

Эволюционная история предельно упрощенных животных — ортонектид

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Parfenova L.V., Balaev A.V., Gubaidullin I.M., Pechatkina S.V., Abzalilova, L.R., Spivak S.I., Khalilov L.M., Dzhemilev U.M. Kinetic Model of Olefins Hydroalumination by HAlBui_2 and AlBui_3 in Presence of $\text{Cp}^*2\text{ZrCl}_2$ Catalyst // *Int. J. Chem. Kinet.*, 2007. V. 39, N 6. P. 333–339.
2. Клеттер В.Ю. Эффективность применения ингибирующих буровых растворов при строительстве скважин на месторождениях ОАО «АНК «Башнефть» // Мат. I научно-технической конференции молодых ученых-специалистов ООО «Башнефть-Геопроект». Уфа. 2009. Т. 1. С. 147–150.
3. Линд Ю.Б., Губайдуллин И.М., Мулюков Р.А. Методология параллельных вычислений для решения задач химической кинетики и буровой технологии // *Системы управления и информационные технологии*. 2009. № 2(36). С. 44–50.



20 Эволюционная история предельно упрощенных животных — ортонектид

Сравнение нуклеотидных последовательностей генов — наиболее эффективный современный метод установления родственных отношений видов. Однако неравномерность эволюции ведет к неправильному объединению генов по скорости эволюции. При определении родственных связей просто устроенных животных — ортонектид с их быстро эволюционировавшими генами рибосомной РНК для преодоления такого искажения использовано варьирование набора видов. Этим методом показана высокая вероятность происхождения ортонектид от определенного подмножества кольчатых червей. Сделан вывод о катастрофическом упрощении морфологии ортонектид в эволюции.

АВТОРЫ:

В.В. Алёшин — докт. биол. наук, вед. науч. сотр. отдела эволюционной биохимии НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ;
e-mail: Aleshin@genebee.msu.su

Г.С. Слюсарев — докт. биол. наук, проф. кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ;
e-mail: slyusarev@hotmail.com

Н.Б. Петров — докт. биол. наук, зав. лабораторией геносистематики животных НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ;
e-mail: petr@belozersky.msu.ru

Загадка происхождения ортонектид

Ортонектиды относятся к самым загадочным животным на Земле. Взрослые — это маленькие (менее 1 мм длиной), крайне просто устроенные червячки. У них нет никаких органов, они выглядят как тоненькие мешочки из одного слоя ресничных клеток, наполненные половыми продуктами. С помощью ресничек они плавают в море. Поскольку у них нет рта и кишечника, живут они недолго и только успевают, что произвести потомство. Удивительна и та стадия в жизненном цикле, которая порождает взрослых ортонектид. Это гигантская многоядерная клетка (плазмодий), паразитирующая в теле морских беспозвоночных. В плазмодии вокруг некоторых ядер обособляются внутренние, генеративные клетки, из которых, как из яйца, развиваются червячки, которые впоследствии выходят в воду. После открытия ортонектид рассматривали как переходное звено между одноклеточными и многоклеточными. Однако современные исследования [1] выявили у червеобразных стадий рудименты мышечной системы и органа чувств. Родство ортонектид с многоклеточными животными показало также и сравнение нуклеотидных последовательностей генов рибосомной РНК [2, 3]. Стало ясно, что ортонектиды происходят от каких-то «обычных», но крайне упростившихся в связи с паразитизмом животных. Но каких? Упрощенная морфология ортонектид не дает подсказки о строении их предков.

Гены как источник эволюционной информации

Компьютерный анализ генетических текстов — это наиболее современный метод реконструкции эволюционной истории. Благодаря опоре на колоссальную и легко формализуемую информацию он получает широкое распространение. Даже отдельные гены дают для сравнения сотни или тысячи признаков-нуклеотидов. Важно и то, что гены одновременно и биологические, и молекулярные объекты. На них действуют и силы биологической эволюции (определенные в каждый момент времени, но изменчивые и непостоянные в геологическом масштабе времени), и молекулярные. Последние строгие и постоянные, как газовые законы. Они задают «стрелу времени» изменения молекулярных признаков. Эволюция генов оказывается результирующей из биологической и молекулярной (энтропийной) компонент. Однако в отношении ортонектид первый опыт молекулярно-компьютерной филогенетики [2, 3] дал весьма скромный результат: установил их принадлежность к билатеральносимметричным животным, но не выявил ближайших современных родственников.

Артефакт притяжения длинных ветвей

Эволюция, как известно, протекает неравномерно. Так, на эволюционном пути от общего предка бактерий и человека во второй линии, очевидно, произошли более крупные изменения морфологии, то есть скорость морфологической эволюции в ней была выше. Молекулярная эволюция гораздо равномернее, но и она зависит от биологических параметров (эффективной численности популяции, эффективности систем репарации и других). Если в каких-то филогенетических линиях рассматриваемый ген эволюционировал быстрее чем в остальных, то последние окажутся более похожи между собой (потому что меньше удалились от предка) и могут быть ошибочно объединены по сходству, а не родству. Гены рибосомной РНК ортонектид как раз таковы: они сильно отличаются от генов рРНК других животных. Потому очень трудно найти родственников ортонектид, что все остальные животные более похожи между собой по генам рРНК! Быстрая эволюция генов ортонектид имитирует длительную независимую эволюцию.

Суперкомпьютерное перетряхивание таксономической выборки

В простых случаях генетические методы легко позволяют находить родственников (рис. 1, А). Напомним: при этом берут не единичные признаки (как на рис. 1, А), а особым образом усредняют сотни и тысячи признаков, доступных из выравнивания нуклеотидных последовательностей генов.

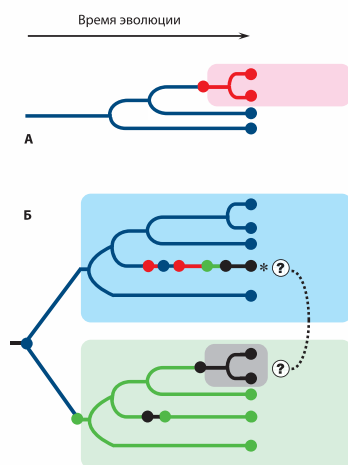


Рис. 1. Состояние единичного участка гена в эволюции

Четырьмя цветами обозначены четыре типа нуклеотидов, кружками — место наследуемых мутаций в эволюции и современное состояние. А — Случай одной мутации и правильной реконструкции. Розовым фоном выделена монофилетическая группа. Б — Случай потери филогенетической информации вследствие множественных и повторных мутаций; звездочкой (*) помечена особо быстро эволюционирующая линия — для правильного

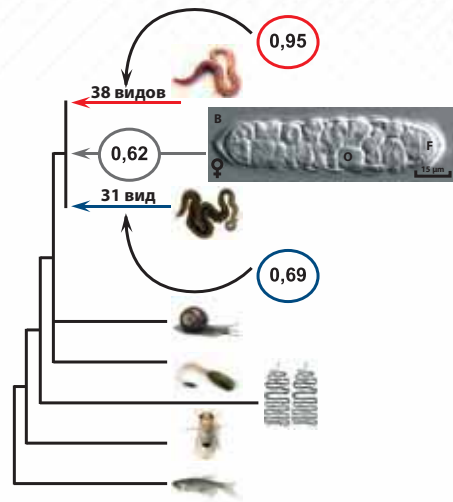
ее размещения на дереве необходим одновременно отбор наиболее консервативных в истории данного таксона нуклеотидов и меры по предотвращению «размывания» сигнала.

Обычно применяют вычислительно трудоемкие методы максимального правдоподобия с эвристическими способами подбора деревьев. Сложность задачи резко повышается, если в выборке присутствуют виды, в истории которых был этап ускоренной эволюции. Это означает неоднократную смену нуклеотидов во многих участках гена. В них филогенетическая информация оказывается навсегда утраченной, непригодной для суждения о предках этого вида (рис. 1, Б). К счастью, в пределах любого гена одни нуклеотиды (функционально более важные) консервативнее других. Распределение нуклеотидов по скорости эволюции близко к гамма-распределению, и консервативные нуклеотиды могут сохранить достоверную информацию о предках. Но проблема усугубляется тем, что нуклеотидные замены, пусть и не так интенсивно, фиксируются во всех линиях. Если радиация происходила за короткое время относительно времени последующей независимой эволюции, то в каждом подтаксоне найдутся представители с любым состоянием многих отдельных признаков (рис. 1, Б) — ведь нуклеотидный «алфавит» генов всего-навсего четырехбуквенный. Даже виды со средней скоростью молекулярной эволюции будут «перемешиваться», а тем более «длинные ветви» быстро эволюционировавших видов. Идея примененного подхода состоит в снижении фонового «перемешивания» за счет изменения и консолидации таксономической выборки. Это очень объемная задача, учитывая необходимость параллельного тестирования различных вариантов разбиения выборки. Она решалась на суперкомпьютере СКИФ МГУ «Чебышев».

Филогения ортонектид и регресс в эволюции

Из предварительных данных можно было подозревать происхождение ортонектид от каких-то кольцецев. Апостериорная вероятность такой гипотезы в байесовом анализе с участием генов 18S рРНК и 28S рРНК 69 видов кольцецев составила умеренную величину 0,62. Применяя разбиение множества видов на филогенетические группы, мы обнаружили, что в специализированных наборах гипотеза объединения ортонектид с кольцецами филогенетической группы 1 (38 видов) обнаруживает апостериорную вероятность 0,95, тогда как для альтернативной группы 2 (оставшийся 31 вид) эта вероятность составляет 0,69 (рис. 2).

Апостериорная вероятность для выборок из 38, 31 и 69 видов кольцецев показана красным, синим и серым, соответственно.



Таким образом, мы нашли ближайшую к ортонектидам группу кольцецов и не только подтвердили общую гипотезу о принадлежности ортонектид к кольцецам, но и конкретизировали эту гипотезу. Тем самым гипотеза происхождения ортонектид от высших, сложно устроенных целомических метамерных животных становится наиболее обоснованной. Бедная, упрощенная морфология ортонектид показывает нам, до какой степени могут быть утрачены достижения предшествовавшей эволюции, если вид вступил на путь регресса.

Рис. 2.
Вероятное филогенетическое дерево и положение на нем ортонектид

Работа выполнялась при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований и федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Слюсарев Г.С. Тип Ортонектида (Orthonectida): строение, биология, положение в системе многоклеточных животных // Журн. общей биологии. 2008. Т. 69. № 6. С. 403–427.
2. Pawlowski J. et al. Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13. N 8. P. 1128–1132.
3. Hanelt B. et al. The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocomae* (Orthonectida) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis // Mol. Biol. Evol. 1996. V. 13, N 9. P. 1187–1191.

Параллельные компьютерные технологии в системах виртуального окружения. Цели и задачи

