

Санкт-Петербургский государственный университет

Морская биологическая станция СПбГУ

Сборник научных трудов

**30 ЛЕТ
МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОГО УНИВЕРСИТЕТА:
ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

**Санкт-Петербург
2005**

НАУЧНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ КАФЕДРЫ ЭМБРИОЛОГИИ СПБГУ НА МОРСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ

А.К.Дондуа, А.Е.Ересковский, С.М.Ефремова, Д.Г.Полтева

Научные интересы кафедры эмбриологии всегда были связаны с морскими беспозвоночными. До организации Морской биологической станции на Белом море сотрудники кафедры, студенты, аспиранты регулярно отправлялись в далекий и часто нелегкий путь на Баренцево море в Мурманский Морской Биологический институт в Дальних Зеленцах. С первого же года основания МБС кафедра по инициативе и при энергичном участии проф. Г.П.Коротковой приложила немало сил для создания теперь уже своего филиала на Белом море. Обустроивались лаборатория и помещения для проживания, холодная комната с проточной замкнутой водной системой, приобретались моторы и лодки, аппаратура и костюмы для подводных погружений. Стала возможной ежегодная эмбриологическая практика специализирующихся студентов. Здесь были развернуты традиционные для кафедры сравнительно-эмбриологические и экспериментальные исследования. Их объектом послужили губки Porifera, кишечнополостные Cnidaria, кольчатые черви Annelida и др.

В пределах типа Porifera основное внимание было уделено классу роговых губок Demospongiae, в частности представителям отрядов Poecilosclerida, Halisarcida и Naplosclerida. Наиболее полно были исследованы гаметогенез, эмбриогенез, пост-эмбриональное развитие и репродуктивный цикл у *Iophon piceus*, *Myxilla incrustans* (Poecilosclerida) (Ересковский, 1986; Ефремова и др., 1987а, б), *Gellius angulatus* (Naplosclerida) (Ефремова, Свиридова, 1987), *Halisarca dujardini* (Halisarcida) (Короткова, Ересковский, 1984; Ересковский, Сизова, 1996; Гонобоблева, 2000; Ereskovsky, 2000, 2002, 2004; Sizova, Ereskovsky, 1997; Ereskovsky, Gonobobleva, 2000; Gonobobleva, Ereskovsky, 2004а, б). *H. dujardini*, легко доступная в акватории о.Средний, стала хорошим модельным объектом для решения вопросов об участии клеток личинок в построении ювенильной особи после метаморфоза с применением методов маркирования клеток специфическими антителами (Мухина и др., 2004а, б).

В дальнейшем диапазон беломорских объектов расширился до 9

видов (из 4 отрядов). Эти губки были исследованы как на световом, так и на электронно-микроскопическом уровнях. Результаты сравнительного изучения особенностей развития этих видов при половом размножении послужили основой для типизации развития Porifera. Всего было выделено 7 типов развития современных губок (Ereskovsky, 2004).

Открытое Г.П.Коротковой (Короткова, Ермолина, 1982; 1986) явление проникновения материнских эозинофильных клеток в развивающийся зародыш губки *Halisarca dujardini* послужило объектом специальных биохимических и ультраструктурных исследований (Крылова и др., 2002; 2003; Krylova et al., 2002; 2004).

Анализ морфогенезов при половом и бесполом размножении, а также в ходе восстановительных процессов у губок, позволил сделать теоретическое обобщение относительно причин своеобразия онтогенеза у Porifera (Ereskovsky, Korotkova, 1997; Ересковский, Короткова, 1999). Сопоставление морфогенезов при бесполом размножении и росте в сочетании с количественными исследованиями соотношения объема тела губки и количества оскулярных отверстий позволили обосновать представления о том, что губки являются модулярными, а не колониальными организмами (Плоткин и др., 1999; Ересковский, 2003).

Филиал кафедры эмбриологии провел также важные эколого-фаунистические исследования губок Белого моря, которые нашли свое отражение в серии из 7 статей (Ересковский, 1993а, б; 1994а, б; 1995; Ereskovsky 1995а; b). Показано, что всего в Белом море обитает 51 вид губок из классов Demospongiae и Calcareia. Основу спонгиофауны составляют эврибионтные бореально-арктические и высокобореально-арктические виды. В районе МБС СПбГУ насчитывается около 32 видов губок из классов Demospongiae (25) и Calcareia (7).

На филиале кафедры эмбриологии были также проведены многолетние сезонные наблюдения за репродукцией нескольких видов губок. Сопоставление полученных данных с особенностями экологии этих губок, позволили понять особенности их репродуктивных циклов и стратегий (Ересковский, 1995; 1997; Ересковский, Плоткин, 1996; Plotkin, Ereskovsky, 1997; Ereskovsky, 2000).

Адаптации организмов к существованию в тех или иных условиях обитания тесно взаимосвязаны с особенностями их половых

циклов и репродуктивных стратегий. В Белое море с его низкой соленостью и температурной стратификацией смогли проникнуть лишь эврибионтные виды губок, толерантные к этим факторам (Ereskovsky, 1995b). Изученные нами виды (*Iophon piceus*, *Muxilla incrustans* и *Halisarca dujardini*) подвержены характерным для Белого моря резким сезонным колебаниям температуры и солености. Однако степень воздействия на них этих факторов существенно различается на мелководье, т.е. в местах обитания *H.dujardini* и в более глубоких участках - местообитаниях *M.incrustans* и *I.piceus*. Соответственно репродуктивные тактики как набор адаптаций к этим факторам у данных видов различны.

Различные стадии полового цикла губок тесно коррелируют с сезонными изменениями во внешней среде. В первую очередь следует отметить связь основных этапов оогенеза с температурой воды. Так, у всех изученных губок начало дейтоплазматического роста приходится на период гидрологической весны. Конец вителлогенеза и созревание яйцеклеток, также как и эмбриональное развитие, происходит гидрологическим летом. Выход личинок осуществляется также в летний гидрологический сезон. Именно на данный период приходятся максимальные среднегодовые температуры в Белом море (Бабков, 1984), которые оказываются наиболее благоприятными для последующего развития молодых губок.

Известно, что судить о положении популяции в континууме r-k отбора можно лишь в конкретном ареале данного вида в определенный отрезок времени (Pianka, 1978). Средой обитания *H.dujardini* во всем его ареале являются наиболее изменчивые условия мелководья, а *M.incrustans* и *I.piceus* обитают в более стабильных и предсказуемых условиях. Несмотря на то, что эврибионтные виды *M.incrustans* и *I.piceus*, как и *H.dujardini*, подвержены сезонным колебаниям среды, всё же эти колебания оказываются не столь жесткими, как на мелководье, благодаря вертикальной стратификации вод Кандалакшского залива. Поэтому можно предположить, что *M.incrustans* и *I.piceus* располагаются в r-K континууме ближе к K-стратегам, тогда как *H.dujardini* представляет собой r-стратега. Основанием для подобного вывода могут служить следующие факты: 1) низкое репродуктивное усилие (вклад организма в данный акт размножения), характерное для *M.incrustans* и *I.piceus* (около 6,8% и 1,2% от объема родительских тканей,

соответственно), тогда как у *H.dujardini* оно составляет около 69%; 2) как следствие, локальный характер деструкции тканей родительских особей *M.incrustans* и *I.piceus*, не затрагивающий всего организма. Для *H.dujardini* характерна практически полная деструкция материнских тканей после каждого акта размножения; 3) период размножения *M.incrustans* и *I.piceus* растянут и занимает практически все гидрологическое лето, у *H.dujadrini* этот период сокращен приблизительно до 3-х недель.

Вся совокупность данных по эмбриологическим исследованиям губок Белого моря легла в основу монографии по сравнительной эмбриологии губок (Ересковский, 2005).

Беломорские Cnidaria использовались для решения следующих задач:

1. Исследование бесполого размножения, гаметогенеза и раннего развития кишечноротовых (Полтева, Кваде, 1980; Полтева, Айзенштадт, 1980а; Айзенштадт, Полтева, 1981, 1982;; Донаков 1988; Donakov et al., 1999; Krauss, Rodimov, 1999; Родимов, 2000; Родимов, 2005).

2. Изучение сегрегации и динамики стволовых интерстициальных клеток (Полтева, Айзенштадт, 1980б; Полтева, Донаков, 2004). Методами автордиографии и электронной микроскопии показано обособление i-клеток в энтодерме паренхимулы гипогенетических гидроидов. Изучена сезонная динамика клеточного состава колонии *Obelia* при резорбции гидрантов и вертикальных побегов осенью, подготовке к перезимовыванию в виде гидроризы и при восстановлении клеточного состава колонии весной (в частности, всей системы стволовых i-клеток за счет клеток – родоначальниц).

3. Изучение восстановительных морфогенезов у гидроидов. При изучении различных регенерационных явлений и соматического эмбриогенеза (например, восстановление полипа из фрагментов энто или эктодермы) основное внимание уделялось гистогенетическим процессам и клеточной трансдифференцировки (Полтева, 1981, 1996; Маркова, 1987).

Под руководством Д.Г.Полтевой по беломорской тематике защищено 8 дипломных работ, 2 магистерских и 1 кандидатская диссертация (В.В.Донаков).

Исследование онтогенеза полихет и связанных с ним восстановительных морфогенезов проводилось И. Г. Маликовой со студентами (Т.А.Плющ, Е.М.Щукина, И.О.Соколова и др.) и

аспирантами (В.С.Трубачева, Е.М.Юсупова). Объектами работ были выбраны *Nereimyra punctata* и *Pygospio elegans*, отличающиеся по характеру размножения (только половое у *N.punctata*, половое и бесполое у *P.elegans*) и метамерии тела (постоянное число сегментов у *N. punctata*, непрерывное нарастание сегментов у *P.elegans*). Было исследовано становление метамерии у личинок *P.elegans* и показано двухэтапное формирование ларвальных сегментов (3+3). Постларвальные сегменты, отличающиеся по способу сегментации мезодермы, опережающей сегментацию эктодермы, закладываются последовательно в предпигидиальной области в соответствии с теорией П.П.Иванова (1944) о первичной и вторичной метамерии (Маликова, Соколова, 1990а). И.Г.Маликовой со студентами была начата работа по изучению морфологии, количественному составу и пролиферации клеток зоны роста у личинок и взрослых особей *P.elegans* с использованием методов электронной микроскопии и автордиографии (Маликова, Соколова, 1990). Установлено, что типы восстановительных морфогенезов находятся в тесной зависимости от особенностей жизненного цикла и своеобразия организации полихет (Маликова, 1975, 1985; Маликова, Плющ, 1985; Трубачева, 1986; Юсупова, Маликова, 1986).

Исследуя регенерацию у беломорских трикладид *Uteriporus vulgaris* и *Procerodes solowetziana* в норме и в условиях длительного голодания, И.В.Пылило (1979) впервые показала факт восстановления переднего и заднего (с глоткой) концов тела животных после их удаления. Наблюдалось явное (на 4-7 дней) ускорение регенерационного процесса в группах голодающих червей, по сравнению с контрольными, что, возможно, связано с усилением метаболических процессов.

В 1975 году на МБС развернул работу филиал лаборатории экспериментальной цитологии, входившей в те годы в состав кафедры цитологии и гистологии, а впоследствии – кафедры эмбриологии. Силами сотрудников лаборатории - А.К.Дондуа, В.И.Ефремова, В.Ю.Сидорова, П.А.Сидоровой, Ж.Е.Федоровой с помощью студентов кафедры в короткое время были созданы гистологическая лаборатория и изотермические помещения, позволившие вести экспериментальные исследования на морских беспозвоночных при контролируемой температуре. При существенной материальной поддержке Биологического института ЛГУ с помощью группы аквалангистов, руководимой Олегом

Евгеньевичем Дроевским, была оборудована лаборатория, приспособленная для проведения исследований с применением радиоактивных предшественников нуклеиновых кислот и белков. Один из членов этой группы - Константин Викторович Малахов впоследствии стал сотрудником лаборатории и внес существенный вклад в техническое оснащение филиала. С 1985 по 1993 г. на должности старшего инженера лаборатории работал Борис Иванович Фроленков, самоотверженными усилиями которого поддерживалось в рабочем состоянии все разнообразное оборудование лаборатории от аналитических весов до холодильных агрегатов и лодочных моторов. В лаборатории было свое небольшое судно (стальной мотоневодник) "Нектохета", названное так из-за своих небольших размеров в честь личинки главного объекта исследований лаборатории – полихеты *Nereis virens*. Исследования на *Nereis* стали возможными благодаря усилиям главным образом Ж.Е.Федоровой и П.А.Сидоровой, которые отработали методики раздельного лова самцов и самок этой полихеты в период нереста, искусственного оплодотворения и культивирования зародышей и личинок в лабораторных установках с постоянным перемешиванием воды.

Первый период работы филиала был связан преимущественно с исследованием особенностей циклов клеточной репродукции в онтогенезе животных. Методом тимидиновой автордиографии изучались клеточные циклы в развитии гидроидных полипов (Н.Мальченко), морских звезд (Е.И.Калинина, О.Б.Лаврова), полихеты *N.virens* (А.К.Дондуа, Ж.Е.Федорова). Материалы этих исследований составили основу докторской диссертации, защищенной А.К.Дондуа в 1983 г. Другая линия работ этого периода была связана с изучением морфогенетической активности ядер в онтогенезе *N.virens* и транскрипции РНК в опытах с актиномицином D и другими ингибиторами (А.К.Дондуа, П.А.Сидорова, Ж.Е.Федорова). В рамках подготовки кандидатской диссертации было проведено подробное исследование дифференциации хетоносных мешков и хет на ультраструктурном уровне (В.Ю.Сидоров).

Второй период работы филиала наступил после возвращения лаборатории в лоно кафедры эмбриологии, которую в 1987 г. возглавил А.К.Дондуа, иницировавший работы в новой для кафедры области молекулярно-биологической эмбриологии. В частности, А.К.Дондуа обосновал важность изучения Нох-генов у полихет для

сравнительной биологии развития. В ходе начатых на филиале работ по генетике развития полихет впервые в мировой литературе был описан полный кластер Нох-генов полихеты *N. virens* (Т.Ф.Андреева). Это фундаментальное исследование послужило одним из обоснований для построения новой филогенетики билатеральных животных. Исследования Т.Ф.Андреевой открыли возможность для начала планомерного исследования функций Нох-генов в раннем развитии полихет. С помощью методов молекулярной гибридизации *in situ* и другим подходам были охарактеризованы особенности локализации и время экспрессии Нох-генов в эмбриональном и личиночном развитии *N.virens* (Т.Ф.Андреева, М.А.Кулакова, Н.М.Корчагина, Р.П.Костюченко, Е.Шурыгина, Е.Новикова, Н.Бакаленко). Благодаря освоению современных молекулярно-биологических методов, чему в немалой степени способствовали творческие контакты с рядом западноевропейских лабораторий (М.Эйкем, Кэмбридж; Д.Арендт, Гейдельберг; А.Фишер, Майнц), стало возможным изучение на новом уровне и морфологии раннего развития. Так, с помощью метода конфокальной лазерной микроскопии и мечения бластомеров Р.П.Костюченко исследует генеалогию и перемещение клеток различных линий в ходе формирования различных зачатков трохофоры. Проводится экспериментальное исследование дифференциации трохобластов (А.К.Дондуа, Р.П.Костюченко, Ж.Е.Федорова) у зародышей *N.virens* с попыткой выяснить стадию, на которой начинается экспрессия генов, специфических для цилиогенеза.

Литература

- Айзенштадт Т.Б., Полтева Д.Г. Происхождение i-клеток и ранние стадии оогенеза у морского гидроидного полипа *Obelia* // Онтогенез. 1981. Т. 12, № 3. С. 243-250.
- Айзенштадт Т.Б., Полтева Д.Г. Исследование вителлогенеза у гидроидных полипов *Obelia loveni* и *Obelia flexuosa* // Онтогенез. 1982. Т. 13. С. 28-33.
- Андреева Т.Ф., Кук Ч., Корчагина Н.М., Эйкем М., Дондуа А.К. Клонирование и анализ структурной организации Нох-генов полихеты *Nereis virens* // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 3. С. 225 - 233.
- Бабков А.И. О принципах выделения гидрологических сезонов // Исслед. Фауны морей. Ленинград, Изд. Наука. 1984. Т. 31 (39). С. 84-88.
- Гонобоблева Е.Л. Строение дисферульной личинки и особенности

- метаморфоза *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) из Белого моря // Вестник СПбУ. Сер. 3. 2000. Вып.2, № 11. С. 118-121.
- Донаков В.В. Сперматогенез колониального гипогенетического полипа *Obelia loveni* (Hydrozoa, Leptolida) // Онтогенез. 1988. Т. 19, № 5. С. 513-522.
- Дондуа А.К. Влияние актиномицина Д и сибиромидина на эмбриональное и личиночное развитие *Nereis virens* // Онтогенез. 1975. Т.6, № 5. С. 475-484.
- Дондуа А.К. Структура клеточного цикла в период раннего дробления у полихеты *Nereis virens* // Онтогенез. 1980. Т.11, № 6. С. 627-631.
- Дондуа А.К. (отв. редактор). Клеточное размножение и процессы дифференциации. М., 1983. 248 с.
- Дондуа А.К. Функции клеточной репродукции в раннем эмбриогенезе животных // Онтогенез. 1986. Т.17, № 4.
- Дондуа А.К. Роль кластерных гомеобоксодержащих генов в морфогенезе животных // Онтогенез. 1997. Т.28, № 1. С. 3-17.
- Дондуа А.К., Костюченко Р.П., Федорова Ж.Е. Влияние афидиколина на дифференциацию трохобластов в раннем онтогенезе полихет // Онтогенез. 1996. Т.27, № 6. С. 419-426.
- Дондуа А.К., Сидорова П.А. Желточная оболочка яйцевых клеток *Nereis virens* и изменение ее проницаемости при действии цитохалазина В // Цитология. 1986. Т.28, № 2. С. 173-179.
- Дондуа А.К., Сидорова П.А. Исследование ультраструктурных изменений клеток и теплоустойчивость зародышей *Nereis virens* на разных этапах онтогенеза // Онтогенез. 1990. Т.21, № 6.
- Дондуа А.К., Сидорова П.А., Федорова Ж.Е. Особенности поступления 3Н-тимидина в зародыши и его включение в ДНК на разных этапах развития // Онтогенез. 1979. Т.10, № 5. С. 630-635.
- Дондуа А.К., Федорова Ж.Е. Влияние актиномицина Д и сибиромидина на включение 3Н-тимидина на разных стадиях развития *Nereis virens* // Онтогенез. 1977. Т.8, № 2. С. 170-175.
- Дондуа А.К., Федорова Ж.Е. Кинетика поступления аланина в зародыши полихеты *Nereis virens* // Цитология. 1986. Т.28, № 5. С. 565-569.
- Дондуа А.К., Федорова Ж.Е., Вачев В.М., 1984. Изменение чувствительности к колхицину систем, обеспечивающих поступление 3Н-тимидина на разных этапах онтогенеза полихеты *Nereis virens* // Онтогенез. Т.15, № 3. С. 304-307.
- Ересковский А.В. Формирование личинки *Iophon piceus* (Demospongiae, Poresclerida) // Зоол. журн. 1986. Т. 65. С. 1614-1621.
- Ересковский А.В. Дополнения к фауне губок Белого моря // Вестник СПбГУ. 1993а. Сер.3. Вып.2. N 10. С. 3-12.

- Ересковский А.В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей. 1. Систематический состав // Вестник СПбГУ. 1993б. Сер.3. Вып.3. N 17. С. 19-28.
- Ересковский А.В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей.2. Биогеографический и сравнительно-фаунистический анализ // Вестник СПбГУ. 1994а. Сер.3. Вып.1. N 3. С. 13-26.
- Ересковский А.В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей. 3. Зависимость распределения от температуры и солености // Вестник СПбГУ. 1994б. Сер.3. Вып. 3. С. 3-17.
- Ересковский А.В. Материалы к познанию фауны губок Белого и Баренцева морей.4. Вертикальное распределение // Вестник СПбГУ. 1995. Сер.3. Вып.1. N 3. С. 3-17.
- Ересковский А.В. Особенности репродуктивных циклов некоторых беломорских губок // Экологические исследования беломорских организмов. Тезисы докладов Междунар. конференции. СПб., 1997. С. 27.
- Ересковский А.В. Развитие губок отряда Harposclerida // Биол. моря. 1999. Т. 25. №. 5. С. 333-343.
- Ересковский А.В. 2002. Полиаксиальное дробление губок (Porifera) - новый тип дробления многоклеточных животных // Доклады АН, 2002, Т. 386, N 5, С. 472-474.
- Ересковский А.В. Проблема колониальности, модулярности и индивидуальности губок и особенности их морфогенезов при росте и бесполом размножении. Биология моря // 2003. Т. 29, № 1. С. 3-12.
- Ересковский А.В. Сравнительная эмбриология губок (Porifera). Изд-во СПбГУ. 2005. В печати.
- Ересковский А.В., Короткова Г.П. О причинах своеобразия онтогенеза у губок // Журн. общ. биол. 1999. Т.60. N 3. С. 318-332.
- Ересковский А.В., Плоткин А.С. Экологические закономерности бесполого размножения *Polymastia mammillaris* (Muller, 1806) (Demospongiae, Tetractinimorpha) в Кандалакшском заливе Белого моря // Вестн. СПбГУ. 1996. Сер.3. Вып. 3. С. 102-103.
- Ересковский А.В., Сизова Н.А. Некоторые особенности раннего эмбриогенеза беломорской губки *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Dendroceratida) // Вестн. СПбГУ. 1996. Сер. 3. Вып. 3. С. 103.
- Ефремова С.М., Свиридова Т.К. 1987. Особенности гаметогенеза и эмбрионального развития беломорской губки *Gellius angulatus* (Lundbeck, 1902) (Demospongiae, Haliclonidae) // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Тез. докл. III Регион. Конф., Кандалакша, сентябрь, 1987 г. С. 14-16.
- Ефремова С.М., Ересковский А.В., Токина Д.Б. 1987а. Гаметогенез у

- губок сем. Muxillidae Белого моря. 1. Оогенез *Iophon piceus* и *Muxilla incrustans* // Онтогенез. Т.18. N 3. С. 257-262.
- Ефремова С.М., Ересковский А.В., Токина Д.Б. 1987б. Гаметогенез у губок сем. Muxillidae Белого моря. 1. Сперматогенез *Iophon piceus* и *Muxilla incrustans* // Онтогенез. Т.18. N 3. С. 263-268.
- Короткова Г.П., Ересковский А.В. 1984. Особенности дробления яйца беломорской губки *Halisarca dujardini* Johnston // Вестн. ЛГУ. N 21. С. 36-42.
- Короткова Г.П., Ермолина Н.О. 1982. Период развития личинки *Halisarca dujardini* (Demospongia) // Зоол. журн. Т. 61. Вып. 10. С. 1472-1479.
- Короткова Г.П., Ермолина Н.О. 1986. Участие специализированных амебоцитов в половом эмбриогенезе беломорской губки *Halisarca dujardini* Johnston // Биологические науки. №5. С. 48-53
- Корчагина Н.М., Андреева Т.Ф., Дондуа А.К., 2000. Исследование кластерной организации Нох-генов полихеты *Nereis virens* // Вестник СПбГУ. Сер.3. Вып.2. С. 138-141.
- Костюченко Р.П., Федорова Ж.Е., Дондуа А.К., 2000. Формирование анимально-вегетативной оси в раннем развитии полихеты *Nereis virens* // Вестник СПбГУ. Сер.3. Вып.2. С. 131-134.
- Костюченко Р.П., Дондуа А.К., 2000. Ооплазматическая сегрегация и формирование морфологических осей зародыша полихеты *Nereis virens* // Онтогенез. Т. 31, №2. С. 120-131.
- Костюченко Р.П., Дондуа А.К., 2000. Хронология событий раннего развития полихеты *Nereis virens* // Вестник СПбГУ. Сер.3. Вып.2. С. 127-130.
- Крылова Д.Д., Гонобоблева Е.Л., Кокряков В.Н., Ересковский А.В. 2002. Ультраструктурные и биохимические особенности материнских клеток, проникающих в зародыши и личинки беломорской губки *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // III Научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. С-Петербург, С. 72-73.
- Крылова Д.Д., Гонобоблева Е.Л., Кокряков В.Н., Ересковский А.В. 2003. Биохимические особенности и предполагаемые функции материнских клеток беломорской губки *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // IV Научная сессия МБС СПбГУ. Тезисы докладов. С-Петербург, С. 72-73.
- Маликова И.Г. 1975. Регенерация у *Pygospio elegans* на разных стадиях онтогенеза // Вестник Ленингр. ун-та. № 9. С. 35-40.
- Маликова И.Г. 1985. Изменение способности к регенерации в онтогенезе кольчатых червей // Сравнит. аспекты изучения регенерации и клеточной пролиферации. Ч. 2. С. 180-184.

- Маликова И.Г., Плющ Т.А. 1980. Морфогенетические процессы при восстановлении полихеты *Pygospio elegans* из фрагментов тела // Рук. деп. ВИНТИ, № 1250-80. 18 мп. стр.
- Маликова И.Г., Соколова И.О. 1990. К вопросу о морфологии зоны роста *Pygospio elegans* Claparède (Polychaeta, Spionidae) // Многощетинковые черви и их экологическое значение. Изд. ЗИН РАН, СПб. С. 39-43.
- Маликова И.Г., Соколова И.О. 1990б. Становление метамерии у *Pygospio elegans* Claparède (Polychaeta: Spionidae) // Многощетинковые черви и их экологическое значение. Изд. ЗИН РАН, СПб. С. 43-47.
- Маркова Л.Г. 1987. Развитие гидроидного полипа *Clava multicornis* (Athecata, Coelenterata) из фрагментов эпидермиса // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря // Тез. докл. III регион. конф., сентябрь, 1987. С. 198-199.
- Мухина Ю.И., Подгорная О.И., Ефремова С.М. Особенности личиночных клеток губки *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida). I. Разделение клеток и способность их к агрегации // Цитология. 2004а. Т. 46, № 6. С. 483-491.
- Мухина Ю.И., Подгорная О.И., Ефремова С.М. Особенности личиночных клеток губки *Halisarca duhardini* (Demospongiae, Halisarcida). II. Маркирование некоторых типов клеток личинок губки с помощью поликлональных антител. Цитология. 2004б. Т. 46, № 6. С. 492-497.
- Плоткин А.С., Ересковский А. В., Халаман В.В. Анализ модульной организации Porifera на примере беломорской губки *Polymastia mammillaris* (Muller, 1806) (Demospongiae, Tetractinomorpha) // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60. N 1. С. 18-28.
- Полтева Д.Г. Проблемы i-клеток и восстановительные процессы у кишечнополостных // Архив АГЭ. 1981. Т. 53, № 3. С. 54-61.
- Полтева Д.Г. Трансдифференцировка клеток и морфогенезы у гидроидов // Онтогенез. 1996. Т. 27. С. 17-27.
- Полтева Д.Г., Айзенштадт Т.Б. Ультраструктура личинок морского гидроидного полипа *Obelia* // Цитология. 1980а. Т. 22. С. 61-74.
- Полтева Д.Г., Айзенштадт Т.Б. Обособление i-клеток в раннем личиночном развитии морского гидроидного полипа *Obelia* // Цитология. 1980б. Т. 22. С. 271-280.
- Полтева Д.Г., Квадэ М.Н. Фрустуляция у *Coryne loveni* // Зоол. журн. 1980. Т. 59. С. 965-971
- Полтева Д.Г., Донаков В.В. Сезонная динамика клеточной организации беломорского гидроидного полипа *Gonothyraea loveni* // Труды БиНИИ. 2004. Вып. 51. Морские и пресноводные биосистемы севера Карелии. С. 3-27.

- Родимов А.А. История эмбрионального развития *Bougavillia superciliaris* (Hydrozoa) // Вестник СПбГУ. Сер. 3. 2000. Вып. 2. С. 122-126.
- Щербинина М. А., Андреева Т. Ф., Донжуа А.К. Экспрессия Нох-генов у полихеты *Nereis virens* // Вестник СПбГУ. Сер.3 2000. Вып. 2. С. 142-145.
- Юсупова Е.М., Маликова И.Г. Морфогенетические регуляции в онтогенезе полихет *Pygospio elegans* и *Nereimyra punctata* // Закономерности индивидуального развития живых организмов (Материалы VII Всес. совещ. эмбриол.) М., 1986. С. 21.
- De Rosa D., Jennifer K.G., Andreeva T.F. et al. Нох genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // Nature. 1999. Vol. 399. P. 772-776.
- Donakov V.V., Genichovich G.E., Polteva D.G. Development of hydranth in Campanularia hydrozoa. Origin, resorption, regeneration // Zoosystematica Rossica. Suupl. 1. 1999. P. 135-146.
- Dondua A.K., Kostyuchenko R.P., Fedorova Zh.E. Effects of some cytoskeleton inhibitors on ooplasmic segregation in the *Nereis virens* egg. // International Journal of Developmental Biology. 1997. Vol. 41, N6. P. 853-858.
- Ereskovsky A.V. Materials to the faunistic study of the White and Barents seas sponges. 5. Quantitative distribution // Berliner geowiss. Abh. (A) 16. 1995. P. 709-714.
- Ereskovsky A.V. Materials to the faunistic study of the White and Barents seas sponges. 6. The origins of the White and Barents seas sponge faunas // Berliner geowiss. Abh. (A). 1995. 16, P. 715-730.
- Ereskovsky A.V. Reproduction cycles and strategies of cold-water sponges *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Dendroceratida), *Myxilla incrustans* and *Iophon piceus* (Demospongiae, Poecilosclerida) from the White Sea // Biol. Bull. 2000. Vol. 198. P. 77-87.
- Ereskovsky A.V. Comparative embryology of sponges and its application for poriferan phylogeny // Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. di Genova. 2004. Vol. 68. P. 301-318.
- Ereskovsky A.V., Gonobobleva E.L. New data on embryonic development of *Halisarca dujardini* Johnston, 1842 (Demospongiae: Halisarcida) // Zoomorphology. 2000. Vol. 22. P. 355-368.
- Ereskovsky A.V., Korotkova G.P. About the causes of the peculiarity of the sponge embryogenesis. Modern problems of Poriferan biology // A. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring, (eds.) Berliner geowiss. Abh. 1997. Reihe E. Bd. 20. P. 25-33.
- Gonobobleva E.L., Ereskovsky A.V. Polymorphism in free-swimming larvae of *Halisarca dujardini* (Demosponge, Halisarcida) // Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. di Genova. 2004. Vol. 68: p. 349-356.

- Gonobobleva E.L., Ereskovsky A.V. Metamorphosis of the larva of *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // Bull. Inst. Roy. Sci. nat. de Belgique, Biologie. 2004. V. 74. P. 101-115.
- Krauss Yu., Rodimov A. The early development of the *Obelia* species with sessile gonophores // Zoosystematica Rossica. Suppl. 1. 1999. P. 146-153.
- Krilova D.D., Aleshina G.M., Kokrjakov V.N., Ereskovsky A.V. The study of secretory maternal cell functions in the sponge *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Halisarcida) // Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. Genova. 2002. Vol. 66-67. P. 84-85.
- Krylova D.D., Aleshina G.M., Kokryakov V.N., Ereskovsky A.V. Antimicrobial properties of mesochylar granular cells of *Halisarca dujardini* Johnston, 1842 (Demospongiae, Halisarcida) // Boll. Mus. Ist. Biol. Univ. di Genova. 2004. Vol. 68. p. 399-404.
- Kulakova M. A., Kostyuchenko R. P., Andreeva T. F., Dondu A. K. The Abdominal-B-like gene expression during larval development of *Nereis virens* (Polychaeta) // Mechanisms of Development. 2002. Vol. 115. P. 177 - 179.
- Pianka E. R. *Evolutionary ecology*. Harper and Row, Publ. New York. 1978. 380 p.
- Plotkin A.S., Ereskovsky A.V. Ecological features of asexual reproduction of the White Sea sponge *Polymastia mamillaris* (Demospongiae, Tetractinomorpha) in Kandalaksha Bay // Modern problems of Poriferan biology. A. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring, (eds.) Berliner geowiss. Abh. 1997. Reihe E. Bd. 20.
- Sizova N.A., Ereskovsky A.V. Ultrastructural peculiarity of the early embryogenesis in a White Sea sponge *Halisarca dujardini* (Demospongiae, Dendroceratida). Modern problems of Poriferan biology. A. Ereskovsky, H. Keupp, R. Kohring, (eds.) Berliner geowiss. Abh. 1997 Reihe E. Bd. 20.