

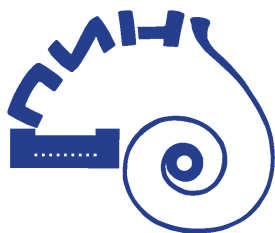
СЕРИЯ КОНФЕРЕНЦИЙ И КОЛЛОКВИУМОВ
«МОРФОГЕНЕЗ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ»

КОНФЕРЕНЦИЯ 6

«От концепции морфогенетических полей
через изучение их осевой симметрии и механобиологии
к теории самоорганизации»,

посвященная 90-летию профессора Льва Владимировича Белоусова
(18.07.1935 – 11.09.2017)

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ



ОТ ГЕММУЛЫ ГУБОК ДО ЭМБРИОНА КУРИЦЫ: КАК КООРДИНИРОВАННАЯ МИГРАЦИЯ КЛЕТОК ФОРМИРУЕТ ПЛАНЫ СТРОЕНИЯ METAZOA

Андропова Е.И.¹, Краус Ю.А.^{1,2}

¹ Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН

² Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова
andronova_e.i@mail.ru

Координированная миграция – одна из форм коллективного поведения клеток. При координированной миграции клетки двигаются не только в одном направлении, но и в составе группы (Friedl, Gilmour, 2009; Scarpa, Mayor, 2016). У такой группы имеется миграционный фронт, состоящий из клеток-лидеров, которые направляют миграцию и тянут за собой остальные клетки. Клетки фронта и остальные клетки группы формируют выросты, типичные для мигрирующих клеток – ламеллиподии и филоподии. Группа координированно мигрирующих клеток – механически целостная система: ее клетки связаны друг с другом адгезионными контактами; актиновый цитоскелет каждой клетки входит в состав структуры надклеточного уровня, например, актинового кабеля (Shellard, Mayor, 2019). В ходе координированной миграции клетки постоянно «общаются» между собой посредством механических и химических сигналов. Результатом коммуникации является становление и поддержание полярности у группы как целого, а также определение направления и скорости ее движения. Таким образом, взаимодействия элементов системы (клеток) приводят к ее упорядочиванию. Это яркий пример самоорганизации, при которой поведение системы определяется не только свойствами отдельных ее компонентов, но и взаимодействием между ними (Belousov, 2012).

Многие морфогенезы в развитии Metazoa основаны на координированной миграции клеток (Belousov et al., 2000; Belousov, 2015; Scarpa, Mayor, 2016). Она играет ключевую роль в таких разнообразных процессах как: гастрюляция эмбрионов курицы и амфибии *Xenopus*; формирование трахей у насекомого *Drosophila*; доставка «к месту назначения» клеток нервного гребня и ангиогенез у позвоночных; формирование боковой линии у рыбы *Danio rerio*. Для всех перечисленных моделей процесс координированной клеточной миграции детально описан, но на данный момент мало что известно о его роли в развитии базальных Metazoa – губок.

Наше исследование сфокусировано на координированной миграции клеток у двух видов губок, пресноводной *Ephydatia fluviatilis* и морской хищной *Lucopodina hypogea*, причем у обоих видов она связана с бесполом размножением. У *E. fluviatilis* при бесполом размножении формируются геммулы. Геммула – покоящаяся стадия жизненного цикла, помогающая популяции губок пережить неблагоприятные условия. Внутри геммулы, покрытой плотной оболочкой, находится масса клеток, которые после улучшения условий выходят наружу через микропиле и, мигрируя по субстрату, формируют тело новой губки. Для *L. hypogea* характерны специализированные подвижные структуры – столоны. На конце столона образуется почка, которая затем отшнуровывается от него, мигрирует по субстрату и формирует ювенильную губку. Нам удалось показать,

что в прорастании геммул *E. fluviatilis* и столонiallyм почковании *L. hypogea* задействована координированная миграция клеток. У большинства Metazoa координированная миграция клеток – лишь один из многих морфогенетических процессов, обеспечивающих формирование плана строения. В то же время, у *E. fluviatilis* и *L. hypogea* координированная миграция – ключевой процесс для формирования нового организма. Таким образом, бесполое размножение губок представляет собой уникальную модельную систему для изучения координированной миграции клеток и процессов самоорганизации в клеточных коллективах.

В докладе будут сопоставлены детали координированной миграции клеток, обнаруженные нами у губок, с особенностями координированной миграции, охарактеризованными у эмбрионов разных Bilateria (в первую очередь, у эмбрионов курицы и *Drosophila*). Будут обсуждаться консервативные и уникальные для губок черты морфологии и поведения клеток.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ОСИ ТЕЛА И ЗАЧАТКОВ КОНЕЧНОСТЕЙ У ЧЕЛЮСТНОРОТЫХ – ВНЕШНЕЕ СХОДСТВО ИЛИ ГЛУБИННАЯ ГОМОЛОГИЯ?

Байрамов А.В.^{1,2}, Ермакова Г.В.¹, Зарайский А.Г.^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Государственный Научный Центр Российской Федерации Институт биоорганической химии им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова Российской академии наук

² Федеральное государственное учреждение науки Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова Российской академии наук
andrbayr@gmail.com

Проблема формирования плана строения тела и появления уникальных морфологических структур в ходе эволюции – одна из важнейших в биологии. Характерной особенностью плана строения челюстноротых являются два пояса парных конечностей – плавников у рыб или лап у наземных позвоночных. Появление и развитие конечностей обеспечило челюстноротым возможность активного перемещения в водной, наземной и воздушной средах, позволив освоить широкий спектр экологических ниш и во многом поспособствовав эволюционному успеху группы. Исследование генетических механизмов развития конечностей неизбежно ставит вопрос о том, как эти механизмы могли сформироваться в эволюции – возникли ли они заново или представляют собой ко-опцию уже существовавших регуляторных контуров и модулей. В этом контексте актуальным становится сопоставление генетических механизмов развития парных конечностей не только с их возможными предшественниками - эволюционно более древними непарными плавниками, но и с механизмами закладки и развития осевых структур в ходе эмбриональной индукции. Хотя основой формирования парных конечностей, непарных плавников и осевых структур в онтогенезе выступают разные клеточные популяции, участие сходных регуляторных факторов – *Hox* генов, *Fgf*, *Shh*, *Wnt* и BMP сигналов – может указывать на общие черты механизмов их развития. Является ли это сходство поверхностно-формальным или отражает глубинную гомологию механизмов закладки зачатков конечностей

и оси тела? Для того чтобы приблизиться к ответу на этот вопрос, попробуем рассмотреть накопленные данные.

Исследование проводится при финансовой поддержке РФФ, грант № 23-74-30005 (ЗАГ).

ПРОТОНЕФРИДИИ – БРЫЗГИ ЦЕЛОМА: НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ ОБ ЭВОЛЮЦИИ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ

Богомолова Е.В., Ежова О.В., Малахов В.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
k-bogomol@yandex.ru

У большинства трехслойных животных имеются нефридии – органы для выведения продуктов обмена из внутренней среды и осморегуляции. Нефридии демонстрируют значительное морфологическое разнообразие (протонефридии, метанефридии, нефроны), однако имеют общую архитектуру и механизм образования первичной мочи за счет ультрафильтрации. Сравнительно-морфологический анализ привел к идее о гомологии всех ультрафильтрационных выделительных систем, однако сравнительная эмбриология дает аргументы как за, так и против этой гипотезы. Недавние исследования показали, что у представителей всех крупных ветвей Triploblastica нефридии сходны не только структурно, но и на молекулярном уровне. В процессе развития любых нефридиев, от протонефридиев плоских червей до нефронов почек позвоночных, экспрессируется сходный набор факторов транскрипции (*eya*, *six1/2*, *pou3*, *sall*, *lhx1/5* и *osr*) и структурных белков, ассоциированных с сайтами ультрафильтрации (*нефрин*, *kirrel* и *zol*). Консервативный «молекулярный портрет» подтверждает гомологию всех типов ультрафильтрационных выделительных органов. Была высказана точка зрения, что предшественники нефридиев существовали у общего предка Triploblastica и напоминали протонефридии, а в процессе дивергенции основных линий Nephrozoa независимо происходил переход к метанефридиям (Arendt, 2021; Gasiowski et al., 2021).

Мы предлагаем альтернативную гипотезу: если общий предок Triploblastica был морфологически сложным и имел обширный метамерный целом, то исходным вариантом выделительной системы следует считать метамерные метанефридии с воронками-целомодуктами, которые могли исходно служить гонодуктами. В дальнейшей эволюции объем целома у многих Triploblastica сокращается по разным причинам. Уменьшаясь, целомические мешочки сохраняют выделительную функцию, их эпителий представлен подоцитами, которые образуют зону ультрафильтрации. При дальнейшей миниатюризации целомические мешочки сокращаются до десятков, нескольких, двух клеток. В предельном случае остается единственная клетка, которая и образует зону ультрафильтрации, и ограничивает полость, куда поступает первичная моча; органы такого строения и называют протонефридиями. Терминальные клетки протонефридиев сохраняют организацию, исходно присущую клеткам целомического эпителия и подоцитам. Таким образом, разница между прото- и метанефридиальными выделительными системами сводится к различному соотношению объемов дренируемого

компартамента внутренней среды (бластоцель, гемоцель) и компартамента, принимающего ультрафильтрат (целом). Число клеток в зоне ультрафильтрации сокращается в соответствии с уменьшением целома. Терминальные элементы прото-нефридиальной выделительной системы можно представить как «брызги целома».

Протонефридии характерны для личинок и для прогенетических групп Lophotrochozoa (Rotifera, Gastrottricha, Plathelminthes). У личинок Triploblastica известны также органы выделения в виде небольшого целомического мешочка, осуществляющего ультрафильтрацию. Можно предположить, что и личиночные протонефридии возникли вследствие миниатюризации ларвальных выделительных органов при переходе к спиральному дроблению и малоклеточному детерминированному развитию. Протонефридии независимо появляются и у других Triploblastica, чей целом испытал редукцию, необязательно вследствие прогенеза: у немертин, приапулид. У Panarthropoda также происходит миниатюризация целомических мешочков-саккулусов нефридиев, но типичные протонефридии не формируются, так как утрачиваются подвижные реснички.

ВНУТРИ- И МЕЖПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЕМПОВ ПОСТМЕТАМОРФОЗНОГО РОСТА ОЗЕРНЫХ ЛЯГУШЕК, ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ НА КАМЧАТКУ

Брякова М.А.¹, Ляпков С.М.²

¹ Институт экологии растений и животных Уральского отделения РАН

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
lyapkov@mail.ru

В качестве модельного вида для изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости особенностей постметаморфозного роста, исследовали озерную лягушку (*Pelophylax ridibundus*) из группы зеленых (водных) лягушек. Камчатские популяции этого вида, сформировавшиеся в результате интродукции, представляют особый интерес, поскольку населяют местообитания, сильно различающиеся по длительности сезона активности (4–10 мес.). Методом скелетохронологии определяли возраст половозрелых лягушек и производили ретроспективную оценку длины тела в конце каждого из последовательных сезонов роста. Различия между популяциями проявляются в том, что более высокой скоростью ежегодных приростов характеризуются особи из местообитаний со сравнительно коротким сезоном активности. Общая закономерность, свойственная всем популяциям заключается в том, что и абсолютная величина ежегодных приростов, и их скорость максимальны в период роста между первой и второй зимовками, а в дальнейшем рост замедляется, что связано с достижением половой зрелости. Вместе с тем, нами выявлена еще одна, сравнительно малочисленная, группа особей, встречающаяся во всех исследованных популяциях. У этих лягушек, величина абсолютного прироста между первой и второй зимовками меньше, чем по завершении следующего сезона роста, в среднем, у самок – на 52%, у самцов – на 40%. Относительная численность таких особей была сходной у самок и самцов и в различных популяциях и составила около 14%.

Несмотря на сравнительную редкость, сходные случаи такого соотношения величины приростов были выявлены в условиях, близких к экстремальным, у других видов амфибий (травяной лягушки и серой жабы). Известны также случаи высокой внутрипопуляционной вариабельности темпов роста амфибий в сравнительно благоприятных условиях. «Нетипичным» ростом характеризуются также медленнорастущие виды амфибий, а также крупные виды рептилий, в том числе и некоторые морские черепахи. Наиболее яркий пример вторичного ускорения роста после достижения половой зрелости при мелких размерах описан для некоторых сибирских популяций арктического гольца.

Необходимо также отметить, что иногда авторы скелетохронологических исследований амфибий ошибочно интерпретируют границу эндоста и периоста или даже линии эндоста, расположенные близко друг к другу, как периостальные линии остановки роста, соответствующие первой и нескольким последующим зимовкам. Этим объясняются некоторые случаи кажущегося нарушения закономерности быстрого роста от 1-й до 2-й зимовки и более медленного роста – в дальнейшем.

В заключение, назовем возможные причины выявленных случаев «нетипичного» роста пойкилотермных позвоночных: 1. общие для всей группы животных (или популяции) внешние условия; 2. индивидуальные вариации темпов роста; 3. формирование необычных стратегий роста.

МОРФОЛОГИЯ И ОНТОГЕНЕЗ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ПАРЕЙАЗАВРА *DELTAUVJATIA ROSSICA* (BRADYSAURIDAE) ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Буланов В.В.¹, Шумов И.С.², Масютин В.В.²

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

²Вятский палеонтологический музей

bulanov@paleo.ru

Pareiasauria – единственная группа палеозойских парарептилий, освоившая сектор консументов первого порядка в крупном размерном классе и получившая космополитное распространение в экосистемах перми Лавразии и Гондваны. Переход к фитофагии у предков парейазавров сопровождался усложнением зубной системы, организация которой находит близкие (хотя и не полные) аналогии среди современных и ископаемых растительноядных рептилий. Древнейшим парейазавром Восточной Европы является *Deltavjatia rossica* (Hartmann-Weinberg, 1937). Вид известен из северодвинского яруса Кировской области и в суммарной коллекции из типового местонахождения (Котельнич-1) представлен большой выборкой скелетов особей различных возрастных стадий, что позволяет детально рассмотреть морфологию зубной системы с учетом ее онтогенетической модификации.

Челюстные зубы *D. rossica* широкие, плоские, поликуспидные, со слабо выраженной цингулярной пяткой. Для вида характерна размерная (градационная) и габитуальная гетеродонтия: наиболее крупные и сложные зубы расположены

в ростральном отделе черепа. На всех стадиях онтогенеза специализация нижнечелюстных зубов «отстает» от их верхнечелюстных антагонистов. Имплантация зубов текодонтная, однако имеется высокий лабиальный парапет, что определяет понижение лингвальной стенки альвеол относительно лабиальной и наличие зоны развития альвеолярного матрикса, не обрамляемой полностью т.н. «jaw bone». Смена зубов регулярная, но не последовательная. Закладки сменных зубов формируются лингвально от сменяемых, надальвеолярно, но в зоне развития альвеолярной костной ткани. Прямой контакт зубов при смыкании челюстей отсутствовал; следы стирания на коронках наблюдаются редко и имеют вид апикальных фасеток на вершинках или цингулоидах. Как следствие, нормативным при зубной реновации является замена новыми зубами визуально неповрежденных и функционально пригодных элементов предыдущей генерации. Небное озубление развито очень хорошо и образовано парными (кроме птеригоидного фланга) рядами зубов на vomer, palatinum и pterygoideum. Небные зубы также имплантированы текодонтно и расположены на костных гребнях, высота которых коррелирует с высотой (длиной корней) размещенных на них зубов. В онтогенезе наблюдается возникновение и прогрессирующая поликуспидизация небных зубов: в пределах неба – начиная с сошников, а на отдельно взятых небных элементах – с центров их окостенения (пересекаемых зубными рядами).

В онтогенезе маргинального озубления *D. rossica* прослеживается увеличение числа и усложнение формы зубов за счет развития цингулярных структур, приоритетно – в ростральном секторе челюстных аркад, с дальнейшей трансляцией «признаков специализации» в направлении окончания зубных рядов. Таким образом, задние челюстные зубы даже у взрослых особей сохраняют морфологию, сходную или идентичную ювенильной, т.е. более близкую к анцестральному состоянию. Как следствие, изменение формы зубов в челюстях от задних позиций к передним отражает их онтогенетическую трансформацию в ростральной части черепа, и, в общих чертах, – стадии специализации челюстного озубления в ряду предковых форм.

Наблюдаемые у *D. rossica* особенности морфологии, имплантации и замещения зубов, отсутствие их прямой окклюзии, слабо выраженная инверсия коронарных структур у зубов-антагонистов, а также сохранение простой (параллельно-кристаллитовой) структуры эмали демонстрируют примитивность зубной системы парейазавров в сравнении с другими облигатными палеозойскими фитофагами (*Bolosauridae*, *Anomodontia*, др.) и свидетельствуют об отсутствии возможности эффективного использования при питании жесткой (грубо-волокнистой) наземной растительностью.

Работа выполнена при поддержке проекта РФФИ, №№ 20-54-12013 ННИО-а.

**РЕДУКЦИЯ ЛИЧИНОЧНЫХ ПРИЗНАКОВ
В ЭМБРИОГЕНЕЗЕ ВЕСЛОНОГИХ ЛЯГУШЕК
(ANURA: RHACOPHORIDAE)
С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ЭМБРИОНИЗАЦИИ**

Васильева А.Б.

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН
vassil.anna@gmail.com

Эмбрионизация онтогенеза (переход личиночных стадий развития в эмбриональный период) является важным направлением эволюции онтогенеза амфибий, которое сопутствует терестриализации, то есть переходу к размножению в наземной среде. Однако при том, что крайнее проявление эмбрионизации – прямое развитие, при котором весь исходно личиночный этап и метаморфоз проходят внутри яйца, – хорошо известны и отчасти изучены с морфологической точки зрения, переходные этапы эволюции в этом направлении преимущественно остаются вне сферы внимания. При этом существует много групп, у которых эмбрионизация проявляется лишь частично. Такие группы могут послужить ценным материалом для изучения морфологических преобразований, сопровождающих эмбрионизацию, в частности, редукции провизорных органов, которые важны для личинок, но теряют значение при интраовальном развитии. Модельной группой для настоящего исследования послужили лягушки семейства веслоногов (*Rhacophoridae*), которым присущ широкий спектр репродуктивных стратегий и разная степень эмбрионизации – от прямого развития до перехода в интраовальное развитие лишь самых ранних личиночных стадий. В частности, изучение онтогенеза наружных жабр показало, что у видов со слабой степенью эмбрионизации (*Chirimantis nongkhorensis*, *Feihyla hansenae*, *F. palpebralis*) они формируются внутри яйца, однако максимальной степени развития достигают после вылупления на раннеличиночных стадиях. У видов с более продвинутой степенью эмбрионизации (*Theloderma* spp.) наружные жабры в целом более редуцированы в размерах, хотя по-прежнему функциональны; пик развития они проходят в эмбриогенезе, а к моменту вылупления уже исчезают. У видов с почти полностью прямым развитием (*Kurixalus gryllus*) наружные жабры возникают в эмбриогенезе в виде небольших нефункциональных рудиментов и быстро исчезают. Такая постепенная редукция наружных жабр по мере возрастания степени эмбрионизации представляется вполне закономерной. Однако в эту закономерность не укладывается сильная редукция наружных жабр у видов, личинки которых проводят ранние стадии в пенных гнездах (*Polypedates megacephalus*, *Rhacophorus* spp., *Vampyrus vampyrus*). Эмбрионизация у них отсутствует, но жабры рудиментарны и присутствуют очень короткий отрезок времени. Таким образом, развитие в пенных гнездах у ракофорид отчасти является аналогом интраовального развития и приводит к морфологическим изменениям, характерным для сильно эмбрионизированных форм.

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФ 25-24-00301.

ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО РАЗВИТИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ ПОД ВЛИЯНИЕМ РАДИОВОЛНОВЫХ И МАГНИТНЫХ ФАКТОРОВ

Великанов А.Л.¹, Мойса С.С.²

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

² Институт медико-биологических проблем

av-bioem@mail.ru

Электромагнитное излучение различных диапазонов и магнитные поля являются значимыми экологическими факторами, сопровождающими жизнь и развитие организмов на протяжении существования биосферы. В процессе технического развития человечество не только начало активно изменять среду своего обитания, но и выходить за ее традиционные пределы. Это делает практически значимыми исследования измененной магнитной и электромагнитной обстановки в контексте здоровья урбанизированной среды, освоения космического пространства, развития медицины и биотехнологий. В настоящем сообщении рассматриваются особенности развития некоторых представителей животного мира (планарий, моллюсков, костистых рыб, амфибий, на модели в культурах клеток млекопитающих) в экспериментальных условиях (в магнитном поле с измененными параметрами и при облучении ЭМИ КВЧ).

Так, в ряде авторских работ показано позитивное влияние гипوماгнитного поля на развитие водных животных. Влияние снижения индукции геомагнитного поля (0.6–30 мкТл) на зародышевое развитие и развитие ювенильных пресноводных брюхоногих моллюсков роговой катушки *Planorbarius corneus*, наблюдаемое в течение 120 суток, показало, что в целом гипогеомагнитные условия оказывает благотворное влияние на их развитие [Moisa, 2015]. Зародыши, изначально оказавшиеся в гипогеомагнитных условиях, характеризуются пониженной смертностью. Однако изменение индукции в сторону увеличения оказывает серьезное патологическое воздействие на животных: зародыши при этом быстро гибнут независимо от их стадии развития, а ювенильные моллюски практически прекращают рост и большинство их также гибнет. В одном случае в гипогеомагнитных условиях отмечено образование однойцевых близнецов. Подобный эффект никогда ранее не наблюдался ни в нормальных условиях, ни в условиях каких-либо экспериментальных воздействий. После перемещения ювенильных моллюсков из гипогеомагнитных условий в нормальные условия скорость роста у всех особей резко снижалась практически до полного прекращения роста и большинство моллюсков погибло. Моллюски, выращенные в гипогеомагнитных условиях, в течение суток выбирали зону с минимальной магнитной индукцией. Как известно, роговая катушка относится к трохофорным животным, имеющим сенсорный орган из двух нейронов, синтезирующих серотонин. При активации нейронов развитие личинок замедляется. Можно полагать, что ослабление магнитного поля, приводящее к ацидификации воды [Мойса, 2025], активировало нейроны трохофоры, результатом чего и явилось замедление развития вплоть до гибели зародышей. Для половозрелых моллюсков изменение жизнеспособности и плодовитости не выявлено.

Действие ЭМИ КВЧ (7,1 мм) на модели регенерации планарий приводило к стимуляции процесса. Схожий эффект, однако вариабельный от параметров излучения, наблюдался по отношению к пролиферативной активности клеток млекопитающих. На эмбрионы костистых рыб, облучённые на ранних стадиях развития, ЭМИ КВЧ оказывало угнетающее действие. Характер действия низкоинтенсивного радиоизлучения (менее 10 мВт/см²) существенно зависит как от состояния биологического объекта, так и от многих других факторов среды, которые надо учитывать.

Можно заметить, что и электромагнитное излучение радиодиапазона, и магнитные поля, с отличными от нормального значения параметрами, являются факторами среды, способными значительно влиять на физиологию организмов. Актуальным является вопрос, насколько данные факторы в длительной перспективе способны внести вклад в эволюционный процесс.

HOLOSTEPHANUS VOLGENSIS (SUDARIKOV, 1962), КАК ОДИН ИЗ ВЕКТОРОВ МОРФОГЕНЕЗА ОСЕВОГО СКЕЛЕТА ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ И ЕГО ЭКСТЕРЬЕРНЫЕ МАРКЕРЫ

Вершинин В.Л.¹, Трофимов А.Г.², Буракова А.В.²

¹ ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург

² УрФУ, Екатеринбург
vol_de_mar@list.ru

Тератогенез представляет важную область взаимодействия среды и развития (Gilbert, 2000; Stocum, 2000). Трематоды, по мнению С.Ф. Гилберта, занимают третье место в факторах тератогенеза амфибий после ультрафиолетового излучения и пестицидов (Gilbert, 2001).

В Неоарктике влияние метацеркарий трематоды *Ribeiroia ondatrae* (Price, 1931) Price, 1942 на формирование дополнительных конечностей паразитов в популяциях амфибий (Ruth, 1987; Sessions, Ruth, 1990) упоминается с конца 80-х годов 20 века. Влияние паразитарной инвазии на морфооблик амфибий отражено в ряде зарубежных работ (Sessions, Ruth, 1990; Johnson et al., 1999, 2002), где показано, что цисты паразитов могут влиять на морфогенез, вызывая многоконечность, отсутствие или деформацию конечности (Kevin, Johnson, 2012). Аналогичные результаты получены для амфибий Индо-Малайской зоогеографической области (Rajakaruna et al., 2008), где метацеркарии вызывают отсутствие, редукцию или деформацию конечностей. Впервые для Палеарктики (восточный склон Среднего Урала) сходные данные получены на сеголетках *Rana arvalis* Nilsson, 1842, где показано, что вероятность формирования девиантных форм осевого скелета существенно возрастает в популяциях амфибий инвазированных метацеркариями трематоды *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) (Неустроева, Вершинин, 2009, 2011). Значительно позже, коллективом российских и зарубежных авторов (Svinin et al., 2019, 2020) была доказана паразитарная природа сложного морфоза конечностей («аномалии Р»), вызываемой трематодой *Strigea robusta* (Szidat, 1928) и описанной Ж. Ростаном (Rostand, 1949, 1952) для европейской части Палеарктики.

Эффекты, наблюдающиеся у амфибий Неоарктики и Европы (на примере *R. ondatrae* и *S. robusta*), отличаются от таковых под действием *H. volgensis* в азиатской части Палеарктики. В первых двух случаях имеет место синергетика всех факторов, результатом которой, является векторизация процессов морфогенеза в том или ином направлении. Увеличение доступности носителей цист для хищников обеспечивается через мультипликативное усложнение органов локомоции – полимелия или аномалия “Р” (Svinin et al., 2020). На восточном склоне Урала (азиатская часть Палеарктики) доступность сеголетков амфибий для дефинитивных хозяев обеспечивается гиперинвазией метацеркариями трематод, снижающими жизнеспособность носителей (Вершинин и др., 2017). Здесь морфологические девиации органов локомоции не первичная цель, а сопутствующий результат заражения трематодами, выражающийся у бесхвостых амфибий в двухсторонней схизодактилии первого пальца, которая доступна внешней регистрации, являясь хорошим экстерьерным маркером (Трофимов, 2022).

Таким образом, отмечаемая схизодактилия является таргетным эффектом последствия паразитарной инвазии. Известно, что морфогенез конечностей амфибий автономен, в сравнении с высшими позвоночными (Galis et al., 2003), специфицируется *Нох*-генами, отвечающими, также, за формирование задней части осевого скелета (Minelli, 2000) и представляющих собой его паралоги. Под действием метацеркарий *H. volgensis*, в первую очередь, отмечаются отклонения в морфологии задней части осевого скелета амфибий, что в ряде случаев сопровождается скелетными аномалиями дистальных частей автоподий, экстерьерным маркером которых нередко является схизодактилия первых пальцев задних и реже передних конечностей. Если внедрение метацеркарных цист оказывает непосредственное влияние на механику морфогенеза в местах их проникновения (Johnson, Buller, 2011), то повышение уровня ретиноевой кислоты (Szuroczki et al., 2012) в тканях инфицированных особей не обладает селективным действием на морфогенез и требует дополнительного исследования.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ СИСТЕМАТИКИ МОРСКИХ ПЕРЬЕВ (ANTHOZOA: PENNATULOIDEA): КОНФЛИКТ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И МОЛЕКУЛЯРНЫХ МАРКЕРОВ

Виноградов М.К., Савинкин О.В.

Санкт-Петербургский государственный университет
maks180103@list.ru

Морские перья представляют собой монофилетичное надсемейство Pennatuloidae внутри восьмилучевых кораллов, специализированное к жизни на мягких грунтах и имеющие уникальные черты строения колонии. В настоящий момент систематика морских перьев претерпевает кризис, вызванный новыми молекулярными данными. До работы McFadden et al., 2022 морские перья объединяли в отряд Pennatulacea, включавший два подотряда: Sessiliflorae с 12 семействами и Subselliflorae с 4 семействами. Первый из них включал виды с аутозооидами

расположенными непосредственно на теле колонии. Ко второму относили виды с аутозооидами, расположенными на листовидных выростах тела колонии.

Последние исследования с использованием ультраконсервативных элементов генома (UCE) и митохондриальных маркеров обнаружили наличие двух крупных клад. Вместе с тем, среди 16 описанных семейств, только 4 оказались монофилетичными, а представители некоторых родов, например, *Pteroeides* оказались разнесены в разные семейства. Однако, к настоящему времени, молекулярные данные имеются не для всех представителей надсемейства Pennatulioidea. Это объясняется недостатком материала, пригодного для молекулярного анализа и трудностями видовой идентификации старых музейных коллекций.

Традиционная классификация, основанная на морфологии, не пересматривалась в течение более 100 лет. Около 86% родов и 87% видов Pennatulioidea описаны до середины XX века, и классификация не учитывала то, что некоторые морфологические признаки могли появиться в результате конвергенции. К тому же, многие описания сделаны по одному экземпляру, относятся к плохо сохранившимся образцам и не отражают все морфо-анатомические признаки животного.

На основании современных данных можно заключить, что некоторые морфо-анатомические признаки возникали в ходе эволюции независимо. Листовидные выросты колонии формировались в ходе эволюции не менее 7 раз. Осевой стержень колонии – напротив – утрачивался независимо у близких родов *Renilla* и *Echinoptillum*. Вместе с тем, строение и форма склеритов варьируют в зависимости от глубины обитания, и не могут служить надежным таксономическим признаком для разделения семейств. Единственным признаком, использовавшимся в традиционной классификации и подтвердившим свою таксономическую значимость, оказалось радиальная симметрия колонии, общая для семейства Veretellidae. Но недавние молекулярные исследования относят к этому семейству род *Sclerobelemnon*, который все же не обладает хорошо развитой радиальной симметрией, поскольку на дорсальной стороне его колоний сифонзооиды образуют продольные ряды. Другие морфо-анатомические признаки – строение первичного полипа (оозооида) и листовидных выростов, а также форма и состав осевого стержня, обсуждались в классических работах (Kükenthal, 1915, Kölliker, 1872) и немногих более современных работах, однако они до сих пор не были учтены при построении классификации.

Таким образом, несмотря на фундаментальную ревизию восьмилучевых кораллов выполненную McFadden et al., 2022, таксономические признаки используемые в настоящее время для классификация морских перьев слабо отражают родственные связи между их семействами и родами. Филогенетические деревья на основе молекулярных данных способны стать каркасом для формирования валидной классификации и отразить эволюцию в группе морских перьев. Для этого предстоит сбор дополнительных материалов, необходимых для полного геномного покрытия группы морских перьев, и поиска морфологических признаков, соответствующих реальнымкладам.

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ СКЕЛЕТА И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИ ПОСТРОЕНИИ КЛАССИФИКАЦИИ КОРАЛЛОВЫХ ПОЛИПОВ (CNIDARIA: ANTHOZOA)

Гребельный С.Д.¹, Иванова Н.Ю.¹, Молодцова Т.Н.², Нефедова Е.А.¹,
Рожнов С.В.³, Савинкин О.В.⁴

¹ Зоологический институт РАН

² Институт океанологии РАН

³ Палеонтологический институт им. А.А. Борияка РАН

⁴ Институт проблем экологии и эволюции РАН

sgrebelnyi@gmail.com

Скелет составляет одну из существенных черт строения коралловых полипов. Его наличие или отсутствие издавна служило важным признаком при характеристике таксонов в составе класса или, как теперь чаще пишут, подтипа Anthozoa. Из-за наличия известкового скелета к кораллам в старых работах относили даже таких непохожих на них животных, как мшанки. Массивный наружный известковый скелет, выделяемый клетками эктодермы, свойственен полипам Scleractinia и Rugosa, но, как ни странно, он встречается и у немногих восьмилучевых кораллов (*Heliopora*, *Epiphaxum*). Для большинства восьмилучевых характерно наличие известковых склеритов, залегающих в толще мезоглеи. Они имеются у так называемых «мягких» и «роговых» кораллов, ранее выделявшихся в самостоятельные отряды Alcyonacea и Gorgonacea. У последних известковые склериты скрепляются органическим белковоподобным веществом, горгоонином. Гибкие волокна горгонина могут дополнительно укрепляться кальцитом и становятся иногда очень твердыми, рогоподобными. Горгонин лежит в ветвях концентрическими слоями, между которыми откладывается аморфный, то есть не организованный в склериты, кальцит. Подобный горгонину органический склеропротеиновый скелет обнаружен у немногих зоантацей (семейство Parazoanthidae отряда Zoanthacea), но у них он не сочетается с отложением извести. Большинство зоантацей никогда не секретируют каких-либо собственных скелетных элементов. Зато для них очень характерно наличие на поверхности тела или в толще мезоглеи инородных частиц. Хорошо развитая мезоглея, наполненная чужими известковыми склеритами, спикулами губок, раковинками фораминифер, песчинками или даже обломками скелетов радиолярий, с успехом заменяет им скелет. Помимо немногих зоантацей органический наружный скелет имеют все антипатацеи (отряд Antipathacea). Нижней поверхностью полипов эти животные выделяют черное или буроватое вещество, которое наполовину состоит из белкового компонента, и на 50% из хитина. Как и зоантацеи, антипатацеи не способны осаждать из морской воды известь и строить минеральный скелет.

Итак, знакомство с разнообразием в строении скелета показывает, что у Anthozoa он чаще всего бывает наружным массивным образованием, или может быть представлен многочисленными отдельными склеритами, лежащими в толще мезоглеи. Но у ряда групп он целиком сложен из органического вещества, причем в его состав могут входить и склеропротеин, и хитин. Хорошие примеры редукции только органического или только известкового компонентов скелета дают морские перья. Полное и, по-видимому, исходное отсутствие

скелета у цериантарий, его мощное развитие у рифостроящих склерактиний и ругоз, как и его несомненно вторичная редукция у морских анемонов (у представителей отряда *Corallimorpharia*), свидетельствуют о его большой пластичности. Способность к выделению скелета имела огромное значение в эволюции и умножении таксономического разнообразия кораллов, однако, признаки скелета имеют ограниченное значение для изучения родственных связей внутри антозоов и построения их классификации.

АНАЛИЗ УЧАСТИЯ МАР-КИНАЗНОГО СИГНАЛЬНОГО КАСКАДА В АКТИВНОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО ОРГАНИЗАТОРА В РАЗВИТИИ АННЕЛИДЫ *OPHELIA LIMACINA* (SPIRALIA, ANNELIDA)

Гринберг М.Г., Козин В.В.

Санкт-Петербургский государственный университет
greenerkk@gmail.com

Несмотря на огромное разнообразие планов строения тела взрослых представителей *Spiralia*, многих животных этой группы объединяет стереотипный паттерн раннего развития – спиральное дробление. Ключевым этапом эмбриогенеза *Spiralia* является переход от радиальной вращательной симметрии зародыша к билатеральному плану строения тела. Этот переход обеспечивается спецификацией организатора квадранта D, активность которого приводит к установлению дорсовентральной оси. В случае аннелид с гомоквадрантным дроблением организатор представлен микромером 4d. Известно, что МАР-киназный сигнальный каскад участвует в определении данного сигнального центра и ключевым вопросом для понимания молекулярных механизмов осевой спецификации является выявление генов-эффекторов МАРК. В нашей работе этот вопрос был изучен у аннелиды *Ophelia limacina*, обладающей гомоквадрантным спиральным дроблением и индуктивным характером клеточной спецификации.

Мы охарактеризовали фенотипические нарушения личинок при обработке зародышей ингибитором МАРК-каскада U0126 в ходе дробления. Ранее нами был определён предполагаемый период активности организатора 4d, соответствующий стадии поздней бластулы (70 клеток), на котором наблюдается активация МАРК-каскада в данной клетке. Для выяснения роли МАРК-каскада в спецификации микромера 4d и его индуктивных свойств было проведено секвенирование тотальной РНК зародышей, обработанных U0126, и контрольных образцов с последующим сравнением их транскриптомных профилей.

Ингибирование МАРК-каскада не нарушает процесс дробления у *O. limacina*, но приводит к формированию личинок со слепо замкнутой кишкой, сильно недоразвитой гипосферой и отсутствующим апикальным султанчиком. Анализ дифференциальной экспрессии выявил 234 транскрипта, значимо меняющих свое количество в зародышах при ингибировании МАРК-каскада. Среди 139 down-регулируемых транскриптов обнаружен ряд регуляторов развития, включая *Gsc* – маркера эмбрионального организатора позвоночных, а также транскрипционные факторы из семейств *Lhx* и *Irx*, связь которых с МАРК-каскадом установлена для аннелиды *Owenia fusiformis*. Среди 94 up-регулируемых

транскриптов были выявлены ортологи *Piwi* и *Gcm*, экспрессирующиеся в зоне роста аннелид и ответственные за поддержание малодифференцированного мультитипотентного состояния клеток.

На основании полученных данных мы предполагаем участие МАРК-каскада в работе дорсального организатора 4d. Активность МАРК, вероятно, необходима для индукции конкретных дифференцировок и регуляции стволового состояния клеток, обеспечивающих разрастание дорсокаудальных структур зародыша и формирование отдельных органов, таких как апикальный султанчик.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 23-74-10046.

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ ИСКОПАЕМЫХ КАМЕННОУГОЛЬНЫХ ГУБОК РОДА *APLYSINOFIBRIA* BOLCHOVITINOVA, 1923

Давыдов А.Э.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
alexander.paleo2d@yandex.ru

Новые данные, полученные при изучении скелетов ископаемой каменноугольной губки рода *Aplysinofibria* Bolchovitinoва, 1923 из каменноугольных отложений Московской синеклизы, свидетельствуют о ее таксономическом положении среди ископаемых губок гетерактинид (Porifera, Heteractinida). Спиккулы, характерные для ископаемых гетерактинидных губок, визуализированы у *Aplysinofibria* путем пропитки их пористых скелетов смесями, содержащими диоксид кремния или природный каолин, а также при помощи виртуальных 3D реконструкций рентгеновской микротомографии.

ТРАЕКТОРИИ ПОВЕРХНОСТНЫХ КЛЕТОК ЗАРОДЫШЕЙ ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ *XENOPUS LAEVIS* И ГИПОТЕЗА Л.В. БЕЛОУСОВА О МИКРОДЕФОРМАЦИЯХ В ЭМБРИОНАЛЬНОЙ ЭКТОДЕРМЕ

Евстифеева А.Ю.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
alyona-evst@yandex.ru

В настоящее время влияние механических сил на дифференцировку и направленное движение клеток при эмбриональном развитии является хорошо установленным фактом. Однако остаются пробелы в понимании механизмов генерации и передачи механических напряжений внутри зародыша. Работа, которая была проведена автором под руководством и совместно со Львом Владимировичем Белоусовым, была направлена на восполнение данного пробела. Осуществляли цейтраферную микрофотосъемку поверхности эмбрионов шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* на стадиях от поздней бластулы до ранней хвостовой почки при нормальном развитии и при релаксации механических натяжений. По полученным изображениям прослеживали траектории отдельных клеток поверхностного слоя эктодермы и вычисляли смещения и скорости клеток. Затем оценивали деформации поверхности эмбрионов, причем сравнивали деформации обширных

областей зародыша и локальные микродеформации на расстояниях нескольких клеточных диаметров. Оказалось, что рассчитанные микродеформации существенно выше, чем деформации тканей зародыша в целом. На основе полученных расчетов Л.В. Белоусовым была выдвинута новая и элегантная гипотеза о двухуровневой регуляции механических напряжений в эмбрионе. А именно, что микродеформации служат для поддержания и усиления существующих напряжений на уровне целого эмбриона.

ВЛИЯНИЕ ИНГИБИТОРА NOTCH СИГНАЛИЗАЦИИ НА ДИФФЕРЕНЦИРОВКУ И МОРФОЛОГИЮ ОРГАНИЗАТОРА ЛЕВО-ПРАВОЙ ОСИ У ЭМБРИОНОВ ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ *XENOPUS LAEVIS*

Евстифеева А.Ю.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
alyona-evst@yandex.ru

Известно, что механизм формирования лево-правой оси у позвоночных животных достаточно консервативен. Данная ось формируется у большинства хордовых на ранних стадиях эмбрионального развития при участии особой области зародыша - так называемого лево-правого организатора. У шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* лево-правый организатор функционирует на стадии нейрулы и представляет собой постериорный участок крыши гастроцеля, разделенный на две зоны. Центральная зона несет подвижные реснички, а по периферии организатора располагаются клетки с неподвижными чувствительными ресничками. Подвижные реснички центральной зоны создают ток жидкости, направленный в левую сторону зародыша. Чувствительные реснички периферии организатора воспринимают этот ток. Предполагают два возможных механизма восприятия тока. Согласно первой модели, воспринимается именно механический ток жидкости, согласно второй – белковые факторы, переносимые током жидкости на левую сторону зародыша. В обоих моделях восприятие сигнала чувствительными клетками приводит к активации каскада генов, которые запускают дифференцировку левой стороны тела.

Целью настоящей работы является изучение механизмов дифференцировки лево-правого организатора на моторную (с подвижными ресничками) и чувствительную зону (с неподвижными воспринимающими ресничками). Была поставлена задача изучить влияние ингибитора Notch сигнализации на дифференцировку и морфологию лево-правого организатора с применением методов гибридизации *in situ*, световой и электронной микроскопии. У эмбрионов, которые инкубировали в ингибиторе DAPT (концентрация 200 мкМ/л) со стадии 4-8 клеток до стадии поздней нейрулы обнаружено нарушение паттерна экспрессии гена *Xnr1*, который в норме экспрессируется в клетках чувствительной зоны. Можно предположить, что дифференцировка чувствительных клеток нарушается. В данный момент с помощью световой и электронной микроскопии проводится оценка степени разделения организатора на зоны после воздействия ингибитора DAPT по сравнению с нормальным развитием.

ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ *HOX*-КЛАСТЕРА У ИГЛОКОЖИХ: В ЧЕМ ОНА ОТЛИЧАЕТСЯ ОТ ДРУГИХ TRIPLOBLASTICA

Ежова О.В.¹, Агеев Н.В.², Лукиных А.И.¹, Киселев К.В.³, Малахов В.В.¹

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

² Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН

³ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
olga_ejova@mail.ru

Hox-гены определяют становление билатеральной симметрии и различия между сегментами зародыша в развитии Triploblastica. Для экспрессии *Hox*-генов характерна пространственная и временная коллинеарность: у большинства Triploblastica они экспрессируются ступенчато вдоль передне-задней оси зародыша, причем их экспрессия происходит в том же порядке, в каком они располагаются в хромосомном кластере (сначала экспрессируются *Hox*-гены передней группы, затем центральные и, наконец, задние) (Arendt, 2018). В отдельных группах животных, характеризующихся сложными преобразованиями плана строения, имеют место те или иные нарушения «пошаговой» экспрессии *Hox*-генов. В частности, нарушения пространственного расположения генов в *Hox*-кластере и хода их экспрессии характерны для иглокожих.

Так, у морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus* из подкласса Regularia только гены *SpHox7* и *11/13b* экспрессировались на стадиях бластулы и гастрюлы, а экспрессия большинства генов *Hox*-кластера активировалась лишь после формирования плютеуса (Arenas-Mena et al., 1998). У исследованного нами *Str. intermedius* на стадии бластулы экспрессировались гены *SiHox7*, *11/13b* и *11/13c*, а на стадиях гастрюлы и призмы наблюдалось молчание всех генов *SiHox*, и тоже лишь на стадии плютеуса происходила активация большинства *Hox*-генов. При этом, у единственного исследованного ранее морского ежа из подкласса Irregularia – *Peronella japonica* – на стадии бластулы и гастрюлы экспрессировались гены *PjHox7*, *9/10*, *11/13b* и *11/13c*, на стадии призмы – *PjHox1*, *7*, *8*, *9/10*, *11/13a* и *11/13b*, и затем на стадии плютеуса – большинство генов *Hox*-кластера (Tsuchimoto & Yamaguchi, 2014). Мы провели количественную оценку ранней *Hox* экспрессии у другого вида Irregularia – *Scaphechinus mirabilis*. На стадиях бластулы, гастрюлы и призмы наблюдалось молчание всех *Hox*-генов, кроме *SmHox11/13b*, экспрессировавшегося на стадии гастрюлы, и большинство генов *Hox*-кластера активировались только на стадии плютеуса. Таким образом, экспрессия *Hox*-генов у *Sc. mirabilis* отличается от таковой у другого вида неправильных морских ежей *P. japonica* и сходна с таковой у правильных морских ежей *Str. purpuratus* и *Str. intermedius*. По-видимому, различия в характере экспрессии генов *Hox*-кластера у морских ежей связаны не с принадлежностью к Regularia или Irregularia, а с какими-то другими факторами, которые еще предстоит установить.

Отмеченная для морских ежей закономерность экспрессии *Hox*-генов справедлива и для других исследованных в этом отношении иглокожих: в отличие от большинства Triploblastica, у представителей типа Echinodermata экспрессия начинается не с передней группы генов *Hox*-кластера, а с центральной (*Hox7* и *8*) и задней (*Hox11/13a*, *11/13b* и *11/13c*) групп (Arenas-Mena et al., 1998; Cameron

et al., 2006; Hara et al., 2006; Tsuchimoto & Yamaguchi, 2014; Kikuchi et al., 2015). Сейчас трудно предположить, с какой особенностью строения иглокожих связано молчание передних *Hox*-генов на ранних стадиях развития. Как известно, у *Triploblastica* *Hox*-гены не экспрессируются в двух передних сегментах: передноротовом и ротовом. Эти сегменты соответствуют хоботковому и воротниковому сегментам *Ambulacraria*. Экспрессия генов *Hox*-кластера начинается в передней части туловищного отдела, где у вторичноротых развиваются метамерные жаберные щели, представляющие собой одну из главных синапоморфий клады *Deuterostomia* (=Endopharyngeata). Современные иглокожие – это единственная группа вторичноротых, полностью утратившая жаберные щели. Возможно, молчание передней группы генов *Hox*-кластера связано с утратой современными иглокожими жаберных щелей в переднем отделе туловища.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РФФ 23–14–00047.

ВКЛАД ЛЬВА ВЛАДИМИРОВИЧА БЕЛОУСОВА В ИЗУЧЕНИЕ МЕХАНИЗМОВ ИНТЕГРАЛЬНОСТИ ЖИВОГО

Ермаков А.С.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
Научно-исследовательский институт общей патологии и патофизиологии
asermakov1971@gmail.com

90 лет назад родился Лев Владимирович Белоусов (1935–2017), советский и российский ученый, доктор биологических наук (1972), профессор кафедры эмбриологии Биологического факультета МГУ (с 1982 и до своей кончины в 2017). Лев Владимирович Белоусов был внуком и учеником Александра Гавриловича Гурвича (1874–1954), классика холистической биологии 20 века.

В конце 19 века происходит открытие эмбриональных регуляций. Переосмысливая феномен интегральности живого, Гурвич в первой половине 20 века выдвигает теорию морфогенетического (биологического) поля, согласно которой клетки организма способны воздействовать друг на друга на расстоянии.

Гурвич был выдающимся теоретиком холистической биологии первой половины 20 века; понимание физико-химических механизмов, лежащих в основе биологического формообразования, было конкретизировано уже во второй половине 20 века. Одним из его последних учеников был внук. С юности и до последнего дня жизни Лев Владимирович Белоусов был увлечен тайной интегральности биологических систем.

С начала 1970х Лев Владимирович и его коллеги изучали значение механических сил и напряжений для регуляции биологического морфогенеза и клеточных дифференцировок. Постепенно вырисовывались контуры будущей науки на стыке биологии развития и механики, которую Лев Владимирович назовет «морфомеханикой». Сам Гурвич считал, что взаимодействие клеток на расстоянии может осуществляться с помощью электромагнитных излучений. Развитие этой идеи – еще одно из направлений работы Профессора Белоусова. Хорошие возможности для экспериментальной работы в этом направлении появились в 1990-х, когда немецкий профессор Фритц-Альберт Попп, энтузиаст биофотоники,

создал Международный институт биофизики и пригласил русских ученых к сотрудничеству.

Лев Владимирович Белоусов несколько десятилетий проработал в МГУ, активно занимаясь преподаванием, возвращением и воспитанием молодых ученых. Не будет преувеличением сказать, что он повлиял на формирование мышления тысяч советских и российских биологов.

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

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ПРОЦЕССОВ РЕПРОДУКЦИИ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ

Жукова Л.А.¹, Нотов А.А.²

¹ ФГБОУ ВО Марийский государственный университет,

² ФГБОУ ВО Тверской государственный университет
anotov@mail.ru

Для большинства растений и грибов характерна модульная организация (Гатцук, 2008; Змитрович, 2010). Их открытый рост определяет кардинально иной, по сравнению с унитарными организмами, онтогенез, отличающийся исключительной поливариантностью. Осмысление ее специфики крайне необходимо для системного анализа всех аспектов структурной эволюции (Zhukova, Notov, 2025). Лабильность процессов репродукции стала основой для формирования у растений и грибов колоссального разнообразия способов размножения, стратегий и жизненных циклов (Петров, 1986; Белякова и др., 2006; Cock et al., 2014; Батыгина, 2014). Репродукция связана со многими проявлениями пластичности онтогенеза, включая поливариантность его путей и жизненного цикла, соподчиняющую большинство других ее типов (Нотов, Жукова, 2019). Ключевое значение эффективности размножения для таксономической и экологической диверсификации повышает важность комплексного изучения поливариантности систем репродукции.

Потрясающее разнообразие вариантов развития со сменой поколений у растений и грибов позволяет сопоставлять все потенциально возможные модусы эволюции сложных жизненных циклов (Перестенко, 1985; Петров, 1986; Notov, 2018). Больше внимания при этом уделяют способам преобразования структуры цикла и биоморфологии его элементов. Выявлено эволюционное значение эмбрионизации онтогенеза (Хохряков, 1978, 1981; Notov, 2018; Гаврилов-Зимин, 2024а, б). Для выяснения роли поливариантности актуален анализ неполных онтогенезов и сокращенных циклов. Важна также частота их реализации в популяциях и в ходе биотоценогенеза (Жукова, 1983). Модельными объектами могут стать некоторые виды папоротников рода *Vittaria*, представленные в современной биоте только вегетативными клонами гаметофитов (Pelosi et al., 2023, 2025).

В настоящее время возрастет интерес к функциональному аспекту организации жизненных циклов, способам обеспечения целостности, эффективности и надежности репродукции (Batygina, 2001; Нотов, 2011; Батыгина, 2014; Minelli,

2018; Krueger-Hadfield et al., 2021, 2024). В центре внимания поливариантность типов размножения, ее эколого-эволюционная роль, факторы повышения пластичности. Объектом масштабного анализа стала вариабельность соотношения бесполой и половой репродукции в различных кладах эукариот. Все это способствует формированию популяционной биологии водорослей и мохообразных (Rydin, 2008; Bellgrove et al., 2019; Krueger-Hadfield et al., 2021, 2024; Tholstrup et al., 2021; Orive, Krueger-Hadfield, 2021; Büdel et al., 2024; Krueger-Hadfield, 2024; Shainker-Connolly et al., 2025). Она углубляет представления о специфике реализации в жизненных циклах водорослей и мохообразных необычных репродуктивных стратегий, форм полового полиморфизма и клонирования. Облигатная клональность многих мхов может сочетаться с возможностью образования вегетативных пропагул и вторичных протонем практически из любой структуры спорофита и гаметофита (Büdel et al., 2024).

Большой потенциал для междисциплинарного синтеза имеют работы, посвященные эволюции многообразия циклов и репродуктивных стратегий у паразитических грибов и водорослей (Перестенко, 1985; Дьяков, 1992, 2006; Каратыгин, 2003; Благовещенская, Дьяков, 2005; Rodriguez et al., 2009; Benesh, 2016; Barelli et al., 2016; Tibayrenc, Ayala, 2017). В пределах данного направления усиливается интерес к механизмам регуляции и координации разных этапов развития, многообразию путей онтогенеза эндифитных грибов и водорослей (Rodriguez et al., 2009; Schoenrock et al., 2013; Barelli et al., 2016).

Специальный акцент на выявление поливариантности процессов репродукции и ее значения для поддержания целостности сложных жизненных циклов, а также их интегрирующей функции в популяциях и биоценозах, будет способствовать активному взаимодействию между экологической и эволюционной биологией развития.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ СКЕЙЛИНГ – ФУНДАМЕНТАЛЬНОЕ СВОЙСТВО МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОГО ПОЛЯ: ОТ ЭНТЕЛЕХИИ ДРИША К ГЕНАМ-СКЕЙЛЕРАМ

Зарайский А.Г.

Институт биоорганической химии имени М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН,
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
azaraisky@yahoo.com

Эмбриональный скейлинг – фундаментальное свойство морфогенетического поля, обеспечивающее сохранение пропорций и пространственной организации развивающегося зародыша при изменении его размеров. В докладе будет прослежена эволюция подходов к объяснению этого феномена – от энтелехии Ганса Дриша к современным молекулярным моделям. Особое внимание уделено гипотезе о «генах-скейлерах» и их роли в поддержании масштабируемости морфогенетических градиентов. На основе экспериментальных данных нашей лаборатории анализируются возможные механизмы реализации скейлинга, интегрирующие классические концепции и современные подходы.

ОТ ЛИНЕЙНОСТИ К НЕЛИНЕЙНОСТИ: МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПОТЕРИ ОСЕВОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ТУЛОВИЩНОЙ ЦНС У СПИРАЛИЙ

Ивашкин Е.Г.

Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН
veliger@ya.ru

Среди билатерально-симметричных животных наблюдается огромное разнообразие форм и планов строения тела. Одной из самых показательных и разнообразных в этом отношении является группа спиралей. Их нервная система в теле демонстрирует широкий диапазон типов организации – от линейных и метамерных структур до сильно модифицированных и даже диффузных форм, в которых гомология отдельных частей ЦНС становится неочевидной. В наших исследованиях мы сосредоточились на животных с нелинейной организацией ЦНС и частичной или полной потерей консервативной осевой организации тела. При этом во всем разнообразии нейрогенезов можно выделить два основных морфогенетических паттерна. (1) Миграции клеток, когда нейробласты активно перемещаются из исходного положения к своей финальной позиции. (2) Интраэпителиальный нейрогенез, при котором клетки сохраняют свою исходную позицию в эпителии.

Коловратки – представители клады гнатифер, одних из самых рано ответвившихся спиралей. Их нервная система, несмотря на компактность, демонстрирует высокомиграторный характер нейрогенеза. При этом сохраняется консервативная медиолатеральная разметка. Гастроподы, напротив, представители одной из наиболее эволюционно продвинутых и развитых групп спиралей – моллюсков. Их нейрогенез также имеет высокомиграторный характер: клетки активно перемещаются медиолатерально и антеропостериорно. Несмотря на эти сложные перестройки, у них также сохраняются признаки консервативной медиолатеральной разметки. Форониды – лофофораты, отделившиеся от общего ствола спиралей между предками коловраток и моллюсков. У них интраэпителиальная и диффузная НС, без выраженной централизации. Нейрогенез у форонид полностью лишен миграций клеток, а также утрачена консервативная разметка нейрогенных зон в теле. Однако, во всех покровных эпителиях личинок форонид наблюдаются интеркинетические ядерные перемещения – явление, типичное для нейрогенного эпителия позвоночных, интраэпителиальность нейрогенеза которых – один из обсуждаемых в литературе признаков.

Таким образом, переход от линейной организации ЦНС в теле к нелинейной связан с изменением морфогенетических основ нейрогенеза. В каждом конкретном случае могут сохраняться или модифицироваться отдельные элементы древнего осевого паттернинга. В ряде случаев наблюдается конвергенция – как в сторону усиления миграторности, так и общие механизмы, связанные с эпителиализацией нейрогенеза. Сравнение разных животных показывает, что для понимания эволюции ЦНС необходимо рассматривать динамику экспрессии генов нейрогенеза в развитии и детально анализировать механизмы, лежащие

в основе этих процессов. Только комплекс данных о клеточных перемещениях, эпителиальном морфогенезе и паттернах экспрессии может приблизить нас к пониманию общих принципов эволюции плана строения нервной системы – как у спиралей, так и у билатерий в целом.

ФУНДАМЕНТАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ Л.В. БЕЛОУСОВА О ГИПЕРВОССТАНОВЛЕНИИ МЕХАНИЧЕСКИХ НАПРЯЖЕНИЙ ДЛЯ ОБЪЯСНЕНИЯ УСЛОЖНЕНИЯ ОРГАНИЗАЦИИ В ПРОЦЕССЕ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Игамбердиев А.У.

Memorial University of Newfoundland, St. John's, NL, Canada
igamberdiev@mun.ca

В 1935 году Э.С. Бауэр сформулировал основной принцип организации живой материи, определяемый как состояние устойчивого неравновесия. В своем фундаментальном труде «Теоретическая биология» (1935) Бауэр имел в виду гомеостатическое устойчивое неравновесие, которое реализуется внутри системы путем отбора траекторий, поддерживающих устойчивые конфигурации в динамической структуре метаболизма, состоящей из метаболических циклов и регуляторных петель обратной связи. Сформулировав принцип гипервосстановления механических напряжений, Л.В. Белоусов установил, что в развивающихся морфогенетических системах принцип устойчивого неравновесия трансформируется в принцип увеличения внешней работы, основанный на гипервосстановительном неравновесии. В основе этого принципа лежит гипервосстановительный процесс при конформационной релаксации биологических структур, который добавляет системе дополнительную энергию и обуславливает ее усложнение, в ходе которого осуществляется поиск новой оптимальной системы координат. Процесс усложнения организации в ходе морфогенеза происходит на уровне цитоскелета, представляющего собой макроскопическую ферментативную систему и способного генерировать волны дифференцировки, распространяющиеся между клетками. Эти волны связаны с ролью цитоскелетных фибрилл в передаче сигналов и генерации импульсов. Различные типы волн дифференцировки в процессе морфогенеза соответствуют различным диапазонам длин волн – от биофотонного излучения до гиперзвуковых волн при передаче нервных импульсов. Делается вывод о том, что в основе биологического морфогенеза лежит гипервосстановительное неравновесие, поддерживаемое функциональной структурой цитоскелета. Это неравновесие первоначально кодируется эпигенетически и затем фиксируется на уровне генома. Эволюционное усложнение организации обеспечивается развитием и совершенствованием систем гипервосстановления механического напряжения, которые достигают максимальной сложности на высших ступенях эволюционного развития. Создав концепцию гипервосстановления механических напряжений, Л.В. Белоусов внес фундаментальный вклад в объяснение процесса усложнения биологической организации в морфогенезе и эволюции.

ПУТЬ Л.В. БЕЛОУСОВА К ТЕОРИИ САМООРГАНИЗАЦИИ

Исаева В.В.

Институт проблем экологии и эволюции им Северцова РАН,
Национальный научный центр морской биологии им. Жирмунского ДВО РАН
vv_isaeva@mail.ru

Теоретические поиски Льва Владимировича Белоусова, от доклада о морфогенетических полях на Всесоюзном совещании эмбриологов (1960 год) до подготовки (летом 2017 года) к несбывшемуся выступлению на осенней конференции Института биологии развития, рассматриваются в контексте создания и эволюции теории самоорганизации (синергетики). Л.В. непрерывно проводил экспериментальные и теоретические исследования интегральных аспектов развития и соотношения «генотип-фенотип», изучая преобразования симметрии, развивая междисциплинарную область механозависимости морфогенеза, занимаясь построением моделей формообразования вместе с учениками и коллегами, возглавляя многосторонние исследования биологического морфогенеза и самоорганизации биологических систем на кафедре эмбриологии МГУ. Л.В. изложил основы теории самоорганизации в своих книгах, определив самоорганизацию как возникновение упорядоченности макроскопического масштаба за счет локальных взаимодействий на микроскопическом уровне (Белоусов, 2005; Beloussov, 2015).

Единая и общепризнанная теория самоорганизации еще не создана полностью. Родившийся в Москве Илья Романович Пригожин (I. Prigogine, 1917-2002) исследовал появление сложных упорядоченных структур и процессов в неживых неравновесных органических системах и рассматривал как самоорганизацию возникновение пространственно неоднородных, диссипативных структур. Основатель синергетики Герман Хакен (H. Naken, 1927-2024) подобным образом анализировал процесс самоорганизации как появление временной или пространственной упорядоченности, структурирования в неживых системах. Рене Том (René Thom, 1923-2002), создатель теории бифуркаций (катастроф), впервые показал, что биологические понятия могут быть сформулированы в терминах бифуркаций, аттракторов, бассейнов их притяжения и векторных морфогенетических полей фазового пространства траекторий.

Приводятся примеры биологической самоорганизации с возникновением упорядоченных пространственно-временных паттернов природных сообществ некоторых организмов представителей Metazoa (Eukaryota) и культивируемых *in vitro* клеток Metazoa, а также сообществ Cyanobacteria (Prokaryota); показана способность изученных эукариотических и прокариотических сообществ к координированному поведению и формированию самосогласованных пространственных ансамблей (Isaeva, 2022; Isaeva et al., 2012, 2013). Вслед за работами Р. Тома был проведен анализ и моделирование топологических преобразований эпителиальной поверхности, включающее дискретные, скачкообразные перестройки с изменением рода поверхности организма в филогенезе и онтогенезе Metazoa; представлена топологическая интерпретация некоторых событий раннего развития на основе математических концепций и теорем. Используемая методология вскрывает топологическую зависимость биологического морфогенеза –

топологический императив, ограничивающий и направляющий формообразование. На основе концепций топологии и фрактальной геометрии проведены анализ и моделирование динамики формообразования в онтогенезе и филогенезе многоклеточных животных с целью приблизиться к пониманию общих закономерностей и ограничений формообразования *in vivo* и самоорганизации надклеточных систем в экспериментах *in vitro* (Presnov et al., 1988, 2010, 2014; Isaeva, 2012, 2018, 2022; Isaeva et al., 2006, 2008, 2013, 2014, 2022).

ПРОГРЕССИВНАЯ И РЕГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ КАК СПОСОБ ВЫЖИВАНИЯ ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ И ЕСТЕСТВЕННЫХ ФЛУКТУАЦИЙ

Касаткина А.П.¹, Столярова М.В.²

¹ Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН

² Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет

apkas@mail.ru

mvstolyarova@yandex.ru

Щетинкочелюстные [Щ] – массовые исключительно морские животные, обитающие от мелководья до абиссальных глубин при солености не ниже 8‰. Характерная общая для всех Щ морфология – наличие хватательных щетинок вокруг рта,

Для выяснения происхождения, и, возможно, для прогноза выживания видов животных важно опираться на данные палеонтологии. В отпечатках Палеозоя Щ представляли собой наиболее многочисленные находки из останков животных (их зубовидных элементов насчитывали несколько тысяч в 1 см³). Это была успешная группа вплоть до конца триасового периода, когда они исчезли из палеонтологической летописи. Причины таких глобальных катастрофических изменений необходимо видеть в изменении состояния среды и, особенно, наличии мощных бифуркаций. Доказательством геофизической активности могут послужить находки Щ, принадлежность которых определена и соответствует верхнему Мезопротерозою (рифею) на Южном Тимане, в керне скважины, пробуренной на Джежимской Парме. Из 87 обнаруженных отпечатков 80 особей были повреждены. Эти повреждения имеют полное сходство с морфологическими отклонениями Щ в геофизически активной бухте Кратерной вулкана Ушишир, где постоянно происходят землетрясения. Форма поврежденных отпечатков Джежимской *пармы* свидетельствует о том, что в этом месте и в данное время произошла мощная геофизическая активность. Выживанию Щ в экстремальных условиях способствовала эволюционно приобретенная способность дополнительного питания животных растворенной органикой. Способность поглощать из морской среды органические вещества стало определяющим фактором выживания Щ при воздействии радиации в бухте Чажма. При опытах по воздействию радиации и выживаемости Щ поврежденные особи не погибали, а продолжали жить в загрязненной радиацией среде.

Регрессивная эволюция, приводящая к выживанию в новой среде, несомненно, наблюдается при смене ползающего придонного образа жизни к существованию в эпипланктоне. При этом имеющаяся во всем теле поперечная мускулатура исчезает, что значительно облегчает вес тела животных и способствует поддержанию их в толще водной массы.

Палеонтологические отпечатки наиболее древних Щ (*Parmia* Gnilovskaya, 1998, *Protosagitta spinosa* Ну, 2005) хорошо сохранили внутреннее строение животных. Протоконодонты (палеонтологи доказали, что это аналоги современных Щ) имели простоустроенный кишечный аппарат: это была прямая трубка.

Прогрессивная эволюция, несомненно, связана с изменениями в кишечнике: появление нового органа – дивертикулов у некоторых групп Щ дало возможность обрабатывать добычу выделением секрета клеток дивертикулов. Гистологические и ультратонкие срезы показывают, что дивертикулы являются местом локализации большого количества железистых клеток. Расположение дивертикулов в начале кишечной трубки свидетельствует об их значении в процессе переваривания захваченной добычи.

ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОВ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ГОНОЗОоиДА В КОЛОНИИ МШАНКИ *CRISIELLA PRODUCTA* (BRYOZOA: CYCLOSTOMATA)

**Квач А.Ю.¹, Кутюмов В.А.², Котенко О.Н.¹,
Старунов В.В.^{1,3}, Островский А.Н.¹**

¹ Санкт-Петербургский государственный университет

² Зоологический институт РАН, ЦКП «Таксон»

³ Зоологический институт РАН
ay.kvach@yandex.ru

Модульная организация колониальных беспозвоночных определила многие особенности их биологии и эволюции, и, в частности – морфо-функциональную специализацию зооидов (полуавтономных модулей колонии) на выполнении определенных функций. Это явление известно как зооидальный полиморфизм. Одним из выдающихся примеров зооидального полиморфизма является формирование гонозооидов – сложноустроенных инкубационных камер у мшанок из отряда Cyclostomatida, возникших благодаря эволюционной и онтогенетической трансформации питающихся модулей (аутозооидов). Ультраструктурные исследования показали, что в ходе трансформации зооида в гонозооид формируется уникальная многоядерная плацента (ценоцитарной или синцитиальной природы), обеспечивающая активный рост вынашиваемых эмбрионов и личинок. На настоящий момент о молекулярной регуляции формирования плацентарного аналога и развития гонозооидов ничего не известно. Целью настоящего исследования стало изучение дифференциальной экспрессии генов в процессе формирования гонозооида циклостомной мшанки *Crisiella producta*.

В рамках этого исследования мы секвенировали транскриптомы четырех вариантов трансформации зооидов: аутозооида и трех стадий развития гонозооида.

Данные секвенирования послужили основой для *de novo* сборки референсного транскриптома, а также анализа дифференциальной экспрессии генов. Результаты нашего исследования указывают на ключевую роль внеклеточного матрикса и его ремоделинга на начальных и средних этапах развития гонозооида. Наши данные подтверждают участие белков трансмембранного транспорта, а также эндоцитоза и экзоцитоза, в экстраэмбриональном питании эмбрионов и личинок *C. producta*. В ходе работы мы проверили гипотезу о возможном существовании гормональной регуляции развития гонозооида, и обнаружили дифференциальную экспрессию инсулин-подобных нейропептидов, а также орфанного ядерного рецептора FTZ-F1. Мы предполагаем, что FTZ-F1 (являющийся консервативным регулятором развития овария и фолликулогенеза у многих беспозвоночных) является перспективным геном-кандидатом для дальнейшего изучения регуляции развития плаценты у Crisiidae.

Финансирование: РФФ № 23-14-0035. Государственное задание № 125012800894-6, Зоологический институт РАН.

МЕХАНИЗМЫ ОСЕВОЙ СПЕЦИФИКАЦИИ В РАЗВИТИИ АННЕЛИД: МОЛЕКУЛЯРНАЯ РАЗМЕТКА, МОРФОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ

Козин В.В.

Санкт-Петербургский государственный университет
v.kozin@spbu.ru

Анализ становления осевой организации представляет собой ключевой интегративный подход к пониманию развития плана строения и его эволюционных преобразований. В раннем развитии Bilateria начальная поляризация по анимально-вегетативной оси, задаваемая материнскими факторами, сменяется установлением билатеральной симметрии через разнообразные индуктивные взаимодействия. Аннелиды выбраны в качестве модельной группы для такого анализа вследствие исключительного разнообразия их онтогенетических паттернов при сохранении единообразного плана строения. В современной литературе эволюционное разнообразие онтогенезов аннелид часто редуцируется до дихотомии «автономное/зависимое» определение клеточных судеб и типа личиночного развития (планктотрофное/лецитотрофное/прямое). В данном исследовании предлагается переход от этой упрощенной классификации к модульному пониманию программ развития. Сравнительный анализ молекулярных механизмов, лежащих в основе осевой спецификации (сигнальные пути Wnt, Nodal, BMP, механизмы цитоскелетной поляризации и др.), позволяет вычленить относительно независимые функциональные модули, ответственные за отдельные этапы пространственной организации: первичную поляризацию ооцита, индукцию дорсо-вентральной оси, сегментацию и региональную спецификацию вдоль передне-задней оси.

Предлагаемый подход наглядно демонстрирует, что эволюционные изменения онтогенеза аннелид часто происходят не как смена целостных «типов развития», а путем комбинаторной перестройки, гетерохронии или редукции отдельных модулей. Это объясняет наблюдаемый парадокс: значительное разнообразие

паттернов раннего развития, приводящее к единой специфической архитектонике взрослого организма. Новизна представленного теоретического анализа заключается в интеграции данных молекулярной биологии развития, сравнительной эмбриологии и эволюционной морфологии. Это позволяет сформулировать новые гипотезы о путях эволюционных переходов между различными типами онтогенеза и наметить первоочередные задачи по их проверке, чтобы выйти за рамки традиционных упрощенных категорий.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ № 23-74-10046.

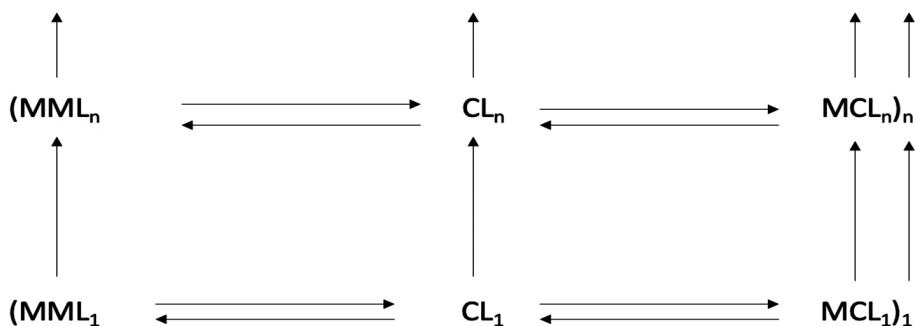
ЗАКОН УВЕЛИЧЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СЛОЖНОСТИ И ОПИСЫВАЮЩИЕ ЕГО ФОРМУЛЫ

Козлов А.П.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН
contact@biomed.spb.ru

Ранее мы сформулировали закон увеличения биологической сложности, согласно которому увеличение биологической сложности является многоуровневым процессом, который состоит из совпадений событий увеличения сложности на разных уровнях структурной организации, замороженных структурно-функциональными и структурно-информационными взаимодействиями в организме как целом.

Мы получили формулу увеличения сложности, которая описывает ступенчатое увеличение сложности на каждом уровне организации и замороженные совпадения относительно независимых событий увеличения сложности на разных уровнях организации в целом многоклеточном организме:



Здесь MML – макромолекулярный уровень организации; CL – клеточный уровень организации; MCL – многоклеточный уровень организации; (...) – многоклеточный организм на стадии “n” прогрессивной эволюции.

Горизонтальные стрелки обозначают структурно-функциональные и структурно-информационные взаимодействия между уровнями и обратные связи между процессами, протекающими на разных уровнях организации в организме как целом.

Вертикальные стрелки обозначают тенденции к увеличению сложности на каждом из структурных уровней и в целом организме. Вертикальные стрелки 1 -> n соответствуют (n – 1) вертикальным стрелкам между стадиями прогрессивной эволюции 1 -> 2, 2 -> 3, ... (n -1) -> n.

Формула многоуровневого увеличения структурно-функциональной сложности многоклеточных организмов описывает основные положения закона увеличения биологической сложности.

ОСОБЕННОСТИ И РАЗВИТИЕ ПИГМЕНТАЦИИ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ *GASTEROSTEUS ACULEATUS*

Кондакова Е.А.^{1,2}, Надточий Е.В.¹, Смирнова К.А.¹

¹ Санкт-Петербургский государственный университет

² Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ») им. Л.С. Берга)
23eak@mail.ru; katekondakova1989@gmail.com

У костистых рыб насчитывается до 6 типов пигментных клеток. Меланофоры – первые пигментные клетки, которые появляются в развитии и выполняют ряд важных физиологических функций (Hashimoto et al., 2021). Особый интерес представляет изучение пигментации и окраски трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Эта работа посвящена развитию пигментации в эмбриогенезе и постэмбриогенезе беломорской *G. aculeatus* и особенностям окраски взрослых рыб вне нереста.

Сбор материала для гистологических исследований проходил в 2017 и 2024 гг. на УНБ «Беломорская». Зародыши были получены в результате искусственного оплодотворения. В 2017 году икра развивалась при температуре 12–15 °С, в 2024 – при температуре 19 °С. Для анестезии личинок использовали раствор лидокаина 5 мг/л (Sloman et al., 2019). Материал фиксировали жидкостью Буэна. Серийные парафиновые срезы толщиной 6 мкм были окрашены гематоксилином Карazzi и эозином.

Фотоматериал для изучения общей окраски рыб был получен в ходе эксперимента в 2023 г. на УНБ «Беломорская». Фотографировали 30 самок и 30 самцов в одинаковых условиях в специальном фотобоксе. Изменение окраски оценивали по восьми участкам в передней и задней части тела в пространстве CIELAB по параметрам L (светлота), a* (зеленый-пурпурный компонент), b* (синий-желтый компонент) (Nadtochii et al., 2025).

В эмбриональном развитии колюшки меланофоры становятся различимыми примерно на стадиях 18-19 (Swarup, 1958), а на стадиях 20-21 хорошо заметны, некоторые из них ветвистые. Меланофоры покровов и внутренние, по всей вероятности, дифференцируются одновременно. Меланофоры имеются в мезенхиме почек грудных плавников, связаны с развивающимся головным мозгом и нервной трубкой, пронефрическими протоками, кровеносными сосудами, развивающейся кишкой, дорсолатеральной областью желточного синцитиального слоя. После вылупления меланофоры были отмечены в оболочках центральной нервной системы, прилежат к внутреннему уху и статоакустическому ганглию. Эти пигментные клетки имеются в сердце и стенках кровеносных сосудов.

Меланофоры прилегают к плавательному пузырю, а также к органам пищеварительной системы: кишке, печени, поджелудочной железе, а внутри последней связаны с сосудами, экзокринной и эндокринной частями. Меланофоры контактируют с фолликулами щитовидной железы. Меланофоры располагаются вблизи от почки: гемопоэтической ткани, пронефрических протоков и Боуеновой капсулы. Развитие взрослой окраски будет охарактеризовано в дальнейшей работе.

Окраска колюшек до начала стадии активного нереста оказалась неравномерной в разных частях тела. У самцов отсутствовали признаки брачной окраски. Самыми темными участками на теле у самок и самцов являются спина и радужная оболочка глаза (t-test, $p < 0.01$). На участке спины в задней части тела выражен сдвиг в сторону синих оттенков (t-test, $p < 0.01$). Также выявлены достоверные отличия между общей окраской самок и самцов: передняя часть тела у самцов оказывается темнее, общий цвет тела по всем участкам имеет сдвиг в сторону зеленых оттенков, а жаберная крышка также характеризуется большим сдвигом в сторону желтых оттенков. Наибольшая изменчивость по индексу CIEDE2000 между самками и самцами характерна для радужной оболочки глаза и жаберной крышки. Полученные результаты позволяют сделать предположение о наличии постоянного полового диморфизма по окраске, даже вне нерестового периода.

Авторы благодарят РЦ СПбГУ РМиКТ и Хромас.

БИЛАТЕРАЛЬНАЯ И РАДИАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ НЕКОТОРЫХ ИСКОПАЕМЫХ МШАНОК ОТРЯДА CNEILOSTOMATA

Коромыслова А.В.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
koromyslova.anna@mail.ru

Билатеральная симметрия наблюдалась у родов *Coscinopleura* и *Acoscinopleura* (семейство Coscinopleuridae) и *Rhagasostoma* (семейство Onychocellidae). Виды этих родов имеют прямостоячие колонии с плоскими билатеральными ветвями, автозооиды в которых открываются на обе стороны ветви. Ветви состоят из двух смежных пластин и зооиды, их слагающие, могут располагаться как билатерально-симметрично, то есть «спина к спине», так и со смещением относительно друг друга.

Билатеральные колонии позднемеловых видов *Coscinopleura* и *Acoscinopleura* сложены симметричными автозооидами и асимметричными вибраклулами. Автозооиды на поверхности колонии располагаются правильными вертикальными рядами, которые могут начинаться как с автозооидов, так и с вибраклулов. В продольных срезах исследованных колоний наблюдалось четкое билатерально-симметричное расположение зооидов: в смежных пластинах к каждому автозооиду прилегает автозооид, а к каждому вибраклулу прилегает вибраклул. Размеры и форма прилегающих друг к другу зооидов идентичны. Интеркаляция новых рядов не нарушает билатеральную симметрию. Незначительное нарушение билатеральной симметрии возникает в тех случаях, когда в смежных пластинах к автозооиду прилегает вибраклул или к автозооиду с овицеллой прилегает автозооид без овицеллы.

Билатеральные колонии позднемеловых видов рода *Rhagasostoma* сложены симметричными автозооидами и авикуляриями с симметричными или асимметричными рострумами, при этом камеры авикуляриев всегда симметричные. Автозооиды на поверхности колонии располагаются вертикальными рядами, которые всегда начинаются с авикуляриев. У *R. saltans* наблюдается четкое билатерально-симметричное расположение зооидов в смежных пластинах, где к каждому автозооиду прилегает автозооид, а к каждому авикулярию прилегает авикулярий. В то же время у многих других видов *Rhagasostoma* билатеральная симметрия часто бывает нарушена, и выражена в смещении зооидов относительно друг друга в смежных пластинах, что обычно связано с интеркаляцией нового вертикального ряда автозооидов.

Радиальная симметрия наблюдалась у родов *Lunulites* (семейство Lunulitidae) и *Dimorphostylus* (семейство Microporidae).

Для позднемеловых видов рода *Lunulites* характерны свободнолежащие дисковидные колонии, зооиды в которых открываются на фронтальную сторону. У видов *Lunulites* может наблюдаться 1) радиальное расположение рядов автозооидов, каждый из которых начинается с вибраккула, и 2) радиальное расположение автозооидов и вибраккулов, которые располагаются чередующимися рядами.

У танетских видов рода *Dimorphostylus* колонии прямостоячие с тонкими цилиндрическими ветвями, зооиды в которых открываются на все стороны. В поперечных срезах исследованных колоний наблюдалось радиальное расположение автозооидов. Оно обусловлено тем, что камеры автозооидов *Dimorphostylus* в поперечном сечении треугольные и сужены к базальной стенке. В осевой части колонии, на разных ее уровнях, примыкают друг к другу очень узкими базальными стенками от четырех до восьми автозооидальных камер.

КОЛЛЕКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ КЛЕТОК КАК МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ОСНОВА ПРОИСХОЖДЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

Краус Ю.А.^{1,2}, Андропова Е.И.¹

¹ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

² Биологический факультет МГУ имени М.В. Ломоносова
yulia_kraus@mail.ru

В истории Земли многоклеточные организмы появлялись многократно. На данный момент выявлено 45 независимых линий многоклеточных эукариот; высказывается предположение, что, по мере накопления данных о современном биоразнообразии, их число может достичь 100 (Knoll, 2011; Lamża, 2023). Кроме того, многоклеточность характерна для многих прокариот (Bonner, 1998; Webb et al., 2003; Mercier, Mignot, 2016). Все случаи происхождения многоклеточности связывает одно простое правило: чтобы появился многоклеточный организм, клетки должны обладать способностью к коллективному поведению. Коллективное поведение клеток – пример самоорганизации (Belousov, 2012), когда из взаимодействия элементов системы (клеток) возникает макроскопическая упорядоченная структура (многоклеточный организм). Простейшие формы

коллективного поведения наблюдаются даже в суспензиях дрожжевых или бактериальных клеток, которые переходят к синхронному поведению после достижения определенного порога плотности, а значит и концентрации сигнальных молекул (Taylor et al., 2009).

Одна из наиболее интересных форм коллективного поведения – коллективная миграция клеток. У современных Metazoa, обладающих сложной облигатной многоклеточностью, коллективная миграция клеток ярко выражена в морфогенезах раннего развития (Belousov, 2015; Scarpa, Mayor, 2016). В этом случае клетки не только обмениваются сигналами (молекулярными или механическими), но и физически связаны друг с другом, образуя механически целостную систему. Однако коллективная (или, по крайней мере, согласованная) миграция характерна не только для Metazoa, но и для многих организмов, не обладающих облигатной многоклеточностью. В докладе будет проведен сравнительный анализ коллективной (согласованной) миграции клеток у Metazoa, Amoebozoa, Alveolata и представителей Prokaryota; показаны консервативные и специфичные для каждого организма особенности этого процесса. Будет охарактеризована морфогенетическая роль коллективного поведения клеток у организмов, принадлежащих к разным филогенетическим линиям.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ АНАЛЬНЫХ МЕШКОВ ЭХИУРИД (ANNELIDA: THALASSEMATIDAE): ОТ МЕТАМЕРНЫХ ОРГАНОВ АННЕЛИД К МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Кузнецов П.А., Темерева Е.Н.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
cuznecov.petr2017@yandex.ru

Анальные мешки являются уникальным органом выделительной системы, присущим исключительно эхиуридам (Annelida: Echiura). В совокупности с зонами ультрафильтрации (описанными ранее для *Bonellia viridis*; Kuznetsov et al., 2024) они формируют метанефридальную выделительную систему.

Анальные мешки в разных группах эхиурид имеют сходную анатомию: они состоят из пары концевых мешков, несущих многочисленные ресничные воронки; но при этом демонстрируют структурное разнообразие. Анальные мешки эхиурид характеризуются различным набором структурных компонентов: концевые мешки, трубочки и ресничные воронки. До настоящего исследования ультраструктурные данные были известны лишь для анальных мешков одного вида *Thalassema thalassema* (Thalassematinae), которые имеют сравнительно простую организацию и не несут выраженных трубочек (Lehrke & Bartolomaeus, 2011).

Ультраструктурные данные об организации анальных мешков у самок *Bonellia viridis* (Bonelliinae) позволяют понять детали строения различных участков этих органов у эхиурид в целом: концевого мешка, трубочек и ресничных воронок. В совокупности эти данные позволяют выявить функциональные корреляции между структурными элементами. Ресничные воронки осуществляют сбор фильтрата, а в их основании располагается замыкающий клапан, ко-

торый предотвращает обратный ток жидкости. Согласно ультраструктурным данным, анальные мешки модифицирует поступающий фильтрат двумя способами: (1) внутренний эпителий канальцев осуществляет пиноцитоз и накапливает электронно-плотные гранулы; (2) эпителий концевого мешка имеет базальный лабиринт, состоящий из отростков с многочисленными митохондриями, свидетельствующий об активном ионном транспорте. На анальном мешке были обнаружены дополнительные зоны ультрафильтрации, в частности на трубочках и у основания воронки. Новые сведения об организации анальных мешков у самок *B. viridis* позволяют экстраполировать структурные и функциональные данные на другие неисследованные виды эхиурид.

Общие паттерны тонкой организации анальных мешков эхиурид и метанефридиев других аннелид указывают на их гомологию. Несмотря на отсутствие современных данных об онтогенезе анальных мешков, можно обоснованно предположить, что их развитие протекает по схеме, сходной с формированием типичных метанефридиев. Особенность, вероятно, заключается в многополярности развития зачатка метанефридия у эхиурид. Возникновение анальных мешков отражает общий вектор эволюции эхиурид, характерный и для других систем органов у представителей этой группы. В первую очередь, метанефридии предка эхиурид претерпели как олигомеризацию на фоне общего сокращения числа сегментов, так и мультипликацию таких структур как воронки. Вероятно, вторичная мультипликация связана с особой моделью роста: в отличие от типичных аннелид, рост которых сопряжен с закладкой новых метамеров, содержащих комплексы органов, в том числе новые метанефридии, у эхиурид в ходе роста закладываются только новые воронки, объединенные общим протоком (концевым мешком). Такой принцип роста можно обозначить как модульный, в котором отдельный модуль представлен воронкой и несущей ее трубочкой. Дальнейшие исследования в области раннего онтогенеза анальных мешков позволят детализировать механизмы их формирования.

Работа выполнена при поддержке РФ (23-14-00020).

МОРФОЛОГИЯ ХОБОТА ЭХИУРИД (ANNELIDA: THALASSEMATIDAE): ОТ СТРУКТУРНОГО МНОГООБРАЗИЯ К ОБЩЕЙ ФУНКЦИИ

Кузнецов П.А., Темерева Е.Н.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
cuznecov.petr2017@yandex.ru

Эхиуриды (Annelida: Echiura) обладают особым строением тела, которое состоит из несегментированного туловища и длинного хобота. Туловище скрыто глубоко в субстрате, и зачастую остается труднодоступными для разного рода исследований. Кроме того, значительная часть видов эхиурид, в особенности представители подсемейства Bonelliinae, обитают на глубинах свыше 1000 м. В условиях, когда прямые наблюдения и экспериментальные исследования крайне затруднены, функциональная морфология остается ключевым источником данных о механизме питания и особенностях биологии в целом. Хотя данные о развитии хобота в онтогенезе крайне ограничены, можно предположить

не только механизм его закладки, но и эволюцию как специализированного отдела тела, который служит для сбора пищевых частиц. Хобот эхиурид сильно сплюснен в дорсо-вентральном направлении: дорсальная сторона ориентирована к субстрату и обеспечивает скольжение по грунту, а вентральная служит для сбора и переноса пищевых частиц ко рту. Под покровным эпителием хобота у эхиурид располагается толстый слой внеклеточного матрикса, который пронизан мышечными клетками. Вдоль латеральных сторон хобота проходят нервные стволы, кровеносные сосуды и целомические каналы.

Несмотря на принципиально сходную общую анатомию, тонкая организация хобота эхиурид демонстрирует большое разнообразие как в организации покровного эпителия и архитектуре мышечной системы, так и в строении нервной и целомической систем. В совокупности эти особенности определяют функциональные характеристики хоботов разных морфологических типов. В частности, покровный эпителий у таких видов как *Protobonellia zenkevitchi* (Bonelliinea) и *Lissomyema mellita* (Thalassematinae) образует ресничные желобки, с помощью которых может осуществляться отбор пищевых частиц. Специализированный железистый край хобота у *Bonellia viridis* (Bonelliinea) служит для склеивания частиц детрита, а его большая протяженность и, как следствие, большая площадь сбора детрита обеспечиваются длинными терминальными лопастями. Интересно, что крупный железисто-ресничный тракт терминальных лопастей *B. viridis* имеет дополнительную иннервацию от краевого нервного ствола хобота, связанного радиальными нервами с нервной петлей.

Степень развитости мускулатуры, целома и внеклеточного матрикса коррелирует с подвижностью и положением хобота на субстрате. Так, в частности, целом хобота, который, очевидно, занимал все пространство хобота у предка эхиурид, оказывается в равной степени замещен мускулатурой или внеклеточным матриксом. Так, относительно богатая сеть целомических каналов сохраняется в виде вентральной целомической сети у *Listriolobus* sp., имеющего длинный и малоподвижный хобот. Очень узкие вентральные целомические каналы обнаруживаются под поверхностью вентрального эпителия у *Echiurus* sp. У большинства эхиурид целом хобота сохраняется в виде относительно тонких латеральных каналов. Интересно, что у *P. zenkevitchi* роль дополнительной опоры терминальных участков хобота могут выполнять сильно вакуолизированные клетки соединительной ткани. Высокое разнообразие адаптаций на уровне микроскопической анатомии и ультраструктуры отражает особенности механизма питания и позволяет проследить происхождение хобота и его последующие модификации.

Работа выполнена при поддержке РФ (23-14-00020).

**ПЕРВАЯ НАХОДКА РОГОЦИТОВ У ЭХИУРИД
(ANNELIDA: THALASSEMATIDAE):
ПЛЕЗИОМОРФНЫЙ ПРИЗНАК ИЛИ РЕЗУЛЬТАТ
КОНВЕРГЕНТНОЙ ЭВОЛЮЦИИ?**

Кузнецов П.А., Темерева Е.Н.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
cuznecov.petr2017@yandex.ru.

Эхиуриды, представляющие собой небольшую группу в составе аннелид, обладают рядом уникальных морфо-функциональных особенностей. Ключевые из них связаны с полной утратой метамерии и со специфическим механизмом питания. На фоне скупой внешней морфологии, внутреннее строение является вариативным, что проявляется в строении разных систем органов. Новые данные по морфологии служат «следами», по которым можно реконструировать эволюционный путь эхиурид от метамерных аннелидных предков и выявить адаптации представителей группы к различным средам обитания.

Впервые целоме эхиуриды *Listriolobus riukuensis* Satô, 1939 были обнаружены многоклеточные сферы, которые ранее не были известны для эхиурид. Эти сферы заполнены жидкостью и окружены одним слоем уплощенных клеток, лежащих на базальной пластинке. Клетки имеют базальные отростки, которые дают начало отросткам второго порядка. Между собой эти отростки связаны щелевыми диафрагмами. В цитоплазме клеток содержится концентрированный растворенный белковый материал. По совокупности ультраструктурных признаков эти клетки крайне сходны с рогоцитами, известными для моллюсков. Ключевое отличие заключается в том, что рогоциты моллюсков – как правило, одиночные клетки, которые находятся в гемоцели или встроены в соединительную ткань. Таким образом рогоциты моллюсков, наоборот, оказываются окружены базальной пластинкой, а не окружают ее. Хотя функции рогоцитов не в полной мере понятны, считается, что у моллюсков с голубой кровью рогоциты синтезируют и секретируют дыхательный белок гемоцианин. У брюхоногих моллюсков с красной кровью рогоциты участвуют в синтезе и накоплении гемоглобина, что можно предположить и для эхиурид. Целомическая жидкость снаружи от этих сфер и жидкость внутри этих сфер сообщаются через молекулярное сито – базальную пластинку и щелевую диафрагму. Гемоглобин, которым богата целомическая жидкость и, вероятно, сами рогоциты, способен связывать сероводород. Таким образом, рогоциты могут служить особой адаптацией к обитанию в сероводородных илах. Общие паттерны организации указывают на гомологию рогоцитов *L. riukuensis* и моллюсков, несмотря на их разную локализацию.

Работа выполнена при поддержке РФ (23-14-00020).

**ТРАНСКРИПТОМНЫЙ АНАЛИЗ МОДУЛЬНОГО РОСТА
ПРЕСНОВОДНОЙ МШАНКИ *CRISTATELLA MUCEDO*
(BRYOZOA, PHYLACTOLAEMATA)**

**Кутюмов В.А.³, Квач А.Ю.¹, Мальцева А. Л.¹,
Старунов В.В.^{1,2}, Островский А.Н.¹**

¹ Санкт-Петербургский государственный университет

² Зоологический институт РАН

³ Зоологический институт РАН, ЦКП «Таксон»

vkutiumov@gmail.com

Существующие на настоящий момент гипотезы происхождения колониальной организации среди Metazoa основаны преимущественно на данных сравнительной морфологии, и не всегда хорошо согласуются с современными представлениями о механизмах регуляции развития. Ответ на вопрос о том, какие молекулярные и клеточные процессы обуславливают формирование новых модулей в онтогенезе колониальных беспозвоночных, может помочь нам лучше понять природу колониальной организации и предложить наиболее правдоподобные эволюционные сценарии ее возникновения. На сегодняшний день подобного рода исследования ограничены весьма узким кругом модельных объектов. Одной из наименее изученных в этом плане групп колониальных беспозвоночных являются мшанки (Bryozoa). Объект нашего исследования, пресноводная мшанка *Cristatella mucedo*, является уникальным представителем группы: ее колонии не прикреплены к субстрату, а могут передвигаться по нему за счет мускулистой подошвы. Формирование новых модулей (представленных полипидами) в колонии *C. mucedo* происходит по всей ее периферии, в зоне почкования, но по достижению определенного размера колония вытягивается в длину, приобретая черты билатеральной симметрии. Чем вызван такой двунаправленный рост колонии как целого вдоль медиальной оси, и как колония регулирует направление роста при условии закладки новых модулей по всей периферии – до сих пор остается неизвестным.

В данной работе мы изучили пространственную спецификацию колонии *C. mucedo* на уровне экспрессии генов. Для этого мы секвенировали транскрипты четырех различных зон колонии *C. mucedo*, а также шести последовательных стадий развития полипида, и проанализировали дифференциальную экспрессию генов между образцами. Полученные данные опровергают выдвинутую нами исходно гипотезу о существовании градиента экспрессии генов вдоль медиальной оси колонии, определяющего ее билатеральную форму. Дифференциальная экспрессия в краевой зоне почкования полипидов указывает на вовлечение механизмов регуляции плюрипотентности стволовых клеток, канонического Wnt-сигналинга, и консервативных генов-регуляторов развития в бластогенез *C. mucedo*. При помощи методов мечения EdU и HCR-FISH нам удалось показать локусы наиболее активной пролиферации и экспрессии некоторых маркеров

стволовых клеток в ювенильных колониях *C. mucedo*. Анализ динамики экспрессии генов в процессе всего «онтогенеза» полипида *C. mucedo* позволил установить, что дегенерация полипида также является сложно регулируемым процессом. Мы предполагаем, что важную роль в этом процессе играют аутофагия и трансдифференцировка/дедифференцировка клеток, а mTOR-сигналинг является возможным механизмом регуляции продолжительности жизни полипида.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ № 18-34-00863 мол_а (Кутюмов В.А.), РНФ № 23-14-00351 (Квач А.Ю., Островский А.Н.), и Государственного задания № 125012800894-6 (Старунов В.В.).

АЛЛОМЕТРИЯ АДГЕЗИОННОГО АППАРАТА ГЕККОНОВ В ПОСТНАТАЛЬНОМ ОНТОГЕНЕЗЕ

Лучкина О.С.

Институт проблем экологии и эволюции имени А. Н. Северцова РАН
king10@inbox.ru

Для многих представителей гекконовых ящериц характерно наличие адгезионного аппарата на вентральной поверхности пальцев, представляющего собой видоизмененные чешуи – ламеллы, покрытые кератиновыми щетинками, разветвленными на концах. В разных систематических группах адгезионный аппарат имеет разнообразное расположение ламелл и их число. Адгезионный аппарат у гекконов появился порядка 100 миллионов лет назад, обнаружен на пальцах *Cretaceogekko burmae* из янтаря, найденного в Мьянме. В процессе эволюции гекконовых ящериц адгезионный аппарат многократно появлялся и исчезал. У видов из одного рода он может быть развит по-разному. В процессе роста животного увеличивается площадь адгезионной поверхности, что достигается за счет роста самих ламелл, а также и за счет увеличения их числа. Возможно, на характеристики адгезионной поверхности могут влиять густота щетинок на ламелле и их размеры. Для выяснения вопроса может ли с возрастом меняться густота щетинок на ламеллах и размеры самих щетинок было проведено исследование на линных шкурках молодых и взрослых животных видов *Gekko gecko* и *Hemidactylus triedrus*. С помощью электронного микроскопа (TESCAN MIRA 3 LMN в ЦКП «Инструментальные методы экологии» при ИПЭЭ РАН) были получены фотографии сагиттальных срезов ламелл, на которых в программе ImageJ были проанализированы необходимые параметры. По предварительным данным густота щетинок выше у молодых животных, а длина щетинок меньше. Также интересно как потеря пальцев может влиять на размерно-зависимые изменения адгезионной поверхности. Несколько экземпляров гекконов токи потеряли пальцы в первые месяцы жизни. В течение года после их вылупления у них измеряли массу и площадь адгезионной поверхности каждого пальца.

МАЛЕНЬКИЕ ЩЕТИНКИ – БОЛЬШАЯ СИНАПОМОРФИЯ LOPHOTROCHOZOA

Мадисон А.А.¹, Кузьмина Т.В.², Темерева Е.Н.², Малахов В.В.²

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

² Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
moondog@yandex.ru

Клада Lophotrochozoa была выделена в 1995 году на основании данных молекулярно-генетического анализа, но к настоящему времени так и не предложено генеральной схемы морфологического облика последнего общего предка этой группы. Для составления такой реконструкции необходимо найти черты, объединяющие и лофофорат и типичных трохофорных животных – кольчатых червей и моллюсков. Мы считаем, что одной из очевидных морфологических синапоморфий лофотрохозоа являются щетинки.

Наиболее хорошо щетинки изучены у современных брахиопод и аннелид. У аннелид щетинки сохранились на локомоторных выростах тела – пароподиях. Метамерные пучки щетинок имеются у личинок брахиопод (три пары пучков щетинок у Craniiformea, две пары у Rynconelliformea, одна пара у Discinidae). Кроме того, щетинки известны для современных головоногих моллюсков, в составе Кёлликерова органа; также видоизмененные щетинки имеются у мшанок в т.н. гиззарде – жевательном бульбусе в глотке. Щетинки построены по общему плану и формируются специальными клетками – хетобластами, расположенными во впячиваниях (фолликулах) наружного эпителия. От хетобластов отходят микроворсинки, в промежутках между которыми откладываются хитин и белки, вследствие чего щетинка имеет характерную структуру с продольными каналами. Предки лофотрохозоа имели обычную микровиллярную кутикулу, на основе которой сформировались жесткие защитные структуры – щетинки, в состав которых входят не только белки, но и хитин. Первоначально щетинки покрывали всю спинную и боковую поверхности тела. Отголоском такого состояния является расположение Кёлликеровых органов у головоногих моллюсков.

У ряда групп лофотрохозоа, таких как томмотииды, брахиоподы, моллюски, произошла минерализация покровов. Поскольку минерализация раковины произошла уже после формирования щетинок, следы наличия щетинок могли сохраниться в виде перфораций внутри раковины. Таким образом, поры в раковинах разных представителей кледы Lophotrochozoa соответствуют щетинконосным фолликулам, хотя сами щетинки оказались утраченными.

Отпечатки щетинок также широко известны для разных групп кембрийских брахиопод и аннелид, а также для некоторых примитивных ископаемых моллюсков. Моллюски группы Sachtida могут нести хитиновые склериты или же щетинки, покрывающие спинную сторону тела. Так, *Shishania* имеет хитиновые склериты с микроструктурой, соответствующей микроструктуре хитиновых щетинок.

Трехмерные остатки щетинок с характерной микроструктурой были обнаружены внутри минерализованной раковины некоторых ископаемых брахиопод и томмотиид. Кроме того, сохраняются полые «щетинконосные трубочки» (setal tubes), пронизывающие раковину насквозь и несущие на внутренней поверхности

продольную исчерченность, которая соответствует, как принято считать, следам микровиллей хетобласта. Такие трубочки известны для томмотиид и стволовых групп брахиопод, что свидетельствует о том, что раковина томмотиид и некоторых ранних брахиопод была насквозь пронизана щетинками. Однако их защитная или сенсорная функция перестала иметь значение в связи с развитием наружного минерализованного скелета, и сами щетинки были утрачены. Косвенным свидетельством наличия щетинок в прошлом можно считать перфорации в раковине большинства современных и ископаемых брахиопод. В ходе эволюции эти перфорации либо были утрачены, либо приобрели различное морфологическое строение.

РАЗНООБРАЗИЕ И РЕКОНСТРУКЦИЯ ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КЛАССА ROSTROCONCHIA (MOLLUSCA)

Мазаев А.В.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
mazaev.av@mail.ru

Предположение о прямом происхождении ростроконхов от моноплакофор не вызывает возражений. Клиновидная форма раковины ранних ростроконхов отражает адаптацию к инфаунному образу жизни. На рубеже кембрий/ордовик появляются формы, у которых смыкание вентрального края раковины приводит к формированию переднего и заднего зияния. Этот процесс идет параллельно в разных отрядах и сопровождается усложнением строения раковины (появлению разных слоев). В результате в раннем ордовике в разных группах появляются формы с двумя макушками. Появление таких форм сопровождается относительно быстрым исчезновением из палеонтологической летописи форм с одной макушкой (Runnegar, 1978). Формирование двух слоев и двух макушек является морфологическим новшеством, которое (в силу специфики роста при такой форме раковины) позволяет перейти в следующий размерный класс. Этот переход сопровождался исчезновением поперечных септ и появлением разнообразно устроенных в разных группах продольных складок на внутренней поверхности правой и левой створок. Их функциональное назначение объясняется либо как формирование объема для вмещения складок края мантии (Pojeta, Runnegar, 1976), либо как формирование дополнительных мест прикрепления и упоров мышечных пучков (Mazaev, 2012, 2023). Предполагается, что развитие продольных складок характерно для продвинутых ростроконхов, которые появляются в начале ордовика. Одновременно, те из них, которые не имеют продольных складок, являются наиболее примитивными (Pojeta, Runnegar 1976). Если же формирование продольных складок связано с местами прикрепления мышечных пучков, то более продвинутыми следует считать как раз группы без продольных складок, т.е. обладавших более сложно устроенными мышечными пучками, по аналогии с анатомией мышечных пучков современных Scaphopoda (Stainer, 1992). Эта модель (с учетом разделения объема переднего зияния от остального внутреннего объема раковины маргинальными зубчиками и продольными складками) приводит к построению необычного плана строения ростроконхов отряда Conocardiida (включающего почти всех ростроконхов от раннего ордовика до поздней пер-

ми): нога моллюска расположена впереди ротового отверстия. С другой стороны, именно таким планом строения обладают Scaphopoda. И это еще одно свидетельство в пользу происхождения последних от ростроконхов. Преобразования в мантийном комплексе ростроконхов шли в направлении к усилению дифференциации тока воды. Это выражается в переходе от продольного заднего зияния базальных конокардий – Eopterioidea к системе рострум/вентральное отверстие почти у всех представителей этого отряда. У самых поздних (Arceodomidae) вентральное отверстие редуцируется, что заставляет предположить возникновение более сложной схемы вентиляции мантийной полости через осуществление передне-заднего тока только в роструме. *Anetschella*, в силу резких морфологических изменений, характерных для запредельных специалистов, могли либо перейти к схеме пампинга, либо вернуться к исходному типу вентиляции, т.е. как у Eopterioidea. Изложенные биомеханические реконструкции и последовательность морфологических новшеств представляют основу для ревизии системы класса Rostroconchia, которая в настоящий момент основана исключительно на конхиолологических признаках наружной поверхности раковины.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ: СОВРЕМЕННЫЙ СИНТЕЗ

**Малахов В.В.¹, Богомолова Е.В.¹, Ежова О.В.¹, Кузьмина Т.В.¹,
Мадисон А.А.², Темерева Е.Н.¹**

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

vmalakhov@inbox.ru

Развитие современной эволюционной биологии заставляет пересмотреть представления о ключевых этапах эволюции Metazoa.

1. Одним из наиболее вероятных сценариев происхождения Metazoa является гипотеза первичной седентарности, согласно которой первичные многоклеточные были сидячими организмами, как и их предки – колониальные Choanoflagellata.

2. Eumetazoa происходят от расселительных личинок седентарных многоклеточных и таким образом имеют прогенетическое происхождение. Наиболее примитивная группа Eumetazoa – это гребневики. Среди всех Eumetazoa только Stenophora сохраняют первичную осевую симметрию.

3. Cnidaria и Triploblastica – сестринские клады в составе Bilateria, их общий предок был подвижным билатерально-симметричным бентосным кишечноплостным с двумя кругами придатков (лабиальными и маргинальными) вокруг щелевидного бластопора. Вторичная радиальная симметрия части Cnidaria (а именно, Medusozoa) развилась как адаптация к сидячему образу жизни.

4. Общий предок Triploblastica был морфологически сложным организмом со сквозным кишечником, целомом, сегментацией и метамерными конечностями, кровеносной и выделительной системами.

5. Сложная морфологическая организация последнего общего предка Triploblastica может служить объяснением феномена «кембрийского взрыва» – быстрой эволюционной радиацией таксонов трехслойных животных.

6. В составе Triploblastica выделяется 2 главных ствола: Ectopharyngeata и Endopharyngeata. Синапоморфией Ectopharyngeata является обширная эктодермальная глотка, в которой развиваются хитиновые склериты. В состав Ectopharyngeata входят Ecdysozoa, Chaetognata и Lophotrochozoa. Синапоморфией Endopharyngeata является энтодермальная глотка, пронизанная жаберными щелями. В состав Endopharyngeata входят Chordata, Ambulacraria и прогенетические Xenoturbellida.

7. Два круга придатков кишечнотолостного предка дали начало щупальцам и конечностям Triploblastica. У Ecdysozoa придатки лабиального и маргинального кругов дали начало первично двуветвистой конечности. У Lophotrochozoa лабиальный круг дал начало невротроху (вентральной ползательной подошве) и околоротовым ресничным щупальцам. У Chordata придатки лабиального круга дали начало лучам хвостового и непарных плавников, тогда как придатки маргинального круга – лучам парных плавников и конечностям Tetrapoda.

8. Выделительная система Triploblastica сформировалась на основе гонодуктов и представлена метамерными ресничными воронками, которые открываются в целом, при этом зона ультрафильтрации локализована на стенке кровеносных сосудов. Протонефридии – это «брызги целома», они характерны для личинок Lophotrochozoa и таксонов, имеющих личиночное (прогенетическое) происхождение, таких как Rotifera, Gastrotricha, Plathelminthes и др.

9. Центральная нервная система Triploblastica имеет химерное происхождение и формируется из двух источников: циркумбластопорального нервного сплетения, которое дает брюшную (у хордовых – спинную) нервную систему, и аборального нервного плексуса, который входит в состав надглоточного ганглия (у Chordata – переднего мозга).

10. Планктонные личинки с ресничными шнурами, характерные для Lophotrochozoa и Ambulacraria, представляют собой поднятые в планктон ювенильные формы. Их ресничные шнуры представляют собой видоизмененный щупальцевый аппарат ювенильных форм.

ПОИСК ЗОНЫ РОСТА И ИСТОЧНИКОВ КЛЕТОЧНОЙ ПРОЛИФЕРАЦИИ У ПЕДОМОРФНЫХ ПОЛИХЕТ DINOPHILIDAE

Матвеичева Е.П.¹, Щеглова О.А.², Ягупова Я.В.², Ивашкин Е.Г.¹,
Кулакова М.А.³, Воронежская Е.Е.⁴

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

³ Санкт-Петербургский государственный университет

⁴ Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

matveich_eva@hotmail.com

Для ряда представителей Annelida характерно наличие постериорной зоны роста, обеспечивающей формирование новых сегментов и участвующей в процессах регенерации. Однако у некоторых групп аннелид эта способность была утрачена в ходе эволюции. Изучение таких форм позволяет понять, какие клеточные и молекулярные механизмы лежат в основе этой утраты и возможно ли сохранение остаточных признаков зоны роста. Семейство Dinophilidae занима-

ет особое положение в филогенетическом древе аннелид, являясь сестринской группой к основным ветвям *Sedentaria* и *Errantia*. Все представители Dinophilidae отличаются выраженной пedomорфией – во взрослом состоянии они сохраняют личиночные черты, такие как ресничный способ передвижения, наличие прото-нефридиев и отсутствие хет.

Мы исследовали два близких вида – *Dimorphilus gyrociliatus* и *Dinophilus vorticoides*, различающихся деталями морфологии и биологии. У *D. gyrociliatus* взрослые самки состоят из семи сегментов, имеют по одному ресничному шнуру на сегмент и короткоживущих карликовых самцов. У *D. vorticoides* также семь сегментов, но по два ресничных шнура, а взрослые особи способны формировать цисты для переживания неблагоприятных условий.

Для анализа пролиферации мы использовали включение метки EdU в делящиеся клетки с последующей визуализацией в сочетании с иммуноцитохимическим маркированием и конфокальной микроскопией. С помощью *in situ* гибридизации была изучена экспрессия гена *Caudal (Cad)*, ортологи которого играют ключевую роль в формировании зоны роста у аннелид.

У эмбриональных и ранних ювенильных стадий *D. gyrociliatus* отмечается распределенное по телу включение EdU без четко выраженной постериорной зоны роста. По мере взросления деления ограничиваются задней частью тела, а у половозрелых особей сохраняется лишь слабая активность пролиферации в постериорной области. У *D. vorticoides* наблюдается схожий паттерн, однако на стадии удвоения ресничных шнуров фиксируется локальное усиление клеточной активности.

В опытах по ампутации у *D. vorticoides* через четыре дня после повреждения выявлялась зона активной пролиферации в месте ампутации, что свидетельствует о сохранении способности к постериорной регенерации.

Экспрессия *DgyrCad* у *D. gyrociliatus* ограничена задней эктодермой и кишкой, и отличается от классического кольцевого паттерна, характерного для аннелид с развитой зоной роста. У взрослых особей она почти полностью исчезает, что коррелирует с прекращением клеточной пролиферации.

Полученные данные показывают, что у *D. gyrociliatus* зона роста в традиционном понимании утрачена, тогда как у *D. vorticoides* сохраняются признаки остаточной регенерационной активности. Это указывает на эволюционную редукцию зоны роста в пределах Dinophilidae при сохранении отдельных молекулярных регуляторов, таких как *Cad*.

Работа выполнена при поддержке РФФ № 22-14-00375.

МОДЕЛИРОВАНИЕ НЕГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПАМЯТИ ФОРМЫ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ТКАНИ НА ОСНОВЕ УРАВНЕНИЙ ТИПА АЛЛЕНА-КАНА

Мелузов М.Н.

ННГУ им. Н.И. Лобачевского
mmmeluzov@gmail.com

Введение. В работе формулируется концепция «морфо-бита» – минимальной единицы памяти формы биологической ткани, представляющей собой локальный бистабильный домен. Предлагается математическая модель типа «Реакция-Диффузия – Механика-Биоэлектричество» (RD-ME), описывающая динамику параметра порядка $u(x, t) \in [0, 1]$ в одномерном кольцевом домене длины L .

Математическая модель. Динамика локального состояния подчиняется уравнению типа Аллена-Кана с внешней модуляцией:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = D_{eff} \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + k \cdot f(u; a) + A_0(x) + I(t)$$

где $f(u; a) = u(u - a)(1 - u)$ – функция источника, обеспечивающая бистабильность; k – множитель скорости; $a \in (0, 1)$ – параметр асимметрии. Введены вре-

мя релаксации $\tau = \frac{1}{k}$ и длина корреляции $\lambda = \sqrt{\frac{D_{eff}}{k}}$.

Параметрическая модуляция полями. Влияние физических полей учитывается как квазистатическая модуляция параметров уравнения. Стационарное смещение $A_0(x)$ определяется суммой биоэлектрических и механических вкладов, включая топологические дефекты нематического порядка:

$$A_0(x) = A_{(00)} + \beta_V V(x) + \beta_\varepsilon \varepsilon(x) + \beta_S S(x) + \sum_i \beta_q \cdot q_i \cdot \delta(x - x_i)$$

где $V(x)$ – мембранный потенциал, $\varepsilon(x)$ – тензор деформаций, $S(x)$ – нематический параметр порядка, q_i – заряд топологического дефекта, локализованного в точке x_i .

Конститутивные уравнения и обратные связи. Для описания процесса самоорганизации модель дополнена уравнениями обратной связи, связывающими состояние морфо-бита с физическими параметрами среды:

Механическая петля. Активация морфо-бита ($u \rightarrow 1$) вызывает локальную деформацию сжатия $\varepsilon(x) \approx -\alpha \cdot u(x)$ ($\varepsilon < 0$). Это модулирует эффективную связность (проводимость щелевых контактов): $D_{eff} = D_0 \cdot (1 + \gamma \cdot \varepsilon)$.

Биоэлектрическая петля. Состояние u меняет проницаемость ионных каналов, модулируя потенциал: $V(x) \approx V_{rest} + \eta \cdot u(x)$.

Аналитические результаты. Динамика системы эквивалентна минимизации функционала Ляпунова (свободной энергии) $E[u]$. Анализ фронтовых решений позволил вывести порог критического размера домена $L_{critical}$, необходимого

для нуклеации устойчивого состояния: $L_{critical} \propto \frac{1}{|0.5 - a|}$

Показано, что L_{critical} имеет корневую зависимость от коэффициента диффузии ($L_{\text{critical}} \propto \sqrt{D_{\text{eff}}}$). Снижение связности клеток ведет к уменьшению критического размера, повышая плотность записи морфологической информации. Для пороговой амплитуды внешнего стимула A_{th} длительностью d получен гиперболический закон: $A_{\text{th}}(d) \approx A_{\infty} \cdot \left(1 + \frac{\tau}{d}\right)$

Заключение. Численное моделирование подтверждает наличие петли гистерезиса, обеспечивающей хранение записанного состояния после снятия воздействия. Разработанная модель формализует условия реализации памяти формы как метастабильного состояния RD-ME системы.

ОСИ ПОЛЯРНОСТИ В ОНТОГЕНЕЗЕ ГУБОК: ОТ ЛИЧИНКИ ДО ДЕФИНИТИВНОГО ОРГАНИЗМА

Нефедова Е.А.¹, Гोनобоблева Е.Л.²

¹ Зоологический институт РАН

² Санкт-Петербургский государственный университет
k_nefedova@inbox.ru

Одной из основных характеристик плана строения многоклеточных животных является морфофизиологическая полярность. Организму на разных стадиях онтогенеза свойственен свой тип поляризации. Морфофизиологические оси полярности у разных типов многоклеточных животных также отличаются. У фильтрующих губок (тип Porifera) на последовательных этапах онтогенеза выявляются анимально-вегетативная, переднезадняя и апико-базальная полярности. Первые две характерны для эмбрионального развития и имеют морфогенетическое и физиологическое значение. Последняя характерна для стадии рагона (олинтуса) и дефинитивной губки. Апико-базальная полярность отражает различное строение верхней и нижней части сидячего организма.

Мы поставили цель проанализировать морфологическое, физиологическое и морфогенетическое значения полярности плавающих личинок, олинтуса и дефинитивных губок на примере представителей класса Calcareia (Известковые губки). Биологическая индивидуальность на стадиях личинки и олинтуса четко определена. Личинкам Известковых губок свойственна морфофизиологическая переднезадняя полярность. В процессе метаморфоза на ее основе возникает апико-базальная полярность олинтуса. Дефинитивные губки у представителей разных таксонов имеют одно- или много- модульную организацию. Мы показываем, что кроме апико-базальной полярности у дефинитивных губок существует и еще одна полярность, имеющая морфологическое, физиологическое и морфогенетическое значение. Она отражает строение и функции водоносной системы и является основой для роста одномодульных и многомодульных губок. Мы предлагаем назвать эту полярность *водоносной*, или *гидродинамической*. Ось водоносной (гидродинамической) полярности параллельна продольной оси атриальной полости и проходит через оскулюм.

МОДУСЫ ТРАНСФОРМАЦИИ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ В ХОДЕ ПРОГРЕССИВНОЙ И РЕГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ, ГРИБОВ И ЖИВОТНЫХ

Нотов А.А.

ФГБОУ ВО Тверской государственный университет
anotov@mail.ru

Представления о прогрессе и регрессе в эволюции живых организмов стали основополагающими для эволюционной биологии (Северцов, 1967; Закономерности..., 1972; Терехин, 1975, 1977; Иорданский, 2009, 2016; Кауфман, 2008). Они связаны со всеми ключевыми проблемами структурной эволюции. Среди них крайне дискуссионные вопросы о направленности и темпах эволюционного процесса, параллелизмах, реверсиях, критериях оценки уровня организации, степени целостности и сложности, способах дифференциации и специализации, механизмах интеграции. Для целостного охвата всех аспектов этой проблематики в рамках системного фронтального исследования актуально выявление приоритетного направления и ключевого модельного объекта. Им может стать комплексный анализ модусов прогрессивных и регрессивных преобразований модульной организации, представленной в разных царствах живых существ (Марфенин, 1993, 2016; Гатцук, 2008; Змитрович, 2010). Она встречается у кардинально непохожих экоморф с разными типами метаболизма и структурно-функциональной организации, имеющих любую степень целостности, структурной дифференциации, специфические системы репродукции, что позволяет находить модели для каждой решаемой задачи (Нотов, 2008).

Универсальные модусы прогрессивного усложнения модульной организации связаны с интеграцией, которая осуществлялась обычно путем комплексирования и объединения (Мамкаев, 1991), часто в результате срастания, слияния однотипных элементов и модулей (Беклемишев, 1950; Meyen, 1984; Тимонин, 2006; Змитрович, 2010; Sokoloff et al., 2018). Благодаря повторяемости интеграционных процессов в различных группах модульных организмов магистральным направлением их морфологической эволюции стала псевдоциклическая трансформация (Кузнецова, 1986; Мейен, 1988; Матюхин, 2015, 2017; Нотов, 2016). Она обуславливала иерархическую дифференциацию тела, формирование многоуровневой системы структурных единиц (Гатцук, 2008).

Магистральный путь преобразования, приводивший к глубоким изменениям плана строения и упрощению унитарных и модульных организмов, связан с адаптацией к паразитизму. Особенно масштабно он был реализован у растений и грибов (Терехин, 1972, 1975, 1977а, б; Ройтман, Беэр, 2008). Однако у модульных беспозвоночных также появились паразитические формы, среди них оригинальный вариант эндопаразитизма у *Polypodium hydriforme* (Evans et al., 2008; Novosolov et al., 2022). Максимальная степень потери типичной для семенных растений дифференциации достигнута у эндопаразитов (Nikolov et al., 2014а, б; Wicaksono et al., 2021; Vega et al., 2023). В таксонах водорослей, объединяющих виды с разными вариантами строения таллома, при внутриклеточном паразитизме утрачивалась модульная организация, возникали одноклеточные формы

(Freese, Lane, 2021; Borgato et al., 2022; Preuss et al., 2023). Уровень редукции у паразитических грибов очень разный. Для выяснения этапов потери черт фототрофности у модульных паразитов крайне интересны критические для системы Eukarya группы (Змитрович, 2018; Cavalier-Smith, 2022; Змитрович и др., 2024). Важен также специальный анализ унитарных организмов, которые в связи с облигатным паразитизмом приобрели признаки модульности. Среди них ракообразные *Rhizoscephala* (Исаева, Шукалюк, 2007).

Упрощение модульного строения происходило не только при симбио-паразитарной конгруэнции (Ройтман, Беэр, 2008), но и при адаптации к экстремальным экомеханическим воздействиям. Она осуществлялась у некоторых сосудистых растений (*Podostemaceae*), красных водорослей и кораллов (Rutishauser, 1997, 2016; Koi, Kato, 2020; Janot et al., 2022).

Детальное изучение специфики проявления общих модусов прогрессивных и регрессивных преобразований модульной организации в разных группах растений, грибов и колониальных животных будет способствовать более глубокому пониманию способов взаимодействия организма со средой. Этот акцент в системных исследованиях процессов эволюции актуален для дальнейшего развития Eco-Devo подхода (Olsson et al., 2010; Gilbert, 2016; Niklas, Kutschera, 2017; Petrone-Mendoza et al., 2023; Sattler, 2024).

ЭКЗАПТАЦИИ У BRYOZOA

Островский А.Н., Серова К.М., Вишняков А.Э., Богданов Е.А., Котенко О.Н.

Санкт-Петербургский государственный университет
oan_univer@yahoo.com

Экзаптации – одно из интереснейших эволюционных явлений, означающее приобретение новой функции (=изменение или замещение функции) органами и структурами, которые исходно сформировались в связи с другой функцией (Gould and Vrba, 1982; Gould, 2002). При этом новая функция может полностью замещать исходную, или же возникает как дополнительная, приводя к ослаблению исходной (Dorn, 1875; Plate, 1912; Severtzov, 1928, 1939). Во всех случаях такие изменения сопровождаются морфологической трансформацией структур.

У представителей типа Bryozoa – широко распространенных водных колониальных эпибионтов-фильтраторов, феномен экзаптации возникал неоднократно. Примерами являются трансформация кенозооидов во фронтальные щиты (переход от механической к защитной функции) и трансформация оперкулумов аутозооидов (осуществляющих пассивную защиту мягких частей зооида – полипида) в мандибулы (активная защита колонии), сопровождавшие возникновение полиморфных зооидов-авикуляриев и превращение их полипида (питающая функция) в сенсорную одношупальцевую структуру. У некоторых видов части полипидов (шупальцевое влагалище, вестибулум), которые исходно участвуют в высовывании и втягивании кроны шупалец, превращаются в выводковые камеры, приобретая функцию вынашивания и, нередко, питания эмбрионов. В нескольких группах мшанок шипы, исходно защищавшие необызвестленную фронтальную стенку аутозооида, формируют выводковую камеру, а ассоциированный с ней

вырост мягкой стенки зооида, закрывающий вход в эту камеру, приобретает функцию плацентарного аналога, обеспечивающего питание эмбриона. В качестве примера расширения функций у одного из видов мшанок также следует рассматривать приобретение плацентарным аналогом, в дополнение к функции питания эмбрионов, функцию симбиотрофии – передачи бактериальных симбионтов от матери к личинкам. Таким образом, экзаптации выступают одним из важнейших механизмов, лежащим в основе эволюционного успеха мшанок.

ГЛОБАЛЬНАЯ КРИСТАЛЛОГРАФИЧЕСКАЯ ТЕКСТУРА КАЛЬЦИТА В РАКОВИНАХ СОВРЕМЕННЫХ БРАХИОПОД

Пахневич А.В.^{1,2}, Николаев Д.И.², Лычагина Т.А.²

¹ Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

² Объединенный институт ядерных исследований
alvpb@mail.ru

Формирование кристаллов минералов в скелетах является фундаментальной основой для жизни организма. На первых этапах появления скелетных образований у древнейших животных именно механизмы образования и расположения кристаллов были первым этапом использования минерального вещества. Далее кристаллы организовывались в микроструктурные элементы, например, фибры, призмы, ламеллы, в раковинах двустворчатых моллюсков и брахиопод, или же элементами микроструктуры становились монокристаллы, как это происходило у иглокожих. В связи с этим исследование особенностей расположения кристаллов в раковинном веществе относится к важнейшему направлению в понимании истоков процессов биоминерализации. Одно из таких направлений – изучение кристаллографической текстуры методами рентгеновской или нейтронной дифракции или же с помощью дифракции обратного рассеяния электронов (ДОРЭ). Они часто использовались для изучения минералов в раковинах двустворчатых моллюсков, но гораздо реже исследовались брахиоподы. Обычно объектами исследования становились отдельные участки раковин с полированной поверхностью, необходимой для использования ДОРЭ метода. Мы проводили исследование кристаллографической текстуры кальцита с помощью метода нейтронной дифракции во всем объеме створок брахиопод. Измерения происходили в Лаборатории нейтронной физики им. И.М. Франка Объединенного института ядерных исследований (Московская область, Дубна). Изучение проводилось на установке SKAT, ядерного реактора ИБР-2. Исследовались створки современной брахиоподы *Neothyris lenticularis*, от пустых раковин, собранных у побережья Новой Зеландии и *Coptothyris adamsi* из Залива Петра Великого (Россия) (отряд Terebratulida). Судя по распространению обрастателей на внутренней поверхности раковин *N. lenticularis*, они некоторое время пролежали на поверхности донного осадка или были занесены илом, то есть могут быть субфоссильными. Петли ручного аппарата в спинной створке не сохранились. Брахиоподы *C. adamsi* были собраны прижизненно. Глобальная кристаллографическая текстура кальцита в раковинах брахиопод измерена впервые. Полученные полюсные фигуры кальцита отличались от подобных, которые были измерены с помощью

ДОРЭ у всех ранее изученных брахиопод (например, Simonet Roda et al., 2022). Рисунок изолиний полюсных фигур (0006) и (10–14) повторяет форму раковины, что наблюдалось ранее на полюсных фигурах арагонита в перламутровом слое створок двустворчатых моллюсков. Несколько пиков наибольшей интенсивности располагаются в центре полюсных фигур. Рисунок изолиний повторяет распределение токов воды, входящих в раковину. Впервые отмечено сходство рисунков изолиний на полюсных фигурах, соответствующих различным кристаллографическим направлениям. По полюсной фигуре (0006) можно легко отличить брюшную и спинную створки. Полюсная плотность на этой фигуре небольшая и находится в диапазоне 2.46–3.27 mrd. Этот же параметр на полюсной фигуре (10–14) также невысок – 1.39–1.45 mrd. Для кальцита в створках *C. adamsi* также отмечается, что рисунок изолиний повторяет форму раковины. Пики наибольшей интенсивности располагаются в центре полюсных фигур. Но рисунки изолиний на полюсных фигурах (0006) и (10–14) уже не так сходны. Полюсная плотность на упомянутых фигурах очень низкая: 1.92 и 1.36 соответственно. Таким образом, кристаллы кальцита в раковинах современных брахиопод отличаются слабой упорядоченностью. Рисунок изолиний повторяет форму створок, что, возможно, связано с расположением потоков фильтруемой воды.

ВЛИЯНИЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ТРАНСФОРМАЦИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК НА НУЛЕВОМ ЭТАПЕ КОЭВОЛЮЦИИ: ВЗГЛЯД В БУДУЩЕЕ

Петровский А.Б., Пикель К.В., Решетников А.Н.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
a.petrovskiy@sev-in.ru

Морфологические изменения, которые организмы претерпевают в ходе своего онтогенетического развития, могут принципиальным образом менять характер межвидовых взаимодействий в природных экосистемах и, следовательно, влияют на процесс естественного отбора и результат эволюции. Важно отметить, что деятельность человека и глобальное изменение климата привели к широкому распространению чужеродных видов. Появление чужеродных видов в экосистемах неизбежно дает старт коэволюции чужеродных и аборигенных видов. Аборигенные виды амфибий, чье личиночное развитие проходит в водоемах, в ходе совместной эволюции с аборигенными хищниками выработали различные адаптации (морфологические особенности, химическая защита, поведенческие реакции т.д.) с целью избегания или снижения риска хищничества. При этом адаптации, выработанные по отношению к нативным хищникам, зачастую не работают против видов-вселенцев.

Вселение некоторых видов в новые регионы проводилось и проводится человеком преднамеренно для различных хозяйственных целей. Одним из целенаправленно вселенных видов стала гамбузия Холбрука *Gambusia holbrooki*, которую с начала XX в. использовали как средство противомаларийной борьбы. До конца XX в. данная рыба была указана в перечне ВОЗ в качестве инструмента борьбы с малярией. Однако наряду со снижением численности личинок

комаров, были накоплены данные о вреде, наносимом аборигенным экосистемам, в результате чего гамбузия была исключена из перечня ВОЗ и большинства национальных документов стран как средство противомаларийной борьбы и занесена в списки из 100 особо опасных инвазионных видов планеты. Согласно Конвенции о биологическом разнообразии, ратифицированной Российской Федерацией в 1995 г., страны обязаны «предотвращать интродукции, контролировать или уничтожать те чужеродные виды, которые угрожают экосистемам, местам обитания или видам». В Российской Федерации сформулированы национальные задачи (опубликованы на сайте КБР 21 октября 2024 г.), в том числе задача 6 по контролю и регулированию инвазионных чужеродных видов. Изучение биологии данных видов и их влияние на аборигенные важно для выработки мер по сохранению экосистем, выявления наиболее критичных механизмов воздействия на них со стороны вида-вселенца.

Морфологические характеристики амфибий существенно различаются в зависимости от стадий их онтогенетического развития. С целью оценки влияния хищничества гамбузии на аборигенные виды амфибий с учетом роли онтогенетических трансформаций личинок была проведена серия экспериментов с участием видов, синтопичных с гамбузией в ее инвазионном ареале, а также на близкородственных синтопичным видах, что позволяет сделать оценки ее возможного влияния на бесхвостых амфибий России. Эксперименты выполнены на следующих видах: серая жаба *Bufo bufo*, зеленая жаба *Bufotes viridis*, малоазиатская лягушка *Rana macrocnemis*, травяная лягушка *R. temporaria*, остромордая лягушка *R. arvalis*, озерная лягушка *Pelophylax ridibundus*, прудовая лягушка *P. lessonae* и восточная квакша *Hyla orientalis*. Эксперименты проведены с каждым из перечисленных видов на разных стадиях его онтогенетического развития, принципиально различающихся по морфологии – эмбрион без студенистой оболочки, яйцо, предличинка, головастик.

Полученные данные позволили выявить наиболее уязвимые и наиболее защищенные онтогенетические стадии амфибий каждого изученного вида. Наши результаты расширяют представления о механизмах защиты амфибий к хищничеству видов-вселенцев и подчеркивают важность документации роли морфологических особенностей потенциальной добычи при взаимодействии с чужеродным видом на нулевом этапе, то есть до выработки и проявления морфологических и иных адаптаций, как результата эволюционного процесса.

РОЛЬ ТИРЕОИДНЫХ ГОРМОНОВ В МЕЖКЛЕТОЧНЫХ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯХ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ПИГМЕНТНОГО РИСУНКА У ТРОПИЧЕСКИХ РЫБ

Праздников Д.В.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
pdvfish3409@rambler.ru

Тиреоидные гормоны (ТГ), являясь важной частью эндокринного пути, могут участвовать в регуляции многих онтогенетических процессов у костистых рыб, включая морфогенетическое поведение хроматофоров в постэмбриональном

развитии пигментного рисунка. На примере различных таксономических групп тропических рыб, имеющих разную степень выраженности трансформаций рисунка в ходе онтогенеза, проанализировано потенциальное влияние ТГ на межхроматофорные взаимодействия и на каскад индуктивных событий в развитии кожи в целом. ТГ посредством гетерохронных сдвигов и гетеротопий приводят к изменениям относительного времени развития и места дифференцировки хроматофоров. Кроме этого, ТГ влияют на межклеточные взаимодействия либо через иридофоры, которые входят в состав многих цветковых элементов рисунка, либо через каскад хроматофорных взаимодействий (например, иридофорно–меланофорных, иридофорно–ксантофорных и меланофорно–ксантофорных), необходимых для пространственной организации элементов взрослого пигментного рисунка. При этом гормональные изменения чешуи (размера и формы) вместе с пигментными клетками в процессе развития могут дополняться «Тьюринг подобными взаимодействиями» и их производными, что приводит к формированию разнообразных фенотипов окраски. Полученные данные указывают на ключевую роль ТГ в регуляции взаимодействий между хроматофорами, а также в индуцировании автономных межклеточных взаимодействий во время метаморфных преобразований пигментного рисунка.

ЧТО НЕ ТАК С ГИПОТЕЗОЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ НАСЕКОМЫХ ОТ СИНКАРИД

Ракитов Р.А.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
rakitov@gmail.com

Вопрос, от каких членистоногих произошли Insecta, до последнего времени оставался загадкой из-за отсутствия ископаемых переходных форм, а также из-за глубокого хиатуса, словно непреодолимой пропастью отделяющего насекомых от возможных родственников. Было выдвинуто множество гипотез (Чайка, 2003), в которых насекомые производились от практически любой крупной группы членистоногих и даже от онихофор. В последнее время анализы транскриптомов и геномов довольно уверенно показали близость Insecta к Crustacea. Гипотеза происхождения насекомых от Crustacea стала к настоящему времени «мейнстримом», заменив в учебниках доминировавшую во второй половине XX века гипотезу происхождения от многоножек. Однако, какая именно группа ракообразных является предком или сестринской линией насекомых, не установлено: молекулярные данные чаще всего указывают на Branchiopoda или Remipedia в качестве возможных кандидатов. Более конкретную гипотезу предложил на основании анализа литературных данных по морфологии и биологии Д.Е. Щербаков: первые насекомые, т.е. щетинохвостки Archaeognatha, произошли от примитивной линии Eumalacostraca, а именно раков отряда Syncarida, близких к современным реликтовым Anaspidacea, с которыми археогнаты сохраняют множество сходств в строении и биологии, включая глубокое сходство прыжка с каридоидной реакцией бегства (Shcherbakov 1999, 2017, 2023, 2025). Обе группы дожили до современности, однако ни один молекулярный филогенетический анализ,

в том числе анализ транскриптомов (например, Yu et al., 2024), не подтвердил близость Syncarida и Archaeognatha, что опровергает синкаридную гипотезу. Автор предполагает, что план строения насекомых возник из синкаридного в результате сальтационных преобразований онтогенеза. В том числе, пять задних сегментов рачей груди уподобились брюшным (что ошибочно связывается с необходимостью наращивания массы брюшных мышц для прыжка в воздушной среде), а парные придатки 8-го и 9-го сегментов брюшка самок насекомых, служащие яйцекладом, возникли в результате переноса сюда онтогенетической программы двух базальных брюшных сегментов самцов синкарид, несущих парные придатки для копуляции (и оказавшихся около середины брюшка после его экспансии вперед). Однако специфических сходств яйцеклада с самцовыми структурами раков, которые бы указывали на такое необычное происхождение, не имеется; логичнее предположить, что яйцеклад возник *in situ*, из придатков 8 и 9-го сегментов брюшка самки. По Щербакову, гонопоры самки и самца, положение которых является важнейшим различием в планах строения ракообразных и насекомых, сместились на 4 сегмента назад; причины этой трансформации неясны. Другое фундаментальное отличие насекомых от ракообразных – исчезновение антенн II и соответствующего сегмента – кратко объясняется утратой плавающей личинки. Это объяснение неприемлемо, т.к. личинка многократно утрачивалась во многих линиях ракообразных, в том числе у самих синкарид и у линий, вышедших на сушу, но это нигде не привело к утрате сегмента антенн II. Происхождение Archaeognatha от Syncarida обосновывается списком *сходств*, которые автор, отвергающий «кладизм», не разделяет на апоморфные и плезиоморфные. Большая часть этих признаков, в том числе упомянутые парные копулятивные придатки на брюшке самца и каридоидный прыжок, не являются специфическими для синкарид, а широко распространены среди Malacostraca. Они могут свидетельствовать о родстве археогнат с Malacostraca или быть симплезиоморфными. Таким образом, происхождение Insecta от Crustacea остается вероятным сценарием, но попытка произвести насекомых более конкретно от Syncarida Anaspidacea ошибочна и, по всей видимости, связана с генерализованным, мало специализированным обликом последних. Морфологические и генетические сходства насекомых с Malacostraca, Remipedia и Branchiopoda могут указывать на близость предков насекомых к общему предку этих групп.

ЭВОЛЮЦИЯ ХРЯЩЕПОДОБНЫХ ТКАНЕЙ У BILATERIA

Родионов Р.Д., Темерева Е.Н.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
romariol7022003@gmail.com

Ключевой проблемой в изучении хрящеподобных тканей беспозвоночных является отсутствие единого определения, которое охватывало бы все их разнообразие. Попытки установить универсальное определение хрящевой ткани для всех Bilateria часто приводят к исключению некоторых тканей, которые можно было бы классифицировать как хрящевые при лишь незначительном изменении критериев. Это не только ограничивает их включение в специализированные

обзоры, но и приводит к отсутствию их упоминания в последующих исследованиях. Исторически эта проблема способствовала признанию хрящевых тканей исключительно у Chordata. В настоящее время такой подход привел к появлению гипотез, предполагающих независимое происхождение хрящевых тканей в разных группах Bilateria.

Цель данного обзора – предложить новый подход для изучения хрящеподобных тканей у Bilateria, введя широкое, гибкое определение, позволяющее наиболее полно учесть их разнообразие. В отличие от предыдущих исследований, этот подход учитывает не только гистологическое строение этих тканей, но и их онтогенез и колокализацию относительно других тканей и органов. Кроме того, он учитывает существующие данные о структурных и регуляторных генах, участвующих в формировании этих тканей. Такая перспектива позволяет провести более детальный и всесторонний анализ эволюционного происхождения и развития хрящеподобных тканей.

Например, этот подход поддерживает гипотезу о том, что, по крайней мере, у Spiralia, структуры, состоящие из хрящеподобных тканей, могут иметь общего тканевого предка, так как они топологически связаны с элементами центральной нервной системы, в дополнение к ранее признанным общим характеристикам. В ходе обзора не было найдено доказательств, противоречащих этой гипотезе; однако было выявлено несколько аргументов в ее пользу. Таким образом, предложенный подход не только систематизирует существующие знания, но и способствует разработке новых гипотез относительно происхождения и эволюции хрящеподобных тканей у Bilateria.

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССА ФОРМИРОВАНИЯ ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ СОВРЕМЕННЫХ КЛАССОВ ИГЛОКОЖИХ ПО ДАННЫМ ПАЛЕОНТОЛОГИИ

Рожнов С.В.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
rozhnov@paleo.ru

Все пять современных классов иглокожих (Crinoidea, Echinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea и Holothurioidea) появились в геологической летописи в ордовике. О происхождении голотурий палеонтология мало что может сказать из-за слабого развития у них скелета. У остальных четырех классов, доживших до настоящего времени, скелет хорошо развит и потому они достаточно полно представлены в геологической летописи в течение всего фанерозоя, за исключением кембрия, из отложений которого их представители неизвестны.

Сложность строения их скелета и полноценная пятилучевая симметрия показывают, что их непосредственными предками должны были быть обитавшие в кембрийских морях иглокожие с хорошо сформированным скелетом и проявлениями в нем пятилучевой симметрии. Такими морфологическими особенностями обладали представители кембрийских и ордовикских классов подтипа бластозой и эдриоастероидеи, которых трудно обоснованно отнести к определенному подтипу иглокожих из-за необычного сочетания в их плане строения ряда признаков.

Пятилучевая симметрия скелета амбулакральной системы двух этих таксонов была сходна отхождением непосредственно ото рта лишь трех амбулакров и ветвлением двух из них на некотором расстоянии от него. Амбулакральная система, действуя как индуктор, организует симметрию скелета, и потому, из-за морфологической неравноценности амбулакров, пентамерия в строении обеих групп является несовершенной. Наличие лишь трех амбулакров непосредственно вокруг рта у этих возможных предковых таксонов современных классов иглокожих убедительно свидетельствует об отхождении у них от амбулакрального кольца лишь трех радиальных каналов, что и определяет базисную трехлучевую симметрию водно-сосудистой системы. Таким образом, совершенная пятилучевая симметрия амбулакрального кольца у всех современных иглокожих сформировалась из трехлучевой либо единого общего предка, либо параллельно от разных предков, которых следует искать среди бластозой и эдриоастероидей. Подтверждением обоснованности такого подхода являются остаточные проявления предковой трехлучевой симметрии, например, в строении орального венчика теки морских лилий. Морфогенетический переход от трехлучевого амбулакрального кольца к пятилучевому мог иметь несколько этапов, о чем свидетельствуют особенности формирования радиальных каналов в онтогенезе современных морских лилий и морфология их многоруких ископаемых форм.

Вторая проблема связана с происхождением стебля, характерного для бластозой и криноидей, крайне редкого у эдриоастероидей, и полностью отсутствовавшего у элевтерозойных иглокожих. Возможно, такое различие в морфологии было обусловлено различиями в протекании торсионного процесса. Третья проблема связана с происхождением рук у криноидей, их отличием от брахиол бластозойных иглокожих и причинами полного отсутствия любых пищевборных выростов у эдриоастероидей. Наконец, четвертая проблема связана с инверсией направления орально-аборальной оси относительно грунта при возникновении элевтерозойных иглокожих: каким образом произошел переворот оральной стороны к грунту и аборальной вверх.

Изучение каждого из рассмотренных четырех морфогенетических процессов на основе палеонтологических данных и сопоставление полученных результатов с индивидуальным развитием современных иглокожих является необходимым условием реконструкции происхождения и филогенеза каждого из пяти классов, доживших до настоящего времени.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда № 24-27-00223, <https://rscf.ru/project/25-27-00223/>.

ГИСТОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДЛИЧИНОК ЛОСОСЕВЫХ РЫБ С РАЗНЫМ ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛОМ

Сафонова С.С. ¹, Артамонова В.С. ², Кубатиева З.А. ³, Шилин Н.И. ⁴,
Бархалов Р.М. ^{5,6}, Маркевич Г.Н. ², Махров А.А. ²

¹ Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

³ Горский государственный аграрный университет

⁴ Всероссийский научно-исследовательский институт охраны окружающей среды

⁵ Прикаспийский институт биологических ресурсов

Дагестанского федерального исследовательского центра РАН

⁶ Государственный природный биосферный заповедник «Дагестанский»
makhrov12@mail.ru

Лососевые рыбы отличаются высоким разнообразием жизненных циклов, в том числе в пределах одного вида. Данная особенность дает возможность использовать их как модельный объект при изучении механизмов формирования разнообразия жизненных циклов [Павлов, 1989; Кузищин, 2010; Jonsson, Jonsson, 2011; Esin et al., 2021; Birnie-Gauvin et al., 2021 и др.]. Целью работы было выяснить, существуют ли гистологические и морфологические различия между особями одного вида с разными жизненными циклами на ранних стадиях развития.

Объектом исследования стали предличинки двух подвидов кумжи (*Salmo trutta*), обитающих в бассейне Каспийского моря – проходной каспийской кумжи (*S. t. caspius*) и эйзенамской кумжи (*S. t. eizenami*) – жилой пресноводной формы. Предличинки обоих подвидов были потомками диких производителей, но были выращены в экспериментальных условиях.

Предличинки эйзенамской кумжи при выходе из икры имели массу тела на 10% больше, чем каспийской кумжи. Однако, морфологические показатели, включая размеры тела, у молоди двух подвидов не различались.

Гистологическое исследование дорсальной глубокой латеральной мышцы предличинок двух подвидов выявило, что средний диаметр быстрых мышечных волокон и интенсивность гиперплазии белой мускулатуры эйзенамской кумжи больше, чем у каспийской кумжи, на 9,8 и 32,8% соответственно. Достоверных различий между двумя исследуемыми подвидами по морфометрическим показателям вентральной глубокой латеральной мышцы не отмечалось.

В то же время, значительно отличался средний диаметр красных (медленных) волокон поверхностных дорсальной и вентральной латеральных мышц у предличинок двух подвидов. Оказалось, что каспийская кумжа обладает большим диаметром красных волокон, чем эйзенамская кумжа (на 44,9%). Общее количество волокон поверхностных дорсальной и вентральной латеральных мышц на тотальном срезе у молоди эйзенамской кумжи было на 37,2% больше по сравнению с каспийской кумжей.

Таким образом, различия между представителями проходной и жилой форм кумжи по некоторым гистологическим признакам выявлены уже на ранних стадиях развития. Отмечена также более высокая скорость роста молоди эйзенамской кумжи на первом году жизни. Это свидетельствует о влиянии на жизненный цикл кумжи, в том числе, генетических механизмов, которые начинают работать задол-

го до начала миграции в море и созревания – ключевых событий, которые определяют различия в жизненных циклах как у кумжи, так и у других лососевых рыб.

ЭХО ЭВОЛЮЦИИ: ЧТО КИШЕЧНИК РАССКАЗЫВАЕТ ОБ ИСТОРИИ БРАХИОПОД

Селищева А.А., Кузьмина Т.В., Малахов В.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
selav21@mail.ru

Современные брахиоподы – минорный компонент морского бентоса, однако в палеозое они играли ключевую роль в экосистемах. Эта группа животных появилась в раннем кембрии и уже тогда включала большое разнообразие видов, которые входили в состав трех подтипов: *Linguliformea*, *Craniiformea* и *Rhynchonelliformea*. Тем не менее, ранняя эволюция брахиопод остается неуточненной. Традиционно для построения гипотез эволюции брахиопод используют следующие признаки: особенности онтогенеза, пространственная ориентация мезентериев, морфология и микроструктура раковины. В последние годы появились новые данные об отпечатках мягких тканей раннекембрийских брахиопод, что позволяет предложить морфологию кишечника в качестве нового дополнительного признака для формирования гипотезы о ранней эволюции данной группы.

Анализ ископаемого материала показывает вариабельность морфологии кишечника у разных групп брахиопод уже в раннем кембрии. Раннекембрийские отпечатки представителей подтипа *Linguliformea* имели U-образную кишечную трубку, которая открывалась анусом в мантийную полость латеральнее рта. При этом направление изгиба варьирует: у отряда *Siphonotretida* анус интерпретируется как леволатеральный, у представителей семейства *Lingulellotretidae* отряда *Lingulida* – праволатеральный. У современных представителей подтипа кишечник задним отделом так же повернут вправо.

Отпечатки кишечника раннекембрийских *Rhynchonelliformea* сохранились только для классов *Chileata* и *Kutorginata*. Кишечник *Chileata* U-образный и открывается анусом праволатерально, тогда как у *Kutorginata* он прямой, заканчивающийся анусом на задней стороне тела. У современных представителей подтипа кишечник слепой, изогнутый в сагиттальной плоскости; некоторые ринхонеллиды на конце кишечника имеют загнутое вправо петлеобразное расширение.

Отпечатков кишечника ископаемых *Craniiformea* еще не было описано. Современные представители этой группы имеют сквозной кишечник, направленный назад, с анусом между створками раковины. У некоторых видов кишечник может образовывать петлю.

Наблюдаемая вариабельность позволяет предположить независимое возникновение U-образного кишечника с латеральным анусом в разных группах брахиопод в раннем кембрии. Вероятно, у общего предка брахиопод кишечник был изогнут в сагиттальной плоскости, как это предполагает гипотеза складывания. Поскольку близкое расположение рта и ануса может затруднять процесс питания, появилась необходимость в смещении анального отверстия. Разные группы брахиопод, по-видимому, решали эту проблему по-разному. Смещение

ануса *Linguliformea* и *Chileata* латеральное рт и переход кишечника в плоскость смыкания створок могли позволить использовать выходящие токи воды в мантийной полости, характерные для простого спиролофного лофофора, для эффективного удаления непереваренных остатков. *Kutorginata* и *Craniiformea* повернули кишечник назад, используя свободное пространство в задней части раковины, которое у *Craniiformea* обусловлено отсутствием функциональной ножки. Предполагается, что особенности питания брахиопод в палеозое, а также уменьшение объема туловищного целома с развитием лофофора и замка привело к замыканию кишечника у большинства *Rhynchonelliformea*. У современных ринхонеллид задняя часть слепого кишечника закручивается вправо, что может являться признаком поворота правонаправленного U-образного кишечника предковой формы назад, что, вероятно, предшествовало замыканию кишечника.

РАЗНООБРАЗИЕ ВАРИАНТОВ РАЗМЕТКИ ЦВЕТКА

Синюшин А.А.¹, Чуб В.В.²

¹ Институт полеводства и овощеводства

² НОЦ – Ботанический сад Московского государственного университета
sinjushinandrey@gmail.com

Число и положение органов цветка определяются на самых ранних стадиях его развития. Если структуры расположены кругами, каждый круг может быть описан в терминах мерности – числа органов. Круги с одинаковой мерностью называют изомерными, с разной – анизомерными.

Обычно органы смежных кругов чередуются друг с другом. Их взаимное расположение определяется на ранних стадиях морфогенеза, когда зачатки (примордии) органов еще не визуализируются. За пространственную разметку цветка ответственны локальные максимумы концентрации ауксина на меристеме цветка, которые становятся центрами будущих примордиев и подавляют заложение новых структур в непосредственной близости.

Ранее при исследовании *Arabidopsis thaliana* была предложена концепция биполярной разметки цветка. В соответствии с ней чашечка определяет положение плодолистиков и венчика, а под влиянием плодолистиков размечаются тычинки. В докладе мы обсуждаем разнообразие вариантов разметки цветка. Наиболее интересны цветки, в которых чашечка и гинецей анизомерны. При этом венчик и андроцей могут быть изомерными с гинецеем (акропетальная разметка всех кругов, кроме гинецея, как, например, у Колокольчиковых или Паслёновых). Более редка изомерия венчика с чашечкой, а андроец с гинецеем, свидетельствующая о биполярной разметке (Зверобойные, Маслиновые). Возможны случаи, когда внешний круг андроеца изомерен с венчиком, а внутренний – с гинецеем (Гречишные, некоторые Гвоздичные, предположительно Сапиндовые). Позиционная информация от гинецея может распространяться базипетально в разной степени, оказывая влияние на внутренний круг андроеца (Гречишные), оба круга андроеца (*Frankenia*) или даже венчик (некоторые Вересковые).

Для познания закономерностей разметки цветка интересны случаи, когда в одном таксоне сосуществуют представители с разной мерностью гинецея,

но с одинаковой мерностью прочих кругов (Колокольчиковые). В роде Зверобой обычные виды, у которых при пентамерии околоцветника три пучка тычинок правильно чередуются с тремя плодолистиками. Однако в одной из секций рода пять пучков тычинок чередуются с пятью лепестками, а гинецей тримерный, что указывает на нестабильность границы между акро- и базипетальной областями разметки у разных видов.

Особый случай представляют собой цветки, в которых редуцируются некоторые круги (обычно венчик или часть тычинок). Традиционно выделяют две степени редукции – аборт (орган закладывается, но не развивается до «нормальных» размеров) и абласт (нет никаких признаков заложения структуры). При абласте исчезновение круга может сопровождаться перегруппировкой остальных органов, что восстанавливает правильное их чередование. Однако, даже при отсутствии видимых примордиев одного круга, все прочие могут оставаться в прежних положениях. Это означает, что редуцированные органы остаются источником позиционной информации и влияют на разметку цветка.

МОРФОМЕХАНИКА, ПРИМИРИВШАЯ ПРЕФОРМИСТОВ И ЭПИГЕНЕТИКОВ

Скобеева В.А.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
skobei-khanum@yandex.ru

Еще во времени становления естественных наук вопрос – предопределено ли развитие изначально или в процессе развития индивидуума возникает новая информация – составлял предмет разногласий больших научных школ (Ермаков, 2018). Если Гиппократ придерживался детерминистской точки зрения, то Аристотель – отец европейской науки – напротив, считал, что в процессе развития индивидуального организма возникает новая информация. Эта оппозиция красной нитью проходит через всю теоретическую биологию. Спор преформистов и эпигенетиков был возобновлен после изобретения микроскопа и возобновлялся каждый раз, когда был открыт новый метод исследования. Вильгельм Ру, выступавший с позиций преформизма, и Ганс Дриш, открывший регулятивные возможности зародыша морского ежа, возобновили старый спор на заре формирования механики развития как науки. В XX веке Льюис Вольперт с его концепцией позиционной информации и Дональд Ингбер с одной стороны железного занавеса, и Л.В. Белоусов со своими учениками с другой стороны снова актуализировали древнее противостояние. Наличие или отсутствие строгой детерминации развития его начальными условиями воспринималось как общенаучная проблема, в то время как последующее развитие науки показало, что для разных организмов актуальны различные сценарии развития. От полностью детерминированного развития дрозофил или нематод существует целый ряд переходов в сторону увеличения регуляторных возможностей эмбриона. Тип развития связан, в первую очередь, с типом яйцеклетки, из которой развивается эмбрион. Яйцеклетки небольшого размера с относительно большим количеством желтка ближе обычно к детерминированному типу развития, в то время как

яйцеклетки с небольшим количеством желтка ближе к регуляционному. Механические напряжения, интегрирующие, по Л.В. Белоусову, зародыш в единое целое, развиваются в клетках только при определенном ядерно-цитоплазматическом отношении, достигаемом при значительном размере яйцеклетки только после прохождения достаточного количества делений зиготы. Возникающие при этом клеточные коллективы служат благоприятной средой для формирования морфогенетических полей, впервые теоретически описанных А.Г. Гурвичем. Клетки, составляющие единицы такого поля, общаются между собой именно путем генерации и восприятия механических напряжений. Механические свойства клетки сообщают ей способность воспринимать и производить лишь определенный диапазон напряжений, что с неизбежностью вызывает различия в морфологии и напряжениях соседствующих клеток, что отражено в теории клеточных разверток В.Г. Черданцева и Я.Г. Дорфмана – учеников Л.В. Белоусова.

Можно сказать, подводя итоги, что как бы натурфилософски это ни звучало, работы Л.В. Белоусова и его учеников позволили объединить различные аспекты биологии развития в единое целое в той же мере, в которой механические напряжения объединяют в единое бластулу морского ежа или почку конечности позвоночного. Конкретные механизмы, с помощью которых клетка воспринимает механические напряжения, передаваемые ей внеклеточным матриксом и соседями, в недавнее время стали проясняться, что позволяет надеяться на улучшение понимания морфомеханики развития широкой научной общественностью.

ПУТИ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ И ОСВОЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ СРЕД ОБИТАНИЯ В ОСНОВНЫХ ВЕТВЯХ КЛАССА HOLOTHUROIDEA

Смирнов А.В.

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
sav_11@inbox.ru

В 1891 г. Люсьен Кено выделил синаптидных голотурий в отдельный класс Synaptida. Остальных голотурий, которых он относил к классу Holothuroidea, Кено подразделил на лишенных водных легких Elapsipoda и голотурий с водными легкими Pneumophora. Именно Кено предложил выделить три основные ветви класса Holothuroidea. Недавно это было убедительно подтверждено на молекулярно-генетическом уровне на большом материале, включавшем представителей всех современных семейств Holothuroidea (Miller et al, 2017).

Подкласс Paractinopoda (класс Synaptida Cuénot) с единственным инфраклассом Synaptacea включает два отряда – Myriotrochida и Synaptida sensu str. Synaptacea достоверно известны из девона, хотя возникли, по-видимому, раньше. Они перешли к жизни в толще грунта, хотя некоторые его представители вернулись к жизни на поверхности грунта. Описаны случаи плавания Synaptida. Paractinopoda обитают на глубинах от литорали до 10730 м. Из морфологических особенностей Paractinopoda прежде всего следует отметить: утрату амбулаторных ножек и редукцию радиальных амбулаторных каналов; устранение асимметричных черт в строении и приобретение почти полной пентарадиально-

билатеральной симметрии у пedomорфных интерстициальных форм; слабое развитие спикул в стенке тела и, иногда, их редукция.

Подкласс Actinopoda разделяется на две группы, которым я предлагаю рассматривать в качестве инфраклассов: боконогих голотурий Elpidiacea и легочных голотурий Pneumonophora.

К Elpidiacea относится один отряд – Elaspodida. Возможно, Elpidiacea возникли в девоне и приспособились к активному передвижению по поверхности мягких грунтов. Для представителей семейств Elpidiidae и Psychropotidae весьма обычно плавание. Виды семейства Pelagothuriidae относятся к бентопелагическим – Eunypraeastes eximia и нектонным – Pelagothuria natatrix. Elpidiacea обитают на глубинах 60–9700 м. Из морфологических особенностей Elpidiacea прежде всего следует отметить изменения в амбулакральной системе – развитие гигантских амбулакральных ножек и их ампул, а также развитие различных лопастей, некоторые из которых играют роль при плавании. Спикулы стенки тела развиты слабо, а некоторые виды лишены их полностью. Четко выражены черты билатеральной симметрии.

Pneumonophora по всей видимости возникли в раннем палеозое. Из позднего ордовика описана склерит Tribrachiodemas ordovicicus Reich, 2010 напоминающая спикулы современных Synallactidae. Инфракласс Pneumonophora включает 5 отрядов и к нему относится большинство видов современных голотурий. Они являются обитателями как эпифауны, так и инфауны (отряд Molpadida). Обитают на глубинах от 0 до 7086 м (род Molpadiodemas) и 8940 м (род Hadalothuria) (отряд Persiculida). Представители отрядов Holothuriida и Synallactida способны плавать. Отряд Dendrochirotida относится к сестонофагам и его представители обитают как на поверхности, так и зарывшись в грунт, выставляя над поверхностью грунта лишь щупальца. Главной морфологической особенностью Pneumonophora является наличие водных легких, что нашло отражение в названии инфракласса. Спикулы стенки тела могут быть малочисленны, а могут быть столь многочисленны, что вместе образуют плотный скелет. Иногда развиваются крупные чешуи, защищающие спину голотурии (сем. Psolidae). Стенка тела от тонкой до очень толстой и плотной. Билатеральные черты выражены у активно передвигающихся форм, тогда как у сестонофагов преобладает пятилучевая симметрия.

Основные черты морфологических преобразований голотурий связаны с изменением амбулакральной системы и связанных с ней других систем органов.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ФОРОНИДЫ *PHORONOPSIS HARMERI*

Тайманова О.И.¹, Ивашкин Е.Г.², Богомолов А.И.³, Темерева Е.Н.¹

¹Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

²Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

³Институт биологии развития имени Н. К. Кольцова РАН

olga.taym@mail.ru

Форониды представляют собой отдельный тип морских билатерально симметричных животных, принадлежащих к группе лофофорных животных. Они обладают уникальным планом строения, формирующимся в ходе катастрофического метаморфоза. Взрослые форониды ведут бентосный образ

жизни, имеют червеобразное тело и U-образную кишку, из-за чего рот и анус сближены, а дорсальная сторона тела укорочена. Личинки актинотрохи обитают в планктоне и на ранних стадиях демонстрируют ряд признаков, характерных для планктотрофных трохофор аннелид, включая ресничные шнуры, апикальный орган и сквозной кишечник. В отличие от типичных трохофор, личинки форонид не имеют в морфологии и паттернах экспрессии генов выраженной сегментации. Механизмы их роста долгое время оставались неясными, хотя актинотроха кратно увеличивается в размерах и формирует один из самых сложных планов строения среди свободноплавающих личинок.

Наше исследование направлено на выявление клеточных основ этого морфогенеза. Мы провели анализ пролиферации в личинках разного возраста и в ранних и средних метаморфных ювенилях форониды *Phoronopsis harmeri* с помощью включения и визуализации метки EdU, а также иммуногистохимического окрашивания на фосфорилированный гистон H3 (H3P).

По мере развития актинотрохи пролиферативная активность перераспределяется и становится регионализованной, формируя несколько зон: в преоральной лопасти, у основания щупалец, в постериорных отделах кишечника и в телотрохе. В отличие от них, в метасомальном кармане, который в ходе метаморфоза дает начало покровам тела взрослого животного, деления распределены диффузно и не образуют четкой зоны.

Активные деления в преоральной лопасти могут быть связаны с ее сенсорными и трофическими функциями. Проллиферация у основания щупалец соответствует ранее описанной зоне их формирования и роста. Особый интерес представляет постериорная зона пролиферации, определяющая удлинение личинки. По литературным данным, задняя кишка и телотрох являются областью экспрессии ряда генов, типичных для постериорной зоны роста у полихет. Среди них центральные и задние *Hox*-гены (*lox4*, *lox5*, *post1*, *post2*), а также задний *ParaHox*-ген *caudal*, паттерн экспрессии которого совпадает с выявленными нами зонами пролиферации в телотрохе. Хотя у форонид мы не обнаружили признаков роста, основанного на пуле стволовых клеток, которые производят экто-, мезо- и энтодермальные ткани, сходство паттернов деления и экспрессии генов позволяет предполагать, что постериорный рост актинотрохи может быть производным постериорного механизма роста общего аннелидоподобного предка лофорат и аннелид. В то же время диффузная пролиферация, обеспечивающая рост метасомального кармана, вероятно, является вторично приобретенным механизмом, связанным с формированием плана строения взрослой форониды.

Таким образом, личинке *P. harmeri* свойственен сложный морфогенез, основанный на сочетании нескольких механизмов роста. Несмотря на отдельные черты сходства с другими личинками Spiralia, актинотроха демонстрирует уникальный паттерн пролиферации, что делает *P. harmeri* перспективной моделью для изучения эволюционной пластичности процессов развития в Lophotrochozoa.

Работа выполнена при поддержке РФ (грант № 23-14-00020).

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ЗАЧАТКА ДЕФИНИТИВНОГО ТЕЛА У ЛИЧИНОК МОРСКИХ ЕЖЕЙ

Танкович А.Е. ¹, Калачева Н.В. ¹, Савельева А.В. ¹,
Зацепилина Д.С. ², Калачев А.В. ¹

¹ Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

² Дальневосточный федеральный университет
akalachev.imb@yandex.ru

Морские ежи, за редкими исключениями, имеют в своем жизненном цикле планктотрофную билатерально-симметричную личинку (Касьянов и др., 1983; Касьянов, 1989). У полностью развитой личинки на левом боку образуется зачаток дефинитивной особи. Процесс формирования зачатка последней из производных эктодермы, образующих амниотическую полость, и, имеющих мезодермальное происхождение, левого гидроцеля и левого соматоцеля описан у многих видов морских ежей (MacBride, 1903; von Ubisch, 1913; Smith et al., 2008, Formery et al., 2022). Однако в большинстве работ описание процесса развития зачатка ограничено уровнем световой микроскопии, без детального анализа изменений в гистологии тканей развивающегося зачатка (Nunes, Jangoux, 2007; Smith et al., 2008; Formery et al., 2022). Нами выполнено гистологическое исследование зачатка дефинитивного тела у личинок морских ежей *Mesocentrotus nudus*, *Strongylocentrotus intermedius* (Echinoidea: Camarodonta) и *Scaphechinus mirabilis* (Echinoidea: Echinolampadacea). Развитие зачатка дефинитивного тела у личинок всех исследованных видов сходно и следует единому плану, характерному для морских ежей в целом. Вместе с этим, отмечена ранее не описанная разница в толщине стенок левого гидроцеля, а именно, стенка, обращенная к амниотической полости толще таковой, обращенной к личиночному желудку, что может свидетельствовать о перестройке левого гидроцеля на начальных этапах формирования зачатка дефинитивного тела. Первые признаки дифференциации тканей в развивающемся зачатке дефинитивного тела у личинок исследованных видов появляются после формирования эпинеуральных складок дном амниотической полости в виде отростков нервных клеток в развивающихся радиальных нервах. Вместе с дифференциацией нервной системы отмечена и дифференциация мышечных клеток в развивающихся радиальных каналах водно-сосудистой системы и будущих первичных амбулакральных ножах. В ходе дальнейшего развития зачатка дефинитивного тела производные эктодермы (покровы тела и нервная система) и левого гидроцеля (водно-сосудистая система) формируются быстрее производных левого соматоцеля (зачатки зубов, пирамид и окологлоточного целома). Это может быть связано с той ролью, которую производные эктодермы и левого гидроцеля играют в оседании личинок, метаморфозе и последующем развитии молоди сразу после метаморфоза (Tankovich et al., 2026). Необходимо отметить и существенную разницу в организации зачатка дефинитивного тела между *M. nudus* и *S. intermedius* с одной стороны, и *S. mirabilis* с другой, обнаруженную на поздних стадиях развития зачатка. Так, в зачатке дефинитивного тела у компетентных личинок *M. nudus* и *S. intermedius* не отмечено

дифференциации нервной системы на экто- и гипоневральный компоненты. Напротив, у компетентных личинок *S. mirabilis* в радиальном нервном кольце дефинитивной нервной системы уже обнаружены первые признаки гипоневральной нервной системы. Кроме того, в зачатке дефинитивного тела у компетентных личинок *S. mirabilis* отмечено начало дифференцировки межпирамидальных мышц в формирующемся Аристотелевом фонаре, чего у компетентных личинок *M. nudus* и *S. intermedius* не наблюдали.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФ 24-24-00380.

ОРГАНИЗАЦИЯ МУСКУЛАТУРЫ ФОРОНИД И ПРОИСХОЖДЕНИЕ СОМАТИЧЕСКОЙ МУСКУЛАТУРЫ TRIPLOBLASTICA

Темерева Е.Н., Малахов В.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова
temereva@mail.ru

Форониды составляют небольшой по числу видов тип морских беспозвоночных животных, которые имеют всесветное распространение и характеризуются необычным планом строения. В настоящее время форониды рассматриваются в составе группы *Spiralia* вместе с типичными трохофорными животными – кольчатыми червями, моллюсками и немертинами. Форониды имеют червеобразное тело, на переднем конце которого находится щупальцевый орган – лофофор, служащий для фильтрации пищевых частиц из толщи воды. Все форониды живут в трубках, которые либо погружены в мягкий субстрат (ил, песок), либо лежат в толще известкового субстрата (камни, раковины моллюсков). Из трубки форониды выставляют передний конец тела с лофофором. В случае опасности тело резко сокращается и лофофор прячется в трубку. Мощные резкие сокращения генерирует продольная мускулатура, которая у форонид собрана в многочисленные мышечные ленты, вдающиеся в полость туловищного целома. Кроме продольной, у форонид имеется тонкий слой кольцевой мускулатуры, а вблизи лофофора – дополнительный слой диагональной мускулатуры. Как оказалось, несмотря на наличие нескольких анатомически разных слоев мускулатуры, у всех форонид она формирует единый слой, поскольку все без исключения мышечные клетки крепятся к базальной пластинке длинными отростками. Эта особенность резко отличает строение мускулатуры форонид от такового у типичных аннелид и, вероятно, связана с особенностями плана строения, который у форонид формируется в ходе катастрофического метаморфоза: все тело взрослого животного представляет собой вырост брюшной стороны тела личинки. Этот вырост образуется на личиночной стадии как глубокое впячивание покровов личинки и, вероятно, имелся у предка форонид, который при помощи этого впячивания, способного выворачиваться, прятался в субстрат при опасности. Втягивание выроста осуществлялось при помощи радиальных мышц ретракторов. Возможно, при формировании конечного плана строения именно эти радиальные мышцы и дали начало продольной мускулатуре современных форонид. Кольцевая и диагональная мускулатура сформировались в результате изменения направленности

мышечных волокон исходно продольной ориентации. Такую картину строения мускулатуры мы видим, например, у современных полухордовых (Hemichordata).

С другой стороны, однако, продольная мускулатура форонид может представлять собой дериват исходной продольной мускулатуры общего предка Bilateria, которая произошла от кольцевой мускулатуры карманов гастральной полости двухслойного предка. Согласно энтероцельным гипотезам происхождения Bilateria, отшнуровавшиеся карманы гастральной полости дали начало метамерным целомическим мешкам. Исходно кольцевые мышечные волокна, связанные с карманами гастральной полости, вытянувшись в передне-заднем направлении, приобрели продольную направленность и дали начало продольной мускулатуре Triploblastica. Наличие только продольных мышечных лент соматической мускулатуры является исходной для всех билатерий чертой строения и сохраняется у современных представителей самых разных групп: аннелид, полухордовых, хордовых. У предка форонид продольные мышечные ленты оказались втянутыми внутрь вентрального выроста и дали начало продольной мускулатуре туловища. При этом интересно отметить, что у общего предка Bilateria наиболее крупные продольные мышечные ленты были, по-видимому, ассоциированы с вентральной стороной тела, которая служила для передвижения по субстрату. Они дали начало тем мышечным лентам, которые у современных форонид ассоциированы с оральным и анальным мезентериями и имеют наибольшую высоту.

Работа поддержана грантом РФФИ (№ 23-14-00020).

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СКЕЙЛИНГ: АДАПТАЦИЯ ДИФфуЗИОННОЙ ПОДВИЖНОСТИ МОРФОГЕНОВ CHORDIN К РАЗМЕРАМ ЭМБРИОНОВ РАЗНЫХ ВИДОВ ЖИВОТНЫХ

Тимошина П.С.¹, Колюпанова Н.М.¹, Ерошкин Ф.М.^{1,2}, Зарайский А.Г.^{1,2}

¹ ГНЦ Институт биоорганической химии
им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН

² Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
timoshina-polina@yandex.ru

Проблема эмбрионального скейлинга – сохранение пропорций зародыша при изменении его размера – привлекает внимание исследователей с момента первого описания этого явления Гансом Дришем в 1896 году. В последние десятилетия для эмбрионов нескольких модельных организмов были предложены реалистичные модели, объясняющие механизм скейлинга на основе пропорционального размеру изменения градиентов консервативных морфогенных белков (морфогенов), пороговые концентрации которых размечают паттернинг зародыша вдоль основных его осей. Эмбриональный скейлинг у зародышей одного и того же вида организмов обычно проходит успешно лишь при изменении их размеров не более чем в два раза. Между тем, размеры эмбрионов разных организмов часто различаются на порядок и более, притом, что паттернинг у них осуществляется градиентами одних и тех же морфогенных белков. В связи с этим встает вопрос о механизмах, позволяющих масштабировать консервативные морфогенетические градиенты в столь широких пределах.

Мы предположили, что подобный эволюционный скейлинг может достигаться за счет различной диффузионной подвижности одних и тех же морфогенов у разных видов животных. Чтобы проверить это предположение, мы сравнили эффективные коэффициенты диффузии морфогенных белков Chordin из организмов с эмбрионами размером 100-200 микрон (актиния нематостелла, морской еж, мышь) и организмов, с эмбрионами размером более 1000 микрон (шпорцевая лягушка, осетр, курица). Для этого были синтезированы мРНК гибридных белков, содержащих Chordin из этих видов в рамке с зеленым флюоресцентным белком EGFP. Полученные мРНК были инъецированы в эмбрионы шпорцевой лягушки, и на стадии средней гастролы были произведены анализы восстановления флюоресценции гибридных белков Chordin-EGFP в межклетниках анимальной эктодермы методом FRAP (Fluorescent Recovery After Photobleaching) по разработанной нами ранее методике. Наша методика предполагает анализ эффективной диффузии по скорости восстановления засвеченной флюоресценции секретируемых гибридных белков, адсорбированных на межклеточном матриксе. Как мы выяснили ранее, именно адсорбция на матриксе является основным фактором, влияющим на скорость эффективной диффузии морфогенных белков в межклетниках. В результате мы установили, что белки Chordin из шпорцевой лягушки, осетра и курицы практически не адсорбировались на матриксе, что свидетельствовало о том, что их коэффициент диффузии приблизительно соответствовал теоретически рассчитанному коэффициенту свободной диффузии, который для белков подобного размера составляет величину порядка 10 мкм²/сек. В отличие от этого, белки Chordin из нематостеллы, морского ежа и мыши сильно адсорбировались на межклеточном матриксе и по данным FRAP показали на порядок меньшую скорость эффективной диффузии: 0,2 мкм²/сек у нематостеллы, 1 мкм²/сек у морского ежа и 0,6 мкм²/сек у мыши. Таким образом, полученные данные демонстрируют корреляцию между скоростью диффузии и размерами эмбрионов. Это говорит в пользу нашей гипотезы о том, что в процессе эволюции способность к адсорбции на внеклеточном матриксе и, как следствие, скорость эффективной диффузии морфогенных белков могла «подгоняться» естественным отбором под тот или иной размер зародыша для того, чтобы обеспечить правильный скейлинг градиентов этих белков в условиях изменившихся размеров эмбрионов.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИЗМЕНЕНИЯ ПРИЗНАКОВ, СВЯЗАННЫХ С РАЗВИТИЕМ ВТОРИЧНОЙ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ, В ХОДЕ ПОСТЛАРВАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ МОРСКИХ ЕЖЕЙ ОТРЯДА SPATANGOIDA

Ткачева Г.С.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
gs.tkacheva@yandex.ru

В ходе постларвального развития неправильных морских ежей прослеживается формирование билатеральной симметрии и изменение признаков, усиливающих ее проявление. Наиболее ярко выражена вторичная билатеральная симметрия у отряда Spatangoida, в онтогенезе которых наблюдаются тенденции

к смещению структур вдоль билатеральной оси – смещение рта к переднему краю панциря, а апикальной системы к заднему краю – и развитию зеркального расположения парных структур, таких как петалоиды и стерральные пластинки пластрона, относительно этой оси.

К ВЕРШИНЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЛЕСТНИЦЫ: БИЛАТЕРАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ VS ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АСИММЕТРИЯ VS ДОМИНАНТНОСТЬ

Толмачева Е.А.

Институт психологии РАН
e.tolmacheva17@yandex.ru

Геометрические принципы симметрии и асимметрии являются основой осевой организации и наиболее фундаментальными свойствами внешнего и внутреннего строения Metazoa, или многоклеточных животных. В докладе будут рассмотрены эволюционные преимущества в механобиологии, возникшие в связи с появлением билатеральной симметрии во внешнем строении Metazoa и позволившие им доминировать и процветать на планете на протяжении сотен миллионов лет. Недавно были опубликованы новые данные о палеонтологических находках докембрийского периода, свидетельствующих о возникновении первых билатерий около 555 млн лет назад (Evans et al., 2020). В эволюции позвоночных животных одним из ключевых ароморфозом становится появление миелиновых оболочек нервных отростков, значительно повысивших скорость проведения импульсов по нервному волокну, что позволило им усовершенствовать координацию проксимальных и дистальных мышц конечностей, стать более крупными и выйти на сушу. Первыми наземными позвоночными, т.е. земноводными, были стегоцефалы или панцирноголовые, которые произошли от кистеперых рыб в среднем Девоне Палеозойской эры, около 400 млн лет назад.

Во внутреннем строении тела Metazoa билатеральная симметрия не является доминантой, а строение внутренних органов подчиняется своим законам, определяемым их функциями. Нарастание асимметрии в морфофизиологической эволюции жизненно важного органа сердца у рептилий, связанное с постепенным утолщением мышечной стенки левого желудочка в результате все большей нагрузки, привело к постепенному формированию полной перегородки, морфологически разделившей левую и правую половины желудочка. Это обеспечило разделение потоков высоко оксигенированной артериальной и венозной крови и привело к появлению теплокровности и дальнейшей эволюции термоэнергетики. Известно, что первыми рептилиями с полной перегородкой в желудочке сердца были крокодилы. Современные крокодилы являются прямыми потомками группы настоящих крокодилов, которые появились более 55-60 млн лет назад на границе мезозойской и кайнозойской эры и остатками обширной группы крокодиломорфов, существовавших на Земле в позднем Триасе более 200 млн лет назад в то время, когда на Земле доминировали динозавры. Эти исполины – уникальный и единственный пример позвоночных животных, которые на протяжении сотен миллионов лет продолжают успешно занимать свою экологическую

нишу. На сегодняшний день крокодилы продолжают оставаться рекордсменами в мышечной силе на единицу объема среди ныне живущих существ. И все же, несмотря на их исключительный эволюционный успех, проверенный временем, это пример эволюционного тупика, не позволившего этим реликтовым животным дать начало новым, более совершенным видам.

Решающим фактором для дальнейшего прогрессивного развития позвоночных животных становится морфофизиологическая эволюция центральной нервной системы, характеризующаяся появлением сначала латерализации, а затем функциональной асимметрии больших полушарий головного мозга. У *Homo sapiens* – человека разумного – функциональная асимметрия достигает максимального развития в связи с локализацией центров речи и слухо-речевых функций в левом полушарии (для правшей и большинства левшей), что определяет его доминантность в сознательной деятельности. В докладе будут приведены данные о том, что нарушение функциональной асимметрии мозга с ведущим дефицитом правополушарных функций является одним из ключевых факторов риска в развитии различных видов девиантного или «отклоняющегося» поведения.

НЕОБХОДИМО И ДОСТАТОЧНО: РОЛЬ ПЕДОМОРФОЗА В ДИВЕРСИФИКАЦИИ ХОНДРОСТЕЙ (ACTINOPTERYGII, ACIPENSERIFORMES)

Цессарский А.А.

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН
sturiones@gmail.com

Эволюционная история хондростей началась с глубокой педоморфной перестройки анцестральной (палеонискоидной) морфологии, которая привела к возникновению свойственного этим рыбам уникального структурного типа черепа и головы в целом. В настоящем сообщении приводятся аргументы в пользу того, что и последующее формирование морфо-функционального разнообразия хондростей в ходе диверсификации этой группы было также сопряжено с педоморфозом. Причем последний имел системный, общеорганизменный, характер.

Биологическое разнообразие современных хондростей представлено тремя жизненными формами, различающимися по типу питания: бентофаги (виды родов *Acipenser*, *Scaphyrhynchus* и *Pseudoscaphyrhynchus*), пелагические хищники (белуга *Huso huso*, калуга *H. dauricus*, псефур *Psephurus gladius*) и планктофаг-фильтратор *Polyodon spathula*.

Имеющаяся филогенетическая система осетрообразных позволяет рассматривать бентофагию в качестве эволюционно исходного для этой группы состояния. В основе этого способа питания лежит механизм протракции челюстей, в наибольшей степени развитый у осетров. На этой морфо-функциональной основе в разных линиях независимо сформировались хищники *Huso huso*, *H. dauricus*, *P. gladius* и ряд ископаемых полиодонтид. Последние дали планктофага-фильтратора полиодона.

Хищные хондростеи отличаются от бентофагов меньшей величиной протракции и ее траекторией: челюсти выдвигаются не вентрально, как у осетров, а почти ротрально. Полиодон же полностью утратил способность к протракции.

В связи с этим возникает вопрос: какие эволюционные процессы обусловили преобразование исходного челюстного механизма аципензериоидного типа при переходе к хищничеству и привели к полной утрате протракции у полиодона?

Анализ индивидуального развития осетров, белуги и полиодона свидетельствует о том, что белуга по широкому спектру скелетных и нескелетных признаков представляет собой результат пedomорфного преобразования аципензериоидной организации. Полиодон же демонстрирует еще более глубокое недоразвитие, вплоть до сохранения во взрослом состоянии признаков, свойственных осетрам на личиночных и предличиночных стадиях.

Биомеханический анализ челюстного аппарата осетра, белуги и полиодона позволяет понять, каким образом пedomорфоз привел к преобразованию аципензериоидного механизма протракции и возникновению челюстного механизма, свойственного хищным хондростеям, и как дальнейшее углубление пedomорфного тренда обусловило полную утрату протракции и возникновение фильтрационного типа челюстного аппарата у полиодона.

Экстраполяция полученных результатов на других представителей хондростей, как нынеживущих, так и ископаемых, позволяет построить непротиворечивый сценарий эволюционной истории этой уникальной группы лучеперых.

ВЛИЯНИЕ БРЮШНОЙ ПОЛОСТИ НА ФОРМИРОВАНИЕ ТАЗОВО-КРЕСТЦОВОГО СОЧЛЕНЕНИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ (AMPHIBIA, ANURA)

Цурюмова Ю.И.¹, Дьяченко М.Д.²

¹ Российский государственный педагогический университет имени А.И. Герцена

² Санкт-Петербургское государственное бюджетное учреждение культуры
«Ленинградский зоологический парк»
yulya_tsurumova@mail.ru

Несмотря на то, что тип тазово-крестцового сочленения (ТКС) у Anura является одним из наиболее значимых для систематики признаков, причины его разнообразия остаются малоизученными. Поскольку подвздошный отросток таза (ilium) развивается в клиновидном пространстве между миомерами и задней границей брюшной полости (БП), мы предположили, что конфигурация последней (высота подъема относительно осевого скелета и угол наклона каудальной стенки) может играть определяющую роль в формировании того или иного типа ТКС. Целью данного исследования является проверка данной гипотезы. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1. сравнить развитие ТКС у Anura с разным типом его строения по Эмерсон (1979); 2. найти в литературных источниках информацию о конфигурации БП у личинок разных видов бесхвостых амфибий и сопоставить с информацией о типе ТКС у взрослых особей данных видов.

Развитие брюшной полости и подвздошного отростка таза (ilium) детально изучено на 6 видах: красnobрюхая жерлянка, (*Bombina orientalis*), озерная лягушка (*Pelophylax ridibundus*), травяная лягушка (*Rana temporaria*), шпорцевая лягушка (*Xenopus laevis*), серая жаба (*Bufo bufo*) и зеленая жаба (*Bufo viridis*). Также был исследован фрагментарный материал из коллекций РГПУ

им. А.И Герцена, СПбГУ и ЗИН РАН. Всего изучено 882 личинки представителей 28 видов, 19 родов, 11 семейств, находящихся на стадиях развития с 39 по 54 (по Дабаган, Слепцовой, 1975). Также использовались литературные данные, рисунки и фотографии, по 43 личинкам (33-49 стадии) представителей 27 видов, 20 родов, 13 семейств Anura.

Эмерсон (1979) выделила 3 типа ТКС: I, IIА и IIВ. Они отличаются друг от друга в основном размером и формой крестцовых диапофизов, наличием или отсутствием диартроза между элементами. По нашим данным у видов Anura, демонстрирующих разные типы ТКС во взрослом состоянии, закладка таза происходит одинаково – позади брюшной полости, на уровне нижнего края крестцовой септы, т.е. значительно вентральнее зоны роста крестца. Первые этапы развития ilium у них так же проходят одинаково. Различия в росте этой структуры у разных видов проявляются после установления связи между ней и musculus iliolumbalis p. lateralis. Сокращаясь, эта мышца тянет отросток краниально и меняет направление его роста. Степень краниального смещения зависит от положения БП. Так, у видов с I типом ТКС она не поднимается выше вентральной границы нервной трубки и не препятствует росту отростка таза в краниальном направлении. К 52 стадии его дистальный конец смещается краниально относительно зоны роста крестца на 1,5-2 сегмента. Дистальные концы ilium и крестцового диапофиза на протяжении большей части своего развития лежат далеко друг от друга, сближаясь только в конце метаморфоза, когда хорда и личиночная мускулатура практически исчезают. К этому времени оба этих скелетных элемента уже покрыты костной манжеткой и образование между ними диартроза невозможно. У видов с IIВ типом ТКС БП поднимается гораздо выше, порой достигая уровня середины нервной трубки, и ее задняя стенка расположена таким образом, что делает краниальное смещение ilium практически невозможным. Растущий отросток вторгается в зону роста крестцового диапофиза. Его дистальный конец оказывается в непосредственной близости от дистального конца последнего тогда, когда и тот, и другой находятся еще на стадии молодого хряща, не покрытого перихондрием, что благоприятно для образования диартроза. Положение БП у видов с IIА типом ТКС является промежуточным между предыдущими двумя, что и отражается в промежуточном морфотипе ТКС. Нами установлено, что высота подъема БП зависит в том числе и от толщины хорды личинки. У видов с I типом ТКС и минимальным подъемом БП хорда примерно в 1,5-2 раза толще, чем у видов с II типом. Согласно данным Борхвардта (1982), толщина хорды определяет тип формирования тел позвонков: при толстой хорде формируются эпихордальные тела позвонков, а при тонкой – перихордальные. Таким образом, по внешним признакам личинки (высоте подъема БП) мы можем определять не только тип ТКС, но и тип развития позвонков. Причем, поскольку положение дорзальной и каудальной стенок БП не меняется вплоть до конца метаморфоза, у нас появляется возможность диагностировать одни из самых важных в систематическом отношении признаки посткраниального скелета Anura по любой личиночной стадии. И, что самое главное – на живых амфибиях. Это удобно при полевых фаунистических исследованиях и описаниях новых видов в природе.

МЕХАНИЗМЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ОСЕЙ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ АННЕЛИДЫ *ALITTA VIRENS*

Шалаева А.Ю., Козин В.В.

Санкт-Петербургский государственный университет
shalaeva.sasha@gmail.com

Посттравматическая регенерация является востребованной моделью для изучения закономерностей морфогенеза. Почти с самого момента ампутации в организме животного запускается ряд важных процессов, связанных с актуализацией осевых отношений в оставшейся части тела. У билатеральных животных, к которым относится объект нашей работы, аннелида *Alitta virens*, в процессе задней регенерации происходит эпиморфное восстановление хвостового конца тела, постепенно приобретающего переднезаднюю, дорсовентральную и медиолатеральную полярность. Каждая из них обеспечивается различными молекулярными компонентами, действующими сообща и поддерживающими целостность всего процесса регенерации. На основе молекулярных сигналов происходит паттернирование регенерата, важную роль в котором играют как предсуществующие структуры (нервная и мышечная системы), так и новообразованные сигнальные центры. На различных этапах регенерации *A. virens* мы применяли модуляторы FGF и Wnt-сигналинга для выявления морфологических изменений в нервной и мышечной системах и для анализа экспрессии генов в ответ на подавление или активацию этих сигнальных путей.

Гены компонентов сигнального пути FGF экспрессируются у места повреждения в течение первых суток регенерации, что указывает на их роль в запуске репаративного ответа. Основным источником этих сигналов может быть перерезанная нервная цепочка, в которой есть домены экспрессии и лигандов, и антагонистов FGF-сигналинга. Обработка ингибитором FGF-сигналинга с момента удаления задней части тела животного до 6 дней после ампутации (дпа) вызывала полное отсутствие регенерата, как следствие угнетения митотических делений. Активация Wnt-сигналинга агентом 1-azakenpaullone в аналогичный временной период приводила к образованию сильно укороченной регенерационной почки, нарушения в морфологии которой носили выраженный дозозависимый эффект. При обработке агентом 1-azakenpaullone с 2 дпа до 6 дпа помимо укорочения почки мы наблюдали отсутствие дорсальных элементов регенерата и нарушенную дифференцировку нервной системы, формирующую только терминальные (пигидиальные) структуры. Подавление FGF-сигналинга на том же временном промежутке проявлялось иначе: отсутствовали косые мышцы, а число параподиальных нервов было меньше, чем в норме, но самая терминальная часть все равно закладывалась и не имела выраженных дефектов. Таким образом, после прохождения критического периода закрытия раны и формирования бластемы при воздействии на каждый из этих сигнальных путей происходит постериоризация регенерационной почки, несмотря на различные морфологические проявления в сегментарной части. С молекулярной точки зрения процессы постериоризации тоже подтверждаются: при подавлении FGF-сигналинга такие маркеры зад-

ней части как *Avi-cdx* и *Avi-evx* сохраняют свои домены экспрессии при начале обработки на 2 дпа.

Можно заключить, что восстановление осевой организации в эпиморфном регенерате у *A. virens* происходит при участии сигнальных путей Wnt и FGF. Их действия скоординированы вдоль переднезадней оси и проявляются в воздействии на сегментарные компоненты нервной и мышечной систем регенерационной почки. Само формирование регенерационной почки зависит от FGF-сигналинга, в то время как дифференцировка ее терминальных частей не блокируется модуляцией Wnt и FGF пути.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №23-74-10046 на базе УНБ СПбГУ «Беломорская», РЦ «Микроскопии и микроанализа» и РЦ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

О ХИЩНЫХ ГУБКАХ, ВЕНДОЗОЯХ И ДРУГИХ PARAZOA В СВЯЗИ С ПРОИСХОЖДЕНИЕМ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ

Щербаков Д.Е.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
dshh@yandex.ru

Среди загадочных организмов венда особый интерес вызывают *Dickinsonia*, *Spriggina* и другие Proarticulata, отдаленно напоминающие полихет и членистоногих. Анализ стероидов подтвердил метазойную природу проартикулятов. Предполагают, что они близки к предковым Eumetazoa или даже к Bilateria, однако у них не обнаружено ни рта, ни кишечника, ни других внутренних органов. Осевая зона дикинсоний в зависимости от характера сохранности имеет различную конфигурацию, что ставит под сомнение предположение о наличии у них опорного осевого тяжа. Метамеры правой и левой сторон у проартикулятов нередко расположены со смещением (симметрия скользящего отражения). Такая несовершенная билатеральная симметрия может служить для упаковки (наиболее компактного расположения элементов в заданном пространстве), но не для активной локомоции с помощью мышц и опорного скелета. Плотное перистое расположение бороздок на поверхности тела сближает проартикулятов с другими Vendozoa – Petalonamae и Trilobozoa, которые считаются пассивными фильтраторами. Вероятный смысл подобной перистой бороздчатости – максимизация фильтрующей поверхности. Расположение бороздок «елочкой» позволяло эффективнее использовать различно направленные течения. Обитавшие на дне вендозои своей верхней стороной, покрытой ресничными бороздками, могли фильтровать воду, а нижней стороной – питаться подстилающим микробным матом. Еще один возможный источник их питания – симбиотические водоросли и хемотрофные бактерии.

Примитивным губкам свойственна радиальная симметрия. Наиболее упорядоченным было строение древнейших губок, в том числе кембрийских археоциатов с известковым скелетом в виде кубка. Первые губки, еще не имевшие минерального скелета, могли возникнуть от подобных проартикулятов плоских форм путем сворачивания их в кубки (верхней стороной внутрь), что должно было повысить эффективность фильтрации.

Современные хищные губки ловят добычу (мелких рачков) с помощью специальных нитей, усаженных цепкими спикулами или покрытых клейким веществом. Вокруг пойманного рачка клетки губки образуют временную пищеварительную полость. Водоносная система у хищных губок обычно не развита, а если ее полости сохраняются, то используются для ловли добычи. Некоторые из хищных губок по форме удивительно напоминают одиночный гидроидный полип.

Покровные ткани губок представляют собой настоящие эпителии с базальной мембраной и разнообразными межклеточными контактами и сопоставимы с экто- и энтодермой эуметазоев. Гастроваскулярная система книдарий и гребневиков, помимо ротового отверстия, имеет аборальные экскреторные поры и является не замкнутой, а фактически сквозной. Она сходна с водоносной системой губок не только по топологии, но и по частичной обратимости направления транспорта частиц. Кишечнополостные могли возникнуть от неких древнейших хищных губок путем принятия водоносной системой функции пищеварения.