



ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ ИМ. А.Н. СЕВЕРЦОВА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ ИМ. Н.К. КОЛЬЦОВА РОССИЙСКОЙ
АКАДЕМИИ НАУК

**СЕРИЯ КОНФЕРЕНЦИЙ И КОЛЛОКВИУМОВ
«МОРФОГЕНЕЗ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И
ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ»**

КОНФЕРЕНЦИЯ 5

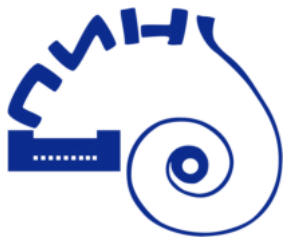
**«КЛЮЧЕВЫЕ ИННОВАЦИИ, ОСЕВАЯ
ОРГАНИЗАЦИЯ И ПЛАН СТРОЕНИЯ
МЕТАЗОА В ФИЛО- И ОНТОГЕНЕЗЕ»**

27 — 29 ноября 2024г.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва,
ул. Профсоюзная, д. 123.

ПРОГРАММА

Москва, 2024



Организационный комитет

Председатель – С.В. Рожнов, академик РАН
Секретарь – Г.А. Анекеева, к.б.н., ПИН РАН

Члены организационного комитета

Адрианов А.В., академик РАН, ОБН РАН
Васильев А.В., член-корр. РАН, ИБР РАН
Долматов И.Ю., член-корр. РАН, ННЦМБ ДВО РАН
Лопатин А.В., академик РАН, ПИН РАН
Малахов В.В., академик РАН, МГУ
Рожнов В.В., академик РАН, ИПЭЭ РАН
Розанов А.Ю., академик РАН, ПИН РАН
Алешин В.В., д.б.н., НИИ физико-химической биологии,
МГУ
Исаева В.В., д.б.н., ИПЭЭ РАН, ННЦМБ ДВО РАН
Краус Ю.А., д.б.н., ИБР РАН, МГУ
Островский А.Н., д.б.н., СПбГУ
Смирнов С.В., д.б.н., ИПЭЭ РАН
Шишкин М.А., д.б.н., ПИН РАН
Казанцева Е.С., к.б.н., ПИН РАН
Миранцев Г.В., к.б.н., ПИН РАН
Крутых А.А., ПИН РАН

27 ноября 2024г., среда

10:00 — 11:00: регистрация участников

11:00 — 13:00: утреннее заседание

11:00 — 11:10: **С.В. Рожнов** (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).

Открытие конференции, приветственное слово.

11:10 — 11:40: **Малахов В.В., Ежова О.В.** (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова).

«Первичноротые и вторичноротые – существуют ли они?». (30 мин.)

1. В 1908 г. австрийский зоолог Карл Гроббен разделил всех билатерально-симметричных животных на две группы – первичноротых (Protostomia) и вторичноротых Deuterostomia, которые соответствуют двум главным филогенетическим стволам Bilateria. В основу деления были положены признаки раннего эмбрионального развития. У вторичноротых гастрюла удлиняется в орально-аборальной оси (которая становится передне-задней осью организма), бластопор дает начало анусу, а рот образуется на переднем конце эмбриона. У первичноротых гастрюла удлиняется в направлении, перпендикулярном орально-аборальной оси гастрюлы. Бластопор вытягивается (направление его вытягивания совпадает с будущей передне-задней осью организма) и замыкается сзади наперед, при этом остаток бластопора на переднем конце становится ртом. По мнению К. Гроббена брюшная сторона Protostomia – это область разросшегося и сомкнувшегося бластопора, тогда как у Deuterostomia брюшная сторона – это один из секторов (одна из антимер) гастрюлы. Таким образом у первичноротых и вторичноротых не гомологичны не только рот и анус, но также не гомологичны брюшные стороны и главные оси тела. Такое могло произойти только, если эволюционные ветви Protostomia и

Deuterostomia разошлись еще на уровне кишечнополостных предков.

2. Деление на Protostomia и Deuterostomia стало парадигмой зоологии XX века, правда, судьба брюшной стороны и происхождение передне-задней оси обычно не принимались во внимание. Зато происхождение рта оказалось на первом плане, – считалось, что у первичноротых рот – это производное бластопора, тогда как у вторичноротых рот никак с бластопором не связан. В течение XX века накопилось множество фактов, которые противоречили догматическому пониманию первичноротости и вторичноротости. Среди всех вторичноротых бластопор превращается в анус только в развитии иглокожих. В то же время у многих Protostomia рот образуется вне связи с бластопором. К концу XX века зоологи были готовы отказаться от деления Bilateria на Protostomia и Deuterostomia.

3. На рубеже XX и XXI веков в биологии произошла научная революция, связанная с применением методов молекулярной филогенетики. В повседневный обиход зоологии вошли новые мегатаксоны, такие как Lophotrochozoa и Ecdysozoa. Тем не менее, молекулярная филогенетика подтвердила справедливость гроббенковского деления Bilateria на Protostomia и Deuterostomia. В состав Protostomia входят надтипы Ecdysozoa и Lophotrochozoa, тогда как в состав Deuterostomia – Chordata и Ambulacraria.

4. Есть ли морфологические синапоморфии у Protostomia и Deuterostomia? Главная синапоморфия Protostomia состоит в гипертрофированном развитии эктодермальной передней кишки. Этот признак справедлив даже для тех представителей Protostomia (например, Chaetognatha и Cephalorhyncha), у которых рот развивается, как у типичных вторичноротых.

5. У Deuterostomia эктодермальная передняя кишка не развивается, но есть другая синапоморфия – слияние метамерных придатков общего предка Bilateria в плавниковые складки Chordata (на основе которых у Vertebrata возникают парные плавники и конечности Tetrapoda) и генитальные крылья Ambulacraria. У Protostomia метамерные придатки не сливаются. Они дают начало первично двуветвистым конечностям Ecdysozoa и метамерным параподиям Lophotrochozoa.

Синапоморфией Ecdyzozoa является срастание с покровами хитиновой теки, которая дает начало линяющей кутикуле. Для Lophotrochozoa в качестве синапоморфий могут рассматриваться развитие щетинок на параподиях и эктодермальных протонефридиев у личинок и прогенетических форм.

Таким образом, таксоны, созданные К. Гроббенем, возвращаются к нам в XXI веке, но и наполняются новым содержанием. «Время – честный человек», как говорил Фигаро в бессмертной комедии Бомарше.

Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 23-14-00047.

11:40 — 12:00: Кузьмина Т.В., Малахов В.В.

(Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова).

«Признаки «складывания» в онтогенезе и организации современных брахиопод».

Брахиоподы — тип морских беспозвоночных, тело которых заключено в двустворчатую раковину. Эта группа животных известна с раннего кембрия и наибольшего расцвета достигла в палеозое. Брахиоподы подразделяются на три подтипа: Linguliformea, Craniiformea и Rhynchonelliformea, которые различаются по структуре и составу раковины, внутреннему строению и особенностям онтогенеза. Палеонтологическая летопись брахиопод прослежена благодаря их минерализованным двустворчатым раковинам, которые хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и подробно изучены. Однако вопрос о происхождении плана строения брахиопод до сих пор остается дискуссионным.

В 1991 году была опубликована статья Клауса Нильсена о эмбриональном и личиночном развитии краниоформной брахиоподы *Novocrania anomala*. Это исследование произвело революцию в понимании эволюции брахиопод и заложило основу для «гипотезы складывания» в отношении формирования плана строения брахиопод. Во время метаморфоза личинка *N. anomala* (хетотроха) сгибается на брюшную сторону, а обе створки раковины ювенильной стадии формируются на

дорсальной стороне. Было предположено, что этот процесс может отражать эволюционное происхождение плана строения брахиопод: ползающий предок свернулся на вентральную сторону.

Важно отметить, что признаки «складывания» можно проследить в онтогенезе представителей других подтипов брахиопод. Так, анализ данных по развитию ринхонеллиформных брахиопод показал, что «складывание» происходит на эмбриональной и личиночной стадиях онтогенеза. Рост личинки ринхонеллиформных брахиопод сопровождается разрастанием дорсального сектора мантии, что отражает процесс «складывания». У предствителей двух современных семейств лингулиформных брахиопод, *Discinidae* и *Lingulidae*, в онтогенезе процесс «складывания» наблюдается на более ранних этапах развития. Данные по построению карт презумптивных зачатков у дисцинид показывают разрастание дорсального сектора эмбриона, который в дальнейшем даст начало как дорсальной, так и вентральной створкам раковины у ювенильных особей. У лингулид обе створки раковины также развиваются на дорсальной стороне эмбриона.

Признаки «складывания» можно проследить в организации мягкого тела взрослых особей современных брахиопод. Было показано, что у большинства брахиопод имеется два латеральных мезентерия (гастропариетальный и илеопариетальный), которые располагаются под острым углом друг другу, и, вероятно, соответствуют двум последовательным диссепиментам, которые делили туловище предковых форм на три сегмента. При складывании тела передний диссепимент превратился в гастропариетальный, а задний — в илеопариетальный мезентерии. У брахиопод отсутствует вентральный кровеносный сосуд, который развит у других билатерально симметричных животных. Кроме того, «гипотезу складывания» подтверждает необычная морфология кишечной трубки брахиопод, которая у ринхонеллиформных брахиопод изогнута в сагиттальной плоскости.

Таким образом, у брахиопод происходит прогрессивная эмбрионизация «процесса складывания»: у *Craniiformea* складывание происходит во время метаморфоза; у

Rhynchonelliformea — на эмбриональной и личиночной стадиях; а у Linguliformea — на ранних эмбриональных стадиях онтогенеза. У взрослых брахиопод искривление передне-задней оси привело наклону латеральных мезентерий, изгибанию кишечной трубки, а также к редукции вентральной части тела и связанных с ней некоторых органов.

12:00 — 12:20: Мадисон А.А.¹, Кузьмина Т.В.², Малахов В.В.² (¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук, ²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова).

«Проблема осевой организации и плана строения брахиопод в филогенезе».

Согласно гипотезе складывания Клауса Нильсена план строения брахиопод сформировался путём сворачивания ползающего предка на брюшную сторону, что привело к искривлению оси тела и дорсальному происхождению обеих створок раковины. Эта гипотеза объясняет многие морфологические особенности современных брахиопод, а также данные их онтогенеза. Однако сейчас большинство палеонтологов отвергают «гипотезу складывания» на основе новых находок и реконструкций склеритомов раннекембрийских томмотиид, имеющих микроструктуру, сходную с микроструктурой ранних брахиопод. Было выделено три жизненные формы томмотиид: червеобразные, трубчатые и малосклеритные. Ползающие червеобразные томмотииды несли на спинной стороне метамерно расположенные склериты, по бокам тела также метамерно располагались щетинки, в то время как брюшная сторона была уплощена и, вероятно, служила для ползания по субстрату. Склеритом сидячих трубчатых томмотиид состоял из равномерно развитых по окружности склеритов, образующих трубку вокруг мягкого тела. Тело сидячих малосклеритных форм могло быть покрыто всего двумя склеритами. Предполагается, что все сидячие томмотииды питались за счет фильтрации взвешенных в воде частиц. На основе этих данных был предложен сценарий

эволюции брахиопод: ползающие формы перешли к жизни в трубке, а затем, путем сокращения числа склеритов и специализации оставшихся, приобрели двустворчатую раковину. Также предполагается происхождение форонид от трубчатых томмотиид путём редукции минерализованного скелета. Таким образом, согласно этим авторам, «складывания» в филогенезе лофофорат не происходило и ось тела осталась прямой.

Однако эти гипотезы вызывают ряд вопросов. В первую очередь, остаётся неясным, как в процессе филогенеза мог произойти переход от ползающих томмотиид, покрытых склеритами на спинной стороне, к сидячим трубчатым формам. Тело трубчатых томмотиид было полностью покрыто склеритами, что предполагает секрецию склеритов также и брюшной стороной, которая была приспособленной для ползания и не имела секретизирующего эпителия. Известно, что у некоторых животных, например, у аннелид, в филогенезе происходил постепенный переход от мягкотелого ползающего животного к жизненной форме, обитающей в трубке, которая может быть обызвествлённой. Такой переход мог происходить только при наличии промежуточной стадии, которая обитала в грунте. Однако в филогенетических моделях, отвергающих «гипотезу складывания», подобная закапывающая стадия отсутствует. Малосклеритные формы были маленького размера и можно предположить, что они были ювенильными формами. Следовательно, гипотеза о происхождении брахиопод от малосклеритных томмотиид подразумевает педоморфоз, что не согласуется с раннекембрийскими крупными лингулиформными и ринхонеллиформными брахиоподами со сложной организацией. Кроме того, данные гипотезы не поддерживаются биогенетическим законом, поскольку в онтогенезе современных форонид и брахиопод имеются признаки складывания, у форонид на спинную, а у брахиопод на брюшную сторону.

Учитывая сходство микроструктуры склеритов томмотиид и раковин раннекембрийских брахиопод, можно предположить, что метамерные ползающие томмотииды могли дать начало олигомерному предку брахиопод, который нёс склериты на спинной стороне и вёл ползающий образ жизни. В процессе эволюции, вероятно для защиты от хищников, олигомерный

предок брахиопод свернулся на брюшную сторону. Поскольку при наличии склеритома на спинной стороне наиболее простым и удобным способом защиты является сворачивание на брюшную сторону, то именно гипотеза складывания представляется наиболее вероятным сценарием происхождения плана строения брахиопод.

12:20 — 12:40: Андропова Е.И.^{1,2}, Краус Ю.А.^{1,2}

(¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, ²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук).

«Готовь хеты смолоду: эмбриональное развитие аннелиды *Galathowenia oculata*».

Для локомоции личинок и взрослых особей Lophotrochozoa очень важны щетинки (хеты). Хеты формируются в фолликулах – погруженных в тело личинки структурах, состоящих из трех типов клеток: хетобласта, фолликулярных клеток и покрытых кутикулой эпидермальных клеток. Синтез щетинки осуществляет расположенный в основании фолликула хетобласт с помощью микроворсинок, которые откладывают вокруг себя слои β-хитина. Фолликулярные клетки, в свою очередь, образуют канал для хеты. Интересно, что хеты обладают большим разнообразием строения в зависимости от образа жизни животного. При этом строение фолликулов у всех Spiralia очень консервативно.

У типичных представителей Annelida формирование хет начинается у поздней личинки-метатрохофоры при дифференцировке сегментов тела, когда животное уже состоит из нескольких тысяч клеток. Закладка фолликула в этом случае представляет собой инвагинацию многоклеточного участка эпидермы. В то же время, существуют виды аннелид, у которых закладка фолликулов и формирование хет начинается на очень ранних стадиях развития, когда эмбрион состоит из небольшого числа клеток. Один из таких видов – аннелида *Galathowenia oculata* (Oweniidae), имеющая очень характерную личинку-митрарию, Самой яркой чертой митрарии, которая отличает её

от трохофоры аннелид, являются длинные щетинки, в несколько раз превышающие длину тела. Считается, что такие длинные хеты являются важной адаптацией митрарии к жизни в планктоне. Возникает вопрос – отличается ли развитие фолликула и хеты в позднем личиночном развитии и в эмбриогенезе?

Мы исследовали формирование фолликула и хеты у *G. oculata*, используя методы классической гистологии, а также световой, конфокальной и трансмиссионной электронной микроскопии.

Оказалось, что несколько пар длинных хет присутствуют уже на момент выхода ранней личинки из оболочки оплодотворения. Соответственно, их формирование начинается еще на стадии поздней гастролы, как только у эмбриона дифференцируются все три зародышевых листка. У галатовении, как и у большинства *Spiralia*, эмбрион малоклеточный – гастрולה состоит не более, чем из 100 клеток. Закладка первых двух пар фолликулов происходит в эктодерме. Каждый из них состоит всего из двух клеток: хетобласта, синтезирующего щетинку, и одной фолликулярной клетки, которая образует канал для растущей хеты. Вскоре после дифференцировки хетобласт меняет форму и погружается под эктодерму, ближе к первичным клеткам мезодермы – мезотелобластам. Фолликулярная клетка, в свою очередь, остается в эктодерме, однако меняет свою ориентацию в пространстве, следуя за погружающимся хетобластом. В ходе дальнейшего эмбрионального и личиночного развития фолликулы так и не становятся многоклеточными, лишь увеличивается их количество.

Эмбриональный хетогенез у эмбриона овениид представляет собой яркий пример гетерохронии: относительное время формирования фолликулов и хет сдвинулось на ранние стадии развития. Поскольку эти стадии являются малоклеточными, то и сам фолликул в этом случае формируется всего из двух клеток. Можно предположить, что это было обусловлено далеко зашедшей адаптацией личинок овениид к планктонному образу жизни, которая потребовала как можно более раннего формирования структуры, необходимой для парения в толще воды. В результате, в ходе эволюции существенно изменилось строение и формирование такой консервативной структуры, как

фолликул. Данная гетерохрония сделала дифференцировку хетобласта и фолликулярной клетки первой дифференцировкой клеток в развитии галатовении.

Все эти изменения представляют собой яркую иллюстрацию того, как адаптация к условиям среды приводит к изменению консервативных структур и их морфогенезов.

12:40 — 13:00: Гаврилов-Зимин И.А. (Зоологический институт Российской академии наук, Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова Российской академии наук).

«Архаичные онтогенезы и репродуктивные критерии многоклеточности».

13:00 — 13:40: перерыв

13:40 — 15:40: дневное заседание

13:40 — 14:10: Байрамов А.В., Ермакова Г.В., Зарайский А.Г. (Институт биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова Российской академии наук).

«Особенности эмбриональной индукции у миног – эволюционный консерватизм или импровизация?» (30 мин.)

Ранняя эмбриональная дифференцировка и формирование оси тела являются важнейшими событиями в эмбриональном развитии, лежащими в основе формирования плана строения будущего организма. Индуктивный центр, Шпеманновский организатор, 100летие открытия которого отмечается в текущем 2024 году, регулирует ранние этапы развития эмбриона через механизмы, проявляющиеся в межклеточных взаимодействиях. Классическая модель нейральной индукции у позвоночных, разработанная преимущественно на амфибиях, предполагает, что клетки организатора экспрессируют антагонисты BMP сигнала (белки

Noggin, Follistatin, Chordin), разрешая нейральную дифференцировку и индуцируя формирование оси тела. У представителей других классов позвоночных также были обнаружены организационные центры, но вопрос их функциональной полноценности в качестве организаторов остается дискуссионным. Было показано, что нейральная индукция и осевая дифференцировка далеко не всегда сводятся к модулированию активности каскада BMP. У птиц принципиальную роль в нейральной индукции играют Fgf и Wnt сигналы. У сестринских хордовых групп — полухордовых и иглокожих — существенную роль играет Wnt каскад. В контексте исследования основ механизмов нейральной индукции у позвоночных, многи представляют большой интерес как современные представители бесчелюстных, базальной эволюционной ветви позвоночных.

Проведенные нами исследования показали, что такие известные эмбриональные индукторы позвоночных, как гены *noggin* не индуцируют у миног формирование вторичных осей тела, а геномный и транскриптомный анализы показали отсутствие у миног известного эмбрионального индуктора — гена *chordin*, что является уникальной ситуацией для позвоночных. Полученные данные указывают на вероятные отличия механизма нейральной индукции у миног от классической модели, описанной у амфибий. С учетом эволюционной древности круглоротых это ставит вопрос и том, являются ли особенности механизмов ранней эмбриональной индукции у миног их новоприобретением или, напротив, отражением фундаментальных механизмов эмбриональной дифференцировки у предковых позвоночных.

**14:10 — 14:30: Евнукова Е.А.^{1,2}, Кондакова Е.А.^{1,3},
Полякова Н.В.¹ (¹Санкт-Петербургский государственный университет, ²Зоологический институт Российской академии наук, ³Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии «ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга).**

«Нейруляция миноги *Lampetra planeri* в эволюционном контексте».

Бесчелюстные – это одна из двух эволюционных ветвей группы Позвоночных. У Бесчелюстных впервые в эволюции передний отдел нервной трубки (НТ) расширяется и преобразуется в головной мозг с дифференцированными отделами, что принципиально отличает их и вообще всю группу Позвоночных от других групп Хордовых животных [Murakami и др., 2005]. Нейруляция в туловищном отделе миног была ранее описана, но только на уровне общего описания морфогенеза структур.

В нашей работе мы рассматривали развитие НТ (нейруляцию) у зародышей *Lampetra planeri* на стадиях 22-26 (по Tahara, 1988) и у личинок в возрасте 1-3 лет. зародыши и личинки были собраны в ручьях Ленинградской области и исследованы методами классической гистологии и гистохимии (ШИК-реакция).

В нейруляции миног можно отметить сходные черты как с нейруляцией амниот, так и с нейруляцией костистых рыб. Как и у Teleostei, просвет в НТ и в туловищном, и в хвостовом отделах формируется вторично и отсутствует переходная зона между туловищным и хвостовым отделами НТ (Handrigan, 2003; Richardson et al., 2010). Однако, для миног не характерно формирование нейрального киля и билатеральная симметрия нейрального тяжа, характерных для нейруляции Teleostei. Кроме того, в туловищном отделе миног формируются ярко выраженные нейральные валики в результате приподнимания латеральных участков нейральной пластинки. Подобные структуры наблюдаются при первичной нейруляции амниот (Lowery, Sive, 2004).

На основании полученных морфологических данных о нейруляции миног в опубликованных ранее работах и новых данных этого исследования можно выдвинуть две гипотезы о возможных путях эволюции механизмов формирования НТ позвоночных. Согласно первой, модель формирования НТ миног, описанная выше, является базальной, а варианты амниот

и Teleostei – результат ее преобразований. При этом в линии амниот эволюция шла в направлении большей дифференциации между механизмами формирования туловищного и хвостового отделов НТ, а у костистых рыб – в сторону унификации. В пользу этой гипотезы говорят сходные черты нейруляции миног как с нейруляцией амниот, так и с нейруляцией костистых рыб. Тем не менее, наличие у миног ряда исключительных особенностей, а также принятие во внимание механизмов нейруляции у представителей других групп Хордовых (ланцетника и асцидий (Holland, Holland, 1998; Nicol, Meinertzhagen, 1988; Cole, Meinertzhagen, 2004)) говорит о возможности и другого пути эволюции механизмов нейруляции среди всех Хордовых, при котором вариант миног является не базальным для амниот и рыб, а вместе с ними одним из трех вариантов преобразований некоторой предковой формы нейруляции.

Настоящее исследование вносит вклад в имеющиеся представления об эволюции механизмов развития центральной нервной системы позвоночных. Полученные морфологические данные могут стать основой дальнейших исследований этих процессов.

Авторы благодарят РЦ РМиКТ СПбГУ.

14:30 — 14:50: Романов А.В., Шахпаронов В.В., Корзун Л.П. (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова). «**Морфофункциональные особенности глотки химер (Chimaeriformes): насос с клапаном на поршне**».

Механизмы дыхания акул, скатов, а также костных рыб довольно хорошо изучены. Первые работы базировались сугубо на анализе морфологии дыхательного аппарата, затем появились данные, полученные экспериментальными методами и наблюдениями за живыми объектами. Однако сестринская группа пластиножаберных (Elasmobranchii) – химеры (Chimaeriformes) – в этом отношении до сих пор остаётся слабо изучена, хотя понимание их дыхания может оказаться важным

для реконструкции предкового механизма. В единственном исследовании дыхания химер приведены данные о перепадах давления в разных полостях глотки, однако непротиворечивого механизма работы дыхательного аппарата не предложено: возможно, из-за недостаточного внимания к анатомии. Поэтому для разработки модели, согласующейся с ранее сделанными наблюдениями, нами было предпринято морфофункциональное исследование глотки химер.

У представителей трех семейств химер (*Callorhinchidae*, *Rhinochimaeridae*, *Chimaeridae*), выявлен ряд специфичных для отряда морфофункциональных характеристик висцерального аппарата. Подъязычная дуга не служит для подвески челюстной, а функционирует как жаберная дуга. Жаберный аппарат расположен под широким нейрокраниумом и имеет опору на плечевой пояс через слившиеся фарингобранхиале 3-5 жаберных дуг. Эпибранхиалии первых трёх жаберных дуг укорочены и связаны друг с другом хрящевыми отростками, из чего следует, что жаберная решетка не может растягиваться и укорачиваться продольно. Церабранхиальные элементы удлинены и подвижны, именно на них располагаются жабры. Жаберная крышка образована хрящевыми лучами подъязычной дуги. Она упруга и на ней расположен крупный констриктор. Жаберные мешки не поддерживаются лучами жаберной перегородки и занимают почти весь объем оперкулярной полости, в то время как общая парабранхиальная камера относительно мала и так же не имеет развитого хрящевого скелета. Специфичным для химер оказалось наличие клапанов, контролирующих поток воды через внутренние жаберные щели. Мы экспериментально воспроизвели их работу, подтвердив способность к перекрытию тока воды из полостей жаберных мешков в ротоглоточную полость.

На основе полученных нами данных о строении глотки, а также имеющихся в литературе наблюдений, мы предложили для химер механизм дыхания по принципу «насоса с клапаном на поршне», где «поршнем» выступает сам висцеральный аппарат, а клапанами – клапаны на внутренних жаберных дугах. Предложенный механизм надежно согласуется с морфофункциональными особенностями строения головы химер

и имеющимися в литературе сведениями о перепадах давления при дыхании в соответствующих полостях. Понимание механики дыхания химер, дополняет классические представления о направлениях эволюции механизмов дыхания водных позвоночных, позволяя выделить отдельную линию специализации химер, а также даёт опору для реконструкции механизма дыхания ряда вымерших форм, в частности плакодерм (Placodermi).

14:50 — 15:10: Кондакова Е.А.^{1,2}, Ильина К.Э.³(¹Санкт-Петербургский государственный университет, ²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии «ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга, ³Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого).

«Новые данные об организации желточного синцитиального слоя в развитии костистых рыб».

Желточный синцитиальный слой (ЖСС) – это временная многофункциональная структура зародышей и личинок костистых рыб, представляющая собой симпласт с полиморфными полиплоидными ядрами, расположенный на периферии желточного комплекса. ЖСС формируется на стадии бластулы из материала краевых бластомеров. Он выполняет трофическую, иммунную и морфогенетическую функции. В раннем эмбриогенезе ЖСС участвует в процессе эпиболии, а его дорсальная область является функциональным эквивалентом центра Ньюкупа. Также ЖСС принимает участие в спецификации вентролатеральной мезодермы, энтодермы и нейроэктодермы, служит каркасом для миграции клеток. В процессах органогенеза регулирует развитие кровеносных сосудов, морфогенез печени и сердца (Carvalho, Heisenberg 2010; Кондакова, 2018). В настоящем докладе мы обобщаем полученные ранее данные о ЖСС зародышей и личинок разных филогенетических групп Teleostei и представляем новые сведения о структуре ЖСС в постэмбриональном развитии *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae).

Икра *A. nigrofasciata* была получена в результате естественного нереста рыб в ИПЭЭ РАН. Личинки были зафиксированы жидкостью Буэна и исследованы методами классической гистологии и гистохимии.

Данные литературы и собственные данные, опубликованные ранее, свидетельствуют о том, что, несмотря на фундаментальное единство в организации ЖСС, вариации его строения имеются у филогенетически близких видов. Для ЖСС характерна структурная регионализация вдоль осей тела. Она проявляется в том числе в различиях по концентрации желточных включений и особенностях органелл в разных участках ЖСС. Ядра ЖСС многообразны по размерам и форме. Величина и сложность формы ядер возрастают на стадиях бластулы и гастрюлы. Разнообразие в организации ЖСС проявляется в наибольшей степени на ранних эмбриональных стадиях, затем организация ЖСС становится более сходной, а на личиночных стадиях в структуре ЖСС снова возникают вариации. Отмеченная тенденция соотносится с моделью песочных часов (Uesaka et al., 2022). В конце своего функционирования ЖСС подвергается программированной гибели (Кондакова, 2018; Kondakova et al., 2023).

Масса желтка *A. nigrofasciata* представлена гомогенными желточными глобулами. Имеется большое количество жировых капель. В ходе развития ЖСС утолщается в направлении спереди назад и в вентральной области. Задняя область ЖСС образует вырост, прилегающий к печени. Желточный комплекс располагается спереди от печени, контакт прямой. ЖСС контактирует с несколькими крупными желточными сосудами, к которым часто прилегают меланофоры. Во время смешанного питания жировые капли сливаются в более крупные, количество желточных гранул уменьшается. Желточные глобулы и цитоплазма ЖСС содержат гликоген, выявляемый с помощью ШИК-реакции. Среднее значение длины ядер в первые сутки после вылупления составило $12,5 \pm 0,45 \mu\text{m}$, после перехода на смешанное питание (6 суток после вылупления, дпв) средняя длина ядер уменьшилась до $9,8 \pm 0,4 \mu\text{m}$, но различия длины ядер ЖСС на этих двух стадиях статистически не значимы.

Длина самого большого ядра составила 21,3 μm и была отмечена в ЖСС в период эндотрофии (5 дпв).

Авторы благодарят РЦ РМиКТ СПбГУ и Ф.Н. Шкиля за предоставленный материал.

15:10 — 15:40: Козлов А.П. (Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, Биомедицинский центр (Санкт-Петербург), Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого).

«Рост структурной сложности как фундаментальный закон природы. Многоуровневое увеличение сложности, замороженные случаи и переходные формы в макроэволюции». (30 мин.)

Имеющиеся данные свидетельствуют в пользу того, что увеличение структурной сложности на разных уровнях структурной организации является фундаментальным законом природы. В живых организмах, структурная сложность становится структурно-функциональной сложностью, но тенденция к увеличению сложности сохраняется. Увеличение структурно-функциональной сложности живых организмов является многоуровневым процессом, который состоит из «замороженных совпадений» событий увеличения сложности на разных уровнях. «Замороженные случаи» стабилизируются структурно-функциональными взаимодействиями, включающими регуляторные обратные связи, и сохраняются в геологическом времени естественным отбором. Поскольку принцип увеличения структурной сложности действует уже на атомарном и молекулярном уровнях, где репликация атомов и молекул не имеет места, он является более фундаментальным принципом по сравнению с принципом естественного отбора. Популяции организмов-опухоленосителей могли быть относительно нестабильными переходными формами в прогрессивной эволюции. Атипические опухолевые органы могли быть транзиторными структурами, и поэтому их следует искать в ископаемых остатках.

15:40 — 16:00: перерыв
16:00 — 18:20: вечернее заседание

16:00 — 16:30: **Борисов В.Б., Смирнов С.В.** (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук).

«Эволюция жизненного цикла сезонных killifish (Teleostei; Cyprinodontiformes): сравнительное изучение раннего онтогенеза аннуальных, неаннуальных и промежуточных видов». (30 мин.)

16:30 — 17:00: **Вершинин В.Л.** (Институт экологии растений и животных Уральского Отделения Российской академии наук, Уральский федеральный университет).

«Модификации жизненных циклов, неотения, ретардации, гетерохронии (на примере амфибий)». (30 мин.)

Амфибии – животные, обладающие сложным бифазным жизненным циклом, что нередко ставит под угрозу возможность успешного воспроизводства их популяций.

Эволюционные варианты преобразования жизненного цикла в сторону его упрощения или сокращения длительности могут идти путем акселерации (как это происходит в популяциях северных видов земноводных) или же по пути ретардации и перезимовывания на стадии личинки, что больше характерно для южных видов в северной части ареалов. В других случаях ретардация и прогенез приводят к появлению вариантов факультативной неотении. Эволюционное закрепление последней ведет к укорочению жизненного цикла путем формирования облигатной неотении. У тропических амфибий возможен переход к прямому развитию, когда радикальное выпадение ряда стадий онтогенеза с их провизорными

приспособлениями, невозможно без замены ценогенетических функций этих личиночных органов. Чаще отмечается гетерохрония или фенотипическая диверсификация отдельных органов или систем вследствие эволюционного переключения экологических предпочтений в жизненном цикле. В условиях урбанизации отмечается частичная дезинтеграция онтогенеза, сопровождающаяся сменой результирующих векторов морфогенеза, увеличение доли гетерохроний морфологически проявляющихся в виде гипоморфозов, как нейтральных, так и снижающих жизнеспособность носителей. Такие же гетерохронные процессы лежат в основе возникновения новых вариантов жизненного цикла с их особым морфообликом.

**17:00 — 17:20: Ляпков С.М. (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова).
«Быстрое изменение темпов предметаморфозного роста и развития в популяциях травяной лягушки, интродуцированной на Камчатку».**

Первая популяция травяной лягушки на Камчатке была сформирована в результате успешной интродукции 20 лет назад неполовозрелых особей из Московской обл., в местообитание на юге полуострова с минимальной длительностью сезона активности (4 мес., что на 2 мес. меньше, чем в Московской обл.). В 2015 г. неполовозрелые особи из этой популяции были перевезены в северную часть полуострова, в результате чего была сформировалась вторая камчатская популяция, с таким же коротким периодом активности. Целью работы было выявление различий между этими популяциями и другими популяциями европейской (нативной) части ареала вида, а также анализ структуры внутрипопуляционной фенотипической изменчивости характеристик жизненного цикла на стадиях личиночного развития, вплоть до завершения метаморфоза, при выращивании в одинаковых лабораторных условиях. Скорость личиночного роста была выше у камчатских популяций (в сравнении с популяцией Московской обл.), а время развития и длина тела метаморфозов – наоборот, меньше. Такие

межпопуляционные различия представляют собой изменчивость, направленную против градиента условий среды. Вместе с тем, у особой камчатских популяций были выявлены низкая генетическая компонента изменчивости длины тела метаморфов и достоверная отрицательная генетическая корреляция длины тела метаморфов и времени развития, что не наблюдалось в популяциях европейской части ареала. Таким образом, ответной реакцией (и достаточно быстрой, возникающей за 2-3 поколения) на сокращение длительности сезона активности были не только наследственные увеличение скорости роста и сокращение времени развития, отчасти за счет уменьшения размеров метаморфов, но и изменение соотношения между личиночным ростом и развитием.

17:20 — 17:40: Свинин А.О. (Институт цитологии Российской академии наук).

«Индукция тератогенеза у амфибий под действием трематод: Ключевые проблемы».

Поиски ответа на вопрос о причинах возникновения массовых морфологических аномалий амфибий по всему миру привели исследователей на заре XX века к открытию индукции тератогенеза у амфибий паразитическими плоскими червями, относящимися к классу трематод. На сегодня известно три вида трематод, на стадии метацеркарий меняющих морфооблик амфибий с целью их иммобилизации и доведения до окончательных хозяев: (1) *Ribeiroia ondatrae*, вызывающий преимущественно полимелии, паразитирующий в цаплях (окончательный хозяин) и распространенный в Северной Америке; (2) *Acanthostomum burminis*, вызывающий амелии, паразитирующий в змеях и встречающийся в Южной и Юго-Восточной Азии (Индия, Пакистан, Шри-Ланка, Мьянма); (3) *Strigea robusta*, вызывающий полидактилии, а также брахимелии, таумелии, часто сопряженные с увеличением числа пальцев, паразитирующий у утиных птиц и широко распространенный в Палеарктике. Существует ряд неразрешенных проблем, связанных с данным феноменом. Во-

первых, обнаружен ряд массовых морфологических аномалий у амфибий с невыявленной этиологией, однако имеющих очевидно трематодную природу (случаи деформаций у амфибий, зарегистрированные у зеленых лягушек А.А. Войткевичем, О. С. Безман-Мосейко и Л.Я. Боркиным, зеленых жаб из Рошвага К. Хенле и др.). Механизмы индукции тератогенеза до сих пор не изучены: считается, что после внедрения церкарий в головастиков амфибий происходит выброс морфогенов (в качестве которых служат, по всей видимости, ретиновые кислоты или их производные), меняющих нормальное развитие конечностей. Также остается неизвестным, с чем связана избирательность воздействия паразита *S. robusta* на разные виды амфибий. Неизвестно и то, вызывают ли деформации другие виды, близкие к исследуемым и относящиеся к родам *Strigea*, *Ribeiroia* и *Acanthostomum*. По всей видимости, конвергентная эволюция, проявляющаяся в формировании такого способа манипуляции паразитами своими хозяевами, приводит к разным вариантам модификации морфооблика промежуточных хозяев. Вопрос о морфогенах, используемых трематодами, и способах их воздействия на организмы хозяев на молекулярном уровне также остается открытым.

17:40 — 18:00: Черлин В.А. (Дагестанский государственный университет).

«Эволюция сердца и легких у позвоночных животных в связи с эволюцией их термоэнергетического статуса».

В сообщении приводятся и анализируются результаты исследований в разных научных направлениях, полученные с помощью современных технологий за последние примерно 10 лет, которые формируют общие представления об эволюции разных групп позвоночных животных. И эти новые представления существенно отличающиеся от традиционных, общепринятых сейчас.

Вся эволюция позвоночных животных организуется и протекает в связи с эволюцией термоэнергетической сферы. Последовательные этапы эволюции термоэнергетики

позвоночных: 1) первичная эктотермия с низкими уровнями температуры тела и основного обмена (рыбы, базальные амфибиоподобные тетраподы и амфибии); 2) первичная эндотермия мезо- и тахиметаболических уже наземных амниот, рептилий, со средними и высокими уровнями температуры тела, основного обмена и эндогенного несократительного термогенеза, но с недостаточно еще развитыми механизмами прямой нейро-гуморальной регуляции метаболизма и термометаболизма (огромное количество древних уже вымерших зауропсид – архозавроморфов, архозавров, динозавров, плавающих ящеров, и др., и ранних синапсид); далее шло разделение на два самостоятельных направления – 3) вторичная эндотермия (часть древних, но эволюционно продвинутых тахиметаболических архозавров, морских ящеров и др., птиц и млекопитающих) с постоянно высокой температурой тела, интенсивными уровнями основного обмена и термометаболизма и развитой системой прямого нейрогуморального регулирования всех элементов метаболизма; 4) вторичная эктотермия (все современные брадиметаболические рептилии) с периодически поднимающимися уровнями температуры тела и основного обмена.

Для обеспечения возросших энергетических потребностей первичных эндотермов (мезо- и тахиметаболических рептилий) в их сердце произошли серьезные морфофизиологические изменения. Сердце рептилий стало не полностью пятикамерным, в результате чего оно приобрело новую специфическую функцию, которая не характерна больше ни для каких позвоночных животных – это регулируемое смешивание потоков артериальной и венозной крови, что изменяло количество углекислого газа в кровотоке, а за счет этого происходила регуляция уровня метаболизма и термометаболизма. На базе такого сердца развились и полностью четырехкамерные сердца теплокровных продвинутых архозавров, птиц и млекопитающих с уже окончательным разделением этих потоков крови.

Резкое увеличение энергетических потребностей базальных наземных тетрапод, рептилий, с самого начала потребовало

значительного увеличения дыхательной поверхности легких. Но последовательность эволюционных преобразований в легких позвоночных животных также оказалась непривычной. Оказывается, изначально у первичных эндотермов появились сложные многокамерные легкие. Даже у тех групп современных рептилий, у которых во взрослом состоянии легкие однокамерные, они на самых ранних стадиях эмбрионального развития закладываются как сложные, многокамерные, и лишь на поздних стадиях эмбриогенеза они превращаются в простые однокамерные с губчатыми стенками. И даже однокамерные легкие взрослых современных рептилий несут в себе атавистические следы их былой многокамерности.

В целом можно заключить, что этапы развития сердца и легких у позвоночных животных самым непосредственным образом связаны с этапами эволюции их термоэнергетических статусов.

18:00 — 18:20: Медников Д.Н. (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук).

«В поисках архетипа Gnathostomata: является ли морфологическая организация бесчелюстных предковой для челюстноротых?».

В 1889 году Э.Д. Коп выделил среди рыбообразных позвоночных класс Agnatha, в который вошли ныне живущие круглоротые (Cyclostomi) и несколько крупных групп палеозойских панцирных форм, лишенных челюстей, под общим названием остракодермы (Ostracodermi). В первой половине XX века, во многом после выхода знаменитой работы Э. Стеншё (Stensio, 1927) взгляды Копы получили широкое признание. По мере изучения бесчелюстных, росло понимание того, что это особая группа первичноводных позвоночных, отличающаяся от настоящих рыб не только отсутствием челюстей, но и целым рядом других фундаментальных особенностей строения, таких как нерасчлененность на отдельные элементы скелета жаберного аппарата и его расположение кнаружи от жаберных артерий, ствола аорты и

нервов, соединение черепной коробки и жаберного скелета в единое целое, отсутствие горизонтального полукружного канала и мозжечка и др. Но поскольку ископаемые остатки бесчелюстных появляются в палеонтологической летописи раньше челюстноротых, а сами бесчелюстные кажутся более просто устроенными морфологически, во второй половине XX века постепенно набирала силу тенденция считать какую-нибудь группу палеозойских остракодерм предковой для челюстноротых. Остракодерм (всех или отдельные их группы) стали рассматривать в качестве стволовых челюстноротых, а основные морфологические особенности бесчелюстных в качестве предковых для гнатостомат. Например, Ф. Жанвье разработал теорию миоптеригий, согласно которой ближайшими родственниками челюстноротых являются остеоостраки, а Л.И. Новицкая считает ближайшими родственниками гнатостомат парноноздревых бесчелюстных – гетеростраков и телодонтов. Однако все эти попытки построить архетип челюстноротого на базе морфологической организации той или иной группы агнат, по мере роста нашего знания о рыбообразных позвоночных, приводят к все более растущему числу затруднений. Например, до сих пор нет достаточно внятного объяснения того, как мог развиваться из жаберного скелета бесчелюстных висцеральный скелет челюстноротых, как возникли челюсти и т.п. По некоторым фундаментальным признакам организации челюстноротые, по-видимому, сохраняют более примитивное состояние, чем любые известные остракодермы. Так, наличие внутричерепного сустава между двумя блоками черепа саркоптеригий и его рудимента в виде вентральной черепной щели у некоторых древних хрящевых, акантод и лучеперых рыб может говорить о том, что примитивные челюстноротые в отличие от бесчелюстных сохранили следы первичного «рыхлого» состояния черепа. Данные по развитию и молекулярной биологии современных бесчелюстных говорят об огромных отличиях этих существ от челюстноротых. Например, у бесчелюстных отсутствуют трабекулы и передняя часть черепа развивается из разрастающегося вперед мезодермального паракордального отдела а геном современных миног и миксин испытал не два последовательных раунда дупликации, как это

имело место у гнатостомат, а одну дубликацию и последовавшую за ней трипликацию генома. По-видимому, правильнее вернуться к представлению о бесчелюстных не как о предках челюстноротых, а как о самостоятельной, во многом отличной от гнатостомат ветви позвоночных, разошедшихся с челюстноротыми еще в кембрии. С этой точки зрения очень интересно посмотреть на некоторых кембрийских хордовых. У юннаноэев жаберный скелет не расчленен на отдельные элементы и расположен близко к поверхности тела, а у метасприггины и хайкоуихтиса каждая жаберная дуга состоит из двух отдельных элементов и расположена глубоко под поверхностью тела. Можно предположить, что юннаноэи являются стволовыми бесчелюстными, а метасприггина и хайкоуихтис истинными стволовыми челюстноротыми.

28 ноября 2024г., четверг

11:00 — 13:10: утреннее заседание

11:00 — 11:30: Мартынов А.В.¹, Коршунова Т.А.²

(¹Зоологический музей МГУ, ²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук).

«Организм как онтогенез: новая парадигма для систематики, филогенетики, и биологии в целом» (30 мин.)

Онтогенез в современной биологии, только на первый взгляд, является хорошо обоснованным и корректно понимаемым термином, поскольку остаются существенные противоречия в определении его границ, а также в эволюционном и таксономическом применении. Ниже приведен проспект нового прочтения ряда классических терминов, без которого невозможно подлинное понимание ключевой для всей биологии области взаимодействия онтогенеза и эволюции:

(1). Онтогенез не ограничен только эмбриогенезом, а охватывает любые изменения организма на любой стадии. Онтогенез=организм. (2). Онтогенез, это не только индивидуальное развитие. Эволюция является модификацией онтогенеза (жизненного цикла). Онтогенез и эволюция неразделимы. (3). Филогения не ограничена только «линиями» и «кладами». Любой современный организм связан с предковой организацией через ряд филотипических периодов. (4). Благодаря филотипическим периодам, плезиоморфные признаки являются составной частью онтогенеза современных организмов, даже если такие черты редуцируются или сильно видоизменяются на взрослых стадиях, т.е. согласно филогенетической (кладистической) систематике, наблюдается апоморфное состояние признака. Иными словами, один и тот же признак у одного и того же организма может присутствовать на разных стадиях онтогенеза в «плезиоморфном» или «апоморфном» состоянии. Это бросает фундаментальный вызов доминирующей сейчас «филогенетической систематике», и

свидетельствует в пользу необходимости онтогенетической систематики. (5). Эволюционные изменения обуславливаются не только генетическими факторами, но и эпигенетическими (с рядом важных оговорок). Онтогенезы не следует рассматривать исключительно в контексте «наследования приобретенных признаков». Реальная картина эволюционных процессов значительно сложнее, чем только сочетание отбора и генетических факторов – краеугольных камней все еще доминирующей синтетической теории эволюции. Макро- и микроэволюция пересекаются в онтогенезе, как сочетание консервативных паттернов и пластичности, в том числе эпигенетической. (6). Организм-онтогенез (взаимодействующий с другими онтогенезами и со средой) является многоуровневой, динамической, постоянно эволюционирующей структурой, частично сохраняющей предковые паттерны у современных организмов. (7). Поскольку эволюция — это модификация онтогенеза, следует, что все бесчисленное биологическое разнообразие организмов (основная область систематики) возникло в ходе взаимодействия консервативной предковой основы и «мягкой» пластичности. Таким образом, онтогенез и систематика напрямую взаимосвязаны. (8). Посредством онтогенеза — сочетанию генетических и эпигенетических факторов, можно также последовательно связать «биологическую» (в узком смысле) и «культурную» эволюцию, включая возникновение и развитие языков. (9). Эволюционная биология развития («evo-devo»), несмотря на существенные успехи, не воплотила подлинный синтез в отношении биологического разнообразия, систематики и эволюции. (10). Основа основ систематики – «вид», концепция возникшая в доэволюционные времена, для современной биологии является скорее препятствием для дальнейшего развития, чем действенным инструментом. Непрерывные изменения, протекающие в любом организме (онтогенезе) свидетельствуют против все еще стандартного в профессиональной среде систематиков линнеевского, внеэволюционного, стационарного понимания вида с фиксированным диагнозом, в пользу сложного диагноза и многоуровневого разнообразия организмов (multilevel organismal diversity, MOD). (11). Смена парадигмы

«филогенетического мышления» на «онтогенетическое мышление», подразумевающая отказ от жесткого деления на «генетическое vs ‘негенетическое’ наследование», «вид vs ‘не вид’», etc., может потенциально привести к фундаментальной революции, как в биологии в целом, так и в отдельных ее дисциплинах, таких, как систематика и биологическое разнообразие. Работа выполнена в рамках госзаданий 18-1-21 №121032300105-0 (Зоологический музей МГУ) и No. 0088-2024-0011(ИБР РАН).

11:30 — 11:50: Коршунова Т.А.¹, Мартынов А.В.²

(¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, ²Зоологический музей МГУ).

«Эволюция, онтогенез и филогеография голожаберных моллюсков».

В последние годы, активное применение молекулярных методов в биологии привело к буквально взрывному увеличению случаев выявления новых таксонов, в том числе и среди голожаберных моллюсков (Mollusca: Doridida и Nudibranchia). В систематике появились новые понятия (такие, как “криптический вид”) и развиваются новые подходы (филогеография). С другой стороны, в мировой науке наблюдается явный перекоп в сторону приоритета результатов молекулярно-филогенетических исследований над данными, выявляемыми классическими морфологическими методами и данными онтогенетических исследований. Все это потребовало поиска прогрессивных подходов и методов, позволяющих обработать огромный поток новой информации. Для этого центральная роль онтогенеза в широком смысле (который охватывает все основные свойства организма, а также генетические и эпигенетические процессы) выдвигается на первый план для будущего развития таксономии и филогенетики. Предлагаемые подходы *Многоуровневое разнообразие организмов* и *Онтогенетическая систематика* являются не только развитием важных теоретических обобщений, дающих возможность осуществить ре-синтез

онтогенеза, эволюции и таксономии, а также по-новому подойти к «проблеме вида», но и служат успешными практическими методами. Например, впервые последовательно сформулированный подход по построению *Филопериодических Таблиц*, объединяющий филотипические периоды онтогенеза и молекулярную филогенетику, продемонстрировал практические примеры построения прогностических филопериодических таблиц на уровне от отряда до вида. Благодаря такому подходу были распознаны тонкомасштабные морфологические отличия между генетически отчетливо обособленными видами моллюсков из родов *Polycera* (*P. capitata* и *P. quadrilineata*), а также шесть новых видов в роде *Cadlina*.

С помощью онтогенетических, таксономических, а также с помощью нескольких независимых молекулярно-филогенетических исследований, обобщенных в форме *Филопериодического подхода*, доказательно продемонстрировано, что в ходе формирования отряда голожаберных моллюсков дорид (Doridida), исходная боковая жабра плеуробранхид переместилась на спинную сторону с образованием особой жаберной полости и жаберного кольца. Последующая многократная независимая редукция жаберной полости у фанеробранхиальных дорид, а не ее первичное редуцированное состояние (как ранее ошибочно полагали), подтверждена благодаря открытию уникальных реликтовых таксонов *Onchimira* Martynov et al., 2009 и *Elfdaliana* Martynov & Korshunova, 2015, сохранивших настоящую жаберную полость (криптобранхиальное состояние), при одновременном наличии эволюционно продвинутых признаков радулярного аппарата, характерного для преимущественно фанеробранхиальных таксонов семейств Onchidorididae и Polyceridae (т.е. у представителей этих семейств исходная жаберная полость целиком редуцировалась).

Исследования моллюсков отрядов Doridida и Nudibranchia, доказательно продемонстрировали, что разделение биологического разнообразия на «криптическое» и «не криптическое» контрпродуктивно, поэтому предлагается последовательно отказаться от понятия «криптический вид». Вместо этого предлагается универсально обозначить

центральное биологическое явление вида, как *Многоуровневое разнообразие организмов*, что одновременно предоставляет обновленный практический набор методов, отвечающий требованиям современной биологической науки.

Работа выполнена в рамках госзаданий No. 0088-2024-0011(ИБР РАН) и 18-1-21 №121032300105-0 (Зоологический музей МГУ).

11:50 — 12:10: Богомолов А.И.¹, Воронежская Е.Е.¹, Краус Ю.А.^{1,2} (¹Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук, ²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова).
«Индукцированные аномалии развития как инструмент для изучения формирования инноваций в филогенезе».

Появление таксономических групп высокого ранга как правило сопровождается формированием новых признаков, структур и даже планов строения. Механизмы появления таких инноваций до сих пор очень слабо исследованы. Появление эволюционных новшеств часто связывают с изменениями в процессах развития. Поскольку ключевой стадией для формирования плана строения считается гастрюляция, изменения гастрюляционных морфогенезов могут лежать в основе его эволюционной трансформации. Чтобы проверить эту гипотезу, важно понять, насколько пластичны процессы развития (в частности, гастрюляционные морфогенезы), и к насколько серьёзным изменениям плана строения могут привести изменения в их регуляторных (в том числе молекулярных) механизмах. Целью нашей работы был анализ гастрюляции и экспрессии ряда ключевых транскрипционных факторов у брюхоногого пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis* в нормальном развитии и при фармакологической модуляции активности нескольких сигнальных каскадов.

Эмбрионов *L. stagnalis* на стадии раннего дробления инкубировали в растворах веществ, вызывающих: гиперактивацию cWnt каскада (10 мкМ азакенпауллона), ингибирование MAPK сигнального пути (20 мкМ U0126), повышение уровня внутриклеточного серотонина (10 мМ 5-

НТР). В результате формировались аномальные эмбрионы, кардинально отличающиеся строением от эмбрионов контрольной группы. Как гиперактивация cWnt каскада, так и ингибирование MAPK сигнального пути приводили к тому, что билатеральный план строения менялся на тетрадиальный. Эндодерма при этом оставалась снаружи эмбриона, то есть была нарушена её инвагинация (ключевой гастрюляционный морфогенез *L. stagnalis*). Такие эмбрионы состояли из двух полых полусфер, соединенных между собой тонкой перемычкой. В то же время, повышение внутриклеточного серотонина не влияло на гастрюляционные морфогенезы – инвагинация проходила нормально. Однако первичный план строения также нарушался: происходила вегетализация эмбриона, связанная с разрастанием вегетативной области; формировался двухслойный эмбрион, вытянутый вдоль анимально-вегетативной оси и имеющий перетяжку в области формирующейся раковинной железы. При этом сохранялась билатеральность плана строения. Индуцированные в экспериментах специфические изменения развития и плана строения проявлялись не только на морфологическом уровне, но и на уровне паттернов экспрессии транскрипционных факторов, вовлеченных в предразметку плана строения (*SoxB1*, *Otx*, *Nk6*) и регуляцию морфогенетических движений (*FoxA*, *Vrachyury*). Полученные результаты дополняют наши знания о развитии *Gastropoda* и вносят вклад в понимание механизмов формирования и эволюции плана строения *Bilateria*. Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 22-14-00375

**12:10 — 12:30: Богданов Е.А., Вишняков А.Э., Котенко О.Н., Островский А.Н. (Санкт-Петербургский государственный университет).
«Структурное разнообразие и эволюция вестибулюмов хейлостомных мшанок».**

Традиционно в основе классификации мшанок отряда *Cheilostomata* (тип *Bryozoa*) лежат различия в строении

скелетных структур. Известковые скелеты хейлосомат крайне разнообразны, и могут демонстрировать значимые различия даже внутри одного рода. Тем не менее, скелет – не единственная адаптация, позволяющим мшанкам защищаться от хищников. Не исключено, что защитную функцию может выполнять секрет вестибулярных желез, обнаруженных у ряда видов хейлостомат. Наше исследование посвящено до сих пор крайне слабо изученному аспекту анатомии этих мшанок, а именно – строению вестибулюма и его модификациям, возникшим в ходе эволюции данного отряда. Вестибулюм – небольшая камера в дистальной части аутозооида, открывающаяся во внешнюю среду отверстием, через которое выдвигается наружу и втягивается щупальцевая крона. Проксимально вестибулюм открывается в щупальцевое влагалище – тонкостенный мешок, окружающий щупальца во втянутом состоянии. На границе между вестибулюмом и щупальцевым влагалищем находится диафрагмальный сфинктер, перекрывающий вход во влагалище, сразу после втягивания щупалец. Дополнительную изоляцию полости щупальцевого влагалища осуществляют структуры, ассоциированные с вестибулюмом. В результате нашей работы было прослежено ряд преобразований вестибулярного отдела зооида от простого, несущего идентичный предковому варианту «коллар», характерный как для базальных групп анасковых хейлостомат, так и для лишенных скелета мшанок отряда *Stenostomata*, до более сложно устроенного вестибулюма, несущего кутикулярный «замок», который у продвинутых аскофорных хейлостомат дополняется вестибулярными железами. В целом, можно говорить о постепенном прогрессивном усложнении вестибулюма в эволюции данного отряда мшанок, что предположительно связано с усилением его защитной функции. Тем не менее, у одного из представителей аскофор обнаружен примитивный вариант его строения с колларом. Более того, у двух анасковых хейлостомат нами был также обнаружен вторично упрощенный вариант вестибулюма, что может указывать на использование других защитных механизмов.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ No 23-14-00351.

12:30 — 12:50: Жукова Л.А.¹, Нотов А.А.² (1ФГБОУ ВО Марийский государственный университет, 2ФГБОУ ВО Тверской государственный университет).

«Поливариантность онтогенеза и структурная эволюция модульных организмов».

Модульные и унитарные организмы – две принципиально различных группы живых существ. Циклический морфогенез модульных организмов обеспечивает открытый рост, определяет кардинально иной тип онтогенеза, его значительную поливариантность. Часто «выпадают» онтогенетические состояния, нарушается последовательность их реализации. Возможно изменение жизненной формы, потеря целостности организма. Изменчивы темпы, продолжительность и основные пути онтогенеза. У некоторых грибов и актиномицетов встречаются варианты развития с модульной и унитарной организацией.

Подобная вариабельность онтогенеза и ключевые особенности модульной организации обусловили специфику эволюционных траекторий, спектров реализованных планов строения и макроэволюционных инноваций. Наиболее характерные модусы структурной эволюции модульных организмов связаны с гомеозисной трансформацией и псевдоциклической интеграцией структур. Их осуществление облегчалось относительно низкой целостностью модульных организмов и блочным характером их поливариантного онтогенеза. Особую роль гомеозисные преобразования играли у высших растений. С ними сопряжены процессы формирования основных структур, некоторых типов ветвления и ключевых групп жизненных форм, своеобразных архитектурных моделей. Большое значение имели феномены вивипарии, эмбриоидогении, корнеотпрысковости. Они способствовали появлению новых адаптационных и репродуктивных стратегий. Пролиферация могла играть важную роль в структурной эволюции грибов и лишайников. Особенно

четко цикличность интеграции проявилась у модульных организмов со сложной иерархической дифференциацией тела. Псевдоциклические трансформации играли важную роль в эволюции сосудистых растений и модульных животных.

Поливариантность онтогенеза облегчала формирование широкого спектра принципиально разных планов строения у водорослей и грибов, а также появление морфологически сходных форм на разной структурной основе. Во многих группах модульных организмов проявился значительный параллелизм основных этапов и путей морфофункционального усложнения и дифференциации. В ходе прогрессивной эволюции неоднократно осуществлялась структурная дифференциация и специализация модулей, которая способствовала формированию сложной иерархической системы соподчинённых структурных единиц. Для каждого типа структурной организации характерны аналогичные стадии морфологического усложнения функциональных подсистем. Они весьма сходны при разных вариантах внутреннего строения у клеточных сифональных форм и многоклеточных организмов с сифонокладальной, нитчатой, паренхиматозной, псевдопаренхиматозной и тканевой организацией. В каждой из этих групп происходила дифференциация на осевые и аппендикулярные элементы. Она обусловила формирование побеговидных структур и иерархически разветвленных систем осей. Сходные варианты морфологической дифференциации осуществлялись также у модульных колониальных животных и грибов, а также лишайников, представляющих симбиотические ассоциации квазиорганизменной целостности. Аналогичны алгоритмы развития (архитектурные модели) у сложно разветвленных форм модульных животных, растений и грибов.

Широкое распространение онтогенезов с элементами дезинтеграции организма ускорило биоморфологическую диверсификацию. Она стала основой для формирования значительного разнообразия биоморф, образующих клоны. Лабильность иммунных ответов модульных животных, растений и грибов обусловила широкое распространение онтогенезов с элементами химеризма. У асцидий, кораллов, водорослей часто

происходит аллогенное срастание взрослых особей и колоний, образуются мультихимеры.

Актуален фронтальный анализ результатов структурной эволюции в разных группах модульных организмов с позиции представлений о поливариантности онтогенеза.

12:50 — 13:10: Нотов А.А. (ФГБОУ ВО Тверской государственный университет).

«Ключевые инновации, сопряженные с фотосимбиозом, в эволюции кораллов и грибов».

Формирование симбиозов грибов и кораллов с водорослями приобрело значительные масштабы и было связано со всеми аспектами диверсификации этих таксонов, биоты и биомов в целом. Осуществленные тенденции преобразования оказались крайне значимы для реализации новых эволюционных траекторий.

Становление плана строения, характерного для лишенизированных грибов, можно рассматривать как ключевую инновацию и ароморфоз. Оно коренным образом изменило организацию вегетативной части тела мицелиальных грибов. Это обусловило формирование колоссального разнообразия жизненных форм, быструю таксономическую и экологическую дифференциацию. Около одной пятой части всех видов грибов и почти половина аскомицетов стали лишайниками. В отличие от кораллов, у лишайников встречается много различных фотобионтов, среди которых представители трех отделов водорослей и разных групп цианобактерий. Возможно образование двух-, трех- и четырехбионтных симбиозов. Специфику спектра жизненных форм лишенизированных грибов определяет преобладание биоморф с ортотропно растущим вегетативным телом, хорошо развитыми плектенхимами, а также широкое распространение вариантов с сильно разветвленными талломами. Данные тенденции, обусловленные развитием фотосимбиоза, проявились масштабно и независимо почти во всех классах Ascomycota с лишайниками. Экоморофологическая диверсификация лишайников была

сопряжена с формированием многокомпонентных лишайниковых и мохово-лишайниковых сообществ.

Развитие фотосимбиозов у зооксантеллятных кораллов также связано с ключевой инновацией, которая обусловила прогрессивную эволюцию и определила экологический успех рифообразующих кораллов. Увеличение светособирающей способности у кораллов сочеталось с преобразованиями, повышающими механическую прочность их колоний. Большое значение в структурной эволюции фотосимбиотических кораллов имел тип скелета. Так же как и у грибов, фотосимбиозы у кораллов оказали существенное воздействие на все аспекты диверсификации. Более половины всех современных видов склерактиний и октокораллов имеют фотосимбионтов. В различных группах кораллов независимо происходили неоднократные потери и приобретения фотосимбиотрофности. Экоморфологическое разнообразие зооксантеллятных кораллов достигло максимального уровня. Эта группа сыграла особую роль в эволюции биосферы, прежде всего, благодаря возникновению гигантских рифовых систем.

Глубина трансформации структурной организации у лишайнизированных грибов и зооксантеллятных кораллов, значительные масштабы диверсификации и воздействия её на биотоценогенез позволяют рассматривать фотосимбиозы в качестве магистрального направления эволюции дикариомицетов и Anthozoa.

Специфические особенности модульных организмов в разной степени способствовали независимому развитию общих черт «фотоавтотрофной» организации, среди которых склонность к ортотропному росту и интенсивному ветвлению, светозависимые морфогенез и ростовая активность, поливариантность развития, максимизирующая светособирающую способность. Можно выявить многочисленные структурно-функциональные аналогии в способах адаптации к разным световым режимам у лишайников, кораллов, макроводорослей и высших растений. Приобретенные черты «фотоавтотрофной» организации способствовали реализации сходных направлений экоморфологической трансформации и образованию физиономически похожих

спектров жизненных форм. Это оказало существенное влияние на биотоценогенез.

Фотосимбиозы – уникальная модель для эволюционной биологии и экологии. Актуален анализ параллелизмов в других группах фотосимбиотрофных животных.

13:10 — 14:00: перерыв

14:00 — 15:50 дневное заседание

14:00 — 14:30: Краус Ю.А. (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук).

«Независимое приобретение осей тела и типов симметрии в эволюции разных таксонов Metazoa». (30 мин.)

Симметрия — одно из наиболее фундаментальных свойств плана строения Metazoa. Предполагается, что тип симметрии, число осей организма и их полярность — признаки, специфичные для таксонов высокого ранга или даже надтаксонных филогенетических групп (например, Bilateria). Однако эти признаки могут независимо появляться в эволюции тех таксонов, которым они не свойственны. Независимая эволюция сходных (иногда почти идентичных) признаков у организмов, не имеющих относительно недавнего общего предка, называется гомоплазией (Lankester, 1870; Hall, 2007). Изучение гомоплазий помогает понять закономерности морфологической эволюции, эволюции развития и диверсификации планов тела.

Примером гомоплазии может служить план строения Anthozoa (класс типа Cnidaria), обладающих билатеральной симметрией, которую они приобрели независимо от Bilateria. Целый ряд гомоплазий сформировался в ходе эволюции плана строения хищных губок, совершенно нехарактерного для типа Porifera (Vacelet, Boury-Esnault, 1995). По современным данным, хищничество эволюционировало в типе Porifera только один раз (Hestetun et al., 2016). Все хищные губки принадлежат к

семейству Cladorhizidae (Dendy, 1922) (Demospongiae, Poecilosclerida). Они обитают в олиготрофных условиях (большая глубина, пещеры), где фильтрационное питание, типичное для типа Porifera, неэффективно (Vacelet et al., 2007). На данный момент известно более 130 видов хищных губок, причём новые виды постоянно описываются. Адаптации к хищничеству включают отсутствие водоносной системы, специализированные спикулы и формирование временной "пищеварительной полости". Более того, хищные губки приобрели четко выраженную поляризованную ось тела, совершенно нехарактерную для взрослых представителей Porifera. Многие виды хищных губок приобрели также внешнюю морфологию, сходную с морфологией полипов кишечнополостных. В докладе приводятся данные по разнообразию строения хищных губок, а также по формированию "полипоидной" морфологии в ходе онтогенеза.

14:30 — 14:50: Нефедова Е.А. (Зоологический институт Российской академии наук).

«Морфогенезы известковых губок: изменение строения водоносной системы в онтогенезе и его значение для понимания эволюции и построения классификации».

У всех известковых губок, в отличие от представителей других классов, осевшая личинка развивается в асconoидного олинтуса (ювениль). Однако, только представители семейств Leucosolenidae и Clathrinidae на протяжении всей жизни остаются асconoидными. Собственно, эти семейства и выделены на основании такой особенности. В рамках этого доклада мы постараемся показать, как в процессе индивидуального развития известковые губки других семейств получают водоносную систему различных морфологических типов: Sycon, Solenoid и Leucon.

14:50 — 15:10: Давыдов А.Э.¹, Яшунский Ю.В.²

(¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

Российской академии наук, ²Геологический институт Российской академии наук).

«Новые данные о строении базального скелета ископаемой губки *Gzhestella cornigera* (верхний карбон, гжельский ярус)».

В 2023 году были описаны базальные скелеты новой ископаемой губки *Gzhestella cornigera* Davydov et al., 2023 из отложений гжельского яруса Подмосковья (верхний карбон).

В этом описании положение губки в системе Porifera, а именно – среди ископаемых гиперкальцифицированных кальциспонгий было обусловлено присутствием в базальном скелете спикул карбонатного химического состава – крупных монаксонов, а также, предположительно, триактин и тетрактины. На момент описания мы располагали несколькими типами спикул в очень ограниченном количестве (всего 8 макросклер). При этом микросклеры не обнаружены. Эти данные и определили систематику этой губки.

За прошедший с момента описания вида год были усовершенствованы способы механического и химического препарирования спикул из базальных скелетов. Также более детально исследованы минеральные псевдоморфозы (биоморфозы), слагающие как трабекулярно – тубулярную систему, так и стенки макросклер, находящихся внутри скелетов.

Уточненный спикульный состав и строение спикул (выделено более 86 спикул различных типов) позволяют теперь рассматривать *Gzhestella cornigera* среди ископаемых гиперкальцифицированных демоспонгий.

Однако некоторые аспекты организации исследованных скелетов остаются до конца не ясными. Разработка новых подходов к материалу, возможно, позволит их со временем прояснить.

15:10 — 15:30: Сухопутова А.В. (Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Российской академии наук).

«Морфогенезы, лежащие в основе формирования медузы из тканей полипа, Cnidaria».

15:30 — 15:50: Крутых А.А. (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).
«Появление и развитие септального аппарата у табулятоморфных кораллов».

Наличие септального аппарата характерно для всех групп палеозойских кораллов (*Rugosa*, *Tabulata*, *Heliolitida*). Септогенез кораллов является основой для установления родства между различными кораллами. Изучение септального аппарата табулят представляет определенные сложности вследствие нерегулярности рядов септальных образований, особенностей их строения, а также широкого развития пористости стенок кораллитов. В областях вокруг соединительных пор септы могли отсутствовать или сильно видоизменяться. Так, септальные образования над порами обычно более крупные и часто чешуевидные, тогда как между порами они мелкие. У табулят с маленькими размерами кораллитов септы могли совершенно отсутствовать или развиваться в небольшом количестве. Изменение количества септальных образований может быть также связано с цикломорфозом колонии. Исследователями было замечено, что в темных зонах септы более многочисленны, чем в светлых (Оспанова, 2013).

Среди табулят, развитие септального аппарата хорошо изучено у *Agetolites* и *Thesia*. Заложение септ происходит по тому же принципу, что и у *Rugosa*, однако из-за меньшего числа септ этот процесс не столь полон.

Для всех представителей отряда *Tetradiida* характерен септальный аппарат, представленный четырьмя

плоскоконическими септами, имеющими крестообразное расположение независимо от формы кораллита.

Также, во многих случаях почкования, разделение родительских кораллитов происходило посредством парного срастания противоположащих септ.

У гелиолитид число септ постоянно и равно 12. Некоторые исследователи указывали на наличие септ двух порядков у некоторых таксонов гелиолитид, однако последующее изучение септального аппарата показало, что для них характерно неравномерное развитие дополнительных септ. Кроме того, дифференциация длины септ не может достоверно указывать на последовательность их появления.

Сложность изучения септогенеза *Heliolitida* заключается в том, что зачастую септы образуются в цененхиме и, таким образом, элементы септальной симметрии появляются на более зрелых стадиях развития полипов. Изучая астогенетическое развитие колоний *Proheliolites dubius*, Кизр (1899) пришел к выводу, что септы встраивались в последовательность, совпадающую с положением мезентериев у *Hexacoralla*. Он считал парное появление септ аргументом в пользу родства *Heliolitida* и *Hexacoralla*.

Недавно описанный С. В. Рожновым (2024) возможный предшественник октокораллов с мезоглеальным скелетом и 12 септами может указывать на родство *Heliolitida* и *Octocorallia*.

15:50 — 16:10: перерыв

16:10 — 17:00: вечернее заседание

16:10 — 16:40: Гребельный С.Д.¹, Иванова Н.Ю.¹,
Савинкин О.В.², Антохина Т.И.², Деарт Ю.В.²,
Звонарева С.С.² (¹Зоологический институт Российской

академии наук, ²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук).

«Использование коварных признаков симметрии тела при расшифровке филогенетических связей полипов класса Anthozoa от цериантуса до линдафилона — представителя ископаемого отряда Lyndaphylonaceae Rozhnov 2024, совмещающего черты восьми- и шестилучевых кораллов». (30 мин.)

16:40 — 17:00: Гребельный С.Д. (Зоологический институт Российской академии наук).

«Самые красивые морские перья. Коллекция подводных фотографий, выполненных при сборе Pennetularia в течение 25-летних работ у побережья континентального Вьетнама и островов Спратли».

29 ноября 2024г., пятница

11:00 — 13:00 утреннее заседание

**11:00 — 11:30: Воронежская Е.Е.¹, Мамаева М.В.¹,
Ивашкин Е.Г.²** (¹Институт биологии развития им. Н.К.
Кольцова Российской академии наук, ²Институт проблем
экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской
Академии Наук).

**«Особенности нейрогенеза гастропод как предпосылки
эволюционной инновации – формирования сложного
мозга цефалопод». (30 мин.)**

Сложный мозг, позволяющий реализовывать поведение с элементами рассудочной деятельности, присутствует у немногочисленных групп животных. Среди беспозвоночных к таким можно отнести головоногих моллюсков (цефалопод). Формирование большого мозга цефалопод обеспечивается наличием широких нейрогенных зон у эмбриона и длительным периодом миграции нейробластов из этих зон к местам формирования ганглиев центральной нервной системы. Эти черты существенно отличают нейрогенез цефалопод от остальных моллюсков.

В своей работе мы исследовали нейрогенез брюхоногого моллюска большого прудовика *Lymnaea stagnalis*, начиная со стадии формирования нейроэктодермальных зон у гастролы до дифференцировки нейронов внутри ганглиев у ювенили. Постадийное описание нейрогенеза проводили с использованием метода гибридизационной цепной реакции (HCR) совместно с иммунохимическим маркированием. Выявляли распределение клеток, экспрессирующих транскрипционные факторы, характерные для клеток нейрогенного эпителия (*SoxB1*), нейробластов на стадии миграции (*Ngn*), ранних нейронов (*NeuroD*, *Elav*) и дифференцированных нейронов (*Syt*). Оказалось, что у большого прудовика клетки, потенциально способные дать начало нейронам (*Ls-SoxB1+*), занимают

практически всю эктодерму на стадии гаструлы и трохофоры. Такая ситуация сохраняется длительное время в развитии, вплоть до стадий после метаморфоза, когда основные части мозга уже сформированы. При этом *Ls-SoxB1+* клетки встречаются также в толще ноги и головы и даже в периферических областях уже сформированных ганглиев. Кроме этого, дифференцировка нейробластов (*Ls-Ngn+*) происходит непосредственно под эктодермальным пластом, а клетки с признаками ранних нейронов (*Ls-NeuroD+*, *Ls-Elav+*) формируют выраженные миграционные тяжи в толще ткани между нейрогенным эпителием и формирующимися ганглиями, содержащими уже зрелые нейроны (*Ls-Syt+*). Мы подтвердили наличие активных миграций клеток из нейроэпителиальных зон в ганглии с помощью микроинъекций в живые зародыши. Такой характер нейрогенеза с наличием обширных нейрогенных зон и мощной и длительной миграцией нейробластов существенно отличает большого прудовика от других представителей Lophotrochozoa, например аннелид, и скорее сходен с нейрогенезом цефалопод. Широкую представленность и длительное существование в развитии пронеурогенных зон, активную миграцию нейробластов и наличие не закончивших дифференцировку клеток даже внутри ганглиев, можно считать инновацией, присутствующей у общего предка всех моллюсков. Эта инновация позволяет потенциально вовлечь в создание мозга большое число клеток в процессе развития. По всей видимости, она не используется полностью гастроподами, мозг которых достаточно просто устроен. Однако именно эти признаки могут быть ключевыми компонентами преадапционного комплекса, который сделал возможным появление сложного мозга цефалопод в ходе эволюции.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 22-14-00375

11:30 — 11:50: Ермаков А.С. (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, ФГБНУ «Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии»).

«От морфомеханики – к интегральной механобиологии».

В 1970-х годах несколько исследовательских групп из СССР и США высказали идеи о возможном участии механических сил и напряжений в регуляции интегрального развития живых систем. Одними из первых, экспериментальные исследования в этом направлении провели профессор МГУ им. М. В. Ломоносова Лев Владимирович Белоусов и его ученики, показав, что фрагменты зародышевых тканей амфибий после микрохирургической сепаровки демонстрируют деформации двух типов – медленные активные (в их основе лежат энергозависимые клеточные перестройки) и быстрые пассивные (связанные с механическими напряжениями). Авторы выяснили, что паттерны механических напряжений стадио-специфичны и сменяются в ходе раннего развития. Данное направление получило название «морфомеханика». В 1990-х Л. В. Белоусовым и Дж. Миттенталем была выдвинута гипотеза о том, что пассивные механические напряжения и активные клеточные перестройки – взаимопорождаемые процессы, и что динамическая система взаимодействия этих процессов лежит в основе регуляции интегральности развития живых организмов. Независимо от советских ученых из МГУ, идеи о возможном участии механических сил и напряжений в организации клеток и надклеточных структур выдвигали американские биологи А. Харрис и Д. Ингбер. В самом конце XX и первых десятилетиях XXI века происходит активное изучение клеточной механики и клеточной механотрансдукции – процесса, в ходе которого механическое воздействие на клетку может быть перекодировано в химический сигнал. Такой процесс может осуществляться путем нескольких возможных механизмов: через молекулярные комплексы, связанные с клеточными контактами, механо-чувствительные каналы, мембран-ассоциированные белки, а также через белковый комплекс YAP/TAZ, реагирующий на изменение формы клеток. В последнее десятилетие показано, что механическое воздействие на клетку через цитоскелетные структуры может передаваться на ядро и

влиять на изменение экспрессии генов, явление назвали ядерной механотрансдукцией. Среди основных механизмов ядерной механотрансдукции – механозависимое изменение активности транскрипционных факторов, открывание ядерной поры и ионных каналов, перераспределение хромосомных территорий в результате действия механических сил на ядро и механо-зависимые модификации хроматина.

В ближайшие десятилетия можно ожидать рождения интегральной механобиологии – науки, которая сможет объяснить интегральность живых систем на разных уровнях организации живой материи и при переходе между разными уровнями.

Исследование выполнено при финансовой поддержке Фонда научно-технологического развития Югры в рамках научного проекта № 2024-108-05.

11:50 — 12:10: Шурупова Я.А. (Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук).

«Анализ онтогенеза скульптуры раковины среднеюрских *Lophocythere* (Ostracoda, Crustacea) Русской плиты для реконструкции родственных связей».

Остракоды рода *Lophocythere* Silvester-Bradley, 1948 появились в байосском веке в морях Западной Европы, где существовали до начала позднеюрской эпохи (Whatley, Ballent, 2004), откуда попали в Среднерусское море на Русской плите в начале келловейского века и исчезли в начале оксфордского (Whatley, 1970; Пяткова, Пермякова, 1978; Whatley et al., 2001; Tesakova, 2003, 2008, 2013; Franz et al., 2009; Wilkinson, Whatley, 2009; Тесакова и др. 2017; Shurupova, Tesakova, 2019).

Для некоторых представителей этого рода из Западной Европы ранее предлагались реконструкции родственных связей (Whatley, 1970; Sheppard, 1981) в первую очередь на основании изучения скульптуры взрослых представителей. Первые

реконструкции родственных связей келловейских представителей из Среднерусского моря и анализ развития скульптуры в онтогенезе были описаны в Shurupova, Tesakova, 2019. Обработка бóльшей выборки материала и детальное изучение онтогенеза скульптуры раковины позволило уточнить филогенетические связи.

Изученные остракоды происходят из местонахождений Курской (раннекелловейские отложения, разрез Михайловский рудник, скважины № 4 и № 7) и Рязанской (средне- и позднекелловейские отложения, разрез Михайловцемент,) областей. К раннекелловейским видам относятся: *L. tuberculata* sp. nov. (215 экз.), *L. mosaica* sp. nov. (22 экз.), *L. karpinskyi* (Mandelstam in Lyubimova, 1955) (47 экз.), *L. interrupta* Triebel, 1955 (52 экз.), *L. ex gr. scabra* Triebel, 1951 (195 экз.). Среднепозднекелловейские представители: *L. karpinskyi* (51 экз.), *L. bucki* Lutze, 1960 (201 экз.), *L. acrolophos* Whatley, Ballent et Armitage, 2001 (71 экз.) и *L. tuberculata* sp. nov. (1 экз.).

Раковина у всех представителей рода характеризуется ярко выраженной скульптурой в виде шипов и/или ребер, разделяющейся на мезо- и макроскульптуру. Элементы макроскульптуры закладываются на самых ранних возрастных стадиях и хорошо различимы на раковинах всех возрастов. Элементы мезоскульптуры представлены сеткой, сплошной или с мелкими шипами.

После изучения нового материала и детального анализа онтогенеза скульптуры раковины были реконструированы три эволюционные ветви. Первая: *L. batei* → *L. mosaica* sp. nov., *L. tuberculata* sp. nov., *L. karpinskyi*, скульптура характеризуется крупными шипами, мезоскульптура развивается из крупноячеистой сетки с редкими конулами в пересечениях граней. У *L. batei* отдельные шипы крупные, с округлым основанием, за счет чего облик представителей этой группы более «шипастый». Вторая: *L. propinqua* → *L. scabra* → *L. bucki*, в скульптуре ярко выражены прерывистые ребра, мезоскульптура развивается из мелкоячеистой сетки. У *L. propinqua* скульптура состоит из тонких прерывистых ребер, облик представителей этой эволюционной ветви более «ребристый». Третья эволюционная ветвь: *L. carinata* → *L.*

interrupta → ? → *L. acrolophos*, скульптура представлена сплошными ребрами и крупной сеткой.

Работа выполнена при поддержке РФФ 22-14-00258.

12:10 — 12:40: Ежова О.В.¹, Агеенко Н.В.², Киселёв К.В.³, Лукиных А.И.¹, Малахов В.В.¹ (¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, ²Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук, ³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук).
«Гомеобоксные гены в развитии иглокожих: пространство и время» (30 мин.)

Регуляторные гены *Hox*-кластера определяют последовательную закладку структур животного вдоль передне-задней оси тела. У базальной группы Cephalochordata экспрессия 15-ти *Hox*-генов осуществляется с пространственной и временной коллинеарностью: гены начинают экспрессироваться не одновременно, а последовательно друг за другом от 3' конца *Hox*-кластера к 5' концу и при этом – от передних к задним сегментам тела развивающегося зародыша. Однако в различных группах Deuterostomia наблюдаются те или иные нарушения принципа коллинеарности при экспрессии *Hox*-генов, а также обнаруживаются различные изменения в самом составе *Hox*-кластера. У "правильных" морских ежей *Hox*-кластер содержит 11 генов: *Hox1*, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9/10, 11/13a, 11/13b, 11/13c. Близкий по своему составу набор генов в *Hox*-кластере описан для морских лилий. У остальных классов Echinodermata отмечены различные дополнительные "сокращения" в *Hox*-кластере. При этом у представителей типа Nemichordata, сестринского к Echinodermata, набор генов в *Hox*-кластере близок к морским ежам. Помимо изменений в порядке расположения генов в *Hox*-кластере, у некоторых иглокожих было обнаружено нарушение временной коллинеарности при экспрессии *Hox*-генов: экспрессия начинается не с передней

группы генов, а с центральной и задней групп генов *Hox*-кластера. Данные об организации *Hox*-кластера и о ходе экспрессии регуляторных генов *Hox* в разных группах животных накапливаются постепенно, при этом постоянно корректируются и ложатся в основу новых эволюционных гипотез. Наша работа посвящена количественной оценке экспрессии генов *Hox*-кластера на ранних этапах личиночного развития "правильного" морского ежа с непрямым развитием *Strongylocentrotus intermedius* и анализу ранней экспрессии *Hox*-генов в развитии иглокожих.

Полученные нами данные подтверждают, что у морских ежей наиболее ранняя активация характерна не для передней группы *Hox*-генов, а для генов центральной и задней групп *Hox*-кластера – *Hox7*, *11/13b* и *11/13c*. Такая же особенность наблюдается при развитии голотурии *Apostichopus japonicus*, у которой на стадии бластулы экспрессируются гены центральной и задней групп *Hox*-кластера – *AjHox7*, *8*, *11/13a* и *11/13b*. На стадии гастролы к ним добавляется экспрессия генов *AjHox1*, *5* и *11/13c*. У стебельчатой морской лилии *Metacrinus rotundus* на стадии бластулы вообще не обнаружена экспрессия *Hox*-генов. На стадии гастролы у *M. rotundus* экспрессируется только *MrHox7*, затем через 2 суток после оплодотворения начинает экспрессироваться *MrHox8* и через 4 суток – *MrHox5*, *7*, *8* и *9/10*. Таким образом, во всех известных исследованиях временной экспрессии *Hox*-генов у иглокожих на самых ранних стадиях развития наблюдается "молчание" генов передней группы *Hox*-кластера и экспрессия генов центральной и задней групп.

Это "молчание" может быть отражение сложных морфологических перестроек, которым подвергались предки иглокожих в ходе эволюционного становления группы. Одной из самых значительных синапоморфий вторичноротых являются метамерные жаберные щели и жаберные поры, расположенные в переднем отделе туловища. Они имеются у представителей типа Chordata и у сестринского к иглокожим типа Nemichordata. Ряд палеонтологических данных свидетельствует о том, что метамерные жаберные перегородки присутствовали и у некоторых ископаемых иглокожих, однако ни у одного современного иглокожего не найдено ничего похожего на

жаберные щели. У хордовых и полухордовых экспрессия передней группы *Hox*-генов сопряжена с закладкой жаберных щелей в переднем участке туловища. Возможно, "молчание" генов передней группы *Hox*-кластера в раннем развитии Echinodermata является следствием утраты предками иглокожих жаберного отдела туловища вследствие сложных морфологических перестроек их тела.

Работа поддержана грантом РФФИ, проект № 23-14-00047.

12:40 — 13:00: Калачев А.В., Танкович А.Е.

(Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук).

«Влияние дофаминергической нервной системы на рост посторальных рук у личинок морских ежей».

Хорошо известно, что личинки иглокожих способны регулировать рост структур, отвечающих за сбор пищи. Так, личинки морских ежей, чье эмбриональное и раннее личиночное развитие происходило в условиях отсутствия микроводорослей, к моменту приобретения способности питаться имели более длинные посторальные руки, чем личинки, развивавшиеся в присутствии микроводорослей. Хотя данный феномен хорошо известен в литературе, механизмы, лежащие в его основе все еще изучены слабо. Исследование личинок морских ежей *Strongylocentrotus purpuratus* показало, что фармакологическая активация рецепторов к дофамину на стадии гастрюлы приводила к развитию у личинок фенотипа, сходного с таковым личинок, развивавшихся в присутствии микроводорослей. Проведенные нами на личинках морских ежей *S. intermedius* фармакологические эксперименты по воздействию дофамина на рост посторальных рук обнаружили, что длина посторальных рук зависит от концентрации дофамина — чем выше концентрация, тем короче руки. Кроме того, помимо концентрации дофамина большую роль на рост посторальных рук играют длительность и стадия развития, на которой эмбрион или личинка были подвергнуты воздействию дофамина. В

частности, посторальные руки у 96 ч личинок после кратковременной (4 ч) инкубации в дофамине в концентрации 1,5 мкмоль были значительно длиннее, чем после длительной (24 ч) инкубации в той же концентрации дофамина. Кроме того, при воздействии одинаковой концентрации дофамина на 24 ч эмбрионов (стадия гаструлы), у которых еще отсутствует дофаминергическая нервная система, и 48 ч личинок (стадия призмы), уже имеющих дофаминергические нейроны, по достижении личинками возраста 96 ч, те личинки, которые были подвергнуты воздействию дофамина в возрасте 48 ч имели более короткие посторальные руки, чем личинки, подвергнутые воздействию дофамина в возрасте 24 ч. По нашему мнению, разница в реакции личинок на воздействие дофамина связана с наличием дофаминергических нейронов у 48 ч личинок и их отсутствием у 24 ч личинок. Нарушение активности дофаминергических нейронов с помощью 6-гидроксидофамина предотвращало развитие фенотипа с укороченными посторальными руками у личинок после воздействия дофамина. Полученные нами данные свидетельствуют о важной роли дофаминергических нейронов в регуляции роста посторальных рук у личинок морских ежей *S. intermedius*.

13:00 — 13:50: перерыв

13:50 — 15:50: дневное заседание

13:50 — 14:20: Исаева В.В. (Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Национальный Научный Центр Морской Биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук).

«Загадки и мифы осевого плана строения современных иглокожих». (30 мин.)

Каноническая билатеральная симметрия, цефалокаудальная (рострокаудальная) полярность и одноосевой рост организма с препостериорной локализацией зоны роста

типичны для большинства Bilateria, но не универсальны: консерватизм анцестральных молекулярных механизмов детерминации осевого плана строения сочетается с их пластичностью, обеспечившей возможность радикальных макроэволюционных трансформаций одноосевого дизайна билатерий. Радикальные преобразования осевого паттерна Bilateria могут включать умножение числа зон и векторов роста, частичную или полную радиализацию осевого плана строения, а также фрактализацию тела путем многократного постериорного ветвления (Jacobs et al., 2005; Minelli, 2015; Isaeva, Rozhnov, 2021, 2022; Aguado et al., 2022; Isaeva, 2023; Turner, 2024). Эволюционно вторичная пентамерная симметрия строения взрослых иглокожих в течение более чем двух веков продолжает характеризоваться как загадочная и даже мистическая (Haeckel, 1889; Hyman, 1955; Peterson, Davidson, 2000; Smith, 2008; Peterson, Eernisse, 2016; Koop et al., 2017; Adachi et al., 2018; Omori et al., 2018; Byrne et al., 2020, 2021; Turner, 2024), демифологизации которой не вполне способствует даже применение новейших методов современной молекулярной биологии (Formery et al., 2023; Lacalli, 2023; Hejnal, 2024). Пентамерия осевого плана строения и роста современных иглокожих может быть интерпретирована как результат умножения (репликации/бифуркации) анцестральной переднезадней оси тела билатерий и соответствующего умножения зон роста в сочетании с радиализацией их расположения (Morris, 2012, 2016; Morris, Byrne, 2014; Byrne et al., 2018, 2020, 2021; Isaeva, Rozhnov, 2021, 2022; Isaeva, 2023; Turner, 2024). Палеонтологические данные свидетельствуют об эволюционном преобразовании билатерального плана строения в пентамерный путем дубликации первоначально единственного амбулакрального отростка с последующим переходом через тримерию к пентамерии по формуле 2-1-2 (Sumrall, Wray, 2007; Rozhnov, 2013-2023; Zamora, Rahman, 2015; Omori et al., 2018; Li et al., 2020; Paul, Hotchkiss, 2020; 2017, 2022). При этом число осей тела увеличивается в последовательности 1→2→3→5, что согласуется с трактовкой амбулакральных лучей/рук иглокожих как модифицированных, параморфных гомологов (репликатов) анцестральной переднезадней оси тела одноосевых Bilateria.

14:20 — 14:40: Ткачева Г.С., Рожнов С.В

(Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук).

**«Сопоставление осей симметрии различных групп
иглокожих».**

Для пельматозойных и элевтерозойных иглокожих используются две разные системы обозначения радиусов: Карпентера (Carpenter, 1884) и Ловена (Lovén, 1874), что осложняет сравнение морфологии разных таксонов и реконструкцию филогенетических отношений иглокожих. Сопоставление этих систем на основе гомологизации радиусов классов иглокожих, а также сопоставление одной из плоскостей симметрии взрослого пентамерного иглокожего с билатеральной личиночной плоскостью, является нетривиальной задачей, поскольку гидропора, анальное отверстие и другие структуры меняли свое положение в онтогенезе и эволюции. В системе Карпентера радиус, расположенный напротив интеррадиуса с гидропорой и анусом, обозначается латинской буквой А. Остальные - последующими буквами по часовой стрелке. Для сопоставления с личиночной плоскостью используется плоскость, в которой происходила торсия (элевация), выраженная в изгибе теки при задержке или переразвитии процесса элевации (Рожнов, 2013). При таком подходе личиночная плоскость соответствует плоскости E-BC пятилучевого пельматозойного иглокожего. Для сопоставления с системой Ловена элевтерозойных иглокожих, согласно которой амбулакры имеют нумерацию римскими цифрами по часовой стрелке, где первым является правый задний парный амбулакр, Пол и Хотчкис (Paul, Hotchkiss, 2020) предложили использовать правило Ловена, проявление которого они обнаружили у некоторых пельматозойных иглокожих. Они связали правило Ловена, выраженное у морских ежей в последовательности появления базикорональных пластинок (RLRLR), с особенностями перехода от симметрии 2-1-2, которая анатомически соответствует отхождению непосредственно от

амбулакального кольца только трех радиальных каналов, к настоящей пятилучевой симметрии 1-1-1-1-1 с пятью радиальными каналами. Согласно предложенному этими авторами сопоставлению, амбулакр А пельматозойных иглокожих соответствует амбулакру II морских ежей. Если такое сопоставление правильно, то плоскость симметрии I – III/IV морских ежей соответствует плоскости симметрии E-BC пельматозойных иглокожих и поэтому ее можно сопоставить с билатеральной личиночной плоскостью. Соответственно, плоскостью вторичной билатеральной симметрии неправильных морских ежей III – I,V является плоскость B-DE по системе Карпентера. Основываясь на выявленной гомологии радиусов морских ежей и морских лилий, можно более обоснованно согласовать их гомологию с другими современными классами – морскими звездами, офиурами, голотуриями и многими ископаемыми бластозойными иглокожими и эдриоастероидеями.

**14:40 — 15:00: Анекеева Г.А. (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).
«*Phyllocystis* (Echinodermata, Stylophora) большие и маленькие — разные виды или стадии роста?»**

Из ордовика Ленинградской области недавно (Рожнов, Анекеева, 2024) были описаны представители корнутных стилофор рода *Phyllocystis*, ранее не встречавшегося в Балтике. Совместно с маргинальными табличками одного из этих видов (*Phyllocystis cellularis*) обнаружены гораздо более многочисленные маргинальные таблички меньших размеров, обладающие несколько иными пропорциями и лишенные характерной ячеистой орнаментации. Это ставит перед нами всегда актуальный для палеонтологов вопрос: являются меньшие экземпляры представителями еще одного нового вида, или же молодью уже описанного?

В развитии современных иглокожих известны примеры особых стадий онтогенеза, следующих после оседания и метаморфоза плавающей личинки — например, прикрепленная «пентакринусовая» стадия развития бесстебельчатых криноидей.

Для некоторых ископаемых криноидей описаны также онтогенетические последовательности с изменением строения чашечки. Если рассматривать более мелкие таблички в таком контексте, их отличия от крупных не казались бы выходящими за рамки изменений пропорций животного с возрастом, однако разница в размерах между табличками не столь велика: крупные превосходят мелкие в среднем в 2,5 раза.

Для интерпретации мелких экземпляров как ювенильных, тем не менее, имеются и другие основания помимо меньшего размера: 1) совместная встречаемость в одном и том же слое, 2) намного большее число мелких табличек (у большинства животных лишь немногие особи доживают до взрослого состояния), 3) значительная индивидуальная изменчивость (молодые особи могут проявлять заметные различия между собой в размерах и форме из-за таких факторов как местные условия развития яиц и личинок, небольшие возрастные различия на фоне быстрого роста или аномалии развития, тогда как у взрослых особей все эти различия сглаживаются). В то же время, эта интерпретация порождает необходимость объяснить отсутствие переходных форм между крупными и мелкими табличками и отсутствие у последних ячеистой орнаментации.

Предлагается следующая гипотеза: стилофоры *Phyllocystis cellularis*, обитавшие в регионе с сезонным климатом (Дронов, 1998), отличались быстрым ростом в благоприятный период года, а их гибель и захоронение происходили во время штормового сезона. Мелкие таблички принадлежат особям первого года жизни, тогда как к следующему штормовому сезону выжившие особи уже достигали взрослых размеров. Высокой скоростью роста можно объяснить как значительный разброс в размерах мелких табличек, так и наличие в крупных табличках ячеек, вероятно, позволявших сдерживать увеличение затрат ресурсов на формирование скелета при увеличении размера скелетных элементов.

15:00 — 15:20: Миранцев Г.В., Анекеева Г.А.

(Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).

«Происхождение и развитие циррей в эволюции криноидей».

15:20 — 15:50: Рожнов С.В. (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).
«Чет и нечет: сравнение симметрии книдарий и иглокожих» (30 мин.)

Для двух филогенетически удаленных типов животных, книдарий и иглокожих, характерна радиальная симметрия, ярко проявляющаяся у взрослых животных, но формирующаяся на основе билатеральной симметрии личинок у кораллов и всех иглокожих. Двусторонняя симметрия эволюционно была первична для обоих типов и наложила отпечаток на особенности их вторичной радиальной симметрии. Этот факт подтвержден палеонтологическими, онтогенетическими и молекулярно-генетическими данными. Для книдарий типична четная симметрия, по особенностям которой названы некоторые группы кораллов – четырехлучевые, шестилучевые и восьмилучевые. У иглокожих преобладает нечетная радиальная симметрия – трехлучевая и пятилучевая. Такое различие вытекает из особенностей формирования радиальной симметрии в онтогенезе и филогенезе этих групп животных. Как показывают палеонтологические данные, пятилучевая симметрия амбулакральной системы каждого из пяти современных классов иглокожих произошла из трехлучевой, характерной для остальных радиально-симметричных исключительно палеозойских классов. У них от амбулакрального кольца (или подковы, если кольцо не было замкнутым) отходило только три радиальных канала, которые сформировались полимеризацией исходного единственного амбулакра с разрастанием левого гидроцеля вокруг глотки. Поэтому формирование радиальной симметрии иглокожих, сначала трехлучевой, а затем пятилучевой, является результатом экстремально асимметричного развития билатерально закладывавшихся трех пар целомов. Радиализация симметрии начиналась после прикрепления билатерального предка к грунту передней частью

брюшной стороны, что отражено в онтогенезе современных морских лилий и в некоторых аберрациях ископаемых форм. Трехлучевая симметрия возникала как начальная оптимизация пищеварного аппарата при уже имевшейся, видимо, морфогенетической потенции, обусловленной трехраздельной метамерией личинки. У книдарий наблюдается противоположная картина. Судя по индивидуальному и историческому развитию современных и ископаемых Anthozoa, филогенетически базальных книдарий, радиальная симметрия у них развивается путем сохранения и детализации билатеральной симметрии. Билатеральная симметрия определяет четность радиальной симметрии, формирование которой мы наблюдаем уже у древнейших представителей кораллов – ругоз с их уверенно реконструированной билатеральной личинкой, прикреплявшейся к грунту аборальной частью вентральной стороны. Таким образом, у иглокожих, являющихся билатериями, радиальная симметрия возникает за счет нарушения билатеральной симметрии, а у книдарий, являющихся сестринской группой билатерий, радиальная симметрия формируется путем усиления и детализации билатеральности.

15:50 — 16:10: перерыв

16:10 — 17:00: вечернее заседание

16:10 — 16:30: Пономаренко А.Г. (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).

«Удивительные членистоногие из ранней перми Чекарды».

16:30 — 17:00: Щербаков Д.Е. (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).

«Корни Articulata: о ресничных личинках, чередовании поколений и взаимоотношениях с пространством» (30 мин.)

В эволюции наряду с прогрессивным усложнением планов строения широко распространено их регрессивное упрощение, во многих случаях сопровождающееся биологическим прогрессом. После преодоления барьера и попадания в новую адаптивную зону потомки одной и той же группы вселенцев могут далее эволюционировать в различных направлениях – или продолжая усложнять и совершенствовать оказавшийся удачным новый план строения, или же начиная его упрощать в том или ином отношении. Если усложнение плана строения обычно связано с усложнением среды обитания, совершенствованием способов передвижения и питания, прессом хищников и конкурентов, то упрощение плана строения во многих случаях может быть объяснено уходом от этого пресса в скрытые местообитания (например, в донные осадки), переходом к паразитизму или миниатюризацией. Основной фактор здесь – понижение мерности используемой фракции пространства: если нектон активно двигается в трехмерной толще воды, то ползающий бентос фактически перемещается вдоль изогнутой плоскости дна, а инфауна и эндопаразиты – по криволинейной траектории хода.

Самой убедительной версией происхождения Polychaeta (и Articulata в целом – Shcherbakov, 2023) представляется теория А. Сэдживика (Sedgwick, 1884), согласно которой первые полихеты, медленно ползавшие и подобные Spintheridae и Amphinomidae, произошли непосредственно от Anthozoa (Sharov, 1966; Shcherbakov, in press). При этом нет необходимости вслед за В.В. Малаховым (Malakhov, 2016) считать антозоев самой базальной ветвью книдарий, поскольку происхождение дочерней группы от продвинутой подгруппы материнской группы – нормальный ход макроэволюции.

Чередование бесполого поколения сидячих полипов и полового поколения плавающих медуз (метагенез), свойственное Hydrozoa и Scyphozoa, у Anthozoa редуцировалось, но лежащие в его основе генетические механизмы не были утрачены. В различных группах Triploblastica бывает катастрофический метаморфоз, без преемственности между органами личинки и взрослой особи. Наиболее логичное объяснение этого феномена предложил Дж. Бирд (Beard, 1892): “Развитие Metazoa, как мне

кажется, происходит посредством чередования поколений, при котором из оплодотворенного яйца возникает организм, личинка, от которой, тем или иным образом, в зависимости от обстоятельств каждого случая, берет начало новая форма, взрослая особь или имаго”. Полного слияния полового и бесполого поколений в цикле многоклеточных растений не произошло из-за различия в их плоидности, а для слияния полового и бесполого поколений в цикле многоклеточных животных такой помехи не было.

Если Triploblastica, в том числе Articulata, возникли от книдарий, т.е. исходно метагенетических предков, то метаморфоз в жизненном цикле трехслойных есть наследие метагенеза. У антозоев чередование поколений подавлено, и метаморфоз у их прямых потомков – артикулят – это метагенез восстановленный и преобразованный с рекомбинацией признаков. В цикле книдарий два поколения, а в циклах трехслойных принципиально отличных стадий бывает и больше. Ресничные личинки могут быть по своей организации сопоставлены с медузами (например, у некоторых медуз развиты ресничные пояса), но в отличие от них не развивают гонад.

17:00: дискуссия, закрытие конференции.

СТЕНДОВЫЕ ДОКЛАДЫ

Бёттхер А.М., Чеченева Е.А., Костюченко Р.П. (Санкт-Петербургский государственный университет).

«Экспрессия паралогов гена *Pax6* у олигохет *Enchytraeus coronatus* и *Nais communis*».

Понимание того, как сложные системы органов образуются из простых эмбриональных тканей, является одной из важных проблем современной биологии развития. Как правило, в этом процессе принимают участие особые гены – регуляторы морфогенеза, продукты которых способны оказывать влияние на нижестоящие гены регуляторных путей, связанных с судьбой и дифференцировкой клеток различных структур тела в процессе развития.

Особо интересным аспектом развития является процесс нейрогенеза, в том числе формирование нервной системы и зрительного анализатора. Несмотря на существенные различия этих структур у животных, генетические программы, определяющие их развитие, демонстрируют высокую степень консерватизма. Так, ген *Pax6* кодирует один из ключевых транскрипционных факторов эмбрионального развития и выполняет роль мастер-регулятора морфогенеза глаза и центральной нервной системы у всех видов билатеральных животных. Продукты экспрессии гена *Pax6* влияют на экспрессию нижестоящих генов-мишеней, тем самым выступая в качестве «центра управления» генами в программе образования глазных структур. Кроме того, ген *Pax6* играет важную роль и в развитии нервной системы, участвуя в поддержании пролиферации и дифференцировки нейрональных клеток-предшественниц.

Для изучения характера экспрессии гена *Pax6*, в качестве модельных объектов нами были выбраны олигохеты *Enchytraeus coronatus* и *Nais communis*, у которых с помощью анализа транскриптома были найдены дублицированные гомологи этого гена. Для анализа экспрессии паралогов *Pax6* был использован метод гибридизации *in situ* на целых объектах. Данные,

полученные с помощью РНК-гибридизации, свидетельствуют об экспрессии генов *Pax6* у энхитреид и наидид как во время эмбрионального, так и постэмбрионального развития (в зоне деления при бесполом размножении и в области бластемы в ходе регенерации). Помимо того, стоит отметить, что для дублированных гомологов характерны различные пространственно-временные паттерны экспрессии, что может свидетельствовать о вероятном разделении функций паралогов гена *Pax6* у олигохет.

Проект выполняется при поддержке гранта РФФ 24-24-00149 с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ.

Булатова Н.Ш. (Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова Российской академии наук).

«Ключи к пути генетики в архиве эволюциониста».

Подряд два года, в 2023 и 2024 гг. в научных учреждениях Москвы отмечаются юбилейные даты академика И.И. Шмальгаузена (1884-1963). Один из первых сотрудников основанного в 1934 г. академиком А.Н. Северцовым первого академического института комплексного эволюционного направления, именованного сначала Институт морфологии животных, затем Институт эволюционной морфологии и палеозоологии (ИМЖ-ИЭМП), Шмальгаузен после отделения Палеонтологического института (ПИН) в 1936 г. руководил 12 лет унаследованным после кончины основателя Институт эволюционной морфологии (ИЭМ имени А.Н. Северцова АН СССР).

За этот период им были написаны и изданы три книги, которые он сам называл трилогией: 1) «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), 2) «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939, 1942) и 3) «Факторы эволюции» (1946). Своей трилогией И.И. Шмальгаузен внес крупнейший вклад в формирование эволюционного синтеза.

Его учениками и последователями три книги были основательно переработаны на основе авторских изменений и дополнений и

переизданы в 1982, 1983 и 1968 гг, соответственно. В редакционную коллегияу трех академических переизданий в хронологическом порядке входили: 3) Р.Л. Берг, А.А. Махотин, А.В. Яблоков; 1), 2) академик М.С. Гиляров, академик В.Е. Соколов, Э.И. Воробьева, И.М. Медведева.

В архиве РАН в открытом доступе представлен план доклада академика «Пути генетики», датированный 1938 годом. В наброске на листке блокнота рукой Шмальгаузена суммированы периоды истории генетики, ровесника XX столетия, и в кратких комментариях видна глубокая продуманность проблемы междисциплинарной интеграции и говорится об органичном вхождении генетики в биологию «при условии овладения историческим методом»!

Вингерт Д.П. (Санкт-Петербургский государственный университет).

«Первые данные о формировании покровов в развитии геккона *Correlophus ciliatus* (Reptilia, Gekkota)».

Гекконы являются базальной ветвью чешуйчатых рептилий (Squamata). Подавляющее большинство гекконов откладывают яйца, инкубационный период начинается на начальных этапах органогенеза. Формирование покровов рептилий в онтогенезе и сравнение гистогенеза покровов разных групп рептилий и остальных амниот является одной из актуальных проблем Evo-Devo.

Цель настоящего исследования — описание гистогенеза покровов на последовательных стадиях развития геккона Реснитчатого бананоеда *Correlophus ciliatus* (Reptilia, Squamata, Gekkota, Diplodactylidae) от откладки яйца до вылупления.

Для выполнения поставленной цели использовались прижизненные наблюдения, изучение тотальных фиксированных эмбрионов и гистологические методы.

Изучение покровов эмбрионов *C. ciliatus* на четырёх стадиях инкубации показало, что их наружный слой представлен веретенновидными клетками перидермы, которая присутствует с момента откладки яйца до вылупления. До 35 стадии (по:

Dufaure, Hubert, 1961) под перидермой находится слой однорядного базального эпителия. На стадии 35 (по: Dufaure, Hubert, 1961) наблюдаются первые зачатки чешуй в районе спины, характеризующиеся изменением формирующих их слоёв эпидермиса и дермы. Пигментация отсутствует. На стадии 41 покровы почти достигают своего дефинитивного состояния, пигментация зародыша соответствует таковой на момент вылупления.

Можно заключить, что по сравнению с другими производными эктодермы дифференцировка покровов у зародыша геккона *S. ciliatus* начинается на значительно более поздних стадиях развития.

Гонтарь В.И. (Зоологический институт Российской академии наук).

«Фауна мшанок южных морей и ее эволюция под влиянием геологических изменений».

По мере своего развития и накопления материала морская биогеография все больше уделяет внимания изучению причинных связей и закономерностей в распространении фауны и отдельных ее комплексов в зависимости от условий существования организмов в связи с их биологией, происхождением и историей водоема, который они населяют. На протяжении очень длительного времени, измеряемого миллионами лет, Средиземное, Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря составляли огромный морской бассейн, соединявшийся с Мировым океаном. Этот бассейн неоднократно изменял свои очертания, площадь, глубину, дробился на отдельные части и вновь восстанавливался. Список хейлостомных видов мшанок для Черного моря представлен 16 видами и 1 варьететом, в их числе один новый род для науки и 2 вида новые для фауны, и 5 видами ктеностомных мшанок. В их числе хейлостомные *Conopeum seurati* и *Conopeum reticulum*, *Einhornia pallasae* Gontar, *Cryptosula pallasiana* Moll, а также ктеностомные *Victorella pavida* (Saville-Kent), *Amathia* (Bowerbankia) *imbricata* (Adams) и *Amathia* (Bowerbankia)

gracilis Leidy. Зевина (1967) указывала для Азовского моря ктеностомные *Victorella pavidata*, *Amathia imbricata* и *Amathia gracilis* Leidy. Нами (2010) в Азовском море обнаружены хейлостомные мшанки *Lapidosella ostroumovi* Gontar, *Einhornia pallasae* Gontar, *Corbulella aleksandrovae* Gontar (эндемичный вид), *Cryptosula pallasiana* Moll. В Каспийском море живут солоноватоводные виды *Victorella pavidata*, *Amatia gracilis*, *Amathia imbricata caspia* Abrikosov (эндемичный подвид), и из отряда Cheilostomata *Conopeum grimmi* Gontar et Tarasov (эндемик). Род *Victorella* солоноватоводный, ведущий свою историю из водоемов третичного времени. Иранскими исследователями у иранского побережья Каспийского моря был обнаружен азовский вид *Lapidosella ostroumovi* Gontar. Находка этого вида у иранского побережья Каспийского моря свидетельствует о связях его в геологическом прошлом с Азовским морем. Метаморфизированный состав воды Каспия в сравнении с Азовским морем, вероятно, влияет на уменьшение размеров каспийских колоний *Lapidosella*. Висковой и Коромысловой (2012) был описан для мшанковых биогермов Азовского моря новый хейлостомный род *Tamanicella* и два новых вида *T. lapidosa* (Pallas, 1801) и *T. panagiensis* Viskova et Koromysova из сем. Membraniporidae. Наибольшее внешнее сходство с новым родом *Tamanicella* имеют два рода из семейства Electridae. Это установленный В.И. Гонтарь в Азовском море современный род *Lapidosella* Gontar, 2010 и ископаемый род *Eokotosokum* Taylor et Cuffey, 1992 из маастрихта Северной Америки.

Аральское море имело солоноватоводную фауну мшанок из отряда Stenostomata. В Арале были обнаружены *Victorella bergi* Abricosov, 1959 (эндемичный вид), *Amathia imbricata aralensis* Abricosov, 1959 (эндемичный подвид) [Абрикосов, 1959, Зевина, 1974, Совинский, 1904], которые исчезли из-за катастрофического изменения солености в последние десятилетия

Фауна Азовского, Каспийского и Аральского морей характеризуется высокой степенью эндемизма, что связано с солоноватоводными условиями обитания мшанок. По мере понижения концентрации морских солей уменьшается и число

встреченных видов. При метаморфизации состава солей в Каспийском и Аральском морях изменялся видовой состав и формировались новые виды и подвиды мшанок. Барьерные зоны солености, метаморфизированный состав солей в Каспии и Арале, а также преимущественно морской по происхождению состав видов и родов фауны Vryozoa, позволяет утверждать, что именно барьерные солености в этих морях оказали влияние на формирование их фауны.

Коромыслова А.В. (Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук).

«О гомеоморфии некоторых вертикальных колоний мшанок из классов *Stenolaemata* и *Gymnolaemata*».

Рассмотрены вертикальные колонии некоторых ископаемых мшанок из классов *Stenolaemata* (отряды *Cyclostomata* и *Treplostomata*) и *Gymnolaemata* (отряд *Cheilostomata*), в центральной части которых наблюдается осевая полость, а также инкрустирующие мшанки, формирующие псевдостержневидные колонии при обрастании тонкого или толстого стержневидного объекта. Изученные мшанки объединены в три группы.

1. Вертикальные ветвящиеся колонии с тонкими цилиндрическими ветвями, имеющие узкую осевую полость, и гомеоморфные им тонкие псевдостержневидные колонии, сформированные в результате обрастания тонких стержневидных цилиндрических объектов. Первый тип колоний, в которых наблюдается узкая осевая полость (осевой канал), диаметром 1–3 мм, был обнаружен у мшанок отряда *Cyclostomata*: *Meliceritites?* sp.2 из готерива (нижний мел) Дагестана, а также у *M. cf. acutissima* и *M. cf. dollfusi* из турона (верхний мел) Волгоградской области. Колонии *Meliceritites?* sp.2 представлены только тонкими стержневидными (иногда разветвленными) фрагментами, тогда как у *M. cf. acutissima* и *M. cf. dollfusi* обнаружены еще и инкрустирующие формы, от которых иногда отходят тонкие ветви с осевым каналом. Гомеоморфными мшанкам рода *Meliceritites* являются

псевдостержневидные колонии *Hemiphragma insolitum* (отряд Trepostomata) из дапина (средний ордовик) Ленинградской области. Исследование многочисленных *H. insolitum*, высотой до 15 мм и диаметром до 5 мм, в шлифах и с помощью микротомографии показало, что *H. insolitum* – инкрустирующие мшанки, строящие псевдостержневидные колонии, обрастая тонкие фосфатные трубки морского животного *Sphenothallus*. Вокруг трубки сфеноталлус формировалась осевая трубкоподобная базальная ламина, от которой почковались зооиды. Гетерохронная гомеоморфия, рассмотренных мшанок, выражена во внешней морфологии колоний и в типе почкования зооидов, в первом случае от осевого канала, во втором – от трубкоподобной базальной ламины.

2. Тонкие трубчатые ветви с узкой осевой полостью, принадлежащие однослойным трубчатым колониям с широкой осевой полостью, и гомеоморфные им трубчатые основания с узкой осевой полостью, принадлежащие билатеральным лопастным колониям. Первый тип колоний обнаружен у *Perfodiastopora?* sp. из готерива Дагестана. Целые колонии этих мшанок представляют собой однослойные трубки с осевой полостью, часто довольно широкие, от которых отходят тонкие цилиндрические ветви с узкой осевой полостью. Гомеоморфными тонким ветвям *Perfodiastopora?* sp. являются тонкие ветви с узкой осевой полостью мшанок *Tamanicella lapidosa* (отряд Cheilostomata) из миоцена Таманского полуострова. В отличие от *Perfodiastopora?* sp., эти ветви представляют собой проксимальную часть билатеральных лопастных колоний, и образованы они, вероятно, в результате обрастания водорослей на начальной стадии роста колоний. Иногда от билатеральных лопастей также отходят прямые цилиндрические ветви, но имеют ли они полость, не установлено. Гетерохронная гомеоморфия тонких ветвей *Perfodiastopora?* sp. и *T. lapidosa* выражена во внешнем их виде и наличии осевой полости.

3. Вертикальные ветвящиеся колонии с толстыми цилиндрическими ветвями и гомеоморфные им псевдостержневидные колонии, обраставшие толстый стержневидный объект. Первый тип колоний широко

распространен среди мшанок отрядов Trepostomata и Cystostomata. Второй был обнаружен у *Orbignyella moyerokanensis* (отряд Trepostomata) из катия (верхний ордовик) Сибири, *M. cf. acutissima* и *M. cf. dollfusi* из турона Волгоградской области, а также у *Semiescharinella complanata* (отряд Cheilostomata) из палеоцена Казахстана. Гетерохронная гомеоморфия выражена во внешнем виде толстых стержневидных фрагментов ветвей, для установления их истинной природы которых часто необходимо исследование их внутренней морфологии.

Романов А.В.^{1,2}, Шахпаронов В.В.¹, Корзун Л.П.¹

(¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, ²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук).

«Морфофункциональный анализ двойного челюстного сустава *Amia calva*: шаг к пониманию эволюции лучеперых рыб (Actinopterygii)».

Суспензориум – костный монолит из первичной верхней челюсти, подвеска, симплектикума и предкрышки – является характерной чертой строения висцерального аппарата костных ганоидов (Holostei) и костистых рыб (Teleostei). У костистых рыб симплектикум интегрирован в квадратную кость, однако у единственного современного представителя амиеобразных (Holostei, Amiiformes) – (*Amia calva* Linnaeus, 1766) – симплектикум контактирует с нижней челюстью – т.е. у амии существует два нижнечелюстных сустава: с квадратной костью (челюстной сустав) и с симплектикумом. Контакт симплектикума с нижней челюстью был характерен и для известных представителей вымершей парафилетической группы лучеперых рыб – палеонисков (Palaeonisciformes), одна из эволюционных линий которой дала начало неоптеригиям (Neopterygii: Holostei, Teleostei). У палеонисков суспензориум сформирован не был и между челюстной и подъязычной дугой, по мнению некоторых авторов, имелась подвижность. Сохранение амией двойного сустава и его функционирование в

литературе не обсуждалось, поэтому изучение его с морфофункциональных позиций может оказаться важно для понимания процесса формирования суспензориума и, следовательно, эволюции лучепёрых рыб.

Препарирование головы одной амии и манипуляции с синдесмологическим препаратом, выявили ряд морфофункциональных характеристик двойного нижнечелюстного сустава. Сустав с симплектикумом находится не только позади от собственно челюстного (между квадратной костью и нижней челюстью), но и латеральнее от него. На квадратной кости сочленовная поверхность выпуклая, а на симплектикуме вогнутая. Такой двойной сустав не препятствовал опусканию нижней челюсти при манипуляциях с синдесмологическим препаратом.

Беспрепятственный поворот нижней челюсти относительно двух суставов возможен, если оба сустава соосны, т.е. их сочленовные поверхности скользят по окружностям, центры которых находятся на одной оси. Если бы суставы были не соосны, то открывание и закрывание рта было бы сопряжено либо с попеременным размыканием суставов (что кажется маловероятным), либо со смещением подвеска и симплектикума относительно первичной верхней челюсти, чего у амии не наблюдается. Поскольку у известных нам палеонисков симплектикум контактировал с нижней челюстью позади челюстного сустава, и подвижность между первичной верхней челюстью и подвеском, вероятно, имела модель подвижности в двойном челюстном суставе амии к палеонискам, скорее всего, не применима. Дальнейшее изучение висцерального аппарата палеонисков с морфофункциональных позиций необходимо для понимания адаптивной роли и исторической судьбы двойного нижнечелюстного контакта лучеперых рыб.

Романов А.В.^{1,2}, Капитанова Д.В.², Шахпаронов В.В.¹, Корзун Л.П.¹ (¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, ²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук).

«Гистологическое строение затылочно-синаркуального сустава химер (*Chimaeriformes: Chimaeridae*)».

Для многих видов рыб описана подвижность головы относительно туловищного отдела. Часто эта подвижность обеспечивается специализацией одного или нескольких первых позвонков, однако строение таких специализированных сочленений у рыб до сих пор остается слабо изучено. По разработанной в первой половине 20-го века классификации суставов у рыб можно выделить разные варианты контактов: от фиброзных прослоек между элементами (синартрозы) до суставов, имеющих внутри полость (эудиартрозы или синовиальные суставы). У химер (*Chimaeriformes*) первые позвоночные сегменты сливаются в хрящевой блок – синаркуале, соединяющийся с осевым черепом посредством седловидного сустава. Манипуляции с синдесмологическими препаратами затылочно-синаркуального сустава показали сопоставимую по амплитуде возможность движений как в сагиттальной, так и во фронтальной плоскости. Однако тип контакта в этом суставе химер до сих пор не исследован. Мы провели гистологическое исследование затылочно-синаркуального сустава и сравнили его с другими межсегментными контактами туловищного отдела осевого скелета химеры.

Гистологическое исследование межсегментных контактов позвоночника молодой серебристой химеры (*Chimaera phantasma* Jordan & Snyder, 1900) показало, что затылочно-синаркуальный сустав относится к эудиартрозному типу. Он имеет единственную полость и окружен фиброзной суставной сумкой. Менисков нами обнаружено не было. Контакты между сочленовными отростками можно охарактеризовать как схизартрозы, поскольку в них имеется полость, разделенная прослойками фиброзной ткани. Межсегментные контакты в туловищном отделе представляют собой синартрозы, где между базы и интерэлементами имеются только фиброзные прослойки. Границы между сегментами, образующими синаркуале определяются только по спинномозговым нервам.

Наши данные по строению межсегментных контактов позвоночного столба молодой серебристой химеры позволяет однозначно говорить о специализации затылочно-синаркуального сустава, т.к. он является единственным синовиальным контактом во всем позвоночном столбе. Поскольку появление синовиальных суставов в филогенезе связывают с повышенной способностью сопротивляться нагрузкам и расширенной амплитудой движений в сочленениях, можно предположить, что затылочно-синаркуальный сустав серебристой химеры к этому адаптирован. Уточнение биологической роли такого сочленения требует специальных наблюдений за животным в природе, однако с опорой на литературные источники и полученные нами данные о строении контакта, можно предположить важность подвижности головы для прицеливания на добычу, а также для отрывания прикрепленных пищевых объектов.

Танкович А.Е.¹, Савельева А.В.¹, Кондратьева Д.И.², Калачев А.В.¹ (¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук, ²Дальневосточный федеральный университет).

«Стадии формирования зачатка дефинитивного тела морского ежа в ходе личиночного развития морских ежей».

Уже более 150 лет личинки морских ежей являются одним из удобных объектов биологии развития. Это связано с легкой доступностью большого количества эмбрионов этой группы морских беспозвоночных, их оптической прозрачностью и простотой строения. В ходе своего развития, планктотрофные личинки морских ежей проходят через ряд стадий, завершающихся формированием компетентной, т. е. готовой к оседанию и метаморфозу личинки. Ключевым моментом в личиночном развитии морских ежей является формирование на левой стороне билатерально-симметричной личинки зачатка дефинитивного тела морского ежа. Поэтому неудивительно, что

в последние годы морфогенетические события, происходящие в зачатке дефинитивного тела морского ежа в период личиночного развития привлекают все большее внимание исследователей. Вместе с этим, поскольку основные процессы формирования зачатка занимают достаточно длительный период времени, необходима система описания разных стадий развития зачатка, которая позволила бы сравнивать между собой разные виды морских ежей. Хотя в литературе существуют несколько схем для описания стадий формирования зачатка дефинитивного тела морского ежа, они разработаны для правильных морских ежей. На основе данных, полученных на представителях правильных и плоских морских ежей, нами проведено сравнительное исследование формирования зачатка дефинитивного тела морского ежа и предложена схема описания данного процесса. Данная работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ 24-24-00380.

Шульга У.Е.¹, Калачев А.В.² (¹Дальневосточный федеральный университет, ²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук,).
«Контакты базальных мембран: возможное место связи между просветом гонады и мышечными клетками в гонадах морских звезд».

Морские звезды являются удобным модельным объектом для исследования механизмов гормональной регуляции гаметогенеза и нереста у беспозвоночных животных. Несмотря на многочисленные исследования последних лет, посвященные различным аспектам гормональной регуляции размножения морских звезд, все еще существуют значительные пробелы в понимании деталей этого процесса. Одним из таких пробелов является то, каким образом вызывается сокращение мускулатуры гонад морских звезд. Из литературы известно, что непосредственным индуктором сокращения мышечных клеток является вещество, предположительно вырабатываемое вспомогательными (в семенниках) или фолликулярными (в

яичниках) клетками гонад под воздействием 1-метиладенина. Проведенное нами электронно-микроскопическое исследование стенки семенников и яичников морских звезд *Patiria pectinifera* показало, что в преднерестовый период базальные мембраны, ограничивающие гемальный синус и подстилающие герминативный эпителий с одной стороны и миоэпителиальные клетки с другой, формируют многочисленные контакты друг с другом. С этими контактами ассоциированы вспомогательные (в семенниках) или фолликулярные (в яичниках) клетки со стороны герминативного эпителия и миоэпителиальные клетки со стороны генитального целомического синуса. Вероятно, подобные контакты базальных мембран служат местом передачи сигнала от соматических клеток герминативного эпителия к миоэпителиальным клеткам в стенке гонады, что играет важную роль в индукции сокращения миоэпителиальных клеток в период нереста.