

*Геном и план строения:
метаморфозы и детализация
на путях эволюции Metazoa*





ISBN 978-5-903825-55-4

УДК 562/569

Геном и план строения: метаморфозы и
детализация на путях эволюции Metazoa.

Отв. ред. С.В. Рожнов.

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»,
«Морфогенез в индивидуальном и историческом
развитии». Москва, ПИН РАН, 2023. 194 с. (31 ил.,
4 текст. табл.). ISBN 978-5-903825-55-4

<http://www.paleo.ru/institute/publications/>

Ответственный редактор серии академик РАН С.В. Рожнов

Редакционный совет серии:

академик РАН Н.А. Колчанов (ИЦиГ СО РАН, Новосибирск)

академик РАН А.В. Лопатин (ПИН РАН, Москва)

академик А.Ю. Розанов (ПИН РАН, Москва)

д.б.н. В.В. Исаева (ИПЭЭ РАН, Москва)

д.б.н. Н.Д. Озернюк (ИБР РАН, Москва)

д.б.н. Н.В. Пименов (ИНМИ РАН, Москва)

д.б.н. А.Г. Пономаренко (ПИН РАН, Москва)

Ответственный редактор выпуска академик РАН С.В. Рожнов

ISBN 978-5-903825-55-4

© Коллектив авторов

© ПИН РАН, 2023

© А.А. Ермаков (обложка)

Гео-биологические системы в прошлом

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии

Научный совет по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира

Научный совет по биологии развития

Научно-образовательный центр ПИН РАН

ГЕНОМ И ПЛАН СТРОЕНИЯ: МЕТАМОРФОЗЫ И ДЕТАЛИЗАЦИЯ НА ПУТЯХ ЭВОЛЮЦИИ METAZOA

Москва
ПИН РАН
2023

CONTENT

Preface. <i>S.V. Rozhnov</i>	6
M.A. Nikitin, V.V. B.B. Aleoshin (MGU). Why can't we restore the anatomy of an animal from the genome?	9
S.V. Rozhnov (PIN RAS). Evolutionary-ecological aspect of the origin and early diversification of multicellular animals	20
A. Ostrovsky (SPBGU). Evolutionary directions in sexual reproduction in marine invertebrates	39
A.S. Ermakov (MGU, IBD). Mechanobiology and the problem of the integrity of individual development	49
V.V. Isaeva (SIEE RAS, NSCMB RAS). An unusual body plan in Biateria: fractal branching body	68
A.E. Davydov (PIN RAS). Problems of studying hypercalcified sponges	96
S.D. Grebelnyi, N.Yu. Ivanova, E.A. Nefedova (ZIN RAS). Use of the Muller-Haeckel rule for expansion of symmetry changes in diverse groups of coral polyps (Cnidaria: Anthozoa)	105
A.M. Beregova, M.A. Nikitin, K.V. Mikhailov, B.D. Efeykin (MGU). Homologs of genes for eye and limb development in hairworms and nematode	148
D.E. Shcherbakov (PIN RAS). Homeosis, heterochronies and changes in body plan in the evolution of Arthropoda	164
G.V. Mirantsev (PIN RAS). Aberrant arm branching in Paleozoic crinoids	182

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие. <i>С.В. Рожнов</i>	6
М.А. Никитин, В.В. Алёшин (МГУ). Почему мы не можем восстановить по геному анатомию животного?	9
С.В. Рожнов (ПИН РАН). Эволюционно-экологические сценарии формирования и ранней диверсификации первых Metazoa в кислородных оазисах докембрия	20
А.Н. Островский (СПбГУ). Направления эволюции полового размножения у морских беспозвоночных	39
А.С. Ермаков (МГУ, ИБР). Механобиология и проблема целостности индивидуального развития	49
В.В. Исаева (ИПЭЭ, ННЦМБ). Метаморфозы плана строения билатерий	68
А.Э. Давыдов (ПИН РАН). Проблемы изучения гиперкальцифицированных губок	96
С.Д. Гребельный, Н.Ю. Иванова, Е.А. Нефёдова (ЗИН РАН). Использование правила Мюллера-Геккля для объяснения изменений симметрии в разных группах коралловых полипов (Cnidaria: Anthozoa)	105
А.М. Берегова, М.А. Никитин, К.В. Михайлов, Б.Д. Ефейкин (МГУ). Гомологи генов развития глаз и конечностей у волосатиков и нематод	148
Д.Е. Щербаков (ПИН РАН). Гомеозис, гетерохронии и изменения плана строения в эволюции артропод	164
Г.В. Миранцев (ПИН РАН). Аберрантные ветвления рук у палеозойских криноидей	182

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сборник объединяет девять статей, написанных по докладам, прочитанным авторами на трех открытых коллоквиумах «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии», возобновившихся в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН после отмены в России длительных карантинных ковидных ограничений. Статьи представляют собой переработанные в более популярном виде материалы тех же коллоквиумов, опубликованные в Палеонтологическом журнале на английском языке. Статьи сборника предназначены для широкого круга палеонтологов и биологов, включая уже сложившихся специалистов, и студентов, и аспирантов. Сборник назван «Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa», поскольку все статьи в большей или меньшей степени затрагивают актуальные проблемы эволюционной биологии развития, содержащиеся в этом названии. В сборнике участвуют 15 авторов из четырех академических институтов и двух ведущих университетов, Московского (МГУ) и Санкт-петербургского (СПбГУ).

Сборник открывается статьей сотрудников Института физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского МГУ, М.А. Никитина и В.В. Алешина о возможности восстановления анатомии многоклеточных животных по геному. Оценка такой возможности не менее важна для палеонтологов, так как подразумевает и обратный вариант – реконструкцию генома по морфологическим особенностям. Авторы приводят доводы о сильной ограниченности такой взаимной реконструкции и иллюстрируют их примерами на разных группах животных. В статье С.В. Рожнова показано, что эволюционные процессы становления первых многоклеточных животных протекали в кислородных оазисах, возникавших в зонах максимального фотосинтеза на глубинах 10-30 метров в пелагиали и на морском дне из-за задержки выхода кислорода из морской воды в атмосферу. Это определяло неоднократность появления и вымирания формирующихся первых многоклеточных до появления стабильности необходимой для их жизни концентрации кислорода. Обоснована высокая

вероятность возникновения многоклеточности среди предковых для *Metazoa* хоанофлагеллят широким потоком разнообразных жизненных форм, обеспечивших разнообразие морфогенетических путей формирования основных архетипов, постулированными гипотезами Фагоцителлы, Гастреи, Синзооспоры и их модификациями. Следующая статья, написанная А. Н. Островским (СПбГУ), посвящена основным направлениям эволюции полового размножения у морских беспозвоночных. Автор связал колоссальное разнообразие особенностей полового размножения водных, в особенности, морских беспозвоночных животных, с высочайшей эволюционной пластичностью репродуктивных особенностей и их сочетаний – от источников закладки гамет до эмбрионального развития, личиночного строения и метаморфоза. Механобиология и связанная с ней проблема целостности индивидуального развития интересно освещена в статье А. С. Ермакова (МГУ, ИБР РАН), где приведен краткий обзор представлений об интегрирующей роли механических сил и напряжений в развитии живых организмов на разных уровнях организации. Необычные метаморфозы плана строения билатерий, связанные с бифуркацией заднего конца тела, детально рассмотрела В.В. Исаева. Основное внимание Валерия Васильевна уделила фрактальному ветвлению тела *Bilateria*: среди первичноротых у трех видов симбиотических полихет, а у вторичноротых среди иглокожих. У представителей иглокожих (морских лилий, офиур и голотурий) дистальное ветвление лучей идентифицировано как постериорное фрактальное ветвление тела, представляющее собой, подобно такому полихет, новый, уникальный для билатерий план строения.

Последующие статьи связаны с особенностями различных групп животных менее высокого ранга. А.Э. Давыдов (ПИН РАН) рассмотрел проблемы изучения гиперкальцифицированных губок на основе проблематичного, как казалось ранее, материала из подмосковного карбона. Рассмотрев план строения и особенности микроструктуры этих миллиметровых кальцитовых образований, автор привел убедительные доводы в пользу интерпретации их как базальных скелетов гиперкальцифицированных губок. Три автора из Зоологического института РАН, С.Д. Гребельный, Н.Ю. Иванова, Е.А. Нефёдова, в своей статье показали историю формулировки правила Мюллера-Геккеля и возможность его использования для объяснения изменений симметрии в разных группах коралловых полипов. В статье приведена отражающая более современное состояние знаний схема классификации этой группы книдарий. Группа сотрудников московских академических институтов и МГУ А. М. Берегова, М. А. Никитин, К. В. Михайлов, Б. Д. Ефейкин показали наличие в геномах нематод и волосатиков большинства генов, управляющих у других животных развитием глаз и конечностей. Это отвечает концепции «глубокой гомологии» и гипотезе сложно устроенного общего предка

Bilateria, обладавшего глазами и конечностями. Авторы пришли к важному для согласования морфологических и молекулярно-генетических данных для реконструкции филогении выводу: при утрате конкретного признака у животного, ключевые для его развития гены могут сохраняться и выполнять другие функции, принимая участие в развитии других структур. Д.Е. Щербаков (ПИН РАН) в статье «Гомеозис, гетерохронии и изменения плана строения в эволюции артропод» рассмотрел узловые моменты магистральной эволюционной линии рассматриваемого типа, ведущей от полихет к насекомым, и показал, что глубокое всестороннее сходство самых примитивных насекомых, прыгающих щетинохвосток, с высшими раками не оставляет сомнений в происхождении первых непосредственно от вторых. Заключает сборник статья Г.А. Миранцева о самой загадочной группе билатерий – иглокожих. В ней автор рассмотрел частный, но весьма важный вопрос о разнообразии способов ветвления пищевых амбулакральных отростков, рук, у палеозойских морских лилий. Особое внимание он уделит разнообразным абберациям ветвления, обнаруженным среди морских лилий подмосковного карбона.

Хочется надеяться, что публикация очередного сборника из серии «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» привлечет внимание к рассмотренным проблемам новых участников, как начинающих, так и умудренных опытом ученых, и станет хорошим стимулом для проведения следующих коллоквиумов.

С.В. Рожнов

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa.
Серия «Гео-биологические системы в прошлом».
Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии
М.: ПИН РАН, 2023. С. 9–19. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

УДК 595.131.1, 577.218, 591.4.068.5

ПОЧЕМУ МЫ НЕ МОЖЕМ ВОССТАНОВИТЬ ПО ГЕНОМУ АНАТОМИЮ ЖИВОТНОГО?

М.А. Никитин, В.В. Алёшин

*Научно-исследовательский институт физико-химической биологии
имени А.Н. Белозерского МГУ, Москва
nikitin.fbb@gmail.com*

Одной из целей генетики развития является расшифровка анатомии организмов по их геному. Изучение гомеозисных мутантов *Drosophila* показало, что отдельные элементы анатомии могут иметь четкие геномные корреляты. Однако мы до сих пор далеки от полного решения этой задачи. Данный обзор анализирует причины того, что несмотря на быстрое накопление геномных данных, прогресс в этой области идет очень медленно. Эти причины связаны, в частности, с большим количеством нейтральных (не влияющих на морфологию) изменений регуляторных областей генома, а так же с локализацией эволюционно важных изменений в некодирующих областях генома. Поэтому особую важность имеет экспериментальная проверка функциональной роли генетических различий с помощью скрещивания или трансгенных методов.

Ключевые слова: план строения, гомеобоксные гены, глубокая гомология, гены развития

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ГОМЕОЗИСНЫХ МУТАЦИЙ И ЗАТРАГИВАЕМЫХ ИМИ ГЕНОВ

Происхождение различных планов строения тела животных интересовало сравнительных анатомов и эволюционистов с XIX века. Но лишь к 1970-м годам появилась возможность экспериментального изучения связи плана строения с генами. Это стало возможно благодаря изучению гомеозисных мутаций у мухи *Drosophila*. Гомеозисные мутации превращают

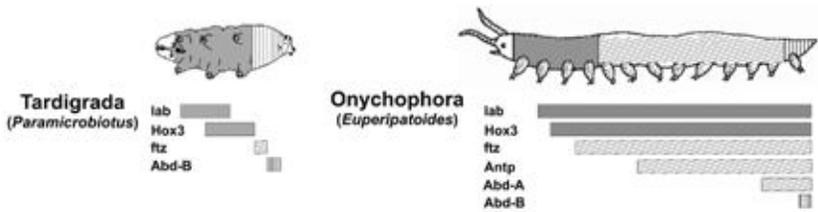
одну часть тела в другую, которая в норме должна располагаться в другой части тела. Например, у мутантов *Antennapedia* антенны преобразуются в подобие ноги. В классических работах на *Drosophila* (Lewis, 1978; Bender et al., 1983; Scott, Weiner, 1984; Harding et al., 1985) было показано, что мутации этого типа связаны с особой группой гомологичных генов семейства Нох. Эти гены располагаются в хромосоме компактным кластером, причем порядок генов в кластере похож на порядок сегментов в теле, разметкой которых управляют эти гены. Каждый из сегментов зародыша *Drosophila* обладает уникальной комбинацией активных Нох-генов (или уровней их активности в случае брюшных сегментов) и, следовательно, уникальной комбинацией концентраций белков *hox*. Эти уровни белков образуют биохимическую «координатную сетку», благодаря которой каждая клетка зародыша обладает информацией о том, в какой части зародыша она находится. Эта информация необходима, чтобы клетки разных сегментов образовывали характерные именно для этих сегментов структуры – антенны и ротовые конечности на голове, ноги на груди и никаких конечностей на сегментах брюшка.

Интересно, что при некоторых гомеозисных мутациях *Drosophila* у мух проявляются черты, которыми обладали их далекие предки. Например, мутация *Bithorax* приводит к превращению третьего грудного сегмента в копию второго, а жужжалец – во вторую пару крыльев. Жужжальца на третьем грудном сегменте являются общим признаком отряда Diptera, к которому относятся мухи и комары, а две похожие пары крыльев характерны для примитивных насекомых вроде поденок и равнокрылых стрекоз. Отсюда естественно следует соблазн связать изменения кластера Нох-генов с перестройками планов строения в эволюции животных.

КОРРЕЛЯЦИИ ИЗМЕНЕНИЙ НОХ-КЛАСТЕРОВ И ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ РАЗНЫХ ТИПОВ ЖИВОТНЫХ

По мере накопления данных о геномах различных животных накапливались примеры совпадений между особенностями Нох-кластера и плана строения отдельных групп животных. Большинство этих примеров связано с упрощением строения и укорочением тела (рис. 1). Так, у тихоходок отсутствуют задние Нох-гены *Antp*, *Ubx* и *abd-A*, маркирующие у насекомых грудь и брюшко (Smith et al., 2016). Тело тихоходок состоит всего из четырех сегментов, соответствующих четырем передним сегментам членистоногих и онихофор (антеннальному, вставочному, мандибулярному и максиллярному в случае насекомых), задние Нох-гены в разметке этих сегментов не участвуют, поэтому после укорочения тела ненужные более гены были утрачены. Аналогичная утрата задних Нох-генов наблюдается у коловраток – микроскопических ресничных червей, которые по-

a



b

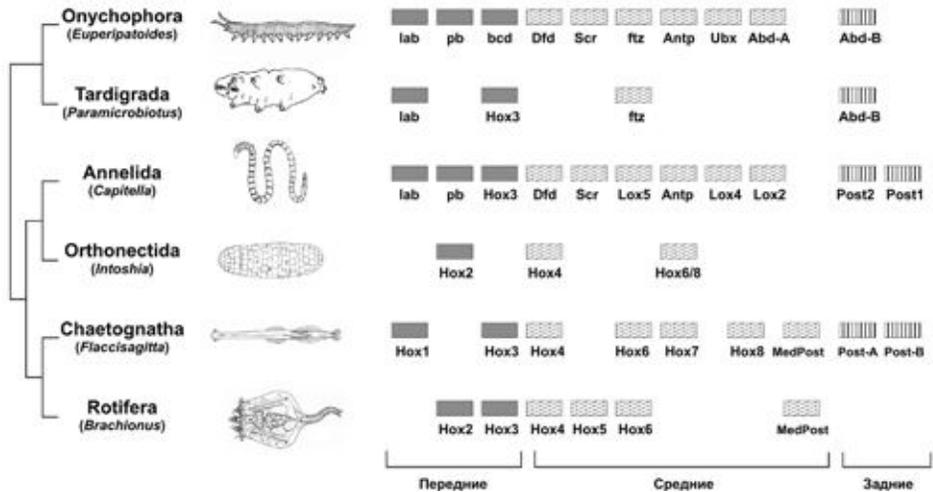


Рис. 1. Зоны экспрессии Нох-генов у двух представителей Panarthropoda: тихоходки и онихофоры. Тихоходки отличаются от других Panarthropoda олигомеризацией тела и исчезновением таких гомеобоксных генов, как Antp, Ubx и Abd-A, контролирующих разметку груди и брюшка насекомых. В результате у тихоходок соприкасаются зоны экспрессии переднего гена Hox3 (гомолог Vcd артропод) и заднего Abd-B (a). Строение Нох-кластеров отдельных типов Protostomia. В нескольких эволюционных ветвях Protostomia произошла олигомеризация тела и исчезновение большей части Нох-генов, размечающих заднюю часть тела. Приведено строение Нох-кластеров укороченных Tardigrada, Orthonectida и Rotifera, а так же близких к ним типов животных с длинным телом – Onychophora, Annelida и Chaetognatha, соответственно. У Orthonectida Нох-кластер распался и три оставшихся Нох-гена находятся в разных участках генома (b).

добно тихоходкам претерпели миниатюризацию и утрату задних отделов тела (Fröblius, Funch, 2017). Еще более упрощенные паразитические черви Orthonectida и Dicyemida тоже понесли утрату многих Нох-генов. В геноме *Intoshia linei* (Orthonectida) сохранилось лишь три Нох-гена, относящихся к передним и средним (Hox2, Hox4, Hox6-8), задние полностью утрачены (Mikhailov et al., 2016). У *Dicyema*, напротив, утрачены передние Нох-гены и сохранились задние (Zverkov et al., 2019).

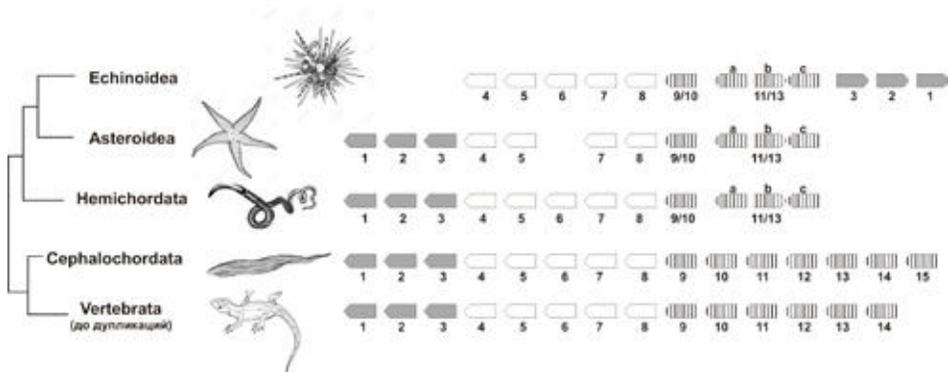


Рис. 2. Строение Нох-кластеров у Deuterostomia. У морских ежей и голотурий (Echinozoa) произошла транслокация с инверсией трех передних Нох-генов в конец кластера. Эту перестройку пытались связывать с радикальной перестройкой симметрии у иглокожих, но у Asterozoa и Crinoidea этой инверсии-транслокации нет, поэтому ее нельзя считать коррелятом пятилучевой симметрии иглокожих. Кроме того, вторичноротые животные в целом отличаются от первичноротых, в частности, дубликациями задних Нох-генов. Их количество составляет от 4 у иглокожих до 7 у ланцетника, тогда как у Protostomia их чаще всего 1-2. У хордовых дополнительные задние Нох-гены участвуют в разметке постанального хвоста, а у позвоночных – также и в развитии конечностей.

Интересная история связана с Нох-генами иглокожих. Иглокожие – тип животных, претерпевший радикальную перестройку плана строения. Предки иглокожих имели двустороннюю симметрию, подобно большинству животных, но затем перешли к сидячему образу жизни. При этом на исходную двустороннюю симметрию у них наложилась вторичная лучевая симметрия, количество лучей чаще всего составляет пять. Палеонтологические данные показывают, что в эволюции иглокожих была стадия полной потери симметрии. В развитии многих иглокожих происходит катастрофический метаморфоз с утратой большей части тела личинки, при этом оси тела взрослого животного и личинки совершенно не совпадают. В работе (David, Mooi, 2014) был проанализирован Нох-кластер морского ежа и выяснилось, что три передних гена (Нох1-Нох3) у него подверглись инверсии (перевороту) и транслокации (перемещению) в конец кластера, после задних генов, так что Нох1 стал последним геном кластера (рис. 2). Более того, было показано, что подвергшиеся транслокации передние гены работают в тех органах, которые являются инновациями иглокожих (David, Mooi, 2014). На этом основании David и Mooi предположили, что данная инверсия-транслокация Нох1-Нох3 является геномным коррелятом радикальной перестройки плана строения у иглокожих.

Последующие исследования опровергли это смелое предположение. После прочтения генома морской звезды оказалось, что ее Нох-кластер не

имеет такой инверсии-транслокации и по порядку генов полностью совпадает с Нох-кластером полухордовых животных (*Saccoglossus*), имеющих обычную двустороннюю симметрию (Vugne et al., 2016). Инверсия-транслокация Нох1-Нох3 является особенностью только морских ежей и голотурий (группа Echinozoa)

В типе хордовых Нох-кластер увеличен за счет дубликаций задних Нох-генов. У ланцетника количество генов в Нох-кластере достигло 15, что является одним из самых больших значений среди животных (рис. 2). У общего предка позвоночных было 14 Нох-генов в кластере, у общего предка хордовых – как минимум 12 (Pascual-Anaya et al., 2013). Дополнительные задние Нох-гены участвуют в разметке характерного для хордовых постанального хвоста и, вероятно, их можно считать коррелятами этой особенности плана строения хордовых.

В развитии конечностей позвоночных животных так же участвуют задние Нох-гены (Sordino et al., 1995). У рыб паттерны экспрессии генов сходны как в зачатках парных конечностях (спинные и брюшные плавники), так и в зачатках непарных плавников – хвостового, спинного и анального (Cotoras, Allende, 2015). Возможно, что дополнительные задние Нох-гены позвоночных стали преадаптацией, открывшей возможность развития сложных конечностей.

В дальнейшей эволюции позвоночных животных тоже есть примеры корреляций между изменением набора Нох-генов и плана строения. Например, в отряде чешуйчатых рептилий (*Squamata* – ящерицы и змеи) неоднократно происходили потери конечностей и перестройки осевой разметки, особенно выраженные у змей. Нох-кластеры чешуйчатых эволюционно изменчивы, в них много раз происходили потери регуляторных участков, консервативных у других позвоночных, и вставки мобильных элементов. Исчезновение ног у змей удалось связать с делецией в регуляторном участке гена *Shh* (подробнее см. ниже). Конкретные изменения, связанные с перестройкой плана строения безногих ящериц, еще предстоит выяснить (Di-Poi et al., 2010).

НЕЙТРАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ НОХ-КЛАСТЕРА

При сравнении Нох-кластеров разных видов животных обязательно будут найдены многочисленные различия. Однако они совершенно не обязательно будут связаны с различиями в плане строения. Так, при сравнении Нох-кластеров 13 видов мух рода *Drosophila* (Negre, Ruiz, 2007) было обнаружено пять инверсий и шесть транспозиций, произошедших в ходе эволюции этого рода. Тем не менее все виды *Drosophila* обладают идентичным планом строения и неспециалист многих из них даже не сможет различить. Таким образом молекулярная эволюция Нох-кластера, и скорее

всего остальных генов, управляющих анатомией животного, имеет большой нейтральный компонент. Если мы сравниваем Нох-кластеры животных, принадлежащих к разным типам и классам, возникает нетривиальная задача выделить значимые для анатомии изменения Нох-кластера из фона множества нейтральных изменений. Данных о последовательности геномов для этого недостаточно, нужны эксперименты.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ПРОВЕРКА ГЕНЕТИЧЕСКИХ КОРРЕЛЯТОВ АНАТОМИЧЕСКИХ ВАРИАЦИЙ

Примеры нейтральной эволюции Нох-кластера показывают, что предполагаемые геномные корреляты анатомических различий не обязательно на самом деле являются таковыми. В идеале, их надо проверять, внося аналогичные генетические изменения в геном вида, у которого их в норме нет. Это технически возможно только при сравнении достаточно близких таксонов: видов, родов, семейств, максимум – отрядов. В случае внутривидовых различий можно использовать скрещивание. Примеры таких исследований немногочисленны, но они есть и представляют большую ценность, поэтому мы рассмотрим их подробнее.

Одно из таких исследований раскрыло геномные основы особенностей женской репродуктивной системы кротов (*Talpidae*), довольно необычной для млекопитающих. Самки кротов имеют высокий уровень андрогенов, такой же как самцы, а вместо типичных яичников у них присутствует овотестис – химерная гонада как с яичниковой, так и с семенниковой тканью. Семенные каналцы в овотестисе кротов гистологически различимы, но не функционируют, а Лейдиговы клетки нормально работают и выделяют мужские гормоны (Bagtioncevo et al., 2004). Анализ экспрессии генов, вовлеченных в развитие гонад, показал повышенную экспрессию секретрируемого фактора дифференцировки семенников FGF9 и фермента синтеза андрогенов CYP17A1 у кротов по сравнению с остальными млекопитающими (Real et al., 2020). Аминокислотные замены, обнаруженные у кротов в этих генах и влияющих на них транскрипционных факторах, были найдены так же в базах данных мутаций мышей и человека и ни одна из них не приводила к развитию овотестис. Дальнейшие исследования показали, что у кротов имеется тандемная трипликация гена CYP17A1 и инверсия участка хромосомы длиной около 26 млн пар нуклеотидов на расстоянии 1.3 млн пар нуклеотидов от гена FGF9. Во фрагменте, подвергнувшемся инверсии, нет генов, вовлеченных в развитие гонад, однако там содержатся локусы-инсуляторы (некодирующие участки ДНК, регулирующие упаковку хроматина). Инверсия приводит к изменению упаковки хроматина и сближению гена FGF9 с дополнительным энхансером. В экспериментах с трансгенными мышами с постоянно повышенной экспрессией FGF9 было

показано, что она приводит к образованию овотестис или полному превращению яичников в семенники у мышей с женским хромосомным полом (Real et al., 2020). Таким образом, в случае с овотестис кротов главный геномный коррелят фенотипических изменений – инверсия участка хромосомы, не нарушающая никакие кодирующие последовательности и находящаяся на значительном расстоянии от гена, изменение экспрессии которого является непосредственной причиной развития овотестис. Для обнаружения подобных хромосомных перестроек необходима сборка последовательности генома до целых хромосом при помощи технологии сшивок хроматина (Hi-C), что значительно сложнее и дороже, чем просто прочтение полной последовательности генома при помощи секвенаторов нового поколения. Для выяснения роли этой хромосомной перестройки в изменении анатомии животного были необходимы измерения уровня экспрессии множества генов, а так же обширные базы данных по фенотипическим эффектам точечных мутаций у мышей и людей.

Исчезновение ног у змей удалось связать с изменением энхансера ZRS гена *Shh*. Ген *Shh* (Sonic hedgehog) – многофункциональный регулятор морфогенеза, участвующий в формировании многих органов, и он имеет множество энхансеров, запускающих его экспрессию в разных местах зародыша. Экспрессия *Shh* в почках конечностей управляется энхансером ZRS. Трансгенные мыши, ZRS которых заменен на гомологичный энхансер кобры или питона, рождаются с сильно недоразвитыми конечностями. Замена же ZRS мыши на ZRS латимерии или человека не влияет на развитие конечностей (Kvon et al., 2016). Энхансер ZRS змей отличается от такового у других позвоночных делецией 17-нуклеотидного участка, содержащего сайт связывания транскрипционных факторов *HoxD* (Leal, Cohn, 2016). Хищный энхансер питона с восстановленной делецией запускает развитие нормальных конечностей у трансгенных мышей (Kvon et al., 2016).

Другие исследования раскрыли генетические основы различий взаимного расположения анатомических структур на примере вариаций окраски у шмелей, у бабочек *Heliconius* и расположения шипов у колюшек *Gasterosteus*. У шмеля *Bombus melanopygus* есть две морфы, с рыжим либо с черным пятном на 3-4 сегментах брюшка (Tian et al., 2019). Этот признак экологически важен, так как две морфы *B. melanopygus* мимикрируют под различные другие виды шмелей, обитающих в том же регионе (Калифорния). Лабораторные скрещивания показали, что цветовая морфа наследуется по Менделю как моногенный признак, рыжее пятно доминантно. Только у морфы с рыжим пятном наблюдается пик экспрессии гомеобоксного гена *Abd-B* в зоне этого пятна на поздних стадиях куколки, когда экспрессия остальных гомеобоксных генов падает. Генетические различия между двумя морфами связаны с межгенным участком между генами *Abd-A* и *Abd-B*,

точнее – с почти 50 нуклеотидными заменами на участке длиной 4 т.п.н. Этот участок не содержит известных кодирующих последовательностей или сайтов связывания транскрипционных факторов, поэтому непонятно, как эти нуклеотидные различия приводят к изменению экспрессии Abd-B. У других калифорнийских видов *Bombus* с похожими цветовыми морфами нет ничего похожего на эти аллельные варианты межгенного участка Abd-A:Abd-B и, видимо, цветовой диморфизм определяется совсем другими локусами (Tian et al., 2019).

Различные виды колюшек обладают внутривидовым полиморфизмом по количеству спинных шипов. Предполагается, что разное число шипов может быть адаптивно в водоемах с разным набором хищников, так как длинные шипы мешают проглотить колюшку хищным рыбам, но облегчают ее схватывание беспозвоночными хищниками, такими как личинки стрекоз (Morris et al., 1956; Marchinko, 2009). В работе (Wucherpfennig et al., 2022) была изучена генетическая основа полиморфизма числа шипов у двух видов колюшек, *Gasterosteus aculeatus* и *Apeltes quadracus*. В обоих случаях скрещивание и картирование указало на некодирующий участок между гомеобоксными генами HOXD9B и HOXD11B. Морфы различаются зонами экспрессии HOXD11B. У *Gasterosteus* многошиповый аллель отличается двумя вставками транспозонов и делецией энхансера AxE, у *Apeltes* – однонуклеотидными заменами в том же энхансере AxE. Таким образом у разных видов колюшек количество шипов меняется под действием разных мутаций в одном и том же регионе генома.

У бабочек *Heliconius*, как и у шмелей, вариации окраски связаны с мимикрией. Генетическая основа их изучалась в ряде работ и связана большей частью с изменениями зон экспрессии регуляторных генов *Optix*, *Cortex* и *WntA* (Reed et al., 2011; Martin, Reed, 2014; Van Belleghem et al., 2017; Mazo-Vargas et al., 2022). У *Heliconius* были показаны случаи возникновения похожих фенотипов за счет разных мутаций, как и у рассмотренных выше шмелей и колюшек. Кроме того, были найдены случаи межвидовой передачи адаптивных аллелей за счет интрогрессии (Dasmahapatra et al., 2012) и наследования предковых полиморфизмов разными видами-потомками (Gallant et al., 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема связи между геномом и анатомией животных далека от решения. Причин этому множество. Во-первых, при сравнении геномов разных видов мы всегда находим множество различий в генах-регуляторах развития, но значительная часть этих различий нейтральна, то есть не влияет на анатомию. Поэтому сравнения геномов недостаточно, чтобы выявить геномные корреляты анатомических различий. В тех случаях, когда эти геномные корреляты удалось выявить, использовалось либо создание транс-

генных организмов (например, мыши с фрагментами ДНК змей), либо скрещивание разных морф одного вида (колюшки, шмели, бабочки *Heliconius*).

Во-вторых, имеющиеся данные показывают, что очень похожие изменения в анатомии могут иметь совершенно разную геномную основу – например, дополнительные шипы у колюшек могут быть вызваны как большими инсерциями и делециями, так и точечными заменами в регуляторных регионах гена *HOXD11B*. Поэтому, даже зная геномные основы анатомии одного вида животных, мы очень ограниченно сможем применить эту информацию для предсказания анатомии других видов.

В-третьих, самые интересные для сравнительного анатома различия – это различия планов строения разных типов животных, а их геномные корреляты не поддаются изучению описанными выше методами скрещивания морф и создания трансгенных организмов. И анатомия, и системы генов-регуляторов развития зародыша, например, насекомых и млекопитающих настолько отличаются друг от друга, что результаты пересадки генов между ними будет трудно интерпретировать. Хороших путей решения этой проблемы пока не найдено.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят участников коллоквиума «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» за обсуждение предмета настоящего обзора.

Работа была поддержана грантом РНФ 22-24-00566 (руководитель М.А. Никитин).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barrionuevo F.J., Zurita F., Burgos M., Jiménez R.* 2004. Testis-like development of gonads in female moles. New insights on mammalian gonad organogenesis // *Developmental Biology*. Т. 268. № 1. С. 39–52.
- Bender W., Akam M., Karch F.* et al. 1983. Molecular Genetics of the Bithorax Complex in *Drosophila melanogaster* // *Science*. Т. 221. № 4605. С. 23–29.
- Byrne M., Martinez P., Morris V.* 2016. Evolution of a pentamer body plan was not linked to translocation of anterior Hox genes: the echinoderm HOX cluster revisited // *Evolution & Development*. Т. 18. № 2. С. 137–143.
- Cotoras D.D., Allende M.L.* 2015. Was the tail bud the ancestral centre where the fin developmental program evolved in chordates? // *CTOZ*. Т. 84. № 4. С. 317–328.
- Dasmahapatra K.K., Walters J.R., Briscoe A.D.* 2012. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species // *Nature*. Т. 487. № 7405. С. 94–98.
- David B., Mooi R.* 2014. How Hox genes can shed light on the place of echinoderms among the deuterostomes // *EvoDevo*. Т. 5. № 1. С. 22.

- Di-Poï N., Montoya-Burgos J. I., Miller H.* et al. 2010. Changes in Hox genes' structure and function during the evolution of the squamate body plan // *Nature*. T. 464. № 7285. C. 99–103.
- Fröblius A.C., Funch P.* 2017. Rotiferan Hox genes give new insights into the evolution of metazoan bodyplans // *Nat. Commun.* T. 8. № 1. C. 1–10.
- Gallant J.R., Imhoff V.E., Martin A.* et al. 2014. Ancient homology underlies adaptive mimetic diversity across butterflies // *Nat. Commun.* T. 5. № 1. C. 4817.
- Harding K., Wedeen C., McGinnis W., Levine M.* 1985. Spatially Regulated Expression of Homeotic Genes in *Drosophila* // *Science*. T. 229. № 4719. C. 1236–1242.
- Kvon E.Z., Kamneva O.K., Melo U.S.* et al. 2016. Progressive Loss of Function in a Limb Enhancer during Snake Evolution // *Cell*. T. 167. № 3. C. 633–642.e11.
- Leal F., Cohn M.J.* 2016. Loss and Re-emergence of Legs in Snakes by Modular Evolution of Sonic hedgehog and HOXD Enhancers // *Current Biology*. T. 26. № 21. C. 2966–2973.
- Lewis E.B.* 1978. A gene complex controlling segmentation in *Drosophila* // *Nature*. T. 276. № 5688. C. 565–570.
- Marchinko K.B.* 2009. Predation's role in repeated phenotypic and genetic divergence of armor in threespine stickleback // *Evolution*. T. 63. № 1. C. 127–138.
- Martin A., Reed R.D.* 2014. Wnt signaling underlies evolution and development of the butterfly wing pattern symmetry systems // *Developmental Biology*. T. 395. № 2. C. 367–378.
- Mazo-Vargas A., Langmüller A.M., Wilder A.* et al. 2022. Deep cis-regulatory homology of the butterfly wing pattern ground plan // *Science*. T. 378. № 6617. C. 304–308.
- Mikhailov K.V., Slyusarev G.S., Nikitin M.A.* et al. 2016. The Genome of *Intoshia linei* Affirms Orthonectids as Highly Simplified Spiralian // *Curr. Biol.* T. 26. № 13. C. 1768–1774.
- Morris D., Tinbergen N., Hoogland R.* 1956. The Spines of Sticklebacks (*Gasterosteus* and *Pygosteus*) as Means of Defence Against Predators (*Perca* and *Esox*) // *Behaviour*. T. 10. № 1. C. 205–236.
- Negre B., Ruiz A.* 2007. HOM-C evolution in *Drosophila*: is there a need for Hox gene clustering? // *Trends in Genetics*. T. 23. № 2. C. 55–59.
- Pascual-Anaya J., D'Aniello S., Kuratani S., Garcia-Fernández J.* 2013. Evolution of Hoxgene clusters in deuterostomes // *BMC Developmental Biol.* T. 13. № 1. C. 26.
- Real F.M., Haas S.A., Franchini P.* et al. 2020. The mole genome reveals regulatory rearrangements associated with adaptive intersexuality // *Science*. T. 370. № 6513. C. 208–214.
- Reed R.D., Papa R., Martin A.* et al. 2011. optix Drives the Repeated Convergent Evolution of Butterfly Wing Pattern Mimicry // *Science*. T. 333. № 6046. C. 1137–1141.
- Scott M.P., Weiner A.J.* 1984. Structural relationships among genes that control development: sequence homology between the Antennapedia, Ultrabithorax, and fushi tarazu loci of *Drosophila* // *Proc. Nat. Acad. Sci.* T. 81. № 13. C. 4115–4119.

- Smith F.W., Boothby T.C., Giovannini I. et al.* 2016. The Compact Body Plan of Tardigrades Evolved by the Loss of a Large Body Region // *Current Biol.* T. 26. № 2. C. 224–229.
- Sordino P., Hoeven F. van der, Duboule D.* 1995. Hox gene expression in teleost fins and the origin of vertebrate digits // *Nature.* T. 375. № 6533. C. 678–681.
- Tian L., Rahman S.R., Ezray B.D. et al.* 2019. A homeotic shift late in development drives mimetic color variation in a bumble bee // *Proc. Nat. Acad. Sci.* T. 116. № 24. C. 11857–11865.
- Van Belleghem S.M., Rastas P., Papanicolaou A. et al.* 2017. Complex modular architecture around a simple toolkit of wing pattern genes // *Nat. Ecol. Evol.* T. 1. № 3. C. 1–12.
- Wucherpennig J.I., Howes T.R., Au J.N. et al.* 2022. Evolution of stickleback spines through independent cis-regulatory changes at HOXDB // *Nat. Ecol. Evol.* T. 6. № 10. C. 1537–1552.
- Zverkov O.A., Mikhailov K.V., Isaev S.V. et al.* 2019. Dicyemida and Orthonectida: Two Stories of Body Plan Simplification // *Front. Genet.* T. 10. № 443.

Why can't we restore the anatomy of an animal from the genome?

M.A. Nikitin, V.V. B.B. Aleoshin

One of the long-standing goals of developmental genetics is reconstruction of organism anatomy from their DNA. Pioneering studies of homeotic mutations in *Drosophila* have shown that some anatomical traits have distinct genomic correlates. However, we are far from completion of this goal for majority of animals, despite rapid accumulation of sequence data from diverse organisms. This review analyses why progress in this area is so slow. Some of these reasons are abundance of neutral changes in regulatory regions, localization of important changes in non-coding areas, sometimes millions base pairs away from affected genes. We underscore the utmost importance of testing the functional role of genomic changes using crossing or transgenic methods.

Keywords: body plan, homeobox genes, deep homology, developmental genes

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa.
Серия «Гео-биологические системы в прошлом».
Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии
М.: ПИН РАН, 2023. С. 20–38. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

ЭВОЛЮЦИОННО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СЦЕНАРИИ ФОРМИРОВАНИЯ И РАННЕЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ ПЕРВЫХ METAZOA В КИСЛОРОДНЫХ ОАЗИСАХ ДОКЕМБРИЯ

С.В. Рожнов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
Rozhnov@paleo.ru

Рассмотрены вероятные экологические ниши, в которых протекали эволюционные процессы возникновения первых многоклеточных животных. Показано, что это были кислородные оазисы, возникавшие в зонах максимального фотосинтеза на глубинах 10-30 м в пелагиали и на морском дне из-за задержки выхода кислорода из морской воды в атмосферу. Обоснована высокая вероятность возникновения многоклеточности среди предковых для Metazoa хоанофлагеллят широким потоком разнообразных жизненных форм и появления многоклеточных животных на основе различных морфогенетических путей формирования основных архетипов, постулированными гипотезами Фагоцителлы, Гастреи, Синзооспоры и их модификациями.

Ключевые слова: Metazoa, хоанофлагелляты, протерозой, экология, эволюция, морфогенез

ВВЕДЕНИЕ

Происхождение и ранняя диверсификация многоклеточных животных, или Metazoa, является активно разрабатываемой темой многих направлений биологии – палеонтологии, сравнительной морфологии, биологии развития, молекулярной биологии и геномики, а также эволюции биосферы и исторической геологии. Любые гипотезы, основанные на данных по современным представителям, для своей верификации нуждаются в палеонто-

20

логических данных, так как только такие данные могут связать их с реальным геологическим временем. Но непосредственные палеонтологические свидетельства о происхождении многоклеточных животных от одноклеточного предка крайне скудны из-за мелких размеров и отсутствия скелета участников этого процесса. Поэтому приходится использовать лишь косвенные данные и тех представителей первых многоклеточных животных, которые достигли достаточно большого размера для возможности сохранения их остатков в геологической летописи. Кроме того, закономерности формирования высших таксонов фанерозойских животных и их появления в геологической истории позволяют провести некоторые реконструкции вероятных эволюционных и экологических особенностей их становления от одноклеточных предков. В данной статье затрагиваются, главным образом, адаптационные возможности и ограничения в эволюции первых Metazoa и те природные условия, в которых они исходно могли проявиться.

ПОЛОЖЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В СОВРЕМЕННОЙ СИСТЕМЕ ОРГАНИЗМОВ

Царство многоклеточных животных, или Metazoa, объединяет фаготрофные многоклеточные эвкариоты с двумя различными эпителиями, разделенными коллагеновой соединительной тканью (Cavalier-Smith, 1998). К этому определению можно добавить еще много особенностей, таких как размножение с помощью яйцевой клетки, оплодотворяемой сперматозоидной клеткой с одним жгутиком, наличием эмбрионального развития и другими важными признаками, на которых мы здесь не останавливаемся (обзор Adl et al., 2012). Царство Metazoa включает около 33 типов и больше полутора миллионов описанных видов, что почти в пять раз превышает число описанных видов у растений и в 15 раз – у грибов. Такое огромное разнообразие ставит царство многоклеточных животных в центр развития органического мира (Paps, 2018), но это утверждение верно только в смысле достижения наивысшего разнообразия фенотипов и формирующих его молекулярно-генетических механизмов в рамках этого царства. В смысле эволюции биосферы и тем более определяющих ее гео-биологических процессов центральную роль во все времена играли и играют до сих пор бактерии (Заварзин, 2003).

Уже с середины XIX века предками многоклеточных животных считались хоанофлагелляты (воротничковые жгутиконосцы) из-за их сходства с хоаноцитами губок, а также других Metazoa. К концу прошлого века молекулярно-генетические исследования подтвердили тесные отношения между метазоа и хоанофлагеллятами и потому оба эти царства были объединены в надцарство Holozoa. Вместе с этими двумя большими царствами, в холозои были помещены две маленькие клады организмов

Teretosporea и Filasterea, строение которых раскрывает эволюцию локомоции и стратегию питания предков животных (обзор Paps, 2018). Холозои вместе с другим надцарством холомикот (Holomycota), которое включает грибы и некоторые другие близкие к грибам таксоны, объединены в супернадцарство заднежгутиковых, или опистоконт (Opisthokonta). Для опистоконт характерно заднее расположение жгутика с парой центриолей и пластинчатые кристы митохондрий. Таков таксономический пейзаж вокруг многоклеточных животных по современным представлениям. Важно отметить, что во всех других группах холозой, помимо Metazoa, как и среди многих других организмов, тоже возникает тот или иной тип многоклеточности (обзор Bonner, 2000).

ХОАНОФЛАГЕЛЛЯТНЫЕ ГИПОТЕЗЫ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Детальный и подробный обзор классических гипотез происхождения многоклеточных по животным приведен в монографии А.В. Иванова (1968), не утратившей своего значения до настоящего времени. Современные морфологические и молекулярно-генетические данные показывают, что из всего многообразия этих гипотез остаются значимыми только те, которые полагают происхождение метазой от хоанофлагеллятного предка (Leadbeater, 2015; Cavalier-Smith, 2017; Sebé-Pedrós et al., 2017; Paps, 2018; Egwin, 2020). Таким образом, хоанофлагелляты, или воротничковые жгутиконосцы, являются общепризнанными предками многоклеточных животных. Современное представление о происхождении метазой обобщены в интересной статье В.В. Малахова с соавторами (2019). В ней показано, что все современные гипотезы фактически являются теми или иными модификациями гипотез Гастреи, разработанной Э. Геккелем (Haeckel, 1874), Фагоцителлы, предложенной И.И. Мечниковым (Metschnikov, 1886), и Синзооспоры, обоснованной А.А. Захваткиным (1949).

Гипотеза Гастреи сформулирована Э. Геккелем (E. Haeckel, 1874) на основе механического использования биогенетического закона Мюллера-Геккеля «Онтогенез представляет собой краткое повторение филогенеза» (см. Иванов, 1968; Leadbeater, 2015). Геккель полагал, что онтогенетическая стадия морулы рекапитулирует филогенетическую стадию Мореи – плотного шарообразного организма из многих клеток. Накопление в центре Мореи жидкости или студенистого вещества, вытеснявшего клетки на периферию, привело к формированию свободноплавающей Бластеи (в онтогенезе ей соответствует бластула). Из Бластеи втягиванием стенки тела на переднем конце образовалась Гастрея, рассматриваемая как рекапитуляция гастрюлы. В центральной, кишечной части, происходило переваривание заглоченной ртом добычи, а два эпителиальных слоя, эктодерма и энтодерма, дали на-

чало всем органам и тканям потомков. От Гастреи монофилетически произошли все остальные многоклеточные животные. Одним из вариантов этой гипотезы является представление о происхождении Гастреи изгибанием двуслойной, жившей на дне исходной Плакулы (Bütschli, 1884).

Гипотеза Фагоцителлы, обоснованная И. Мечниковым, полагает первичный многоклеточный организм в виде однослойного шара, как и Бластезя Геккеля. Питание этого первичного многоклеточного осуществлялось жгутиковыми клетками, которые служили и для движения. Клетки заглатывали пищу, насыщались ей и уходили в полость организма. После переваривания они могли выходить на поверхность для улавливания пищи. Тем самым происходила факультативная дифференциация на наружный слой клеток, кинобласт, и внутреннюю клеточную массу, фагоцитобласт. Такая дифференциация закрепилась в эволюции и образовался компактный организм, паренхимула, или фагоцителла.

Эти две группы гипотез полагают Гастрею и Фагоцителлу первично мобильными, а третья группа гипотез, берущая свое начало от Синзооспоры Захваткина (1949) говорит о первичной седентарности исходного предка многоклеточных животных (Malakhov et al., 2019).

Гипотеза Синзооспоры более тесно связывает происхождение многоклеточных животных с эволюцией онтогенеза и жизненных циклов. Захваткин (1949) связал с объединением возникающих зооспор в единую синзооспору переход к многоклеточному состоянию предковых жгутиконосцев в результате палинтонии с последовательными делениями клетки и уменьшением размера дочерних клеток. По его мнению, бластулообразные личинки метазой исходно являются чисто расселительными стадиями, которые после оседания на дно превращались в неподвижно прикрепленный организм. Гипотеза Захваткина была дополнена к шестидесятилетию ее публикации молекулярно-генетическими данными (Mikhailov et al., 2009). Авторы этой работы исходили из того, что при переходе к многоклеточности в жизненном цикле предковых хоанофлагеллят уже существовало несколько типов клеток, сменявших друг друга, и потому для интеграции различных типов клеток в единое многоклеточное тело использовались уже существовавшие молекулярно-генетические механизмы, и были изобретены новые генетические программы (см. также Leadbeater, 2015; Sebé-Pedrós et al., 2017; Erwin, 2020). Другими словами, гены, участвовавшие в темпоральной организации клеток в жизненном цикле хоанофлагеллят, могли использоваться в пространственной, spacial, организации тела первых многоклеточных организмов. Возможность этого все больше подтверждается новыми фактами сравнительных генетических исследований хоанофлагеллят и метазой (Mikhailov et al., 2009; Brunet, King, 2017; Sebé-Pedrós et al., 2017, 2018; Paps, 2018; Erwin, 2020). Но они не исключают существования таких генов у хоа-

нофлагеллят, не нуждавшихся в расселительной стадии, но способных иногда прикрепляться к грунту. Например, некоторые ныне живущие хоанофлагелляты могут селиться на взвешенном мелком органическом детрите и перемещаясь по нему, вылавливать из него бактерий; другие способны прикрепляться к субстрату, образовывать временные колонии и вылавливать бактерий из тока воды, создаваемого своими жгутиками (Patterson et al., 1993; Leadbeater, 2015). Вполне можно представить себе клональное объединение таких жгутиконосцев в виде Плакулы с разными сочетаниями типов клеток. Изгибаясь и охватывая мелкий детрит, Плакула могла образовывать примитивную гастральную полость, в которой развивались на органике бактерии и появлялись крупные макромолекулярные комплексы, подходящие по размерам для пиноцитоза и фагоцитоза клетками. Необходимость охватывания органического детрита, как и возникновение гастральной полости у первых метазой, физиологически была связана не с перевариванием пищи непосредственно ферментами, которые они еще не могли выделять, а с созданием пищевого склада-кухни в виде особой симбиотической внутренней экосистемы с бактериями деструкторами для более равномерного питания размножающимися бактериями и разлагающимися фрагментами органического детрита. Нужны ли были таким Плакулам синзооспоры для расселения, вызывает сомнение. Они могли расселяться и простыми зооспорами, и разнесением течениями многоклеточных комплексов. Реконструируя теоретические возможности происхождения метазой, вполне логично придти к выводу о возможности формирования планов строения первых многоклеточных различными путями и вероятности их существования в виде разнообразных архетипических форм – Мореи, Паренхимулы, Бластеи, Плакулы, Гастреи. Многообразие их жизненных форм и морфогенетических потенций могло быть еще большим.

РАЗНООБРАЗИЕ ГИПОТЕЗ ПРОИСХОЖДЕНИЯ МЕТАЗОА ОТРАЖАЕТ ВОЗМОЖНОСТЬ МНОЖЕСТВА ПУТЕЙ СТАНОВЛЕНИЯ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ СРЕДИ РАННИХ ХОАНОФЛАГЕЛЛЯТ

Каждая из трех рассмотренных гипотез до настоящего времени имеет своих последователей, которые так или иначе их модифицируют, основываясь на новых данных и дополнительных аргументах. В результате к настоящему времени в литературе накопились различные гипотезы происхождения многоклеточных, акцентирующие внимание на разных сторонах морфофункциональной организации, молекулярной филогеномики как воротничковых жгутиконосцев, так и Metazoa. По большому счету, они не противоречат друг другу, а представляют собой многочисленные возможные варианты путей становления разнообразных жизненных форм многоклеточных животных от общего с современными воротничковыми жгутиконосца-

ми одноклеточного предка. Весьма вероятно, что значительная часть из теоретически возможных сценариев могла иметь место в действительности, а монофилия Metazoa сводится к их происхождению от предковой группы одноклеточных хоанофлагеллят с широкими морфогенетическими и эволюционными потенциями (evolvability). Такой вывод можно сделать по аналогии со становлением признаков крупных фанерозойских групп многоклеточных широким потоком сразу в нескольких ветвях предкового таксона.

Можно предположить, что общий предок многоклеточных животных среди воротничковых жгутиконосцев представлял собой не жестко определенный фенотипический архетип одноклеточного животного, а поток жизненных форм, структурированный как популяционная система вида с широкой внутривидовой изменчивостью многих признаков, которые в настоящее время характеризуют современные таксоны хоанофлагеллят более высокого ранга, вплоть до семейств. Каждая из этих популяций исходного предка могла иметь эволюционную потенцию стать многоклеточными животными по каждому из нескольких возможных сценариев, отраженных в хорошо разработанных многочисленных гипотезах происхождения многоклеточности. Такое предположение вполне правомочно при сравнении с особенностями становления крупных групп животных и растений, для многих из которых показано возникновение признаков нового таксона широким фронтом во многих ветвях предкового таксона. Впервые это показал Л.П. Татаринов (1976) на звероподобных рептилиях, в разных группах которых стали появляться признаки млекопитающих. Он назвал этот эволюционный процесс маммализацией. А.Г. Пономаренко (2004) выявил подобный процесс в становлении морфологии членистоногих и назвал его артроподизацией, а у цветковых растений такое явление было названо ангиосперматизацией (Красилов, 1986). Нет сомнений, что и среди древнейших воротничковых жгутиконосцев во многих группах могло происходить параллельное развитие многоклеточности. Такой процесс у них можно назвать метазоидизация.

Необязательно все линии возникновения многоклеточности среди древних протерозойских хоанофлагеллят давали доживших до современности настоящих метазой: среди первых многоклеточных животных могли быть появившиеся тупиковые линии, не давшие эволюционно перспективных потомков, хотя и имевшие некоторые черты сходства с примитивными представителями современных Metazoa. Такое предположение вполне правомерно тоже по аналогии с происхождением и становлением высших таксонов, например типа иглокожих или моллюсков, и позволяет трактовать многие загадочные вендские и более древние организмы как тупиковые ветви метазой, обособившихся на таксономическом уровне вымерших типов и даже надтипов.

Параллельное развитие многих структур в раннем развитии многокле-

точных допусков Иванов (1968). Он писал, например, что «возможность независимого происхождения в разных группах эпителизованного кишечника и рта... представляется вполне реальной» (Иванов, 1968, с. 165). Эта независимость происхождения кишечника и рта, как и других органов, могла быть основана не только на морфофункциональной целесообразности такой адаптации в филогенетически разделенных группах, но и в существовании возможности использования для морфогенеза таких групп сходной машинерии регуляции экспрессии генов, унаследованной еще от предковых одноклеточных жгутиконосцев (обзоры Mikhailov et al., 2009; Brunet, King, 2017; Paps, 2018; Ros-Rocher, 2021).

Возможность параллельного и неоднократного возникновения многоклеточных животных вытекает и из современных данных филогеномики, так как сравнительная геномика обнаружила множество генов, которые ранее считались специфическими для Metazoa, у других представителей Holozoa. Это предполагает появление таких генов, эволюционно опережающее возникновению многоклеточных животных. Возможно, животные кооптировали машинерию регуляции экспрессии генов других холозой, которую те использовали для регуляции темпоральной последовательности различных жизненных циклов клеток, и использовали ее для пространственной регуляции дифференциальной экспрессии генов в одновременно существующих типах клеток (Mikhailov et al., 2009; Brunet, King, 2017; Sebé-Pedrós et al., 2017, 2018; Paps, 2018; Erwin, 2020).

Таким образом, предком многоклеточных животных могли быть воротничковые жгутиконосцы, которые жили в разнообразных биотопах и в своем эволюционном развитии могли непосредственно формировать не меньшее разнообразие первых многоклеточных животных. Более того, можно представить себе теоретическое пространство логических возможностей (Заварзин, 1974), морфопространство (McGee 2007, 2015; Deline et al., 2018), заполненное всеми биологически возможными формами первых многоклеточных животных, возникавших всеми морфогенетически возможными путями непосредственно от одиночных хоанофлагеллят. При подходящих внешних условиях каждая из этих форм могла проявиться в реальных популяциях различных групп одиночных и колониальных хоанофлагеллят, обладавших молекулярно-генетическими и морфогенетическими потенциальными эволюционировать в целостное многоклеточное животное.

Согласно такому сценарию, формирование метазой представляло собой не однократный и единовременный акт, а неоднократно повторяющиеся в докембрии события. Как мы покажем далее, это было возможно благодаря возникновению и исчезновению особых кислородных оазисов в морях при низком содержании кислорода в атмосфере (Rozhnov, 2013). При увеличении кислорода в атмосфере до более комфортного для жизни метазой уров-

ня в конце докембрия – начале кембрия широкий поток появления новых многоклеточных жизненных форм животных мог приводить к временному резкому увеличению их таксономического разнообразия.

МИНИМАЛЬНО НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ ПОЯВЛЕНИЯ МЕТАЗОА УСЛОВИЯ ВНЕШНЕЙ СРЕДЫ

Происхождение многоклеточных животных связывают с морской средой ввиду сходства состава неорганической составляющей внутренних жидкостей современных животных с солевым содержанием морской воды. По мнению физиологов такой солевой состав контрастирует с условиями возникновения первых форм жизни в небольших лужах с высоким содержанием ионов калия, видимо, на гранитных массивах (Наточин и др., 2009). Появление многоклеточных животных в большинстве работ связывают с возникновением достаточного содержания кислорода в активно взаимодействующей системе океан-атмосфера: океан в докембрии обеспечивает поступление большей части кислорода в атмосферу, которая в свою очередь приводит его содержание в океанической воде в равновесное состояние между этими двумя подсистемами. Фотосинтез кислорода в докембрии происходил почти исключительно в океане неравномерно во времени, суточном и годовом, и в пространстве, на поверхности и в глубине водной массы. Скорость перемещения кислорода от места фотосинтеза к поверхности воды и далее в атмосферу была ограниченной, в результате чего возникали пространства акваторий с его значительно увеличенной концентрацией. Их можно назвать «кислородными оазисами» (Rozhnov, 2013). В таких кислородных оазисах развитие кислородной жизни ускорялось и первые метазои могли появиться именно в них.

Поэтому попытаемся определить те возможные места кислородных оазисов в морских акваториях, те гипотетические биотопы, в которых могли появиться и существовать первые многоклеточные животные. В этих биотопах, помимо близкой к современной нормальной солёности морской воды, основное значение имело наличие достаточного содержания кислорода и пищи. Рассмотрим эти факторы по отдельности.

СВЯЗЬ СОДЕРЖАНИЯ КИСЛОРОДА В АТМОСФЕРЕ И МОРСКОЙ ВОДЕ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ КИСЛОРОДНЫХ ОАЗИСОВ В ЭПИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ МОРЯХ

Содержание кислорода в Мировом океане сбалансировано с его содержанием в атмосфере, так как кислород из воздуха растворяется в поверхностной морской воде, тем самым уравнивая его содержание по всей поверхности океана, конечно, с учетом зависимости растворения от температуры и солёности. В современной биосфере поступление кислорода в

атмосферу происходит в результате фотосинтеза и по расчетам примерно в одинаковых масштабах на суше и в океане ($\pm 20\%$), но его основной резервуар находится в атмосфере, который превышает содержание свободного кислорода в океане в 158 раз (Иваненков, 1979). Поэтому принято считать, что именно от содержания кислорода в атмосфере зависит возможность аэробной жизни в океане. Минимальное необходимое для поддержания аэробной жизни в воде содержание кислорода в атмосфере около 0.2%. Достижение этого результата 2.3–2.5 млрд лет назад назвали «главным событием оксигенизации атмосферы» (обзор Lyons et al., 2014; Slotznick, 2022). При таком составе атмосферы равновесное с атмосферой содержание кислорода в морской воде будет примерно соответствовать концентрации кислорода в малопродуктивных и ультрамалопродуктивных районах современного океана (Иваненков, Чернякова, 1979b).

В современных условиях при 0 °С, парциальном давлении 1 атмосферы и содержании кислорода 0.21 атм, растворимости кислорода 49.2 мл/л равновесная концентрация кислорода в пресной воде будет 10.3 мл (расчеты и обзор Иваненков, Чернякова, 1979а; Рожнов, 2013). В поверхностной воде современных океанов содержание кислорода неодинаково в разных местах, так как зависит еще и от температуры воды и интенсивности фотосинтеза. По данным Иваненкова и Черняковой (1979б) в умеренных широтах при весенне-летнем прогреве степень насыщения кислородом максимальна на глубине 10–25 м и достигает 119%. В тропических широтах по их данным глубина максимального насыщения 10–30 м, иногда до 50 м, причем в высокопродуктивных прибрежных районах насыщенность кислородом может достигать 150%.

Такая неоднородность распределения кислорода, наблюдаемая в современном океане, была, очевидно, еще заметней в докембрии и раннем палеозое, когда содержание кислорода в атмосфере было значительно меньше и его поступление шло в основном из океанов. Это позволяет нам утверждать, что при содержании кислорода в атмосфере, недостаточном для поддержания аэробной жизни, в океанических водах существовали места с повышенным содержанием кислорода, которое возникало благодаря усиленному фотосинтезу и ослабленному стоку кислорода в атмосферу. По аналогии с современными океанами и морями (Иваненков, Чернякова, 1979b), такие условия существовали на глубине 10–25 м или слегка глубже в местах с достаточным притоком биогенов. Такие места можно назвать «кислородные оазисы» (Rozhnov, 2013). Кислородные оазисы существовали на разных этапах становления кислородной жизни и, соответственно, с разным уровнем содержания кислорода. Странники модели раннего оксигенного фотосинтеза тоже предполагают наличие «кислородных оазисов», рассматривая их как области, где выработка кислорода локально

превышала окислительно-восстановительные буферы. Именно там развивалась первая аэробная жизнь задолго до Главного события оксигенизации (Kasting, 1991; Olson et al., 2013; Riding et al., 2014). В подтверждение этого существование кислородных оазисов в архее за несколько сотен миллионов лет до Главного события оксигенизации атмосферы (2.4 млрд лет назад) показано в озерах со строматолитами, которые сохранились в отложениях супергруппы Вентерсдорп возрастом 2.74 млрд лет бассейна Хартбисфонтейн в Южной Африке (Wilmeth, 2022). Современные аналоги озерных кислородных оазисов встречаются в бентосных микробных сообществах в озерах Антарктики, где цианобактерии увеличивают содержание кислорода концентрации в матах без окисления вышележащей толщи воды (Sumner et al., 2015). Так как растворимость кислорода сильно уменьшается с повышением температуры, то первые такие оазисы возникали, видимо, в холодноводных акваториях.

Наблюдения над современными губками показывают, что минимальное содержание кислорода для выживания большинства из них не должно быть меньше 0.5–4% от современного уровня (Mills et al., 2014). При уменьшении растворенного кислорода происходит необратимая гибель губок. Мелкие первые многоклеточные животные могли выживать при еще более низких концентрациях. Такое содержание кислорода в воде быстро достигалась в местах активного фотосинтеза даже при очень низком содержании свободного кислорода в атмосфере. Поэтому основной кислородной адаптацией первых многоклеточных животных должно было быть не столько малое потребление дефицитного кислорода, сколько способность переносить кислородное голодание в темное время суток и при сильном волнении, доводившем до равновесной концентрации кислорода в перемешивавшейся воде с мало-кислородной атмосферой. С кислородными оазисами совпадали и места с наибольшей концентрацией пищевых ресурсов.

ПИЩЕВЫЕ РЕСУРСЫ И ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ПЕРВЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Способ питания и пищевой ресурс у первых многоклеточных был сходен, как многие исследователи полагают, с таковым у предковых хоанофлагеллят (Mills, Canfield, 2017), которые питались взвешенными в воде частицами пищи. Основными способами питания у них были два типа эндоцитоза. Первым из них являлся пиноцитоз, то есть формирование и поглощение мелких (<4 μm) пузырьков воды с мельчайшими частицами органического вещества и макромолекулами растворенного органического вещества. Он характерен для современных самых маленьких хоанофлагеллят и губок. Вторым типом был фагоцитоз – охватывание и поглощение клетками более крупных (>4 μm) пищевых частиц. Такой способ

широко распространен у более крупных хоанофлагеллят и многих многоклеточных животных (обзор Leadbeater, 2015). Таким образом, основным ресурсом питания первых многоклеточных животных и одновременно с ними существовавших хоанофлагеллят были различные бактерии, пико-планктонные одноклеточные цианобактерии, прохлорофиты, пико-многоклеточные и детрит. Необходимость питаться крупными эукариотами и органическими агрегатами приводили к формированию агрегативных для совместного питания и клональных многоклеточных стадий в развитии одноклеточных Holozoa (Tikhonenkov et al., 2022).

Есть важная деталь в питании современных хоанофлагеллят: многие из них облепляют мелкие фрагменты детрита. Одним это нужно для прикрепления и создания жгутиком тока воды, из которого они вылавливают бактерии и сходные с ними по размеру другие организмы. Другие ползают по поверхности и вылавливают с нее бактерий, бурно развивающихся на разлагающемся органическом детрите (Patterson et al., 1993). Эти два способа улавливания пищи сохранились и при формировании первых многоклеточных животных, но уже на другом уровне организации. Одни из них совместно сформировали жизненную форму многоклеточного животного, в котором ток воды входил через поры в каналы тела и далее в общую полость, откуда выходил наружу. В каналах вылавливались пищевые частицы, а ток воды создавался гидродинамически в соответствии с законом Бернулли без затраты энергии организма. Это характерная жизненная форма губок. Вторые можно назвать собирателями. Из примитивных современных многоклеточных такой жизненной формой обладает, например, Трихоплакс. Из нее возникло множество других самых разнообразных жизненных форм метазой, которые мы рассмотрим немного позже, а сначала остановимся на возможных биотопах возникновения с подходящим пищевым ресурсом и содержанием кислорода в протерозойских акваториях.

Пищевой ресурс животных был наиболее обильным, прежде всего, в местах усиленного фотосинтеза в пелагиали в фотической зоне на глубине 10–25 м (Иваненков, Чернякова, 1979б). Обычно он располагался в пределах микробной петли, благодаря которой приток биогенов для развития фотосинтезирующих продуцентов того древнего времени необязательно должен быть большим. Микробной петлей называют зацикленную в пелагиали фотической зоны часть пищевых цепочек, где происходил круговорот и постоянное возвращение углерода и биогенных элементов в растворенное состояние после использования их продуцентами-фотосинтетиками благодаря разложению погибавших особей бактериями-деструкторами (Azam et al., 1983; Fenchel, 2008). В современных морях в микробной петле крутится около 10–15% биомассы. Особенно велика была роль микробной петли в пищевых цепочках над термоклином, который не пропускает в

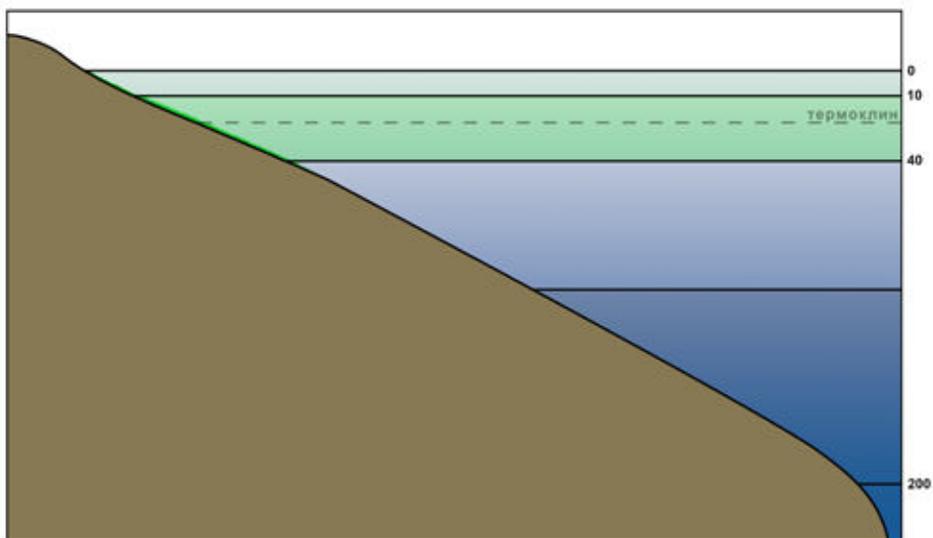


Рис. 1. Расположение предполагаемых «кислородных оазисов» (показано зеленым) в протерозойских морях на глубине от 10 до 30–40 м, оптимальных для формирования и жизни первых многоклеточных животных в донных и пелагических битопах. Объяснение в тексте.

глубину и на дно мелкие органические частицы (Azam et al., 1983). Все докембрийские организмы в этой части пелагиали, включая первых Metazoa, были микроскопическими, размером значительно меньше 1 мм и поэтому их посмертные остатки не могли преодолеть термоклин, вырваться из микробной петли и опуститься на дно (Ponomarenko, 1993, 2004; Butterfield, 1997, 2001; Rozhnov, 2009). В докембрии в микробной петле круговорот органики мог быть приближен к 100%, с чем могла быть связана значительно более широкая площадь эвфотической зоны акватории мирового океана, так как для компенсации уходящих на дно углерода и биогенных элементов не требовался их значительный приток. Отсутствие притока органики на дно из пелагиали делало невозможным массовое заселение поверхности грунта бентосными животными за пределами проникновения солнечного света. Это подтверждается значительно меньшим содержанием органического углерода в протерозойских сланцах, чем в фанерозойских (Sperling, Stockey, 2018). В прибрежной, достаточно хорошо освещенной части морского дна (до глубины 30–40 м) широко развивались цианобактериальные сообщества в виде биопленок и матов, органика которых становилась основой питания бентосных животных. Таким образом, в докембрии существовали две эвфотические экосистемы: широкая пелагическая близ поверхности океана и узкая прибрежная бентосная (рис. 1). На мелководье,

в верхней сублиторали на глубинах 10–30 м эти два первичных биотопа многоклеточных животных сближаются, благодаря чему здесь могла развиваться смешанная биота.

Таким образом, можно уверенно предположить, что первые многоклеточные животные появились в кислородных оазисах, которые располагались в зоне наиболее активного фотосинтеза и удаленного от непосредственного стока кислорода в атмосферу, то есть, как и в современных морях, на глубинах 10–30 м. При этом кислород на этих глубинах выделяли не только планктонные фотосинтетики, но и покрывающие грунт цианобактериальные маты и пленки. В результате наиболее разнообразные по своим условиям кислородные оазисы располагались в мелководных морях на глубинах 10–30 м, где встречаются бентосные фотосинтетики с планктонными. Кроме того, в таких местах при отсутствии термоклина много органики после гибели планктона поступало на дно. Здесь могли развиваться наиболее разнообразные жизненные формы, сформировавшиеся на основе архетипических форм Мореи, Бластеи, Фагоцителлы, Плакулы, Гастреи и Синзооспоры, которые, каждая в меру своего плана строения, могли улавливать пищу из тока воды, собирать падающую сверху органику или захватывать ее с грунта.

ПРИУРОЧЕННОСТЬ К ПЕРВИЧНЫМ БИОТОПАМ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ПЕРВЫХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Возникновение у фагоцитотрофов многоклеточности имело приспособительное значение, прежде всего, для расширения пищевой базы, первоначально связанной, видимо, не с ее перевариванием, а с ее более эффективным улавливанием и добычей, а также созданием условий для переработки ее бактериями-деструкторами для дальнейшего ее фагоцитоза. Такое «бактериальное пищеварение» в значительной степени сохранилось у современных животных. Наиболее ярко эти особенности, наиболее вероятно, были выражены у Гастреи.

Гастрея и ее различные модификации была, видимо, наиболее универсальной жизненной формой, которая была приспособлена, прежде всего, к жизни в пелагиали. Ее гастральная полость служила первоначально не для переваривания пищи, так в ней не было для этого необходимых энзимов, а для ее сбора, концентрации и временного складирования для подготовки к пиноцитозу и фагоцитозу. Сконцентрированные в полости уловленные пищевые частицы могли разлагаться бактериями деструкторами до подходящего размера и далее фагоцитироваться клетками, выстилающими гастральную полость. Хотя Гастрея исходно являлась адаптацией к улавливанию пищи в пелагиали, она могла не менее эффективно существовать близ дна и даже собирать пищу непосредственно на дне.

На основе плана строения близких друг другу Мореи, Бластеи, Фагоцителлы и Плакулы развивались две основные адаптации и соответствующие им две жизненные формы. Обе из них были приспособлены к жизни на грунте. Одна из этих жизненных форм улавливала пищевые частицы с грунта, то есть была обращена питающей стороной вниз, к грунту. Другая, наоборот, была приспособлена к улавливанию пищевых частиц, падающих сверху. Современные представители плакозоа, *Trichoplax* и *Hoilungia*, как и вендские *Dickinsonia*, могут служить примером многоклеточных с такими уровнем организации и образом жизни.

Плавающая Синзооспора служила для расселения и была сходна с лецитотрофной личинкой многоклеточных потомков. Поэтому в качестве многоклеточного организма она должна была садиться на дно и формировать губкоподобный по своему типу питания сидячий организм (Mikhailov et al., 2009).

Этот поток примитивных жизненных форм многоклеточных животных зарождался в кислородных оазисах и первоначально не был жестко фиксирован даже в рамках одной особи: такое животное могло все эти адаптации менять в течение жизни, быстро приспосабливаясь к текущим обстоятельствам. Такая возможность вытекает из наблюдений над современным *Trichoplax* и другими плакозоями, которых активно изучают в последнее время (Romanova et al., 2022). Представители этого маленького примитивного типа могли питаться разными способами: выскивать органический детрит с бактериями на поверхности грунта, выедать водорослево-бактериальные пленки, поедать отдельные мелкие водоросли и бактерии. Основным типом усвоения пищи был фагоцитоз. Но мог он собирать пищевые частицы, осаждавшиеся на его верхнюю поверхность и транспортировать их с помощью ресничек на вентральную поверхность. На ней могли формироваться пищевые карманы, в которые специальные секреторные клетки выделяли некоторые ферменты для переваривания собранной туда пищи (Grell and Bentwiz, 1981). Иногда процесс образования таких карманов называют временной гастрულიцей (Behrend, Ruthmann, 1986). Наблюдения над различными гаплотипами плакозой (часть из них выделена в самостоятельные виды и роды) показали, что их морфотип и репродуктивная стратегия значительно меняются в зависимости от условий питания (Romanova et al., 2022).

При увеличении содержания кислорода в атмосфере и более высокой постоянной насыщенности поверхностных вод кислородом усиливалась специализация и стабилизация жизненных форм. Это явление уже можно частично наблюдать в палеонтологической летописи неопротерозоя. Специализированные бентосные формы приобрели крупные размеры в эдиакарии и морфологически закрепились в виде двух основных жизненных

форм плакозойного уровня организации: улавливающих и собирающих пищу с грунта своей нижней поверхностью и улавливающих падающие сверху пищевые частицы. К первым относятся, например, *Dickinsonia* и *Parvancorina*, а ко вторым *Tribrachidium*. Крупные размеры бентосных форм обеспечивались большей эффективностью сбора пищи именно крупными формами. Но пелагические и прикрепленные губкоподобные фильтрующие жизненные формы по-прежнему неизвестны в ископаемом состоянии до начала фанерозоя, видимо, из-за их маленьких размеров. Тем не менее, среди микрофоссилий (акритарх) отчетливо наблюдается тенденция к увеличению размера; поскольку они являются возможным пелагическим пищевым ресурсом, это, вероятно, косвенно указывает и на увеличение размеров первых пелагических многоклеточных, потреблявших их в пищу (Бурзин, 1997). Тем не менее, размеры обитателей пелагиали не превышали размера, достаточного для выхода из микробной петли и сохранения их на дне в ископаемом состоянии.

Адаптационные признаки жизненных форм, возникавшие на основе архетипов Мореи, Бластеи, Паренхимулы, Плакулы, Гастреи, Фагоцителлы и Синзооспоры в дальнейшем преобразовались сначала в различные архетипы вымерших эдиакарских представителей, а затем в разнообразные планы строения первых представителей современных надтипов и типов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотренные эволюционные и экологические данные и гипотезы, связанные с происхождением Metazoa от одноклеточных хоанофлагеллят, указывают на формирование первых многоклеточных представителей широким потоком появления разнообразных жизненных форм на основе различных морфогенетических путей формирования основных архетипов, постулированными гипотезами Фагоцителлы, Гастреи, Синзооспоры и их модификациями. Первые представители многоклеточных животных появлялись в кислородных оазисах, которые возникали благодаря задержке выхода кислорода из морской воды в атмосферу в пелагиале и на морском дне на глубинах 10–30 м. Существование кислородных оазисов было ограничено в пространстве и во времени. Это предполагает вымирание их обитателей при исчезновении таких оазисов. Поэтому появившиеся в них многоклеточные животные не могли достигать высокого уровня организации до слияния оазисов в единую постоянную акваторию с комфортным для их жизни содержанием кислорода. Опираясь на молекулярные часы и органическую геохимию, предполагают возникновение первых Metazoa около 800 млн лет назад, но палеонтологические данные об их исходных предках крайне скудны и большей частью связаны с неопротерозоем (обзор Sperling, Stockey, 2018). Тем не менее, почти во всем протерозое пунктир-

но в геологическом времени и пространстве встречаются проблематичные макро- и микроостатки вероятных многоклеточных животных, которые филогенетически неясными путями связаны с представителями неопротерозойской и фанерозойской фаун. Примером может служить *Horodyskia* из среднего протерозоя (1.5 Ga) Glacier National Park, Montana (Fedonkin, Yochelson, 2002) и макрофоссилии из палеопротерозойской Francevillian Formation (1.5 Ga) юго-восточного Габона (El Albani A. et al., 2014). Вероятно, эти находки можно объяснить периодическим возникновением многоклеточных животных в кислородных оазисах, вымиравших при исчезновении минимальных кислородных условий и потому не дававших потомков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурзин М.Б.* Зачем шипы докембрийскому фитопланктону? *Природа*. 1997. № 2. С. 98–110.
- Заварзин Г.А.* 1974. Фенотипическая систематика бактерий: пространство логических возможностей. М.: Наука. 143 с.
- Заварзин Г.А.* 2003. Лекции по природоведческой микробиологии. М.: Наука. 348 с.
- Захваткин А.А.* 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных: (Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). Учеб. пособие для гос. ун-тов. М.: Советская наука, 396 с.
- Иванов А.В.* Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. М.: Наука, 1968.
- Красилов В.А.* Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986.
- Наточин Ю.В., Рыженко Б.Н., Галимов Э.М.* 2008. Роль солевого состава (K/Na) водной среды в биологической эволюции // Проблемы зарождения эволюции биосферы. П/ред. Э.М. Галимова. М.: Либроком. С. 403–408.
- Татаринов Л.П.* 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики // М.: Наука. 260 с.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E.* et al. 2012. The revised classification of eukaryotes // *J. Eukaryot. Microbiol.* 59:429–9.3
- El Albani A., Bengtson S., Canfield D.E.* et al. 2014. The 2.1 Ga Old Francevillian Biota: Biogenicity, Taphonomy and Biodiversity. *PLoS ONE* 9(6): e99438. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0099438>
- Azam F., Fenchel T., Field J.G.* et al. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10, 257–263.
- Behrendt G., Ruthmann A.* 1986. The Cytoskeleton of the Fiber Cells of *Trichoplax adhaerens* (Placozoa) // *Zoomorphology*. 106, 123–130.
- Bonner J.T.* 2000. First signals: the evolution of multicellular development. Princeton univ. press: Princeton and Oxford.
- Brunet T., King N.* 2017. The origin of animal multicellularity and cell differentiation // *Dev. Cell.* 43:124–40.

- Burki F., Roger A.J., Brown M.W., Simpson A.G.* 2020. The new tree of eukaryotes // Trends in Ecology & Evolution, 35(1), 43–55.
- Butterfield N.J.* 1997. Plankton Ecology and the Proterozoic-Phanerozoic Transition // Paleobiology. 23, 247–262.
- Butterfield N.J.* 2001a. Ecology and Evolution of Cambrian Plankton / in: The Ecology of the Cambrian Radiation. Eds A.Yu. Zhuravlev, R. Riding. Columbia univ. press. N-Y. 200–216.
- Bütschli O.* 1884. Bemerkungen zur Gastraea-Theorie // Morph. Jahrb 9: 415–427.
- Cavalier-Smith T.* 1998. A revised six-kingdom system of life // Biol. Rev. 73:203.
- Cavalier-Smith T.* 2017. Origin of animal multicellularity: precursors, causes, consequences – the choanoflagellate / sponge transition, neurogenesis and the Cambrian explosion // Phil. Trans. R. Soc. B 372: 20150476. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2015.0476>
- Erwin D.H.* 2020. The origin of animal body plans: a view from fossil evidence and the regulatory genome // Development. V. 147, dev182899. doi:10.1242/dev.182899
- Fedonkin M.A., Yochelson E.L.* 2002. Middle Proterozoic (1.5 Ga) Horodyskia moniliformis Yochelson and Fedonkin, the oldest known tissue grade colonial eukaryote // Smithsonian Contrib. Paleobiol. N 94, Washington D.C.: Smithsonian Inst. press.
- Fenchel T.* 2008. The microbial loop – 25 years later // Journ. Experimental Marine Biol. and Ecol. 366 99–103.
- Grell K.G., Benwitz G.* 1971. Die Ultrastruktur von Trichoplax adhaerens F.E. Schulze // Cytobiologie. 4, 216–240.
- Haeckel E.* Die Gastrea-Theorie, die phylogenetische Klassifikation des Tierreichs, und die Homologie der Keimblätter // Jenaische Zeitschr. Naturwiss. 1874. 8: 1–55.
- Ivanenkov V.N.* 1979. The budget of oxygen and major nutrient elements / in: Khimiya okeana / Chemistry of the Ocean, v. 1: Khimiya vod okeana (Chemistry of ocean water). Eds A.S. Monin, O.K. Bordovsky, V.N. Ivanenkov. Ser. Okeanologiya (Oceanology). M.: Nauka, p. 417–424.
- Ivanenkov V.N., Chernyakova A.M.* 1979a. Solubility, saturation, and partial pressure / in: Khimiya okeana / Chemistry of the Ocean, v. 1: Khimiya vod okeana (Chemistry of ocean water). Eds A.S. Monin, O.K. Bordovsky, V.N. Ivanenkov. Ser. Okeanologiya (Oceanology). M.: Nauka, p. 133–134.
- Ivanenkov V.N., Chernyakova A.M.* 1979b. Oxygen extremes / in: Khimiya okeana / Chemistry of the Ocean, v. 1: Khimiya vod okeana (Chemistry of ocean water). Eds A.S. Monin, O.K. Bordovsky, V.N. Ivanenkov. Ser. Okeanologiya (Oceanology). M.: Nauka, pp. 154–160.
- Kasting J.F.* 1991. Box models for the evolution of atmospheric oxygen // An update: Global and Planetary Change, v. 5, p. 125–131, doi.org/10.1016/0921-8181(91)90133-H
- Leadbeater B.S.C.* 2015. The Choanoflagellates, Evolution // Biology and Ecology. Cambridge univ. press, Cambridge.
- Malakhov V.V., Bogomolova E.V., Kuzmina T.V.* et al. 2019. Evolution of metazoan life cycles and the origin of pelagic larvae // Rus. J. Dev. Biol., v. 50, N 6, p. 303–316. Univ. press: Cambridge, UK. 2015.

- Metschnikoff E.* 1886. Embryologische Studien an Medusen, in Ein Beitrag zur Geniealogie der Primitiv-Organen, Wien, p. 1–159.
- Lyons T.W., Reinhard C.T., Planavsky N.J.* 2014. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere // *Nature*. V. 506. P. 307–315.
- Malakhov V.V., Bogomolova E.V., Kuzmina T.V.* et al. 2019. Evolution of metazoan life cycles and the origin of pelagic larvae // *Rus. J. Dev. Biol.*, v. 50, N 6, p. 303–316.
- Mikhailov K., Konstantinova A.V., Nikitin M.A.* et al. 2009. The origin of Metazoa: A transition from temporal to spatial cell differentiation. *BioEssays*. 31, p. 758–768.
- Mills D.B., Warda L.M., Jonesa C.A.* et al. 2014. Oxygen requirements of the earliest animals // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 111, 4168–4172.
- Mills D.B., Canfield D.E.* 2017. A trophic framework for animal origins // *Geobiology*. N 15. P. 197–210. DOI: 10.1111/gbi.12216
- Olson S.L., Kump L.R., Kasting J.F.* 2013. Quantifying the areal extent and dissolved oxygen concentrations of Archean oxygen oases // *Chemical geol.*, v. 362, p. 35–43, <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2013.08.012>
- Paps J.* 2018. What Makes an Animal? The Molecular Quest for the Origin of the Animal Integrative and Comparative Biology. 58(4):654–665. doi:10.1093/icb/icy036
- Patterson D.J., Nygaard K., Steinberg G., Turley C.M.* 1993. Heterotrophic flagellates and other protists associated with oceanic detritus throughout the water column in the mid North Atlantic // *Journ. Marine Biological Association of the United Kingdom*, 73(01), 67. doi:10.1017/s0025315400032653
- Pearse V.B., Voigt O.* 2007. Field Biology of Placozoans (Trichoplax): Distribution, Diversity, Biotic Interactions // *Integr. Comp. Biol.* 47 (5), 677–692. doi:10.1093/icb/icm015
- Ponomarenko A.G.* 1993. Principal events in the Evolution of the Ancient Biosphere / in: *Problems of Pre-antropo-genic Evolution of Biosphere*. M., Nauka, 15–25 [in Russian].
- Ponomarenko A.G.* 2004. Ecological Consequence of Artropodization / in: *Ecosystem Restructures and the Evolution of Biosphere*, 6, *Palaeontol. Institute RAS, Moscow*, 7–22 [in Russian].
- Riding R., Fralick P., Liang L.* 2014. Identification of an Archean marine oxygen oasis: Precambrian Res., v. 251, p. 232–237, <https://doi.org/10.1016/j.precamres.2014.06.017>.
- Robert N.S., Sarigol F., Zimmermann B.* et al. 2022. Emergence of distinct syntenic density regimes is associated with early metazoan genomic transitions // *BMC Genomics*, 23(1), 1–14.
- Romanova D.Y., Nikitin M.A., Shchenkov S.V., Moroz L.L.* 2022. Expanding of Life Strategies in Placozoa: Insights from Long-Term Culturing of Trichoplax and Hoilungia. *Front // Cell Dev. Biol.* 10:823283. doi:10.3389/fcell.2022.823283
- Ros-Rocher N., Pérez-Posada A., Leger M.M., Ruiz-Trillo I.* 2021. The origin of animals: an ancestral reconstruction of the unicellular-to-multicellular transition // *Open Biol.* 11: 200359. <https://doi.org/10.1098/rsob.200359>
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine communities // *Paleontol. J.*, v. 43, N 11, p. 1364–1377.

- Rozhnov S.V. 2013. At the Dawn of the Aerobic Biosphere: The Effect of Oxygen on the Development of Biota in the Proterozoic and Early Paleozoic // *Paleontol. Journ.* V. 47, N 9, p. 961–972.
- Sebé-Pedrós A., Degnan B.M., Ruiz-Trillo I. 2017. The origin of Metazoa: a unicellular perspective // *Nat. Rev. Genet.* 18:498–512.
- Sebé-Pedrós A., Chomsky E., Pang K. et al. 2018. Early metazoan cell type diversity and the evolution of multicellular gene regulation // *Nature Ecology & Evolution*, 2(7), 1176–1188.
- Slotznick S.P., Johnson J.E., Rasmussen B. et al. 2022. Reexamination of 2.5-Ga “whiff” of oxygen interval points to anoxic ocean before GOE // *Science Advances*, v. 8, doi.org/10.1126/sciadv.abj7190
- Sperling E.A., Stockey R.G. 2018. The Temporal and Environment Integrative and Comparative // *Biology*. 58(4):605–622 DOI:10.1093/icb/icy088
- Sumner D.Y., Hawes I., Mackey T.J. et al. 2015. Antarctic microbial mats: a modern analog for Archean lacustrine oxygen oases // *Geology*, v. 43, p. 887–890, <https://doi.org/10.1130/G36966.1>
- Tikhonenkov D.V., Hehenberger E., Esaulov A.S. 2020. Insights into the origin of metazoan multicellularity from predatory unicellular relatives of animals // *BMC Biol.* 18 (1):39. P/ 1-24 doi: 10.1186/s12915-020-0762-1
- Wilmeth D.T. et al. 2022. Evidence for benthic oxygen production in Neoproterozoic lacustrine stromatolites // *Geology*, v. 50 (8), p. 907–911. <https://doi.org/10.1130/G49894.1>

Evolutionary-ecological aspect of the origin and early diversification of multicellular animals

S.V. Rozhnov

The probable ecological niches in which the evolutionary processes of the emergence of the first multicellular animals took place are considered. It is shown that these were oxygen oases that appeared in the zones of maximum photosynthesis at depths of 10–30 meters in the pelagic zone and on the sea bottom due to the delay in the release of oxygen from sea water into the atmosphere. The high probability of the emergence of multicellularity among the ancestral choanoflagellates for Metazoa is substantiated by a wide stream of various life forms and the emergence of multicellular animals based on various morphogenetic pathways for the formation of the main archetypes, postulated by the hypotheses of Phagocytella, Gastrea, Synzoospores and their modifications.

Keywords: Metazoa, choanoflagellates, Proterozoic, ecology, evolution, morphogenesis

УДК 591.166 592

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

А.Н. Островский

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург
a.ostrovsky@spbu.ru

В настоящем обзоре кратко анализируются основные направления эволюции полового размножения морских беспозвоночных. Ключевыми инновациями, неоднократно возникавшими в истории многих групп, являются переход от яйцерождения к заботе о потомстве в форме живорождения или вынашивания. Во многих случаях этот переход осуществлялся в сочетании с изменением типа оогенеза, от олиго- к макролецитальному, а также переходом от наружного к внутреннему оплодотворению. В свою очередь, изменение оогенеза привело к смене типа личинок – планктотрофия заменилась лецитотрофией, а приобретение инкубации эмбрионов создало условия для неоднократного возникновения матротрофии. В целом колоссальное разнообразие особенностей полового размножения морских беспозвоночных указывает на высочайшую эволюционную пластичность репродуктивных признаков и их сочетаний.

Ключевые слова: морские беспозвоночные, половое размножение, оогенез, оплодотворение, инкубация, матротрофия, личинки

ОСНОВНЫЕ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ

Наблюдаемое в природе разнообразие вариантов полового размножения – результат длительной эволюции, реализуемый в рамках одной из двух основных репродуктивных стратегий. Более древним и значительно более широко распространенным вариантом размножения является формирование многочисленных потомков и отсутствие заботы о них (Pianka, 2011). У морских беспозвоночных данная стратегия характеризуется про-

дукцией большого числа мелких бедных желтком яиц, оплодотворяемых и развивающихся во внешней среде в долгоживущих питающихся (планктотрофных) личинок (Strathmann, 1978, 1985; McEdward, 1995; Ostrovsky, 2013a, 2021a; Carrier et al., 2018). В тех случаях, когда наружное оплодотворение заместилось на внутреннее, в воду стали выметываться зиготы (Ryland, Bishop, 1993; Bishop, Pemberton, 2006). Еще одним приобретением стал переход от олиголецитального к мезо- и макролецитальному оогенезу, и, как следствие, приобретение короткоживущих непитающихся (эндотрофных) личинок, обладающих значительно меньшим по сравнению с питающимися личинками потенциалом для расселения. В то же время, из-за сократившегося периода свободного существования, такие личинки имеют больше шансов на выживание. Оба изменения (переход к внутреннему оплодотворению и приобретение эндотрофных личинок) осуществлялись в разных группах многократно и независимо. В целом, данная стратегия характеризуется тем, что все ресурсы вкладываются только в потомков (Vance, 1973; Christiansen, Fenchel, 1979).

В случае приобретения заботы о потомстве ресурсы родительского организма, вкладываемые в размножение, используются не только для формирования потомков, но и в заботу о них в виде структурных, физиологических и поведенческих адаптаций (Hogarth, 1976; Clutton-Brock, 1991; Royle et al., 2012; Avise, 2013). Возникновение заботы о потомстве, и таким образом, переход к новой репродуктивной стратегии, осуществлялось неоднократно и независимо (Ostrovsky et al., 2016).

Ключевым условием для возникновения инкубации эмбрионов – сохранения развивающегося потомства в пределах родительского организма, стал переход к внутреннему оплодотворению. В случае с живорождением (эмбриогенез осуществляется до «рождения», выхода потомства во внешнюю среду) эмбрионы могут развиваться в пределах женской половой системы (оварии или половых протоках), полости тела (целоме, псевдоцеле или гемоцеле) или тканях (паренхиме) или тканеподобных образованиях (мезохиле, мезоглее) родительского организма. Во время вынашивания (эмбриогенез начинается после выведения зиготы во внешнюю среду) развитие осуществляется либо на поверхности родителя, внутри впячиваний покровов или складок его тела, или специальных выводковых камерах, либо в пищеварительной системе (Blackburn, 2015; Ostrovsky et al., 2016).

Инкубация эмбрионов характеризуется крайне разнообразным происхождением, положением, структурой и функционированием эмбриональных камер и, по-видимому, является самым широко распространенным примером конвергентной эволюции у Animalia. Даже по приблизительным оценкам число случаев ее независимого возникновения может превышать несколько сотен раз (Avise, 2013; Blackburn, 2015; Ostrovsky et al.,

2016). Выводковые камеры формируются как временные или постоянные защитные структуры, образовавшиеся за счет яйцевых или иных оболочек, а также впячиваний или дополнительных выростов тела. В частности, у ряда гидроидных полипов и многих мшанок выводковые камеры являются сложными кормидиальными образованиями, состоящими из двух или нескольких зооидов или их частей (Беклемишев, 1964; Strathmann 1987; Островский, 2004, 2009; Ostrovsky, Taylor, 2004, 2005; Bouillon et al., 2006; Ostrovsky, 2013a; Lidgard et al., 2012).

Следует отметить, что организмы с эмбриональной инкубацией, как правило, формируют ооциты с большими размерами по сравнению с родственными формами, у которых нет заботы о потомстве (Thorson, 1950; Hendler, 1975; Островский, 2009; Ostrovsky, 2013a). То есть наличие инкубации, как и у ряда видов с первой стратегией, сопровождается переходом к макролецитальному оогенезу и формированием эндотрофных личинок (Островский, 2011). Эта тенденция в ряде групп, в конечном итоге, привела к приобретению прямого развития.

МАТРОТРОФИЯ (ЭКСТРАЭМБРИОНАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ)

Продолжительное пребывание эмбрионов в родительском организме невозможно без газообмена и удаления экскретов. Этот двунаправленный транспорт мог стать причиной возникновения экстраэмбрионального питания (матротрофии) (Blackburn, 2015; Ostrovsky, 2013a, b). Широкое и мозаичное распространение этого феномена свидетельствует о его неоднократном и независимом приобретении как у животных, так и у растений (Батыгина и др., 2006; Ostrovsky et al., 2016).

Распределение вариантов размножения (в том числе, двух основных репродуктивных стратегий) – яйцерождения и эмбриональной инкубации, в пределах животного царства крайне неравномерно. Выведение неоплодотворенных яиц или зигот во внешнюю среду или выводковую камеру имеет место у представителей 29 из 34 известных типов животных, что указывает на то, что яйцерождение является древнейшим вариантом полового размножения. Исключениями являются типы Placozoa, Cycliophora, Orthonectida, Dicyemida и Acanthocephala, состоящие только из живородящих форм (у циклифор бесполое размножение также сопровождается вынашиванием). Шесть типов (Sipuncula, Nematomorpha, Tardigrada, Gnathostomulida, Kinorhyncha, Xenoturbellida) состоят из исключительно яйцеродящих видов, которые также составляют большинство среди оставшихся 22 типов. Среди 28 типов, у представителей которых известна эмбриональная инкубация, лишь у шести неизвестна матротрофия (Placozoa, Priapulida, Chaetognatha, Brachiopoda, Hemichordata и Stenophora). Среди оставшихся 22 типов, включающих виды с матротрофным питанием, 17

включают как яйцеродящие виды, так и виды с инкубацией эмбрионов, и пять – исключительно виды с инкубацией (см. выше). Анализ распределения таксонов с разными способами эмбриональной инкубации на филогенетических деревьях показал, что среди беспозвоночных животных экстраэмбриональное питание возникало свыше 100 раз (Ostrovsky et al., 2016). Следует напомнить, что данный вариант размножения реализуется в рамках второй стратегии. Кроме того, личинки матротрофных морских беспозвоночных могут быть как эндо-, так и, хотя крайне редко, планктотрофными.

Экстраэмбриональное питание крайне многообразно в отношении локализации, используемых механизмов, интенсивности, продолжительности и обеспечивающих его структур. Оно реализуется в виде оофагии (в качестве питательного материала для развития эмбрионов используются оплодотворенные или неоплодотворенные яйца), адельфофагии/эмбриофагии (питание другими эмбрионами), гистотрофии (в этом случае питательные вещества за счет различных механизмов поступают к эмбриону через все его поверхность или определенные участки), гистофагии (заглатывание питательных веществ эмбрионом) или плацентотрофии. Два или более метода экстраэмбрионального питания могут осуществляться одновременно или последовательно (Ostrovsky et al., 2016).

Важным следствием возникновения экстраэмбрионального питания стал обратный переход от макролецитального к олиголецитальному оогенезу или же, при сохранении макролецитального типа – значительное уменьшение формируемых ооцитов в размерах (Ostrovsky, 2013b; Nekliudova et al., 2019). Эта тенденция описана как у беспозвоночных, так и позвоночных животных (Blackburn, 2015; Ostrovsky, 2013b; Ostrovsky et al., 2016), демонстрируя весь спектр (континуум) от преимущественно лецитотрофного обеспечения эмбриона (осуществляемого во время оогенеза) при незначительной роли матротрофии, до полностью противоположной ситуации, когда основную нагрузку по снабжению потомков ресурсами берет на себя именно экстраэмбриональное питание. Между этими крайними состояниями находится весь спектр «промежуточных» вариантов.

РАЗНООБРАЗИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАТТЕРНОВ

Очевидно, что методы реализации репродуктивных стратегий в разных группах сильно отличаются, характеризуя так называемый г–К континуум (Pianka, 2011). Многообразие особенностей репродукции часто описывают, используя термин «репродуктивный паттерн» – весь комплекс особенностей размножения данного вида, включая тип гаметогенеза, способ выведения гамет и тип оплодотворения, способ инкубации (если есть), тип личинки (если есть), характер метаморфоза и др. Разнообразие репро-

дуктивных признаков и их сочетаний колоссально. Особенно показательны в этом случае репродуктивные паттерны, характерные для видов со «смешанной» стратегией размножения: в том числе, сочетание яйцерождения и непитающихся личинок, или, наоборот, инкубация эмбрионов с образованием планктотрофных личинок. Встречаются случаи, когда личинки разных типов – непитающиеся (лецитотрофные или матротрофные) и питающиеся (планктотрофные) встречаются у представителей одного вида (этот феномен обозначается, как *roesilogony*). Внутреннее оплодотворение может быть либо очень ранним, либо пост-мейотическим, интраовариальным или постовуляторным и т. д. Потомки могут покидать родительский организм в виде яиц, зигот, эмбрионов, личинок или ювенилей, свободных или в коконах или кладках. Эмбриональная инкубация может осуществляться до или после выведения потомка во внешнюю среду, на поверхности родительского организма или внутри него, развитие может быть лецитотрофным, матротрофным или сочетать оба типа ресурсов (см. выше). Половое размножение может осуществляться не только взрослыми особями, но и личинками (*dissogony*) и ювенилями (различные варианты прогенеза). Данная картина в значительной мере усложняется благодаря различиям в локализации и происхождении (клеточных источниках закладки) гонад, размерах, строении и поведении гамет, особенностей эмбриогенеза, высокого структурного и экологического разнообразия личинок, особенностей метаморфоза и многих других параметров.

Попытки описать или классифицировать многообразие вариантов полового размножения морских беспозвоночных предпринимались неоднократно (см., например, Thorson, 1950; Mileikovsky, 1971; Giese, Pearse, 1974, 1975a, b, 1977; Giese et al., 1979, 1987, 1991; Adiyodi, Adiyodi, 1983, 1989; Grahame, Branch 1985; Levin, Bridges, 1995; Nielsen, 2018 и др.). В ряде случаев подобные работы дополнялись деталями жизненных циклов, включая сезоны размножения, продолжительность жизни личинок и характер их распространения, количество поколений и др. (Милейковский, 1985; Касьянов, 1989; Chia, 1974). В этой связи так называемые «малые» типы, включающие от 1-2 до нескольких сотен видов, хотя иногда и обладают сложными жизненными циклами и некоторыми причудливыми особенностями размножения (например, Placozoa, Cycliophora, Orthonectida, Dyciemida, Logificera), в целом характеризуются довольно однотипными репродуктивными паттернами, что можно объяснить их схожими экологическими предпочтениями. Все виды, входящие в типы Sipuncula, Nematomorpha, Gnathostomulida, Acanthocephala, Xenacoelomorpha, Gastrotricha, Kinorhyncha, Priapulida, Kamptozoa, Brachiopoda и Chaetognatha (а также в пять типов, перечисленных выше) занимают схожие ниши, и их размножение однотипно. Представители типа Nemichordata экологически более разнообразны, являясь, тем не менее, преимущественно яйцеродящими

организмами. Лишь некоторые «малые» типы демонстрируют различные варианты оогенеза, отрождаемого потомства и его инкубации. Например, тип *Phoronida* включает яйцеродящие и живородящие виды с планктотрофными и лецитотрофными личинками (Temereva, Chichvarkhin, 2017). Тип *Stenophora* включает яйцеродящие, вынашивающие и живородящие виды с прямым или личиночным развитием. Однако, если среди гребневиков встречаются как планктонные, так и бентосные формы, то образ жизни среди форонид кардинально не отличается.

Неудивительно поэтому, что характеризующиеся большим таксономическим разнообразием и широкими экологическим предпочтениями «крупные» типы (например, *Cnidaria*, *Platyhelminthes*, *Mollusca*, *Annelida*, *Bryozoa*, *Arthropoda*, *Echinodermata* и *Chordata*) обладают очень большим спектром репродуктивных паттернов. Например, среди моллюсков и аннелид их насчитывается свыше 15 (Giese, Pearse, 1975b, 1977; Giese et al., 1979; Strathmann, 1987; Wilson, 1991). Шесть репродуктивных паттернов описано у мшанок (Ostrovsky et al., 2009; Ostrovsky, 2013a, b, 2021b). Исключение составляют *Nematoda*, которые при колоссальном таксономическом разнообразии характеризуются двумя репродуктивными стратегиями и тремя репродуктивными паттернами (яйцерождением и живорождением, лецитотрофным и матротрофным) (Ostrovsky et al., 2016).

В заключение следует подчеркнуть, что колоссальное разнообразие особенностей полового размножения водных и, в особенности, морских беспозвоночных животных указывает на высочайшую эволюционную пластичность репродуктивных признаков и их сочетаний – от источников закладки гамет до эмбрионального развития, личиночного строения и метаморфоза. Сравнительный анализ позволяет проследить основные этапы и выявить главные направления эволюционных преобразований полового размножения в разных группах организмов. В этой связи следует отметить огромное количество примеров конвергентной эволюции, из которых по масштабу и разнообразию эмбриональная инкубация не имеет себе равных среди всех известных примеров структурной конвергенции. Другими яркими примерами такой конвергенции являются приобретение во многих группах внутреннего оплодотворения и матротрофии. В целом же, изучение многообразия и эволюции половой репродукции морских беспозвоночных является крайне интересной и важной отраслью репродуктивной и эволюционной биологии, позволяющее приблизиться к решению многих важных проблем, в частности, вопроса о роли ключевых морфологических инноваций в эволюционной судьбе различных групп организмов.

Исследование поддержано Российским научным фондом (грант № 23-14-00351).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н.* 2006. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 134 с.
- Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. Изд-е 3-е. М.: Наука. 432 с.
- Касьянов В.Л.* 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 184 с.
- Милейковский С.А.* 1985. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. М.: Наука. 119 с.
- Островский А.Н.* 2004. Выводковые камеры (овицеллы) хейлостомных мшанок (Bryozoa: Gymnolaemata): строение, история исследования, современная проблематика // Биол. моря. Т. 30. № 3. С. 169–182.
- Островский А.Н.* 2009. Эволюция полового размножения мшанок отряда Cheilostomata (Bryozoa, Gymnolaemata). СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та. 403 с.
- Островский А.Н.* 2011. Эволюция лецитотрофных личинок у морских беспозвоночных на примере мшанок класса Gymnolaemata // Биосфера. Т. 3. № 2. С. 83–102.
- Adiyodi K.G., Adiyodi R.G.* (eds). 1983. Reproductive biology of invertebrates. V. 1. Oogenesis, oviposition, and oosorption. Chichester: John Wiley and Sons. 796 p.
- Adiyodi K.G., Adiyodi R.G.* (eds). 1989. Reproductive biology of invertebrates. V. 4. Pt A: Fertilization, development, and parental care. New Delhi/Bombay/Calcutta/Oxford: IBN Publishing Co Pvt Ltd. 462 p.
- Adiyodi K.G., Adiyodi R.G.* (eds). 1990. Reproductive biology of invertebrates. V. 4. Pt B: Fertilization, development, and parental care. New Delhi/Bombay/Calcutta/Oxford: IBN Publishing Co Pvt Ltd. 527 p.
- Avise J.* 2013. Evolutionary perspectives on pregnancy. N-Y: Columbia univ. press. 346 p.
- Bishop J.D.D., Pemberton A.J.* 2006. The third way: spermcast mating in sessile marine invertebrates // Integr. Comp. Biol. Т. 46. № 4. P. 398–406.
- Blackburn D.G.* 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis // J. Morphol. V. 276. P. 961–990.
- Bouillon J., Gravili C., Gili J.M., Boero F.* 2006. An introduction to Hydrozoa // Mem. Mus. Nat. Hist. Paris. V. 194. P. 1–591.
- Carrier T.J., Reitzel A.M., Heyland A.* (eds). 2018. Evolutionary ecology of marine invertebrate larvae. Oxford: Oxford univ. press. 328 p.
- Chia F.S.* 1974. Classification and adaptive significance of developmental patterns in marine invertebrates // Thalassia Jugosl. V. 10. P. 121–130.
- Christiansen F.B., Fenchel T.M.* 1979. Evolution of marine invertebrate reproductive patterns. Theor. Popul. Biol. V. 16. P. 267–282.
- Clutton-Brock T.H.* 1991. The evolution of parental care. Princeton: Princeton univ. press. 368 p.

- Emig C.C.* 1982. The biology of Phoronida // *Adv. Mar. Biol.* T. 19. P. 1–89.
- Fadlallah Y.H.* 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals // *Coral Reefs*. T. 2. № 3. P. 129–150.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1974. Reproduction of marine invertebrates, V. 1. Acoelomate and pseudocoelomate metazoans. N-Y: Academic press. 546 p.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1975a. Reproduction of marine invertebrates. V. 2. Entoprocts and lesser coelomates. N-Y: Academic press. 344 p.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1975b. Reproduction of marine invertebrates. V. 3. Annelids and echiurans. N-Y: Academic press. 343 p.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1977. Reproduction of marine invertebrates. V. 4. Molluscs: gastropods and cephalopods. N-Y: Academic press. 369 p.
- Giese A.C., Pearse J.S., Pearse V.B.* (eds). 1979. Reproduction of marine invertebrates. V. 5. Molluscs: pelecypods and lesser classes. N-Y: Academic press. 369 p.
- Giese A.C., Pearse J.S., Pearse V.B.* (eds). 1987. Reproduction of marine invertebrates. V. 9. General aspects: seeking unity in diversity. Palo Alto: Blackwell scientific publ. 712 p.
- Giese A.C., Pearse J.S., Pearse V.B.* (eds). 1991. Reproduction of marine invertebrates. V. 6. Echinoderms and lophophorates. Pacific Grove, Boxwood press. 808 p.
- Grahame J., Branch G.M.* 1985. Reproductive patterns of marine invertebrates // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* V. 23. P. 373–398.
- Hogarth P.J.* 1976. Viviparity. London, Edward Arnold. 69 p.
- Levin L., Bridges T.* 1995. Pattern and diversity in reproduction and development // *Ecology of marine invertebrate larvae* / Ed. L.R. McEdward. Boca Raton / London / N-Y / Washington DC: CRC press. P. 1–48.
- Lidgard S., Carter M.C., Dick M.H.* et al. 2012. Division of labor and recurrent evolution of polymorphisms in a group of colonial animals // *Evol. Ecol.* V. 26. № 2. P. 233–257.
- McEdward L.R.* (ed.). 1995. *Ecology of marine invertebrate larvae*. Boca Raton / London / N-Y / Washington DC: CRC press. 464 p.
- Mileikovsky S.A.* 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation // *Mar. Biol.* T. 10. № 3. C. 193–213.
- Nekliudova U.A., Schwaha T.F., Kotenko O.N.* et al. 2019. Sexual reproduction of the placental brooder *Celleporella hyalina* (Bryozoa, Cheilostomata) in the White Sea // *J. Morphol.* V. 280. № 2. P. 278–299.
- Nielsen C.* 2018. Origin and diversity of marine larvae // *Evolutionary ecology of marine invertebrate larvae* / Eds T.J. Carrier, A.M. Reitzel, A. Heyland. Oxford: Oxford univ. press. P. 3–15.
- Ostrovsky A.N.* 2013a. Evolution of sexual reproduction in marine invertebrates: example of gymnolaemate bryozoans. Dordrecht: Springer Science+Business Media. 356 p.

- Ostrovsky A.N.* 2013b. From incipient to substantial: evolution of placentotrophy in aquatic colonial invertebrates // *Evolution*. V. 67. P. 1368–1382.
- Ostrovsky A.N.* 2021a. Reproductive strategies and patterns in marine invertebrates: diversity and evolution // *Paleontol. J.* V. 55. P. 803–810.
- Ostrovsky A.N.* 2021b. Sexual reproduction in Bryozoa // *Handbook of Zoology. Bryozoa* / Ed. T.F. Schwaha. Berlin: De Gruyter. P. 101–122.
- Ostrovsky A.N., Gordon D.P., Lidgard S.* 2009. Independent evolution of matrotrophy in the major classes of Bryozoa: transitions among reproductive patterns and their ecological background // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* V. 378. P. 113–124.
- Ostrovsky A.N., Lidgard S., Gordon D.P.* et al. 2016. Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm // *Biol. Rev.* V. 91. P. 673–711.
- Ostrovsky A.N., Taylor P.D.* 2004. Systematics of Upper Cretaceous calloporid bryozoans with primitive spinose ovicells // *Palaeontology*. V. 47. № 3. P. 775–793.
- Ostrovsky A.N., Taylor P.D.* 2005. Brood chambers constructed from spines in fossil and recent cheilostome bryozoans // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 144. P. 317–361.
- Pechenik J.A.* 1979. Role of encapsulation in invertebrate life histories // *Am. Nat.* T. 114. № 6. C. 859–870.
- Pianka E.R.* 2011. *Evolutionary ecology*. 7 ed. E-Book. 512 p.
- Royle N.J., Smiseth P.T., Kölliker M.* (eds). 2012. *The evolution of parental care*. Oxford: Oxford univ. press. 376 p.
- Ryland J.S., Bishop J.D.D.* 1993. Internal fertilisation in hermaphroditic colonial invertebrates // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* T. 31. P. 445–477.
- Spaulding J.G.* 1974. Embryonic and larval development in sea anemones (Anthozoa: Actiniaria) // *Am. Zool.* T. 14. № 2. P. 511–520.
- Strathmann R.R.* 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates // *Evolution*. V. 32. P. 894–906.
- Strathmann M.F.* 1987. *Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast: data and methods for the study of eggs, embryos, and larvae*. Seattle / London: univ. Washington press. 682 p.
- Strathmann R.R.* 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 16. P. 339–361.
- Temereva E.N., Chichvarkhin A.* 2017. A new phoronid species, *Phoronis embryolabi*, with a novel type of development, and consideration of phoronid taxonomy and DNA barcoding // *Invert. Syst.* V. 31. P. 65–84.
- Thorson G.* 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* T. 25. № 1. C. 1–45.
- Vance R.R.* 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates // *Am. Nat.* T. 107. № 955. P. 339–352.
- Wilson W.H.* 1991. Sexual reproductive modes in polychaetes: classification and diversity // *Bull. Mar. Sci.* V. 48. P. 500–516.

Evolutionary directions in sexual reproduction in marine invertebrates

A. Ostrovsky

This review briefly analyzes the main trends in the evolution of sexual reproduction in marine invertebrates. Key innovations that have occurred repeatedly in the history of many groups were the transition from oviparity to parental care in the form of viviparity or brooding. In many cases, this transition was accompanied by a change in the mode of oogenesis, from oligo- to macrolecithal, as well as a transition from external to internal fertilization. In turn, the change in oogenesis led to a change in the type of larvae – planktotrophy was replaced by lecithotrophy, and the acquisition of embryo incubation created conditions for the repeated evolution of matrotrophy. In general, the enormous diversity of the traits of sexual reproduction in marine invertebrates indicates very high evolutionary plasticity of reproductive characteristics and their combinations.

Key words: marine invertebrates, sexual reproduction, oogenesis, fertilization, incubation, matrotrophy, larvae

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии М.: ПИН РАН, 2023. С. 14–67. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

УДК 576.7

МЕХАНОБИОЛОГИЯ И ПРОБЛЕМА ЦЕЛОСТНОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

А.С. Ермаков^{1,2,3}

¹*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва*

²*Институт биологии развития РАН, Москва*

³*Институт биоинженерии им. К.Г. Скрябина, Москва
ermakov99@mail.ru*

Открытие эмбриональных регуляций Г. Дришем в конце XIX века поставило вопрос о причинах и механизмах интеграции живых организмов в ходе индивидуального развития. В 1970-х годах несколько групп ученых выдвинуло идею о возможной роли механических сил и напряжений в организации морфогенеза и клеточных дифференцировок. На рубеже XX-XXI веков происходит открытие механозависимой экспрессии генов, активно изучаются процессы клеточной и ядерной механотрансдукции. В статье дается краткий обзор представлений об интегрирующей роли механических сил и напряжений в развитии живых организмов на разных уровнях организации.

Ключевые слова: морфогенез, клеточная дифференцировка, механобиология, интегральность развития, экспрессия генов

ВВЕДЕНИЕ

Чтобы трехмерный план строения выстроился в ходе индивидуального развития живого организма, необходимо четкое согласование множества биологических и биохимических процессов на разных уровнях организации – от молекул до макро-морфологии. Происходит становление формы (морфогенез), специализация разных типов клеток (клеточная дифференцировка), деятельность которых интегрирована.

Большинство современных биологов придерживаются концепции генетического детерминизма – принято считать, что программа, заложенная в ДНК оплодотворенного яйца, достаточна для детерминации развития

будущего организма (Nusslein-Volhard, 2006). Мейнстримом современной биологии развития стало изучение экспрессии тех или иных генов под воздействием регуляторных молекул (*De Robertis et al., 1991*).

Остается, однако, открытым вопрос, почему и каким образом продукты генов создают целостный организм и поддерживают его в живом состоянии. В XX веке было выдвинуто несколько теорий, объясняющих механизмы интеграции живых систем в единое целое. В данной статье делается краткий обзор основных научных направлений, рассматривающих интегрирующую роль механических сил и напряжений в организации биологического морфогенеза и клеточных дифференцировок

ОТКРЫТИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ РЕГУЛЯЦИЙ И ПРОБЛЕМА ПРЕДОПРЕДЕЛЕННОСТИ СУДЬБЫ ЧАСТЕЙ ЗАРОДЫША

Принцип детерминизма как представление о взаимосвязи явлений и процессов в природе является важнейшей составной частью фундамента современной науки. Классические представления о причинности называются механистическим или «лапласовским» детерминизмом. Основной целью науки представляется анализ природных явлений как цепочки однозначных соответствий «причина-следствия» и, как результат, выявления полного списка таких причинных соответствий.

Вопрос о том, насколько жестко детерминирована судьба той или иной части зародыша, ставился еще мудрецами Античности (Белоусов, 2005). Гиппократ считал, что части зародыша уже на стадии яйца имеют жесткую предопределенность к развитию в те или иные структуры. Альтернативная точка зрения, восходящая к Аристотелю, предполагает, что в ходе развития живого организма происходит образования новых структур из бесструктурности. Противостояние этих крайних точек зрения красной нитью проходит через всю историю науки.

Вильгельм Ру, основатель экспериментальной эмбриологии, ставил задачей внедрить основанный на детерминизме каузально-аналитический подход в изучение развития живых организмов (Roux, 1888; Белоусов, 2005), положив в основу методологии экспериментальное расчленение развивающийся живой системы на причинно-следственные звенья. Подчеркивая тесную связь с механистическим детерминизмом, Ру назвал новое научное направление «механикой развития». Одной из главенствующих целей механики развития он считал ответ на вопрос, все ли причины развития данной части зародыша заключены в ней самой или же требуется воздействия извне.

Ру осуществил первый эмбриологический эксперимент, разрушив один из бластомеров на стадии двухклеточного зародыша лягушки. Пронаблюдав

развитие оставшегося бластомера, он пришел к выводу, что из него сформировалась лишь половина тела и что судьба каждого бластомера в зародыше жестко предопределена. (Roux, 1888). Его соотечественник Ганс Дриш в 1891 г. поставил аналогичный по замыслу эксперимент, разделяя двухклеточный зародыш морского ежа на отдельные бластомеры встряхиванием (Driesch, 1891) и показал, что из каждого бластомера развивается меньшая по размеру, но морфологически полноценная личинка. Феномен развития целого зародыша из части был назван Дришем эмбриональными регуляциями. Эмбриональные регуляции были открыты и на других объектах.

Открытие эмбриональных регуляций поставило под сомнение применение принципа детерминизма к эмбриональному развитию. Каузально-аналитический подход предполагает возможность разделения процесса на однозначные причинно-следственные связи, связанные с определенными структурами. Феномен эмбриональных регуляций говорит о том, что, по крайней мере, на некоторых стадиях развития, однозначные связи между структурами и тем, что из них разовьется, отсутствуют (Белоусов, 2005; Belousov, 2012). Бластомер «не знает» заранее, будет ли он изолирован или нет, и, тем не менее, полноценный зародыш развивается при любом из этих вариантов, что делает идею «цепочки однозначных причинных соответствий» в развитии живых систем абсурдной.

ТЕОРИЯ БИОЛОГИЧЕСКОГО ПОЛЯ И СОВРЕМЕННАЯ БИОЛОГИЯ

Открытие Дришем эмбриональных регуляций стимулировало развитие теоретической биологии на последующее столетие. Продолжение «Дришевского» подхода в биологии развития XX в. связано прежде всего с именем русского ученого и мыслителя Александра Гавриловича Гурвича. более ста лет назад выдвинувшего идею морфогенетического (биологического) поля (Gurwitsch, 1912, Belousov, 1997, 2015).

Согласно Гурвичу, судьба части эмбриона и отдельной клетки зависит от их позиции в целом организме. Гурвич вводит идею поля как организующего принципа, определяющего на надклеточном уровне судьбу клеток. Поле (он использовал термин *Krafftoid u Geschehensfeld*) определяет координацию событий (*Geschehen*) (Gurwitsch, 1912; Belousov, 1997, 2015).

Можно ли определить физический механизм, посредством которого клетки влияют друг на друга на расстоянии? Сам Гурвич считал, что клетки могут «общаться» с помощью электромагнитных волн. Эти идеи, однако, развития не получили. Частично это было связано с трагичными политическими процессами в СССР, которые негативно отражались на ученых (Belousov, 1997). В 1944 г. Гурвич выдвинул идеи о том, что в основе биологического поля могут лежать конstellации биологических макромоле-

кул, образующие устойчивые структуры, по которым может идти перенос энергии, в том числе от хроматина ядра к периферии клетки (Гурвич, 1944).

В 1970–1980-х гг. несколько исследовательских групп независимо друг от друга предположили, что части организма могут быть интегрированы в единое целое с помощью механических сил и механических напряжений.

Роли механических сил и напряжений в организации биологического морфогенеза и клеточных дифференцировок

Еще в XIX в. швейцарский гистолог и анатом В. Гис выдвигал идею о возможной роли механических сил в организации живых тканей, в частности, в ходе сворачивания нервной трубки у позвоночных (His, 1874). Эти воззрения не привлекли широкой поддержки современников, ренессанс интереса к этой теме произошёл примерно столетие спустя.

В 1970-е гг. немецкий анатом Блешмидт описал структуры механических напряжений в развитии человека и выдвинул предположение о том, что подобные структуры встречаются в развитии других организмов (Bleschmidt, Gasser, 1978). В эти же годы американский биолог Альберт Харрис и его коллеги изучали механику клеточных движений на разных эластических субстратах, таких как резина и коллагеновый гель (Harris, 1973; Harris et al., 1981). Исследователи показали, что в случае высевания гомогенной клеточной культуры на субстрате происходит формирование регулярных клеточных кластеров за счет того, что клетки создавали паттерны напряжения субстрата (Harris et al., 1984; см. также Belousov, 2012). Этот пример реальной самоорганизации живой системы на основе механических напряжений: клетки объединяются в кластеры, а порождаемое клетками натяжение субстрата выступает в роли факторов дальнего действия.

САМОНАПРЯЖЕННЫЕ КОНСТРУКЦИИ И МОДЕЛЬ БИОТЕНСЕГРИТИ

Биотенсегрити – еще одно из направлений механобиологии, возникшее в США в ту же эпоху. Основатель этого направления – Дональд Ингбер, профессор Гарварда в настоящее время. В 1970е он был студентом Йельского университета. В те годы, заинтересовавшись дизайном, он случайно узнал о Теории Тенсегрити Ричарда Букминстера Фуллера и о концепции самонапряженных конструкций (Fuller, 1961). Тенсегрити (от английского *tensegrity*, *tensional integrity*, то есть напряженная интегральность) – система взглядов, описывающих самонапряженные конструкции, возникла в архитектуре, механике и искусстве (Fuller, 1961). Самонапряженными считают такие конструкции, которые имеют стабильную форму за счет постоянного стягивания элементов (а не за счет сдавливания, как большинство архитектурных конструкций). Всемирную известность Тенсегрити полу-

чила в связи с изумительными работами американского скульптора Кеннета Снелсона. Композиции из стержней и стягивающих их струн держат форму, но не имеют при этом жесткого каркаса.

Заметив сходство между поведением скульптурных композиций Снелсона и живыми клетками, Ингбер выдвинул гипотезу о том, что живые системы представляют из себя самонапряженные конструкции. Вплоть до 1970-х гг. большинство биологов смотрели на клетку как на «шарик с цитоплазмой», основной упор делался на изучение биохимических процессов, механические процессы, происходящие в клетке, игнорировались. Ингбер попытался создать модель клетки как самонапряженной конструкции (Ingber et al., 1981; Ingber, 1993, 2003a, b). Согласно представлениям Ингбера, цитоскелет можно рассматривать как систему из молекулярных стержней, веревок и канатов нанометровой толщины, механически сбалансированную. Натяжения порождаются цитоскелетными микрофиламентами и промежуточными филаментами, силы эти приложены к упругим структурам, таким как микротрубочки или элементы внеклеточного матрикса, с которыми клетка связана контактами. Силы сбалансированы, и клетка имеет стабильную форму (рис. 1,а).

Напряженность, стабилизирующая форму клетки, формируется прежде всего за счет сократительной активности актомиозиновых структур. Дополнительный вклад в создание напряженности могут создавать внешние воздействия через внеклеточный матрикс и клеточные контакты, осмотические силы и силы, создаваемые за счет полимеризации филаментов. Цитоскелетные структуры на периферии клетки связаны с эластичной сетью примембранных цитоскелетных структур. Промежуточные филаменты связывают микротрубочки и микрофиламенты с поверхностью клеточного ядра, обеспечивая механическое единство клетки. Если такая структура меняется, то изменение может приводить к механической работе (рис. 1,б).

Принципы Модели Биотенсегрити применимы к рассмотрению живых систем и на других уровнях организации, как субклеточных, так и надклеточных (Ingber, 1993; Ermakov, 2018a). Длинные молекулы ДНК могут образовывать структуры, построенные по принципам Тенсегрити (Liedl et al., 2010; Zheng et al., 2009), в которых относительно жесткие участки сочтаются с растяжимыми участками.

Клеточное ядро с точки зрения Тенсегрити тоже представляет собой самонапряженную конструкцию. Не только в цитоплазме, но и в ядре присутствуют цитоскелетные структуры, ДНК упаковано в хроматин сложным образом. Ядра клеток можно рассматривать как самонапряженные структуры, в которых отдельные хроматиновые фибриллы из плотно упакованной ДНК служат в качестве упругих «стержней», а окружающий ядерный матрикс находится под растяжением (Ingber, 1993).

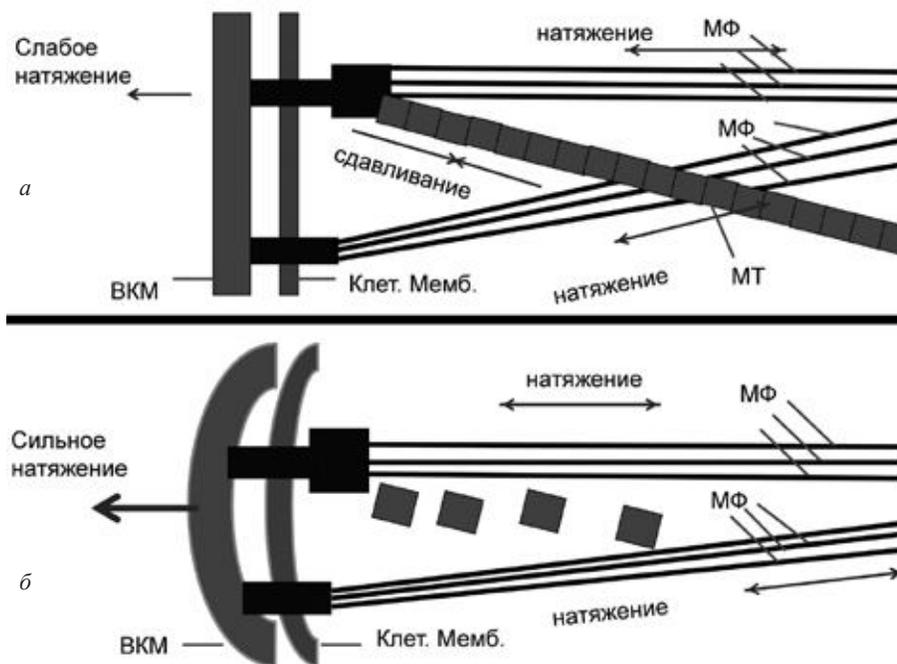


Рис 1. Модель участка клетки как самонапряженной конструкции: *а* – баланс сил в клетке поддерживается с помощью элементов цитоскелета и внеклеточного матрикса (микротрубочки подобны упругим стержням, а микрофиламенты – растягивающим нитям; микрофиламенты испытывают натяжение, микротрубочка – сжатие; элементы цитоскелета прикрепляются к фокальным контактам, которые связаны с внеклеточным матриксом, происходит уравнивание паттерна внутриклеточных и внешних по отношению к клетке сил); *б* – разрушение микротрубочки приводит к изменению паттерна механических напряжений в клетке, натяжение микрофиламентов возрастает; возрастание натяжения скомпенсировано усилением приложенного к данному участку внеклеточного матрикса внешнего натяжения; МТ – микротрубочка, МФ – микрофиламенты, ВКМ – внеклеточный матрикс, Клет. Мемб. – клеточная мембрана (по: Ingber 2003a, Ermakov 2018a, модифицировано).

Ткани, состоящие из клеток и межклеточного вещества, тоже организованы по принципам Тенсегрити, и изменения на уровне целой ткани могут приводить к перестройкам на клеточном уровне. Изучение большой берцовой кости показало, что давление, передаваемое организмом на кость, не передается по кости строго вертикально (Chen, Ingber, 1999). Механическое воздействие на кость распространяется по кривой от тазобедренного сустава до колена. Составные части кости испытывают сдавливание в медиальном направлении и натяжения в латеральном направлении. Внутренность берцовой кости представляет собой комбинацию преднапряженных сетей и геодезических структур, что придает кости максимальную стабильность при механическом воздействии на нее (Chen, Ingber, 1999).

ПРОЕКТ «МОРФОМЕХАНИКА» ПРОФЕССОРА Л.В. БЕЛОУСОВА И ТЕОРИЯ БЕЛОУСОВА-МИТТЕНТАЛЯ

В начале 1970-х гг., независимо от западных коллег, в СССР учение о роли механических напряжений как интегральных факторов морфогенеза начинают разрабатывать профессор Лев Владимирович Белоусов из МГУ и его ученики (Белоусов и др., 1974; Belousov et al., 1976), позднее это учение получит название «морфомеханика» (Belousov, Grabovsky, 2006). Первые публикации в этом направлении появились в середине 1970-х гг. (Белоусов и др., 1974; Belousov et al., 1975) и были посвящены деформации фрагментов зародышевых тканей травяной лягушки *Rana temporaria* на стадиях от средней гастролы до ранней хвостовой почки (Белоусов и др., 1974).

Большая часть деформаций сводилась к скручиванию фрагмента, в некоторых случаях внутренней поверхностью внутрь (их называли +деформации), в некоторых – внутренней поверхностью наружу (–деформации). Авторы выявили немедленные (пассивные) деформации и деформации с латентным периодом и клеточными перестройками (активные). Немедленные деформации были присущи всем исследованным фрагментам. Пониженная температура и обработка KCN останавливали деформации с латентным периодом (активные). Поскольку немедленные деформации не подавлялись действием низкой температуры и KCN, они являются пассивными релаксациями к формам с меньшей потенциальной энергией.

Авторы выяснили, что пассивные деформации могут быть сведены к нескольким типам (рис. 2) (Belousov et al., 1976; см. также Ермаков, 2018b).

1. Сокращение поверхности фрагмента без изгиба означает, что обе поверхности фрагмента в одинаковой степени эластично растянуты (рис. 2,а).

2. Изгиб фрагмента без сокращения боковых стенок клеток свидетельствует о преимущественном эластичном сокращении одной из поверхностей (рис. 2,б).

3. Сильный изгиб фрагмента с сокращением боковых стенок, вплоть до округления клеток, говорит о том, что до операции были растянуты и внешние и боковые клеточные стенки (рис. 2,в).

4. Рассечение двуслойного фрагмента приводит к расхождению его краев (рис. 2,г1), а изоляция участка слоя – к его складыванию (рис. 2,г2). В этих случаях сокращаются растянутые клетки в основании складки. Наряду с натяжением внешней и внутренней поверхностей фрагмента имеются линии натяжения, идущие по боковым стенкам растянутой клетки (клеток) и пересекающие клеточный пласт.

5. Резкий (-) изгиб, локализованный по границе сепаровки, но без определенной прелокализации в интактном зародыше (рис. 2,д).

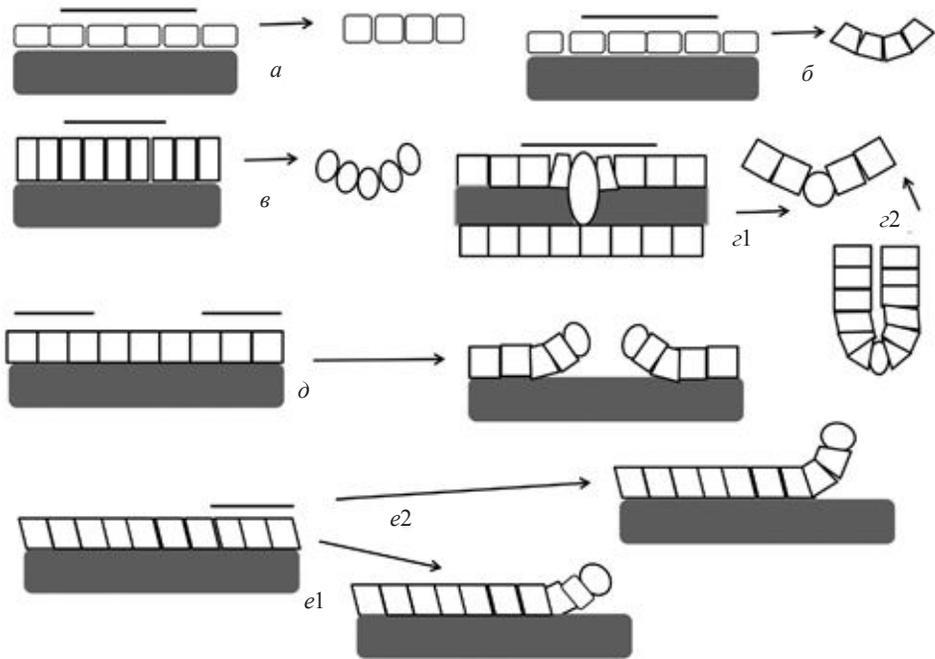


Рис 2. Типы пассивных деформаций в эмбриональных тканях: *a* – сокращение поверхности фрагмента после рассечения без изгиба; *б* – изгиб фрагмента без сокращения боковых стенок после рассечения; *в* – сильный изгиб фрагмента после рассечения, с сокращением боковых стенок, вплоть до округления клеток; *г1* – рассечение двуслойного фрагмента приводит к расхождению его краев, *г2* – изоляция участка слоя – к его складыванию; *д* – резкий (-) изгиб, локализованный по границе сепаровки, но без определенной прелокализации в интактном зародыше; *е1* – (-) складывание и *е2* – (-) скручивание отсепарованной зоны, при которых происходит симметризация исходно скошенных клеток (по: Belousov et al., 1976, модифицировано).

6. (-) складывание (рис. 2,*е1*) и (-) скручивание (рис. 2,*е2*) отсепарованной зоны, при которых происходит симметризация исходно скошенных клеток, указывают на неравномерное растяжение как внешней, так и внутренней поверхностей и на эластичное растяжение боковых клеточных стенок.

Широкое распространение пассивных деформаций говорит о том, что ткани зародыша имеют характерную структуру механических напряжений. Авторы выяснили, что на каждой определенной стадии развития зародыша обладают характерным полем напряжений, которое может быть представлено в виде карты (Белусов и др., 1974; Belousov et al., 1976; Belousov, 1978). В дальнейших исследованиях было доказано, что структура паттернов механических напряжений влияет на организацию морфогенетических движений и необходима для нормального прохождения раннего морфогенеза и регуляции клеточных дифференцировок.

Релаксация паттерна механических напряжений на стадии ранней гаструлы шпорцевой лягушки *Xenopus laevis* с помощью вертикального разреза вегетативного полушария ведет к увеличению домена сильно поляризованных клеток в дорсальной части эмбриона и возрастанию объема нервной ткани у экспериментальных «релаксированных» эмбрионов по сравнению с нормальными (Belousov et al., 1990). Полученные данные хорошо согласуются с теоретической моделью эпителиальных морфогенезов Б. Белинцева, согласно которой паттерны механических напряжений регулируют разбиение клеточных пластов на домены поляризованных и неполяризованных клеток (Belintsev et al., 1987). Релаксация механических напряжений с помощью разреза вегетативного полушария на стадии бластулы приводит к еще более драматическим последствиям (Ермаков, Belousov, 1998). Кратковременным эффектом такой операции было исчезновение бластоцеля, перемешивание клеток и увеличение числа слоев крыши бластоцеля. Затем на поверхности зародышей возникали впадины и хоботообразные выросты, зародыши развивались с серьезными аномалиями (Ермаков, Belousov, 1998).

Морфометрический анализ показал, что среднее значение объема хорды не изменялось у «релаксированных» зародышей (рис. 3,а) по сравнению

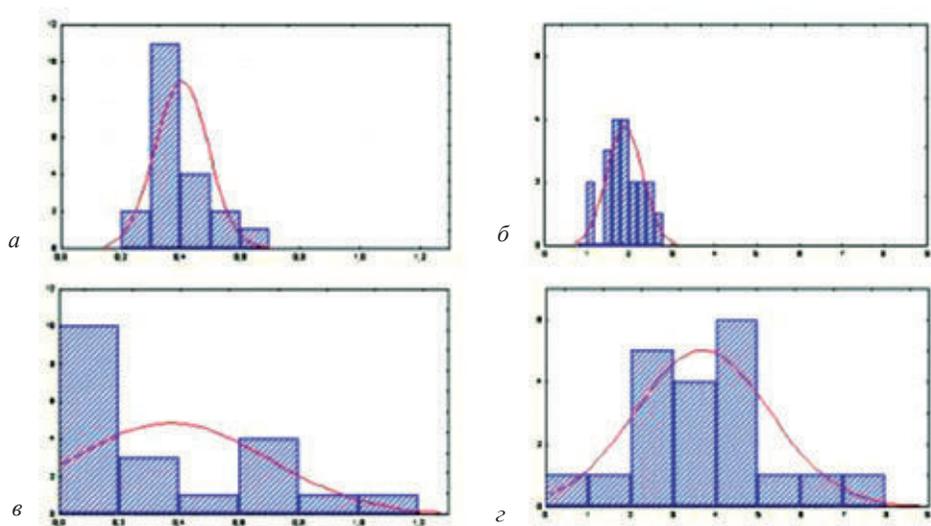


Рис. 3. Распределение объемов зачатков хорды и нервной трубки в случае «релаксированных» и нормальных зародышей: а – распределение объемов зачатков хорды; б – распределение объемов нервной ткани у нормальных эмбрионов шпорцевой лягушки *X. laevis* на стадии хвостовой почки в сравнении с распределением объемов зачатков хорды и нервной ткани у эмбрионов после операции по релаксации механических напряжений (в и г, соответственно); для каждой диаграммы использованы данные по 20 образцам (горизонтальная ось: объемы, условные единицы; вертикальная ось: число случаев); (оригинальный источник: Ермаков, Belousov, 1998; данная модификация рисунков по: Luchinskaia et al., 2018).

с контролем (рис. 3,в), но разброс значений увеличивался. Средний объем нейтральной закладки у «релаксированных» зародышей (рис. 3,б) существенно превышает этот показатель у нормальных (рис. 3,з), что согласуется с моделью эпителиальных морфогенозов Белинцева (Belintsev et al., 1987). Большой интерес представляет факт высокой вариабельности осевых зачатков у «релаксированных» эмбрионов. Паттерны механических напряжений можно рассматривать как систему ограничения вариабельности дифференцировочных потенциалов.

Часть «релаксированных» зародышей культивировали в течение нескольких часов после операции в гипотоническом растворе, а затем переносили в изотонический раствор. У большинства зародышей после такой обработки происходила нормализация развития, так как кратковременное культивирование в гипотоническом растворе приводит к быстрому восстановлению паттерна механических напряжений.

Показано, что воздействие с помощью искусственно приложенных механических напряжений тоже может повлиять на морфогенез и дифференцировку эмбриональной ткани. Лакирев и соавторы (Lakirev et al., 1988) использовали камеру, с помощью которой они растягивали прикрепленные к латексу фрагменты эмбриональной ткани шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. Примечательно, что, если маргинальную (дорсальную бластопоральную) область растягивали перпендикулярно анимально-вегетативной оси, то в эксплантатах развивались хорда и нервная ткань, причем хорда ориентировалась по оси растяжения эксплантата, то есть перпендикулярно тому, как это происходит в нормальном развитии. В контрольных эксплантатах, помещенных как на не растянутый, так и на растянутый латекс, вплоть до 24 инкубации не обнаруживалось зачатков органов. Такие эксплантаты распадались на отдельные клетки.

В дальнейших исследованиях было показано, что не только маргинальная зона, но и фрагменты эмбриональной ткани из других участков эмбриона, таких как вентральная эктодерма и эктодерма крыши бластоцеля, меняют свою форму в ответ на искусственно приложенные механические напряжения (Belousov, Luchinskaia, 1995; Белоусов и др., 1999).

К середине 1990-х гг., благодаря многолетним исследованиям Белоусова и учеников, выстраивается концепция, согласно которой эмбриональное развитие можно представить, как серию сменяемых друг друга пассивных деформаций и активных перестроек. Ключевым пунктом этой системы представлений становится предположение о том, что процессы, направленные на восстановление механических напряжений, идут с некоторым перехлестом, проскакивая мимо точки равновесия (гипервосстановление) (Belousov et al., 2006; Belousov, 2012). Сам Белоусов считал, что решающую роль в становлении гипотезы о гипервосстановлении механических

напряжений сыграли его длительные дискуссии с американским биологом Миттенталем из университета Иллинойса в 1992 г. (Белоусов, Миттенталь, 1992). Позднее эта система взглядов получила название «Теории Белоусова-Миттенталья».

ОТКРЫТИЕ МЕХАНО-ЗАВИСИМОЙ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ

В течение нескольких последних десятилетий XX в. идеи о ведущей роли механических сил и напряжений не получали массовой поддержки биологов, в значительной степени в связи со всеобщим доминированием концепции геноцентризма. Скептицизм базировался на отсутствии связи между механическими параметрами живых тканей и процессами реализации генетической информации.

На рубеже II и III тысячелетий нашей эры происходит, однако, серьезный пересмотр отношения к механобиологии со стороны мейнстримовски мыслящих биологов. В первую очередь, это связано с открытием механо-зависимой экспрессии генов и успехами в изучении клеточной и ядерной механотрансдукции.

Механозависимую экспрессию генов открыли Фарж и коллеги на эмбрионах плодовой мушки дрозофилы *D. melanogaster* (Farge, 2003). Гастрюляция в раннем развитии дрозофилы начинается с подворачивания мезодермы. Под контролем продуктов генов *twist* и *snail* мезодермальные клетки из цилиндрических становятся трапециевидными, благодаря чему происходит их инвагинация в область желтка (Costa et al., 1993; Leptin, 1999). После вворачивания, мезодермальный слой начинает вытягиваться в постериорном направлении за счет латеро-медиальных интеркаляций (Costa et al., 1993). Процессы инвагинации находятся под контролем вентральных генов *twist*, *snail* и терминального гена *huckebein*. Исследователи сдавливали латерально раннюю клеточную бластодерму зародыша с помощью микроманипулятора. Механическая деформация приводила к эктопической экспрессии гена *twist* в эктодерме как на стадии целлюляризации так и в ходе ранней гастрюляции (Farge, 2003).

В этих экспериментах зародышей подвергали воздействию механических сил, намного превосходящие те, что действуют в реальных живых организмов. В последующих работах были получены доказательства механической индукции *Twist* в эмбрионах дрозофилы при деформациях, сравнимых с физиологическими (Desprat et al., 2008). Микроинъекция магнитных наночастиц в определенные области зародыша с последующим воздействием магнитного поля позволяла локально и очень точно прикладывать механические силы, а микроразрезы с помощью лазера – ювелирно нарушать ход морфогенетических движений и локально сбрасывать механические напряжения в зародышевых тканях (Desprat et al., 2008).

КЛЕТОЧНАЯ И ЯДЕРНАЯ МЕХАНОТРАНСДУКЦИЯ

Еще одно научное направление, в рамках которого выявляются связи между механикой органов и тканей и происходящими в клетках молекулярно-биологическими процессами – изучение механотрансдукции.

Механотрансдукция – процесс, в ходе которого клетка детектирует механическое воздействие, интерпретирует его и отвечает на механический сигнал, конвертируя их в биохимические (Alonso, Goldmann, 2016). Такова классическая трактовка этого термина, до недавнего времени термин «механотрансдукция» использовали как синоним термину «клеточная механотрансдукция» (Mammoto et al., 2013; Alonso, Goldmann, 2016). Выделяют несколько возможных механизмов, включая запуск биохимических процессов в результате механозависимого открывания ионных каналов, а также через перестройки цитоскелета, стимулируемые через фокальные и межклеточные контакты (Mammoto et al., 2013; Alonso, Goldmann, 2016; Martino et al., 2018).

С начала 2010-х гг. активно изучается еще один механизм механотрансдукции – через альтерацию формы клеток, ключевыми участниками которого является регулятор транскрипции YAP1 (YES-associated protein) и транскрипционный ко-активатор TAZ (transcriptional coactivator with PDZ-binding motif) (Dupont et al., 2011; Aragona et al., 2013). YAP и TAZ могут присутствовать как в цитоплазме, так и в виде комплекса в ядре, где они играют роль регуляторов экспрессии генов. В клетках млекопитающих, активность и ядерная локализация YAP/TAZ регулируется как эластичностью субстрата, так и геометрией клеток (Dupont et al., 2011; Wada et al., 2011). Если клетка простирается по субстрату, то локализация YAP/TAZ ядерная, если клетка округлая, ядерная локализация YAP/TAZ нарушается (Wada et al., 2011). Простирание клетки по субстрату ведет к цитоскелетным перестройкам, в том числе к формированию актиновых стрессовых фибрилл, что в свою очередь приводит к локализации YAP/TAZ в ядре, стимулирует пролиферацию и подавляет дифференцировку (Dupont et al., 2011). Кроме того, ядерная локализация YAP/TAZ вызывается жестким внеклеточным матриксом и исчезает в случае нежесткого внеклеточного матрикса, что влияет на выбор направления дифференцировки клеток (Dupont et al., 2011).

Физические свойства клеточного ядра определяют важные клеточные функции, такие как функциональная активность генома и состояние хроматина. Ядро испытывает механические воздействия со стороны цитоскелета, которые, в свою очередь, опосредуют механические воздействия на клетку. Передача внешних механических сил на содержимое ядра опосредуется через LINC-комплекс (Linker of a Nucleoskeleton and Cytoskeleton). LINC комплекс состоит из белков – членов семейств KASH (Klar-sicht/

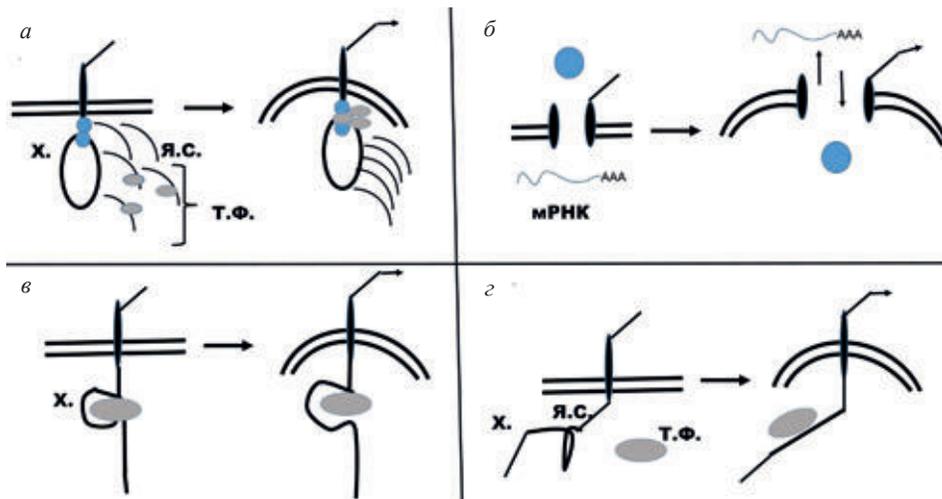


Рис. 4. Основные механизмы ядерной механотрансдукции: *а* – элементы ядерного скелета могут изменяться в ответ на механическое воздействие; если с этими элементами связаны транскрипционные факторы, то в случае изменения клеточного скелета в ответ на воздействия, транскрипционные факторы высвобождаются, формируют комплекс, который связывается с хроматином; *б* – механическое воздействие приводит к открытию ядерной поры, что влияет на ядерный транспорт; *в* – механическое воздействие передается на участок хроматина через белковый комплекс, связанный с оболочкой ядра, что приводит к частичной деконденсации хроматина и облегчает активацию транскрипции; *г* – механическое воздействие передается на участок хроматина через элементы ядерного скелета, что приводит к частичной деконденсации хроматина и облегчает активацию транскрипции (Х. – хроматин, Я. С. – элементы ядерного скелета, Т. Ф. – транскрипционный фактор, мРНК – матричная РНК) (на основе: Wang et al., 2009, модифицировано).

ANC-1/Syne Homology) и SUN (Sad1p, UNC-84). Белки KASH находятся на наружной мембране, с этими белками взаимодействуют элементы цитоскелета (Isermann, Lammerding, 2013; Guilluy, Burrridge, 2015). KASH белки взаимодействуют с белками SUN, через которые воздействие передается на внутреннее содержимое ядра и на скелетные элементы ядра (Isermann, Lammerding, 2013; Guilluy, Burrridge, 2015). Это говорит о том, что, помимо влияния сигнальных биохимических процессов, запускаемых механотрансдукцией в клетке, возможно также механическое воздействие на содержимое ядра, опосредованное через цитоскелетные перестройки. Зарождается новое направление в механобиологии, которое делает акцент на механических свойствах ядра и изменениях происходящих на уровне организации ядра и хроматина под влиянием механических воздействий – ядерная механотрансдукция (Wang et al., 2009; Guilluy, Burrridge, 2015; Uhler, Shivashankar, 2017).

Одним из возможных механизмов ядерной трансдукции может быть регуляция экспрессии генов транскрипционными факторами, связывающимися с элементами ядерного скелета – компонентам ядерной ламины (Wang et al, 2009; Kirby, Lammerding, 2018). Если такой комплекс подвергается механическому воздействию, транскрипционный фактор высвобождается, связывается с ДНК и запускает экспрессию гена (рис. 4,а). Механические воздействия на ядро могут влиять на элементы ядерного скелета, и, как следствие, на образование таких комплексов.

Еще один из возможных механизмов связан с регуляцией ядерного транспорта – при воздействии механических сил на ядро (например, под влиянием цитоскелетных структур в результате изменения формы клетки) ядерная пора может открываться, определенные молекулы проникают внутрь ядра и запускают там процессы, влияющие на упаковку хроматина и экспрессию генов, а мРНК, напротив, может перемещаться из ядра в цитоплазму и затем участвовать в процессе трансляции (рис. 4,б) (Wang et al., 2009; Aureille et al., 2017; Donnalaja et al., 2019).

Механические силы могут влиять и непосредственно на хроматин, как глобально, так и на локальном уровне. В интерфазе клеточного деления у эукариота хромосомы занимают определенные территории, такое расположение строго специфично для каждого вида клеток. Территориальная организация хромосом является важнейшей составляющей архитектуры ядра и играет важную роль в регуляции экспрессии генов (Szczepińska et al., 2019). Гетерохроматин обычно превалирует на периферии ядра в области ламины, и, как правило, экспрессия генов, которые расположены в этом регионе, подавлена; напротив, участки хроматина, находящиеся во внутренней части ядра, активно транскрибируются (Schneider & Grosschedl 2007). Механическое воздействие на клетку может привести к тому, что изменятся форма ядра и территории, занимаемые определенными хромосомами. Участки хромосом перемещаются внутри ядра, попадая из центральной части в периферическую или наоборот. Это приводит к тому, что структура хроматина меняется, что изменяет экспрессию генов, находящихся в этих участках хромосом (Uhler, Shivashankar, 2017). Под влиянием механических сил может происходить деконденсация гетерохроматина, что приведет к активации генов, локализованных в этой части хроматина. В случае, если участок хроматина ассоциирован с белковым комплексом на внутренней ядерной мембране, возможна передача механического воздействия на хроматин через белковый комплекс (рис. 4,в). Кроме того, возможна передача механического воздействия на хроматин через элементы ядерного скелета (рис. 4,з).

Воздействие силы в примерно 5 pN приводит к деконденсации примерно 30 nm фибриллы хроматина (Cui, Bustamante, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

НА ПУТИ К ИНТЕГРАЛЬНОЙ МЕХАНОБИОЛОГИИ

Примерно полвека назад, независимо друг от друга, несколько исследовательских групп в СССР и на Западе выдвинули идею о возможной роли механических сил и напряжений в интеграции развития живых организмов, в частности, в организации морфогенетических движений и клеточных дифференцировок. В начале XXI в. становится понятно, что механические факторы организуют живые системы не только на уровне органов, тканей и клеток, но и на субклеточных уровнях. Открытие механозависимой экспрессии генов, изучение процессов клеточной и ядерной механотрансдукции показали, что механозависимые регуляторные механизмы более высоких уровней могут влиять на организацию клеточного ядра и хроматина и, таким образом, – на процессы реализации генетической информации (экспрессии генов). Снимается противоречие между представлениями о физико-химической самоорганизации живых систем и принципом геноцентризма, согласно которому все признаки организма закодированы в генах. Можно говорить о становлении интегральной механобиологии – новой науки, направленной на изучение организующей роли механических сил и напряжений в развитии и функционировании живых организмов, которая принимает и гармонично дополняет при этом достижения генетики и молекулярной биологии.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает искреннюю благодарность доктору биологических наук, академику С.В. Рожнову и организаторам коллоквиума ПИН РАН за предоставление возможности доклада и участникам коллоквиума – за плодотворное обсуждение важнейших вопросов интегральной биологии.

Работа выполнена в рамках НИР «Направленная дифференцировка клеток млекопитающих в системе *in vitro*». ЦИТИС: № 121032300065-7.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В.* 2005. Основы общей эмбриологии. М.: изд-во МГУ, Наука. 368 с.
- Белоусов Л.В., Дорфман Я.Г., Черданцев В.Г.* 1974. Быстрые изменения формы и клеточной архитектуры изолированных фрагментов эмбриональных тканей амфибий как экспериментальная модель морфогенеза // *Онтогенез*. Т. 5. № 4. С. 323–333.
- Белоусов Л.В., Лучинская Н.Н., Зарайский А.Г.* 1999. Тензотаксис – коллективное движение эмбриональных клеток вверх по градиентам механических натяжений // *Онтогенез*. Т. 30. С. 346–352.

- Гурвич А.Г.* 1944. Теория биологического поля. М.: Советская наука. 156 с.
- Alonso J.L., Goldmann W.H.* 2016. Cellular mechanotransduction // *AIMS Biophysics*. V. 3. № 1. P. 50–62.
- Aragona M., Panciera T., Manfrin A.* et al. 2013. A mechanical checkpoint controls multicellular growth through YAP/TAZ regulation by actin-processing factors // *Cell*. V. 154. № 5. P. 1047–1059.
- Aureille J., Belaadi N., Guilluy C.* 2017. Mechanotransduction via the Nuclear Envelope: A Distant Reflection of the Cell Surface // *Curr. Opin. Cell Biol.* № 44. 59–67.
- Belintsev B.N., Belousov L.V., Zarskiy A.G.* 1987. Model of pattern formation in epithelial morphogenesis // *J. Theor. Biol.* V. 129. № 4. P. 369–94.
- Belousov L.V.* 1978. Formation and cellular structure of the lines of tension in the axial rudimenta of amphibian embryos // *Ontogenez*. V 9. № 2. P. 124–30.
- Belousov L.V.* 1997. Life of Alexander G. Gurwitsch and his relevant contribution to the theory of morphogenetic field // *Int. J. Dev. Biol.* V 41. № 6. P. 771–779.
- Belousov L.V.* 2012. Self-Organization, Symmetry and Morphomechanics in Development of Organisms / Ed. L.A.V. Pereira. *Embryology – Updates and Highlights on Classic Topics*. London: IntechOpen. 224 p.
- Belousov L.V.* 2015. Morphogenetic fields: history and relations to other concepts / Eds D. Fels, M. Cifra, F. Scholkmann. *Fields of the Cell*. Kerala, India: res. Signpost. 321 p.
- Belousov L.V., Lakirev A.V., Naumidi I.I., Novoselov V.V.* 1990. Effects of relaxation of mechanical tensions upon the early morphogenesis of *Xenopus laevis* embryos // *Int. J. Dev. Biol.* V. 34. № 4. P. 409–19.
- Belousov L.V., Luchinskaia N.N.* 1995. Biomechanical feedback in morphogenesis, as exemplified by stretch responses of amphibian embryonic tissues // *Biochem. Cell Biol.* V. 73. № 7-8. P. 555–63.
- Belousov L.V., Dorfman I.G., Cherdantzev V.G.* 1975. Mechanical stresses and morphological patterns in amphibian embryos // *J. Embryol. and Exper. Morphology*. V. 34. № 34. P. 559–574.
- Belousov L.V., Dorfman I.G., Cherdantsev V.G.* 1976. Patterns of mechanical stress at the successive stages of early development of frog // *Ontogenez*. V. 7. № 2. P. 115–122.
- Belousov L.V., Grabovsky V.I.* 2006. Morphomechanics: goals, basic experiments and models // *Int. J. Dev. Biol.* V. 50. № 2-3. P. 81–92.
- Belousov L.V., Luchinskaya N.N., Ermakov A.S., Glagoleva N.S.* 2006. Gastrulation in amphibian embryos, regarded as a succession of biomechanical feedback events // *Int. J. Dev. Biol.* V. 50. № 2-3. P. 113–22.
- Blechs Schmidt E., Gasser R.F.* 2012 (1978). *Biokinetics and biodynamics of human differentiation*. Springfield Illinois, USA: Ch.C. Thomas Publ. North Atlantic Books; reprint edition. 312 p.
- Chen C.S., Ingber D.E.* 1999. Tensegrity and mechanoregulation: from skeleton to cytoskeleton // *Osteoarthritis Cartilage*. V. 7. № 1. P. 81–94.

- Costa M., Sweeton D., Wieschaus E.* 1993. Gastrulation in *Drosophila*: cellular mechanisms of morphogenetic movements / Eds M. Bate, A. Martinez-Arias. The development of *Drosophila Melanogaster*. Cold Spring Harbor, N-Y: Cold Spring Harbor Laboratory press. 1558 p.
- Cui Y., Bustamante C.* 2000. Pulling a Single Chromatin Fiber Reveals the Forces That Maintain Its Higher-Order Structure // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. V. 97. № 1. P. 127–132.
- De Robertis E.M., Morita E.A., Cho K.W.* 1991. Gradient fields and homeobox genes // Development. V. 112. № 3. P. 669–78.
- Desprat N., Supatto W., Pouille P.A.* et al. Tissue deformation modulates twist expression to determine anterior midgut differentiation in *Drosophila* embryos // Dev. Cell. 2008. V. 15. № 3. P. 470–477.
- Donnalaja F., Jacchetti E., Soncini M., Raimondi M.T.* 2019. Mechanosensing at the Nuclear Envelope by Nuclear Pore Complex Stretch Activation and Its Effect in Physiology and Pathology // Front Physiol. 10:896.
- Driesch H.* 1891. Entwicklungsmechanische Studien. I. Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermmentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theilund Doppelbildungen // Z. wissenschaftliche Zoologie. № 53. P. 160–184.
- Dupont S., Morsut L., Aragona M.* et al. 2011. Role of YAP/TAZ in mechanotransduction // Nature. V. 8. № 474. P. 179–183.
- Ermakov A.S.* 2018. The Theory of Tensegrity and Spatial Organization of Living Matter // Russ. J. Dev. Biol. № 49. P. 87–100.
- Ermakov A.S., Belousov L.V.* 1998. Morphogenetic and differentiation sequelae to relaxation of mechanical tensions in *Xenopus laevis* blastula // Ontogenez. V. 29. № 6. P. 450–458.
- Farge E.* 2003. Mechanical induction of Twist in the *Drosophila* foregut/stomodaeal primordium // Curr. Biol. V. 13. № 16. P. 1365–77.
- Fuller R.B.* 1961. Tensegrity // Portfolio and Art News Annual. N 4. P. 112–127.
- Guilluy C., Burridge K.* 2015. Nuclear mechanotransduction: forcing the nucleus to respond // Nucleus. V. 6. № 1. P. 19–22.
- Gurwitsch A.G.* 1912. Die Vererbung als Verwircklichungsvorgang // Biol. Zbl. № 22. P. 458–486.
- Harris A.K.* 1973. Behavior of cultured cells on substrata of variable adhesiveness // Exp. Cell res. V. 77. № 1. P. 285–297.
- Harris A.K., Stopak D., Wild D.P.* 1981. Fibroblast traction as a mechanism for collagen morphogenesis // Nature. V. 290. № 5803. P. 249–251.
- Harris A.K., Stopak D., Warner P.* 1984. Generation of spatially periodic patterns by a mechanical instability: a mechanical alternative to the Turing model // J. Embryol. Exp. Morphol. № 80. P. 1–20.
- His W.* 1888. On the principles of animal morphology // Roy. Soc. Edinburgh Proc. № 15. P. 287–298.

- Ingber D.E., Madri J.A., Jamieson J.D.* 1981. Role of basal lamina in the neoplastic disorganization of tissue architecture // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 78. № 6. P. 3901–3905.
- Ingber D.E.* 1993. Cellular tensegrity: defining new rules of biological design that govern the cytoskeleton // *J. Cell. Sci.* V. 104. № 3. P. 613–627.
- Ingber D.E.* 2003a. Tensegrity I. Cell structure and hierarchical systems Biology// *Journal of Cell Science.* V. 116. № 7. P. 1157–1173.
- Ingber D.E.* 2003b. Tensegrity II. How structural networks influence cellular information processing networks // *J. Cell Sci.* V. 116. № 8. P. 1397–1408.
- Kirby T.J., Lammerding J.* 2018. Emerging Views of the Nucleus as a Cellular Mechanosensor // *Nat. Cell. Biol.* № 20. P. 373–381.
- Lakirev A.V., Belousov L.V., Naumidi I.I.* 1988. Effect of external tensions on tissue differentiation in embryos of the clawed toad in vitro // *Ontogenez.* V. 19. № 6. P. 591–600.
- Leptin M.* 1999. Gastrulation in *Drosophila*: the logic and the cellular mechanisms // *EMBO J.* № 18. P. 3187–3192.
- Liedl T., Högberg B., Tytell J.* et al. 2010. Self-assembly of threedimensional prestressed tensegrity structures from DNA // *Nat. Nanotechnol.* V. 5. № 7. P. 520–524.
- Mammoto T., Mammoto A., Ingber D.E.* 2013. Mechanobiology and Developmental Control // *Ann. Rev. Cell Dev. Biol.* V. 29. P. 27–61.
- Martino F., Perestrelo A. R., Vinarský V.* 2018. Cellular Mechanotransduction: From Tension to Function // *Front. Physiol.* № 9:824.
- Nusslein-Volhard C.* 2006. *Coming to Life: How Genes Drive Development.* Kales press. 166 p.
- Roux W.* 1888. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte // *Virchows Archiv für Pathologische Anatomie und Physiologie und für Klinische Medizin.* P. 113–53.
- Schneider R., Grosschedl R.* 2007. Dynamics and interplay of nuclear architecture, genome organization, and gene expression // *Genes Dev.* № 21. P. 3027–3043.
- Szczepińska T., Rusek A. M., Plewczynski D.* 2019. Intermingling of Chromosome Territories Genes Chromosomes // *Cancer.* № 7. P. 500–506.
- Uhler C., Shivashankar G.V.* 2017. Regulation of genome organization and gene expression by nuclear mechanotransduction // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* № 12. P. 717–727.
- Wada K., Itoga K., Okano T.* et al. 2011. Hippo pathway regulation by cell morphology and stress fibers // *Development.* V. 138. № 18. P. 3907–3914.
- Wang N., Tytell J.D., Ingber D.E.* 2009. Mechanotransduction at a distance: mechanically coupling the extracellular matrix with the nucleus // *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.* V. 10. № 1. P. 75–82.
- Zheng J., Birktoft J.J., Chen Y.* et al. 2009. From molecular to macroscopic via the rational design of a self-assembled 3D DNA crystal // *Nature.* V. 461. № 7260. P. 74–77.

Mechanobiology and the problem of the integrity of individual development

A.S. Ermakov

The discovery of embryonic regulation by H. Driesch at the end of the XIX century raised the question about the causes and mechanisms of integration of living organisms in the course of individual development. In the 1970s, several groups of scientists proposed an idea about the possible role of mechanical forces and stresses in the organization of morphogenesis and cellular differentiation. On the frontier of the XX-XXI centuries, the mechano-dependent gene expression was discovered, the processes of cellular and nuclear mechanotransduction were actively studied. This paper presents a brief overview of the ideas about the integrating role of mechanical forces and stresses in the development of living organisms at different levels of organization.

Key words: morphogenesis, cellular differentiation, mechanobiology, integrality of development, gene expression

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии М.: ПИН РАН, 2023. С. 68–95. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

УДК 591

МЕТАМОРФОЗЫ ПЛАНА СТРОЕНИЯ БИЛАТЕРИЙ

В.В. Исаева^{1,2}

¹*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва,*
²*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, г. Владивосток, vv_isaeva@mail.ru*

Уникальная для современных билатерий организация ветвящегося тела с одной головой и множеством «хвостов» обнаружена у трех видов эндосимбиотических полихет семейства Syllidae (McIntosh, 1879; Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2015, 2022). Среди современных иглокожих многие виды морских лилий, офиур и голотурий обладают дендроморфно разветвленным телом с множеством дистальных (постериорных) концов рук, лучей и щупалец, включающих типичный осевой амбулакральный комплекс. Многократные бифуркации постериорных (дистальных) отделов создают фрактальную организацию осевого паттерна тела, что представляет собой необычную макроэволюционную трансформацию анцестрального плана строения Bilateria.

Ключевые слова: Bilateria, Echinodermata, Polychaeta, симметрия, фрактальное ветвление, осевой план строения, зона роста, сигнализация Wnt, осевой Нох-код

Ныне хочу рассказать про тела,
превращенные в формы новые...

*Публий Овидий Назон
«Metamorphoses»*

ВВЕДЕНИЕ

План строения (body plan, Bauplan) – одно из основных морфологических понятий, определяемое как комплекс признаков какого-либо крупного таксона Metazoa, включающих и унаследованные анцестральные плезиоморфии, и вновь возникшие апоморфии представителей какого-либо так-

сона животных (Carroll et al., 2005; Willmore, 2012; Jenner, 2014; Erwin, 2020; Isaeva, Rozhnov, 2021). Показано, что градиенты молекулярных компонентов сигнальных систем Wnt, BMP, Nodal, Notch, Hedgehog и важнейших для развития организма Bilateria транскрипционных факторов, прежде всего кодируемых кластерными Hox и ParaHox генами, создают осевую систему позиционной информации, пространственная анизотропия которой транслируется в фенотипические осевые различия развивающегося организма, определяя и векториальный рост тела зародыша (обзоры Holstein, 2012; Loh et al., 2016; Neijts et al., 2016, 2017; Genikhovich, Technau, 2017; DuBuc et al., 2018; Hogvall et al., 2019; Erwin, 2020; Isaeva, Kasyanov, 2021; Isaeva, Rozhnov, 2022). Открытия молекулярных носителей позиционной информации, определяющей осевую паттерн развивающегося организма, привели к существенному возрастанию значимости исследований плана строения тела как общей морфофункциональной характеристики пространственной архитектоники Bilateria и всех Metazoa. План строения становится центральной концепцией эволюционной биологии развития, интегрирующей также эволюционные, филогенетические и палеонтологические данные и концепции (Willmore, 2012; Holland, 2015; Ferrier, 2019; Erwin, 2020; Isaeva, Rozhnov, 2021, 2022). Показателем важности исследований плана строения Metazoa и высокой степени интереса к ним может служить множество публикаций по этой проблематике, нередко с вынесением ключевых слов “body plan” в заголовков (некоторые примеры последних лет: Вутне et al., 2016, 2018; Morris, 2016; Koop et al., 2017; Su, Yu, 2017; Li et al., 2020; Omori et al., 2020; Erwin, 2020).

План строения тела многоклеточных животных характеризуется прежде всего осевой симметрией. Кроме радиальной, билатеральной и трансляционной симметрии, многим биологическим объектам свойственна фрактальная (масштабная) симметрия (Mandelbrot, 1983; Stewart, 2007; Isaeva et al, 2008, 2012; Minelli, 2015; Klingenberg, 2015; Seilacher, Gishlick, 2015; Isaeva, Kasyanov, 2021). Радикальное преобразование плана строения Bilateria может включать возникновение новых структур, потерю анцестральных признаков, редукцию либо умножение зон роста, радиализацию плана строения, а также его фрактализацию с многократным ветвлением постериорной части (частей) тела.

Канонический сигнальный путь Wnt у всех Metazoa, начиная с губок, специфицирует векторизованный рост тела. Формирование при гастрულიи организационного центра сигнализации Wnt у книдарий и билатерий свидетельствует о консерватизме этого анцестрального сигнального пути в основе поляризованного роста и развития многоклеточных животных (Holstein, 2012; Kraus et al., 2016; Loh et al., 2016; Neijts et al., 2016; Genikhovich, Technau, 2017; DuBuc et al., 2018; Lebedeva et al., 2021). Сиг-

нальная система Wnt/ β -катенин как анцестральная программа детерминации первичной оси тела служит ключевым регулятором координации пространственного морфогенеза организма, связывающим его осевую симметрию с локализацией прогениторных клеток в постериорной зоне роста и векторизацией роста. Сигнализация Wnt инициирует включение иерархической машинерии кластерных Hox генов и активирует ген *Cdx/caudal* (ParaHox), запуская осевое паттернирование и векторизованный рост организма. Кластерные Hox гены и ген *Cdx/caudal* ParaHox-кластера – прямые мишени сигнализации Wnt; транскрипционный фактор Caudal, в свою очередь, активирует сюиту генов, экспрессирующихся в стволовых прогениторных клетках зоны роста и обеспечивающих их плюрипотентность и самообновление (Martin, Kimelman, 2009; Deschamps, Duboule, 2017; Neijts et al., 2017; Arias et al., 2019; Constantinou et al., 2020; Zhong et al., 2020). Итак, канонический сигнальный путь Wnt запускает анцестральную программу детерминации первичной оси тела Metazoa, обеспечивая сопряженность осевой симметрии осевой архитектоники организма и его векторизованного роста.

Постериорный рост тела за счет пула прогениторных клеток, локализованных в зоне роста (Neijts et al., 2017; Arias et al., 2019; Hogvall et al., 2019; Zhong et al., 2020), стал кардинальной эволюционной инновацией и прослеживается у большинства билатерий. Билатерально симметричные сегментированные формы впервые появились в Эдиакарии; данные по онтогенезу *Dickinsonia costata* как наиболее изученного представителя морфогруппы Dickinsoniomorpha свидетельствуют о локализации зоны роста (генеративной зоны) организма в задней, претерминальной части тела (Ivantsov, 2007; Dunn et al., 2017; Evans et al., 2017). Претерминальная локализация единственной ростовой зоны и одноосевой рост организма типичны для большинства Bilateria, но не универсальны. Консерватизм анцестральных молекулярных механизмов детерминации плана строения сочетается с их пластичностью, обеспечившей возможность радикальных макроэволюционных трансформаций осевого дизайна организма (Isaeva, Rozhnov, 2022).

При регрессивной эволюции представителей некоторых таксонов Bilateria происходила редукция роста и сегментации, деградация зоны роста. Терминальный рост организма может быть полностью элиминирован либо значительно редуцирован за счет уменьшения числа сегментов, что проявляется как «обрубание» тела животного (Jacobs et al., 2005). Регрессивные эволюционные изменения с вторичной деградацией зоны роста прослеживаются у представителей нескольких таксонов первичноротых животных, а также среди представителей Deterostomia, Chordata – у оболочников (Jacobs et al., 2005; Martin, Kimelman, 2009; Minelli, 2015; Isaeva, Rozhnov, 2021). Вторичная деградация зоны роста наиболее выра-

жена у нематод, дрозифилид, паразитических ракообразных, оболочников и представителей некоторых других таксономических групп (см. Peterson, Eernisse, 2016; Holland et al., 2015; Minelli, 2015; Isaeva, Rozhnov, 2021).

С другой стороны, среди Bilateria оказалось возможным эволюционное преобразование осевого паттерна путем репликации первичной оси тела с умножением зон роста, что было выявлено на основе сравнения с более простым, одноосевым билатеральным дизайном (Jacobs et al., 2005; Martin, Kimelman, 2009; Minelli, 2015; Isaeva, Rohznov, 2021, 2022). Радикальные эволюционные изменения с умножением числа зон роста и векторов роста произошли среди вторичноротых животных у Echinodermata и Tetrapoda (Vertebrata); среди первичноротых обнаружены лишь единичные случаи такого рода у трех видов полихет, эндосимбионтов губок (Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2015, 2022). У современных Tetrapoda при сохранении основной анцестральной оси роста организма прогрессивные макроэволюционные преобразования привели к возникновению двух пар дополнительных зон роста – почек конечностей, рассматриваемых как неполные параморфные гомологи (репликаты, дубликаты) постериорной части анцестральной переднезадней оси тела, ставшие конечностями (Minelli, 2003, 2015; Jacobs et al., 2005; Isaeva, Rozhnov, 2022). Неполнота гомологии проявляется в отсутствии мезодермальных производных при формировании конечностей, что, впрочем, относится и к хвосту позвоночных, обычно рассматриваемому как задняя часть основной оси тела (Minelli, 2003, 2015).

Согласно концепции параморфизма А. Минелли, гены и комплексная система генных регуляторных сетей, вовлеченных в паттернирование основной, переднезадней оси тела, могут приобретать новую функцию в проксимо-дистальном паттернировании дополнительных придатков тела при сохранении некоторых характерных исходных черт; эволюционное появление новых генных функций совместно с возникновением и совершенствованием фенотипических признаков конечностей рассматривается как параморфизм (Minelli, 2003, 2015). Гомологии конечностей позвоночных переднезадней оси тела убедительно подтверждается сходством пространственно-временной машинерии экспрессии Нох генов при развитии основной оси тела и почки конечности, включая, в частности, и функциональные изменения структуры хроматина при развитии осевого паттерна как всего организма, так и конечности млекопитающих (Deschamps, Duboule, 2017). При развитии почек конечностей экспрессируются не все, но лишь постериорные гены Нох-кластера (Durstun, 2012; Kalantar, 2016; Deschamps, Duboule, 2017; Darbellay et al., 2019), что также свидетельствует о неполноте гомологии основной и производной осей. Эволюционная возможность частичной репликации основной оси тела и ее последующей неофункционализации у челюстноротых позвоночных (Gnathostomata) с

эволюционным превращением их в Tetrapoda появилась в результате двух предшествующих раундов полногеномной дубликации анцестрального Нох-кластера (Jacobs et al., 2005; Minelli, 2003, 2015). Таким образом, у зародышей Tetrapoda появляются пять основных зон роста: хвостовая почка и две пары латеральных почек конечностей; отчетливо распознаются пять соответствующих векторов роста.

Пентамерия плана строения и роста современных иглокожих подобным образом объяснима репликацией основной анцестральной оси тела (Jacobs et al., 2005; Martin, Kimelman, 2009; Minelli, 2003, 2015; Isaeva, Rozhnov, 2022) в сочетании с радиализацией расположения осевых организационных центров и соответствующим умножением зон роста, локализованных на концах рук/лучей-амбулакров, нередко ветвящихся у представителей некоторых классов Echinodermata (Isaeva, Rozhnov, 2022). Среди первичноротых животных ветвление задней части тела с возникновением многочисленных зон роста обнаружено лишь у трех видов полихет (эндосимбионтов губок).

Основное внимание в данной статье уделено такому необычному преобразованию строения Bilateria, как фрактальное ветвление тела, по-видимому, очень редко встречающееся среди первичноротых животных и значительно более частое среди иглокожих, представителей вторичноротых, у которых оно, насколько известно автору, до сих пор не идентифицировано как постериорное фрактальное ветвление тела, представляющее собой, подобно такому полихет, новый, уникальный для билатерий план строения.

ФРАКТАЛЬНОЕ ВЕТВЛЕНИЕ В БИОЛОГИЧЕСКОМ МОРФОГЕНЕЗЕ

Фрактальное, повторяющееся самоподобное ветвление, с изменением масштаба (как правило, уменьшением) при каждой итерации весьма распространено в живой природе, однако лишь в 70–80 годах прошлого века Бенуа Мандельброт (Benoit Mandelbrot, 1924–2010) идентифицировал фрактальные формы, создал новую область науки – фрактальную геометрию с ее математически аппаратом и основными положениями – и впервые применил ее для описания и анализа биологических структур (Mandelbrot, 1983). Математически фрактальные структуры корректно формулируются алгоритмами самореферентной итерации. Фрактальная размерность дает количественную оценку степени заполнения пространства фрактальной структурой (Mandelbrot, 1983; Klingenberg, 2015; Isaeva, Kasyanov, 2021). Фрактальная трансформация поверхности тела многоклеточных животных увеличивает межповерхность раздела организм/окружающая среда, создавая функционально оптимизированный дизайн организма и обеспечивая его лучшую адаптацию к среде.

Описано фрактальное ветвление живших в эдиакарии (венде) некоторых представителей Rangeomorpha, отнесенных к «потерянным планам строе-

ния тела» (Hoyal Cuthill, Conway Morris, 2014), «потерянным жизненным формам» (Seilacher, Gishlick, 2015). Самоподобным осевым апикальным ветвлением обладала, например, *Charnia masoni* (Jacobs et al., 2005; Dunn et al., 2017). Многократное ветвление с образованием самоповторяющихся модулей создавало фрактальный паттерн тела, ведущий к максимально-му заполнению трехмерного пространства поверхностью тела такого организма (Evans et al., 2017). Предполагалось, что Rangeomorpha обладали множественными зонами осевого роста, что могло служить аргументом против их причисления к Bilateria, поскольку среди современных Metazoa множественные ростовые зоны характеризуют колониальных, клональных губок и кишечнополостных, но не исключало их родство с губками (Dunn et al., 2017). У *Alburnares brunsaе* (Trilobozoa) фрактальные ветвящиеся структуры, проявлявшие масштабную симметрию с элементами флуктуирующей асимметрии, найдены в комбинации с трехлучевой спиральной симметрией (Ivantsov, Leonov, 2008).

Фрактальную организацию тела современных Metazoa принято рассматривать как типичную для колониальных животных, способных к бесполому, клональному размножению, в отличие от солитарных представителей Bilateria, у которых фрактальное ветвление характерно для внутренних эпителиальных структур дыхательной, кровеносной и других систем и разнообразных желез. Поэтому ветвление наружной поверхности тела, впервые обнаруженное у полихеты *Syllis ramosa* (McIntosh, 1879), поразило автора открытия и других биологов.

В онтогенезе многих современных представителей Echinodermata и трех видов полихет (Annelida, Polychaeta) после прохождения эмбриогенеза и метаморфоза появляется способность к многократному ветвлению постериорного конца тела с соответствующим умножением зон роста и постериорных, «хвостовых» отделов тела в течение длительного периода жизни (возможно, до конца жизни). Фрактальное ветвление тела с заполнением окружающего пространства и максимизацией площади поверхности способствует интенсификации обмена и получению питательных ресурсов, тем самым – адаптации к среде и выживанию организма.

ВЕТВЛЕНИЕ ТЕЛА ЭНДОСИМБИОТИЧЕСКИХ ПОЛИХЕТ

Уникальный, совершенно необычный для билатеральных животных план строения – разветвленное, дендроморфное тело с одной головой и множеством задних, «хвостовых» частей – был обнаружен у трех видов эндосимбиотических полихет семейства Syllidae, обитающих в системе водных каналов губок (Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2015, 2022). Впервые многоосевое, ветвящееся, асимметричное тело такой полихеты обнаружил W.C. McIntosh (McIntosh, 1879) у описанного им вида *Syllis*

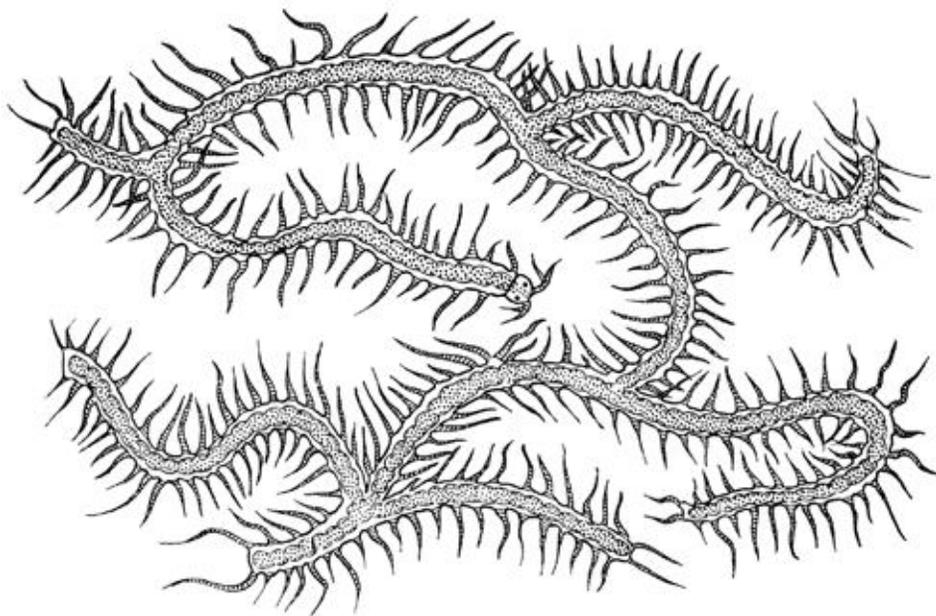


Рис. 1. Фрактальное постериорное ветвление тела полихеты *Syllis ramosa*; голова полихеты – в центре рисунка (Иванова-Казас, 1977, из Korschelt, Heider, 1910).

ramosa, симбионта стеклянной губки *Crateromorpha meyeri* (Hexactinellida), найденного у Филиппинских островов во время экспедиции судна Challenger. Исследователь охарактеризовал завораживающее биологов впечатление от невиданного ранее ветвящегося тела открытого им вида как «фурор» (McIntosh, 1879; цит. по: Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2022).

Ветвление тела *Syllis ramosa* (рис. 1) затем было подтверждено несколькими последующими публикациями, и недавно были открыты еще два вида ветвящихся полихет. В 2012 г. у берегов Австралии найден новый род и вид полихеты, ветвление которой нашло отражение в ее родовом и видовом названии – *Ramisyllis multicaudata* (Glasby et al., 2012), симбионт губки *Petrosia* sp. (Porifera: Demospongiae). Наконец, в 2022 г. у побережья Японии обнаружен третий вид полихеты с подобным же многократным ветвлением задней части тела, *Ramisyllis kingghidorahi*, обитающий внутри неустановленного вида губки *Petrosia* (Aguado et al., 2022). Итак, к настоящему времени известны три вида полихет столь необычного для Bilateria паттерна строения тела. Возникновение ветвящегося морфотипа этих полихет, вероятно, обусловлено адаптацией к обитанию в лабиринте водных каналов губок (Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2022).

Рост аннелид, включая и силлид, как и всех сегментированных билатеральных животных, осуществляется типичным образом, путем добавления новых сегментов в задней зоне роста, называемой у полихет также зоной добавления сегментов (Durchon, 1959; Glasby et al., 2012; Miura et al., 2019; Aguado et al., 2022). Некоторые полихеты семейства Syllidae способны к столонизации, или шизогамии с формированием одного или многих репродуктивных, гаметогенных индивидов, столонов, на переднем конце которых появляются глаза и сенсорные придатки. У способных к ветвлению видов полихет стolon может быть интерпретирован как ветвь с гаметами и головой (Glasby et al 2012). Сформированные репродуктивные столоноты отделяются от основного тела червя, свободно плавают в пелагиали и нерестятся (Aguado et al., 2015; Miura et al., 2019). О.М. Иванова-Казас (1977) рассматривала шизогамии как вариант бесполого размножения, а образование у *Syllis ramosa* нескольких ветвящихся задних концов («избыточных хвостов») и неправильной разветвленной формы тела – как усложненную форму шизогамии в виде латерального почкования без отделения дополнительных ветвей тела, т. е. стolonоты.

Пролиферация сегментов при шизогамии может происходить в задней зоне роста тела исходного организма червя, в задней части стolона (при образовании цепочки стolonоты), а также от вентральной или дорсальной поверхности одного или большего числа сегментов исходного организма (Aguado et al., 2022). Среди представителей Syllidae у *Trypanosyllis asterobia* наблюдается последовательное почкование в задней части червя, на его брюшной стороне, с образованием большого числа дополнительных задних концов, каждый из которых возникает на основе одного сегмента (Okada, 1933, 1937). Представители родов *Trypanosyllis* и *Trypanobia* – симбионты иглокожих и губок; в частности, *T. asterobia* (Okada, 1933) – эндосимбионт морской звезды *Luidia quinaria* со стolonотами, развивающимися внутри звезды-хозяина (Aguado et al., 2015).

Все три вида описанных ветвящихся полихет семейства Syllidae способны к шизогамии с формированием одного или многих репродуктивных стolonоты. Показано, что *R. multicaudata* и *R. Kingghidorahi* – близкородственные виды; вполне вероятно, что способность к ветвлению унаследована ими от общего предка, тогда как филогенетическая позиция *R. multicaudata* относительно рода *Syllis* указывает на независимую эволюцию ветвления у *Ramisyllis* и *S. ramosa* (Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2022). Ветвление тела червей обоих видов всегда дихотомическое, осуществляемое под прямым углом к межсегментным областям; каждая бифуркация тела сопровождается соответствующим раздвоением брюшного нервного ствола, кишечной трубки, продольных мышц и вентрального кровяного сосуда с их нормальным взаиморасположением в новых ветвях (Aguado et

al., 2022). У *Ramisyllis* рост происходит сразу во множестве таких зон роста, каждая из которых расположена перед терминальным отделом отростка, число которых у *R. multicaudata* насчитывает более 500 (Glasby et al., 2012). Выделение интактного червя со всеми его отростками из губки-хозяина практически невозможно; вероятно, целый организм *R. multicaudata* может иметь сотни и даже тысячи терминальных ветвей (Glasby et al. 2012). Таким образом, способность к ветвлению тела *Ramisyllis* обусловлена множественностью зон роста, что позволяет ветвящимся червям достигать огромного по сравнению с другими сिलлидами размера: общая длина всех ветвей *R. multicaudata* при их расположении в линейном порядке достигает 30 м (Aguado et al., 2022). При этом процесс бифуркации происходит не в первоначальной зоне добавления сегментов, а в сегментах средней части тела, позади глотки. Единственная голова червя располагается в центре губки, в ее базальной части, а множественные хвосты – у ее поверхности, выступая наружу из оскулюмов губки-хозяина (Glasby et al., 2012). Каждая ветвь, отходящая от первичной переднезадней оси червя *R. multicaudata*, устанавливает вторичную ось, от которой в свою очередь отходят третичная и затем четвертичная оси (Glasby et al., 2012).

Хотя молекулярно-генетические механизмы регуляции роста и сегментации у ветвящихся полихет не изучены, в зоне роста полихеты *Platynereis dumerilii* выявлена экспрессия ортологов гена *caudal*, контролируемая общей для всех билатерий машинерией канонической сигнализации Wnt (см. De Rosa et al., 2005; Glasby et al., 2012; Bleidorn et al., 2015).

В более глобальном контексте бифуркация тела ветвящихся полихет как репликация первичной переднезадней оси представляет собой нарушение анцестральной билатеральной симметрии относительно средней линии тела и средней плоскости плана строения Bilateria (Glasby et al., 2012) и пример крупного фенотипического перехода путем сальтационной эволюции (Aguado et al., 2015).

ДИСТАЛЬНОЕ ВЕТВЛЕНИЕ РУК И ЛУЧЕЙ СОВРЕМЕННЫХ ИГЛОКОЖИХ

Итак, исследования полихет семейства Syllidae в течение более чем 140 лет (McIntosh, 1879 – Aguado et al., 2022) привело к документированному открытию лишь трех видов, обладающих уникальным для всех представителей Bilateria планом строения: одна «голова» и ветвящееся тело с множеством «хвостов». В то же время среди современных Echinodermata многие виды во взрослом состоянии обладают дендроморфно разветвленным телом с множеством дистальных отростков. Однако пентарадиальный план строения взрослого организма при сохранении анцестральной билатеральной симметрии на личиночной стадии столь сложен и загадочен

(Hyman, 1955; Arnone et al., 2015; Lowe et al., 2015; Koop et al., 2017; Adachi et al., 2018; Omori et al., 2018; Byrne et al., 2020, 2021), что общепринятое согласованное представление об осевой организации и гомологии осей тела ныне живущих иглокожих до сих пор недостижимо и остается объектом дебатов. Даже идентификация переднезадней оси взрослых животных загадочна (Peterson et al., 2000; Arnone et al., 2015; Adachi et al., 2018; Omori et al., 2018), исторические же трансформации плана строения иглокожих представляют собой evolutionary misteries (Peterson et al., 2000). Поэтому, прежде чем рассматривать феноменологию ветвления тела иглокожих, необходимо определиться с терминологией наименования частей осевой системы организма пентамерных иглокожих – центрального и дистальных отделов их тела, а также особенностей ветвления дистальных отростков.

Дистальные концы тела иглокожих именуются здесь постериорными или каудальными; центральный диск тела с ротовым отверстием и кольцевой нервной системой может быть назван anteriорным, ростральным или цефалическим. Каждый дистальный, постериорный конец тела рассматривается как носитель терминальной (точнее, претерминальной) зоны роста. Многократное ветвление дистальных концов тела ведет к умножению таких зон роста, и сама возможность многократного дистального (постериорного) ветвления подтверждает присутствие зон роста с такой локализацией. Каждая рука морской лилии, луч (рука) офиуры, околоротовое щупальце голотурии включает осевой амбулакральный комплекс, причем именно бифуркация (раздвоение) осевого канала амбулакральной системы индуцирует раздвоение, бифуркацию руки, луча или щупальца при их ветвлении. Поэтому краткости ради руки, лучи и щупальца могут быть названы лучами-амбулакрами или просто амбулакрами. Концептуальная аргументация обоснования используемых здесь терминов изложена в разделе об особенностях осевого плана строения иглокожих.

Организатором плана строения современных иглокожих, кольцевого и лучевого строения комплекса их тканевых систем оказывается амбулакральная (водно-сосудистая) система – синапоморфная черта организации современных иглокожих (см. Ruppert et al., 2004; Arnone et al., 2015; Lowe et al., 2015; Koop et al., 2017; Adachi et al., 2018; Omori et al., 2018; Byrne et al., 2020, 2021; Isaeva, Rozhnov, 2022). Наиболее раннее морфологическое проявление пентамерии – появление пяти лопастных выпячиваний гидроцеля, по-видимому, образующих пять сигнальных центров как основу плана строения тела иглокожих путем предполагаемой дупликации (Arnone et al., 2015; Morris, 2016; Byrne et al., 2016, 2021; Koop et al., 2017). Из пяти лопастей гидроцеля формируются первичные подии, зоны роста которых затем дают начало пяти радиальным каналам амбулакральной системы взрослого животного (Arnone et al., 2015; Morris, 2016). Этот морфогенетический

процесс отражает макроэволюционное преобразование осевого паттерна при возникновении пентарадиальных форм от билатеральных предков, осуществленный путем ветвления двух из трех амбулакров: принятая формула перехода от тримерии к пентамерии – 2-1-2 (Zamora et al., 2013; Smith, Zamora, 2013; Rozhnov, 2012, 2014, 2016, 2022; Arnone et al., 2015; Peterson, Eernisse, 2016; Byrne et al., 2018, 2020; Omori et al., 2018).

При многократном ветвлении рук и лучей морских лилий и офиур, а также щупалец голотурий организатором (индуктором) бифуркаций оказывается амбулакральная система. Приобретенная в эволюции способность сигнального центра-организатора морфогенеза к дубликации путем ветвления или репликации (расщепления) могла затем проявляться как способность к бифуркации, разветвлению при возникновении фрактального паттерна ветвящихся лучей-амбулакрову морских лилий, офиур и голотурий. Постериорный рост рук, лучей и щупалец с претерминальной локализацией зоны роста – вероятное эволюционное наследие постериорного роста наследие анцестральной оси билатеральных предков, полученное в онтогенезе от зоны роста первичной подии (хотя не исключена и кооптация соответствующего комплекса генных регуляторных сетей).

Осевой амбулакральный комплекс рук, лучей и щупалец иглокожих отличается от осевого переднезаднего (антериорно-постериорного) комплекса тела других билатерий исходным присутствием амбулакральной борозды с моноцилиарными ресничками и амбулакральными ножками, транспортирующими пищевые компоненты внешней среды в дистально-проксимальном (каудально-ростральном, каудально-цефалическом) направлении – к ротовому отверстию. Такая морфофункциональная организация осевого амбулакрального комплекса, способного к векторизованному центростремительному транспорту, сохранившаяся у морских лилий, в меньшей степени – у звезд и модифицированная в той или иной мере у представителей других классов иглокожих, совсем не свойственна осевому паттерну тела всех остальных билатерий, и потому осевой амбулакральный комплекс не может рассматриваться как полный гомолог анцестральной оси билатеральных предков Echinodermata.

Поскольку исходные функции амбулакральной системы иглокожих – пищесборные, фрактальное ветвление тела после приобретения амбулакральной осевой системы малоподвижными или прикрепленными предками ныне живущих Echinodermata многократно увеличило площадь пищесборной поверхности амбулакральных борозд. Способность к дистально-проксимальному транспорту нутриентов обеспечила и получение сопутствующей информации, гнобходимой для поиска ресурсов питания, а также убежища, что существенно способствовало выживанию и возрастанию эволюционных возможностей иглокожих.

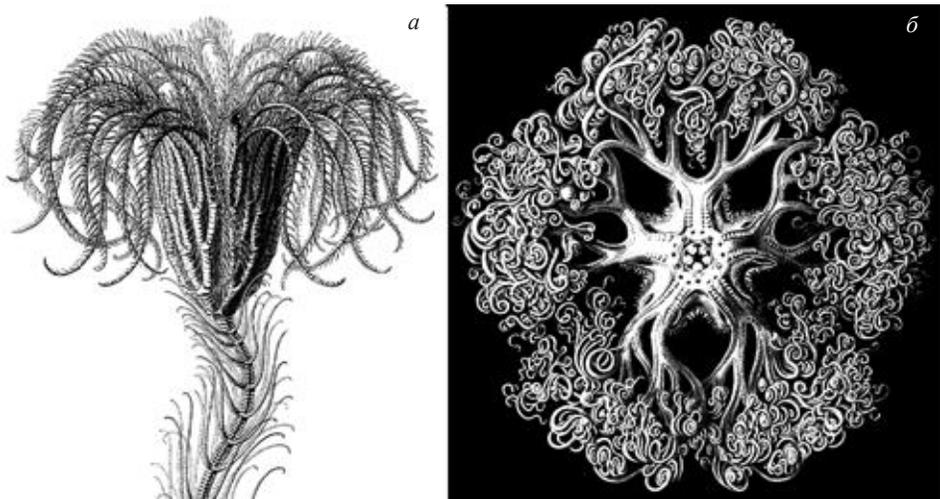


Рис. 2. Рисунки Э. Геккеля как примеры фрактального ветвления тела иглокожих: а – морская лилия; б – офиура *Gorgonocephalus* (E. Haeckel, 1904).

Уже давно хорошо известно, что у многих (но не всех) представителей трех классов современных иглокожих (Crinoidea, Ophiuroidea, Holothuroidea) руки (лучи, щупальца) способны к многократному ветвлению (см., напр., Strathman, 1975; Ruppert et al., 2004; Lawrence, 2012; Arnone et al., 2015; Omori et al., 2018). Такие виды морских лилий, офиур и голотурий с ветвящимися руками/лучами-амбулакрами или амбулакральными щупальцами, в сущности, обладают дендроморфно разветвленным телом с множеством постериорных, каудальных концов тела и соответствующим множеством зон постериорного роста (рис. 2).

Исключение из числа ветвящихся видов среди иглокожих представляют все морские звезды (Asteroidea), среди которых есть многолучевые, например, *Acanthaster planci*, *Solaster*. Вероятно, ветвлению лучей морских звезд препятствует их ширина, ведущая у некоторых видов к слиянию их в единый диск, но звезды способны к умножению организаторов лучей (Ruppert et al., 2004; Hotchkiss, 2000, 2012; Lawrence, 2012). Показано, что у многолучевых звезд умножение числа лучей-амбулакров происходит путем интеркаляции дополнительных организационных центров в процессе развития (Strathman, 1975; Hotchkiss, 2012; Ruppert et al., 2004; Lawrence, 2012). Морфогенетическая роль амбулакрального кольца как организатора плана строения и возможность репликации выводного канала с гидропором удивительным образом визуализирована по мадрепоровым пластинкам гидропора на поверхности тела морских звезд при исследовании бес-

полого размножения, которому способны некоторые виды звезд (Иванова-Казас, 1977; Hotchkiss, 2012). Например, у представителей рода *Sclerasterias* взрослые животные, как все типичные морские звезды, обладают пятью лучами и одной мадрепоровой пластинкой, молодые же особи, как правило, имеют 6 лучей и 4 мадрепорита; при делении молодых звезд линия раздела между дочерними звездами проходит между двумя парами мадрепоровых пластинок (см. Иванова-Казас, 1977). Морская звезда *Coscinasterias tenuispina* имеет 8 рук, 4 мадрепорита и 2 ануса; сразу после деления у каждой отделившейся половины остается 4 луча, 2 мадрепорита, один анус и половинка амбулакрального кольца. Затем каждая половинка разделенного амбулакрального кольца замыкается в целостное кольцо, на котором появляются зачатки новых радиальных каналов, после чего в зачатки лучей вырастают радиальные нервы и пилорические придатки желудка (см. Иванова-Казас, 1977).

У морских ежей (Echinoidea) морфология единого компактного тела, очевидно, несовместима с обособлением каких-либо лучей и ветвлением такого тела. При этом у немногочисленных видов плоских морских ежей, например, *Scaphechinus mirabilis* и *S. griseus*, наблюдается ветвление амбулакральных борозд на сплошной поверхности единого тела (см., напр., Баранова, 1976; Ruppert et al., 2004).

Руки морских лилий, Crinoidea, самых древних из ныне живущих иглокожих, могут многократно ветвиться или остаются неразветвленными. Криноиды собирают взвешенную в толще воды пищу с помощью амбулакральных ножек; реснички амбулакрального желоба транспортируют пищевые частицы по амбулакральному желобу к ротовому отверстию (см. Ruppert et al., 2004; Г. Миранцев в наст. выпуске). Некоторых виды коматулид имеют 80–200 рук. Общая длина амбулакральной поверхности, улавливающей нутриенты, может быть огромной; у стебельчатой лилии *Metacrinus rotundus*, имеющей 56 рук с пиннулами, общая длина амбулакральных желобов достигает 80 м (см. Ruppert et al., 2004).

У некоторых офиур (Ophiuroidea), именуемых basket stars, руки многократно ветвятся (Ruppert et al., 2004; Lawton, 2012; Omori et al., 2018). Офиуры с ветвящимися руками, например, *Gorgonocephalus* (рис. 2, б, 3), способны захватывать планктонные частицы и даже живую добычу относительно большого размера кончиками ветвящихся рук, которые обматываются вокруг жертвы (см. Ruppert et al., 2004). Кстати, название рода *Gorgonocephalus* неверно отражает соотношение осей тела животных, и правильнее было бы именовать этот род *Gorgonouris*, название же класса вполне соответствует осевому плану строения офиур.

У голотурий (Holothuroidea) рот окружен крупными, пентарадиально расположенными и нередко разветвленными щупальцами, осевым кана-

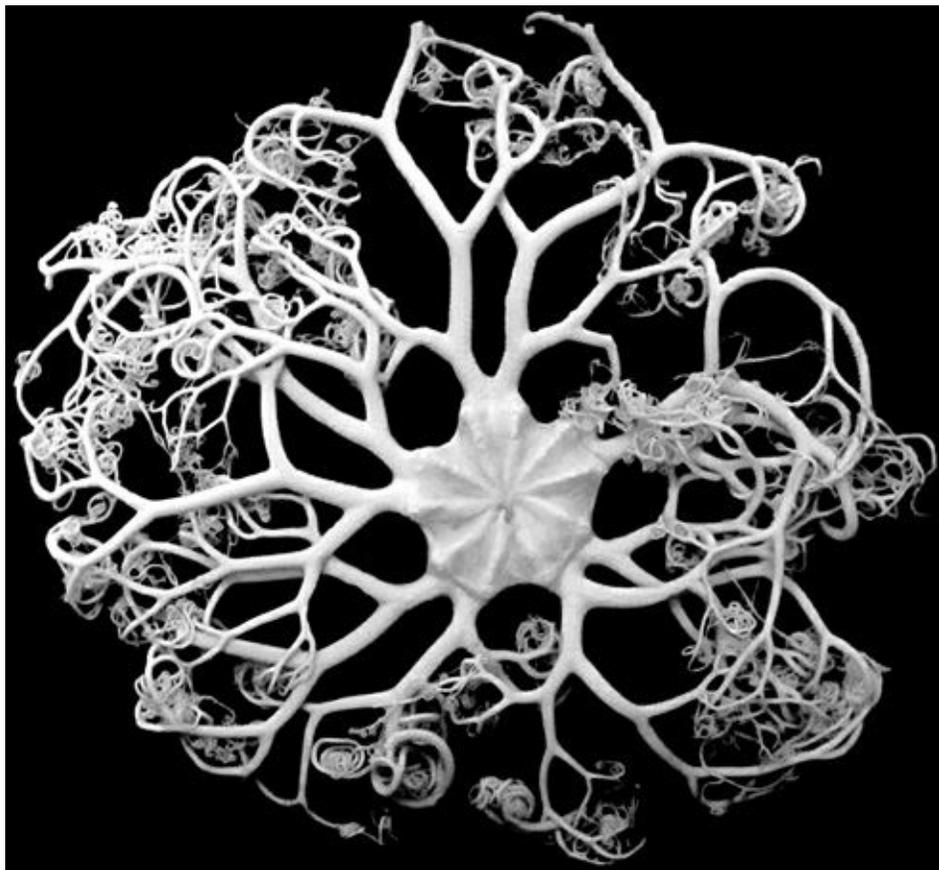


Рис. 3. Экземпляр офиуры *Gorgonocephalus* в Зоологическом музее МГУ (фото автора).

лам которых дают начало отходящие от амбулакального кольца и направленные вперед пять радиальных каналов. Голотурии, как правило, питаются взвесью, используя вытянутые щупальца; представители разных таксонов могут иметь 10–30 морфологически различных щупалец, например, *Apodida* характеризуются перисто-разветвленными щупальцами (Ruppert et al., 2004; Smirnov, 2015; Omori et al., 2018).

Итак, у многих представителей иглокожих наблюдается умножение осей тела путем постериорного ветвления лучей-амбулакров (либо репликации / расщепления и интеркаляции их дискретных организаторов / зачатков). Анцестральная переднезадняя ось *Bilateria*, вероятнее всего, не ветвилась. Поскольку исходные функции амбулакальной системы иглокожих – пищесборные, векторизованное направление транспорта нутриентов

амбулакральными бороздками (и тем самым информации об окружающей среде) увеличивает взаимодействие с внешней средой. Фрактальное постериорное ветвление амбулакральных осей тела, увеличивающее заполнение пространства и максимизирующее площадь пищеворной поверхности и взаимодействия с внешним окружением, оказалось высоко адаптивным, как и последующее расширение функций амбулакральных лучей для исследования окружающего пространства, поиска ресурсов питания и убежища.

Таким образом, в результате постериорного ветвления лучей-амбулакров с умножением числа осей тела у многих ныне живущих иглокожих появилась фрактальная организации осевого плана строения, подобная найденной у трех видов полихет и еще более нетривиальная для представителей *Bilateria* вследствие ее сочетания с пентамерией.

ОСОБЕННОСТИ ОСЕВОГО ПЛАНА СТРОЕНИЯ ИГЛОКОЖИХ

Серия аутоапоморфий, характеризующих лишь тип *Echinodermata*, включает стереомную организацию склеритов эндоскелета, пентамерный план строения и амбулакральную (см. Ruppert et al., 2004; Arnone et al., 2015; Lowe et al., 2015; Koop et al., 2017; Adachi et al., 2018; Omori et al., 2018). Пентарадиальность иглокожих затрудняет гомологизацию основных осей тела иглокожих и других билатерий.

Как известно, нервная система *Echinodermata* не формирует централизованной структуры в виде мозга или ганглиев и представлена циркуморальным нервным кольцом с отходящими от него вдоль амбулакров пятью радиальными нервами (см. Ruppert et al., 2004; Arnone et al., 2015; Omori et al., 2018; Koop et al., 2017; Вугне et al., 2016, 2018). В центральном нервном кольце выявлена экспрессия гена *orthodenticle*, который специфицирует часть головы и мозга других билатерий; развитие всего центрального диска маркируется экспрессией генов, специфицирующих сенсорные клетки билатерий, в частности, ортологов фотосенсорных генов дрозофилы (Morris, Вугне, 2014; Koop et al., 2017; Вугне et al., 2016, 2018, 2020). Различные сенсорные клетки разбросаны и на всем протяжении эпидермиса и, вероятно, функционируют как рецепторы световых, тактильных и химических раздражителей. Такие клетки преобладают в присосках амбулакральных ножек и вдоль краев амбулакрального желоба, где насчитывается около 70 000 чувствительных клеток на 1 мм² (см. Ruppert et al., 2004). У морских звезд сенсорные клетки концентрируются также на дистальном конце каждого луча, где расположены сенсорные амбулакральные ножки и красное глазное пятно, включающее 80–200 простых пигментных глазков (см. Ruppert et al., 2004). Диффузная, без явного морфологического формообразования, экспрессия таких генов у иглокожих, возможно, представляет собой проявление примитивной анцестральной организации нервной системы, названной кожным мозгом

(skin brain), подобно таковой у некоторых представителей полухордовых (Holland et al., 2013), сестринского типа животных, объединяемого вместе с иглокожими как Ambulacraria (Cannon et al., 2014).

Концентрированная экспрессия нейрональных и сенсорных генов в центральном диске тела с ротовым отверстием и кольцевой нервной системой позволяет именовать его anteriорным, роstrальным или цефалическим. Пентарадиальная симметрия осевой системы иглокожих подобна той, что наблюдалась в лабораторных экспериментах с искусственно вызванной радиализацией тела планарий *Schmidtea mediterranea* путем изменений генной экспрессии регуляторной сети сигнальной системы Wnt (Iglesias et al., 2008; Loh et al., 2016; Carreras, 2019; Ivankovic et al., 2019; Fields, Levin, 2020). При гиперэкспрессии сигнального пути Wnt была получена многократная дупликация постериорного конца тела с возникновением радиализованной постериоризованной архитектоники, отсутствием морфологически оформленной головы и с несколькими «хвостами», расположенными по периферии тела, исчезновением переднезадней оси тела (при сохранении досовентральной) и проявлением тенденции к образованию кольцевой нервной системы вместо нормальной, состоящей у планарий из двух головных ганглиев с отходящими от них двумя нервными стволами (Carreras, 2019; Ivankovic et al., 2019). По-видимому, в экспериментах на планариях aberrантные радиализованные планы строения были генерированы тем же генетическим инструментарием, что и их типичная билатеральная архитектоника (Loh et al., 2016; Fields, Levin, 2020; Isaeva, Kasyanov, 2021; Isaeva, Rozhnov, 2022), возможно, при участии различных контуров генной регуляторной сети, регулирующей формирование переднезадней оси тела. Такого рода искусственно радиализованный и постериоризованный план строения билатерального организма планарии может послужить экспериментальной моделью пентамерной организации современных взрослых иглокожих с радиализованным anteriорным, цефалическим диском и пятью постериорными лучами тела.

Макроэволюционное преобразование плана строения иглокожих в пентамерный паттерн тела было опосредовано прикреплением анцестральных личинок передним, ротовым полюсом тела с последующим поворотом дифференцирующегося зачатка взрослого организма на 90° по отношению к переднезадней оси тела личинки и торсионным процессом реориентации и закручивания (torsion) целомов, в результате чего оси взрослого организма утрачивают прямую связь с первичными анцестральными осями (Ruppert et al., 2004; Smith, 2008; Rozhnov, 2014, 2016, 2022). Прикрепление личинки передним полюсом тела неизбежно ведет к U-образному изгибанию кишечника, пространственному сближению переднего и заднего концов тела, что вызывает критическую перестройку осевого градиентного распределения

молекул морфогенов, продуцируемых эмбриональными организаторами, прежде всего сигнальным каскадом Wnt – подобно тому, что было получено в лабораторных опытах на планариях. Радикальное изменение осевого плана строения Echinodermata с трансформацией эволюционно консервативной билатеральной симметрии личинок в пентамерию взрослых животных было закреплено естественным отбором генетически вследствие преимуществ, которые обеспечила модификация осевого комплекса тела путем включения амбулакральной системы в состав этого комплекса.

Что же касается идентификации осевой полярности дистальных отростков тела, пяти у большинства современных иглокожих или множественных в результате ветвления каждой из пяти исходных осей, их положение относительно цефалического диска и проявление способности к ветвлению свидетельствуют об их постериорной идентичности. Имеющиеся данные о терминальном росте лучей/амбулакров и признаках метамерии допускают интерпретацию каждого луча как гомолога тела остальных билатерий (Morris, Byrne, 2014; Byrne et al., 2016, 2020) и переднезадней оси тела хордовых (“rays as the chordate body axis”) (Hotchkiss, 1998; et al., Morris, 2012, 2016; Arnone et al., 2015; Adachi et al., 2018; Omori et al., 2018; Isaeva, Rozhnov, 2022). Если каждый амбулакр обладает зоной роста на своем терминальном конце, его рост подобен типичному постериорному росту тела билатерий, и каждый амбулакр можно считать производным анцестральной оси тела, возникшим путем репликации этой оси (Jacobs et al., 2005; Mooi et al., 2005).

Свидетельства локализации зоны роста на вершинах лучей, данные о пространственной экспрессии генов, в том числе, Нох генов в процессе роста луча-амбулакра ведут к заключению, что его переднезадняя ось располагается в проксимо-дистальном направлении от рта к вершине руки (Hotchkiss, 2012; Arnone et al., 2015; Morris, 2016; Byrne et al., 2016, 2020; см. также Isaeva, Rozhnov, 2022), другими словами, цефало-каудальном, антеро-постериорном. Итак, дистальные части лучей-амбулакров и при пятимерии, и при значительном возрастании их числа в результате ветвления можно идентифицировать как умноженные постериорные, каудальные отделы тела.

Анализ данных о динамике экспрессии существенных для раннего эмбриогенеза и становления осевого паттерна генов выявляет переключение от ранней, канонической для Bilateria программы развития билатеральной личинки (или лецитотрофного зародыша) к реализации программы пентамерии. В ходе развертывания анцестральной программы билатерального развития наблюдается каноническая экспрессия генов сигнальных систем Wnt, BMP, кластерных Нох-генов и других генов, контролирующих развитие (Arnone et al., 2006, 2015; Hara et al., 2006; Kikuchi et al., 2015; Byrne et al., 2016; Omori et al., 2019; Li et al., 2020 и др.). Затем в эмбриогенезе

Echinodermata анцестральная программа билатерального личиночного развития сменяется эволюционно и онтогенетически вторичной программой радиализации плана строения с пентамерным умножением зон роста.

Переход при метаморфозе от билатеральной личинки к пентамерному ювенильному организму означает крупный транскрипционный сдвиг, особую фазу генной экспрессии (Burne et al., 2016, 2020; Koop et al., 2017). Переход к программе пентамерии отчетливо визуализируется появлением пяти лопастей кольцевого гидроцеля и дискретной пентамерной экспрессией генов сигнальных каскадов Wnt, BMP, Nodal, Нох генов и целого ряда других исследованных генов (Tsuchimoto, Yamaguchi, 2014; Koop et al., 2017; Adachi et al., 2018; Burne et al., 2018, 2020, 2021; см. также Isaeva, Rozhnov, 2022). Выявленная пентамерия локализации ключевых организаторов осевого плана строения уникальна среди Bilateria и однозначно документирует резкое переключение анцестральной программы развития билатерального эмбриона/личинки на эволюционно вторичную программу пентамеризации путем репликации/расщепления и радиализированной локализации организаторов. При этом включение программы пентамерного развития иглокожих знаменует дискретной пентамерией экспрессии тех же самых генов, которые функционируют при реализации канонической программы развития Bilateria (и начальной фазы эмбриогенеза самих иглокожих) со сходной последовательностью активации этого набора ключевых генов, т. е. реализуется в основном тем же молекулярным инструментарием, что и анцестральная программа билатерального развития. Однако весь комплекс молекулярной машинерии второй фазы развития развертывается в ином временном и пространственном внутриэмбриональном окружении, с гетерохронным и гетеротопным сдвигом всей программы. Возникает пентамерный модуль, дающий начало лучам-амбулакрам, представляющим модифицированные неполные (в частности, первоначально лишённые кишечной трубки) параморфные гомологи анцестрального осевого комплекса; anteriорные части этих осевых гомологов слиты в центральный, цефалический диск с кольцевой центральной нервной системой. В становление пентамерного плана строения вовлечены гены, регулирующие нейрогенез и развитие сенсорных структур, а также повторяющихся вдоль анцестральной переднезадней оси тела структур (Koop et al., 2017; Burne et al., 2018, 2020). Переход от анцестральной (и личиночной) билатеральной симметрии к пентамерии у Echinodermata означает радикальную трансформацию анцестральной осевой системы.

Затем в процессе метаморфоза осуществляется постепенное смещение двух модулей, анцестрального, личиночного орально-аборального и пентамерного цефалокаудального, приводящее к интеграции этих двух модулей с конгруэнтным совмещением их осей (Mooi, David, 2008). В результате со-

вмещения основных осей двух зародышевых модулей возникает интегрированная радиально симметричная система развивающегося организма, маскирующая гетерохронию и гетеротопию слившихся модулей. В растущие лучи-амбулакры вырастают отростки кишечной и других систем органов, и каждый из развивающихся лучей становится модифицированным подобием анцестральной переднезадней оси гипотетического билатерального предка, гомологию с которым уже трудно выявить. В итоге появляется орально-аборальная ось современных взрослых иглокожих – комплексная, химерная система, интегрирующая морфофункциональную организацию двух различных осевых модулей, личиночного орально-аборального и более позднего пентамерного рострокаудального (цефалокаудального), которые возникли врозь и в разное время в морфопространстве эмбриона и интегрируются в процессе метаморфоза. У взрослого иглокожего орально-аборальная ось одновременно оказывается осью эволюционно вторичной пентамерной симметрии, т. е. химерной, «гибридной» осью с руками/лучами/щупальцами, представленными модифицированными параморфными гомологами анцестрального осевого комплекса, передние части которых объединены центральным, цефалическим диском. При метаморфозе иглокожих неизбежно происходит разрушение прежних осевых отношений и возникает новая осевая система морфопространства организма современных взрослых иглокожих – как макроэволюционным изменением их плана строения. Поэтому орально-аборальная ось взрослых индивидов – не гомолог анцестральной оси *Bilateria*, как и не гомолог оси тела ныне живущих билатерий.

Анцестральной передне-задней оси билатерий гомологична только первичная ось зародыша и личинки, формирующаяся в период функционирования билатеральной программы развития, до метаморфоза (или стадии переключения программы на пентамерию при лецитотрофии), орально-аборальная личиночная ось, включающая ротовое отверстие, кишечник и анус, которая очень существенно преобразуется при метаморфозе.

Итак, эволюционно вторичный пентамерный паттерн плана строения современных иглокожих роста, уникальный среди *Bilateria*, можно рассматривать как результат умножения зон роста с их локализацией на лопастях гидроцеля, а затем на дистальных концах лучей (амбулакров), что согласуется с представлением о лучах иглокожих как неполных параморфных гомологах основной оси тела *Bilateria*. Амбулакральная ось сходна с переднезадней осью билатерий постериорным ростом и претерминальной локализацией зоны роста, но способность к постериорному росту может быть и вторично кооптированной.

Важно отметить, что генотип современных иглокожих включает полную последовательность Нох-генов в целостном анцестральном кластере, т. е. полноценную генетическую основу построения осевого паттерна тела

как билатерального, так и пентамерного плана строения. Оба плана строения последовательно реализуются в развитии иглокожих путем модифицированной во времени и пространстве экспрессии одного и того же генного инструментария и затем интегрируются, сливаясь единый химерный план строения. Особенность организации системы Нох-генов иглокожих заключается в том, что помимо целостного Нох-кластера с канонической анцестральной последовательностью кластерных Нох-генов, от *Hox1* до *Hox11* (причем последний постериорный ген представлен в кластере тремя копиями: *Hox11/13a*, *Hox11/13b* и *Hox11/13c*), система Нох-генов иглокожих включает еще две копии последнего постериорного гена, *Hox11/13d* и *Hox11/13e*, локализованные в отдалении от основного кластера и отдельно друг от друга (Vaughman et al., 2014; Zhang et al., 2017; Szabó, Ferrier, 2018; Li et al., 2020). Таким образом, последний постериорный Нох-ген у всех изученных иглокожих присутствует в пяти копиях, три из которых входят в состав кластера, а две другие расположены вне кластера, что делает эти последние Нох-гены важными кандидатами на роль регуляторов становления пентамерии плана строения (Li et al., 2020; Isaeva, Rozhnov, 2022). Функции каждой из пяти копий постериорного гена *Hox11/13* у иглокожих неизвестны, но можно предположить их возможную роль, исходя из общих представлений о функционировании целостного Нох-кластера с проявлениями временной коллинеарности и роли последнего кластерного гена *Hox13* у позвоночных как «стоп-сигнала» Нох-машинерии (Duboule, 2007; Deschamps, Duboule, 2017; Darbelay, Duboule, 2019). Вполне возможно, что в переключении программы развития от билатеральности к пентамерии так или иначе участвуют постериорные Нох гены, локализованные как в составе целостного Нох кластера, так и вне кластера. Поэтому кажется важной отчетливо выраженная дискретная пентамерия экспрессии постериорного гена *Hox11/13b* в процессе прямого лецитотрофного развития плоского морского ежа *Peronella japonica* (Tsuchimoto, Yamaguchi, 2014), потенциально способного выполнять роль «стоп-сигнала» (или сигнала «stop/reset»), выключающего программу первичного билатерального морфогенеза и, возможно, запускающего затем второй раунд развития с реализацией вторичной программы пентамерной радиализации с участием сигнальных каскадов Wnt, BMP, Nodal (Isaeva, Rozhnov, 2022). Исследование генной экспрессии в развитии морского ежа *P. japonica* (Tsuchimoto, Yamaguchi, 2014) ясно выявило участие гена *Pjhox11/13b* и в линейной экспрессии генов в соматоцеле при развитии целомической мезодермы, и в радиальной генной экспрессии вокруг рта развивающегося взрослого морского ежа. Копирование *hox* генов для выполнения программы радиального развития проясняет молекулярные механизмы, потенциально связанные с дезорганизацией комплекса Нох генов и лежащие в основе эволюции иглокожих от билатерального предка (Tsuchimoto, Yamaguchi, 2014).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, многократное умножение постериорной части тела Bilateria по фрактальному алгоритму обнаружено только у трех видов полихет (Annelida) среди Protostomia и намного чаще у представителей Crinoidea, Ophiuroidea и Holothuroidea (Echinodermata) среди Deuterostomia. При такой филогенетической дистанции достаточно очевидна независимость эволюционного возникновения столь необычного для Bilateria плана строения.

Осевой комплекс рук, лучей и щупалец современных иглокожих отличается от переднезаднего комплекса тела других билатерий присутствием амбулакральной системы, исходные пищевые функции которой были связаны с векторизованным транспортом нутриентов, что вовсе не свойственно осевой организации тела всех остальных билатерий. Поэтому осевой амбулакральный комплекс не может рассматриваться как полный гомолог анцестральной оси билатеральных предков иглокожих до «изобретения» ими амбулакральной системы. Орально-аборальная ось взрослых иглокожих представлена химерной системой, интегрирующей морфофункциональную организацию двух осевых модулей, различных по времени и месту их возникновения в морфопространстве зародыша и объединяемых в процессе метаморфоза – личиночного анцестрального модуля и апоморфного пентамерного, ростокаудального (цефалокаудального) модуля с лучами-амбулакрами, представленными модифицированными параморфными гомологами анцестральной оси, передние, «головные» части которых объединены в радиализированный центральный диск тела.

Приобретенная в эволюции способность сигнального центра-организатора морфогенеза к дупликации путем ветвления (по формуле 2-1-2) у предков современных иглокожих могла затем проявляться как способность к многократным бифуркациям с возникновением фрактального паттерна ветвящихся лучей-амбулакров у морских лилий, офиур и голотурий. Постериорный рост рук, лучей и щупалец с претерминальной локализацией зоны роста – вероятное эволюционное наследие постериорного роста анцестральной оси билатеральных предков, получаемое в онтогенезе от зоны роста первичной подии (хотя не исключена и кооптация соответствующего комплекса генных регуляторных сетей).

В результате постериорного ветвления лучей-амбулакров у многих ныне живущих иглокожих возникла фрактальная организация осевого плана строения, подобная найденной у трех видов полихет и столь же необычная для представителей Bilateria. Фрактальная трансформация плана строения тела, многократно увеличившая площадь пищевой поверхности и взаимодействия с внешним окружением, обеспечившая расширение функций амбулакральных лучей для исследования окружающего пространства, поиска ресурсов питания и убежища, оказалась высоко

адаптивной, компенсирующей исходную малоподвижность и создававшей функционально оптимизированный дизайн организма, что способствовало выживанию и возрастанию эволюционного потенциала (evolvability) иглокожих. Разнообразию функций дистальных, постериорных отделов тела иглокожих способствовала и организация их нервной системы как «кожного мозга», простирающегося от центрального диска вплоть до концов лучей с концентрацией сенсоров (пример – глаза и специализированные амбулакральные ножки с сенсорной функцией у морских звезд).

Вслед за Н. Шубиным (Shubin, 1998), обнаружившим у вымерших групп позвоночных особенность возникновения и проявления новых признаков, названную им “evolutionary cut and paste”, можно выделить алгоритм “evolutionary copy-paste” – весьма распространенный у всех групп организмов простой и генетически «экономный» способ умножения на всех геномных уровнях, от дупликаций последовательностей ДНК, генов, генных кластеров до полногеномных дупликаций, включая и функционально активные генные сети. Фенотипически такой алгоритм дупликаций успешных эволюционных приобретений проявляется в разном масштабе, вплоть до умножения крупных осевых комплексов глобальной архитектуры тела Metazoa. Алгоритм “copy-paste” с масштабированием при каждой итерации успешно функционирует при фрактальном морфогенезе многих биологических структур, включая и рассматриваемое здесь фрактальное ветвление постериорной части тела. Очевидно, осевое ветвление всего тела способно обеспечить эволюционный успех лишь сидячим прикрепленным либо малоподвижным организмам, какими являются эндосимбиотические полихеты и какими были предки современных иглокожих (можно напомнить и повсеместность ветвления многоклеточных растений и грибов). Паттерн ветвящегося тела несовместим с активной векторизованной подвижностью, типичной для билатеральных животных, и потому оказывается столь необычным, экзотичным среди Bilateria.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баранова З.И. 1976. Тип Иглокожие (Echinodermata) // Животные и растения залива Петра Великого / Ред. А.Н. Голиков, А.В. Жирмунский. Л.: Наука. 363 с.
- Иванова-Казас О.М. 1976. Бесполое размножение животных. Л.: изд-во Ленинградского ун-та. С. 114–119.
- Иванова-Казас О.М. 1995. Эволюционная эмбриология животных. С.-Петербург. Наука.
- Adachi S., Niimi I., Sakai Y. et al. 2018. Anteroposterior molecular registries in ectoderm of the echinus rudiment // *Devel. Dynamics*. V. 247. P. 1297–1307.
- Aguado M.T., Glasby C.J., Schroeder P.C. et al. 2015. The making of a branching annelid: An analysis of complete mitochondrial genome and ribosomal data of *Ramisyllis multicaudata*. *Scientific Reports*. 5:12072 <https://doi.org/10.1038/srep12072>

- Aguado M.T., Ponz-Segrelles G., Glasby C.J. et al. 2022. *Ramisyllis kingghidorahi* n. sp., a new branching annelid from Japan // *Org. Divers. Evol.* 22, 377–405. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00538-4>
- Arias A.M., Steventon B. 2018. On the nature and function of organizers // *Development*. V. 145. dev159525. doi:10.1242/dev.159525
- Arnone M.I., Byrne M., Martinez P. 2015. Echinodermata. In: *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates*. V. 6: Deuterostomia. Ed. A. Wanninger. Springer-Verlag: Wien e a. P. 1–58.
- Baughman K.W., McDougall C., Cummins S.F. et al. 2014. Genomic organization of Hox and ParaHox clusters in the echinoderm, *Acanthaster planci* // *Genesis*. V. 52. P. 952–958.
- Bleidorn C., Helm C., Weigert A., Aguado M.T. 2015. Annelida // *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates*. V. 2. Lophotrochozoa (Spiralia) / Ed. A. Wanninger. Springer-Verlag e a.: Wien. P. 193–230.
- Byrne M., Koop D., Morris V.B. et al. 2018. Expression of genes and proteins of the Pax-Six-Eya-Dach network in the metamorphic sea urchin: Insights into development of the enigmatic echinoderm body plan and sensory structures // *Devel. Dynam.* V. 247. P. 239–249.
- Byrne M., Koop D., Strbenac D. et al. 2021. Transcriptomic analysis of Nodal- and BMP-associated genes during development to the juvenile seastar in *Parvulastra exigua* (Asterinidae). *Mar. Genom.* Mar 3;100857. doi: 10.1016/j.margen.2021.100857
- Byrne M., Koop D., Strbenac D. et al. 2020. Transcriptomic analysis of sea star development through metamorphosis to the highly derived pentamerous body plan with a focus on neural transcription factors. *DNA Res.* 1–10 doi: 10.1093/dnares/dsaa007
- Byrne M., Martinez P., Morris V. 2016. Evolution of a pentamerous body plan was not linked to translocation of anterior Hox genes: the echinoderm HOX cluster revisited. *Evol. Dev.* 1–7. DOI: 10.1111/ede.12172
- Cannon J.T., Kocot K.M., Waits D.S. et al. 2014. Phylogenomic resolution of the hemichordate and echinoderm clade // *Curr. Biol.* V. 24. P. 2827–2832.
- Carreras E.P. 2019. Autonomous and non-autonomous regulation on planarian growth and regeneration: *Smed-bls*, canonical Wnt signalling and Fox family. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona.
- Carroll S.B., Grenier J.K., Weatherbee S.D. 2005. *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design*. Blackwell Publishing: Malden, MA e a.
- Constantinou S.J., Duan N., Nagy L.M. et al. 2020. Elongation during segmentation shows axial variability, low mitotic rates, and synchronized cell cycle domains in the crustacean, *Thamnocephalus platyurus*. *EvoDevo*. 11:1 <https://doi.org/10.1186/s13227-020-0147-0>
- Darbelay F., Duboule D. 2016. Topological domains, metagenes, and the emergence of pleiotropic regulations at Hox loci. *Curr. Topics Dev. Biol.* V. 116. P. 299–314.
- De Rosa R., Prud'homme B., Balavoine G. 2005. Caudal and even-skipped in the annelid *Platynereis dumerilii* and the ancestry of posterior growth // *Evol. & Dev.* 2008. 7: 574–587.

- Deschamps J., Duboule D.* 2017. Embryonic timing, axial stem cells, chromatin dynamics, and the Hox clock // *Genes Devel.* V. 31. P. 1406–1416.
- DuBuc T.Q., Stephenson T.B., Rock A.Q., Martindale M.Q.* 2018. Hox and Wnt pattern the primary body axis of an anthozoan cnidarian before gastrulation. *Nature Comm.* V. 9:2007 DOI: 10.1038/s41467-018-04184-x
- Dunn F.S., Liu A.G., Donoghue P.C.J.* 2017. Ediacaran developmental biology // *Biol. Rev.* P. 000–000. 1 doi: 10.1111/brv.12379
- Durchon M.* 1959. Contribution à l'étude de la stolonisation chez les Syllidiens // *Bull. Biol. France Beil.* T. 39. P. 155–219.
- Durston A.J.* 2019. Some questions and answers about the role of *Hox* temporal collinearity in vertebrate axial patterning // *Front. Cell Dev. Biol.* V. 29. <https://doi.org/10.3389/fcell.2019.00257>
- Erwin D.H.* 2020. The origin of animal body plans: a view from fossil evidence and the regulatory genome // *Development.* V. 147. dev182899. doi:10.1242/dev.182899
- Erwin D.H., Valentine J.W.* 2013. *The Cambrian Explosion: The Construction of Animal Biodiversity.* Roberts & Co., Greenwood.
- Evans S.D., Hughes I.V., Gehling J.G., Droser M.L.* 2020. Discovery of the oldest bilaterian from the Ediacaran of South Australia // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2020. V. 117. P. 7845–7850.
- Evans S.D., Droser M.L., Gehling J.G.* 2017. Highly regulated growth and development of the Ediacara microfossil *Dickinsonia costata* // *PloS ONE.* V. 12 12(5): e0176874. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0176874>
- Ferrier D.E.K.* 2019. Space and time in Hox/ParaHox gene cluster evolution // *Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology. Essays for Alessandro Minelli / Ed. G. Fusco.* Padova: Padova Univ. press. P. 245–258.
- Fields C., Levin M.* 2020. Does regeneration recapitulate phylogeny? Planaria as a model of body-axis specification in ancestral eumetazoa // *Comm. Integrat. Biol.* V. 13. P. 27–38.
- Genikhovich G., Technau U.* 2017. On the evolution of bilaterality // *Development.* V. 144. P. 3392–3404.
- Giribet G., Edgecombe G.D.* 2019. *Perspectives in Animal Phylogeny and Evolution: A decade later // Perspectives on Evolutionary and Developmental Biology / Ed. G. Fusco.* Padova Univ. press. P. 167–178.
- Glasby C.J., Schroeder P.C., Aguado M.T.* 2012. Branching out: a remarkable new branching syllid (Annelida) living in a *Petrosia* sponge (Porifera: Demospongiae) // *Zool. J. Linn. Soc.* V. 164. P. 481–497.
- Hyman L.* 1955. *The Invertebrates.* V. 5. Phylum Echinodermata. Mc-Graw-Hill, N-Y.
- Haeckel E.* 1904. *Kunstformen der Natur.* Biographisches Institut: Leipzig und Wien.
- Hara Y., Yamaguchi M., Akasaka K.* et al. 2006. Expression patterns of Hox genes in larvae of the sea lily *Metacrinus rotundus* // *Dev. Genes Evol.* V. 216. P.797–809.
- Hogvall M., Vellutini B.C., Martín-Durán J.M.* et al. 2019. Embryonic expression of priapulid Wnt genes // *Devel. Genes. Evol.* V. 229. P. 125–135.

- Holland L.Z. 2016. Tunicates // *Curr. Biol.* V. 26. R141–R156.
- Holland P.W.H. 2015. Did homeobox gene duplications contribute to the Cambrian explosion? // *Zool. Lett.* V. 1. 1:1 DOI 10.1186/s40851-014-0004-x
- Holland N.D., Holland L.Z., Holland P.W.H. 2015. Scenarios for the making of vertebrates // *Nature.* V. 520. P. 450–455.
- Holstein T.W. 2012. The evolution of the Wnt pathway // *Cold Spring Harb. Perspect. Biol.* V. 4. a007922. doi: 10.1101/cshperspect.a007922
- Hotchkiss, F.H.C. 1998. A “rays-as-appendages” model for the origin of pentamerism in echinoderms // *Paleobiology.* V. 24. P. 200–214.
- Hotchkiss F.H.C. 2012. Growth zones and extraxial-axial skeletal homologies in Asteroidea (Echinodermata) // *Proc. Biol. Soc. Washington.* V. 125. P. 106–121.
- Hoyal Cuthill J.F., Conway Morris S. 2014. Fractal branching organizations of Ediacaran rangeomorph fronds reveal a lost Proterozoic body plan // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* V. 111. P. 13122–13126.
- Iglesias M., Gomez-Skarmeta J.L., Saló E., Adell T. 2008. Silencing of Smed-betacatenin1 generates radial-like hypercephalized planarians // *Development.* V. 135. P. 1215–1221.
- Isaeva V.V., Kasyanov N.V. 2021. Symmetry transformations in metazoan evolution and development // *Symmetry.* 13, 160. <https://doi.org/10.3390/sym13020160>
- Isaeva V.V., Rozhnov S.V. 2021. Evolutionary transformations of the metazoan body plan: Genomic-morphogenetic correlations // *Paleont. J.* V. 55. N 7. P. 97–110.
- Isaeva V.V., Rozhnov S.V. Transformation of the ancestral body plan and axial growth in echinoderms: Ontogenetic and paleontological data // *Paleont. J.* 2022. V. 55. N 8. P. 863–886.
- Ivankovic M., Haneckova R., Thommen A. 2019. Model systems for regeneration: planarians // *Development.* V. 146. dev167684. doi:10.1242/dev.167684
- Jacobs D.K., Hughes N.C., Fitz-Gibbon S.T., Winchell C.J. 2005. Terminal addition, the Cambrian radiation and the Phanerozoic evolution of bilaterian form // *Evol. Devel.* V. 7. P. 498–514.
- Jenner R.A. 2014. Macroevolution of animal body plans: Is there science after the tree? // *BioScience.* V. 64. P. 653–664.
- Kikuchi M., Omori A., Kurokawa D., Akasaka K. 2015. Patterning of anteroposterior body axis displayed in the expression of Hox genes in sea cucumber *Apostichopus japonicus* // *Dev. Genes Evol.* 225:275–286.
- Kim W.S., Stocum D.L. 1986. Retinoic acid modifies positional memory in the anteroposterior axis of regenerating axolotl limbs // *Devel. Biol.* V. 114. P. 170–179.
- Klingenberg C.P. 2015. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: Concepts, methods, and applications // *Symmetry.* V. 7. P. 843–934.
- Koop D., Cisternas P., Morris V.B. et al. 2017. Nodal and BMP expression during the transition to pentamery in the sea urchin *Heliocidaris erythrogramma*: insights into patterning the enigmatic echinoderm body plan. 17:4 DOI 10.1186/s12861-017-0145-1
- Korschelt E., Heider K. 1910. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungs-geschichte der wirbellosen Tiere. Bd. 2, IV Abschn. Jena. S. 179–194.

- Kraus Y., Aman A., Technau U., Genikhovich G. 2016. Pre-bilaterian origin of the blastoporal axial organizer // *Nat. Commun.* V. 7. N 11694. P. 1–9.
- Lawrence J.M. 2012. Form, function, food and feeding in stellate echinoderms // *Zoosymposia.* V. 7. P. 33–42.
- Lebedeva T.L., Aman A.J., Graf T. et al. 2021. Cnidarian-bilaterian comparison reveals the ancestral regulatory logic of the β -catenin dependent axial patterning // *Nature Comm.* V. 12:4032 <https://doi.org/10.1038/s41467-021-24346-8>
- Li Y., Omori A., Flores R.L. et al. 2020. Genomic insights of body plan transitions from bilateral to pentamerous symmetry in Echinoderms // *Communic. Biol.* V. 3. 371. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-1091-1> | www.nature.com/commbio
- Loh K.M., van Amerongen R., Nusse R. 2016. Generating cellular diversity and spatial form: Wnt signaling and the evolution of multicellular animals // *Develop. Cell.* V. 38. P. 643–655.
- Lowe C.J., Clarke D.N., Medeiros D.M. et al. 2015. The deuterostome context of chordate origins // *Nature.* V. 520. P. 456–465.
- Mandelbrot B.B. 1983. *The fractal geometry of nature.* Freeman, N-Y.
- Manuel M. 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans // *C. R. Biol.* V. 332. P. 184–209.
- Martin B.L., Kimelman D. 2009. Wnt signaling and the evolution of embryonic posterior development // *Curr. Biol.* V. 19. R215–R219.
- McIntosh W.C. 1879. On a remarkably branched *Syllis* dredged by H.M.S. Challenger // *J. Linn. Soc. London.* V. 14. P. 720–724.
- Minelli A. 2003. *The Development of Animal Form. Ontogeny, Morphology and Evolution.* Cambridge Univ. press: Cambridge e a.
- Minelli A. 2015. *EvoDevo and its significance for animal evolution and phylogeny // Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates / Ed. A. Wanninger.* V. 1. Springer: Wien e a. P. 1–24.
- Miura T., Oguchi K., Nakamura M. et al. 2019. Life Cycle of the Japanese Green Syllid, *Megasyllis nipponica* (Annelida: Syllidae): Field Collection and Establishment of Rearing System // *Zool. Soc. Japan.* V. 36. P. 372–379.
- Mooi R., David B., Wray G.A. 2005. Arrays in rays: terminal addition in echinoderms and its correlation with gene expression // *Evol. Dev.* V. 7. P. 542–555.
- Mooi R., David B. 2008. Radial symmetry, the anterior/posterior axis, and echinoderm *Hox* genes // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 39. P. 43–62.
- Morris V.B. 2012. Early development of coelomic structures in an echinoderm larva and a similarity with coelomic structures in a chordate embryo // *Dev. Genes Evol.* V. 222. P. 313–323.
- Morris V.B. 2016. Analysis of coelom development in the sea urchin *Holopneustes purpureescens* yielding a deuterostome body plan // *Biology Open.* V. 5. P. 348–358.
- Morris V.B., Byrne M. 2014. Oral–aboral identity displayed in the expression of *HpHox3* and *HpHox11/13* in the adult rudiment of the sea urchin *Holopneustes purpureescens* // *Dev. Genes Evol.* V. 224. P. 1–11.

- Neijts R., Amin S., van Rooijen C. et al.* 2016. Polarized regulatory landscape and Wnt responsiveness underlie Hox activation in embryos // *Genes Devel.* V. 30. P. 1937–1942.
- Neijts R., Amin S., van Rooijen C., Deschamps J.* 2017. Cdx is crucial for the timing mechanism driving colinear Hox activation and defines a trunk segment in the Hox cluster topology // *Developmental Biology.* V. 422. P. 146–154.
- Okada Y.K.* 1933. Two interesting syllids, with remarks on their asexual reproduction // *Mem. College of Sci, Kyoto Imp. Univ. Ser. B.* V. 8 (3). P. 325–338.
- Okada Y.* 1933. Two interesting syllids, with remarks on their asexual reproduction // *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. Ser. B.* V. 7. P. 325–338.
- Okada Y.K.* 1937. La stolonisation et les caracteres sexuels du stolon chez les syllidiens polychetes (Etudes sur les syllidiens III) // *Japan. J. Zool.* V. 7. P. 441–490.
- Omori A., Kikuchi M., Kondo M.* 2018. Larval and adult body axes in echinoderms // *Reproductive and Developmental Strategies: The Continuity of Life / Eds K. Kobayashi, T. Kitano, Y. Iwao, M. Kondo.* Springer Japan KK, pt of Springer Nature: Tokyo. P. 760–789.
- Peterson K.J., Davidson E.H.* 2000. Regulatory evolution and the origin of the bilaterians // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 97. P. 4430–4433.
- Peterson K.J., Eernisse D.J.* 2016. The phylogeny, evolutionary developmental biology, and paleobiology of the Deuterostomia: 25 years of new techniques, new discoveries, and new ideas // *Org. Divers. Evol.* V. 16. P. 401–418.
- Rozhnov S.V.* 2012. Development of symmetry and asymmetry in the early evolution of the echinoderms // *Paleontol. journ.* V. 46. N 8. P. 780–792.
- Rozhnov S.V.* 2014. Symmetry of echinoderms: From initial bilaterally-asymmetric metamerism to pentaradiality // *Natural Science.* V. 6. N 4. P. 171–183. <http://dx.doi.org/10.4236/ns.2014.64021>
- Rozhnov S.V.* 2016. Arms versus brachioles: Morphogenetic basis of similarity and differences in food-gathering appendages of pelmatozoan echinoderms // *Paleontol. journ.* V. 50. N 14. P. 1598–1609.
- Rozhnov S.V.* 2022. Solutan (Echinodermoids); Evolution frozen between torsion and pentaradiality // *Paleontol. journ.* V. 55. N 11. P. 1306–1321.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D.* 2004. *Invertebrate Zoology. A Functional Evolutionary Approach.* 7th Ed. V. 4. Brooks / Cole: Australia e a.
- Seilacher A., Gishlick A.D.S.* 2015. *Morphodynamics.* CRC Press, Taylor & Francis Group: Boca Raton, FL. P. 136–150.
- Shubin N.H.* 1998. Evolutionary cut and paste // *Nature.* V. 394. P. 12–13.
- Smirnov A.V.* 2015. Paedomorphosis and heterochrony in the origin and evolution of the class Holothuroidea // *Paleontol. journ.* V. 49. N 14. P. 1597–1615.
- Smith A.B.* 2008. Deuterostomes in a twist: the origin of a radical new body plan // *Evol. Devel.* V. 10. P. 493–503.
- Smith A.B., Zamora S.* 2013. Cambrian spiral-plated echinoderms from Gondwana reveal the earliest pentaradial body plan // *Proc. R. Soc. B* 2013 280: 1197. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1197>

- Stewart I. 2007. Why Beauty Is Truth: The Story of Symmetry; Perseus: N-Y, USA.
- Strathmann R.R. 1975. Limitations on diversity of forms: branching of ambulacral systems of echinoderms // *Am. Nat.* V. 109. P. 177–190.
- Su H., Yu K. 2017. EvoDevo: Changes in developmental controls underlying the evolution of animal body plans (editorial) // *Developmental Biology.* V. 42. P. 7177–7178.
- Swalla B.J. 2006. Building divergent body plans with similar genetic pathways // *Heredity.* V. 97. P. 235–243.
- Szabó R., Ferrier D.E.K. 2018. Two more posterior Hox genes and Hox cluster dispersal in echinoderms. *BMC Evol. Biol.* <https://doi.org/10.1186/s12862-018-1307-x>
- Tsuchimoto J., Yamaguchi M. 2014. *Hox* expression in the direct-type developing sand dollar *Peronella japonica* // *Devel. Dynamics.* V. 243. Iss 8. <https://doi.org/10.1002/dvdy.24135>
- Willmore K.E. 2012. The Body Plan Concept and Its Centrality in Evo-Devo // *Evo Edu Outreach* 5:219–230 DOI 10.1007/s12052-012-0424-z
- Wygodna J.A., Yang Y., Byrne M., Wray G.A. 2013. Transcriptomic analysis of the highly derived radial body plan of a sea urchin // *Genome Biol. Evol.* V. 6(4). P. 964–973.
- Zamora S., Lefebvre B., Alvaro J.J. et al. 2013. Cambrian echinoderm diversity and palaeobiogeography // *Early Palaeozoic Biogeography and Palaeogeography / Eds D.A.T. Harper, T. Servais. Geol. Soc. London Mem. Bath.* P. 157–171.
- Zhong Y., Herrera-Úbeda C., Garcia-Fernández J. et al. 2020. Mutation of amphioxus Pdx and Cdx demonstrates conserved roles for ParaHox genes in gut, anus and tail patterning // *BMC Biology.* 18:68. <https://doi.org/10.1186/s12915-020-00796-2>

An unusual body plan in Biateria: fractal branching body

V.V. Isaeva

A branching body pattern with one head and many “tails”, unique for recent Bilateria, was found in three species of endosymbiotic polychaetes of the family Syllidae (McIntosh, 1879; Glasby et al., 2012; Aguado et al., 2015, 2022). Among recent echinoderms, many species of sea lilies, brittle stars, and holothurians have dendriform branching bodies with many distal, posterior ends of their arms, rays, and tentacles, which include the typical axial ambulacral complex. Multiple bifurcations of the posterior (distal) parts create the fractal branching of the body pattern, representing a macroevolutionary transformation of the ancestral body plan in Bilateria.

Key words: Bilateria, Echinodermata, Polychaeta, symmetry, fractal branching, axial body plan, growth zone, signaling Wnt, axial Hox-code

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии М.: ПИН РАН, 2023. С. 96–104. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ГИПЕРКАЛЬЦИФИЦИРОВАННЫХ ГУБОК

А.Э. Давыдов

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

На примере новых гиперкальцифицированных губок из отложенной гжельского яруса Московской области представлен план их изучения и интерпретация полученных результатов в дидактическом ключе. Освещены основные моменты, связанные с организацией плана строения и особенностями микроструктур, выявляемых при изучении базальных скелетов гиперкальцифицированных губок.

Ключевые слова: гиперкальцифицированные губки, Porifera, верхний карбон, гжельский ярус, Московская синеклиза

ВВЕДЕНИЕ

Ископаемые гиперкальцифицированные губки с карбонатным базальным скелетом представляют собой достаточно сложный объект для исследования. Из верхнекаменноугольных отложений Московской синеклизы к настоящему времени описан пока единственный достоверный представитель этой очень интересной группы беспозвоночных (Давыдов и др., 2023). На примере подходов к исследованию этих форм и будет построено дальнейшее изложение.

В современном понимании «система» гиперкальцифицированных губок – сборная гетерогенная группа, включающая в себя любые губки, выделяющие неспикульный карбонат кальция, который скрепляет спикулы в структуры, формирующие базальный скелет.

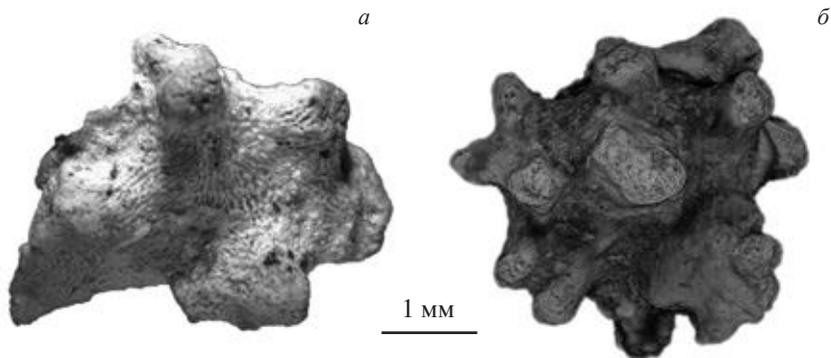


Рис. 1. Базальные скелеты гиперкальцифицированных губок из гжельского яруса Подмосковья: *а* – общий план, оптическое изображение; *б* – общий план, микротомограмма.

Нынеживущие гиперкальцифицированные губки обитают на достаточно больших глубинах (70–200 м) в Карибском и Средиземноморском бассейнах, а также в западной части Тихого океана.

Систематическое положение некоторых современных и ископаемых представителей губок из этой группы дискуссионно, поэтому точное таксономическое определение новых находок встречает известные сложности. Если мезозойские, а также губки более позднего возраста с гиперкальцифицированным базальным скелетом к настоящему времени неплохо очерчены в системе *Porifera*, то часть палеозойских таксонов вызывает вопросы, требующие дальнейших исследований. В обширных сводках последнего времени гиперкальцифицированные губки рассматриваются в составе классов *Demospongia Sollas, 1875* и *Calcispongia de Blainville, 1830*. В настоящее время к этой группе относят и скелеты хететид (Finks, Rigby, 2004; Senowbari-Daryan, Rigby, 2011).

В этой статье на примере нового представителя из этой группы губок, найденного в гжельском ярусе Подмосковья (Давыдов и др., 2023), рассматривается ход исследований, необходимых для изучения гиперкальцифицированных базальных скелетов (рис. 1, *а*, *б*).

Целью изложения служит мысль о том, что при работе с подобным материалом пренебрежение какими-то деталями, упущение какой-либо методики исследования из возможных, а также недостаточно кропотливое препарирование применительно к объекту исследования могут исказить окончательную интерпретацию полученных данных и, следовательно, затруднить более точное определение места таксона в системе *Porifera*. Поэтому данное изложение носит более общий, дидактический характер, не-

жели подробное описание новых таксонов, которые в деталях приведены в вышеуказанной работе (Давыдов и др., 2023).

За основу этой заметки взяты тезисы устного сообщения А.Э. Давыдова (ПИН РАН) «Проблемы изучения гиперкальцифицированных губок», доложенные на коллоквиуме в ПИН РАН 19.04.2023: «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. Ключевые события в развитии Metazoa и механизмы их становления и преобразования».

РАЗНООБРАЗИЕ МИНЕРАЛЬНОГО СОСТАВА, ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ И ДРУГИХ ДЕТАЛЕЙ БАЗАЛЬНЫХ СКЕЛЕТОВ ГИПЕРКАЛЬЦИФИЦИРОВАННЫХ ГУБОК

По минеральному составу базальные скелеты губок могут состоять из магниезального кальцита или арагонита. Арагонит в составе скелетов – минерал нестойкий. После смерти организмов, формирующих скелеты из этого минерала, арагонит достаточно быстро превращается в магниезальный кальцит.

Палеозойские ископаемые гиперкальцифицированные губки состоят из магниезального кальцита. В мезозое скелеты этих губок также кальцитовые, однако присутствие в составе карбоната кальция определенных количеств стронция (Sr) и магния (Mg) позволяет предполагать, что при жизни их скелет был арагонитовый (Mastandrea, Russo, 1995).

В зависимости от геологической истории развития района, что определяет геохимическую специализацию диагенетических и эпигенетических процессов в осадочных породах местонахождений, в базальных скелетах губок могут формироваться минеральные новообразования, не связанные с трансформацией арагонита в кальцит. Это могут быть минералы кремнезема, гидроксиды железа, алюмосиликаты и др. В любом случае более точное определение минерального состава скелетов губок целесообразно.

Так как группа гиперкальцифицированных губок гетерогенная, то для таксономии важную роль играет выявление плана строения базального скелета. Его строение довольно разнообразно. Если не принимать во внимание какие-то сложно построенные формы, то все многообразие строений базальных скелетов можно условно свести к следующим планам: хететидоподобный, инозоподобный, плюморетикулятный (перисто-сетчатый), строматопораподобный, сфинктозоподобный.

План строения также подразумевает выявление каких-либо особых полостных структур внутри базальных скелетов и их взаимное расположение, связь с центральной полостью (если таковая есть) или с оскулами и остиями на поверхности наружных элементов скелетов. Хотя все скелеты гиперкальцифицированных губок называют базальными, подразумевая, что живая губка занимает в основном наружные области скелета, заполняя

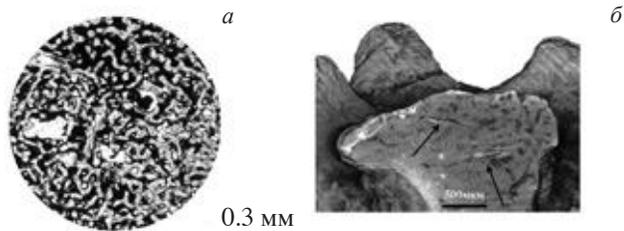


Рис. 2. Базальные скелеты гиперкальцифицированных губок из гжельского яруса Подмосковья: *а* – инозоаподобный план строения, прозрачный шлиф, оптическое изображение; *б* – спикулы (гладкие монаксоны) в основании конусообразных выростов, микрофотограмма.

в виде пленки поверхностные ячейки, однако возможно, что некоторые из ископаемых скелетов практически всем своим объемом функционировали на протяжении жизни организма как части одной сложно устроенной водоносной системы.

Основным элементом внутреннего устройства этих губок, как правило, служит система трабекул – фактически строма (кальцитовые тяжи разной направленности), которые могут быть тесно расположенными (хететидоподобное строение), образовывать сложно-переплетенный ретикулум – сеть (инозоаподобное строение), расходиться в виде птичьего пера или веера (плюморетикулятное строение), образовывать скелет, последовательно надстраивая округлые полости (сфинктозоаподобное строение), выглядеть в виде послойно нарастающих концентрических слоев (строматопораподобное строение).

Наряду с общим инозоаподобным планом строения, который наблюдается у новых представителей из гжельского яруса Подмосковья (рис. 2,*а*), циркуляция воды внутри этих губок, вероятно, происходила по тубулам (каналам), формирующим ограниченную трабекулами общую водоносную систему, включающую в себя как тубулы, связанные с остиями (приводящая часть водоносной системы), так и более крупные, чем тубулы – трубчатые каналы, идущие к оскулумам на вершине конусообразных выростов (выводящая часть водоносной системы).

Трабекулярные структуры скелета могли дополнительно укрепляться спикулами. В ископаемых базальных скелетах спикулы располагаются интра-трабекулярно, экстра-трабекулярно или отсутствуют. Для базальных скелетов губок, относящихся к классу *Demospongia Sollas, 1875* характерны: тилостили, акантостили, астры, клавициды и др. Для губок класса *Calcispongia de Blainville, 1830* – гладкие монаксоны, правильные триактины, тетрарадиаты, сагитальные триактины и др. Минеральный состав спикул демоспонгий – кремневый, а у известковых губок – кальцитовый (рис. 2,*б*).

МИКРОСТРУКТУРА ТРАБЕКУЛ ГИПЕРКАЛЬЦИФИЦИРОВАННЫХ ГУБОК

Исследуя нынеживущие губки из Карибского бассейна, В. Гартман установил, что их кальцитовый базальный скелет содержит особенные микроструктуры, имеющие сферулитовое строение (Hartman, Goreau, 1970). В последующем губки с подобной микроструктурой были выделены в отдельный класс – *Sclerospongia* (Hartman, Goreau, 1970, 1975). Самостоятельность этого таксона в настоящее время отвергается, а представители описанных Гартманом родов рассматриваются в составе класса *Demospongia* Sollas, 1875.

Ископаемые палеозойские и мезозойские гиперкальцифицированные демоспонгии и кальциспонгии также имеют в трабекулах похожие микроструктуры. Различные варианты проявления сферулитовых структур, сохранившиеся в том или ином виде у ископаемых губок с базальными скелетами, определяются при исследовании на сканирующем электронном микроскопе как сферулиты, гемисферулиты, фиброзная, клиногональная или пенициллитная (кисточкообразная), иррегулярная микроструктуры, «изопахитовые» плоскостные клиногональные структуры и др. Причем высказано мнение, что степень упорядоченности наблюдаемой микроструктуры зависит от магнизиальности кальцита, и чем она выше, тем хуже различаются детали этих структур (Mastandrea, Russo, 1995).

Однако возможно, что степень детализации и внешний вид этих структур может быть связан еще и с характером среза полированной поверхности (угол наклона, уровень по отношению к условной оси трабекулы), а также с факторами воздействия на поверхности трабекул кислотами (концентрация, экспозиция) при протравливании соляной, уксусной кислотами или трилоном Б.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ БАЗАЛЬНЫХ СКЕЛЕТОВ

Сообразно изложенным выше принципам внутреннего устройства и особенностям минерального состава базальных скелетов гиперкальцифицированных губок был выстроен план изучения для экземпляров, обнаруженных на историческом стратотипе гжелского яруса в Подмосковье (остатки старого известкового карьера в районе платформы «55 км» близ с. Гжель). План последовательно включал в себя следующие пункты: 1) макро-препарирование образцов: а) механическая очистка и б) отдельные образцы были дополнительно очищены 2% раствором уксусной кислоты; 2) изучение нерастворимого осадка после полного их растворения в 10% соляной кислоте; 3) изучение в проходящем свете прозрачных шлифов, приготовленных из сечений скелетов в разных плоскостях; 4) изучение целых образцов, сколов и полированных препаратов на сканирующем

электронном микроскопе без напыления и с напылением: а) без химического воздействия и б) после обработки 10% раствором соляной кислоты; 5) определение минерального состава скелета губок по ЭДС-спектрам на сканирующем электронном микроскопе; 6) количественное микронзондовое определение Ca, Mg, Fe, Mn, Sr в кальците; 7) микротомография целых образцов скелетов; 8) рентгеноструктурное изучение глинистых минералов из слоев, содержащих скелеты губок, методом дифрактометрии.

ОЦЕНКА РЕЗУЛЬТАТОВ КОМПЛЕКСНОГО ИССЛЕДОВАНИЯ БАЗАЛЬНЫХ СКЕЛЕТОВ

После механической очистки скелеты губок были готовы к исследованию. Под бинокулярным микроскопом определены особенности строения поверхностных образований, выявлены остии, а также оскулулы на окончаниях конусообразных выростов. Кроме того, могут быть заметны круглые или эллипсоидные по форме следы от выходящих на поверхность или вовсе поверхностно расположенных спикул. В случае гжелских форм – гладких монасонов. Все видимые элементы были измерены.

На следующем этапе были изготовлены прозрачные шлифы – срезы базального скелета в двух или более взаимно-перпендикулярных плоскостях. Исследование конусовидных выростов заключалось в подготовке четырех сечений. Три параллельных шлифа по кончику выроста, средней трети и основанию; четвертый шлиф – полный продольный профиль через весь конус. Этих сечений достаточно для получения полного представления о ходе структур, слагающих вырост. Кроме того, полученные шлифы позволяют выявить взаимоотношение более крупных чем тубулы полостных образований и их связь с оскулулами. Полированные препараты, а также поверхности сколов базального скелета при исследовании на сканирующем электронном микроскопе с полуколичественной оценкой элементного состава по ЭДС-спектрам демонстрируют не только мельчайшие детали структур, но и позволяют получить ориентировочные данные о минеральном составе (рис. 3).

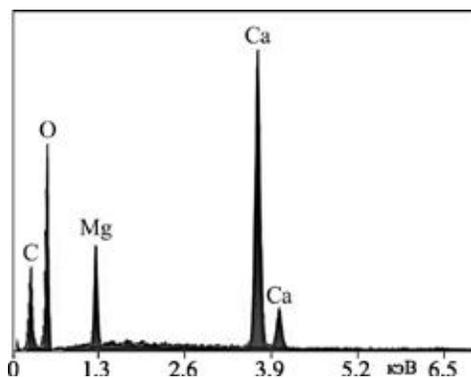


Рис. 3. Базальные скелеты гиперкальцифицированных губок из гжелского яруса Подмосковья, ЭДС-спектр магниального кальцита, полученный на сканирующем электронном микроскопе, оснащённом энергодисперсионным спектрометром.

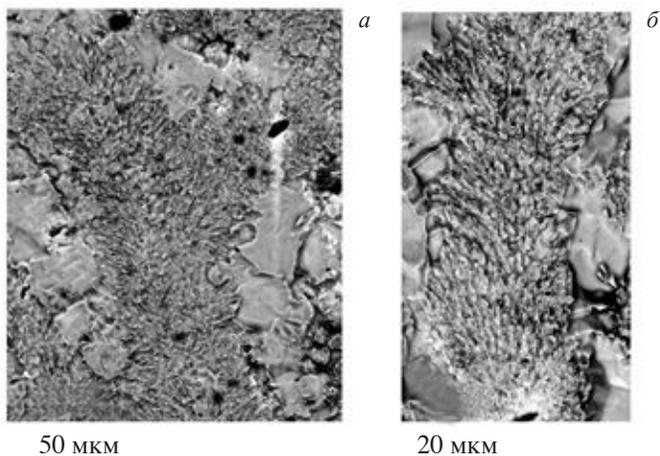


Рис. 4. Базальные скелеты гиперкальцифицированных губок из гжельского яруса Подмосковья: *а, б* – пенициллитная (клиногональная), гемисферулитовая микроструктура тонкокристаллического магнезиального кальцита трабекул, ограниченная сечениями тубул, выполненных мелкокристаллическим магнезиальным кальцитом, полированные препараты, протравленные HCl. СЭМ, SE-изображения.

Часть препаратов протравлена 10% соляной кислотой, без чего было невозможно увидеть микроструктуру трабекул, представленную у исследованных скелетов, в основном, гемисферулитовыми и пенициллитными (клиногональными) элементами (рис. 4, *а, б*).

Более детальные сведения о минеральном составе базальных скелетов были получены при помощи электронно-зондового микроанализатора. Подготовка полированного препарата включала в себя предварительное картирование точек на поверхности образца, в которых предполагалось произвести замеры. Для этого на заранее распечатанной фотографии препарата маркировались соответствующие участки. Данные, полученные на электронно-зондовом микроанализаторе, показали, что минеральный состав трабекул – высокомагнезиальный кальцит с ничтожным содержанием стронция. Спикюлы (гладкие монаксоны) также построены из кальцита.

При растворении целых экземпляров скелетов губок в 10% соляной кислоте были получены нерастворимые слепки тубулярной системы конусообразных выростов и фрагментов внутренних полостей. Слепки точно повторяют морфологические взаимоотношения тубулярно-трабекулярной системы этих участков скелета (рис. 5, *а, б*).

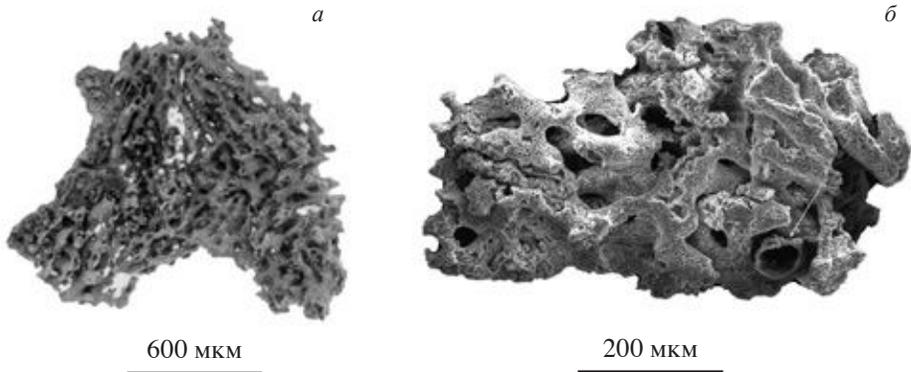


Рис. 5. Базальные скелеты гиперкальцифицированных губок из гжельского яруса Подмосковья, алюмосиликатные слепки тубулярно-трабекулярных структур: *а* – оптическое изображение; *б* – СЭМ, SE-изображение; стрелкой указано сечение растворенной кальцитовой спикулы (гладкий монаксон), окруженное алюмосиликатным чехлом. (гладкий монаксон).

При препарировании слепков под бинокулярным микроскопом удалось выделить из них и фрагменты спикул (гладкие монаксоны и правильные триактины), представляющие собой очень хрупкие полые образования, окруженные нерастворимыми чехлами. Полученные слепки спикул, как и слепки тубулярной системы, состоят из алюмосиликата, точный минеральный состав которого в настоящее время уточняется (рис. 5, *б*).

Микротомография изучаемых форм также была информативна. Это исследование уточнило детали строения их поверхностей и подтвердило наличие множественных трубкообразных полостей внутри базальных скелетов (рис. 1, *б*, 2, *б*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Базальные скелеты гиперкальцифицированных губок представляют собой сложные для изучения объекты. Поэтому подход к их исследованию был комплексным. Это позволило получить представительный массив информации, который в совокупности способствовал более точной интерпретации наблюдаемой морфологии, тем самым приближая к определению наиболее соответствующего места этих губок в системе Porifera. Возможно, как произошло в нашем случае, не все таксономические проблемы удалось сразу и окончательно разрешить, однако в последующем, при дальнейшей методичной работе с этим материалом, все нерешенные проблемы закономерно прояснятся.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Давыдов А.Э., Яшунский Ю.В., Миранцев Г.В., Крутых А.А.* Новые гиперкальцифицированные известковые губки из гжельского яруса Подмосковья // *Paleontol. Journ.* 2023 (в печати).
- Hartman W.D., Goreau T.F.* 1970. Jamaican Coralline sponges: their morphology, ecology and fossil relative // *Bull. Zool. Soc. London.* V. 25. P. 204–245.
- Hartman W.D., Goreau T.F.* 1975. A Pacific tabulate sponge, living representative of a new order of Sclerosponges // *Postilla Peabody Mus. Yale Univ.* V. 167. 14 p.
- Finks R.M., Rigby J.K.* 2004. Hypercalcified sponges // *Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt E.* V. 3. Geol. Soc. America and The University of Kansas. P. 585–764.
- Mastandrea A., Russo F.* 1995. Microstructure and diagenesis of calcified demosponges from the Upper Triassic of the northeastern dolomites (Italy) // *Journ. Paleontol.* V. 69. N 3. P. 416–431.
- Senowbari-Daryan B., Rigby J.K.* 2011. Sphinctozoan and Inozoan hypercalcified sponges: An overview // *Treatise Online N. 28. Porifera. Pt E. (Revised).* V. 4. Ch. 7. P. 1–90.

Problems of studying hypercalcified sponges

A.E. Davydov

Using the example of new hypercalcified sponges from the deposits of the Gzhelian Stage of the Moscow region, a plan for their study and interpretation of the results obtained is presented. The main points related to the organization of the structural plan and the features of microstructures revealed during the study of the basal skeletons of hypercalcified sponges are highlighted.

Keywords: hypercalcified sponges, Porifera, Upper Carboniferous, Gzhelian Stage, Moscow syncline

УДК

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРАВИЛА МЮЛЛЕРА-ГЕККЛЯ ДЛЯ ОБЪЯСНЕНИЯ ИЗМЕНЕНИЙ СИММЕТРИИ В РАЗНЫХ ГРУППАХ КОРАЛЛОВЫХ ПОЛИПОВ (CNIDARIA: ANTHOZOA)

С.Д. Гребельный, Н.Ю. Иванова, Е.А. Нефёдова

Зоологический институт РАН, С.-Петербург
sgrebelnyi@gmail.com

В результате анализа разнообразия форм симметрии, изученного преимущественно на материале актиний и других бесскелетных представителей Anthozoa, выделены основные стадии развития кораллового полипа, на которых проявляется (1) исходное билатеральное расположение мезентериев в виде «билатеральных» пар (in couples), стадия эдвардсии, (2) формирование «истинных» мезентериальных пар, состоящих из попарно сближенных мезентериев, образующих первый гексамерный мезентериальный цикл, стадия халькампулы; (3) возникновение зон закладки мезентериев в экзо- или эндоцелях; (4) стабилизация зон закладки мезентериев и ограничение числа этих зон, у ряда групп приводящее к восстановлению билатеральной симметрии. Рассмотрены традиционные представления о классификации Anthozoa (Milne-Edwards et Haime, 1857; Haeckel, 1866). Дана отражающая более современное состояние знаний схема классификации:

- Classis **Anthozoa**
- Subclassis **Alcyonaria** Milne-Edwards et Haime, 1857
 - Legio [=Infraclassis] **Octocorallia** Haeckel, 1866
 - Ordo **Alcyonacea** Blainville, 1834
 - Ordo **Pennatulacea** Verrill, 1865
 - Ordo **Coenothecalia** Bourn, 1900
 - Legio **Ceriantharia** Beklemishev, 1952
 - Ordo **Cerianthida** Haime, 1851
 - Legio **Antipatharia** Beklemishev, 1952
 - Ordo **Antipathacea** Dana, 1846
- Subclassis **Zoantharia** Milne-Edwards et Haime, 1857 [=Hexacorallia Haeckel, 1866 pro parte]
 - Ordo **Zoanthacea** Verrill, 1865
 - Ordo **Scleractinia** Bourne, 1900
 - Ordo **Corallimorpharia** Carlgren, 1936
 - Ordo **Actiniaria** Hertwig, 1882

Богатый рассмотренный в статье материал, относящийся к развитию признаков симметрии коралловых полипов, хорошо иллюстрирует заключение Фрица Мюллера о том, что «онтогенез повторяет филогению». Эту широко известную формулу зачастую несправедливо приписывают Геккелю, хотя приоритет несомненно принадлежит Мюллеру (F. Müller, 1864).

Ключевые слова: Cnidaria, Anthozoa, классификация, симметрия, онтогенез, скелет, мягкое тело, мезентерии, склеросепты

В истории изучения и классификации животных признакам симметрии тела всегда придавали большое значение. Первоначально полипов, медуз, морских звезд и других радиально симметричных животных относили к обширной группе Radiata. Но по мере накопления данных об их развитии и дефинитивной организации все они оказались в составе Bilateria, то есть среди билатерально симметричных существ, имеющих передний и задний конец и одну плоскость симметрии, делящую тело на правую и левую зеркальные половины. По современным представлениям в составе настоящих многоклеточных животных (Eumetazoa) только гребневика могут быть причислены к радиальным животным, поскольку в течение всего онтогенеза сохраняют двулучевую, то есть бирадиальную, симметрию. Их тело состоит из двух антимеров, которые совмещаются при повороте вокруг орально-аборальной оси на половину окружности. Строго говоря, это касается лишь планктонных, плавающих в толще воды гребневиков. Бентосные, ползающие формы, из-за движения по поверхности субстрата приобретают передний и задний конец и получают билатеральную симметрию. Однако эта симметрия поверхностная, план строения гребневика в течение всего его развития остается бирадиальным.

Принцип деления организмов по числу антимеров, различаемых в теле особи, по-видимому, впервые был использован Эренбергом (Ehrenberg, 1834) для обособления в пределах Anthozoa нескольких групп. Они были номинально разделены на два отряда, «животных» и «растительных» кораллов (Zoocorallia и Phytocorallia), хотя среди и тех и других оказались формы без сомнения относящиеся к животным. В трибу Zoocorallia Polyactinia были помещены «многолучевые», актинии, зоантацеи и фунгииды. В другую трибу Zoocorallia Octactinia уже тогда попали морские перья и альционарии. Среди растительных Phytocorallia Octactinia были также восьмилучевые альционарии и горгонарии, а среди Phytocorallia Dodacactinia двенадцатилучевые *Seriatopora* и *Pocillopora*, которые позднее были отнесены к склерактиниям.

В дальнейшем этот подход был использован Геккелем (рис. 1) при выделении Tetracorallia, Octocorallia и Hexacorallia (Haeckel, 1866). Однако, как впоследствии было справедливо отмечено его учениками братьями Гертвигами (рис. 2, 3), для классификации Anthozoa более важным оказа-



Рис. 1. Эрнст Геккель (1834–1919).

лось не число радиально-симметричных органов, а их ориентация и последовательность закладки (Hertwig O., Hertwig R., 1879).

Порядок симметрии коралловых полипов определяется количеством мезентериев и склеросепт. Число щупалец нередко строго равно числу мезентериев (*Actiniidae* из отряда *Actiniaria*), хотя иногда закладка щупалец слегка опережает или отстает от мезентериев. Имеющиеся на теле многих актиний (*Actinia*, *Anthopleura*, *Aulactinia*, *Cribrinopsis* из семейства *Actiniidae*) маргинальные сферулы, пузырьки и присоски явно приурочены к щупальцам. Они располагаются под каждым или только под самыми крупными щупальцами поодиночке или длинными продольными рядами. У представителей ряда семейств (*Actinodendridae*, *Thalassianthidae*, *Capneidae*, *Minyadidae*, *Homostichanthidae*, *Stichodactylidae*, *Phymanthidae* из отр. *Actiniaria*) с каждым эндоцелем и экзоцелем связано не одно, а несколько щупалец. Но в любом случае наблюдается корреляция между числом щупалец, маргинальных сферул, пузырьков, присосок и числом мезентериев, поэтому при рассмотрении симметрии мягких кораллов прежде всего обращают внимание на расположение мезентериальных пар, а у животных, обладающих известковым скелетом, – на расположение склеросепт, то есть на признаки, наиболее доступные для изучения по коллекционным экземплярам.

Современная систематика актиний, основы которой заложены Рихардом Гертвигом во время обработки материалов экспедиции на судне «Челленджер» (Hertwig, 1882), базируется на признаках внутренней организации полипа. Благодаря этому анатомия большинства видов хорошо известна. В пределах отряда *Actiniaria* к настоящему времени описаны группы со

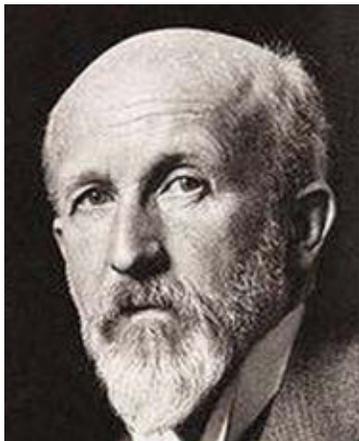


Рис. 2. Оскар Гертвиг (1849–1922), видный эмбриолог, анатом, исследователь мейоза.

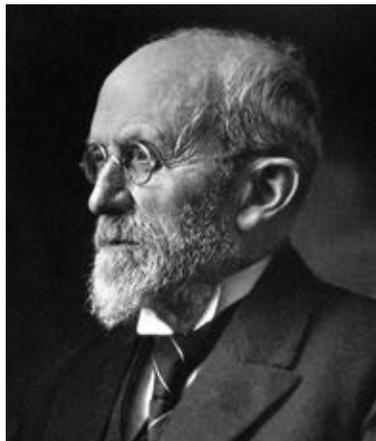


Рис. 3. Рихард Гертвиг (1850–1937), основоположник анатомической классификации актиний.

строгой радиальной симметрией и такие, у которых наблюдаются отчетливые признаки билатеральной симметрии. Среди радиально-симметричных имеются пента-, гекса-, гепта-, окто- и декамерные представители. Число антимеров здесь варьирует шире, чем у всех остальных Anthozoa, поэтому создается впечатление большего разнообразия форм симметрии. Для правильного понимания этого явления рассмотрим, как же определяется порядок симметрии в ходе развития полипа.

ПРЕОБРАЗОВАНИЕ СИММЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Стадия эдвардсии

Самостоятельность отряда Actiniaria, по существу, обоснована Гертвигами (Hertwig O., Hertwig R., 1879) благодаря описанию развития мезентериальных циклов Alcyonaria, Ceriantharia, Zoantharia и Actiniaria. У актиний было выявлено два варианта расположения первых восьми мезентериев: по типу *Exaiptasia diaphana*¹ (Rapp, 1829) и *Edwardsia tuberculata* Dueben et Koren, 1847. На этом основании Edwardsiidae (по современным представлениям семейство отряда Actiniaria) рассматривались наряду с Actiniaria в качестве таксона равного ранга.

Среди восьми самых старших мезентериев *Exaiptasia* (рис. 4, б, г) две пары направляющих мезентериев, прирастающие к узким сторонам упло-

¹ Syn. *Adamsia diaphana* in Hertwig und Hertwig, 1879;
Syn. *Exaiptasia diaphana* in Grajales and Rodríguez, 2014.

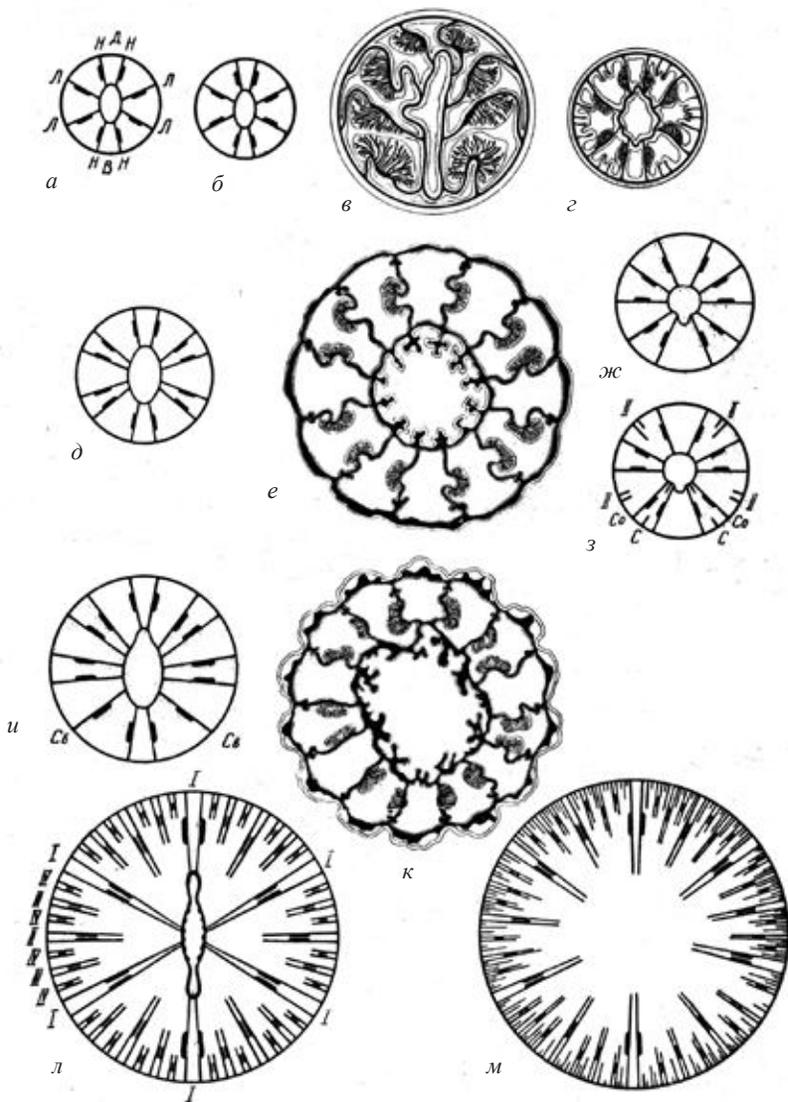


Рис. 4. Расположение мезентериев у молодых и взрослых пента-, гекса- и гептамерных актиний: а – стадия эдвардсии (*Edwardsia* stage); б – стадия с 8 мезентериями *Exaiptasia diaphana*; в, з – поперечный срез молодого полипа *Edwardsia tuberculata* и *Exaiptasia diaphana* (по: Hertwig O., Hertwig R., 1879); д – стадия халькампулы (*Halcampoides* stage); е – поперечный срез *Halcampoides purpureus* (по: Hertwig, 1882); ж, з – проксимальная (ж) – дистальная части тела, по: Carlgren, 1900); и, к – *Scytophorus striatus* (и – схема, к – поперечный срез полипа (по: Hertwig, 1882)); л – схема расположения мезентериев правильной гексамерной актинии с четырьмя мезентериальными циклами; м – схема расположения мезентериев в нижней части тела крупного (7 см в диаметре) полипа *Actinostola callosa* (Н – направляющие мезентерии, Л – латеральные мезентерии, Д – дорзальная и В – вентральная направляющие пары мезентериев, С – зачатки последних прото-мезентериев, завершающих первый цикл, Со – хорошо развитые протомезентерии вентролатеральных пар; Св – дополнительные непарные совершенные мезентерии, нарушающие гексамерную симметрию. Римскими цифрами обозначены мезентериальные пары I-IV циклов).

щенной глотки, повернуты мезентериальными мускульными валиками [muscle bundles] врозь. Четыре остальных, латеральных, мезентерия повернуты мускульными валиками попарно навстречу друг другу. Таким образом, молодой полип *Exaiptasia* уже на стадии 8 мезентериев имеет две плоскости симметрии и, следовательно, обладает бирадиальной симметрией.

Не оспаривая точность наблюдений Гертвигов за развитием *Exaiptasia*, необходимо признать, что большинство актиний, если не все, как утверждает Пакс (Pax, 1925), проходят стадию, традиционно называемую стадией эдвардсии (англ. *Edwardsia* stage, нем. *Edwardsiastadium*; рис. 4, а, в); развитие по типу *Exaiptasia* последующими исследователями не отмечалось. На стадии эдвардсии полип имеет восемь радиально расположенных мезентериев. Четыре из них образуют две диаметрально противоположащие пары направляющих мезентериев, поддерживающих у взрослых полипов сифоноглифы. Мезентерии, объединенные в направляющие пары, повернуты мускульными валиками врозь. Четыре остальных, латеральных, мезентерия обращены мускульными валиками в сторону одной из направляющих пар. Эту пару принято называть вентральной, противоположащую ей – дорзальной. Благодаря расположению мускульных валиков на одной, вентральной, стороне всех латеральных мезентериев полип на стадии эдвардсии обладает признаками билатеральной симметрии и имеет всего одну плоскость симметрии. По всей вероятности, Гертвигами исследованы молодые особи *Edwardsia*, так как взрослые полипы ни одного из достаточно полно описанных к настоящему времени видов актиний не останавливаются на стадии эдвардсии и имеют большее число мезентериев.

Стадия халькампулы

После развития восьми первых прирастающих к глотке мезентериев возле каждого из латеральных мезентериев с вентральной стороны появляется еще по одному мезентериальному зачатку. В таком виде 12 первых мезентериев (восемь макромезентериев и четыре недоразвитых микромезентерия) у зрелых полипов встречаются только среди *Edwardsiidae* (*Halcampogeton*, некоторые виды *Edwardsia* и других родов). У остальных актиний все 12 мезентериев первого цикла вскоре уравниваются в размерах. Направляющие пары по-прежнему несут мускульные валики на наружной стороне мезентериев. Латеральные пары состоят из мезентериев, повернутых мускульными валиками навстречу друг другу. На этой стадии, именуемой стадией халькампулы (*Halcampula* stage, *Halcampulastadium*; рис. 4, д, е) и характеризующейся наличием 6 пар первичных мезентериев (протомезентериев, или, иначе, протоکنем), полип впервые утрачивает свойственные ему до сих пор черты билатеральной симметрии и становится радиально-симметричным. Наличие 2 (реже одного) сифоноглифов и прирастающих к ним направляющих мезентериальных пар придает телу животного признаки бирадиальной

симметрии, сохраняющиеся далее до конца жизни. С другой стороны, присутствие 6 пар протомезентериев определяет господствующую гексамерную симметрию, которая нередко утрачивается при дальнейшем развитии, но служит, как мы увидим, исходным типом симметрии для всех коралловых полипов, проходящих стадию халькампулы.

Развитие метамезентериев

Насколько известно, увеличение числа мезентериев заканчивается на стадии халькампулы только у одного вида актиний – *Halcampoides purpureus* (Studer, 1879) из сем. Halcampoididae (рис. 4,е). Все остальные актинии после формирования первого цикла мезентериев, состоящего из 6 пар протомезентериев, развивают один или несколько циклов метамезентериев (детали см. у Gusmão et al., 2019). Метамезентерии возникают сразу парами, причем в большинстве семейств закладка их происходит в экзоцелях. Пары второго цикла (первые метамезентерии) возникают между парами первого цикла, т. е. в экзоцелях первого порядка. Третий цикл развивается между парами первого и второго цикла, в экзоцелях второго порядка, и так далее. Поскольку число экзоцелей каждого следующего порядка вдвое больше, чем предыдущего, количество мезентериальных пар нарастает в геометрической прогрессии: 6 пар первого +6 второго +12 третьего +24 четвертого цикла +...= $6 \times 2^{n-1}$, где n – число мезентериальных циклов. При синхронном развитии мезентериальных пар каждого цикла гексамерная симметрия, сформировавшаяся на стадии халькампулы, сохраняется и у крупных, взрослых полипов, обладающих многими циклами мезентериев (рис. 4,л). Примером может служить *Hormathia digitata* Müller, 1776). Среди десятков просмотренных особей этого вида мне не удалось наблюдать ни одного нарушения симметрии.

АБЕРРАНТНЫЕ ФОРМЫ СИММЕТРИИ

Правило актиностолы

Мезентерии одной пары чаще всего бывают примерно одного размера, но это не всегда так. Многие представители Actinostolidae: *Actinostola*, *Ophiodiscus*, *Stomphia*, *Sicyonis*, *Parasicyonis*, *Synsicyonis* – отличаются расположением мезентериев по «правилу актиностолы» (Actinostola-rule). Суть этого правила в том, что молодые мезентериальные пары состоят из неравно развитых мезентериев, причем мускульные валики обращены, как у большинства актиний, в эндоцели (endocoels), но среди двух мезентериев каждой пары крупнее тот, мускульный валик которого обращен в сторону мезентериальной пары предшествующего цикла. Типичным примером расположения мезентериев по правилу актиностолы может служить полип

Actinostola callosa (Verrill, 1882) (рис. 4,*м*; экз. № 9288²). Хотя мезентерии, входящие в молодые пары, не равны по размерам, закладка пар правильная, радиальная, происходит во всех экзоцелях одновременно.

Пента- и гептамерная симметрия

Резкое нарушение синхронности в развитии мезентериев одного из циклов приводит к появлению у актиний таких необычных для коралловых полипов форм симметрии, как пента- и гептамерная. В нижней части тела *Pentactinia californica* Carlgren, 1900 (Halcampoididae) имеется только 10 протомезентериев (рис. 4,*е*). С дорзальной стороны, противоположной единственному сифоноглифу, лежит пара направляющих мезентериев с мускульными валиками, повернутыми наружу, в экзоцель. С обеих сторон от нее располагается по одной паре мезентериев, мускульные валики которых обращены, как это обычно бывает в латеральных парах, в эндоцель. С вентральной стороны справа и слева от сифоноглифа к глотке прирастают по два мезентерия, располагающихся в виде двух мезентериальных пар. В результате складывается впечатление, будто в нижней части полип снабжен 5 мезентериальными парами, среди которых есть лишь 1 пара направляющих. Однако в верхней части тела (рис. 4,*з*) помимо 10 хорошо развитых совершенных мезентериев появляются 4 симметрично расположенные в экзоцелях мезентериальные пары второго цикла. Кроме того, вблизи сифоноглифа начинают развиваться еще два совершенных мезентерия (С), зачатки которых видны на стенках колюмна и глотки. Хотя мускульные валики этих мезентериев еще не сформировались, естественно предположить, что при полном развитии они вместе с лежащими в латеральном направлении от них совершенными мезентериями (Со) составят вентролатеральные пары протомезентериев. В таком случае расположенные ближе к сифоноглифу мезентерии нельзя интерпретировать иначе как вентральную пару направляющих мезентериев с нормальной для них ориентацией мускульных валиков – наружу, в экзоцель. Таким образом, полип имеет в развитой или зачаточной форме все 12 протомезентериев, организованных в 6 пар (первый цикл), и 4 метамезентериальные пары второго цикла. Заметным нарушением гексамерной симметрии остается только меньшая ширина экзоцелей, прилежащих к вентральной паре направляющих, и отсутствие в них 2 пар второго цикла. Однако замедленное развитие некоторых экзоцелей и более позднее появление в них молодых мезентериев представляет собой отнюдь не редкое явление, которое мы можем наблюдать также на примере *Urticina* (рис. 5,*а–е*).

² Здесь и далее указаны номера экземпляров по входящему каталогу Отделения губок и кишечнополостных Зоологического института, Санкт-Петербург.

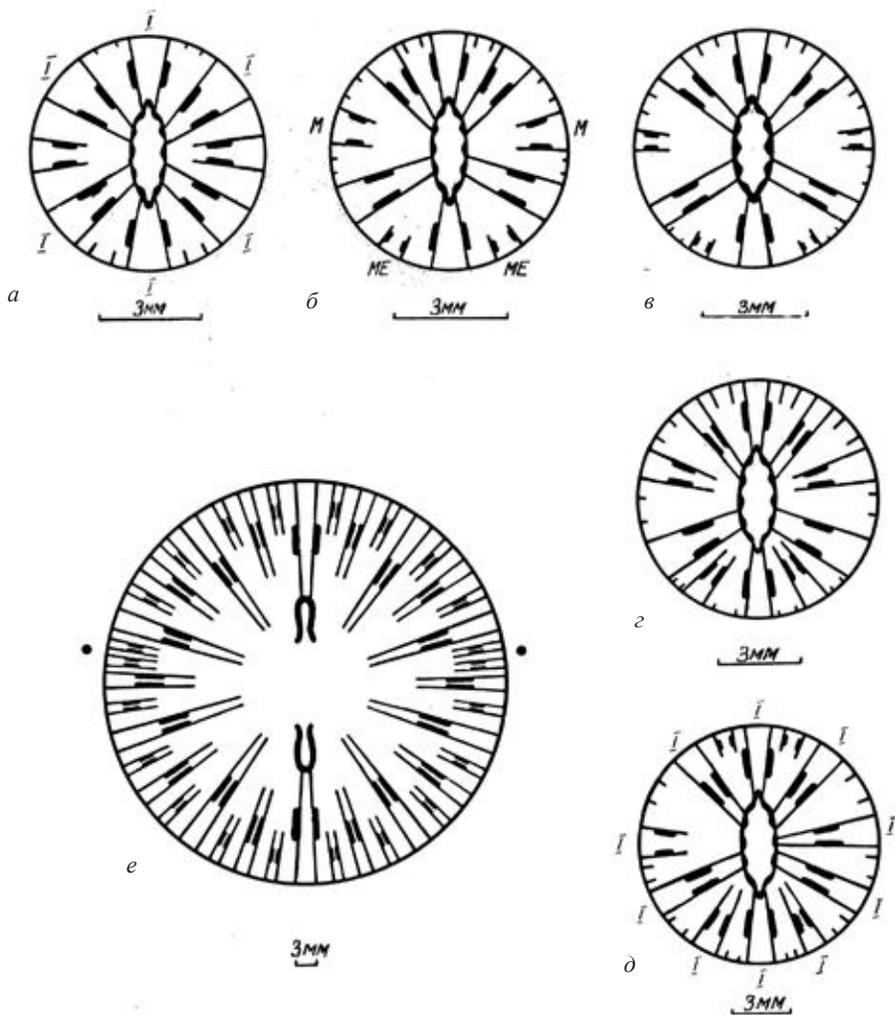


Рис. 5. Формирование декамерной симметрии в онтогенезе *Urticina asiatica*: *a-d* – молодые актинии; *e* – взрослая материнская особь (М и ME – дополнительные мезентериальные пары, встраивающиеся в первый цикл; черными кружками указаны экзоцели с удвоенными парами третьего цикла).

Другой представитель *Nalcampoididae* – *Scytophorus striatus* Hertwig, 1882 – имеет 14 мезентериев, что соответствует 7 парам, послужившим поводом к описанию гептамерной симметрии (рис. 4,к). Все мезентерии прирастают к глотке, все развиты приблизительно в равной мере и разделены равными промежутками. На срезе (в верхней его части) видна 1 пара направляющих, повернутых своими мускульными валиками друг от друга, остальные же 12 мезентериев, будучи попарно повернуты вали-



Рис. 6. Оскар Карлгрэн (1865–1954), систематик и анатом, в течение шести десятилетий публиковавший работы по актиниям и другим, преимущественно нынеживущим ко-ралловым полипам.

«маскируют» пару направляющих. В отсутствие этих первых непарных мезентериев второго цикла расположение мезентериев *Scytophorus* не отличалось бы от расположения, свойственного *Halcampoides*, который обладает только гексамерным циклом протомезентериев.

Изложенная здесь интерпретация симметрии аберрантных *Halcampoididae* дана Карлгрэном (Carlgren, 1949), одним из основоположников современной классификации актиний и, пожалуй, до сих пор самым авторитетным систематиком, занимавшимся этой группой (рис. 6).

Изменение порядка симметрии, переход к окто- и декамерной симметрии

Достигнув на стадии халькампулы правильной радиальной симметрии, все актинии имеют 6 пар протомезентериев. Следовательно, гексамерный план строения может рассматриваться не только как наиболее обычный, но и как исходный. Он преобладает у представителей большинства семейств. Пента- и гептамерная симметрии возникают, как было показано, из гек-

ками друг к другу, могут быть приняты за 6 мезентериальных пар. Последовательность возникновения мезентериев *Scytophorus* не известна, поэтому о наличии второй пары направляющих можно судить лишь по косвенным данным. Большинству представителей *Halcampoididae* свойственны 2 пары направляющих (см. *Halcampoides*, рис. 4,ж). Кроме того, у некоторых из них (например у *Pentactinia*) наблюдается неодновременное появление мезентериев второго цикла. Учитывая эти два обстоятельства, можно предложить весьма простое объяснение необычной симметрии *Scytophorus*. Пары направляющих мезентериев противостоит еще одна пара направляющих, также повернутых мускульными валиками друг от друга. По обе стороны от нее (рис. 4,и) лежат одиночные мезентерии второго цикла (Св). Они

самерной в результате одновременного появления мезентериев одного цикла. Гораздо шире распространены окто- и декамерная симметрии. Они возникают также путем нарушения синхронности закладки мезентериев очередного цикла. Но в дальнейшем синхронность восстанавливается, что приводит к правильному, радиально-симметричному расположению мезентериев последующих, уже не гексамерных, а окто- или декамерных циклов.

Примеры правильной октомерной симметрии актиний встречаются среди Actinostolidae (*Stomphia*, *Sicyonis*), Phymanthidae (некоторые виды *Phymanthus*), Isophelliidae (*LitopHELLIA octoradiata* Carlgren, 1938), Aiptasiidae (некоторые виды *Bartholomea*), Actiniidae (*Aulactinia octoradiata* (Carlgren, 1899)) и Haloclavidae (*Metapeachia tropica* (Pannikkar, 1938)). Декамерная симметрия свойственна Minyadidae (*Minyas*), а из Actiniidae – *Urticina* и *Cribrinopsis*. Кроме того, встречаются роды, виды которых отличаются разным порядком симметрии: так, к *Sagartiogeton* (Sagartiidae; see Carlgren, 1949 and comments in Sanamyan et al., 2023) отнесены виды, характеризующиеся гекса-, окто- либо декамерным расположением мезентериев. Наконец, описан вид, полипы которого дважды меняют порядок симметрии: *Parantheopsis cruentata* (Couthouy in Dana, 1846) (Actiniidae) при развитии от гексамерной стадии с 12 мезентериальными парами до гексамерной стадии с 24 парами проходит октомерное состояние (Carlgren, 1924). Перечень мог бы быть продолжен, но уже приведенные здесь примеры дают представление о весьма частых отклонениях от гексамерной симметрии у видов разных семейств отряда Actiniaria.

Преобразование исходно гексамерного молодого полипа *Urticina* (Actiniidae) в декамерную взрослую актинию впервые показано Форо (Faurot, 1895), а затем Джеммиллом (Gemmill, 1919). Тот же процесс перехода гексамерной молодежи в дефинитивное декамерное состояние позднее удалось проследить на другом виде (Гребельный, 1982). Рисунок 5,а–е показывает расположение мезентериев у взрослой особи *Urticina asiatica* (Averincev, 1967)³ (экз. № 10015) и у пяти молодых полипов, выброшенных из ее гастральной полости при содержании в аквариуме. Схемы расположения по возрастанию общего числа мезентериев. «Самый молодой», точнее, находящийся на более ранней онтогенетической стадии полип (рис. 5,а) обладает шестью парами совершенных протомезентериев. Помимо них, в латеральных экзоцелях присутствуют две мезентериальные пары, не достигающие глотки и явно уступающие протомезентериям в размерах. В экзоцелях, прилежащих к направляющим парам, на этой стадии имеются лишь слабые зачатки мезентериальных пар. На следующей стадии (рис. 5,б) к первым двум крупным парам мезентериев (М) присоединяются

³ Этот вид при описании был первоначально отнесен В. Г. Аверинцевым к роду *Tealia*.

еще две (Me), лежащие возле одного из сифоноглифов. Начиная от противоположного сифоноглифа, в экзоцелях между шестью парами протомезентериев и шестью крупными парами метамезентериев последовательно закладываются молодые мезентериальные пары, образующие у четвертого полипа (рис. 5,з) полный второй декамерный цикл. У самой крупной, пятой молодой актинии (рис. 5,д) четыре первых пары метамезентериев почти достигают размера протомезентериев; одна из этих пар прирастает к глотке. Наконец, последняя схема (рис. 5,е) показывает расположение мезентериев зрелой, материнской, особи. Десять наиболее крупных, образующих первый цикл, пар равны по величине и разделены правильно чередующимися мезентериальными парами второго и третьего циклов. Декамерная симметрия нарушается лишь наличием двух излишних пар третьего цикла. Подобное удвоение некоторых мезентериальных пар второго и третьего цикла нам приходилось наблюдать у нескольких особей также декамерной *Urticina crassicornis* (Müller, 1776) из Охотского моря.

У полипов *Stomphia coccinea* (Müller, 1776) при наличии правильного первого цикла, состоящего из 6 самых крупных мезентериальных пар, второй цикл обычно включает 10 пар, причем в двух первичных экзоцелях лежит по одной паре второго цикла, а в четырех – по две. Такое расположение мезентериальных пар явно нарушает радиальную гексамерную симметрию. Мезентерии последующих циклов закладываются в 16 экзоцелях между парами первого и второго циклов в числе, кратном восьми, поэтому в теле взрослых актиний этого вида чаще всего преобладает октомерная симметрия. Изредка встречаются особи *Stomphia coccinea*, у которых имеется не 10, а 12 пар мезентериев второго цикла – по две пары во всех первичных экзоцелях (Carlgrén, 1921, text-fig. 210). Такие животные сохраняют гексамерную симметрию, так как число вторичных экзоцелей (18 экзоцелей), а следовательно, и число мезентериальных пар последующих циклов остается кратным шести.

Как было показано, изменение порядка симметрии происходит позже полного формирования цикла протомезентериев и осуществляется путем вставки в этот первый или во второй мезентериальный цикл добавочных мезентериальных пар. Тенденция к образованию дополнительных мезентериальных пар нередко проявляется и на более поздних стадиях развития, при формировании третьего и более поздних циклов; тогда в отдельных экзоцелях появляются излишние пары.

Все рассмотренные выше случаи расположения мезентериев у актиний несомненно должны быть отнесены к наиболее широко распространенному гексамерному типу. Упомянутые отклонения могут рассматриваться как необычные варианты того же гексамерного способа развития мезентериальных циклов, искаженного одновременным появлением мезен-

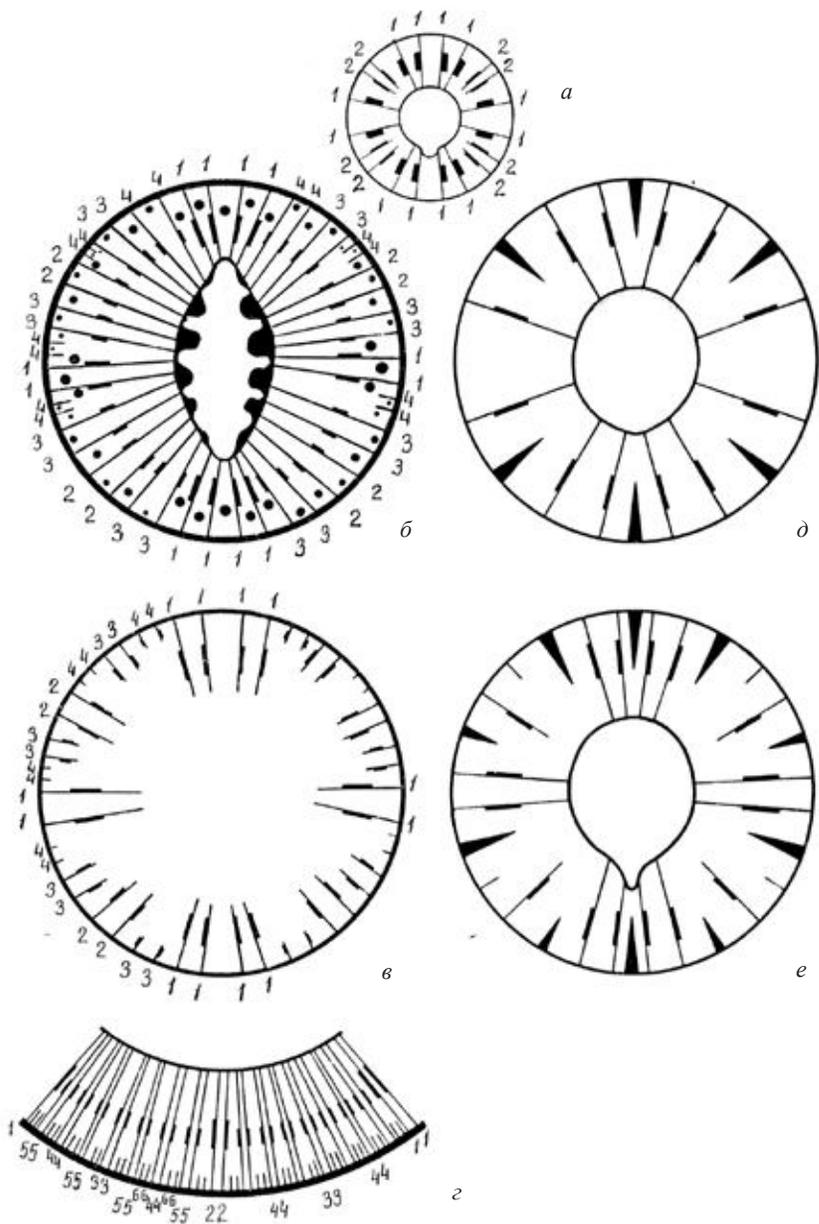


Рис. 7. Расположение мезентериев Halcuriidae, Actinernidae и Rugosa: *a* – *Carligenia desiderata* (по Stephenson, 1918); *б, в* – молодой полип *Synhalcurias elegans* (*б* – верхняя, *в* – нижняя части тела, ниже глотки); черными кружками показаны относительные размеры и расположение щупалец; *з* – *Isactinernus quadrilobatus*, шесть правильных перемежающихся мезентерийальных циклов в одном первичном эндоцеле; *д, е* – взаимное расположение мезентериев и склеросепт у ругоз (*д* – один цикл, *е* – два цикла) (*б–е* по Carlgren, 1918); мезентерии 1–6-го циклов обозначены арабскими цифрами.

териев первого, второго или более поздних циклов. Порядок симметрии исходно задан наличием шести пар протомезентериев и закладкой метамезентериальных пар в постоянно удваивающихся меристематических зонах, лежащих в экзоцелях. Но не все полипы, ныне относимые к отряду Actiniaria, обладают таким способом формирования мезентериальных циклов. Среди них есть животные с совсем иной закладкой метамезентериев; таковы Exocoelactinidae, Halcuriidae и Actinernidae.

Симметрия Exocoelactinidae

Необычным способом роста отличаются актинии сем. Exocoelactinidae, хотя, подобно рассмотренным выше, они имеют радиальную симметрию и закладка метамезентериальных пар у них также происходит в экзоцелях (рис. 8, а, б).

Формирование протомезентериев не прослежено, предположительно их шесть пар, как обычно. Исходя из этого, 12 самых крупных, имеющихся у взрослого полипа, мезентериальных пар проще всего интерпретировать как два гексамерных цикла. Все последующие мезентерии закладываются по середине экзоцелей, разделяющих пары первого и второго циклов. Следовательно имеется только 12 меристематических зон. На рисунке 8, б изображен узкий сектор, включающий одну такую зону. В ней одновременно закладывается по 2 молодые мезентериальные пары каждого вновь появляющегося цикла. Пары состоят из неравно развитых мезентериев, причем более крупный всегда повернут своим мускульным валиком к ближайшей паре первого или второго цикла. Благодаря этому создается поверхностное сходство с расположением мезентериев по правилу актино-столы. Но поскольку число меристематических зон фиксировано и равно двенадцати, третий, четвертый и все последующие циклы включают по 24 мезентериальные пары. Увеличение числа мезентериев у *Exocoelactis tuberosa* (Hertwig, 1882) может быть описано так – 6 пар первого + 6 второго + 24 третьего цикла + 24 + 24 + 24..., а у *Actinostola* – 6 + 6 + 12 + 24 + 48...

Симметрия Halcuriidae и Actinernidae

Своеобразным расположением мезентериев замечательны Halcuriidae и Actinernidae. Их сходство с остальными актиниями ограничивается наличием шести самых крупных пар мезентериев, по-видимому соответствующих протомезентериям. Все последующие мезентерии развиваются в четырех латеральных эндоцелях, причем мускульные валики мезентериев второго, третьего и дальнейших циклов направлены врозь, то есть лежат на наружной стороне мезентериев, составляющих пару. Обе эти особенности резко выделяют Halcuriidae и Actinernidae среди всех характеризующихся парной закладкой мезентериев коралловых полипов (Zoanthacea, Corallimorpharia, Ptychodactiaria, типичных Actiniaria и Scleractinia).

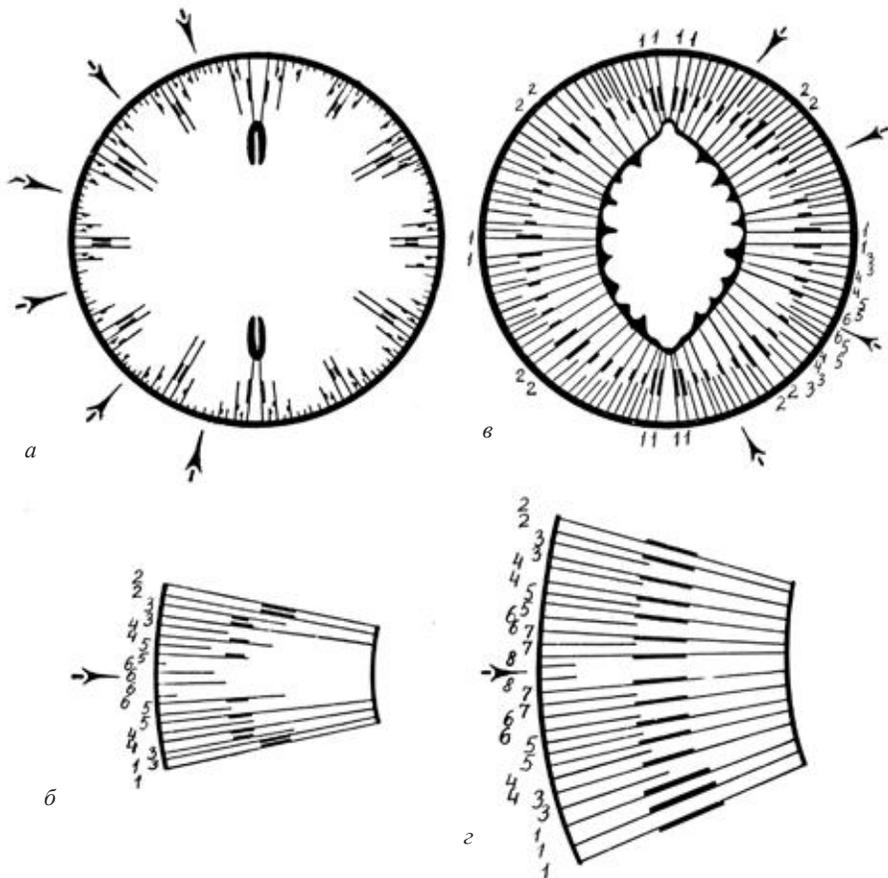


Рис. 8. Расположение мезентериев Exocoelactinidae и Actinernidae с ограниченным числом меристематических зон: а, б – *Exocoelactis tuberosa*, а – поперечный срез в средней части тела, б – сектор, включающий одну из 12 меристематических зон, в верхней части тела; в – *Actinernus nobilis*, срез в верхнюю часть тела; з – *Actinernus robustus*, сектор, включающий одну из восьми меристематических зон (по: Carlgren, 1918).

Carlgrenia desiderata Stephenson, 1918 (Halcuriidae) имеет шесть пар крупных мезентериев первого цикла. По середине между первичными мезентериями каждой из четырех латеральных пар лежат два мезентерия следующего, второго цикла. Их мускульные валики ориентированы необычно: они направлены не друг к другу (внутри камеры, ограниченной мезентериями каждой пары), как это бывает у всех других актиний, а друг от друга, то есть обращены к ближайшим мезентериям первого цикла (рис. 7,а). У *Synhalcurias elegans* (Wassilieff, 1908) в промежутках между ме-

зентериями первого и второго циклов закладываются пары третьего цикла, также повернутые валиками наружу (рис. 7,б, в). Как нетрудно заметить на рисунках, некоторые пары последнего, четвертого, цикла *Synhalcurias* отстают в развитии, чем нарушают правильность симметрии. У полипа другого, близкого рода *Isactinernus quadrilobatus* Carlgren, 1918, та же схема закладки мезентериев выдерживается более стройно вплоть до шестого цикла (рис. 7,г).

Большинство представителей обсуждаемых семейств, среди них *Halcurias* (Halcuriidae), *Synhalcurias* и *Isactinernus* (Actinernidae), обладает постоянно умножающимися зонами закладки мезентериев, в то время как *Actinernus* имеет ограниченное число меристематических зон. *Actinernus nobilis* Verrill, 1879 и другие виды этого рода имеют, подобно остальным Halcuriidae и Actinernidae, 10 пар самых крупных мезентериев (шесть пар первого и четыре пары второго цикла). Но так как все последующие мезентериальные пары возникают в меристематических зонах, лежащих по середине между парами первого и второго циклов, число меристематических зон ограничено. Оно зависит от числа пар второго цикла и при наличии четырех пар второго цикла равно восьми (рис. 8,в). Описанное выше на примере Actiniidae и Actinostolidae образование дополнительных пар старших циклов и в этом случае неизбежно вызывает изменение порядка симметрии. Вставка во второй цикл каждой излишней мезентериальной пары приводит к увеличению числа меристематических зон на единицу. При четырех вторичных парах у *Actinernus nobilis* наблюдается восемь меристематических зон, при шести парах – 12 зон (Carlgren, 1918, fig. 10). В некоторых особенно быстро развивающихся экзоцелях первого порядка встречается до четырех меристематических зон, это вызывает нарушение радиальной симметрии полипа. Отсюда ясно, что расположение мезентериев *Actinernus* (с фиксированным числом меристематических зон) – лишь частный случай более широко распространенного типа (с постоянно увеличивающимся числом зон), свойственного всем прочим Halcuriidae и Actinernidae.

На рисунке 8,г показано расположение мезентериев в одной из восьми меристематических зон *Actinernus robustus* (Hertwig, 1882). Этот вид обладает наиболее многочисленными мезентериями. Пары третьего-седьмого циклов состоят из неравно развитых мезентериев. Более крупный из них лежит ближе к середине меристематической зоны. В самой середине зоны видны два маленьких зачатка – это более крупные мезентерии из двух пар восьмого цикла. Два других, отстающих в росте, мезентерия восьмого цикла еще не появились.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ СИММЕТРИЮ КОРАЛЛОВОГО ПОЛИПА

Как было показано в первом разделе, симметрия кораллового полипа в онтогенезе меняется. Попытаемся рассмотреть основные этапы и существенные перемены в ходе развития, которые в конечном счете определяют симметрию взрослого животного (таблица 1).

Билатеральная закладка мезентериев

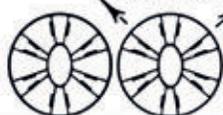
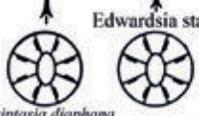
У коралловых полипов первые шесть или восемь протомезентериев не образуют мезентериальных пар (англ. pairs), состоящих из сближенных по двое мезентериев, а располагаются «билатеральными парами» (англ. couples), то есть билатерально симметрично относительно плоскости глотки. При этом у представителей разных групп, различаемых как отряды в составе класса Anthozoa, ориентация мускульных валиков может быть разной. У всех восьмилучевых кораллов, которых ранее делили на отряды альционарий, горгонарий, морских перьев, и остальных полипов подкласса Octocorallia мускульные валики повернуты к одному из направляющих эндоцелей. Этот эндоцель условно считают вентральным. Так же ориентированы и протомезентерии личинки Serianthacea, имеющей, по мнению разных авторов, шесть или восемь протомезентериев. У Zoanthacea, Scleractinia и подавляющего большинства Actiniaria вентральные направляющие повернуты навстречу всем остальным протомезентериям и несут мускульные валики на наружной стороне. У Antipathacea мускульные валики обеих направляющих пар могут лежать либо на наружной, либо на внутренней стороне мезентериев (см. таблица 1).

Во всех перечисленных случаях положение валиков на латеральных мезентериях делает симметрию молодого полипа билатеральной. Единственное исключение – *Exaiptasia diaphana* (Rapp, 1829). По наблюдениям Гертвигов (Hertwig O., Hertwig R., 1879) у этого вида актиний четыре латеральных протомезентерия попарно повернуты мускульными валиками навстречу друг другу, поэтому вентральную и дорзальную стороны выделить невозможно, и полип уже на стадии восьми протомезентериев имеет бирадиальную симметрию.

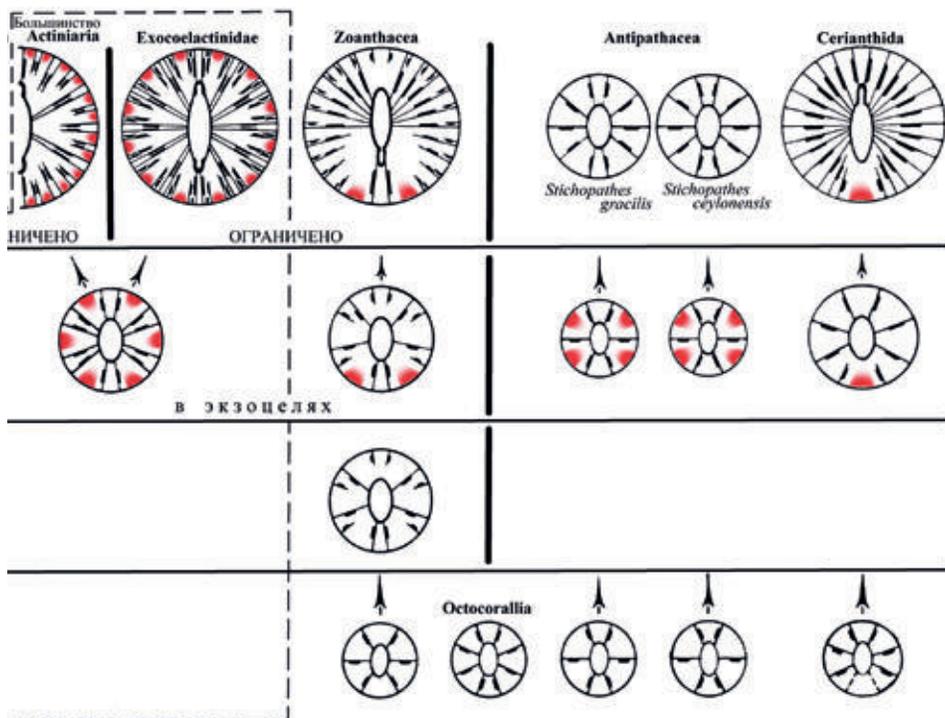
На этой стадии ориентация первых протомезентериев обуславливает симметрию тела, но она допускает билатеральную либо бирадиальную симметрию, причем, как мы видели, оба варианта представлены среди Actiniaria. Казалось бы, симметрия взрослого полипа должна окончательно детерминироваться уже теперь, но позднее из билатерально-симметричной молодежи большинства Actiniaria, развивающейся по типу *Edwardsia*, вырастают такие же радиально-симметричные актинии, как из бирадиально-симметричной молодежи *Exaiptasia*.

Таблица 1. Особенности развития, определяющие симметрию кораллового полипа.

A n t h o z o a

Стадии развития	Признаки, определяющие симметрию
Умножение и стабилизация меристематических зон	<div style="display: flex; justify-content: space-around; align-items: center;"> <div style="text-align: center;"> <p>Rugosa</p>  <p>Число зон</p> </div> <div style="border-left: 1px dashed black; border-right: 1px dashed black; padding: 0 10px;"> <p style="text-align: center;">Endocoaenothecae</p> <div style="display: flex; justify-content: space-around;"> <div style="text-align: center;">  <p><i>Actinermus</i></p> </div> <div style="text-align: center;">  <p><i>Isactinermus</i></p> </div> </div> <p style="text-align: center;">ОГРАНИЧЕНО НЕ ОГРАНИЧЕНО</p> </div> <div style="border-left: 1px dashed black; padding: 0 10px;"> <p style="text-align: center;">Scleraetinia</p>  <p>НЕ ОГРАН</p> </div> </div>
Возникновение первичных меристематических зон	<p style="text-align: center;">Положение зон</p> <div style="text-align: center;">  <p>в эндоцелях</p> </div>
Формирование мезентериальных пар	<p style="text-align: center;">Гексамерный цикл протомезентериальных пар</p> <div style="text-align: center;">  <p>Halcampula stage</p> </div>
Билатеральная закладка мезентериев	<p style="text-align: center;">Ориентация первых протомезентериев</p> <div style="text-align: center;">  <p>Edwardsia stage</p> <p><i>Ecaiptasia diaphana</i></p> </div>

В отличие от актиний и склерактиний полипы *Octocorallia*, ранее распределявшиеся по хорошо известным группам разного ранга (*Alcyonacea*, *Pennatulacea*, *Coenothecalia* (= *Helioporacea*), *Stolonifera*, *Tubiporida*, etc.), согласно недавней сводке McFadden et al., 2022 поделены теперь на всего два отряда *Malacalcyonacea* и *Scleralcyonacea*. Они заканчивают свое развитие на стадии восьми первых протомезентериев и до конца сохраняют признаки билатеральной симметрии. Дефинитивная симметрия остальных коралловых полипов не зависит от одной только ориентации первых мезентериев и определяется на более поздних стадиях.



Формирование мезентериальных пар

При дальнейшем развитии признаком, определяющим симметрию молодого полипа, оказывается наличие или отсутствие мезентериальных пар. Животные, формирующие мезентериальные пары (англ. pairs), приобретают строгую радиальную симметрию (которая, однако, может утрачиваться вторично). Животные, не образующие мезентериальных пар, сохраняют в дальнейшем билатеральную закладку и расположение мезентериев.

У Actiniaria и Scleractinia возле каждого из латеральных протомезентериев развивается еще один. Так образуется правильный гексамерный цикл протомезентериев. Обычно четыре последних протомезентерия вырастают с вентральной стороны от уже имеющихся латеральных мезентериев и несут мускульные валики на своей дорзальной поверхности. Только у *Exaiptasia diaphana* они встраиваются между латеральными протомезентериями, будучи повернуты мускульными валиками дорзальные – в дорзальном, вентральные – в вентральном направлении. На стадии халькампулы, после того как вновь возникшие протомезентерии достигнут глотки, прежние различия в расположении мезентериев (по типу *Edwardsia* и по типу *Exaiptasia*) полностью исчезают.

Молодь Zoanthacea не отличается от типичной халькампулы расположением и ориентацией мезентериев, но дорзальная пара направляющих возникает позже, одновременно с достраиванием латеральных протомезентерияльных пар.

Именно на стадии формирования мезентерияльных пар устанавливается радиальная симметрия мускулатуры и всего тела, весьма характерная для крупных одиночных полипов. Все развивающиеся в дальнейшем мезентерии – метамезентерии – закладываются у Actiniaria, Scleractinia и Zoanthacea всегда парами, состоящими из двух сближенных мезентериев, повернутых мускульными валиками друг к другу либо (у Halcuriidae и Actinernidae) в противоположные стороны.

Резко отличаются от актиний, склерактиний и зоантацей полипы отрядов Cerianthida и Antipathacea. Стадия достройки протомезентерияльных пар у них отсутствует. Их мезентерии на любом этапе онтогенеза располагаются только билатеральными парами (couples). Метамезентерии возникают по одному с каждой стороны от плоскости глотки, так же, как закладывались протомезентерии, причем симметрия тела полипа существенно не меняется и в течение всей жизни сохраняет явные признаки билатеральности.

Возникновение первичных меристематических зон

У растущего полипа образование новых мезентериев происходит не по всему периметру тела, а только в меристематических зонах. Симметрия мезентерияльных циклов, а именно положение плоскостей симметрии, зависит от положения меристематических зон и определяется на стадии возникновения первичных меристематических зон.

Молодой полип на стадии халькампулы поделен 12 мезентериями на шесть эндо- и шесть экзоцелей. Числом их и ограничено число первичных (первого порядка) меристематических зон, причем зоны функционируют либо только в экзо-, либо только в эндоцелях. В первом случае могут действовать шесть первичных меристематических зон, по числу экзоцелей

первого порядка (у актиний и склерактиний). Во втором случае образуется всего четыре зоны, лежащие в эндоцеле каждой из латеральных протомезентериальных пар (у *Halcuriidae* и *Actinernidae*)⁴.

В соответствии с этим большинство *Actiniaria* и *Scleractinia* сохраняют гексамерную симметрию, возникшую уже на стадии халькампулы, в то время как в теле *Halcuriidae* и *Actinernidae* по мере развития метамезентериев преобладает тетрамерная, четырехлучевая симметрия. Необходимо подчеркнуть, что в обоих случаях сохраняются также возникшие на стадии халькампулы элементы бирадиальной симметрии (две пары направляющих мезентериев, щелевидная глотка, сифоноглифы).

Умножение и стабилизация меристематических зон

Позднее, по мере роста полипа, меристематические зоны способны неограниченно увеличиваться в числе, постоянно разделяясь надвое. Это наблюдается как у *Isactinernus* (*Actinernidae*) при расположении зон в эндоцелях, так и у большинства актиний и склерактиниевых кораллов, имеющих меристематические зоны в экзоцелях. Но неограниченное умножение зон даже у крупных полипов встречается не всегда. В разных группах, безусловно независимо, проявляется тенденция к стабилизации меристематических зон. Число их уменьшается, и площадь этих, вероятно, наиболее уязвимых участков сокращается.

Наличие немногих постоянно действующих в определенных местах зон закладки мезентериев изменяет общую картину расположения мезентериев. Молодые пары уже не перемежаются со старыми, а сдвигаются в сторону от середины зоны, уступая место вновь и вновь возникающим (рис. 8, б, г). Ограничение числа меристематических зон, в которых возникают мезентериальные пары, накладывает отпечаток на организацию самих пар. В каждой паре более сильно развит один из мезентериев, снабженный более крупным мускульным валиком. Так устанавливается симметрия мускулатуры относительно меристематической зоны взамен симметрии мускулов каждой мезентериальной пары относительно ее эндоцеля.

Само по себе ограничение числа зон, как и неизменное их умножение, не исключает радиальной симметрии мезентериев и всего тела полипа.

⁴ В эндоцелях направляющих мезентериальных пар, поддерживающих сифоноглифы, меристематические зоны, как правило, не возникают, но Хайман (Huyan, 1940 p. 601, 608) упоминает о образовании несовершенных склеросепт, а следовательно, и возможном наличии обнимающих их мезентериев, в вентральном или вентральном и дорзальном направляющих эндоцелях у *Acropora* и *Porites* (*Scleractinia*). К сожалению, источник этих сведений в этой старой работе не указан. Новые заслуживающие подробного рассмотрения наблюдения о закладке мезентериев сперва в четырех первичных латеральных эндоцелях, а затем и в экзоцелях имеются в статье Izumi et al., 2019.

Радиальная симметрия могла бы сохраняться при сокращении числа зон до двух, но у крупного, постоянно растущего полипа их все же бывает больше: *Echocoelactinidae* имеют 12 зон, *Actinernus* (*Actinernidae*) – 8.

Билатеральное расположение меристематических зон вызывает билатеральное же расположение мезентериев. Четыре билатерально расположенные зоны нарастания склеросепт имеют многие *Rugosa*, происходящие, если верна гипотеза Карлгрена (Carlgren, 1914, 1918), от форм, близких к *Actinernidae*. Утрата радиальной симметрии у них согласно представлениям Яковлева (1910, 1915), связана с боковым прикреплением к субстрату.

Zoantacea обладают всего двумя сближенными меристематическими зонами, лежащими в двух соседних экзоцелях по сторонам от вентральной пары направляющих (*ventral couple of directives*), но билатеральность полипов зоантацей, вероятно, не связана с условиями обитания (подробнее этот вопрос будет рассмотрен в следующем разделе). Билатеральная симметрия мускулатуры делает ее непригодной для правильного сокращения внешне радиально-симметричного тела полипа независимо от того, возникла ли она в результате закладки мезентериев билатеральными парами, как у цериантарий и антипатарий, или в результате закладки истинных мезентериальных пар в билатерально-симметричных меристематических зонах, как то имеет место у зоантацей. Поэтому билатерально-симметричные мускулы мезентериев встречаются только у тех животных, которые мало ими пользуются. Некрупные полипы преимущественно колониальных зоантарцей не имеют толстых мускульных валиков. У антипатарий валики развиты так слабо, что не у всех видов удается рассмотреть их ориентацию. Что же касается цериантарий, то они, хотя и способны, прячась в грунт, сильно сокращаться в длину, используют для этого мощный слой окружающих их тело эктодермальных мускулов, тогда как мезентериальные мускулы у них рудиментарны.

Итак, на последнем этапе развития коралловые полипы могут сохранять способность к правильному умножению меристематических зон, число которых часто лимитировано только размерами тела, но может наблюдаться и стабилизация зон роста. При этом ограничение числа зон влияет не только на число антимеров, но и на характер расположения мезентериев в каждом из радиально-симметричных секторов, совмещающихся при повороте вокруг оси тела. Поэтому ограниченное и не ограниченное число зон нужно признать признаком, вызывающим наиболее яркие различия в симметрии взрослых полипов.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Значение числа антимеров

Мезентериальные пары

При построении системы актиний (*Actiniaria*, syn. *Malacodermata*) Рихард Гертвиг (*Hertwig*, 1882) поделил все разнообразие известных ему одиночных бесскелетных коралловых полипов на шесть триб: *Hexactinia*, *Paractinia*, *Monaulea*, *Edwardsia*, *Zoanthea*, *Cerianthea*. В основу таксономического деления Гертвигом положены тип симметрии (билатеральная, радиальная) и число антимеров (щупалец, мезентериев).

К *Hexactinia* были отнесены полипы с гексамерно расположенными и организованными в пары мезентериями, мускульные валики которых обращены в эндоцель на всех парах, кроме двух направляющих, где ориентация мускулов обратная.

Paractinia, то есть «близкие к актиниям», были выделены в самостоятельную группу из-за отклонения порядка симметрии от свойственной гексактиниям симметрии шестого порядка. Обнаружение у представителя этой группы *Sicyonis crassa* *Hertwig*, 1882 октомерной симметрии (кратной четырем) послужило для Гертвига поводом к обсуждению их сходства с *Tetracorallia* (= *Rugosa*). Однако теперь *Sicyonis* относят к семейству *Actinostolidae*, многие представители которого имеют октомерное расположение мезентериев, формирующееся все же из гексамерного.

Гертвиг предполагал наличие у *Edwardsia* только восьми мезентериев, в связи с чем считал их октомерными с элементами билатеральной симметрии животными, сходными в этом отношении с *Octocorallia*. В действительности же не только *Edwardsiidae*, но все гексактинии на стадии эдвардсии имеют октомерное расположение мезентериев, которое затем неизменно преобразуется в гексамерное.

Основанием для выделения трибы *Monaulea* послужило наличие у их единственного представителя *Scytophorus striatus* семи «пар» мезентериев. Однако сравнение с *Pentactinia* и *Halcampoides* позволило Карлгрену отнести *Scytophorus* к семейству *Halcampoididae*, большинство представителей которого имеет типичную симметрию гексактиний.

Две последние трибы, *Zoanthea* и *Cerianthea*, благодаря нециклическому, а у цериантарий и непарному расположению мезентериев ныне выделены из состава *Actiniaria* и рассматриваются как самостоятельные отряды *Zoanthacea* и *Cerianthida*.

Изучение не только геометрических картин симметрии тела животного, но и способа их формирования в онтогенезе полипа позволяет более полно оценить сходство и различие между животными. По мере развития

систематики все группы актиний, выделенные только по числу радиально-симметричных органов, были объединены с основным ядром – гексактиниями. Поэтому необычное число антимеров можно считать верным признаком отклонений от наиболее широко распространенного типа развития, свойственного гексактиниям, но надежным основанием для выделения таксонов оно служить не может.

Меристематические зоны

Для полипов отряда Actiniaria (в современном, более узком, чем у Гертвига, понимании) характерны многочисленные, постоянно удваивающиеся в числе меристематические зоны. Число зон у типичных гексамерных актиний ограничено величиной животного, хотя некоторое влияние, вероятно, могут оказывать условия обитания. Так, червеобразные актинии, которые зарываются в грунт, при значительной длине тела (5–10 см) в большинстве своем имеют немного мезентериев, один-два цикла (Ivanova, 2020). В противоположность им виды, селящиеся на твердом субстрате и в зрелом состоянии достигающие больших размеров (иногда до 1 м диаметром), уже в раннем возрасте развивают 3–4 мезентериальных цикла, а меристематические зоны возникают у них между каждыми двумя соседними парами мезентериев (рис. 5,к). Такое же неограниченное возрастание числа зон наблюдается среди Halcuriidae и Actinernidae (рис. 8,в, г). Однако как при закладке мезентериев в экзоцелях (Exocoelactinidae), так и в эндоцелях (Actinernidae) возможна стабилизация меристематических зон. Exocoelactinidae обладают 12 постоянно действующими, не меняющими своего положения зонами. Такой способ роста не находит аналогий среди ближайших к ним семейств с экзоцельной закладкой мезентериев, поэтому симметрия Exocoelactinidae представляется совершенно своеобразной. Тем не менее, сравнив их с Halcuriidae и Actinernidae, среди которых обнаруживается ряд переходов от неограниченного (*Isactinernus quadrilobatus* – рис. 7,г) до стабилизированного числа меристематических зон (*Actinernus* – рис. 8,в), нужно признать, что расположение мезентериев, специфичное для Exocoelactinidae, легко может возникнуть при ограничении числа зон обыкновенных гексактиний. Необычное строение зон (две серии расходящихся от места закладки последовательно увеличивающихся в размерах мезентериев, см. рис. 8,а, б) – результат простого сокращения их числа. Сходным образом выглядит единственная меристематическая зона полипа цериантид (отряд Cerianthida), а две располагающиеся рядом зоны зоантацей (отряд Zoanthacea), каждая из которых наращивает мезентериальные пары только в одну сторону, подобны половинкам меристематической зоны Exocoelactinidae.

Таким образом, тенденция к стабилизации зон роста служит одной из причин появления аберрантных форм симметрии, но малое число мери-

стематических зон и усложненная структура самой зоны, обнаруженные в разных группах коралловых полипов, не должны истолковываться как исходные и таксономически важные признаки. В полном соответствии с этим заключением представители Actinernidae, четко различающиеся по симметрии, но сходные по многим прочим признакам, еще в начале века были объединены Карлгреном в одну группу (Carlgrén, 1918).

«Французская» и «немецкая» классификация Anthozoa

Со времен Эренберга (1834), Геккеля, его учеников и последователей (Ehrenberg, 1834; Haeckel, 1866; O. und R. Hertwig, 1879; Naascke, 1879; Bourne, 1900; etc.) при построении классификации коралловых полипов настойчиво использовалась возможность выделять таксоны по числу антимеров, то есть по кратности симметрии. Эта традиция превалировала в немецкой зоологической литературе, а из нее перешла в русские университетские учебники и академические публикации. Но еще до геккелевской классификации (1866, рис. 9) прославленные французские зоологи



Рис. 9. Молодой Э. Геккль (слева) в 1866 г., когда он публиковал «Generelle Morphologie», и 18-летний Н.Н. Миклухо-Маклай на Канарских островах.



Рис. 10. Анри Мильн-Эдвардс (1800–1885); фотографии его младшего рано умершего коллеги Жюля Эма (Jules Haime, 1824–1856), по-видимому, не существует.

(рис. 10), посвятившие систематике кораллов многотомное издание, в его первом томе (Milne-Edwards et Haime, 1857) предложили совсем простое и наглядное деление всего разнообразия кораллов на две большие части (на два больших отряда [orders], по существу соответствующие двум подклассам): на полипов с «перистыми щупальцами, очень регулярных и неизменно восьмилучевых», названных ими *Alcyonaria*, и «полипов с простыми или неправильно разветвленными щупальцами, с возрастом нарастающими в числе главным образом кратно двенадцати», получивших название *Zoantharia*. Как видим, магия чисел не была чужда и французским коллегам, но отмеченные ими поразительное постоянство числа и перистость щупалец, то есть наличие на каждом из них двух рядов маленьких выростов-пиннул, оказались очень удачными признаками. Подобно перу птицы перистые щупальца очень надежно (почти без исключений) характеризуют восьмилучевых кораллов.

Полипы *Alcyonaria* Milne-Edwards et Haime, 1857 с восьмью перистыми щупальцами всегда обладают восьмью мезентериями, организованными



Рис. 11. Вильгельм Гааке (1855–1912).

в четыре билатеральные пары (couples). Среди них нет ни пентамерных, ни гептамерных, ни декамерных форм, которые, как мы видели в предыдущем рассмотрении, представляют собой отклонения от гексамерного типа, для которого характерно расположение мезентериев в виде истинных пар, состоящих из попарно сближенных мезентериев. Взрослые полипы *Alcyonaria* имеют только восемь мезентериев, свойственных личинке, и поэтому не могут демонстрировать изменчивости в числе анитимеров, которая наблюдается у геккелевских *Hexacorallia* и долгое время затрудняла построение классификации последователями Геккеля.

Позднее Гааке (Haacke, 1879; рис. 11), еще один ученик Геккеля, оценил преимущества классификации, построенной французскими коллегами. Он подчеркнул важность перехода в онтогенезе полипа от личиночной, билатеральной закладки мезентериев, к закладке их в виде попарно сближенных мезентериев, свойственной животным, прошедшим радиально симметричную стадию халькампулы (рис. 5, *д*), и предложил деление *Anthozoa* на *Diaseptigera* Haacke, 1879 (= *Alcyonaria sensu Milne-Edwards*,

1857) и *Zygoseptigera* Haacke, 1879 (=Zoantharia sensu Milne-Edwards, 1857). По-русски их следовало было бы назвать раздельносептальными и парно-септальными.

Как уже говорилось выше, класс Anthozoa был поделен Геккелем на три подкласса: *Tetracorallia* (=Rugosa) – четырехлучевых, *Hexacorallia* – шестилучевых и *Octocorallia* – восьмилучевых кораллов. Затем Рихардом Гертвигом, также на основании числа антимеров, все бесскелетные неколонизальные кораллы – *Actiniaria* в понимании Гертвига, то есть все *Hexacorallia* кроме антипатарий (отряда *Antipathacea*) и склерактиний (отряда *Scleractinia*), были поделены на трибы. Позднее, без теоретической оценки важности числа антимеров, *Rugosa* были признаны одним из отрядов *Hexacorallia*, и подкласс *Tetracorallia* был исключен из системы. Трибы Гертвига были отчасти объединены, отчасти стали рассматриваться в качестве самостоятельных отрядов *Zoanthacea* и *Cerianthida*. Причиной тому послужили новые данные о разнообразии симметрии коралловых полипов. Изложенные выше соображения о взаимной связи форм симметрии позволяют понять некоторые морфологические закономерности развития группы и исправить ошибки в классификации Anthozoa, возникавшие прежде из-за описания сходных по симметрии независимо появившихся форм.

Часть этих ошибок до сих пор не осознана специалистами. Так, согласно «немецкой» геккелевской классификации используемой в учебной и даже специальной литературе, после исчезновения *Tetracorallia* внутри Anthozoa осталось два подкласса *Hexacorallia* и *Octocorallia*. К *Hexacorallia* в ранге отрядов обычно относят *Cerianthida*, *Antipathacea*, *Actiniaria*, *Scleractinia* и *Zoanthacea* (Human, 1940; Pax, 1940; Догель, 1975, 1981; Fautin, 2013; Zelnio et al., 2009; Rodriguez et al., 2014 и др.). Но как было показано при сравнительно-анатомическом анализе симметрии этих групп, среди них есть как животные, сохранившие первоначальный, если так можно выразиться, «ларвальный» способ наращивания мезентериев в виде билатеральных пар (*Cerianthida*), так и продвинутые группы с парной закладкой мезентериев во множественных меристематических зонах, которые далее могут сокращаться в числе (*Exocoelactinidae*, *Zoanthacea*)⁵.

Наиболее ярким признаком *Hexacorallia* может служить наличие шести пар протомезентериев, определяющее их радиальную, первоначально гек-

⁵ Заметив это, В.Н. Беклемишев (1952) в «Системе животного царства», предпосланной его книге, выделил *Ceriantharia* и *Antipatharia* в самостоятельные подклассы. Придерживаясь этой точки зрения, ныне живущих Anthozoa пришлось делить не на два (*Hexacorallia* и *Octocorallia*), как это делал В.А. Догель, а на четыре подкласса: *Hexacorallia*, *Ceriantharia*, *Octocorallia* и *Antipatharia*.

самерную симметрию. Но главное отличие *Ceriantharia* до сих пор обычно относимых к шестилучевым кораллам, состоит в том, что их метамезентерии закладываются совершенно так же, как протомезентерии. Фаза достройки протомезентериальных пар у них, по всей видимости, исходно отсутствует; полип на всех стадиях онтогенеза остается билатерально-симметричным.

Развитие полипа *Ostocorallia* заканчивается до того, как наступает стадия закладки метамезентериев, парной или непарной. По числу и расположению мезентериев зрелые полипы восьмилучевых кораллов вполне соответствуют полипам шестилучевых, находящимся на стадии эдвардсии. Единственная черта, указывающая на большую близость восьмилучевых скорее к цериантариям, чем к шестилучевым кораллам, это ориентация двух вентральных мезентериев, повернутых своими мускульными валиками друг к другу. Такое расположение мускулов исключает правильную радиальную симметрию полипа даже при условии достройки латеральных протомезентериальных пар и, очевидно, свидетельствует о том, что билатеральная симметрия полипов *Ostocorallia* соответствует их первичному, древнему состоянию, а не приобретена в результате образования колоний.

Расположение мезентериев *Antipatharia* в свою очередь допускает два толкования их происхождения. Если непарная, билатеральная, свойственная личинке антозоев закладка мезентериев есть результат уменьшения размеров полипа и растягивания его тела по ветви колонии (не вдоль, а поперек орально-аборальной оси), то антипатарий можно сблизить с шестилучевыми кораллами. Основной аргумент в пользу этой точки зрения – положение мускульных валиков на дорзальных и вентральных протомезентериях, допускающее (в отличие от восьмилучевых кораллов) приобретение радиальной симметрии в случае достройки латеральных пар. Если же билатеральная закладка мезентериев соответствует исходному для антипатарий состоянию, они, скорее, близки к цериантариям. Современный способ наращивания мезентериев у антипатарий и цериантарий в виде билатеральных пар (*couples*) одинаков (правда, у первых оно останавливается очень скоро), и предложенное В.Н. Беклемишевым их отнесение к самостоятельным подклассам представляется оправданным только ввиду резких различий по другим признакам, не связанным прямо с симметрией тела (колониальность, скелет и пр.).

Другим наиболее важным признаком, определяющим симметрию полипа в пределах подкласса *Hexacorallia*, служит положение первичных меристематических зон, то есть экзоцельная или эндоцельная закладка мезентериев (таблица 1). После появления шести пар протомезентериев, свойственных всем шестилучевым кораллам без исключения, метамезентериальные пары в подавляющем большинстве случаев возникают в

экзоцелях. В составе только двух семейств – *Halcuriidae* и *Actinernidae* – объединены полипы, мезентериальные пары которых развиваются в эндоцелях. Еще одна своеобразная черта этих животных, возможно связанная с необычным положением меристематических зон, состоит в том, что мускульные валики мезентериев всех, кроме первого, циклов повернуты врозь. Основываясь на этих признаках, Карлгрен выделил *Halcuriidae* и *Actinernidae* в самостоятельную группу *Endocoelanthaeae* (подотряд в составе отряда *Actiniaria* (Carlgren, 1936, 1949). В таблице, посвященной особенностям развития, определяющим симметрию (таблица 1), пунктирной линией очерчены те формы симметрии полипа, которые наблюдаются у групп, ныне объединяемых в отряд *Actiniaria*. В составе отряда оказались животные с различными способами закладки мезентериев – *Endocoelanthaeae* Карлгрена и «типичные» актинии (*Hexactiniae* Гертвига). Ни один из этих двух способов нельзя считать более совершенным, происходящим от другого. Видимо, они возникли независимо, как два варианта парной закладки метамезентериев, и характеризуют два обособленных таксона.

В работах Карлгрена (Carlgren, 1914, 1918), специально посвященных анатомии *Endocoelanthaeae*, высказаны интересные соображения об их возможном родстве с ископаемыми кораллами отряда *Rugosa*. Схемы Карлгрена (рис. 7, *d, e*) показывают, каким образом задержка в развитии мезентериев и склеросепт с дорзальной стороны полипа приводит к формированию характерного для одиночных ругоз типа из изученного Карлгренем расположения мезентериев *Actinernus*. Не обсуждая надежности этих построений, необходимо отметить (на что обращает внимание и сам автор гипотезы), что симметрия *Rugosa* исследована по склеросептам, а бесскелетных *Halcuriidae* и *Actinernidae* по мезентериям. Следовательно, родство этих групп остается сомнительным до тех пор, пока среди современных скелетообразующих кораллов не будет обнаружена группа, сходная с *Halcuriidae* и *Actinernidae* строением мягкого тела. Главный аргумент в пользу сближения ругоз с *Endocoelanthaeae* – это действительно большое сходство симметрии *Actinernidae* (с ограниченным числом меристематических зон) с симметрией некоторых одиночных четырехлучевых кораллов, имевших четыре, иногда восемь (*Goniophillum*), билатерально расположенных меристематических зон (Carlgren, 1918).

Остается напомнить, что сокращение числа зон наблюдается как при эндоцельной, так и при экзоцельной закладке мезентериев (таблица 1), поэтому возникновение специфичной для ругоз картины расположения склеросепт принципиально возможно и при закладке метамезентериев в экзоцелях, характерной для современных склерактивных.

Если Endocoelanthae немногочисленны, то полипы с экзоцельной закладкой составляют весьма обширную группу, дальнейшее разделение которой проводится по признакам скелета, мускулатуры, колониальности и пр. К этой группе принадлежат прежде всего наиболее «типичные» гексамерные Actiniaria, которые были выделены Гертвигом в трибу Hexactiniaе. Современные представления о формировании мезентериальных циклов позволяют объединить с гексактиниями также окто-, декамерных и всех других Actiniaria, обладающих экзоцельной закладкой мезентериев. Даже Eхосоelactinidae с их 12 неделящимися меристематическими зонами, видимо, могут быть отнесены к гексактиниям, поскольку отличаются от них лишь ограниченным числом зон.

Необходимо подчеркнуть, что в отношении симметрии полипы отряда Scleractinia не отличаются от гексамерных актиний. Развитие мягких тканей у особой обеих групп происходит совершенно сходным образом. Скелет склерактиний строго следует за мягким телом, заполняя каждый возникающий эндоцель новой склеросептой. Поскольку характер закладки мезентериев у изученных в этом отношении склерактиний тот же, что и у гексактиний, естественно ожидать, что и нарушения в расположении склеросепт будут подобны тем, которые подробно рассмотрены на материале актиний. Действительно, в семействе Stylinidae встречаются гекса-, окто- и декамерные представители, такие же, как среди Actiniidae и Actinostolidae. И причина изменения порядка симметрии весьма вероятно заключается во вставке в первый цикл дополнительных мезентериальных пар вместе с лежащими между ними склеросептами.

Еще одним важным признаком, сближающим склерактиний и актиний, можно назвать тонкое строение их тканей. Ван-Прает (van-Praët, 1977) на основании электронно-микроскопического исследования *Haplangia durotrix* (Scleractinia) констатирует, что гистологическое строение щупалец, книдогландулярного тракта мезентериальных филламентов и энтодермы указывает на связь актиний со склерактиниями.

Близки к гексактиниям также Coallimorpharia, выделенные Карлгреном в самостоятельный отряд (Carlgren, 1936). Основанием для их обособления от Actiniaria послужило наличие акросфер на щупальцах, отсутствие базиллярных мышц и ресничного тракта на филламентах, а также слабое развитие мускулатуры. Расположение мезентериев, однако, отличается только частыми нарушениями правильной радиальной симметрии. Эти особенности вполне подтверждены и нашими наблюдениями (den Hartog, Grebelnyi, 2003, 2004). Новые данные о книдоме, наборе стрекательных капсул, кораллиморфарий также указывают на их близость к крупным склерактиниевым полипам *Balanophyllia* (Dendrophylliidae), *Caryophyllia*

(Caryophylliidae) и др. (Schmidt, 1972). Шмидт находит, что квидом кораллиморфари *Corynactis viridis* (Allman, 1846) из семейства Corallimorphidae сходен с квидомом изученных им склерактиний, отличаясь лишь несколькими свойственными только кораллиморфариам специфическими холотрихами. Студенистые полипы кораллиморфариий напоминают сравнимых с ними по размерам особей крупных склерактиний, часто снабженных на концах крупных несократимых щупалец акросферами (головчатыми вздутиями с многочисленными нематоцистами). Обладающий толстой, упругой мезоглеей *Corallimorphus antarcticus* Carlgren et Stephenson, 1929 (Corallimorphidae), по-видимому, представляет ту же жизненную форму, что и образующие скелет одиночные кораллы. Опорную функцию вместо известковых склеросепт у него выполняет мезоглея. Кораллиморфариий плотно приклеиваются к камням и, вероятно, совершенно не передвигаются. Многие черты их организации позволяют видеть в них своеобразных «бесскелетных склерактиний», утративших известковый скелет и решающих задачу поддержания тела над субстратом не с помощью известковых пластин, а посредством упругой мезоглеи.

Труднее всего найти правильное положение в системе коралловых полипов для отряда Zoanthacea. По характеру симметрии тела и по способу роста индивидуального полипа зоантацеи похожи на полипов подкласса Ceriantharia. У цериантарий метамезентерии закладываются в одной меристематической зоне, а у зоантацей в двух. Но каждая из этих двух зеркально-симметричных зон, подобно половинкам единственной зоны цериантарий, формирует серию молодых мезентериев справа и слева от плоскости глотки. Поскольку все крупные метамезентерии зоантацей ориентированы, как и мезентерии цериантарий, мускульными валиками в одну сторону, сходство очень яркое. Однако все мезентерии зоантацей организованы в пары: возле каждого крупного мезентерия (макрomezентерия) лежит недоразвитый маленький мезентерий (микромезентерий). Наличие мезентериальных пар («истинных» пар – pairs, а не «билатеральных пар» – couples) свидетельствует о принадлежности зоантацей к подклассу Hexacorallia. Сходство же с цериантариями, проявляющееся в билатеральности тела полипов, вызвано только малым числом меристематических зон. Неравное развитие мезентериев в паре, как было показано выше на материале актиний (*Exocoelactis*, *Actinernus*), связано с локализацией закладки мезентериев в постоянно действующих, неделимых меристематических зонах. Поскольку у зоантацей зоны лежат в экзоцелях, их не может быть меньше двух. Заданная глоткой плоскость симметрии проходит через направляющие эндоцели, и единственная зона неизбежно располагалась бы асимметрично. Билатеральная симметрия зоантацей может рассматриваться либо как исходный, первичный признак группы, либо как результат сокращения числа меристематических зон гексактиний от свойственного многим из них неограниченно боль-

шого числа до двух. В пользу первого предположения, казалось бы, говорит строение эмбриона на стадии халькампулы. В то время как полипы других шестилучевых кораллов, заканчивая формирование первого гексамерного цикла мезентериев, приобретают радиальную симметрию, полипы зоантацией на этой и на всех последующих стадиях остаются билатеральными, поскольку дорзальная пара направляющих и четыре из восьми латеральных протомезентериев остаются развитыми слабо.

Отказ от радиальной симметрии может произойти под влиянием условий обитания, как это по Яковлеву (1910, 1915) наблюдается у ругоз, при боковом прикреплении к субстрату. Но в таком случае расположение мускулатуры не может быть безразличным и мускульные валики всех макромезентериев (на микромезентериях мускулы рудиментарны) должны быть повернуты в вентральном либо дорзальном направлении. Кроме того, мускулатура зоантаций вообще развита слабо, и влияние на ее устройство способа прикрепления или поведенческих реакций полипов сомнительно. Если же воздействие внешних факторов отсутствует и билатеральное расположение макромезентериев возникло вследствие особенностей развития мезентериальных пар при малом числе меристематических зон, то ориентация мускульных валиков может быть произвольной. У *Actinernus* мы наблюдаем макромезентерии, повернутые к середине меристематической зоны, а у *Exocoelactis* к краям. У зоантарий «макропротомезентерии» и закладывающиеся в меристематических зонах «макрометамезентерии» направлены мускульными валиками навстречу друг другу (таблица 1). Этот факт, на наш взгляд, доказывает, что билатеральная симметрия зоантаций есть не следствие условий обитания, а результат механики развития полипа при сокращенном до минимума числе меристематических зон. Если это так, то наличие 12 (*Exocoelactis*), 8 (*Actinernus*, *Goniophyllum*), 4 (одиночные ругозы) и 2 зон (зоантаций) – ступени одного процесса, процесса закономерной стабилизации зон роста. Следовательно, присутствие у зоантаций всего двух зон не препятствует их отнесению к гексактиниям, имеющим в основе своей симметрии неограниченно умножающиеся, гексамерно расположенные меристематические зоны.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Эта статья посвящена в основном сравнительной анатомии коралловых полипов, истории и результатам классификации Anthozoa, которые были достигнуты, благодаря накопленным знаниям о симметрии полипов, меняющейся в онтогенезе. Наши наблюдения имели целью выявить консервативные черты организации, указывающие на связи между разными отрядами, и независимые, параллельные преобразования, произошедшие в разных группах кораллов.

Помимо обнаруживаемых закономерностей организации кораллового полипа (особи) большое давление на взгляды систематиков во все времена оказывало присутствие у кораллов колониальности – строгой, почти облигатной в одних группах или широко варьирующей в своем проявлении в других. Оно сильно вмешивалось в эволюционный процесс и влияло на ветвление филогенетических деревьев. С развитием колонии во многих группах наблюдалось подавление особи. Это привело с одной стороны к дифференциации и появлению диморфизма полипов (у морских перьев), с другой стороны к укорочению онтогенеза особи и возврату к «личиночной» симметрии, сохранившейся у всех восьмилучевых кораллов.

Наиболее постоянным остается строение полипа в случае подавления его развития, что наблюдается в хорошо интегрированных колониях у альционарий и у морских перьев. Видимо, укорочение онтогенеза, ограничение его только самой ранней стадией, когда идет «личиночный» билатеральный рост, делает изменение симметрии невозможным.

С другой стороны, у одиночных полипов, каковы большинство актиний, морфогенез полипа нередко бывает ограничен, как это случается при приспособлении к особым условиям обитания, при освоении мягких грунтов. Подробный анализ строения полипов и связанного с этим изменения симметрии проведен в работе Н.Ю. Ивановой по зарывающимся актиниям (Ivanova, 2020).

Еще более важным, может быть, признаком, использовавшимся для характеристики таксонов и существенно влиявшим на схему классификации коралловых полипов в течение всей истории их изучения, служил скелет – его наличие, либо отсутствие. Состав скелетных элементов (раздельных склеритов, массивного известкового или стержневого органического скелета полипа и всей колонии) также сильно варьирует от группы к группе. Это затемняет подлинную картину филогенеза поскольку вносит поверхностные признаки, свободно вторгающиеся в диагнозы семейств и отрядов (см. например, McFadden et al., 2022), что препятствует построению «естественной системы», или даже формальной классификации Anthozoa, которая была намного стройней, когда о рудиментации разных скелетных элементов было известно меньше.

Наконец, усложнение строения мягкого тела у крупных преимущественно одиночных полипов (прежде всего у актиний) вело к развитию признаков радиальной симметрии, свойственной большинству сидячих или малоподвижных морских животных. Сокращение числа зон закладки мезентериев, а также смещение черт билатеральной симметрии, по видимому исходной для большинства многоклеточных животных, с радиальной симметрией развитых индивидуализированных полипов еще более затрудняло построение системы.

Замечания об анатомической эволюции коралловых полипов. Правило Мюллера-Геккля

Познакомившись с историей развития классификации коралловых полипов и оценив вклад, внесенный в ее разработку маститыми систематиками, мы имеем возможность на их опыте судить о большей или меньшей важности признаков, использовавшихся для характеристики таксонов. Мы видим, что деление класса на отряды и семейства по многим использовавшимся для этого признакам не дало надежных результатов. Коралловые полипы варьируют по чертам своей организации очень свободно. Особенно неуспешными были попытки разделить относительно крупных индивидуализированных одиночных полипов по числу анитимеров, то есть по кратности симметрии.

При рассмотрении последовательно сменяющихся состояний симметрии, наблюдаемых в онтогенезе кораллового полипа (стадия эдвардсии, стадия халькампулы и так далее), изученных главным образом на материале морских анемонов (то есть актиний и других бесскелетных кораллов) мы видели, что в ряде групп Anthozoa реализуется не полный набор этих стадий. Иногда наблюдается задержка или, наоборот, продление личиночной закладки мезентериев в виде билатеральных пар (couples), либо вставка дополнительных пар (pairs) уже после достижения шестилучевой стадии халькампулы. Как следствие, симметрия у полипов одного вида или у видов близких родов может быть совсем различной (пентамерной, гептамерной или иной), что не говорит о филогенетической разобщенности этих форм. Это только показывает, что онтогенетическая программа, управляющая формированием симметрии, не всегда выполняется четко. При ее осуществлении нередко происходят нарушения или утраты более поздних этапов развития, из-за чего рост мезентериев взрослого полипа задерживается на более ранней стадии, свойственной молодежи других, родственных животных.

Итак, закодированная в геноме программа развития, отражающая определенные этапы истории вида, бывает реализована с отклонениями. Необходимо особо подчеркнуть, что это проявляется не только в строении эмбрионов, но как мы видели, и в морфологии взрослых полипов. Пользуясь терминологией А.Н. Северцова (1939) обсуждаемые изменения развития, приводящие затем к морфологическим изменениям, могут быть обозначены как девиация (изменение на средних стадиях), анаболия (надставка конечных стадий развития) и архаллаксис (изменение первичных зачатков).

Сходство зародышей животных со взрослыми особями их предполагаемых предков, представленное Геккелем в качестве так называемого «биогенетического закона», давно подвергнуто обоснованной творческой критике (Козо-Полянский, 1937; Шмальгаузен, 1938, 1942; Северцов, 1939;

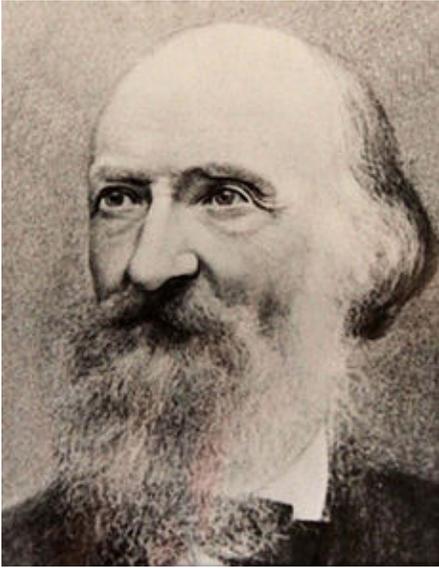


Рис. 12. Фриц Мюллер (1822–1897).



Рис. 13. Фриц Мюллер в Блуменау (Бразилия), где он провел большую часть своей жизни. Наиболее известная его фотография.

Мирзоян, 1963, 1974). Здесь же отметим, что в последнее время не только его суждения, но, к сожалению, и использованные в публикациях иллюстративные материалы также подвергались строгому пересмотру (Pennisi, 1997; Hopwood, 2006; Richards, 2009).

Возвращаясь к предмету нашего более узкого обсуждения, нужно сказать, что наблюдаемые нами на материале коралловых полипов явления ранее, еще до эпохальной публикации Геккеля (Naeskel, 1866; рис. 9), были описаны Фрицем Мюллером (рис. 12, 13)⁶. Его обобщения, сделанные при изучении бразильских ракообразных, изложены в весьма актуальной в

⁶ Фриц Мюллер (нем. Fritz Müller). На сайтах интернета, и даже в некоторых печатных работах, так называемый «биогенетический закон» нередко приписывают знаменитому физиологу и эмбриологу, наставнику самого Геккеля, Иоганну Фридриху Теодору Мюллеру (нем. Johann Friedrich Theodor Müller), что неверно. Иоганн Мюллер занимавшийся наряду с Агассицем построением естественной системы на основе одних только эмбриологических данных, был убежденным противником дарвиновского учения об отборе и подвергался критике со стороны Фрица Мюллера. Подробнее см. у Н.Н. Плавильщикова, 1941, с. 135–136.

свое время, замечательной, богатой иллюстрациями книге, опубликованной по-немецки под странно звучащим теперь названием «За Дарвина» (Müller, 1864). Они резюмированы в очерках по истории зоологии, изданных еще в 1941 году Н.Н. Плавильщиковым: «Найдя у одних ракообразных личинку формы науплиус, у других – зоея, он [Ф. Мюллер] предположил, что эти личинки напоминают предков современных ракообразных. Там, где стадии науплиус нет, – развитие укоротилось в более поздние времена. Эта прошлая история сохраняется тем полнее и отчетливее, чем длиннее ряд стадий превращений, чем меньше образ жизни молодежи отличается от такового взрослой формы и чем меньше данный вид имеет личиночных стадий <...>. Ф. Мюллер впервые установил связь между историческим и индивидуальным развитием, первый указал на важность изучения развития особи для выяснения исторического прошлого данного вида...» (цит. по: Плавильщиков, 1941, с. 136). Далее сведущий и всегда критичный Плавильщиков констатирует: «Через несколько лет Э. Геккель заявил, что “онтогенез повторяет филогению”⁷ и объявил это положение «биогенетическим законом», присоединив к нему, конечно, свою фамилию».

Таким образом, правило Мюллера более точно, чем «закон Геккеля» описывает детально рассмотренный в работе Мюллера феномен, а наши наблюдения, основанные на богатом, накопившемся в литературе за полтора века фактическом материале, позволяют утверждать, что записанная в видовом геноме программа развития организма содержит некоторую информацию о прежнем строении далеких предков животного и, более того, иногда позволяет современным видам рекапитулировать, то есть воспроизводить морфологические признаки, которые были свойственны предкам.

Современные тенденции в классификации коралловых полипов

Применение методов молекулярной филогенетики при изучении самых разных групп животных принесло надежду на прояснение трудных таксономических вопросов. Речь пошла не только об устранении частных противоречий, возникающих при сравнении эволюционных рядов, выстроенных при описании свойственных каждому организму разнородных признаков, подвергавшихся, возможно, разнонаправленному давлению отбора. Специалисты по многим группам беспозвоночных животных, считая современные методы ключом к пониманию подлинных эволюционных процессов, приходят к замечательным, но иногда парадоксальным результатам, в

⁷ У Геккеля буквально так: «Онтогенез – это ничто иное как краткая рекапитуляция филогении» (Haeckel, 1866. *Generelle Morphologie*, Bd. II: *Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen*, Seite 7).

большой степени разрушающую классификацию, основанную на данных традиционной сравнительной анатомии (Daly et al., 2010; Rodriguez et al., 2012). Для примера, в числе близких к нашей теме недавних публикаций можно назвать новые работы по филогенетике актиний и восьмилучевых кораллов (Rodriguez et al., 2014; McFadden et al., 2022). Особенно интересными нам кажутся полученные при анализе молекулярных маркеров данные касающиеся описанных еще Бруком (Brook, 1889) из челленжеровских материалов *Dendrobrachiidae*. Они первоначально рассматривались как абберрантное семейство антитиптарий, снабженных подобно октокораллам ветвистым органическим скелетом и пиннулами на щупальцах, но совершенно лишенных известковых склеритов. Согласно результатам секвенирования они отнесены теперь вместе с *Helioporidae*, у которых имеются обычные для октокораллов перистые щупальца и массивный известковый скелет, к отряду *Scleralcyonacea* (McFadden et al., 2022).

Еще более примечательны результаты анализа генома гигантской глубоководной морской анемоны *Relicanthus daphneae* (Daly, 2006). Они свидетельствуют о весьма неопределенном положении этой актинии на филогенетическом древе *Anthozoa*. Митохондриальные маркеры указывают на ее сходство с представителями *Zoanthacea*, в то время как ядерные маркеры подтверждают, скорее, большее сходство с *Antipathacea* (Xiao et al., 2019; Quattrini et al., 2023).

Не входя в обсуждение интригующих и в большой степени противоречащих друг другу представлений о сходстве и различии групп кораллов, полученных старыми и новыми методами⁸, приведем результаты традиционного сравнительно-анатомического анализа признаков, характеризующих отряды класса *Anthozoa*. На таблице 2 помещена схема, отражающая предлагаемое таксономическое деление *Anthozoa* и немногие признаки, характеризующие ныне живущие группы кораллов, о сходстве которых можно судить по строению мягкого тела.

⁸ Вопрос о гаплотипах митохондриальной ДНК, гибридных по своему нуклеотидному составу, обсуждался нами пока только в нескольких весьма кратких дискуссионных публикациях (Grebelnyi, 2019a, b, c; Grebelnyi, Ivanova, Nefedova, 2019).

Таблица 2. Таксономическое деление класса Anthozoa.

Класс Anthozoa

Подкласс **Alcyonaria**

Milne-Edwards et Haime, 1857

Мезентерии расположены билатерально, не образуют истинных пар

Легион (=инфракласс) **Octocorallia**

Haeckel, 1866

Щупальца перистые, снабженные по бокам рядами пиннул. Щупалец всегда восемь.

Скелет в виде известковых спикул.

Иногда он полностью редуцируется или замещается массивным известковым скелетом. В дополнение к известковому скелету часто присутствует гибкий органический скелет в виде стержня.

Отряд **Alcyonacea** Blainville, 1834

Гибкие или мясистые мягкие колонии, часто разветвленные, прикрепляются к камням или (редко) закрепляются в мягком грунте.

Отряд **Pennatulacea** Verrill, 1865

Мясистые неветвящиеся колонии, с помощью мускулистого подвижного отростка укрепляющиеся в мягком грунте.

Отряд **Coenothecalia** Bourn, 1900

Твердые, негнущиеся, часто крупные разветвленные колонии.

Скелет известковый, массивный (не состоящий из спикул), живые ткани ограничены только тонким слоем на поверхности колонии.

Легион **Ceriantharia** Beklemishev, 1952

Отряд **Cerianthida** Haime, 1851

Щупальца простые, всегда многочисленные.

Скелет отсутствует.

Легион **Antipatharia** Beklemishev, 1952

Отряд **Antipathacea** Dana, 1846

Щупальца простые, их всегда шесть.

Скелет органический, в виде гибкого стержня.

Подкласс **Zoantharia**

Milne-Edwards et Haime, 1857

Мезентерии расположены парами, состоящими из двух лежащих рядом мезентериев

Отряд **Zoanthacea** Verrill, 1865

Щупальца простые, всегда многочисленные.

Роль скелета выполняет плотная мезоглея, включающая песчинки и другие инородные частицы. (Только один вид имеет массивный органический скелет в виде твердого стержня или разветвленного деревца).

Отряд **Scleractinia** Bourne, 1900

Щупальца простые, обычно многочисленные.

Скелет известковый, массивный (не из спикул).

Отряд **Corallimorpharia**

Carlgren, 1936

Щупальца простые, обычно многочисленные, лишь иногда ветвистые (у нескольких тропических родов), но не перистые.

Скелет отсутствует.

Отряд **Actiniaria** Hertwig, 1882

Щупальца простые, обычно многочисленные, или ветвистые (у немногих тропических родов), но не перистые.

Скелет отсутствует.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аверинцев В.Г.* 1967. Новые формы актиний (Coelenterata, Anthozoa) из района Курильских островов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 43. С. 53–58.
- Беклемишев В.Н.* 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: АН СССР. 698 с.
- Догель В.А.* 1975, 1981. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа. 559 с.
- Плавильщиков Н.Н.* 1941. Очерки по истории зоологии. М.: Гос. учебно-педагогическое изд-во. 296 с.
- Яковлев Н.Н.* 1910. О происхождении характерных особенностей Rugosa. Тр. Геол. ком., нов. сер., вып. 66. С. 1–16.
- Bourne G.C.* 1900. The Anthozoa / Ed. Ray Lankester. Treatise on Zoology. London.
- Carlgren O.* 1900. Über *Pentactinia californica* n. gen. n. sp. Öfversigt af Kongliga Vetenskaps-akademiens Förhandlingar. Bd 57. S. 1165–1172.
- Carlgren O.* 1914. On the genus *Porponia* and related genera // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. V. 50. Pt 1. N 4. P. 49–71.
- Carlgren O.* 1918. Die Mesenterienanordnung der Halcuriiden // Lunds Univ. Arsskrift. Lund – Leipzig. Bd 14. N 29. 38 s.
- Carlgren O.* 1921. Actiniaria. Pt I. The Danish Ingolf-Exped. Copenhagen. V. 5. Pt 9. 241 p.
- Carlgren O.* 1924. Actiniaria from New Zealand and its Subantarctic Islands // Vid. Medd. Dansk Naturh. Foren. København. Bd 77. S. 179–261.
- Carlgren O.* 1936. Some west American sea anemones // J. Washington Acad. Sci. V. 26. N 1. P. 16–23.
- Carlgren O.* 1941. Corallimorpharia, Actiniaria- and Zoantharia // Res. Norwegian Sci. Exped. to Tristan da Cunha 1937–1938. Osio. N 8. 12 p.
- Carlgren O.* 1949. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria // K. Svenska Vet. Akad. Handl Stockholm. Ser. 4. Bd 1. N 1. 121 S.
- Ehrenberg C.G.* 1834. Die Corallienthiere des Rothen Meeres. Berlin. 156 S.
- Faurot L.* 1895. Etudes sur l'anatomie, l'histologie, et le development des Actinies // Arch. Zool. exp. gen. Paris. Ser. 3. T. 3. P. 43–262.
- Gemmill J.F.* 1919. The development of the mesenteries in the Actinian *Urticina crassicornis* // Proc. Zool. Soc. London. P. 453–457.
- Grajales A., Rodríguez E.* 2014. Morphological revision of the genus *Aiptasia* and the family Aiptasiidae (Cnidaria, Actiniaria, Metridioidea) // Zootaxa. V. 3826(1): 55–100. doi.org/10.11646/zootaxa.3826.1.2
- Grebelnyi S.D.* 2019a. Difficulties in Anthozoa classification: Mistakes in the use of morphological and molecular markers / Ed. T.A. Asanovich. Reporting session of the ZIN RAS based on the results of work in 2018. Abstracts. St. Petersburg. 49 p.
- Grebelnyi S.D.* 2019b. Mitochondrial DNA participates in recombination. P. 682. VII Congress of Vavilov Society of Geneticists and Breeders (VSG&B) and Associa-

- te Symposiums (June 18-22, 2019, Saint Petersburg, Russia). Book of Abstracts. St. Petersburg: WM Publishing Ltd. 1130 p.
- Grebelnyi S.D.* 2019c. Recombination of mitochondrial DNA violates the beauty of phyletic reconstructions (based on the analysis of molecular markers in Zoophyta and highly organized animals) / Eds D.V. Geltman, P.G. Efimov, A.V. Leostin. Innovations and Traditions in Modern Botany. Book of abstracts of the All-Russian Scientific Conference with International Participation, Saint-Petersburg, October 21–25, 2019. (48th Komarov Readings) Botanical Institute, St. Petersburg. 138 p.
- Grebelnyi S.D., Ivanova N.Yu., Nefedova E.A.* 2019. Hybridogeneous Zoophyta: Species and permanent hybrids among sea anemones, corals, and sponges (Anthozoa and Porifera) / *Skvortsovia: International Journal of Salicology and Plant Biology*. V. 5. N 2. P. 8–11. http://skvortsovia.uran.ru/contents/index_5_2.html; <http://skvortsovia.uran.ru/2019/5201.pdf>
- Gusmao L.C. [=Gusmão], Berniker L., Van Deusen V.* et al. 2019. Halcampulactidae (Actiniaria, Actinostoloidea), a new family of burrowing sea anemones with external brooding from Antarctica // *Polar Biology*. V. 42. P. 1271–1286. doi.org/10.1007/s00300-019-02516-1
- Haacke W.* 1879. Über das System und den Stammbaum der Korallenklasse // *Zool. Anz.* Bd 2. S. 261–262.
- Haeckel E.* 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin. Bd 2. CLX + 462S.
- Hartog J.C. den.* 1977. Descriptions of two new Ceriantharia from the Caribbean region, *Pachycerianthus curacaoensis* n. sp. and *Arachnanthus nocturnus* n. sp., with a discussion of the cnidom and of the classification of the Ceriantharia // *Zool. Med. Rijksmus. Nat. Hist. Leiden*. Deel 51. N 14. P. 211–242.
- Hertwig O., Hertwig R.* 1879. *Die Actinien*. Studien zur Blättertheorie, Heft 1. Jena: G. Fischer, 224 S., + Taf. I–IX.
- Hertwig R.* 1882. Report on the Actiniaria dredged by H. M. S. Challenger during the years 1873–1876 // *Rep. Sci. Results... London. Zool.* V. 6. Pt 1. 134 p.
- Hopwood N.* 2006. Pictures of Evolution and Charges of Fraud: Ernst Haeckel's Embryological Illustrations // *Isis*. V. 97. N 2. P. 260–301. doi: 10.1086/504734
- Hyman L.H.* 1940. *The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora*. New York and London. 726 p.
- McFadden C.S., van Ofwegen L.P., Quattrini A.M.* 2022. Revisionary systematics of Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) guided by phylogenomics // *Buletin of SSB [=Society of Sytematic Biologists], Monographs*. V. 1. N 3. P. 1–769. doi.org/10.18061/bssb.v1i3.8735
- Moseley H.N.* 1876. On the structure and relations of the Alcyonarian *Heliopora caerulea*, with some account of the anatomy of a species of *Sarcophyton*; notes on the structure of species of the genera *Millepora*, *Pocillopora* and *Stylaster*, and remarks on the affinities of certain Palaeozoic corals // *Philosoph. Trans. Roy. Soc. London*. V. 166 (1). P. 91–129.

- Pax F.* 1925. Unterklasse: Hexacorallia / Eds W. Kukenthal, T. Krumbach Handbuch der Zoologie. Berlin und Leipzig, 1923–1925. Bd 1. S. 770–901.
- Pax F.* 1940. Anthozoa / Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd 2. S. 177–336.
- Pennisi E.* 1997. Haeckel's embryos: fraud rediscovered // *Science*. N 277(5331). P. 1435. doi: 10.1126/science.277.5331.1435a
- Quattrini A.M., Snyder K.E., Purow-Ruderman R.* et al. 2023. Mito-nuclear discordance within Anthozoa, with notes on unique properties of their mitochondrial genomes // *Scientific Rep.* V. 13. P. 1–13. doi.org/10.1038/s41598-023-34059-1
- Richards R.J.* 2009. Haeckel's embryos: fraud not proven // *Biol. Philos.* V. 24. p. 147–154. doi: 10.1007/s10539-008-9140-z
- Rodriguez E., Barbeitos M., Daly M.* et al. 2012. Toward a natural classification: Phylogeny of acontiate sea anemones (Cnidaria, Anthozoa, Actiniaria) // *Cladistics*. V. 28. P. 375–392.
- Rodriguez E., Daly M.* 2012. Phylogenetic relationships among deep-sea and chemosynthetic sea anemones: Actinoscyphiidae and Actinostolidae (Actiniaria: Mesomyaria) // *PLoS ONE* 5(6): e10958. doi:10.1371/journal.pone.0010958
- Sanamyan N.P., Sanamyan K.E., Kukhlevskiy A.D.* et al. 2023. Sagartiidae (Cnidaria: Actiniaria) from hydrothermal vents and methane seeps in the Bering Sea // *Deep-Sea Res. Pt II.* V. 207. 105246. P. 1–11. doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105246
- Schmidt H.* 1972. Die nesselkapseln der Anthozoen und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik // *Helgolander wiss. Meeresuntersuch.* Bd 23. N 4. S. 422–458.
- Stephenson T.A.* 1918. On the certain Actiniaria collected off Ireland by the Irish Fisheries Department, during the years 1899–1913 // *Proc. Roy. Irish Acad. Dublin*. V. 34. Set. B. N 7. P. 106–164.
- Van-Praët M.* 1977. Etude histocytologique d'*Hoplantia durotrix* Gosse (Anthozoa, Scleractiniaria) // *Ann. Sci. Nat., Zoologie. Paris*, ser. 12. T. 19. P. 279–299.
- Xiao M., Brugler M.R., Broe M.B.* et al. 2019. Mitogenomics suggests a sister relationship of *Relicanthus daphneae* (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: *incerti ordinis*) with Actiniaria // *Sci. Rep.* 9, 18182 (2019). doi:10.1038/s41598-019-54637-6
- Zelnio K.A., Rodriguez E., Daly M.* 2009. Hexacorals (Anthozoa: Actiniaria, Zoanthidea) from hydrothermal vents in the south-western Pacific // *Mar. Biol. Res.* V. 5. P. 547–571. doi: 10.1080/17451000902729662

Use of the Muller-Haeckel rule for expansion of symmetry changes in diverse groups of coral polyps (Cnidaria: Anthozoa)

S.D. Grebelnyi, N.Yu. Ivanova, E.A. Nefedova

As a result of the analysis of symmetry forms, studied mainly on the material of sea anemones and other skeletonless representatives of Anthozoa, the main stages of coral polyp development are recognized, at which (1) the initial bilateral arrangement of mesenteries laid down as bilateral couples, i.e. bilaterally symmetrical to the plane of the actinopharynx takes place (the Edwardsia stage), (2) the formation of “true” mesenteric pairs, which are composed of two mesenteries side by side, forming the first hexameric mesenteric cycle (the Halcampula stage); (3) the rise of meristematic or mesentery laying zones, which function either in exo- or endocoels; (4) stabilization of mesenteric laying zones and limitation of the number of these zones, leading in few corals to the restoration of bilateral symmetry. The traditional views about the classification of Anthozoa are considered (Milne-Edwards et Haime, 1857; Haeckel, 1866); and the classification scheme reflecting a more modern state of knowledge is given:

Classis **Anthozoa**

Subclassis **Alcyonaria** Milne-Edwards et Haime, 1857

Legio [=Infraclassis] **Octocorallia** Haeckel, 1866

Ordo **Alcyonacea** Blainville, 1834

Ordo **Pennatulacea** Verrill, 1865

Ordo **Coenothecalia** Bourn, 1900

Legio **Ceriantharia** Beklemishev, 1952

Ordo **Cerianthida** Haime, 1851

Legio **Antipatharia** Beklemishev, 1952

Ordo **Antipathacea** Dana, 1846

Subclassis **Zoantharia** Milne-Edwards et Haime, 1857 [=Hexacorallia Haeckel, 1866 pro parte]

Ordo **Zoanthacea** Verrill, 1865

Ordo **Scleractinia** Bourne, 1900

Ordo **Corallimorpharia** Carlgren, 1936

Ordo **Actiniaria** Hertwig, 1882

The rich material considered in the article, pertaining to the development of coral polyp symmetry, well illustrates Fritz Muller’s decision that «ontogenesis repeats phylogeny». This well-known formula is often falsely attributed to Haeckel, although the priority undoubtedly belongs to Muller (F. Müller, 1864).

Key words: Cnidaria, Anthozoa, classification, symmetry, ontogenesis, skeleton, soft body, mesentery, scleroseptae

УДК 595.131.1, 577.218, 591.4.068.5

ГОМОЛОГИ ГЕНОВ РАЗВИТИЯ ГЛАЗ И КОНЕЧНОСТЕЙ У ВОЛОСАТИКОВ И НЕМАТОД

А.М. Берегова^{1,2}, М.А. Никитин^{1,3}, К.В. Михайлов^{1,3}, Б.Д. Ефейкин⁴

¹Научно-исследовательский институт физико-химической биологии
имени А.Н. Белозерского МГУ, Москва, mira.arenwood@gmail.com

²Факультет биоинженерии и биоинформатики МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Москва

⁴Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
mira.arenwood@gmail.com

В обзоре кратко описаны гены, вовлеченные в развитие глаз и конечностей у *Drosophila melanogaster* и позвоночных. Наличие у них гомологичных генов и сходных способов их взаимодействия в онтогенезе согласуется с концепцией «глубокой гомологии» (“deep homology”) и гипотезой сложного общего предка Bilateria, обладавшего глазами и конечностями. В геномах нематод присутствует большинство генов, управляющих у других животных развитием глаз и конечностей. Мы показываем, что это справедливо и для волосатиков (Nematomorpha), хотя наборы сохранившихся генов отличаются: у волосатиков найден ортолог *dpp*/BMP, представленный у нематод паралогами. Нематоды и волосатики лишены ортологов *Ss*, *fng*/Rfng, *Cll* из числа регуляторов развития конечностей.

Ключевые слова: Nematomorpha, глубокая гомология, гены развития

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия данные геномики и эмбриологии показали, что у позвоночных и беспозвоночных есть сотни гомологичных генов, которые регулируют у разных типов животных развитие гомологичных структур (глаз, конечностей, сердца и др.), а также общие паттерны разметки тела (Akam, 1989; Noll, 1993; Abouheif et al., 1997; Shubin et al., 2009; Tarazona et al., 2016). На трансгенных организмах было показано, что ген

148

из животного одного типа часто может функционально заменить свой гомолог у животного другого типа (Halder et al., 1995; Feany, Bender, 2000). Эти данные согласуются с концепцией сложноустроенного общего предка двустороннесимметричных животных (Малахов, 2004, 2009): у него были глаза, конечности, сердце и т. д. В этом сценарии более просто устроенные животные (плоские, круглые, брюхоресничные черви, волосатики, коловратки, гнатостомулиды и др.), которые в старых учебниках рассматривались как обладатели примитивного, близкого к предковому плану строения, прошли путь эволюционного упрощения. Детали этого эволюционного пути для каждой из перечисленных групп остаются малоизученными и представляют задачу для будущей науки.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ВОЛОСАТИКАХ (NEMATOMORPHA)

Волосатики, или Nematomorpha – тип в составе линияющих животных, Ecdysozoa. Большую часть жизненного цикла они проводят в виде ювенилей, которые паразитируют в полости тела членистоногих. Взрослые особи – непитающиеся обитатели пресных (реже морских) водоемов. Они откладывают яйца, из которых развиваются личинки, заражающие других членистоногих.

Волосатиков традиционно сближают с круглыми червями из-за общего сходства (Schmidt-Rhaesa et al., 1998; Hanelt et al., 2005). Обе группы характеризуются наличием многослойной кутикулы, продольной мускулатурой в стенке тела, отсутствием конечностей, потерей жгутиков, внутренним оплодотворением, раздельнополостью и рядом других черт. Для волосатиков и нематод также характерна высокая скорость молекулярной эволюции, и на деревьях, построенных по отдельным маркерным генам, они часто объединяются в единую кладу (Bleidorn et al., 2002). Другие особенности (к примеру, строение личинок, передняя часть которых несет скалиды – небольшие шипы – и способна вворачиваться) показывают сходство волосатиков с представителями групп Priapulida, Kynorhyncha и Loricifera, что послужило основанием для объединения их в группу Cephalorhyncha (Малахов, 1980; Малахов, Адрианов, 1995). Характерной особенностью волосатиков является их кутикула, структура которой многообразна и часто служит систематическим признаком (Poinar, 2007). Она бывает от гладкой до сильно орнаментированной; обычно в ней присутствуют пластинки, щетинки и ареолы – округлые утолщения.

Ископаемые волосатики очень редки. Самый ранний ископаемый волосатик – *Cretachordodes burmitis* известен из мелового периода (Poinar, Buckley, 2006). Еще два волосатика *Paleochordodes protus* (Poinar, 1999) были обнаружены паразитирующими на таракане в доминиканском янтаре (верхний эоцен). Отсутствие очевидных ископаемых «переходных форм»

между *Nematomorpha* и другими типами затрудняет выявление их происхождения и родственных отношений методами палеонтологии.

Ранее близкими родственниками волосатиков считались ископаемые черви *Palaeoscolecida* (Xianguang, Bergström, 1994), существовавшие с кембрия до конца силура. У ископаемых *Palaeoscolecida* длинное кольчатое тело; трехслойная кутикула (предположительно, с альфа-хитином во внутреннем слое), как и у других *Ecdysozoa*; терминальные рот и анус; интроверт со скалидами (Harvey, 2010). Палеосколециды сходны с личинками волосатиков тем, что у них есть хоботок с шипами на переднем конце тела и выросты на заднем конце тела (Xianguang, Bergström, 1994), хотя позднее отмечается, что структуры на заднем конце тела палеосколецид не похожи на крючья личинок волосатиков (Zhang, Pratt, 1996). Кутикула палеосколециды *Houscolex* (нижнекембрийские отложения, Южный Китай) орнаментирована ареолами и мелкими пластинками, чем напоминает орнаментацию кутикулы современных волосатиков (Zhang, Pratt, 1996), в то время как у других палеосколецид кутикулярные пластинки несут длинные ориентированные назад шипы, что могло снижать нагрузку на интроверт при рытье почвы. Возможно, палеосколециды, как и приапулиды, вели роющий образ жизни, и потому имели с приапулидами морфологическое сходство (к примеру, мускулатура палеосколецид, по-видимому, также состояла из продольных и кольцевых мышц). У волосатиков и приапулид нервная система представлена брюшным нервным стволом; у приапулид вдоль него располагается продольное кутикулярное утолщение. Похожая структура есть и у палеосколецид, поэтому их нервная система также могла быть организована в виде брюшного нервного ствола (Zhuravlev et al., 2011). *Palaeoscolecida* сходны, таким образом, с животными группы *Cephalorhyncha* (интроверт со скалидами, каудальные структуры и др.) и, возможно, примыкают именно к этой группе, не являясь сестринской группой для *Nematomorpha* или их непосредственными родственниками (Zhuravlev et al., 2011).

Другие представители кембрийской фауны, лобоподы *Xenusion auerswaldae* Pompeckj, 1927, *Hallucigenia sparsa* Walcott, 1911, *Aysheaia pedunculata* Walcott, 1911 и др., могут представлять отдельные звенья эволюции *Ecdysozoa*, в том числе на пути редукции конечностей (Журавлев, 1995; Малахов, 2009). Кембрийский *Facivergmis* с конечностями только на передней части тела (Liu et al., 2006) иллюстрирует редукцию конечностей в связи с обитанием в норках (Howard et al., 2020).

Пролить свет на то, как происходила эволюция волосатиков, могла бы геномика, поскольку в геноме содержится информация о признаках, свойствах и онтогенезе организма. Однако вопрос интерпретации геномных данных является актуальной проблемой современной науки. На сегодня нет методики даже самого грубого описания строения тела по геному, хотя, ве-

роятно, возможности этого описания могут превзойти любые возможности микроскопии. Помимо этого, для подавляющего большинства немодельных организмов, в том числе волосатиков, отсутствует функциональная аннотация геномов и транскриптомов. Даже проверка тезиса, что упрощение плана строения и исчезновение каких-либо структур связано с утратой генов, отвечающих за развитие этих структур, осложнено проблемой поиска гомологов генов и их многофункциональностью. Мы решили проверить, содержатся ли в геномных данных *Nematoda* и *Nematomorpha* гены, связанные с развитием глаз и конечностей в других группах животных.

Развитие таких структур, как глаз или конечность, регулируется гомологичными генами у изученных ранее позвоночных и беспозвоночных животных. Многие ключевые гены участвующие в этих процессах имеют сходные паттерны экспрессии у разных видов. Данное явление получило название глубокая гомология (“deep homology”) (Pueyo, Couso, 2005; Shubin et al., 2010). Рассмотрим основные гены, вовлеченные в регуляцию развития глаз и конечностей у наиболее хорошо изученных позвоночных и беспозвоночных животных.

РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ ГЛАЗА

Несмотря на то, что детали развития глаза у *Drosophila melanogaster* и позвоночных, на примере человека или мыши, различаются, некоторые ключевые для этого процесса гены консервативны. К примеру, ген Paired box 6 (Pax6) запускает развитие глаза и у позвоночных, и у беспозвоночных. В ходе развития этот ген у *D. melanogaster* и изученных позвоночных экспрессируется также и в других участках зародыша, к примеру, в мозге. Еще один важный для развития глаза ген – So, sine oculis (Six3 у позвоночных), тоже участвует у изученных животных в развитии центральной нервной системы (в частности, головного мозга). Другие гены развития глаз (Dpp, Wnt3a, Al, Dac, Hh, En, Fng, Barh) также мультифункциональные: в частности, они участвуют в развитии конечностей (Wawersik, Maas, 2000), поэтому будут рассмотрены ниже.

РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ

За последние десятилетия было найдено множество гомологичных генов, которые отвечают за развитие конечностей у позвоночных и беспозвоночных (Panganiban, 1997; Shubin et al., 2009). Стоит отметить, что для большинства этих генов известны функции, связанные с регуляцией развития других структур; известные функции некоторых из них отражены в таблице 1. Сходные паттерны экспрессии гомологичных генов в растущей конечности могут свидетельствовать о глубокой гомологии конечностей позвоночных и беспозвоночных (Pueyo, Couso, 2005). Конечности форми-

Таблица 1. Дополнительные функции генов, регулирующих развитие конечностей у позвоночных и беспозвоночных.

Ген	Функция у <i>Vertebrata</i>	Функция у <i>Drosophila</i>
Wnt3a/Wg	Регуляция развития нейронов, костей, миоцитов (Avila et al., 2020)	Маркер брюшной стороны тела (Kopp et al., 1999)
Shh/Hh	Регуляция развития скелета, нервной системы (Jin et al., 2019)	Разметка задних частей сегментов тела (Marigo et al., 1995)
En	Определение вентральной стороны тела	Разметка задних частей сегментов тела (Patel et al., 1989)
Alx4/Al	Регуляция развития глаз (Meijlink et al., 1999, Cobos et al., 2005).	
Dlx/Dll	Регуляция развития головного мозга (Anderson et al., 1997).	
Barx/Barh	Регуляция развития зубов, нервного гребня (Barlow et al., 1999; Kevitha et al., 2010)	
Lmx/Arp	Формирование дофаминэргических и серотонинэргических нейронов (Matsunaga et al., 2002)	
Hox11/Ci	Регуляция развития мышц и сухожилий в растущих конечностях (Swinehart et al., 2013)	
Dach1/Dac		Регуляция развития глаза (Gramats et al., 2022)
BMP/Dpp		Регуляция развития глаза (Pignoni et al., 1997)

руются как выросты стенки тела, поэтому сохраняют заложенную на более ранней стадии эмбриогенеза разметку дорсальной и вентральной (DV) поверхностей; кроме того, они развиваются в проксимо-дистальном (PD) и передне-заднем (AP) направлениях (Jin et al., 2019).

Развитие конечностей у *Drosophila melanogaster* изучено в деталях (Ruiz-Losada et al., 2018) (рис. 1, б, г), но очень мало сведений о развитии конечностей ракообразных и паукообразных, а тем более других беспозвоночных (онихофор, тихоходок).

Гомеозисные гены определяют структуры, характерные для каждого сегмента тела *D. melanogaster*. За спецификацию сегментов груди и соответствующих конечностей ответственны гомеозисные гены *Sex combs reduced* (*Scr*), *Antennapedia* (*Antp*) и *Ultrabithorax* (*Ubx*). Белок *Scr* отвечает за спецификацию развития ног на переднегруди, а на среднегруди, где развиваются ноги и крылья, эту функцию выполняет *Antp*, и, наконец, *Ubx*

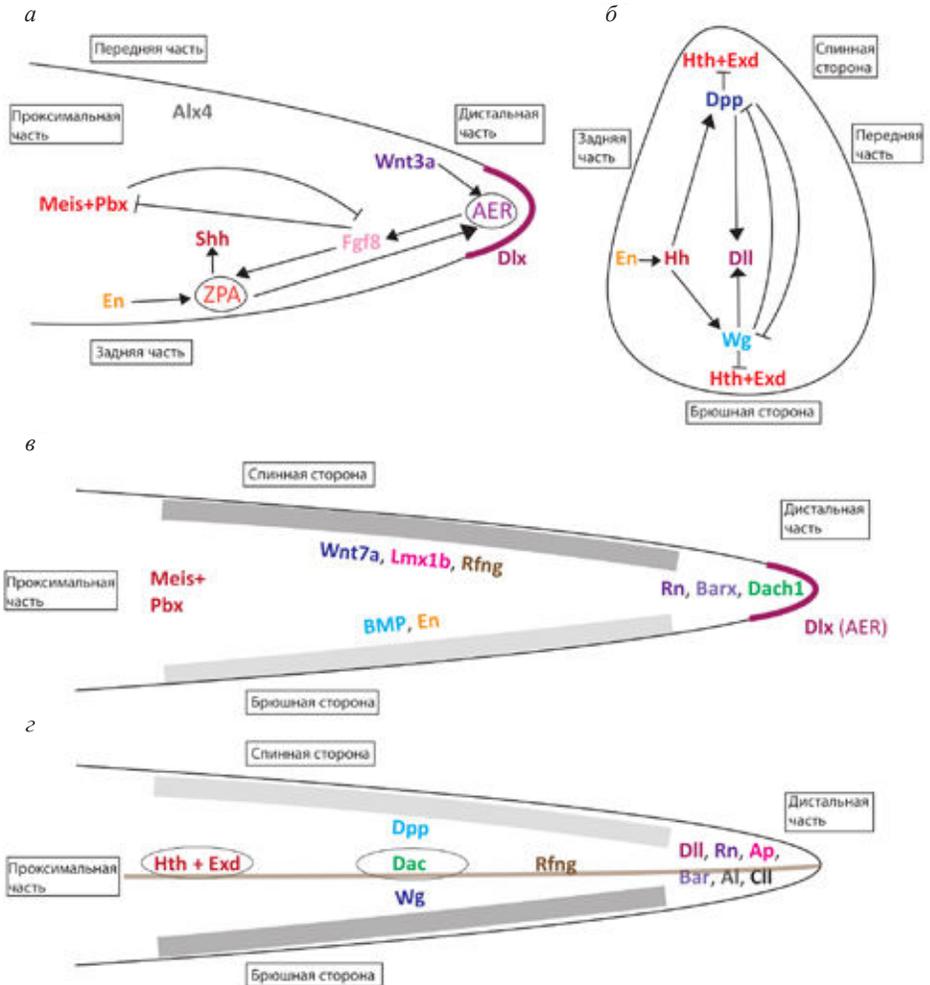


Рис. 1. Регуляция развития конечностей у позвоночных и беспозвоночных: *a* – регуляция развития конечности у позвоночных, вид сверху; *б* – регуляция развития конечности у *Drosophila melanogaster*, вид сбоку; *в* – регуляция развития конечности у позвоночных; вид сзади; *z* – регуляция развития конечности у *D. melanogaster*, вид сзади. Гомологичные гены обозначены одинаковыми цветами. Для гена *Cll* *D. melanogaster* не обнаружен гомолог у позвоночных (обозначен черным). «Перевернутое» положение DV поверхностей в конечностях объясняется общей инверсией тела хордовых (Малахов, 1977).

экспрессируется на заднегруди, где развиваются ноги и жужжальца. Также на ранних стадиях развития конечностей в их зачатках экспрессируется ген *Distal-less*, *Dll* (Grubb, 2006).

Ген *Engrailed* (*En*) экспрессируется в задней части зачатка конечности, где активирует экспрессию гена *Hh*, также являющегося маркером задней части конечности (Ruiz-Losada et al., 2018). *Hh* на спинной стороне зачатка

конечности запускает экспрессию гена Dpp (decapentaplegic), а на брюшной стороне – экспрессию гена Wg (wingless, гомолог гена позвоночных Wnt1). Белок Dpp подавляет экспрессию гена Wg на спинной стороне, а белок Wg подавляет экспрессию Dpp на брюшной стороне (рис. 1,б). Интересно, что у позвоночных в определении дорсовентральных паттернов развития конечности играет роль не прямой гомолог Wg – Wnt1, а другой белок, принадлежащий семейству Wnt – Wnt7a, и экспрессируется он на дорзальной стороне конечности согласно общей инверсии тела хордовых (Малахов, 1977).

Градиенты концентраций Dpp и Wg сходятся в центральной части имгинального диска ноги, где вместе запускают экспрессию гена Dll (рис. 1,б); впоследствии эта центральная часть становится дистальным участком конечности (Gramats et al., 2022). На периферии этого зачатка экспрессируется ген Hth (homothorax), продукт которого вместе с продуктом гена Exd (extradenticle) формирует гетеродимер, определяющий развитие проксимальной части конечности.

На более поздних стадиях на периферии области экспрессии Dll активируется экспрессия гена Dac (dachshund) (Gramats et al., 2022). При этом в клетках, где экспрессируется Dac, подавляется экспрессия Dll; область экспрессии Dac ограничивается с помощью белков Wg и Dpp на периферии имгинального диска ноги. Вообще говоря, чем ближе клетки к центру имгинального диска конечности, тем более дистальными станут они и их потомки, чем ближе к периферии – тем более проксимальными будут их потомки в зрелой конечности.

Позднее включаются более дистальные гены, участвующие в разметке лапки (tarsus): Rn и Ss (spineless), Al (aristaless) и Cl (clawless, гомологи – Tlx/Hox11), Var (гомолог Varx (Higashijima, 1992)) и Ap (apterous, LIM-домен содержащий белок). Рецептор Notch, регулирующий развитие нервной системы, и его лиганды Delta и Serrate размечают у *D. melanogaster* границы между сегментами ноги (Ruiz-Losada et al., 2018).

Развитие конечностей у позвоночных регулируется взаимодействующими между собой мезодермальными и эктодермальными организаторами (рис. 1,а, в). Многие экспрессируемые здесь белки-морфогены гомологичны белкам беспозвоночных. Передне-заднее развитие конечности позвоночных задается группой мезенхимальных клеток в задней части конечности (зона поляризации активности, ZPA). Эти клетки секретируют мультифункциональный фактор Sonic hedgehog (Shh, гомолог Hh у *D. melanogaster*) (Jin et al., 2019). Передняя часть конечности определяется белком Alx4 (aristaless-like homeobox 4, гомолог Al у *D. melanogaster*) (Takahashi et al., 1998).

Группа апикальных эктодермальных клеток AER секретирует факторы роста фибробластов (FGFs) и определяет развитие конечности в проксимо-

дистальном (PD) направлении, форму и длину зрелых конечностей. Ранний маркер этой зоны – белок Wnt3a, который поддерживает экспрессию FGFs в клетках AER (Kengaku et al., 1998).

Экспрессия транскрипционного фактора Meis (гомолог Hth у *D. melanogaster*) подавляется фактором Fgf8 в дистальной части конечности, поэтому Meis экспрессируется в проксимальных клетках (Mercader et al., 2005). Meis образует гетеродимер с белком Pbx (гомолог Exd у *D. melanogaster*); вместе эти белки участвуют, помимо регуляции развития конечностей, в развитии головного мозга (Rieckhof et al., 1997; Toresson et al., 2000). В мезенхимных клетках медиальной и дистальной частей конечности по PD-оси экспрессируется белок Dach1 (dachshund, гомолог Dac у *D. melanogaster*), который также репрессирует работу Meis (Pueyo, Couso, 2005).

В AER экспрессируются гомеобокс-содержащие гены семейства Dlx (distalless-like homeobox, гомолог Dll у *D. melanogaster*) (Panganiban, Rubenstein, 2002).

В дистальной части конечности работает еще несколько консервативных генов, которые имеют сходные функции у беспозвоночных животных. Среди них – гены Barx и Rn (rotund).

ZPA и AER связаны в ходе развития (рис. 1,а): один из FGFs, выделяемых AER, именно Fgf8, индуцирует экспрессию Shh в клетках ZPA, таким образом, рост конечности в длину стимулирует пропорциональный рост в «ширину» (в передне-заднем направлении) за счет стимуляции ZPA под влиянием AER. В свою очередь, ZPA влияет на выработку FGFs, в частности в AER. Такой связи между организаторами в развивающейся конечности не встречается у беспозвоночных животных (Jin et al., 2019).

В поддержании функционирования AER также опосредованно через Shh принимают участие Нох-гены. В гене Shh есть энхансер, с которым связываются транскрипционные факторы, включая Нох-гены. У змей в этом энхансере есть делеция, из-за которой белки Нох не могут с ним связываться и активировать транскрипцию Shh; поэтому действие Shh на AER недостаточно, и AER не получает достаточного развития. В результате конечности у змей не развиваются (Grubb, 2006).

В формировании спинной и брюшной сторон конечности также участвуют белки, имеющие гомологи у беспозвоночных животных. Среди них – продукты экспрессии генов Wnt7a, Lmx1b, En и Rfng (radical fringe), BMP (гомолог Dpp у *D. melanogaster*). Как и другие гены своего семейства, ген Wnt7a экспрессируется на дорсальной стороне конечности, но притом многофункционален и, к примеру, участвует в развитии женской половой системы (Miller et al., 1998). Гомеобокс-содержащий ген Lmx1b определяет дорсальную сторону конечности (Chen et al., 1998). Ген Rfng экспрессиру-

Таблица 2. Присутствие или отсутствие гомологов генов, связанных с развитием глаз и конечностей, в разных группах животных, а также известные функции некоторых гомологов у нематод.

Ген	Vertebrata	Drosophila	Nematomorphs	Nematoda	Функции у Nematoda
Развитие глаза					
Pax6	Pax6	Ey	+	Vab-3	Участвуют в спецификации клеток эпителия и гонад (Cinar et al., 2004)
Six3	Six3	So	+	Ceh-32, Ceh-33, Ceh-34, Ceh-35	Регулируют развитие нейронов сенсорных папилл (Cros et al., 2022)
Развитие конечностей					
Wnt3a/Wg	Wnt3a	Wg	Паралог	Cwn-1, Cwn-2	
Alx4/Al	Alx4	Al	-	Alr-1	Регуляция развития сенсорных нейронов (Topalidou, 2011)
Dach1/Dac	Dach1	Dac	N. munidae	Dac-1	
Dlx/Dll	Dlx	Dll	+	Ceh-43	Контролирует рост таксонов в передне-заднем направлении (Pujol et al., 2000)
Pbx/Exd	Pbx	Exd	Гомолог	Ceh-20	
Meis/Hth	Meis	Hth	+	Unc-62	
BMP/Dpp	BMP	Dpp	+	Dbl-1	Регуляция размеров тела (Suzuki et al., 2017)
Rn	Rn	Rn	+	Lin-29	Развитие кутикулы, гениталий у самцов (Huang et al., 2009)
Ss	-	Ss	Паралог	Ahr-1	
Shh/Hh	Shh	Hh	+	Grd-11, Grd-1, Grd-2	
En	En	En	+	Ceh-16	Спецификация валиков гиподермы (Cassata et al., 2005)
Rfng/Fng	Rfng	Fng	Гомолог	Sqv-5	
Barx/Barh	Barx	Barh	+	Tab-1, Ceh-30	Развитие нейронов и гонад (Peden et al., 2007)
Lmx/Ap	Lmx	Ap	+	Lim-11	
Hox11/Cl	Hox11	Cl	Паралог	Ceh-9	

ется в дорсальной части конечности, участвует в позиционировании AER (Rodriguez-Esteban et al., 1997). Гены семейства BMP в конечностях позвоночных, как и в остальном теле, экспрессируются на брюшной стороне (Jin et al., 2019). Наконец, ген En (гомолог En у *D. melanogaster*) экспрессируется на вентральной стороне конечности и подавляет на ней экспрессию всех генов, определяющих дорзальные паттерны.

Гомологи генов «развития глаз» и «развития конечностей» дрозофилы и позвоночных обнаружены у *Caenorhabditis elegans*, хотя у нематод глаза и конечности отсутствуют. В таблице 2 приведены некоторые функции 8-ми из этих генов.

Интересно, например, что ген Dll, экспрессирующийся у дрозофилы и позвоночных помимо конечностей только в некоторых участках мозга, связанных с оптической функцией (Panganiban et al., 1997), есть у нематод и участвует в определении передне-задней оси. Из 15 рассмотренных генов, участвующих в развитии конечностей, у нематод обнаружено 11, а для еще 4 генов найдены гомологи.

Примечание.

Геномная и кДНК библиотеки волосатика *Gordionus alpestris* были секвенированы на платформе Illumina, сборка генома была сделана при помощи Newbler (<http://www.my454.com/>), а транскриптома – Trinity (<https://github.com/trinityrnaseq/trinityrnaseq/wiki>). Также были использованы доступные в NCBI (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/bioproject/>) транскриптомы *Gordius* sp. (PRJNA533925), *Paragordius varius* (PRJEB19315) и *Nectonema munidae* (PRJNA523701), которые были собраны нами с помощью программы Trinity. Для генома *G. alpestris* гены были предсказаны с помощью программ GeneMark (<http://exon.gatech.edu/GeneMark/>) и Augustus (<https://bioinf.uni-greifswald.de/augustus/>), а также программы Maker2 (Holt, Yandell, 2011) для интеграции моделей генов двух ab initio предсказателей и свидетельств из гомологии с белками UniProtKB/Swiss-Prot. Аминокислотные последовательности по транскриптомным данным были предсказаны с помощью программы TransDecoder (<https://github.com/TransDecoder/TransDecoder>). Было рассмотрено 15 генов, ключевых для развития конечностей *D. melanogaster* (Ruiz-Losada et al., 2018) и 2 гена, ключевых для развития глаз позвоночных и беспозвоночных. В базе данных nr (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/refseq/about/nonredundantproteins/>) были найдены последовательности белков, кодируемых этими генами у *D. melanogaster*, по этим последовательностям был проведен локальный поиск blastp против предсказанных по геному и транскриптомам протеомов четырех видов волосатиков. Для найденных последовательностей был проведен обратный поиск blastp против базы данных nr. Далее белковые последовательности волосатиков *D. melanogaster* и последовательности, найденные в nr, были выровнены с помощью программы Mafft (<https://mafft.cbrc.jp/alignment/software/>), выравнивания были обработаны вручную с помощью программы BioEdit (<https://bioedit.software.informer.com/7.2/>) с целью удаления невыравниваемых участков для филогенетического анализа. По выравниваниям были построены филогенетические деревья с помощью программы iqtree (<http://www.iqtree.org/>), деревья были использованы для выявления ортологичности генов у волосатиков и нематод. Знаком ‘-’ обозначены гены, не обнаруженные у соответствующей группы, светло-серым – гомологи (паралоги) у соответствующей группы, серым – гены (ортологи), которые обнаружены у представителей группы. Белок dac среди волосатиков обнаружен только у *Nectonema munidae*.

ГЕНЫ «РАЗВИТИЯ ГЛАЗ» И «РАЗВИТИЯ КОНЕЧНОСТЕЙ» У NEMATOMORPHA

Исходя из гипотезы сложного предка, организацию волосатиков также следует признать упрощенной (вероятно, в связи с переходом к паразитизму) – к примеру, у них отсутствуют глаза, конечности. Мы решили проверить, как представлены у волосатиков гены, связанные с развитием этих структур.

В ходе исследования генома и транскриптомов волосатиков мы обнаружили гомологи многих генов, участвующих в развитии глаз и конечностей других животных. Результаты представлены в таблице 2.

Из таблицы 2 видно, что у всех рассмотренных организмов есть два гена, ключевых для развития глаза – *Rax6* и *Six3*, несмотря на то, что у волосатиков глаза отсутствуют.

У волосатиков было обнаружено 9 из 15 генов, которые являются ключевыми для развития конечностей у насекомых; 11 из 15 генов есть у нематод. Вероятно, такой результат может быть связан с мультифункциональностью генов развития животных.

Для еще четырех генов у волосатиков предсказаны вероятные гомологи и паралоги. Анализ семейства *Wnt* затруднен ввиду большого сходства доменов *Wnt* у разных генов этого семейства. У генов семейства *Ss* есть гомологи у позвоночных животных – рецепторы ароматических углеводородов (*Aryl hydrocarbon receptor, AhR*), которые запускают в клетке ответ на стресс, вызванный чужеродными веществами (Duncan et al., 1998). Именно с последовательностями этих рецепторов позвоночных и нематод группируются на дереве последовательности волосатиков. Также у волосатиков обнаружены гомологи *Nth* и *Exd*, которые у изученных организмов функционируют вместе.

У волосатиков не обнаружен ген *Al/Alx4*, который участвует в развитии глаз и дистальных частей конечностей у *D. melanogaster*.

Таким образом, даже если конкретный признак у животного утрачен, ключевые для его развития гены могут сохраняться и выполнять другие функции, принимать участие в развитии других структур. Часто паттерны экспрессии гомологичных генов консервативны и сохраняются у животных, имеющих отдаленное родство (позвоночные и мухи). В других случаях ген кардинально меняет место экспрессии в эмбрионе на гораздо меньших эволюционных расстояниях, и тогда доступные методы биоинформатики не позволяют нам без лабораторных экспериментов предсказать его новое назначение.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность участникам коллоквиума «Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии» за плодотворное обсуждение предмета настоящего обзора, а также Российскому научному фонду, поддержавшему работы по геномике паразитических животных (грант № 19-74-20147).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Журавлёв А.Ю.* 1995. Мир, которого не может быть // *Природа*. Т. 12. С. 21–28.
- Малахов В.В.* 1977. Проблема основного плана строения в различных группах вторичноротых животных // *Журн. общ. биологии*. Т. 38. № 4. С. 485–499.
- Малахов В.В.* 1980. Cephalorhyncha – новый тип животного царства, объединяющий Priapulida, Kinorhyncha, Gordiacea, и система первичнополостных червей // *Зоол. журн*. Т. 59. №. 4. С. 485–499.
- Малахов В.В.* 2004. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria) // *Журн. общ. биологии*. Т. 65. №. 5. С. 371–388.
- Малахов В.В.* 2009. Революция в зоологии: новая система билатерий // *Природа*. №. 3. С. 40–54.
- Малахов В.В., Адрианов А.В.* 1995. Головохоботные (Cephalorhyncha) – новый тип животного царства // М.: КМК.
- Abouheif E., Akam M., Dickinson W.J. et al.* 1997. Homology and developmental genes // *Trends Genet*. V.13. № 11. P. 432–433.
- Akam M.* Hox and HOM: homologous gene clusters in insects and vertebrates // *Cell*. 1989. V. 57. №. 3. P. 347–349.
- Anderson S A., Eisenstat D.D., Shi L., Rubenstein J.L.R.* 1997. Interneuron migration from basal forebrain to neocortex: dependence on Dlx genes // *Science*. V. 278. № 5337. P. 474–476.
- Avila M.E., Sepúlveda F.J., Burgos C.F. et al.* 2010. Canonical Wnt3a modulates intracellular calcium and enhances excitatory neurotransmission in hippocampal neurons // *J. Biol. Chem*. V. 285. №. 24. P. 18939–18947.
- Barlow A.J., Bogardi J.P., Ladher R., Francis-West P.H.* 1999. Expression of chick Barx-1 and its differential regulation by FGF-8 and BMP signaling in the maxillary primordia // *Dev. dyn*. V. 214. №. 4. P. 291–302.
- Blair D.* 1983. Larval horsehair worms (Nematomorpha) from the tissues of native freshwater fish in New Zealand // *N. Z. J. Zool*. V. 10. №. 4. P. 341–344.
- Bleidorn C., Schmidt-Rhaesa A., Garey J. R.* Systematic relationships of Nematomorpha based on molecular and morphological data // *Invertebr. Biolo*. 2002. V. 121. №. 4. P. 357–364.
- Campbell G.* 2005. Regulation of gene expression in the distal region of the Drosophila leg by the Hox11 homolog, C15 // *Dev. biol*. V. 278. № 2. P. 607–618.

- Cassata G., Shemer G., Morandi P.* et al. 2005. *ceh-16/engrailed* patterns the embryonic epidermis of *Caenorhabditis elegans* // *Development*. V. 132. № 4. P. 739–749.
- Chen H., Lun Y., Ovchinnikov D.* et al. 1998. Limb and kidney defects in *Lmx1b* mutant mice suggest an involvement of *LMX1B* in human nail patella syndrome // *Nat. Genet.* V. 19. № 1. P. 51–55.
- Cinar H.N., Chisholm A.D.* 2004. Genetic analysis of the *Caenorhabditis elegans* *pax-6* locus: roles of paired domain-containing and nonpaired domain-containing isoforms // *Genetics*. V. 168. № 3. P. 1307–1322.
- Cobos I., Broccoli V., Rubenstein J.L.R.* 2005. The vertebrate ortholog of *Aristaless* is regulated by *Dlx* genes in the developing forebrain // *J. Comp. Neurol.* V. 483. № 3. P. 292–303.
- Cros C., Hobert O.* 2022. *Caenorhabditis elegans* *sine oculis/SIX*-type homeobox genes act as homeotic switches to define neuronal subtype identities // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 119. №. 37. P. e2206817119.
- Duan B., DONG X.I.P., Donoghue P.C.J.* 2012. New palaeoscolecid worms from the Furongian (upper Cambrian) of Hunan, South China: Is *Markuelia* an embryonic palaeoscolecid? // *Palaeontology*. V. 55. № 3. P. 613–622.
- Duncan D.M., Burgess E.A., Duncan I.* 1998. Control of distal antennal identity and tarsal development in *Drosophila* by *spineless*–*aristapedia*, a homolog of the mammalian dioxin receptor // *Genes Dev.* V. 12. № 9. P. 1290–1303.
- Feany M.B., Bender W.W.* 2000. A *Drosophila* model of Parkinson's disease // *Nature*. V. 404. № 6776. P. 394–398.
- Gramates L.S., Agapite J., Attrill H.* et al. 2022. FlyBase: a guided tour of highlighted features // *Genetics*. V. 220. № 4. P. iyac035.
- Grubb B.J.* 2006. *Developmental Biology*, Scott F. Gilbert, editor // *Integr. Comp. Biol.* V. 46. №. 5. P. 652–653.
- Halder G., Callaerts P., Gehring W.J.* 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the *eyeless* gene in *Drosophila* // *Science*. V. 267. № 5205. P. 1788–1792.
- Hanelt B., Thomas F., Schmidt-Rhaesa A.* *Biology of the phylum Nematomorpha* // *Adv. Parasitol.* 2005. V. 59. P. 243–305.
- Harvey T.H.P., Dong X., Donoghue P.C.J.* Are palaeoscolecids ancestral ecdysozoans? // *Evol. Dev.* 2010. V. 12. № 2. P. 177–200.
- Higashijima S.I., Kojima T., Michiue T.* et al. 1992. Dual Bar homeo box genes of *Drosophila* required in two photoreceptor cells, R1 and R6, and primary pigment cells for normal eye development // *Genes Dev.* V. 6. № 1. P. 50–60.
- Holt C., Yandell M.* 2011. MAKER2: an annotation pipeline and genome-database management tool for second-generation genome projects // *BMC Bioinform.* V. 12. № 1. P. 1–14.
- Howard R.J., Hou X., Edgecombe G.D.* et al. 2020. A tube-dwelling early Cambrian lobopodian // *Curr. Biol.* V. 30. № 8. P. 1529–1536. e2.

- Huang X., Tian E., Xu Y., Zhang H. 2009. The *C. elegans* engrailed homolog *ceh-16* regulates the self-renewal expansion division of stem cell-like seam cells // *Dev. Biol.* V. 333. № 2. P. 337–347.
- Jin L., Wu J., Bellusci S., Zhang J.S. 2019. Fibroblast growth factor 10 and vertebrate limb development // *Front. Genet.* V. 9. P. 705.
- Kavitha B., Priyadharshini V., Sivapathasundharam B., Saraswathi T.R. 2010. Role of genes in oro-dental diseases // *Indian J. Dent. Res.* V. 21. № 2. P. 270.
- Kengaku M., Capdevia J., Rodriguez-Esteban C. et al. 1998. Distinct WNT pathways regulating AER formation and dorsoventral polarity in the chick limb bud // *Science.* V. 280. № 5367. P. 1274–1277.
- Kopp A., Blackman R.K., Duncan I. 1999. Wingless, decapentaplegic and EGF receptor signaling pathways interact to specify dorso-ventral pattern in the adult abdomen of *Drosophila* // *Development.* V. 126. №. 16. P. 3495–3507.
- Liu J., Han J., Simonetta M. et al. 2006. New observations of the lobopod-like worm *Facivermis* from the early cambrian Chengjiang Lagerstätte // *Sci. Bull.* V. 51. № 3. P. 358–363.
- Marigo V., Roberts D.J., Lee S.M. et al. 1995. Cloning, expression, and chromosomal location of SHH and IHH: two human homologues of the *Drosophila* segment polarity gene hedgehog // *Genomics.* V. 28. №. 1. P. 44–51.
- Matsunaga E., Katahira T., Nakamura H. 2002. Role of *Lmx1b* and *Wnt1* in mesencephalon and metencephalon development // *Development.* V. 129. № 22. P. 5269–5277.
- Meijlink F., Beverdam A., Brower A. et al. 2004. Vertebrate aristaless-related genes // *Int. J. Dev. Biol.* V. 43. № 7. P. 651–663.
- Mercader N., Tanaka E.M., Torres M. 2005. Proximodistal identity during vertebrate limb regeneration is regulated by *Meis* homeodomain proteins // *Development.* V. 132. № 18. P. 4131–4142.
- Miller C., Degenhardt K., Sassoon D.A. 1998. Fetal exposure to DES results in de-regulation of *Wnt7a* during uterine morphogenesis // *Nat. Genet.* V. 20. №. 3. P. 228–230.
- Noll M. 1993. Evolution and role of Pax genes // *Curr. Opin. Genet.* V. 3. № 4. P. 595–605.
- Panganiban G., Irvine S.M., Lowe C. et al. 1997. The origin and evolution of animal appendages // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* V. 94. №. 10. P. 5162–5166.
- Panganiban G., Rubenstein J.L.R. 2002. Developmental functions of the *Distal-less/Dlx* homeobox genes // *Development.* V. 129. № 19. P. 4371–4386.
- Patel N.H., Martin-Blanco E., Coleman K.G. et al. 1989. Expression of engrailed proteins in arthropods, annelids, and chordates // *Cell.* V. 58. № 5. P. 955–968.
- Peden E., Kimberly E., Gengyo-Ando K. et al. 2007. Control of sex-specific apoptosis in *C. elegans* by the BarH homeodomain protein CEH-30 and the transcriptional repressor UNC-37/Groucho // *Genes Dev.* V. 21. № 23. P. 3195–3207.
- Pignoni F., Zipursky S.L. 1997. Induction of *Drosophila* eye development by decapentaplegic // *Development.* V. 124. № 2. P. 271–278.

- Poinar Jr.G.* 2008. Global diversity of hairworms (Nematomorpha: Gordiaceae) in freshwater // *Hydrobiologia*. V. 595. № 1. P. 79–83.
- Poinar Jr.G.* 1999. *Paleochordodes protus* ng, n. sp. (Nematomorpha, Chordodidae), parasites of a fossil cockroach, with a critical examination of other fossil hairworms and helminths of extant cockroaches (Insecta: Blattaria) // *Invertebr. Biol.* V. 118. № 2. P. 109–115.
- Poinar Jr.G., Buckley R.* 2006. Nematode (Nematoda: Mermithidae) and hairworm (Nematomorpha: Chordodidae) parasites in early Cretaceous amber // *J. Invertebr. Pathol.* V. 93. № 1. P. 36–41.
- Pueyo J.I., Couso J.P.* 2005. Parallels between the proximal–distal development of vertebrate and arthropod appendages: homology without an ancestor? // *Curr. Opin. Genet.* V. 15. № 4. P. 439–446.
- Pujol N., Torregrossa P., Ewbank J.J., Brunet J.F.* 2000. The homeodomain protein *CePHOX2/CEH-17* controls antero-posterior axonal growth in *C. elegans* // *Development*. V. 127. № 15. P. 3361–3371.
- Rieckhof G.E., Casares F., Ryoo H.D.* et al. 1997. Nuclear translocation of extradenticle requires homothorax, which encodes an extradenticle-related homeodomain protein // *Cell*. V. 91. № 2. P. 171–183.
- Rodriguez-Esteban C., Schwabe J., Peña J.* et al. 1997. Radical fringe positions the apical ectodermal ridge at the dorsoventral boundary of the vertebrate limb // *Nature*. V. 386. № 6623. P. 360–366.
- Ruiz-Losada M., Blom-Dahl D., Córdoba S., Estella C.* 2018. Specification and patterning of *Drosophila* appendages // *J. Dev. Biol.* V. 6. №. 3. P. 17.
- Sharpee T.O., Destexhe A., Kawato M.* et al. 2016. 25th annual computational neuroscience meeting: CNS-2016 // *BMC Neurosci.* V. 17. P. 1–112.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S.* 2009. Deep homology and the origins of evolutionary novelty // *Nature*. V. 457. № 7231. P. 818–823.
- Shubin N., Tabin C., Carroll S.* 1997. Fossils, genes and the evolution of animal limbs // *Nature*. V. 388. № 6643. P. 639–648.
- Suzuki Y., Yandell M.D., Roy P.J.* et al. 1999. A BMP homolog acts as a dose-dependent regulator of body size and male tail patterning in *Caenorhabditis elegans* // *Development*. V. 126. № 2. P. 241–250.
- Swinehart I.T., Schlientz A.J., Quintanilla C.A.* et al. 2013. *Hox11* genes are required for regional patterning and integration of muscle, tendon and bone // *Development*. V. 140. № 22. P. 4574–4582.
- Takahashi M., Tamura K., Buscher D.* et al. 1998. The role of *Alx-4* in the establishment of anteroposterior polarity during vertebrate limb development // *Development*. V. 125. №. 22. P. 4417–4425.
- Tarazona O.A., Slota L.A., Lopez D.H.* et al. 2016. The genetic program for cartilage development has deep homology within Bilateria // *Nature*. V. 533. № 7601. P. 86–89.

- Topalidou I., van Oudenaarden A., Chalfie M.* 2011. *Caenorhabditis elegans* *aristaless/Arx* gene *alr-1* restricts variable gene expression // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 108. № 10. P. 4063–4068.
- Toresson H., Parmar M., Campbell K.* 2000. Expression of *Meis* and *Pbx* genes and their protein products in the developing telencephalon: implications for regional differentiation // *Mech. Dev.* V. 94. № 1-2. P. 183–187.
- Wawersik S., Maas R.L.* 2000. Vertebrate eye development as modeled in *Drosophila* // *Hum. Mol. Genet.* V. 9. № 6. P. 917–925.
- Xianguang H., Bergström J.A.N.* 1994. Palaeoscolecoid worms may be nematomorphs rather than annelids // *Lethaia*. V. 27. № 1. P. 11–17.
- Zhang X.G., Pratt B.R.* 1996. Early Cambrian palaeoscolecoid cuticles from Shaanxi, China // *J. Paleontol.* V. 70. № 2. P. 275–279.
- Zhu J., Palliyil S., Ran C., Kumar J.P.* 2017. *Drosophila Pax6* promotes development of the entire eye-antennal disc, thereby ensuring proper adult head formation // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. V. 114. № 23. P. 5846–5853.
- Zhuravlev A.Y., Gámez Vintaned J.A., Liñán E.* 2011. The Palaeoscolecida and the evolution of the Ecdysozoa // *Palaeontogr. Can.* V. 31. P. 177–204.

Homologs of genes for eye and limb development in hairworms and nematode

A.M. Beregova, M.A. Nikitin, K.V. Mikhailov, B.D. Efeykin

In this review, we briefly describe genes involved in eye and limb development in *Drosophila melanogaster* and vertebrates. The presence of homologous genes and similar ways of their interaction in ontogenesis of vertebrates and invertebrates is consistent with the concept of “deep homology” and the hypothesis of a complex common ancestor of Bilateria, which had eyes and limbs. The genomes of nematodes contain most of the genes that control the development of eyes and limbs in other animals. We show that this is also true for hairworms (Nematomorpha), although the sets of conserved genes in Nematoda and Nematomorpha differ: we predict, that *dpp/BMP* has an ortholog in hairworms and paralogs in nematodes. Nematodes and hairworms both lack the orthologues of *Ss*, *fng/Rfng*, *Cll* among the limb development genes.

Key words: Nematomorpha, deep homology, developmental genes

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии М.: ПИН РАН, 2023. С. 164–181. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

УДК 565:575.86

ГОМЕОЗИС, ГЕТЕРОХРОНИИ И ИЗМЕНЕНИЯ ПЛАНА СТРОЕНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ АРТРОПОД

Д.Е. Щербаков

Палеонтологический институт РАН, Москва

Посвящается А.Г. Шарову

Рассмотрены узловые моменты магистральной эволюционной линии артропод, ведущей от полихет к насекомым. Глубокое все-стороннее сходство самых примитивных насекомых, прыгающих щетинохвосток, с высшими раками, особенно синкаридами, не оставляет сомнений в происхождении первых непосредственно от вторых. Сходство нимф поденок со щетинохвостками подтверждает, что эволюция крылатых насекомых началась с амфибиотических древнекрылых. Многоножки – вторично упрощенные потомки ранних гексапод, утратившие подразделение туловища на грудь и брюшко и другие анцестральные признаки в связи с переходом к скрытому образу жизни. Энтогнатные насекомые показывают начальные стадии мирапаодизации щетинохвосток. Родословную насекомых можно вслед за Шаровым проследить в глубь времен через архаичных ракообразных до трилобитоморф, большеруких артропод и далее до древнейших членистоногих – динокарид с хватательными антеннами (но без ходильных ног!). Многие особенности строения артропод сформировались еще у Polychaeta – наиболее примитивных Articulata. Наиболее сходны с членистоногими чешуйчатые черви (Aphroditacea). По аналогии с многоножками и энтогнатами, лобопод и не-членистоногих Ecdysozoa следует трактовать как боковые ветви от динокаридного корня Arthropoda, пошедшие по пути упрощения плана строения. Перестройки планов строения осуществлялись за счет гетерохроний и гетеротопий (в том числе гамогетеротопий).

Ключевые слова: Malacostraca, Syncarida, Archaeognatha, Ephemeroptera, Entognatha, Myriapoda, Remipedia, Megacheira, Dinocarida, Lobopoda, Ecdysozoa, Nematelminthes, Aphroditacea, неотения, гомеозис, гамогетеротопия, тагмозис, грудь, брюшко, трохофора

Членистоногие – самый богатый видами тип животного царства. Разнообразие планов их строения настолько велико, что некоторые авторы делали вывод о несводимости этих планов к общему предку, то есть полифилии артропод (Fryer, 1998). Другие ученые в споре с ними находили новые признаки сходства и неочевидные эволюционные механизмы, позволявшие объединить деревья отдельных групп членистоногих в единое могучее дерево. К числу убежденных сторонников монофилии артропод принадлежал талантливый отечественный энтомолог и палеонтолог Александр Григорьевич Шаров (1922–1973). Перейдя от изучения морфологии и эмбриологии примитивных современных насекомых к реконструкции хода эволюции членистых в целом с привлечением данных по ископаемым, он совершил стремительный научный взлет, и нам остается горько сожалеть, что его жизнь так рано оборвалась. В сорок четыре года он защитил докторскую диссертацию, посвященную происхождению и основным этапам эволюции артропод, и опубликовал ее монографией “Basic Arthropodan Stock, with Special Reference to Insects” (Sharov, 1966).

В первой половине XX века было принято считать, что от кольцецов возникли онихофоры, а от тех – членистоногие, при этом ракообразных объединяли с неполноусыми (многоножками и насекомыми) в группу Mandibulata (Snodgrass, 1938). Книгу Шарова подвергли критике сторонники полифилии артропод и концепции Uniramia (= Onychophora + Atelocerata; Manton, 1973; Bergström, 1986). Однако вскоре было показано, что Uniramia – объединение искусственное и что верна классическая теория о родстве неполноусых с ракообразными (Kukalová-Peck, 1992).

В трудах Шарова получила развитие теория о происхождении насекомых и других неполноусых от высших ракообразных. Давно известное морфологическое сходство высших раков (Malacostraca) с насекомыми в наши дни дополнено поразительными сходствами в тонком строении нервной системы, деталях генетики развития и т. д. (Patel, 1994; Nilsson, Osorio, 1998; Whittington, Bacon, 1998; Strausfeld, 2009). Ближе всего к ракам первичнобескрылые насекомые, а именно прыгающие щетинохвостки (Archaeognatha) (Hansen, 1893), а ближе всего к насекомым – Syncarida, такие как дожившие до наших дней на Тасмании «горные креветки» (Anaspidacea; Tillyard, 1930). Всестороннее сходство двух этих групп, ведущих совершенно различный образ жизни, не может быть объяснено конвергенцией и неопровержимо свидетельствует об их близком родстве (Crampton, 1922). Следовательно, насекомые – потомки высших раков.

Чтобы получить археогнат из синкарид, достаточно было перепрограммировать развитие пяти задних сегментов груди малакострок с их конечностями по образцу брюшных (Tillyard, 1930), при этом три передних

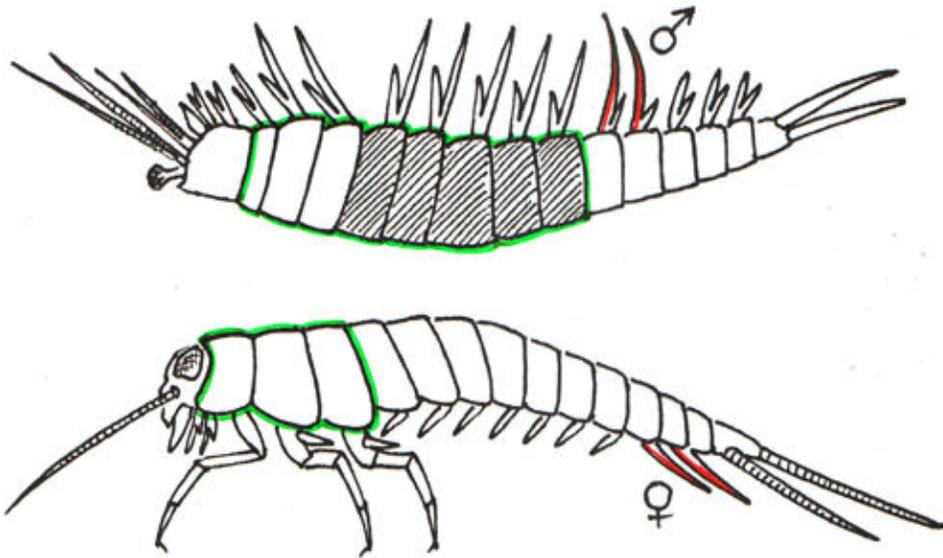


Рис. 1. Сравнение планов строения палеокаридид и махилид. Заштрихована задняя часть груди высших раков, вошедшая в состав брюшка насекомых (Shcherbakov, 2017).

(ногочелюстных) сегмента образовали грудной отдел насекомых (рис. 1). Подобные морфогенетические перестройки называют гомеотическими, или гетеротопиями. Кроме того, у насекомых половые придатки самца стали развиваться не при основании брюшка, как у синкарид, а на его вершине, при этом аналогичные придатки появились и на вершине брюшка самки (Shcherbakov, 1996, 2017). Перенос признаков с одного пола на другой получил название гамогетеротопии (Meuен, 1988). Такие черты насекомых, как сидячие глаза, одноветвистые 1-е антенны и уropоды, возникли за счет неотении – сохранения во взрослом состоянии эмбриональных признаков синкаридных предков. Эти преобразования связаны с выходом на сушу, так же как и утрата плавающей личинки (науплиуса) и его плавательных конечностей – 2-х антенн (отсюда название *Atelocerata*) и эндоподитов мандибул (Boudreaux, 1979).

Предполагается, что ракообразные предки археогнат вышли на сушу в зоне прибоя, прыгая от волн как амфиподы-талитриды (Чернышев, 1997). В случае опасности археогнаты способны прыгать в любом направлении за счет мощного удара брюшком по субстрату (Evans, 1975). Их предки, креветки, тоже имеют специальный способ локомоции на крайний случай – мощный гребок вперед брюшком и хвостовым веером, уносящий рачка назад (каридоидная реакция бегства; Wägele, 1989). Прыжок археогнат представляет собой видоизмененный гребок рачьим брюшком,

и в обоих случаях эта экстренная локомоция обеспечивается одними и теми же витыми продольными тяжами брюшных мышц. Очевидно, причиной увеличения брюшка за счет груди при превращении раков в насекомых стала потребность в усилении брюшных мышц для преодоления силы тяжести при прыжках в воздушной среде (Shcherbakov, 2017). Брюшко увеличилось именно на пять сегментов, поскольку три пары ног оптимальны для передвижения по суше и наземным растениям (Мамаев, 1975).

В ископаемом состоянии синкариды известны с карбона (возможно, с девона) и представлены Palaeocaridacea, обитавшими на мелководьях и в лагунах. У одного из родов этой группы (*Acanthotelson*) лопасти хвостового веера пальцевидные (Schram, 1984), что свидетельствует в пользу обитания в береговой зоне или на суше. К археоогнатам относятся вымершие однохвостки (*Monura*), известные с карбона (возможно, с девона) до триаса и имевшие только одну хвостовую нить, подобно ювенильным особям современных археоогнат (во взрослом состоянии у последних три хвостовых нити; Sharov, 1966). Описаны многочисленные следы передвижения монур, в том числе следы прыжков, говорящие об обитании на покрытых очень тонким слоем воды илистых местах (Minter, Braddy, 2006).

Открытоживущие археоогнаты сохраняют основные черты своих предков, малакострак: тагмозис с довольно плавным переходом от тагмы к тагме; реакцию бегства (прыжок с помощью мускулистого брюшка); хвостовой веер (преобразован в церки + парацерк); экзоподиты (грифельки на тазиках грудных ног и брюшных сегментах); эндоподиты брюшных конечностей (редуцированы до втяжных пузырьков); положение ног (сочленения тазиков с вертлугами расположены близ сагиттальной плоскости); строение головы – науплиальный глаз преобразован в ocelli; 1-е антенны с кольчатым жгутиком; мандибулы со следами сегментации, инцизором и постеродорзальным аддуктором; 1-е и 2-е максиллы сходного строения с хорошо развитыми щупиками. Мандибулы археоогнат вращающиеся, функционально двухмышцелковые, передний мышцелок не постоянный, а задний прикрыт паранотальной складкой мандибулярного сегмента (Blanke et al., 2015). От таких мандибул возникли и кусающие эктоогнатные мандибулы, и стилетообразные мандибулы энтоогнат (Bitsch, 1994).

Самые архаичные из крылатых насекомых – поденки, относящиеся к амфибиотическим палеоптерам: только у них два крылатых возраста, мандибулы сходны с археоогнатными, есть коленный сегмент, а нимфы плавают по-рачьи, двигая брюшком с хвостовым веером в вертикальной плоскости. Развитие длительное, проходит в воде, число возрастов очень большое и неопределенное (до 60), при этом размножающаяся крылатая фаза недолговечна (аптериготы и раки тоже линяют многократно, но, в отличие от птеригот, и в половозрелом состоянии). Листовидные брюшные тра-

хейные жабры нимф поденок гомологичны крыльям (Kukalová-Peck, 1983). Гомологами крыльев являются и жаберные придатки (эпиподиты) раков – эту давнюю идею (Oken, 1811) подтвердили данные об экспрессии Нох генов (Averof, Cohen, 1997).

Если поденки близки к предкам птеригот, то предки эти были связаны с водой еще теснее, чем монуры. Они могли обитать на гелофитах или плавающих матах и заходить на погруженные части растений. Такие нестабильные и разобщенные биотопы, как водоемы на не закрепленной еще растениями суше раннего палеозоя, вынуждали своих обитателей развивать способности к расселению. Оно тем эффективнее, чем ближе к фазе размножения, и у водных насекомых возникновения полета следует ожидать на взрослой стадии. «...Крылья насекомых изначально служили для дыхания в воде. ...Исходно на каждом сегменте была пара жабер. ...Жабры задних грудных сегментов стали служить для передвижения, жабры брюшных – для дыхания. ...Изначально главным назначением крыльев было дать половозрелым особям возможность переселиться из одного пруда в другой, тем самым обеспечить новые местообитания, и, может быть, избежать инбридинга. ...Развитие крыльев стало связано с половозрелостью насекомых» (Lubbock, 1873). Крылатая фаза возникла у амфибиотических предков птеригот как короткоживущая стадия для расселительного полета в не заросшем растениями и лишенном хищников воздушном пространстве (Omodeo et al., 1980). Для водных насекомых кратчайший путь к полету лежит через скольжение по поверхности воды с помощью взмахов предкрыльев (Marden, Kramer, 1994). Если птериготы возникли в тафономически неблагоприятных условиях нестабильных водоемов, понятно, почему в палеонтологической летописи они появились с запозданием (Shcherbakov, 1999).

А от кого же произошли многоножки? У них всего две тагмы – голова и гомономное туловище, сегменты которого несут ноги (подобны грудным; рис. 2). Система гомеотических генов, определяющих судьбу сегмента и контролирующая тагмозис, сходна у всех артропод (Cargoll, 1995). В связи со сложностью этой системы гетерономию туловища членистоногих легче изменить (сдвинув границу между тагмами) или отменить (отключив механизм, подавляющий развитие ног на брюшных сегментах), чем приобрести заново. Поэтому более вероятно не параллельное приобретение ракообразными и неполноусыми одинаковой гетерономии туловища, а независимая утрата этой гетерономии с возникновением многоножкоподобных форм (Akam et al., 1994).

Утрата гетерономии туловища происходит у тех форм, которым не нужна рачья/махилидная реакция бегства (гребок/прыжок) и служащая этой цели мышечная система брюшка – например, при переходе к скрытому образу жизни. Среди неполноусых вторично гомономными стали многоножки, сре-

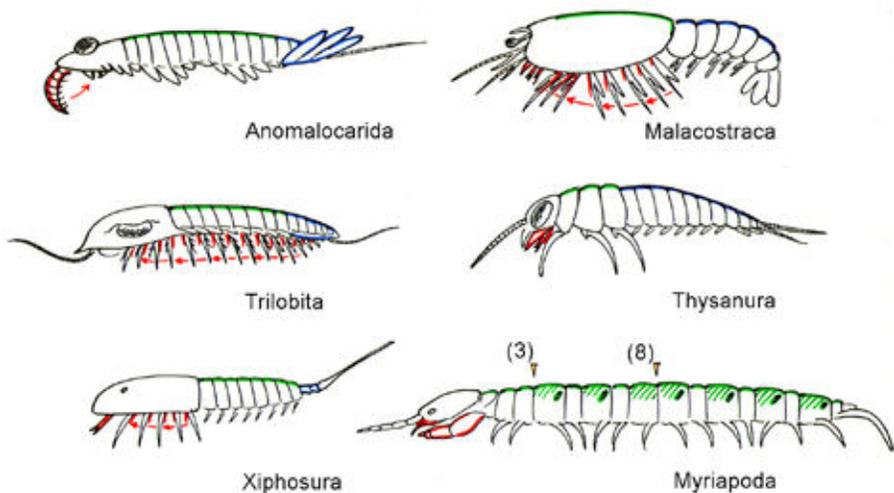


Рис. 2. Планы строения различных групп членистоногих. Стрелками показано направление транспорта пищи (Shcherbakov, 2017).

ди раков – Remipedia, обитающие в морских пещерах слепые рачки со змеевидным туловищем, сегменты которого снабжены плавательными ножками.

Следовательно, многоножки – наземные, в основном скрытоживущие формы – произошли от шестиногих предков, а не наоборот (Haeckel, 1866; Börner, 1903). При переходе к скрытому образу жизни в береговых выбросях и других скоплениях разлагающихся частей растений и потере способности к прыжку многоножки утратили не только гетерономию туловища (Osorio et al., 1995), но и простые глазки, а их сложные глаза в той или иной степени подверглись редукции (Hennig, 1981). Сходные преобразования имели место у энтогнатных гексапод. В пределах Entognatha и Myriapoda происходит видоизменение или утрата признаков малакострок и тизанур: головная тагма резко обособлена от гомономного туловища; паранотальные лопасти редуцированы; основания ног широко расставлены; церки утрачены; сложные глаза редуцированы; ocelli не развиты; максиллы 2-е уподоблены ногам или утрачены; щупики редуцированы. У Entognatha, Chilopoda и Paupoda мандибулы энтогнатные, у Symphyla и Diplopoda строение мандибул тоже сильно отличается от такового эктогнатных насекомых, поскольку спереди они подвешены на подвижных рычагах. У Myocerata (Entognatha + Myriapoda) жгутик 1-х антенн не кольчатый, а разделен на истинные сегменты, снабженные собственной внутренней мускулатурой – возможно, за счет гомеотического уподобления щупикам или ногам. Diplopoda и Paupoda, лишённые 2-х максилл, являются

ся не только неполноусыми (*Atelocerata*), но и «неполночелюстными» (“*Atelognatha*”) – это название подходит к ним больше, чем *Dignatha*.

Remipedia и *Mugiapoda* вовсе не близкие к исходным группы в пределах соответственно *Crustacea* и *Atelocerata*, как принято считать – напротив, они высоко специализированы. Здесь уместна аналогия с безногими тетраподами – змеями и *Amphisbaenia* среди рептилий, *Gymnophiona* и палеозойскими *Aistopoda* среди амфибий (Cargoll, 1988). Подобно многоножкам, змееобразные наземные тетраподы в связи с ползанием в подстилке или роющим образом жизни вторично приобрели внешне гомономное туловище, содержащее более многочисленные метамеры (позвонки), и имеют головной отдел более специализированный, чем у их гетерономных предков. Подобно змеям, многоножки первично наземны, и нет причин предполагать для древнейших из них обитание в воде.

И ланцетник, и змея лишены парных конечностей, но план строения змей специализирован – головной отдел включает в себя по-разному измененные метамеры (жаберные дуги), резко отделен от туловища шейей и иногда снабжен ядовитыми зубами. Сходным образом и у трилобита, и у многоножки множество ног, но многоножки ни в коей мере не примитивны. Конечности их головного отдела различным образом модифицированы (вплоть до ядовитых ногочелюстей *Chilopoda*) и, как и ходильные ноги, очень далеки от сохранившегося у трилобитов исходного двуветвистого строения, а голова резко обособлена от туловища (вплоть до редукции конечностей шейного сегмента у *Diplopoda* и *Paucipoda*). Так что по сути своей многоножки – это змеи среди членистоногих.

Парные конечности отсутствуют в исходном плане строения позвоночных, но развиты в построенном по исходному плану (т. е. грудном) сегменте членистоногих. Подобно многоножкам, у змей весь осевой скелет видоизменен на манер груди – утрачены парные конечности, отсутствующие в исходном плане строения метамера позвоночных, и достигнуто это путем гомеотических изменений (области экспрессии генов, задающих развитие по типу груди, распространились на шейный и поясничный отделы; Cohn, Tickle, 1999). И безноготь змей, и «всеноготь» многоножек представляют частичный возврат к исходному состоянию. Выводить *Thysanura* от *Mugiapoda* не более логично, чем змей считать предками ящериц.

Насекомые близки и к высшим ракам, и к многоножкам, но природа (лучше сказать, полярность) этого родства различна. Насекомые произошли от вполне определенной группы в пределах высших раков (синкарид). В свою очередь, археоagnаты, самая примитивная группа насекомых (но при этом уже обладавшая всеми признаками класса и, кстати, дожившая до наших дней) дала начало эволюционной линии (или, скорее, пучку близкородственных линий), ведущей к многоножкам (*Shcherbakov*,

1999). Данные сравнительной морфологии и генетики развития делают возможной только такую последовательность эволюционных событий.

У сторонников кладизма подобная картина тройственного родства получит вполне определенную интерпретацию: налицо неразрешенная полито-мия, и когда она будет разрешена до последовательности дихотомий, станет ясно, какие из этих таксонов голофилетичны (монофилетичны в узком смысле – только они естественны в понимании кладистов), а какие парафилетичны и потому должны быть разбиты на голофилетичные субтаксоны.

Многим систематикам и палеонтологам, да и не только им, ясно, что в рамках идеологии кладизма адекватно отобразить филогенез нельзя (Rasnitsyn, 1996; Brummitt, 2003; Hörandl, Stuessy, 2010). Существует разумная альтернатива кладистике, выросшая из линнеевской таксономии. Она известна под разными названиями – эволюционная систематика, градистика или филетика (Расницын, 2020). В этой системе взглядов границы между таксонами – перерывы в постепенности разнообразия (гиа-тусы), любая симплезиоморфия когда-то возникла как апоморфия, пара-филумы ничем не хуже голофилумов, а родословная любого голофилума представлена уходящей в глубь времен цепочкой ныне парафилетических (но возникавших как голофилетические) таксонов. С этой точки зрения происхождение многоножек от насекомых, а насекомых от раков – нор-мальный ход макроэволюции.

Шаров (Sharov, 1966) проследил родословную насекомых в глубь вре-мен через архаичных ракообразных, трилобитоморф и формы, подобные *Leancoilia* и *Opabinia* (последних он считал предками остальных артро-под) и далее до полихет. Рассмотрим очень кратко в свете сказанного выше ключевые трансформации плана строения на магистральной эволюцион-ной линии членистых, ведущей к насекомым.

Мегаразнообразная группа ракообразных прослеживается в ископае-мом состоянии вплоть до кембрия. Наиболее архаичные раннепалеозой-ские представители интерпретируются одними авторами как настоящие Crustacea, другими как более примитивные Crustaceomorpha. Их грудной отдел покрыт большим двустворчатым карапаксом, а мускулистое брюш-ко обычно увенчано хвостовым веером. Одни из них поразительно напо-минают современных Phyllocarida, у других антенны имеют вид больших хватательных придатков (Aria, Caron, 2017).

Двустворчатый карапакс, помимо защитной функции, создает вокруг грудных конечностей камеру, делая фильтрацию пищевых частиц из тол-щи воды гораздо более эффективной. Членистоногие фильтраторы упа-ковывают экскременты в перитрофическую мембрану, и их фекальные пеллеты опускаются на дно. С появлением фильтрующих воду планктон-ных рачков и ведущих такой же образ жизни личинок других артропод

придонный слой воды стал более насыщен кислородом, поскольку связанная в пеллетах органика разлагается медленно, а вымощенное пеллетами морское дно стало более пригодно для жизни (Пономаренко, 1993; Butterfield, 1994; Logan et al., 1995), в том числе для ходьбы по нему с помощью членистых ног (Щербаков, 1996).

Питающиеся с помощью фильтрации ракообразные используют для движения, дыхания, а также отбора и захвата пищевых частиц одну и ту же серию пар двуветвистых конечностей, которые по бокам тела создают токи воды, направленные назад, а в желобке между основаниями эндоподитов – противоток, несущий захваченные частицы к ротовому отверстию (возвратный пищевой транспорт). Планктонные рачки и личинки фильтруют в толще воды, часто с помощью карапакса. Трилобиты и родственные им группы с дорзовентрально уплощенным телом и плевральными лопастями были способны «пылесосить» морское дно, собирая с него пищевые частицы.

Начиная с кембрия известны и другие членистоногие с большими хватательными передними придатками, но без карапакса. У представителей группы большеруких (*Megacheira*), среди которых наиболее известен род *Leancoilia*, развиты членистые эндоподиты для хождения по дну, а передние придатки варьируют от пинцетообразного с тремя усиками на концах до клешневидного. Личинки этих артропод напоминают рачков (Liu et al., 2016). Ракообразные могли возникнуть от этой группы путем неотении.

Хелицеры *Chelicerata* гомологичны 1-м антеннам *Crustacea* (Edgecombe, Legg, 2014) и большим придаткам мегахейров, и хелицеровые, как и трилобитоморфы, тоже выводимы от большеруких (Atia, 2022). Наличие возвратного транспорта пищи у мечехвостов говорит о том, что он появился у *Megacheira* или еще раньше (рис. 2).

Еще одна группа с хищными передними придатками – гиганты кембрийских морей аномалокарисы и их разнообразные сородичи (*Dinocarida*). До находки полных экземпляров невозможно было догадаться, что крепкий, членистый, шипастый передний придаток (*Anomalocaris*, описан как брюшко ракообразного) и ротовой конус с зубцами (*Peytoia*, описана как медуза) принадлежат такому же животному, как и слабо склеротизованное тело (*Laggania*, описана как голотурия; Collins, 1996). К этой группе относятся совершенно немыслимые существа. Начать с того, что у этих членистоногих еще нет членистых ног! Единственная пара склеротизованных суставчатых конечностей у них – это передние придатки, иногда превращающиеся в клешню или пачку фильтрующих пластин. Глаза фасеточные. Ротовой конус с 3- или 4-лучевой радиальной симметрией (отсюда название *Radiodonta*) напоминает губное кольцо онихофор и трехлучевую глотку тихоходок. Иногда несколько уменьшенных сегментов за головным щитом снабжены челюстеподобными структурами (Cong et al., 2018). Ко-

нежности туловища в виде плавников, лишены членистых эндоподитов (Van Roy et al., 2015). На хвосте бывают развиты хвостовые нити или веер (Potin, Daley, 2023). У родственных радиодонтам жаброносных лобопод (*Opabinia*, *Kerygmachela* и др.) передние придатки слабо склеротизованы и развиты вентральные лобоподии (Budd, Daley, 2012).

Динокариды считаются наиболее примитивными Euarthropoda. Отсутствие у них членистых ног при наличии плавников говорит о возникновении в те далекие времена, когда морское дно было отравлено мутью разлагающейся органики. Их своеобразные ротовые органы – наследие предков. Морфологический ряд принято читать от *Xenusia* через gilled lobopods к Radiodonta (Dzik, 2011), однако, как и в случае Myriapoda и Entognatha, более вероятно возникновение многоножкоподобных *Xenusia* и Onychophora и олигомерных Tardigrada за счет вторичного упрощения плана строения динокаридных предков, активно плававших в толще воды.

Членистоногих вместе с лобоподами традиционно выводили от кольцецов (гипотеза Articulata; Snodgrass, 1938). В последние десятилетия стала популярной гипотеза Ecdysozoa: членистоногие объединяются с круглыми червями и противопоставляются не линяющим кольцецам и остальным Lophotrochozoa (Иванова-Казас, 2013). Nielsen (2003) предложил решение противоречия Articulata–Ecdysozoa: считать круглых червей вторично упрощенными, утратившими сегментацию потомками ранних Panarthropoda, а последних выводить от аннелид. Вероятно, как и в случае Mandibulata–Unigamia, это противоречие кажущееся, и от самых ранних артропод, видимо, от gilled lobopods, возникли не только Radiodonta и прочие Lobopoda, но и Nematelminthes за счет глубокого морфологического регресса. В таком случае панартропод следует выводить непосредственно от полихет.

Сходство членистоногих с полихетами гораздо глубже, чем принято думать. Артроподия членистоногих гомологична параподии полихет (Přic, 2008). И та, и другая в полном варианте состоят из четырех компонентов: у параподии это спинной усик или чешуйка (элитра), нотоподия, невроподия и брюшной усик, а у артроподии – эпиподиты (экзиты), экзоподит, эндоподит и эндиты. Крыло насекомых гомологично дистальному эпиподиту ракообразных (Kukalová-Peck, 1983; Averof, Cohen, 1997), развивается из того же зачатка, что и нога (Williams, Carroll, 1993), и входит в план строения туловищного сегмента (Carroll et al., 1995). Принимая во внимание гипотезы о том, что крылья гомологичны паранотальным лопастям (Kukalová-Peck, 1987), а с другой стороны – элитрам полихет (Dohrn, 1881), логично предположить, что паранотальные лопасти артропод – это приросшие к телу элитры полихетных предков, а проксимальные экзиты раков, крылья насекомых и трахейные жабры их личинок – ставшие вновь подвижными параноты. Туловищные экзиты ракообразных

часто теряют подвижность при редукции карапакса. У чешуйчатых червей (*Polychaeta Aphroditacea*) перекрывающиеся элитры (способные к метакрональным дыхательным движениям, как и трахейные жабры насекомых) и щетинки нотоподий ограничивают дыхательный канал (иногда содержащий жабры и нередко выполняющий роль выводковой камеры), а щетинки невроподий служат для ходьбы по субстрату (Ушаков, 1972, 1982) – замечательное сходство с ракообразными!

Голова членистоногих также сопоставима с головой полихет. Дейто-церебральный (1-й антеннальный) и лежащие впереди от него метамеры головы артропод – первично преоральные подразделения акрона (простомиума), сформировавшиеся по образу и подобию посторальных (тритоцеребрального и последующих) сегментов (Holmgren, 1916; Snodgrass, 1938). 1-е антенны артропод, гомологичные пальцам полихет, в отличие от посторальных придатков исходно одноветвисты и лишены гнатобаз. Области экспрессии гомеотических генов, управляющих развитием сегментов туловища насекомых, не заходят в область головы за пределы сегмента 2-х антенн, а преоральные метамеры контролируются другими генами (McGinnis, Krumlauf, 1992). У личинок (и иногда у взрослых особей – *Glycera*) некоторых эррантных полихет развиты преоральные ресничные пояса, которые, подобно посторальным паратрохам, связаны с нервными центрами и позднее замещаются придатками. У *Harmothoe* (*Polynoidae*) три таких пояса – первый связан со срединным щупальцем, второй с боковыми щупальцами, третий с пальцами (Korn, 1959, figs 1–11).

Поскольку некоторые гены сегментации (в т.ч. гомеотические) исходно обладали нейрогенной функцией (Patel et al., 1989), можно предполагать, что метамерия у аннелид впервые появилась в нервной системе, как и у плоских червей (Jacobs, 1990). Если повторяющиеся серийные нервные центры и пояса сенсорных/локомоторных ресничек появились раньше, чем локомоторные придатки и диссепименты, то метамеризация могла легко распространиться и на терминальные области (простомиум и пигидий).

Базовое число глаз – 6 или (при слиянии медиальных глаз) 5, от кембрийских опабиний до насекомых (у молодых нимф поденок 5 примерно одинаковых глаз; Ide, 1935) – такое же, как и простомиальных придатков (пять). Сходство глаз с другими простомиальными придатками подтверждается широким распространением стебельчатых глаз среди кембрийских артропод. Сидячие глаза вторичны у ракообразных (Hessler, Newman, 1975) и, вероятно, у трилобитов и меростомовых, они появляются у бентических групп, коррелируя с направленными латерально ногами (Bergstrom, 1992) и превращением проксимальных экзитов в неподвижные параноты.

Чешуйчатые черви (*Aphroditacea*) стоят ближе всего к артроподам по целому ряду признаков. Пальпы отличаются от прочих придатков про-

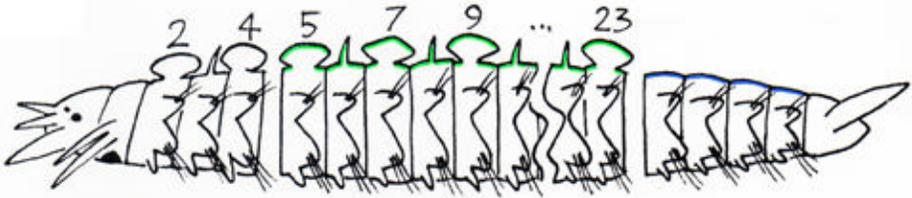


Рис. 3. План строения чешуйчатых червей (Aphroditacea).

стомиума (усиков). У личинок развиты несколько преоральных метамер. Параподии 4-ветвистые. Туловище подразделено на три зачаточные тагмы с разным расположением спинных усиков и элитр: сегменты 1–4 (соответствуют метацефалону артропод) – элитры на четных сегментах; сегменты 5–23 (или 29, = грудь) – элитры на нечетных сегментах; начиная с сегмента 24 (или 30, = брюшко) – элитры расположены по-разному или отсутствуют (Ушаков, 1982; рис. 3).

Такое подразделение тела не уникально – многие гомономные полихеты (и олигохеты) проявляют скрытый тагмозис (Dick, 1998), который может быть преадаптацией к явному: регионы тела, не дифференцированные структурно, отличаются по способностям к регенерации, столонизации и фрагментации (соответствующая позиционная информация передается нейронами). Вполне вероятно, что не только метамерия аннелид и их предков впервые появилась в нервной системе, но и система генов, отвечающая за деление туловища на тагмы, сначала использовалась для диверсификации этих метамерных нейрональных структур (Averov, Akam, 1993).

Тагмозис у артропод стал более выраженным. Элитры параподий, у чешуйчатых червей обычно чередующиеся со спинными усиками, вошли в план строения туловищного сегмента членистоногих (путем гомеотического превращения всех спинных усиков в элитры, как в заднем отделе тела у *Sigalionidae*). Тем не менее, членистоногие унаследовали парность сегментов в скрытой форме (*pair-rule* гены) и впоследствии могли восстанавливать ее в явной форме (диплосегментация у многоножек).

Артроподы исходно имели 4 ларвальных сегмента, как у хелицеровых (2-е антенны – 2-е максиллы), такое же число, как у *Nereididae* (Свешников, 1978) и некоторых *Sigalionidae* (Ушаков, 1982). У *Crustacea* оба максиллярных сегмента отстают в развитии, закладываясь одновременно с передними постларвальными, но в отличие от последних, образуются не из эктотелобластов (Dohle, Scholtz, 1988), так что ракообразные сохраняют такое же число ларвальных сегментов, как остальные членистоногие (Мельников, 1974).

Членистоногие могут быть неотеническими потомками полихет, близких к чешуйчатым червям, утратившими выворачивающуюся глотку и параподиальные хеты взрослых полихет и сохранившими личиночное (антеровентральное) положение рта. Хитин, у полихет присутствующий только в щетинках, челюстном аппарате и выстилке стомодеума, у артропод стал основным компонентом покровов всего тела. Аналогичным образом происходила гомеотическая экспансия морфогенетических механизмов от головного конца на все тело и в других случаях. Артродизация членистоногих началась с 1-х антенн у динокарид, а у их потомков распространилась на посторальные конечности и туловище (Щербаков, 1996). Дентинные зубы дали начало плакоидной чешуе рыб, а вибриссы – волосяному покрову млекопитающих (Татаринов, 1987).

Несколько общих выводов. Кладистическая концепция сестринских групп не приложима к макроэволюции. Новая, дочерняя группа высокого ранга возникает от продвинутых, специализированных представителей предковой, материнской группы, в связи с освоением нового экологического пространства и переходом на следующую ступень эволюционной лестницы. Трансформация плана строения осуществляется путем гетеротопий и гетерохроний, за счет гомеотических мутаций и появления Гольдшмидтовых небезнадежных уродов. Прыжок-сальтацию в новую адаптивную зону совершают одиночки. Основатели дочерней группы при дальнейшей адаптивной радиации могут эволюционировать в диаметрально противоположных направлениях – как путем прогрессивного совершенствования нового плана строения, так и его регрессивного упрощения.

Автор признателен В.В. Алёшину, А.Ю. Журавлёву, А.Г. Пономаренко, Р.А. Ракитову, А.П. Расницыну, А.Б. Цетлину и другим коллегам за обсуждение рукописи. Исследования поддержаны РФФ, проект № 21-14-00284.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова-Казас О.М.* 2013. Происхождение членистоногих и клад Ecdysozoa // Онтогенез. Т. 44. С. 303–315. <https://doi.org/10.7868/S0475145013050042>
- Мамаев Б.М.* 1975. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых // Энтомолог. обозр. Т. 54. С. 499–506.
- Мельников О.А.* 1974. К вопросу о числе передних ларвальных сегментов тела членистоногих в связи с проморфологией и морфологической эволюцией этих животных // Журн. общ. биол. Т. 35. С. 858–873.
- Пономаренко А.Г.* 1993. Основные события в эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М.: Наука. С. 15–25.
- Расницын А.П.* 2020. Философия эволюционной биологии // Журн. общ. биол. Т. 81. С. 54–80. <https://doi.org/10.31857/S0044459620010078>
- Свешников В.А.* 1978. Морфология личинок полихет. М.: Наука. С. 1–152.

- Татаринов Л.П. 1987. Очерки по теории эволюции. М.: Наука. С. 1–251.
- Ушаков П.В. 1972. Фауна СССР. Многощетинковые черви // Многощетинковые черви подотряда Phyllodociformia Полярного бассейна и северо-западной части Тихого океана (семейства Phyllodocidae, Alciopidae, Tomopteridae, Tiphlosolecidae и Lacydoniidae). Л.: Наука. С. 1–272.
- Ушаков П.В. 1982. Фауна СССР. Многощетинковые черви // Многощетинковые черви подотряда Aphroditiformia Северного Ледовитого океана и северо-западной части Тихого океана (семейства Aphroditidae и Polynoidae). Л.: Наука. С. 1–272.
- Чернышёв В.Б. 1997. Происхождение насекомых и их ранняя эволюция с экологической точки зрения // Журн. общ. биол. Т. 58. № 3. С. 5–16.
- Щербаков Д.Е. 1996. Были ли ноги у первых членистоногих? // Всеросс. симп. «Загадочные организмы в эволюции и филогении». Тез. докл. 22 ноября 1996 г. М.: ПИН РАН. С. 93–94.
- Akam M., Averof M., Castelli-Gair J. et al. 1994. The evolving role of Hox genes in arthropods // Development. Suppl. P. 209–215. <https://doi.org/10.1242/dev.1994.Supplement.209>
- Aria C. 2022. The origin and early evolution of arthropods // Biol. Rev. V. 97. P. 1786–1809. <https://doi.org/10.1111/brv.12864>
- Aria C., Caron J.B. 2017. Burgess Shale fossils illustrate the origin of the mandibulate body plan // Nature. V. 545. P. 89–92. <https://doi.org/10.1038/nature22080>
- Averof M., Akam M. 1993. HOM/Hox genes of *Artemia*: implications for the origin of insect and crustacean body plans // Curr. Biol. V. 3. P. 73–78. [https://doi.org/10.1016/0960-9822\(93\)90158-K](https://doi.org/10.1016/0960-9822(93)90158-K)
- Averof M., Cohen S.M. 1997. Evolutionary origin of insect wings from ancestral gills // Nature. V. 385. P. 627–630. <https://doi.org/10.1038/385627a0>
- Bergström J. 1986. Metazoan evolution – a new model // Zool. Scr. V. 15. P. 189–200. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6409.1986.tb00222.x>
- Bergström J. 1992. The oldest arthropods and the origin of the Crustacea // Acta Zool. V. 73. P. 287–291. <https://doi.org/10.1111/j.1463-6395.1992.tb01093.x>
- Bitsch J. 1994. The morphological groundplan of Hexapoda: critical review of recent concepts // Ann. Soc. entomol. Fr. (N.S.) V. 30. P. 103–129. <https://doi.org/10.1080/21686351.1994.12278837>
- Blanke A., Machida R., Szucsich N.U. et al. 2015. Mandibles with two joints evolved much earlier in the history of insects: dicondyly is a synapomorphy of bristle-tails, silverfish and winged insects // Syst. Entomol. V. 40. P. 357–364. <https://doi.org/10.1111/syen.12107>
- Börner C. 1903. Über die Beingliederung der Arthropoden (3. Mitteilung, die Cheliceraten, Pantopoden und Crustaceen betreffend) // Sitzber. Ges. naturf. Frd. Berlin. P. 292–341.
- Boudreaux H.B. 1979. Arthropod Phylogeny with Special Reference to Insects. N.Y.: Wiley. P. i–viii+1–320.

- Brummitt R.K. 2003. Further dogged defense of paraphyletic taxa // *Taxon*. V. 52. P. 803–804. <https://doi.org/10.2307/3647353>
- Budd G.E., Daley A.C. 2012. The lobes and lobopods of *Opabinia regalis* from the middle Cambrian Burgess Shale // *Lethaia*. V. 45. P. 83–95. <https://doi.org/10.1111/j.1502-3931.2011.00264.x>
- Butterfield N.J. 1994. Burgess Shale-type fossils from a Lower Cambrian shallow-shelf sequence in northwestern Canada // *Nature*. V. 369. P. 477–479. <https://doi.org/10.1038/369477a0>
- Carroll R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. Freeman, N-Y. P. i–xiv+1–698.
- Carroll S.B. 1995. Homeotic genes and the evolution of arthropods and chordates // *Nature*. V. 376. P. 479–485. <https://doi.org/10.1038/376479a0>
- Cohn M.J., Tickle C. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes // *Nature*. V. 399. P. 474–479. <https://doi.org/10.1038/20944>
- Collins D. 1996. The “evolution” of *Anomalocaris* and its classification in the arthropod class Dinocarida (nov.) and order Radiodonta (nov.) // *J. Paleontol.* V. 70. P. 280–293. <https://doi.org/10.1017/S0022336000023362>
- Cong P.Y., Edgecombe G.D., Daley A.C. et al. 2018. New radiodonts with gnathobase-like structures from the Cambrian Chengjiang biota and implications for the systematics of Radiodonta // *Pap. Palaeontol.* V. 4. P. 605–621. <https://doi.org/10.1002/spp2.1219>
- Crampton G.C. 1922. The derivation of certain types of head capsule in insects from crustacean prototypes // *Proc. Entomol. Soc. Wash.* V. 24. P. 153–158.
- Dick M.H. 1998. *Hox* genes and annelid-arthropod relationships // *Arthropod Relationships* / Eds R.A. Fortey, R.H. Thomas. Chapman & Hall, London. P. 35–41. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4904-4_4
- Dohle W., Scholtz G. 1988. Clonal analysis of the crustacean segment: the discordance between genealogical and segmental borders // *Development*. V. 104. Suppl. P. 147–160. <https://doi.org/10.1242/dev.104.Supplement.147>
- Dohrn A. 1881. Die Pantopoden des Golfes von Neapel // *Fauna und Flora des Golfes von Neapel*. V. 3. P. 1–252.
- Dzik J. 2011. The xenusian-to-anomalocaridid transition within the lobopodians // *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* V. 50. P. 65–74.
- Edgecombe G.D., Legg D.A. 2014. Origins and early evolution of arthropods // *Palaeontology*. V. 57. P. 457–468. <https://doi.org/10.1111/pala.12105>
- Evans M.E.G. 1975. The jump of *Petrobius* (Thysanura, Machilidae) // *J. Zool.* V. 176. P. 49–65. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1975.tb03187.x>
- Fryer G. 1998. A defence of arthropod polyphyly // *Arthropod Relationships* / Eds R.A. Fortey, R.H. Thomas. Chapman & Hall, London. P. 23–33. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4904-4_3
- Haeckel E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. V. 2. Georg Reimer, Berlin. S. i–clx+1–462.
- Hansen H.J. 1893. A contribution to the morphology of the limbs and mouth-parts of crustaceans and insects // *Ann. Mag. nat. hist. Ser. 6*. V. 12. P. 417–434.

- Hennig W.* 1981. *Insect Phylogeny*. Wiley, Chichester. P. i–xxii+1–495.
- Hessler R.R., Newman W.A.* 1975. A trilobitomorph origin for the Crustacea // *Foss. Strat.* N 4. P. 437–459.
- Holmgren N.* 1916. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Vorstudien zu einer Phylogenie der Arthropoden // *K. Svenska vetensk. Handl.* V. 56. N 1. P.1–303.
- Hörandl E., Stuessy T.F.* 2010. Paraphyletic groups as natural units of biological classification // *Taxon.* V. 59. P. 1641–1653. <https://doi.org/10.1002/tax.596001>
- Ide F.P.* 1935. Post embryological development of Ephemeroptera (mayflies). External characters only // *Can. J. Res.* V. 12. P. 433–478. <https://doi.org/10.1139/cjr35-037>
- Jacobs D.K.* 1990. Selector genes and the Cambrian radiation of Bilateria // *PNAS.* V. 87. P. 4406–4410. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.11.440>
- Korn H.* 1959. Vergleichend-embryologische Untersuchungen an *Harmothoe* Kinberg, 1857 (*Polychaeta, Annelida*), Organogenese und Neurosekretion // *Z. Wiss. Zool. A.* V. 161. P. 346–443.
- Kukalová-Peck J.* 1983. Origin of the insect wing and wing articulation of the arthropodan leg // *Can. J. Zool.* V. 61. P. 1618–1669. <https://doi.org/10.1139/z83-217>
- Kukalová-Peck J.* 1987. New Carboniferous Diplura, Monura, and Thysanura, the hexapod ground plan, and the role of thoracic side lobes in the origin of wings (Insecta) // *Can. J. Zool.* V. 65. P. 2327–2345. <https://doi.org/10.1139/z87-352>
- Kukalová-Peck J.* 1992. The “Uniramia” do not exist: the ground plan of the Pterygota as revealed by Permian Diaphanopteroidea from Russia (Insecta: Paleodictyopteroidea) // *Can. J. Zool.* V. 70. P. 236–255. <https://doi.org/10.1139/z92-037>
- Liu Y., Melzer R.R., Haug J.T.* et al. 2016. Three-dimensionally preserved minute larva of a great-appendage arthropod from the early Cambrian Chengjiang biota // *PNAS.* V. 113. P. 5542–5546. <https://doi.org/10.1073/pnas.1522899113>
- Logan G.A., Hayes J.M., Hieshima G.B., Summons R.E.* 1995. Terminal Proterozoic reorganization of biogeochemical cycles // *Nature.* V. 376. P. 53–56. <https://doi.org/10.1038/376053a0>
- Lubbock J.* 1873. *Monograph of the Collembola and Thysanura*. Ray Society, London. P. i–x+1–265.
- Manton S.M.* 1973. Arthropod phylogeny – a modern synthesis // *J. Zool.* V. 171. P. 111–130. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1973.tb07519.x>
- Marden J.H., Kramer M.G.* 1994. Surface-skimming stoneflies: a possible intermediate stage in insect flight evolution // *Science.* V. 266. P. 427–430. <https://doi.org/10.1126/science.266.5184.427>
- McGinnis W., Krumlauf R.* 1992. Homeobox genes and axial patterning // *Cell.* V. 68. P. 283–302. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(92\)90471-N](https://doi.org/10.1016/0092-8674(92)90471-N)
- Meyen S.V.* 1988. Origin of the angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // *Bot. J. Linn. Soc.* V. 97. P. 171–178. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1988.tb02459.x>

- Minter N.J., Braddy S.J. 2006. Walking and jumping with Palaeozoic apterygote insects // *Palaeontology*. V. 49. P. 827–835. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2006.00571.x>
- Nielsen C. 2003. Proposing a solution of the Articulata–Ecdysozoa controversy // *Zool. Scr.* V. 32. P. 475–482. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2003.00122.x>
- Nilsson D.-E., Osorio D. 1998. Homology and parallelism in arthropod sensory processing // *Arthropod Relationships* / Eds R.A. Fortey, R.H. Thomas. Chapman & Hall, London. P. 333–347. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4904-4_25
- Oken L. 1811. *Lehrbuch der Naturphilosophie*. Teil III. Friedrich Frommann, Jena. S. i–xxiv+1–374.
- Omodeo P., Minelli A., Baccetti B. 1980. On the phylogeny of pterygote insects // *Boll. Zool.* V. 47. Suppl. 1. P. 49–63. <https://doi.org/10.1080/11250008009438705>
- Osorio D., Averof M., Bacon J.P. 1995. Arthropod evolution: great brains, beautiful bodies // *Trends Ecol. Evol.* V. 10. P. 449–454. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)89178-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)89178-8)
- Patel N.H. 1994. The evolution of arthropod segmentation: insights from comparisons of gene expression patterns // *Development*. Suppl. P. 201–207. <https://doi.org/10.1242/dev.1994.Supplement.201>
- Patel N.H., Martin-Blanco E., Coleman K.G. et al. Expression of *engrailed* proteins in arthropods, annelids, and chordates // *Cell*. 1989. V. 58. P. 955–968. [https://doi.org/10.1016/0092-8674\(89\)90947-1](https://doi.org/10.1016/0092-8674(89)90947-1)
- Potin G.J.-M., Daley A.C. 2023. The significance of *Anomalocaris* and other Radiodonta for understanding paleoecology and evolution during the Cambrian explosion // *Front. Earth Sci.* V. 11. 1160285. <https://doi.org/10.3389/feart.2023.1160285>
- Prpic N.M. 2008. Parasegmental appendage allocation in annelids and arthropods and the homology of parapodia and arthropodia // *Front. Zool.* V. 5. P. 1–5. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-5-17>
- Rasnitsyn A.P. 1996. Conceptual issues in phylogeny, taxonomy, and nomenclature // *Contrib. Zool.* V. 66. P. 3–41. <https://doi.org/10.1163/26660644-06601001>
- Schram F.R. 1984. Fossil Syncarida // *Trans. San Diego Soc. Nat. Hist.* V. 20. P. 189–246.
- Sharov A.G. 1966. *Basic Arthropodan Stock with Special Reference to Insects*. Pergamon Press, Oxford. P. i–xii+1–271.
- Shcherbakov D.E. 1996. Paraphyly and homeotic transformations in arthropod evolution // *International Symposium on the Relationships of Major Arthropod Groups. Programme and Abstracts*. Nat. Hist. Mus., London. P. 24.
- Shcherbakov D.E. 1999. Controversies over the insect origin revisited // *Proc. 1st. Int.l Palaeontomol. Conf. Moscow 1998*. AMBA projects AM/PFICM98/1.99, Bratislava. P. 141–148.
- Shcherbakov D.E. 2017. Insects are flying shrimps, myriapods are arthropod snakes – towards a new synthesis // *Invert. Zool.* V. 14. P. 197–204. <https://doi.org/10.15298/invertzool.14.2.15>
- Snodgrass R.E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora, and Arthropoda // *Smiths. Misc. Coll.* V. 97. N 6. P. 1–159.

- Strausfeld N.J.* 2009. Brain organization and the origin of insects: an assessment // Proc. r. soc. B. V. 276. P. 1929–1937. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1471>
- Tillyard R.J.* 1930. The evolution of the class Insecta // Pap. Proc. r. soc. Tasmania. P. 1–89.
- Van Roy P., Daley A.C., Briggs D.E.* 2015. Anomalocaridid trunk limb homology revealed by a giant filter-feeder with paired flaps // Nature. V. 522. P. 77–80. <https://doi.org/10.1038/nature14256>
- Wägele J.W.* 1989. On the influence of fishes on the evolution of benthic crustaceans // J. Zool. Syst. Evol. Res. V. 27. P. 297–309. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.1989.tb00352.x>
- Whittington P.M., Bacon J.P.* 1998. The organization and development of the arthropod ventral nerve cord: insights into arthropod relationships // Arthropod Relationships / Eds R.A. Fortey, R.H. Thomas. Chapman & Hall, London. P. 349–367. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4904-4_26
- Williams J.A., Carroll S.B.* 1993. The origin, patterning, and evolution of insect appendages // BioEssays. V. 15. P. 567–577. <https://doi.org/10.1002/bies.950150902>

Homeosis, heterochronies and transformations of the body plan in the evolution of Arthropoda

D.E. Shcherbakov

The key points of the main evolutionary line of arthropods, leading from polychaetes to insects, are considered. The deep comprehensive similarity of the most primitive insects, jumping bristletails, with malacostracans, especially syncarids, leaves no doubt about the origin of the former directly from the latter. The similarity of mayfly nymphs to bristletails confirms that the evolution of Pterygota began with amphibiotic Palaeoptera. Myriapods are secondarily simplified descendants of early hexapods, having lost the division of the body into the thorax and abdomen and other ancestral characters due to transition to a cryptic lifestyle. Entognathous insects model the initial stages of myriapodization of bristletails. Following Sharov, the insect ancestry can be traced back into deep time via archaic crustaceans to trilobitomorphs, Megacheira and further to the most ancient arthropods – dinocarids with grasping antennae (but without walking legs!). Many structural features of arthropods were formed in Polychaeta – the most primitive Articulata. The most similar to arthropods are scale worms (Aphroditacea). By analogy with myriapods and entognaths, lobopods and non-arthropodan Ecdysozoa should be interpreted as lateral branches from the dinocarid root of Arthropoda, which followed the path of simplifying the body plan. Transformations of body plans occurred through heterochronies and heterotopies (including gamoheterotopies).

Keywords: Malacostraca, Syncarida, Archaeognatha, Ephemeroptera, Entognatha, Myriapoda, Remipedia, Megacheira, Dinocarida, Lobopoda, Ecdysozoa, Nematelminthes, Aphroditacea, neoteny, homeosis, gamoheterotopy, tagmosis, thorax, abdomen, trochophore

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa. Серия «Гео-биологические системы в прошлом». Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии М.: ПИН РАН, 2023. С. 182–193. <http://www.paleo.ru/institute/publications/>

УДК 563.911+575.8+551.73.5

АБЕРРАНТНЫЕ ВЕТВЛЕНИЯ РУК У ПАЛЕОЗОЙСКИХ КРИНОИДЕЙ

Г.В. Миранцев

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
gmirantsev@gmail.com*

На материале из среднего-верхнего карбона (пенсильвания) Подмосковья описаны случаи изменчивости и aberrаций в ветвлениях рук у морских лилий. Приведен краткий обзор некоторых групп палеозойских морских лилий с aberrантными ветвлениями рук и рассмотрены возможные механизмы их возникновения. Показано, что aberrации в ветвлениях рук могут возникать как в результате механических повреждений при неправильной (аугментативной) регенерации, так и при исходных нарушениях протекания онтогенеза. Последние случаи показывают возможный эволюционный потенциал группы. Закрепление подобных aberrаций в филогенезе отдельных групп морских лилий приводило к видообразованию и формированию новых таксонов более высокого ранга.

Ключевые слова: криноидеи, иглокожие, морские лилии, aberrации, регенерация, эволюция, ветвления рук

ВВЕДЕНИЕ

Руки морских лилий являются основными пищесборными структурами. В онтогенезе руки морских лилий закладываются на поздних стадиях после формирования табличек чашечки. После формирования одной или нескольких брахиалей могут неоднократно ветвиться по одной из четырех основных моделей (изотомически, гетеротомически, эндотомически, экзотомически) или оставаться неразветвленными. Различный тип ветвлений рук морских лилий позволяет избежать конкуренции в многовидовых

криноидных сообществах благодаря питанию разноразмерными частицами пищи (Ausich, 1980). Современные морские лилии, относящиеся к подклассу *Articulata*, могут иметь как полностью неветвящиеся руки, так и руки с многократными ветвлениями. Количество и характер ветвления рук – важный диагностический признак криноидей разного таксономического уровня, от видового до семейственного. Строение рук (количество ветвей, характер ветвлений) остается, обычно, неизменным для каждого из видов морских лилий. Исключением, как правило, являются ювенильные формы морских лилий, отличающиеся меньшим числом ветвлений, грациальностью брахиалей и прочими признаками (Peters, Lane, 1990 и др.). В ходе онтогенеза новые брахиали закладываются в дистальной части руки. Ткани, окружающие радиальный амбулакральный канал, являются организатором членистого строения и ветвления рук у криноидей.

На палеозой приходится период расцвета и многообразия класса криноидей. В разных группах палеозойских морских лилий нередко встречаются различные аберрантные формы, отклоняющиеся от характерной для иглокожих пятилучевой симметрии и имеющие меньшее количество радиусов (как правило три). Уменьшение радиусов у палеозойских криноидей могло происходить вплоть до полной их редукции у безруких морских лилий (Арендт, 1970). Другим примерами аберрантных ветвлений, также связанные по своему происхождению с гетерохрониями, являются многорукие морские лилии.

Большой интерес представляют также экземпляры с отклоняющимся от нормы количеством (обычно большим числом) ветвлений, которые ранее авторы связывали только с неправильной посттравматической регенерацией, характерной для криноидей (Gahn, Baumiller, 2010). У подобных аберрантных экземпляров наблюдаются нарушения ветвления рук в виде дополнительной бифуркации или ее отсутствия, возникающие при переразвитии или задержке развития рук, а также при регенерации после травмы.

ТРЕХРУКИЕ И ДРУГИЕ АБЕРРАНТНЫЕ ФОРМЫ ПАЛЕОЗОЙСКИХ КРИНОИДЕЙ

У некоторых палеозойских морских лилий трехлучевая симметрия выражена особенно ярко. У трехруких форм морских лилий руки, как правило, развиваются в трех радиусах: А, С и D. В радиусах В и Е ответвление радиального амбулакального канала отсутствует. Трехруким формам криноидей посвящена подробная монография Ю.А. Арендта (1981). В текущей работе они детально не рассматриваются. К наиболее ярким представителям трехруких морских лилий относятся, например, гибокриниды, выделенные в самостоятельный отряд (Рожнов, 1985). У другой группы палеозойских морских лилий – гипокринид – процесс редукции рук мог

происходить еще дальше вплоть до полной их утраты (Арендт, 1970). Изучение эволюции и онтогенеза этих групп криноидей показывает, что по происхождению они являются пedomорфными, у которых в ходе развития не были сформированы отдельные радиальные каналы амбулакральной системы, инициирующие развитие рук.

У некоторых многоруких палеозойских криноидей диспарид (семейства аллагекриниды и катиллокриниды) от одной радиальной таблички могло отходить сразу большое количество рук, без каких-либо ветвлений. Образование подобных многоруких форм морских лилий, вероятно, связано с отхождением множественных радиальных каналов амбулакральной системы непосредственно от самого амбулакрального кольца (Рожнов, 2013; Rozhnov, 2014). У современных морских лилий в ходе онтогенеза в каждом из радиусов имеется по пять щупалец, отходящих от радиального кольца, четыре из которых (по два с каждой стороны) в дальнейшем редуцируются, а центральные развиваются в радиальные каналы (Иванова-Казас, 1978). Ветвления рук большинства остальных морских лилий обусловлены бифуркациями радиального амбулакрального канала. Многорукые палеозойские морские лилии имеют по всей видимости пedomорфное происхождение: первичные щупальца, не артрофировались, а развивались в радиальные каналы у взрослых форм (Рожнов, 2013; Rozhnov, 2014).

ПОСТТРАВМАТИЧЕСКИЕ АБЕРРАЦИИ

Криноидеи, как и большинство других иглокожих, обладают высокими регенеративными способностями и могут вновь восстанавливать утраченные части тела. Наиболее показательны в этом отношении регенерации рук морских лилий, примеры которых хорошо известны и у ископаемых форм (Gahn, Baumiller, 2005, 2010; Oji, 2001, 2015; Mirantsev, 2015a и др.). Считается, что данный феномен регенерации рук был унаследован криноидеями от предков и встречался на всем протяжении эволюции группы (Gahn, Baumiller, 2010). Регенерации рук у палеозойских криноидей обычно связывают с атаками морских хищников, прежде всего рыб (Gahn, Baumiller, 2005). Однако, предполагается также, что основной пищей хищников могли служить и обитавшие на кронах симбионты, прежде всего гастроподы-платицератиды (рис. 1,а; Brett et al., 2004; Syverson et al., 2018), а нанесенные травмы на кронах криноидей таким образом быть случайными, а не целенаправленными.

Разделяют несколько типов регенерации рук морских лилий (Minckert, 1905; Candia Carnevali, Bonasoro, 2001):

1) наиболее распространенная, репродуктивная регенерация, приводящая к восстановлению утраченной части руки;

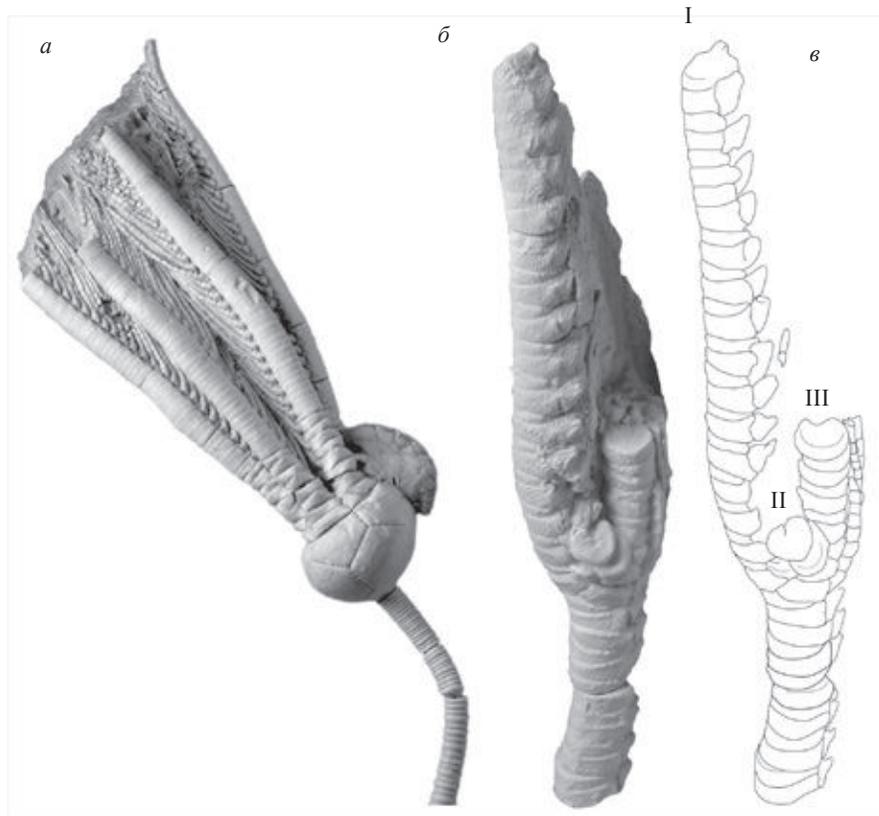


Рис. 1. *Cromyocrinus simplex* Trautschold, 1867: *a* – типичный экземпляр кроны, с пятью неразветвленными руками (рука радиуса В с противоположной стороны) с прикрепленной гастроподой-комменсалом *Platyceras parasiticum* (Trautschold 1867); *б* – дистальная часть руки (ПИН, колл. № 5450), с аберрантным ветвлением, вызванным процессом аугментативной регенерацией; *в* – прорисовка. Латинскими цифрами (I-III) обозначены ветвления. Касимовский ярус, кривякинский горизонт, суворовская свиты; Касимовский карьер. Длина масштабного отрезка – 10 мм (*a*), 5 мм (*б-в*).

2) аугментативная или дополнительная регенерация, при которой происходит замена одной ветви руки двумя или несколькими ветвлениями, что приводит к увеличению общего числа рук;

3) редуکتивная регенерация, приводящая к замене двойного ветвления одним с последующим уменьшением общего числа рук.

В течение роста имеется четкий и резкий переход между неповрежденной частью и регенерированной частью руки. Регенерированная часть обычно существенно уже и меньше по размеру. Однако полностью восстановленная регенерированная рука обычно мало чем отличается по форме и размеру от утраченной. Поэтому практически невозможно выявлять слу-

чай репродуктивной регенерации, при полном восстановлении руки, особенно на ископаемом материале.

Большое значение для регенераций рук и аутономии у современных морских лилий имеют сизигии и криптосизигии – особые пары брахиалей, неподвижно соединенные между собой лигаментами – мутабельной соединительной тканью (МСТ), а не мускульными волокнами. Эксперименты по регенерации после травматической ампутации, затрагивающей подвижные или полуподвижные соединения брахиалей выявили более частые структурные аномалии (Carnevali et al., 1993) в этих местах. Таким образом именно наличие МСТ делают места такого соединения наиболее приспособленными для аутономии и последующей регенерации (Holland, Grimmer, 1981).

Для правильной регенерации криноидей, при которой происходит именно восстановление утраченных частей тела, решающее значение имеет наличие адорального нервного центра, расположенного в базальной части теки (Gahn, Baumiller, 2010; Oji, 2015). Однако, даже при сохранении адорального нервного центра при регенерации рук количество примибрахиалей у современных стебельчатых морских лилий – изокринид имеет тенденцию изменяться по сравнению с исходным числом (Oji, 1986), что приводит к неправильной регенерации.

Нарушения нормального роста (появление лишних бифуркаций) у иглокожих также возникает при регенерации игл морских ежей, шипов морских лилий (Arendt, 2012, pl. II, fig. 36, 37) и анальных трубок камерат (Gahn, Baumiller, 2010) когда основные внутренние органы никак не задеты. Случаи аугментативной регенерации рук с формированием аберрантного ветвления отмечены у некоторых палеозойских криноидей (Ubaghs, 1978; Gahn, Baumiller, 2010). Ниже приведём описание подмосковного экземпляра *Cromyocrinus simplex* с аберрантным ветвлением руки.

Аберрантное ветвление рук у подмосковного *Cromyocrinus simplex*

Cromyocrinus – является одним из немногих родов палеозойских кладидных морских лилий, сохранивших пять неразветвленных рук, по одной в каждом радиусе (рис. 1,а). Данный признак был, вероятно, унаследован от предковых кромиокринид рода *Ureocrinus* или сходного с ним предкового рода. Многочисленные изученные находки *Cromyocrinus* (более 250 экземпляров) из средне-верхнекаменноугольных отложений Московской синеклизы подтверждают высокую стабильность данного признака, указывая на уникальность описываемого ниже экземпляра. Дополнительные ветвления у аберрантного экземпляра *C. simplex* (ПИН, колл. № 5450) располагаются в дистальной части руки радиуса D (рис. 1,б-в). Дистальное положение абер-

рантных ветвлений свидетельствует в пользу постравматической регенерации, поскольку именно дистальные части рук были наиболее подвержены повреждениям и укусам. Примечательно, что дополнительная ветвь справа дает еще одну бифуркацию сразу же на первом брахиальном членике ПBr1 (первой секундибрахиали, брахиальном членике, находящемся сразу выше ветвления). Таким образом в радиусе D расположено три ветви. Аналогичный случай трифуркации руки в ходе аугментативной регенерации описан у нижнекарбоновой камераты *Aorocrinus immaturus* (Gahn, Baumiller, 2010).

Ранее в литературе были отмечены подобные случаи, обусловленные повторной регенерацией после нового повреждения. (Thomka, Eddy, 2018; Thomka et al., 2022). Данные примеры характеризуются последовательными ступенчатыми изменениями в размерах отдельных скелетных элементов (рук, шипов), свидетельствующих о повторных атаках со стороны хищников. Однако появление второго ветвления у изученного экземпляра *C. simplex* вряд ли связано с повторной регенерацией, поскольку оно располагается достаточно низко, на ПBr1. Вероятно, все три ветви сформировались в ходе единого неправильного регенеративного процесса.

Одна из гипотез, объясняющая формирование подобных aberrантных ветвлений, является результат механического разрушения брахиалей с последующим инициированием множественных участков регенераций (Gahn, Baumiller, 2010). Данные примеры аугментативной регенерации также могут быть отчасти связаны с отсутствием сизигийного и криптосизигийного сочленения у большинства палеозойских криноидей, благоприятного для аутотомии, и наличием мускульного сочленения, более подверженного структурным аномалиям.

АБЕРРАЦИИ, СВЯЗАННЫЕ С ИСХОДНЫМ НАРУШЕНИЕМ ХОДА ОНТОГЕНЕЗА

Другим процессом, порождающим aberrантные ветвления, является недоразвитие или переразвитие всех рук или только в отдельных радиусах. Изучение подобных aberrаций, вызванных разными гетерохрониями, на массовом материале наиболее плодотворно для выявления эволюционных тенденций в отдельных группах морских лилий. Массовый материал позволяет также избежать неверных определений систематического положения и выделений подобных aberrантных экземпляров в самостоятельные таксоны. В качестве примеров таких aberrаций можно указать трехрукие экземпляры гибокринид *Hoplocrinus*, ранее рассматриваемые как самостоятельный род *Baerocrinus* (Sprinkle, Moore, 1978). Подобные aberrации имели явно эволюционную тенденцию для группы и закреплялись в филогенезе гибокринид приводя к формированию трехрукости у этих криноидей (Semenov et al., 2021).

Аберрантные экземпляры каменноугольных криноидей с нарушениями в ветвлениях рук, вызванными гетерохрониями

У двух изученных экземпляров криноидей *Pegocrinus* cf. *bijugus* руки не образуют ветвлений (рис. 2, а, г-ж), в отличие от типичных представителей рода, обладающих десятью ветвями рук (по две ветви в каждом из ра-

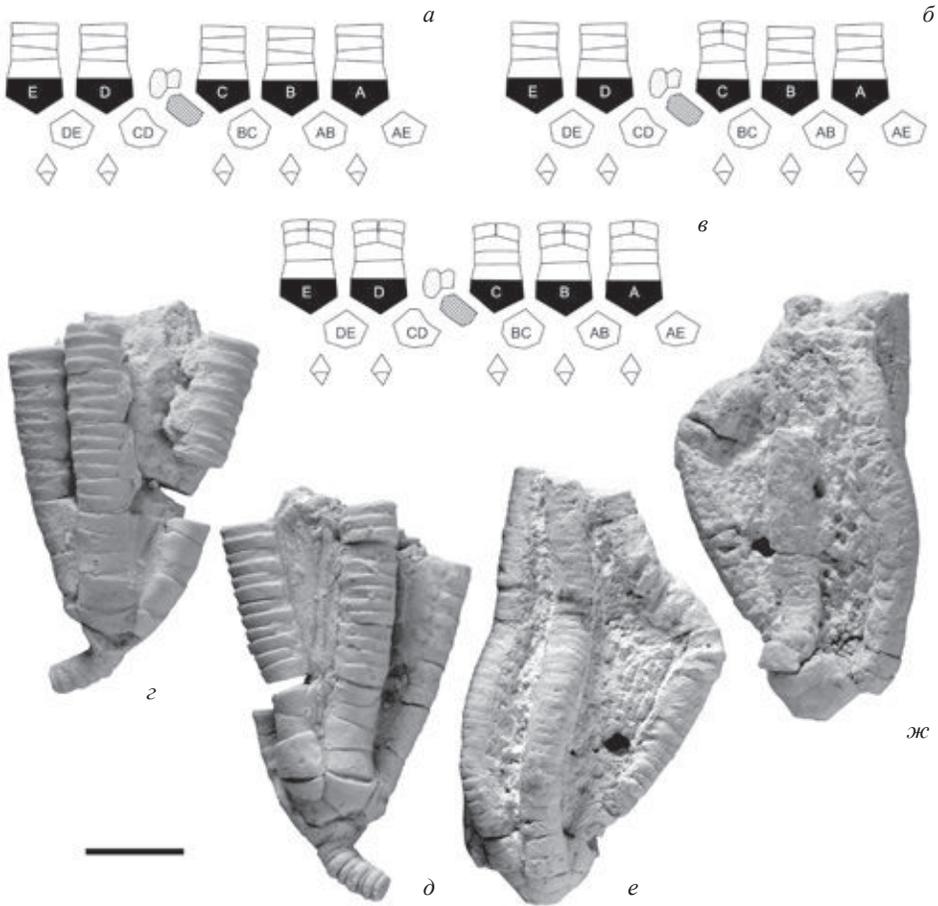


Рис. 2. *Pegocrinus bijugus* (Trautschold, 1867), экземпляры с аберрантным ветвлением (г – ж) их развертки (а, б); а – развертка пятирукого экземпляра, б – шестирукий экземпляр (голотип “*Poteriocrinus*” *originarius* Trautschold, 1867, с ветвлением в радиусе С, в – развертка типичного десятирукого экземпляра; г, д – ПИН, колл. № 137, пятирукий экземпляр, вид со стороны радиуса Е и интеррадиуса ВС, ?московский ярус, мячковский горизонт; д. Титово; е, ж – ПИН, колл. № 5362, пятирукий экземпляр, вид со стороны радиуса А и интеррадиуса CD, московский ярус, верхи подольского – низы мячковского горизонта; Щурово. Длина масштабного отрезка – 10 мм. Тут и далее, на рис. 3: радиальные таблички закрашены черным цветом, радианальная табличка закрашена штриховкой, X-анальные и вышележащие таблички закрашены крапом. Дистальные части рук не изображены.

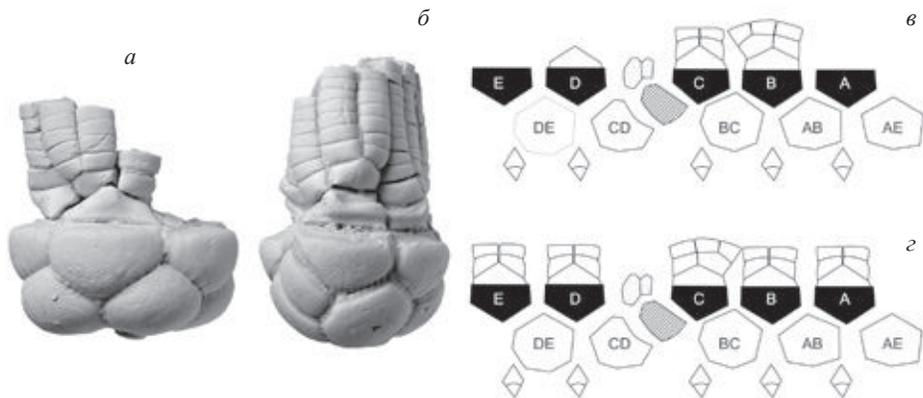


Рис. 3. *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867), экземпляры с абберрантным ветвлением (а, б) и их развертки (в, г); а, в – ПИН, экз. № 5450/796, дополнительное ветвление присутствует в радиусе В слева; в, г – ПИН, экз. № 5450/795, дополнительное ветвление присутствует в радиусе С справа. Касимовский ярус, кревьякинский горизонт, суворовская свита; Касимовский карьер. Длина масштабного отрезка – 10 мм.

диусов). Данные экземпляры вряд ли представляют собой примеры редутивной регенерации, поскольку ветвления отсутствуют во всех радиусах. В литературе описан абберрантный шестирукий экземпляр *P. bijugus* как самостоятельный вид и род – “*Poteriocrinus*” (= *Ophiurocrinus*) *originarius* (Trautschold, 1867, 1879). У единственного известного типового экземпляра ветвления отсутствуют во всех радиусах, за исключением С (рис. 2, б). Общая морфология чашечки, кроны (за исключением характера ветвления рук) идентична другим экземплярам *P. bijugus*.

Два экземпляра морских лилий кромиокрынид *Mooreocrinus geminatus* (Trautschold, 1867) из отложений суворовской свиты кревьякинского горизонта касимовского яруса демонстрируют развитие дополнительных ветвлений рук. У типичных представителей вида руки ветвятся в каждом радиусе один раз на первых примибрахиалах, образуя при этом десять ветвлений. У обоих изученных экземпляров имеется по 11 ветвей рук. У экз. ПИН, № 5450/795 дополнительное ветвление присутствует в радиусе С справа, а у экз. ПИН № 5450/796 в радиусе В слева (рис. 3). При этом, в обоих случаях, руки ветвятся на одном уровне сразу на первых секундибрахиалах что вряд ли связано с аугментативной регенерацией при механических повреждениях. У многоруких представителей семейства *Stromyocrinidae*, имеющих более чем десять рук, дополнительные ветвления второго порядка возникают как раз на самых нижних первых секундибрахиалах. При этом дополнительные ветвления могут присутствовать в разных радиусах у разных таксонов (А, С и D у *Aglaocrinus*, *Ethelocrinus*, *Parethelocrinus*

и *Parulocrinus*; В и Е у *Probletocrinus*). Таким образом, аберрантные экземпляры *Mooreocrinus* показывают эволюционный потенциал и морфогенетические возможности всего семейства.

К сходным по своему происхождению аберрациям может быть отнесена и изменчивость в характере ветвления рук, а именно в количестве примитивных брахиалей. Данный признак достаточно стабильный для многих таксонов кладидных морских лилий. К примеру, для *Pegocrinus* и *Moscovicrinus* характерны экземпляры с двумя-тремя примитивными брахиальями. Экземпляры с одной примитивной брахиалью крайне редки (Rozhnov, Mirantsev, 2014). Между тем, закрепление подобных аберраций в филогенезе у данных таксонов приводило, по-видимому, к дальнейшему видообразованию и формированию впоследствии новых таксонов с одной примитивной брахиалью (Миранцев, 2015).

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕТВЛЕНИЙ РУК МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Ранее были выявлены закономерности в расположении ветвей и особенностях ветвления рук у одного из наиболее распространенных видов криноидей из среднего-верхнего карбона Подмосковского бассейна – *Moscovicrinus multiplex* (Rozhnov, Mirantsev, 2014). У большинства экземпляров наименьшее число ветвлений находилось в радиусе А (одно ветвление). В радиусах В и Е чаще всего располагались по три ветви, при этом их положение было ассиметричным: в радиусе Е второе ветвление происходит только на правой ветви, а в радиусе В – только на левой. В двух других радиусах С и D находилось по четыре ветви. Таким образом, в расположении ветвей выявляется двусторонняя симметрия относительно плоскости симметрии, проходящей через радиус А и интеррадиус CD. Новый массовый материал, собранный преимущественно из отложений суворовской свиты кривякинского горизонта, показывает более широкие диапазоны изменчивости в ветвлениях рук у этого вида. Стоит отметить, что экземпляры отбирались из одного слоя и нередко в пределах одной колонии (массового захоронения криноидей), поэтому их можно рассматривать как одну популяцию, а отклонения в рамках внутривидовой изменчивости.

Наблюдения на новом материале в целом подтвердили выявленную ранее закономерность расположения ветвлений рук и выявили широкий диапазон вариаций. Третье ветвление, нехарактерное для вида, у многих экземпляров расположено не на нижних тертибрахиялях, что характерно для ветвлений *Moscovicrinus* в целом, а достаточно высоко, без каких-либо закономерностей. Это свидетельствует, что данные ветвления являются результатами аугментативной регенераций. В пользу этого также свидетельствуют сохранившиеся следы регенераций рук на третьих ветвлениях у ряда экземпляров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Аберрантные ветвления рук морских лилий не всегда были связаны с регенерациями, как предполагалось ранее. Появление/исчезновение дополнительных ветвлений рук у изученных криноидей может быть проявлением эволюционных трендов и частными случаем гетерохроний. Подобные мутации в отдельных случаях могли закрепляться в эволюции и приводить к формированию новых таксонов.

Автор выражает благодарность академику РАН, д.б.н. С.В. Рожнову (ПИН РАН) за ценные замечания. Автор признателен И.П. Большианову (г. Москва) за передачу экземпляра *Moscovicrinus* с аберрантным ветвлением рук.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-24-00585, <https://rscf.ru/project/23-24-00585/>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арендт Ю.А.* Морские лилии гипокриниды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1970. Т. 128. 220 с.
- Арендт Ю.А.* Трехрукие морские лилии // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1981. Т. 189. 196 с.
- Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М.: Наука. 1978. 166 с.
- Миранцев Г.В.* Морские лилии неверовской свиты верхнего карбона Московской синеклизы: систематика, морфология и экология. Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2015. 235 с.
- Рожнов С.В.* Нубогінеа новый подкласс морских лилий // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280. №. 4. С. 1012.
- Рожнов С.В.* Историческое развитие симметрии иглокожих: от первичной билатерально-асимметричной метамерии к пентамерии // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. М.: ПИН РАН, 2013. С. 181–203.
- Arendt Yu.A.* The early Permian crinoid *Hypermorphocrinus magnospinosus* from Cisuralia // Paleontol. Journ. 2012. V. 46. N 8. P. 877–885.
- Ausich W.I.* A model for niche differentiation in Lower Mississippian crinoid communities // Journ. of Paleontol. 1980. V. 54. N. 2. P. 273–288.
- Brett C.E., Gahn F.J., Baumiller T.K.* Platycteratid gastropods as parasites, predators, and prey and their possible effects on echinoderm hosts: collateral damage and targeting // Geological Society of America Abstracts with Programs. 2004. V. 36. N 5. P. 478.
- Candia Carnevali M.D., Bonasoro F.* Microscopic overview of crinoid regeneration // Microscopy research and technique. 2001. V. 55. N 6. P. 403–426.

- Candia Carnevali M.D., Lucca E., Bonasoro F.* Mechanisms of arm regeneration in the featherstar *Antedon mediterranea*: healing of wound and early stages of development // Journ. of Experimental Zool. 1993. V. 267. N 3. P. 299–317.
- Gahn F.J., Baumiller T.K.* Arm regeneration in Mississippian crinoids: evidence of intense predation pressure in the Paleozoic? // Paleobiology. 2005. V. 31. N 1. P. 151–164.
- Gahn F.J., Baumiller T.K.* Evolutionary history of regeneration in crinoids (Echinodermata) // Integrative and Comparative Biology. 2010. V. 50. N 4. P. 514–514.
- Holland N.D., Grimmer J.C.* Fine structure of syzygial articulations before and after arm autotomy in *Florometra serratissima* (Echinodermata: Crinoidea) // Zoomorphology. 1981. V. 98. N 2. P. 169–183.
- Minkert W.* Über regeneration bei Comatuliden nebst ausführungen über die auffassung und bedeutung der zyzygieen // Archiv Naturgeschie. 1905. V. 71. P. 163–244.
- Mirantsev G.V.* Regeneration in Pennsylvanian crinoids from the Moscow region // Progress in Echinoderm Palaeobiology: Cuadernos del Museo Geominero. 2015a. V. 19. P. 105–108.
- Oji T.* Fossil record of echinoderm regeneration with special regard to crinoids // Microscopy Research and Technique. 2001. V. 55. N 6. P. 397–402.
- Oji T.* Regeneration, predatory–prey interaction, and evolutionary history of articulate crinoids // Palaeoworld. 2015. V. 24. N 4. P. 389–392.
- Peters J., Lane N.G.* Ontogenetic adaptations in some Pennsylvanian crinoids // Journal of Paleontology. 1990. V. 64. N 3. P. 427–435.
- Rozhnov S.V.* Symmetry of echinoderms: from initial bilaterally-asymmetric metamerism to pentaradiality // Natural Science. 2014. V. 6. N 4. P. 171–183.
- Rozhnov S.V., Mirantsev G.V.* Structural aberrations in the cup in cladid crinoids from the Carboniferous of the Moscow region // Paleontol. Journ. 2014. V. 48. N 12. P. 1243–1257.
- Semenov N.K., Terentyev S.S., Mirantsev G.V., Rozhnov S.V.* A new hybocrinid genus (Echinodermata, Crinoidea) from the Middle Ordovician of Ladoga Glint on the Volkhov River // Paleontol. Journ. 2021. V. 55. N 1. P. 54–63.
- Sprinkle J., Moore R.C.* Hybocrinida, Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Echinodermata 2 / Eds R.C. Moore, C. Teichert. Boulder CO–Lawrence KS: Geol. Soc. Am. Univ. Kansas press. 1978. V. 1. P. 564–574.
- Syverson V.J.P., Brett C.E., Gahn F.J., Baumiller T.K.* Spinosity, regeneration, and targeting among Paleozoic crinoids and their predators // Paleobiology. 2018. V. 44. N 2. P. 290–305.
- Thomka J.R., Eddy D.B.* Repeated regeneration of crinoid spines in the Upper Pennsylvanian of eastern Ohio: evidence of elevated predation intensity and significance for predator-driven evolution of crinoid morphology // Palaios. 2018. V. 33. N 11. P. 508–513.

- Thomka J.R., Smith H.K., Brett C.E., Eddy D.B.* Crinoid Anal Sac Spines with Multiple Planes of Regeneration: Predation-Generated Features in the Upper Pennsylvanian of Eastern Ohio, USA // Contributions from the Museum of Paleontology, Univ. Michigan. 2022. V. 34. N 10. P. 141–147.
- Trautschold H.* Einige crinoideen und andere Thierreste des jüngeren Bergkalks im Gouvernement Moskau // Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1867. T. 40. N 3. P. 1–49.
- Trautschold H.* Die Kalkbrüche von Mjatschkowa. Eine Monographie des Oberen Bergkalks. Schluss // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. 1879. T. 14 (20). N 1. P. 3–82.
- Ubaghs G.* Skeletal morphology of fossil crinoids, Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt T. Echinodermata 2 / Eds R.C. Moore, C. Teichert. Lawrence: Geol. Soc. Am. Univ. Kansas press. 1978. V. 1. P. 58–216.

Aberrant arm branching in Paleozoic crinoids

G.V. Mirantsev

Cases of variability and aberrations in the arm branching of crinoids from the Middle-Upper Carboniferous (Pennsylvanian) of the Moscow region are described. A brief overview of some groups of Paleozoic crinoids with aberrant arm branching with potential mechanisms of their occurrence are considered. It has been shown that aberrations in the arm branches can be both the result of mechanical damage during incorrect (augmentative) regeneration, as previously assumed, and the result of initial disorders of ontogenesis. The latter cases show the evolutionary potential of the group. The consolidation of such aberrations in the phylogenesis of certain groups of crinoids led to speciation and the formation of new taxa.

Keywords: crinoids, echinoderms, aberrations, regeneration, evolution, arm branches

Научное издание

Геном и план строения: метаморфозы и детализация на путях эволюции Metazoa

Серия «Гео-биологические системы в прошлом»
Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии

ПИН РАН, 2023 г.

Ответственный редактор серии академик РАН С.В. Рожнов

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова
Обложка: А.А. Ермаков

Издание подготовлено при финансовой поддержке программы Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов»
(координатор академик А.Ю. Розанов)

Подписано в печать 13 ноября 2023 г.
Формат 60x90/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Бумага офсетная.
Уч.-изд. л. 12. Усл. п. л. 14. Тираж 300 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН)
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в «Типография офсетной печати»
Москва, ул. Дербеневская, д. 20, стр. 8

Заказ № 586