среди кольчатых червей, моллюсков, членистоногих, приапулид и волосатиков (рис. 3).

На самом деле у всех *Triploblastica* (а не только у первичноротых) формирование сквозного пищеварительного тракта происходит на основе амфистомии: бластопор вытягивается вдоль переднезадней оси животного, замыкается в центральном участке, оставшееся отверстие на его переднем конце даёт рот, а на заднем конце – анус. Таким образом, и у *Protostomia*, и у *Deuterostomia* рот и анус – это производные переднего и заднего краёв щелевидного бластопора общего предка *Triploblastica* (рис. 4). Действительно, формирование сквозного кишечника путём амфистомии встречается во многих группах *Triploblastica*. Типичная амфистомия характерна для онихофор, нематод, гастротрих, некоторых полихет, хотя у большинства кольчатых червей щелевидный бластопор замыкается сзади наперёд, так что рот представляет собой остаток бластопора, а анус открывается заново на месте заднего конца бластопора. Такой же способ замыкания щелевидного бластопора характерен для сипункулид, моллюсков, форонид и камптозой. У плеченогих щелевидный бластопор у одних видов замыкается сзади наперёд, тогда как у других – спереди назад. Среди членистоногих щелевидный бластопор описан у *Ostracoda*; продольная борозда, соединяющая зачаток стомодеума и проктодеума, характерна для многоножек, насекомых и арахнид (подробнее см [48]).

У личинок *Lophotrochozoa* (т.е. у первичноротых животных) на месте замкнувшегося бластопора формируется ресничная полоска, соединяющая рот и анус, – невротрох. Также невротрох формируется у личинок вторичноротых, а именно у торнарий *Enteropneusta*. У хордовых, как известно, произошла инвер-

сия сторон тела: их дорсальная (нейральная) сторона гомологична вентральной стороне других Triploblastica [3; 15–17 и др.]. Бластопор хордовых сужается путём сближения его боковых краёв и нарастания нейрогенной эктодермы на его переднем крае. На месте бластопора формируется нервная пластинка, края которой образуют нервные валики. Затем эти нервные валики смыкаются, образуя нервную трубку хордовых, а сужающееся отверстие бластопора становится нервно-кишечным каналом. Нервная трубка хордовых выстлана изнутри ресничным эпителием – эпендимой, поэтому можно рассматривать её как погружившийся невротрох [3]. Таким образом, процессы гастрюляции и нейруляции Chordata представляют собой один из вариантов амфистомии [3; 16 и др.].

Молекулярная генетика развития предоставила новые аргументы в пользу первичности амфистомии как способа формирования сквозного кишечника у всех Triploblastica. У животных с выраженным щелевидным бластопором – как первичноротых, так и вторичноротых – гены *Brachyury* и *FoxA* экспрессируются в зачатках рта, ануса и вдоль линии замыкающегося бластопора (рис. 5) [12; 13; 18; 24–26 и др.]. Уместно вспомнить высказывание Эрнеста Уильяма МакБрайда в работе о развитии ланцетника: «Я твёрдо убеждён, что рот и анус у всех животных, у которых есть два таких отверстия, обязаны своим происхождением разделению длинного щелевидного рта кишечнополостных» («That the mouth and anus in all animals in which two such openings are found, owe their origin to the division of a long slit-like coelenterate mouth I firmly believe.») [44, с. 335].

3. Первичноротые и вторичноротые имеют общую схему развития центральной нервной системы

Общий предок клады Cnidaria+Triploblastica был двуслойным билатерально-симметричным организмом (рис. 6). Этот гипотетический организм обитал на дне, передвигаясь на оральной стороне, которая, таким образом, оказалась вентральной стороной. Рот, вытянутый вдоль переднезадней оси, был окружён двумя венчиками, или кругами щупалец – лабиальным и маргинальным (рис. 4). Маргинальные придатки (наружный круг) первоначально выполняли, преимущественно, локомоторную функцию, тогда как лабиальные придатки (внутрен-

ний круг) были связаны с питанием, хотя в разных ветвях Triploblastica эти тенденции реализуются по-разному [45].

Щупальца иннервировались циркумбластопоральным нервным плексусом, окружавшим щелевидный рот кишечнополостного предка (рис. 6). Эта гипотеза была предложена ещё в конце XIX века [21, 54]. В.Н. Беклемишев [1] подробно разработал её в отношении нервной системы Trochozoa. В наши дни эта гипотеза переживает второе рождение [14 и др.]. У личинок Anthozoa (Cnidaria), у трохофор Annelida (Protostomia) и у зародышей Vertebrata (Deuterostomia) центральная нервная система формируется из двух компонентов и с участием двух систем регуляторных генов (рис. 7). Первый компонент – аборальный плексус, связанный с аборальным органом Anthozoa, где экспрессируются гены *Sine oculis homeobox 3 (SOX3)* и *retinal homeobox (RX)*. У трохофорных личинок кольчатых червей эти же гены экспрессируются в эписфере. И в развитии позвоночных SOX3 и RX экспрессируются на переднем конце в области развития переднего мозга (prosencephalon). Второй компонент – циркумбластопоральное сплетение, иннервирующее у личинок кораллов оральную поверхность и щупальца; здесь экспрессируются гены *Brachyury*, *Forkhead A (FOXA)* и *Hedgehog (HH)* [55]. У трохофор эти же гены экспрессируются в гипосфере вдоль бластопоральной поверхности [49, 60], а у зародышей позвоночных *Brachyury*, *FOXA* и *HH* экспрессируются в нервной пластинке вдоль формирующейся нервной трубки [27; 38 и др.]. Таким образом, центральная нервная система Triploblastica имеет химерное происхождение, общее у Protostomia и Deuterostomia [14; 19].

4. Целомическая метамерия – синапоморфия Triploblastica

Формирование билатеральной симметрии связано с функционированием системы гомеобоксных генов, которую можно рассматривать как одну из синапоморфий клады Cnidaria+Triploblastica. Гомеобоксные гены экспрессируются ступенчато вдоль оси билатеральной симметрии. У Triploblastica это переднее-задняя ось, тогда как у Anthozoa (Cnidaria) это директивная ось, перпендикулярная орально-аборальной оси полипа (рис. 4, 6). Как известно, у Anthozoa пищеварительная полость (целентерон) разграничена на центральную и периферическую части.

Центральная часть – это полость глотки, а периферическую часть составляют полости карманов целентерона между септами. Эти части различаются по составу экспрессирующихся генов и транскрипционных факторов (рис. 8А). В стенке глотки и на книдогландулярных трактах септ Anthozoa экспрессируется набор транскрипционных факторов (*foxA*, *hhex*, *islet*, *soxB1*, *hlxB9*, *tbx2/3*, *nkx6*, *nkx2.2*), характерных для кишечника Triploblastica. Тогда как в миоэпителиальной выстилке карманов целентерона экспрессируются ортологи генов внутренней мезодермы, скелетных мышц, гены сомитогенеза, а также 6 из 7-и транскрипционных факторов, характерных для сердечной мышцы позвоночных [57; 58]. Получается, что кишечник Triploblastica гомологичен не всему кишечнику Anthozoa, а только глотке, вытянутой в направлении директивной оси. Тогда как периферическим карманам целентерона Anthozoa гомологичны метамерные целомические мешки Triploblastica, т.е. целомическая метамерия Triploblastica происходит от цикломерии кишечнополостных предков (рис. 8Б), как это неоднократно предполагалось сравнительными анатомами ещё с конца XIX века [4; 6; 8; 9; 41; 54; 56; 61].

Целомическая метамерия, таким образом, является синапоморфией Triploblastica [4; 5]. При этом два первых передних сегмента у всех трёхслойных животных имеют особое строение, особые функции и особую систему регуляции морфогенеза. Это преоральный сегмент и периоральный (=щупальцевый) сегмент (рис. 9), за которыми тянется туловище. Метамерная организация туловища у Triploblastica регулируется системой Нох-генов, а преоральный и периоральный (=щупальцевый) сегменты свободны от экспрессии Нох-генов. Преоральный сегмент отмечен экспрессией генов *vax*, *nk2-1*, *rx*, *dlx*, *bf-1* и *otp*, тогда как в периоральном (=щупальцевом) сегменте экспрессируются *otx*, *raxb*, *emx*, *barH*, *dbx*, *irx*, *lim 1/5* и *en*. Самый передний край туловища, т.е. граница между первым туловищным сегментом и периоральным сегментом маркируется экспрессией генов *unplugged/gbx* [10; 19; 20; 28–30; 32; 36; 37; 39; 40; 42; 43; 50; 51; 59; 60]. Вкупе с морфологическими данными, такой характер экспрессии свидетельствует о гомологии щупальцевого (=периорального) сегмента и щупальцевого аппарата у всех Triploblastica – и первичноротых, и вторичноротых (рис. 9).

С чем же тогда связана столь сильная молекулярно-филогенетическая поддержка клад *Protostomia* и *Deuterostomia* внутри *Triploblastica*? Если это монофилетические группы, то должны существовать характерные для их представителей морфологические синапоморфии. Как мы установили выше, признаки, взятые за основу Гётте и Гроббенем, не могут быть достоверными критериями разделения первичноротых и вторичноротых. Однако всё же такие синапоморфии есть, и они связаны с судьбой передних отделов пищеварительного тракта.

5. *Ectopharyngeata* и *Endopharyngeata* вместо первичноротых и вторичноротых

У всех *Protostomia* передний участок пищеварительного тракта представлен обширной эктодермальной глоткой. Такая глотка, сформированная впяченной эктодермой, сохраняет кутикулярную выстилку. На основе склеритов этой кутикулярной выстилки у разных представителей первичноротых могут развиваться органы, предназначенные для измельчения пищи (рис. 10). Это челюсти *Annelida*, челюсти и радула *Mollusca*, мастакс *Rotifera*, *Micrognathozoa* и *Gnatostomulida*, ловчие щетинки *Chaetognatha*, гиззард *Bryozoa*, хитиновые склериты провентрикулюса *Arthropoda* («желудочная мельница»), кутикулярные клапаны бульбуса *Nematoda*, гребенчатые зубы *Priapulida* и другие образования. В связи с этим кладу *Protostomia* правильнее было бы называть *Ectopharyngeata*, и развитие эктодермальной глотки – синапоморфия клады *Ectopharyngeata* (= *Protostomia*).

У *Deuterostomia*, напротив, передний отдел кишечника – глотка – остаётся чисто энтодермальным органом. Эту кладу правильнее было бы называть *Endopharyngeata*. Однако само по себе наличие энтодермальной глотки нельзя рассматривать как синапоморфию *Entopharyngeata*, поскольку энтодермальная природа глотки – это исходный признак для всех *Bilateria*. Тем не менее, морфологическая синапоморфия клады *Endopharyngeata* связана с передним отделом кишечника – это развитие в стенках энтодермальной глотки метамерных дыхательных отверстий – жаберных щелей. Жаберные щели развиваются у представителей двух из трёх типов *Endopharyngeata*: у хордовых и полухордовых. У современных иглокожих никаких признаков метамерного глоточного жаберного аппарата не обнаружено. Из-за развития жаберных щелей глотка *Endopharyngeata*

разделилась на две параллельные зоны – жаберную (исходно дорсальную) и пищеварительную (исходно вентральную) (рис. 11). Это зонирование глотки отчетливо выражено у *Enteropneusta*. Поскольку хордовые перевернуты относительно других *Triploblastica*, – их дорсальная сторона гомологична вентральной стороне прочих билатерально-симметричных животных, а вентральная – дорсальной [3; 15; 16 и др.]. Поэтому у *Chordata* пищеварительная зона глотки оказывается на дорсальной стороне и впоследствии становится дорсальной хордой, а жаберная зона глотки занимает, наоборот, вентральное положение (рис. 11). Маловероятно, чтобы жаберные щели и соответствующее зонирование глотки возникло у *Chordata* и одной из групп *Ambulacraria* (а именно, *Hemichordata*) независимо друг от друга. Согласно принципу парсимонии, наиболее вероятно, что жаберные щели – это синапоморфия *Endopharyngeata*, возникшая у общего предка этой клады, а современные *Echinodermata* просто утратили этот признак в ходе последующих морфологических перестроек. В пользу этого предположения свидетельствуют и палеонтологические данные: у представителей вымерших нижнепалеозойских иглокожих *Stylophora* имелись метамерные отверстия, которые исследователи трактуют как дыхательные поры [22].

Ещё одной синапоморфией *Endopharyngeata* может оказаться судьба метамерных придатков сегментов – гомологов лабиального и маргинального кругов щупалец. В эмбриогенезе низших позвоночных парные и непарные плавники развиваются как метамерные структуры [2]. В складки, представляющие собой зачатки плавников, вырастают метамерные отростки сомитов и в соответствии с этим закладываются скелетные элементы плавников – радиалии. При этом метамерные отростки формируются не только в зачатках плавников, но и в промежутках между плавниками. В плавниках они прорастают, достигая значительной длины, а между плавниками остаются короткими выростами (рис. 12) [33 и др.]. Таким образом, метамерные выросты целомических сегментов (сомитов) – это не что иное, как гомологи щупалец кишечнополостного предка *Triploblastica*. Плавниковые складки, вероятно, возникли путём срастания таких метамерных придатков между собой. Формирование таких складок можно рассматривать как си-

напоморфию *Endopharyngeata*, поскольку у *Ectopharyngeata* придатки сегментов не сливаются и дают начало отдельным конечностям (рис. 13).

У *Chordata* (учитывая, что у них произошла инверсия сторон тела, – [3; 16; 23 и др.]) гомологи маргинальных придатков дают начало парным плавниковым складкам, тогда как гомологи лабиальных придатков срастаются над нервной трубкой и дают начало медианной плавниковой складке (рис. 11). Предки *Ambulacraria*, в отличие от хордовых, не испытали инверсии сторон тела. Генитальные крылья *Enteropneusta* являются несомненными гомологами метаплевральных складок *Cephalochordata* и парных плавниковых складок *Vertebrata*. Поскольку генитальные крылья – это метамерные образования (они содержат метамерно расположенные гонады), можно предположить, что генитальные крылья, так же как парные плавниковые складки *Chordata*, представляют собой слившиеся метамерные придатки маргинального круга (рис. 11) [46; 47]. Если формирование складок путём слияния метамерных придатков характерно для *Chordata* и для одной из групп *Ambulacraria*, то маловероятно, чтобы этот признак возник в этих двух таксонах независимо. Следовательно, слияние метамерных придатков в продольные складки с сохранением внутренней мезодермальной метамерии можно рассматривать как синапоморфию *Endopharyngeata* (рис. 13).

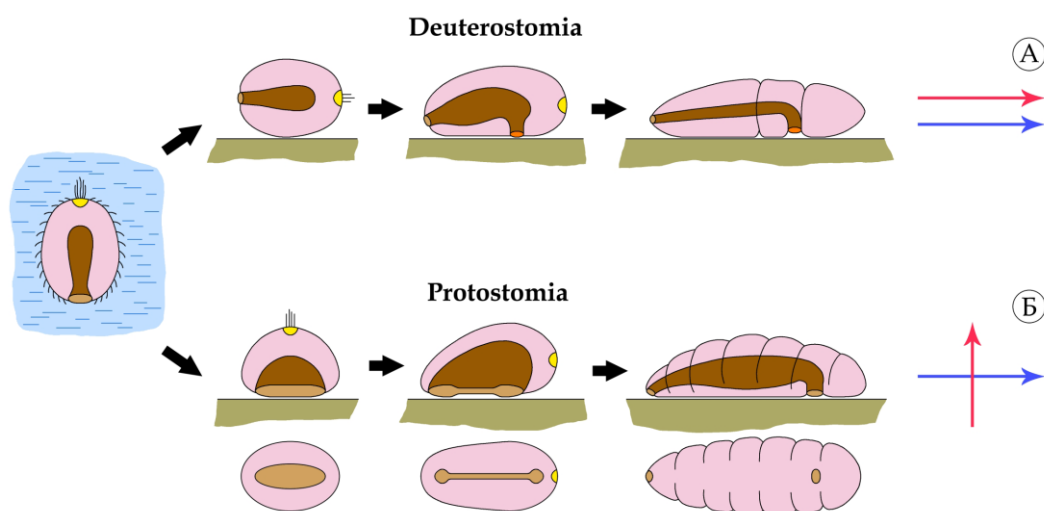


Рис. 1. Происхождение плана строения Deuterostomia и Protostomia согласно взглядам Гётте [31] и Гроббена [34].

Красная стрелка – аборально-оральная ось радиально-симметричного предка,
синяя стрелка – переднезадняя ось

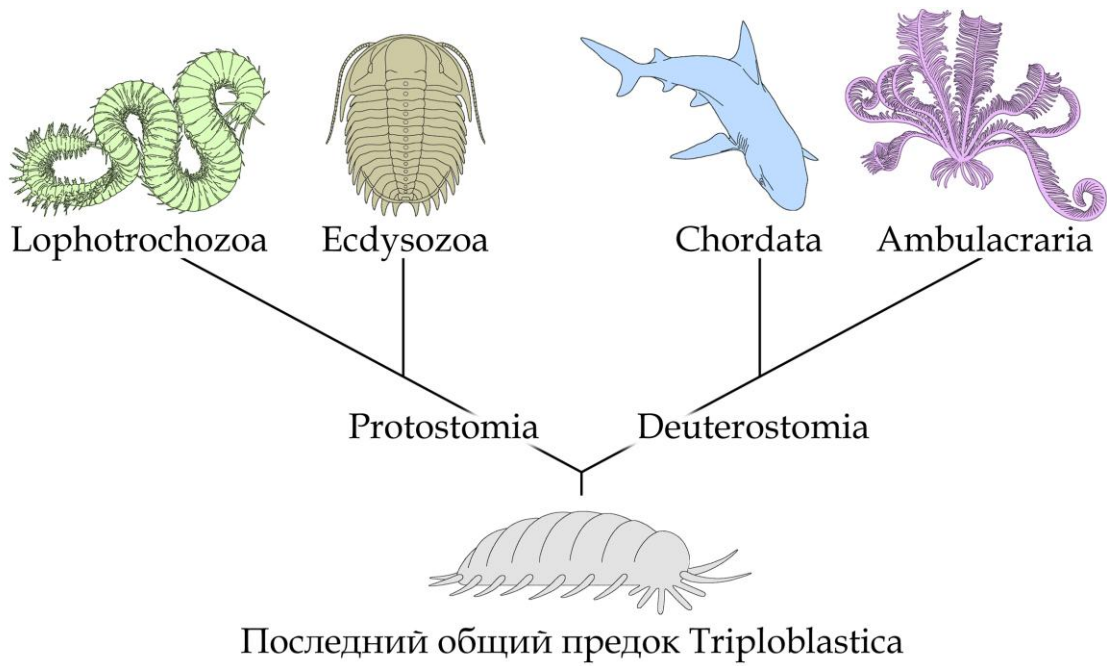


Рис. 2. Филогенетическое дерево Triploblastica

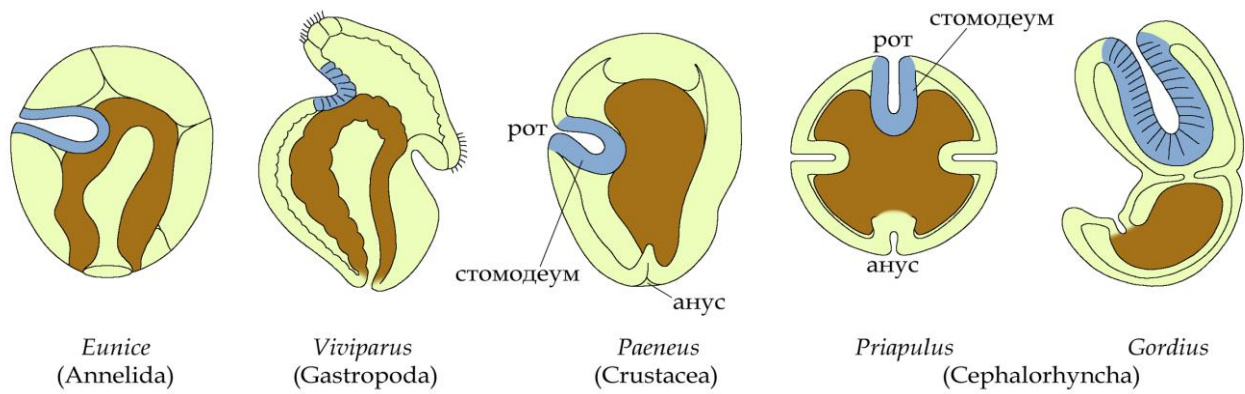


Рис. 3. Вторичноротость у первичноротых [48]

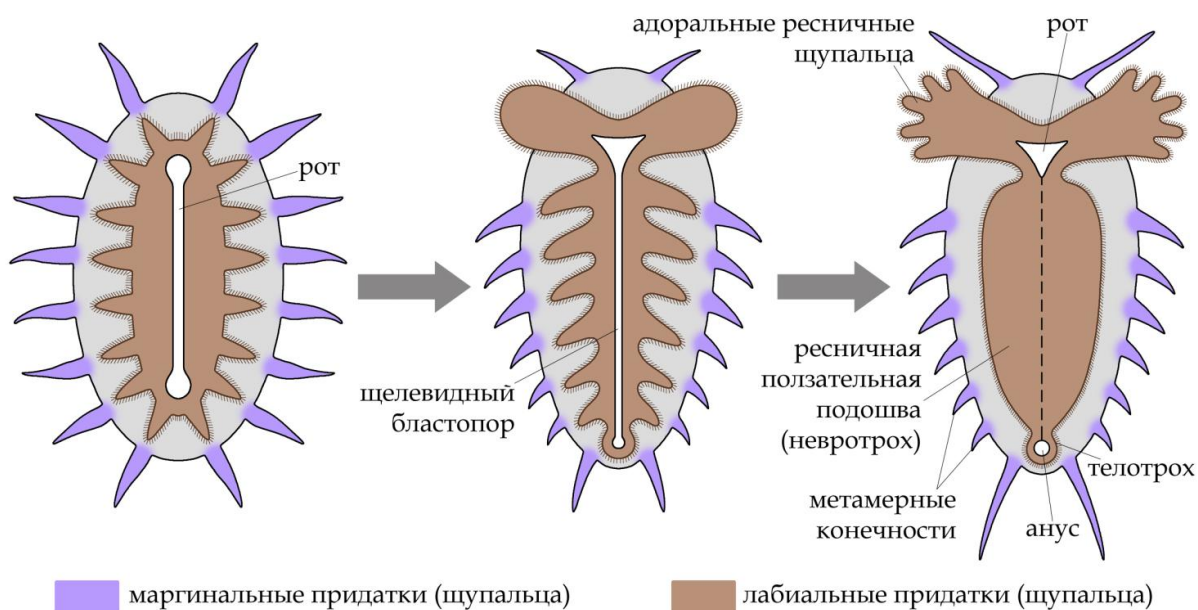


Рис. 4. Происхождение рта и ануса Triploblastica путём амфистомии и развитие ресничных щупалец и метамерных конечностей Triploblastica (справа) из двух кругов щупалец вокруг щелевидного рта кишечнополостного предка (слева) [46].

Вид с орально-вентральной стороны

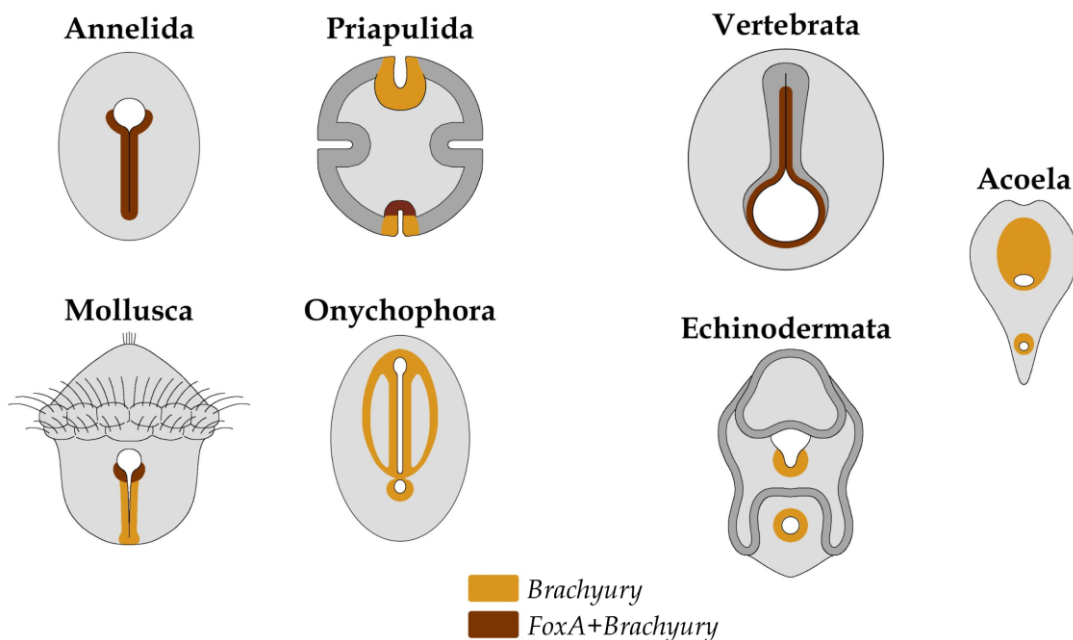


Рис. 5. Экспрессия генов Brachyury и FoxA в развитии Triploblastica [48]

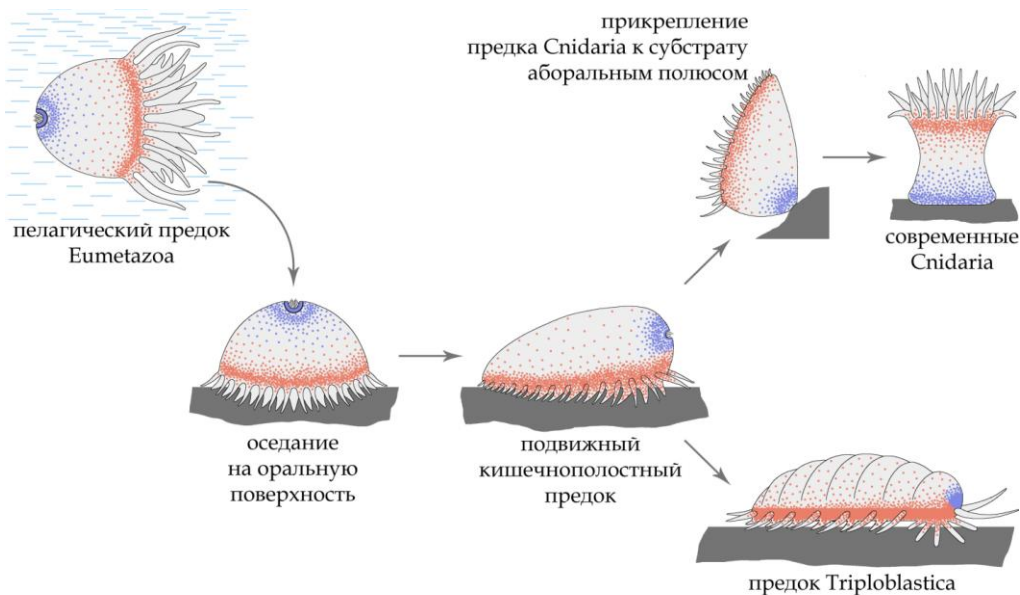


Рис. 6. Происхождение Cnidaria и Triploblastica от общего предка и формирование их нервной системы из двух нервных сплетений – аборального нервного плексуса (показан синим цветом) и циркумбластопорального нервного плексуса (показан красным цветом) [48]

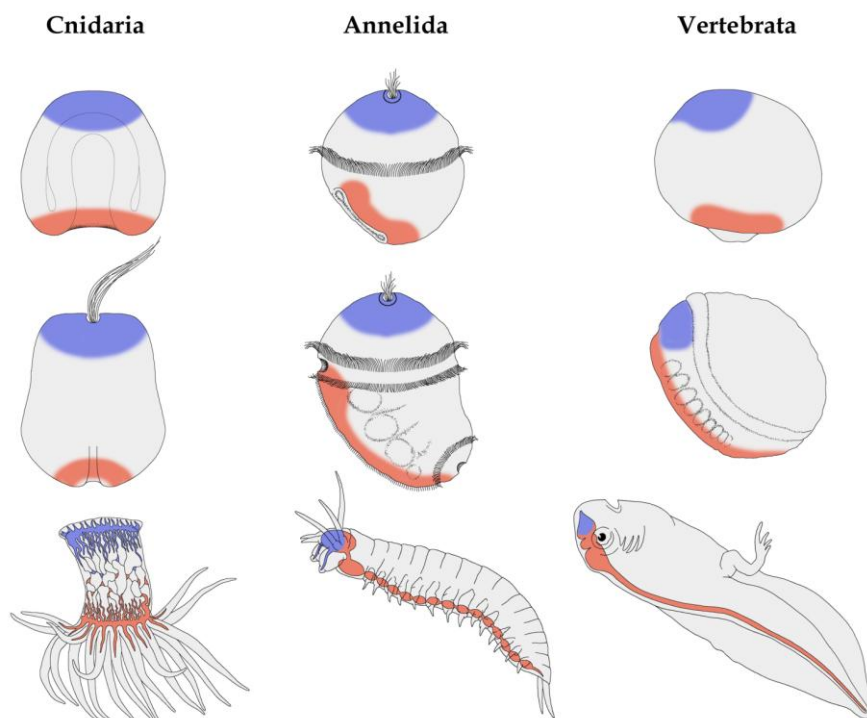


Рис. 7. Экспрессия генов, связанных с развитием центральной нервной системы у Cnidaria и Triploblastica. Синим цветом показаны области экспрессии генов SOX3 и RX в производных аборального нервного плексуса, красным цветом

показаны зоны экспрессии генов *Brachyury*, *FOXA* и *HH*
 в производных циркумблестопорального нервного плексуса
 [14; 48, с изменениями]

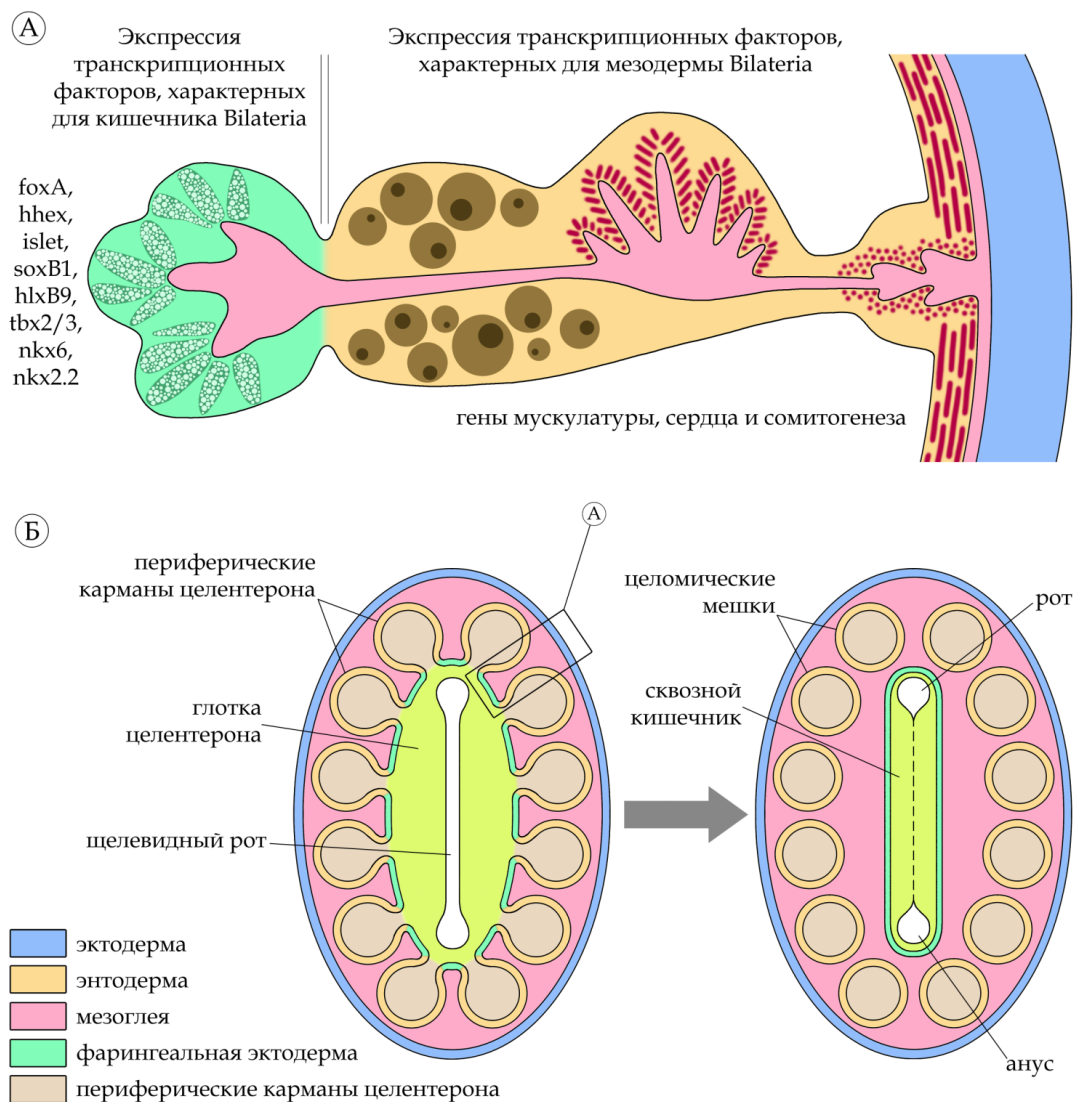


Рис. 8. Экспрессия генов средней кишки и мезодермы в глотке и целентероне Anthozoa (А) [58, с изменениями] и происхождение целомических мешков Triploblastica от периферических карманов целентерона Diploblastica (Б) [48]. Рамкой указана область, детально показанная на фигуре (А)

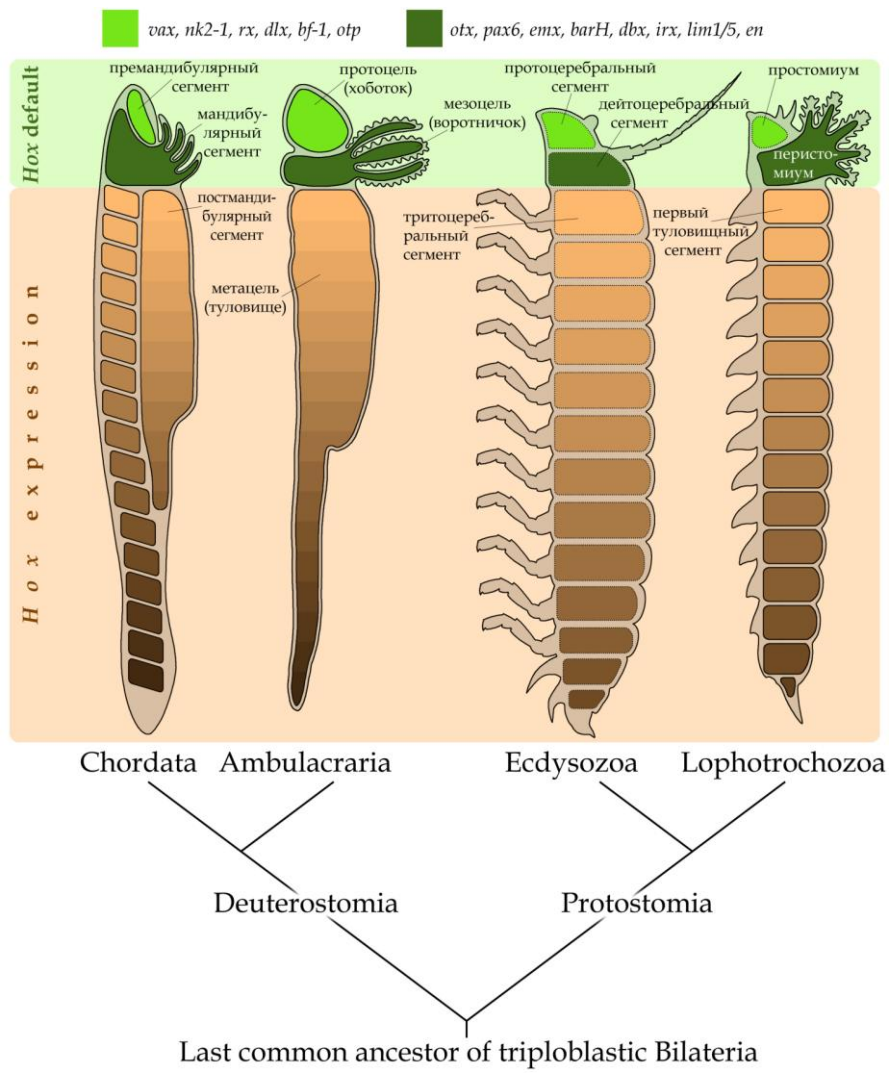


Рис. 9. Экспрессия Нох-генов в четырёх основных стволах Triploblastica (по многим авторам – см. текст; рисунок из [46])

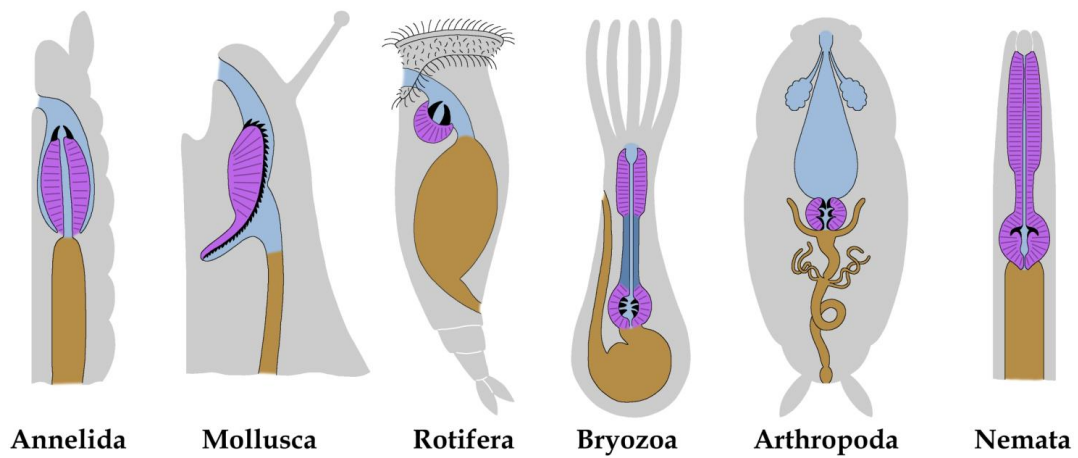


Рис. 10. Эктодермальные глотки представителей таксонов Ectopharyngeata (=Protostomia) [48]

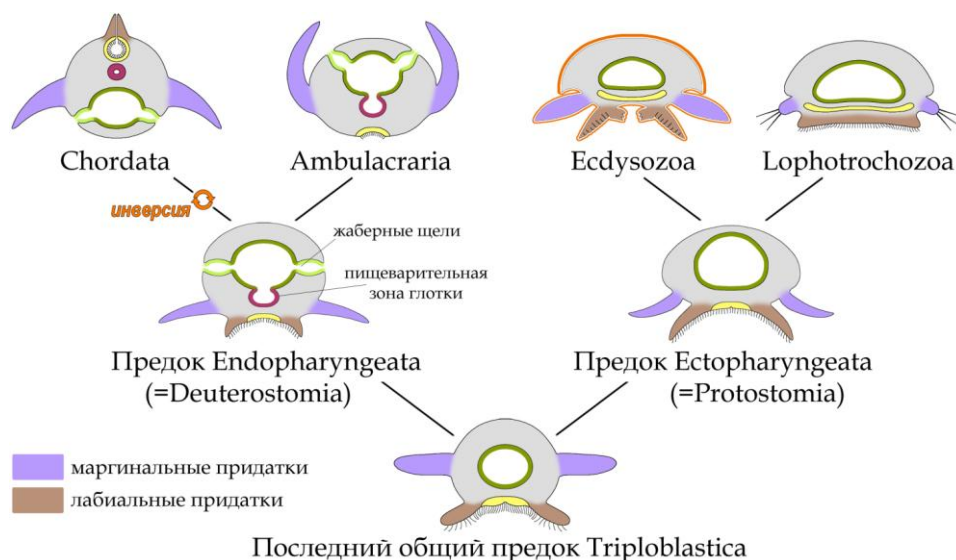


Рис. 11. Трансформация лабиальных и маргинальных придатков у Ectopharyngeata и Endopharyngeata. Жёлтым цветом показана циркумбластопоральная нервная система [48, с небольшими изменениями]

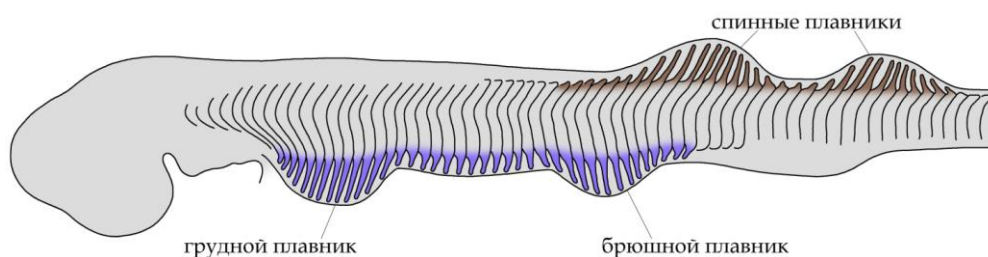


Рис. 12. Развитие медианного и парных плавников у зародыша акулы [33, упрощённо]

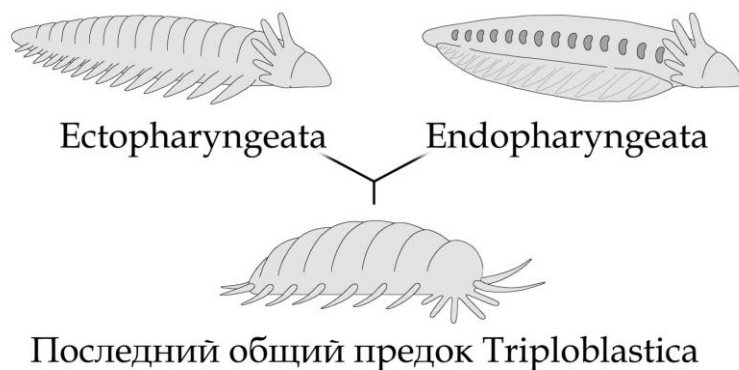


Рис. 13. Судьба метамерных конечностей в двух основных кладах Triploblastica

Список литературы

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных / В.Н. Беклемишев. – М.: Наука, 1964. – Т. 1: Проморфология. – 432 с. – Т. 2: Органология. – 446 с.
2. Крыжановский С.Г. Развитие скелета парных плавников у *Pristiurus melanostomus* / С.Г. Крыжановский // Тр. Сравн.-анат. ин-та Моск. ун-та. – 1917. – Вып. 17. – С. 20–32.
3. Малахов В.В. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных / В.В. Малахов // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38. №4. – С. 485–499.
4. Малахов В.В. Новые взгляды на происхождение билатерально-симметричных животных / В.В. Малахов // Биология моря. – 2004. – Т. 30. №5. – С. 335–346.
5. Малахов В.В. Революция в зоологии: новая система билатерий / В.В. Малахов // Природа. – 2009. – №3. – С. 40–54.
6. Малахов В.В. Революция в зоологии: новые представления о системе и филогении многоклеточных животных / В.В. Малахов // Вестник РАН. – 2013. – Т. 83. №3. – С. 210–221.
7. Малахов В.В. Микроскопическая анатомия вестиментиферы *Ridgeia phaeophiale* и проблема положения вестиментифер в системе животного царства. 4. Выделительная система, половая система, целом / В.В. Малахов, И.С. Попеляев, С.В. Галкин // Биология моря. – 1996. – Т. 22. №5. – С. 284–294.
8. Мельников О.А. О первичной гетерономности сегментов у *Articulata* / О.А. Мельников // Журн. общ. биол. – 1971. – Т. 32. №5. – С. 597–611.
9. Мельников О.А. О проморфологии членистоногих / О.А. Мельников // Журн. общ. биол. – 1977. – Т. 38. – С. 393–408.
10. Murine *Otx1* and *Drosophila otd* genes share conserved genetic functions required in invertebrate and vertebrate brain development / D. Acampora, V. Avantaggiato, F. Tuorto [et al.] // *Development*. – 1998. – Vol. 125(9). – P. 1691–1702.

11. The new animal phylogeny: Reliability and implications / A. Adoutte, G. Balavoine, N. Lartillot [et al.] // PNAS. – 2000. – Vol. 97. – P. 4453–4456.
12. Arenas-Mena C. Embryonic expression of *HeFoxA1* and *HeFoxA2* in an indirectly developing polychaete / C. Arenas-Mena // Dev. Genes Evol. – 2006. – Vol. 216. – P. 727–736.
13. Arenas-Mena C. Brachyury, *Tbx2/3* and *sall* expression during embryogenesis of the indirectly developing polychaete *Hydroides elegans* / C. Arenas-Mena // Int. J. Dev. Biol. – 2013. – Vol. 57. – P. 73–83.
14. Gastric pouches and the mucociliary sole: setting the stage for nervous system evolution / D. Arendt, E. Benito-Gutierrez, T. Brunet [et al.] // Phil. Trans. R. Soc. B. – 2015. – Vol. 370(1684). – Article 20150286.
15. Arendt D. Inversion of dorsoventral axis / D. Arendt, K. Nübler-Jung // Nature. – 1994. – Vol. 371. – P. 26.
16. Arendt D. Dorsal or ventral: similarities in fate maps and gastrulation patterns in annelids, arthropods and chordates / D. Arendt, K. Nübler-Jung // Mech. Dev. – 1997. – Vol. 61. – P. 7–21.
17. Arendt D. Comparison of early nerve cord development in insects and vertebrates / D. Arendt, K. Nübler-Jung // Development. – 1999. – Vol. 126. – P. 2309–2325.
18. Arendt D. Evolution of the bilaterian larval foregut / D. Arendt, U. Technau, J. Wittbrodt // Nature. – 2001. – Vol. 409. – P. 81–85.
19. Aronowicz J. Hox gene expression in the hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* and the evolution of deuterostome nervous systems / J. Aronowicz, C.J. Lowe // Integr. Comp. Biol. – 2006. – Vol. 46. – P. 890–901.
20. Hox gene expression during postlarval development of the polychaete *Alitta virens* / N.I. Bakalenko, E.L. Novikova, A.Y. Nesterenko [et al.] // EvoDevo. – 2013. – Vol. 4. – Article 3.
21. Balfour F.M. Treatise on Comparative Embryology / F.M. Balfour. – London: Macmillan & Co., 1880. – Vol. 2. – 692 p.

22. Bather-London F.A. Vortrage und diskussionen auf der Wiener Tagung der Palaeontologischen Gesellschaft im September 1923: Cothurnocystis: a study in adaptation / F.A. Bather-London // Paläontologische Zeitschrift. – 1926. – Bd. 7. №1. – P. 1–15.
23. Bergström J. Origin of high-rank groups of organisms / J. Bergström // Paleontol. Res. – 1997. – Vol. 1. – P. 1–14.
24. Boyle M.J. Developmental expression of foxA and gata genes during gut formation in the polychaete annelid, *Capitella* sp. I / M.J. Boyle, E.C. Seaver // *Evol. Dev.* – 2008. – Vol. 10. – P. 89–105.
25. Boyle M.J. Expression of FoxA and GATA transcription factors correlates with regionalized gut development in two lophotrochozoan marine worms: *Chaetopterus* (Annelida) and *Themiste lageniformis* (Sipuncula) / M.J. Boyle, E.C. Seaver // *EvoDevo.* – 2010. – Vol. 1(1). – Article 2.
26. Boyle M.J. Molecular conservation of metazoan gut formation: evidence from expression of endomesoderm genes in *Capitella teleta* (Annelida) / M.J. Boyle, E. Yamaguchi, E.C. Seaver // *EvoDevo.* – 2014. – Vol. 5. – Article 39.
27. Davidson A.J. The caudal-related homeobox genes *cdx1a* and *cdx4* act redundantly to regulate *hox* gene expression and the formation of putative hematopoietic stem cells during zebrafish embryogenesis / A.J. Davidson, L.I. Zon // *Dev. Biol.* – 2006. – Vol. 292. – P. 506–518.
28. Finkelstein R. From fly head to mammalian forebrain: the story of *otd* and *Otx* / R. Finkelstein, E. Boncinelli // *Trends Genet.* – 1994. – Vol. 10. – P. 310–315.
29. Fröblius A.C. Genomic organization and expression demonstrate spatial and temporal Hox gene colinearity in the lophotrochozoan *Capitella* sp. I / A.C. Fröblius, D.Q. Matus, E.C. Seaver // *PLoS One.* – 2008. – Vol. 3(12). – e4004.
30. Gaşiorowski L. Hox gene expression during development of the phoronid *Phoronopsis harmeri* / L. Gaşiorowski, A. Hejnol // *EvoDevo.* – 2020. – Vol. 11. – Article 2.
31. Goette A.W. *Lehrbuch der Zoologie* / A.W. Goette. – Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1902. – 504 p.

32. Gonzalez P. The adult body plan of indirect developing hemichordates develops by adding a Hox-patterned trunk to an anterior larval territory / P. Gonzalez, K.R. Uhlinger, C.J. Lowe // *Curr. Biol.* – 2017. – Vol. 27. – P. 87–95.

33. Goodrich E.S. Notes on the development, structure and origin of the median and paired fins of fish / E.S. Goodrich // *Quart. J. Microsc. Sci.* – 1906. – Vol. 50. – P. 333–376.

34. Grobben K. Die systematische Einteilung des Tierreiches / K. Grobben // *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien.* – 1908. – Vol. 58. – P. 491–511.

35. Halanych K.M. The new view of animal phylogeny / K.M. Halanych // *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* – 2004. – Vol. 35. – P. 229–256.

36. An urbilaterian origin of the tripartite brain: developmental genetic insights from *Drosophila* / F. Hirth, L. Kammermeier, E. Frei [et al.] // *Development.* – 2003. – Vol. 130. – P. 2365–2373.

37. Irvine S.Q. Expression patterns of anterior hox genes in the polychaete *Chaetopterus*: correlation with morphological boundaries / S.Q. Irvine, M.Q. Martindale // *Dev. Biol.* – 2000. – Vol. 217. – P. 333–351.

38. The ventral and posterior expression of the zebrafish homeobox gene *eve1* is perturbed in dorsalized and mutant embryos / J.S. Joly, C. Joly, S. Schulte-Merker [et al.] // *Development.* – 1993. – Vol. 119. – P. 1261–1275.

39. Hox gene expression in larval development of the polychaetes *Nereis virens* and *Platynereis dumerilii* (Annelida, Lophotrochozoa) / M. Kulakova, N. Bakalenko, E. Novikova [et al.] // *Dev. Genes Evol.* – 2007. – Vol. 217. – P. 39–54.

40. Kuratani S. Lamprey as an evo-devo model: lessons from comparative embryology and molecular phylogenetics / S. Kuratani, S. Kuraku, Y. Murakami // *Genesis.* – 2002. – Vol. 34. – P. 175–183.

41. Lameere A. Origine du coelome / A. Lameere // *Archivio zoologico.* – Napoli, 1932. – Vol. 16. – P. 197–206.

42. Lowe C.J. Molecular genetic insights into deuterostome evolution from the direct-developing hemichordate *Saccoglossus kowalevskii* / C.J. Lowe // *Phil. Trans. Roy. Soc. B.* – 2008. – Vol. 363. – P. 1569–1578.

43. Anteroposterior patterning in hemichordates and the origins of the chordate nervous system / C.J. Lowe, M. Wu, A. Salic [et al.] // *Cell.* – 2003. – Vol. 113(7). – P. 853–865.

44. MacBride E.W. The formation of the layers in amphioxus and its bearing on the interpretation of the early ontogenetic processes in other vertebrates / E.W. MacBride // *Quart. J. Micr. Sci.* – 1909. – Vol. 54. – P. 279–345.

45. Malakhov V.V. Symmetry and the tentacular apparatus in Cnidaria / V.V. Malakhov // *Russ. J. Mar. Biol.* – 2016. – Vol. 42. No. 4. – P. 287–298.

46. Malakhov V.V. On the origin of tentacles and limbs in Deuterostomia / V.V. Malakhov, O.V. Ezhova // *Russian Journal of Marine Biology.* – 2023. – Vol. 49 (Suppl. 1). – P. 2–28.

47. Malakhov V.V. Origin of vertebrate limbs / V.V. Malakhov, O.V. Ezhova // *Paleontol. J.* – 2024. – Vol. 58. – P. 1342–1366.

48. Malakhov V.V. Protostomia and Deuterostomia: Do They Exist? / V.V. Malakhov, O.V. Ezhova // *Paleontological Journal.* – 2025. – Vol. 59. No. 9. – P. 994–1039.

49. Larval body patterning and apical organs are conserved in animal evolution / H. Marlow, M.A. Tosches, R. Tomer [et al.] // *BMC Biol.* – 2014. – Vol. 12. – Article 7.

50. The developmental basis for the recurrent evolution of deuterostomy and protostomy / J.M. Martín-Durán, Y.J. Passamaneck, M.Q. Martindale [et al.] // *Nat. Ecol. Evol.* – 2016. – Vol. 1. – Article 0005.

51. Identification and expression of the lamprey pax-6 gene: evolutionary origin of segmented brain of vertebrates / Y. Murakami, M. Ogasawara, F. Sugahara [et al.] // *Development.* – 2001. – Vol. 128. – P. 3521–3531.

52. Nübler-Jung K.N. Dorsoventral axis inversion. Enteropneust anatomy links invertebrates to chordates turned upside down / K.N. Nübler-Jung, D. Arendt // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* – 1999. – Vol. 37. – P. 93–100.

53. Ruppert E.E. *Invertebrate Zoology: a Functional Evolutionary approach* / E.E. Ruppert, R.S. Fox, R.D. Barnes. – Belmont, CA: Thomson–Brooks/Cole, 2004. – 936 p.

54. Sedgwick A. On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions / A. Sedgwick // *Quart. J. Microsc. Sci. N.S.* – 1884. – Vol. 24. – P. 43–82.

55. Sinigaglia C. The bilaterian head patterning gene *six3/6* controls aboral domain development in a cnidarians / C. Sinigaglia, H. Busengdal, L. Leclere [et al.] // *PLoS Biol.* – 2013. – Vol. 11. No. 2. – e1001488.

56. Snodgrass R.E. *Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda* / R.E. Snodgrass // *Smithson. Misc. Coll.* – 1938. – Vol. 97. – P. 1–159.

57. Steinmetz P.R.H. A non-bilaterian perspective on the development and evolution of animal digestive systems / P.R.H. Steinmetz // *Cell Tissue Res.* – 2019. – Vol. 377. No. 3. – P. 321–339.

58. Gut-like ectodermal tissue in a sea anemone challenges germ layer homology / P.R.H. Steinmetz, A. Aman, J.E.M. Kraus [et al.] // *Nat. Ecol. Evol.* – 2017. – Vol. 1. – P. 1535–1542.

59. The segmental pattern of *otx*, *gbx*, and *Hox* genes in the annelid *Platynereis dumerilii* / P.R.H. Steinmetz, R.P. Kostyuchenko, A. Fischer [et al.] // *Evol. Dev.* – 2011. – Vol. 13. – P. 72–79.

60. *Six3* demarcates the anterior-most developing brain region in bilaterian animals / P.R.H. Steinmetz, R. Urbach, N. Posnien [et al.] // *Evodevo.* – 2010. – Vol. 1. – Article 14.

61. van Beneden E. *Recherches sur le developement des Arachnactis. Contribution a la morphologie de Cerianthides* / E. van Beneden // *Arch. Biol. (Paris).* – 1891. – Vol. 11. – P. 114–146.