

Российская академия наук
Отделение биологических наук

КОНФЕРЕНЦИЯ

Морфогенез
в индивидуальном
и историческом развитии:
онтогенез и формирование
биологического разнообразия

22-24 ноября 2017 г.

ТЕЗИСЫ

Москва 2017

Российская академия наук
Отделение биологических наук

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Научный совет РАН по проблемам палеобиологии и эволюции
органического мира
Научный совет РАН по биологии развития

КОНФЕРЕНЦИЯ

Морфогенез
в индивидуальном
и историческом развитии:
онтогенез и формирование
биологического разнообразия

22-24 ноября 2017 г.

ТЕЗИСЫ

Москва 2017

ФОРМИРОВАНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ БРАХИПОД ОТРЯДА SPIRIFERIDA НА РУБЕЖЕ ДЕВОНСКОГО И КАМЕННОУГОЛЬНОГО ПЕРИОДОВ

Г.А. Афанасьева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
G.Afanasjeva@mail.ru



В истории развития отряда Spiriferida, одного из наиболее широко распространенных групп палеозойских брахиопод, на рубеже девонского и каменноугольного периодов произошла отчетливая смена разнообразия на уровне надсемейств: в девоне основная масса родов спириферид принадлежала надсемейству Cyrtospiriferoidea, а в карбоне – Spiriferoidea. В позднем девоне циртоспирифероидеи были представлены не менее чем двадцатью тремя родами. В фаменском веке их насчитывалось 13, ни один из которых не перешел в ранний карбон. Фактически на рубеже фаменского века позднего девона и турнейского века раннего карбона произошло полное вымирание надсемейства Cyrtospiriferoidea. В турнейском веке надсемейство Spiriferoidea было представлено широко распространенными видами, по крайней мере, 15 родов. Позднее, в особенности начиная со среднего карбона, число родов надсемейства увеличилось до более чем 100.

В позднем девоне циртоспирифероидеи в большинстве своем обладали раковиной с прямой или слабо загнутой, несвернутой макушкой, высокой уплощенной ареей брюшной створки и открытым дельтирием. По-видимому, они прикреплялись ножкой к твердому субстрату или к скелетам других организмов на протяжении всей своей жизни. При этом ареея брюшной створки прилегала к поверхности морского дна, обеспечивая более устойчивое положение на субстрате в качестве опоры. Эти спирифериды представляли усложненный подтип якорного экологического типа брахиопод. В карбоне спирифероидеи обладали загнутой свернутой макушкой и низкой вогнутой ареей брюшной створки и развитым макушечным утолщением раковины. У этих спириферид плоскость арееи брюшной створки оказывалась приподнятой над субстратом и уже не могла играть роль опоры. Дельтирий был открыт для выхода ножки только у молодых форм. Это могло свидетельствовать о том, что в течение онтогенеза прикрепление к субстрату в виде гальки или ракушки ножкой у них сменялось свободным лежанием на дне и они представляли как основной подтип якорного типа, так и утяжеленный подтип свободнолежащего экологического типа брахиопод. В последнем случае макушечное утолщение играло роль балласта.

Для современных брахиопод, как и для всех пассивных бентосных фильтраторов, в ряду основных факторов стимулирующего и ограничивающего свойства, определяющих их распространение, являются тип грунта – его состав, плотность, а также подвижность придонных вод. От характера грунта и гидродинамики в значительной мере зависит также трофическая структура брахиоподовых биоценозов. Есть основания предполагать, что и для палеозойских представителей типа эти же факторы играли первостепенную роль, поскольку брахиоподы на протяжении всей истории существования, несмотря на их многочисленность и морфологическое разнообразие, обладали единым типом биологической организации и узким этолого-трофическим



ФАНО России
ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО
НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ



Конференция проведена при поддержке РФФИ

диапазоном. К тому же в целом разнообразие этолого-трофических группировок во времени менялось мало. Формирование разнообразия спириферид на рубеже девона и карбона, по-видимому, можно связать со значительными изменениями в осадконакоплении, которые произошли в это время, повлиявшими на характер донных грунтов морских водоемов. В шельфовых морях позднего девона преобладали терригенные и карбонатные осадки. Характерным было распространение жестких грунтов. Циртоспирифероидеи обитали в основном на твердых плотных известково-терригенных грунтах в условиях низкой гидродинамики в прибрежной, мелководной и относительно глубоководной зонах моря, а также на отмелях, удаленных от берега. В карбоне преобладали карбонатные осадки, в том числе известковые илы различного типа, на которых и существовали спирифероидеи в условиях прибрежной зоны мелководного открытого шельфа, в лагунах, бухтах и на отмелях, с различным гидродинамическим режимом – от волнового поля до затишных участков. Большое экологическое разнообразие раннекаменноугольных спириферид по сравнению с позднедевонскими можно объяснить, по-видимому, тем фактом, что мягкие грунты вообще представляют большее разнообразие условий, чем твердые и соответственно больший набор жизненных форм. На рубеже девона и карбона в связи с изменением гидродинамики менялся, по-видимому, и характер питания спириферид. Во всяком случае, для ныне живущих брахиопод – сестонофагов достаточное количество и качество органической взвеси, которой они питаются, обеспечивается, в том числе, движением придонных вод. Вероятно, подобным же образом гидродинамика могла влиять и на образ жизни спириферид позднего девона – раннего карбона и быть одним из факторов формирования их разнообразия на данном этапе.

К ВОПРОСУ О ГИГАНТИЗМЕ И МИНИМАЛИЗМЕ В ФОРМИРОВАНИИ СКЕЛЕТОВ РАДИОЛЯРИЙ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

М.С. Афанасьева

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

Явление гигантизма и минимализма у радиолярий позднего палеозоя очень необычно и пока еще не изучено. Проведенный сравнительный анализ 420 особей девона – ранней перми показал, что для радиолярий этого временного интервала характерны скелеты с суммарным диаметром условной клетки ($\Sigma D=D+L+L$) 200–500 мкм, которые принадлежат половине исследованных особей (51,9%). Большие скелеты с общим диаметром 500–800 мкм отмечены у 30,2% изученных радиолярий. Скелеты-гиганты, достигающие 850–2800 мкм в диаметре условной клетки, составляют 13,1% от общего числа первых проанализированных экземпляров. Они различимы невооруженным глазом и являются настоящими колоссами среди радиолярий. Противоположным феноменом являются очень маленькие скелеты размером менее 200 мкм в общем диаметре условной клетки (4,8%).

Причины гигантизма и минимализма скелетов радиолярий палеозоя пока еще неясны и непонятны. Но это не уродство, а скорее всего наследуемые особенности морфологии, вероятно отражающие влияние среды и мест

проживания. Гигантизм, возможно, связан с обилием питательных веществ и растворенного кремнезема в бассейнах обитания радиолярий: условия прибрежного апвеллинга с одновременным привнесом теплых вод и повышение вулканической активности. Минимализм радиолярий может отражать неблагоприятные условия окружающей среды.

О МОРФОЛОГИЧЕСКОМ РАЗНООБРАЗИИ В НАПРАВЛЕННОМ РАЗВИТИИ ХИЩНЫХ ДИНОЗАВРОВ (THEROPODA MARSH, 1881)

Р. Барсболд

Институт Палеонтологии и геологии МАН
maspaleo@gmail.com

Из немалого морфологического разнообразия в строении хищных динозавров достаточно рассмотрение лишь двух ветвей (Dromaeosauridae Matthew, Brown, 1922; Oviraptoridae, Barsbold, 1976), выразительно представляющих это разнообразие и его возрастающую направленность в сторону орнитизации, едва ли не всеобщей для теропод. Названные обособленные ветви немало различались строением, неодинаковыми путями развития в условиях несходных ниш, но продвигались в направлении, обретенным группой в целом, достигая разного уровня в эволюции птицеподобия (Lu et al., 2002; Maryanska et al., 2002). Орнитизация не рассматривается здесь и представляется лишь как общий фон их эволюции. У обеих ветвей посткраниальный скелет позднебазального типа. У дромеозаврид (Ostrom, 1969) реализовались необычные для теропод специализации, не затронувшие череп. У некоторых овирапторид позднебазальный скелет едва ли не лучший пример этого типа, но строение черепа (Барсболд, 1976, 1983) выходит за все пределы, известные у теропод. Дромеозавриды устойчивы в морфологии в течение едва ли не всего мелового периода, овирапториды более изменчивы.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СКУЛЬПТУРЫ НАРУЖНОЙ РАКОВИНЫ ЦЕФАЛОПОД. КАК ПОЯВИЛОСЬ И ЧТО ЗНАЧИТ?

И.С. Барсков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
is_barskov@mail.ru

Скульптура (орнаментация) наружной раковины цефалопод, наряду с формой раковины, является одним из характернейших морфологических признаков, имеющих важное и, чаще всего, ключевое, значение как для познания биологического разнообразия этой группы моллюсков, так и для теоретических филогенетических построений (например, профетические стадии эволюции (протерогенез) (А.П. Павлов, 1901). Роды с орнаментированной раковиной составляют не менее трети всех известных палеозойских (аммоноидеи и неаммоноидные таксоны) цефалопод, и вероятно, более половины (точные данные отсутствуют) среди мезозойских аммоцитов.

Ослепительное разнообразие скульптуры мезозойских аммонитов может рассматриваться даже как предмет эстетического изучения.

Попытка объяснить появление и функциональное значение скульптуры у аммоноидей была предпринята В.Е. Руженцевым: «Функциональное значение скульптуры (аммоноидей, И.Б.) понятно. Она служила для создания большей прочности очень тонкой наружной стенки с минимальной затратой материала и, следовательно, с наименьшим утяжелением всей раковины. На протяжении длительной истории аммоноидей отбор шел на упрочение раковины, что достигалось, во-первых, усилением скульптуры и, во-вторых, усложнением перегородок – своеобразного внутреннего каркаса. Бугорки и шипы могли служить также в качестве защитных приспособлений при нападении врагов» Руженцев, 1962, с. 262, 263). Сравнение микроструктурных особенностей раковины аммоноидей и свернутых наutilus может (лишь частично) подтверждать идею о происхождении скульптуры как средства экономии материала при построении раковины. Однако это не объясняет причин появления скульптурного разнообразия и функциональное значение у неаммоноидных цефалопод и пост-палеозойских аммонитов. А утверждение же о том, что в эволюции аммоноидей «отбор шел на упрочение раковины», в корне противоречит «теории основного звена» самого В.Е. Руженцева.

Изучение ранних этапов исторического развития цефалопод (они известны с конца позднего кембрия) показало, что их древнейшие представители имели гладкую раковину. Первые «скульптурированные» формы появились в раннем ордовике независимо в отрядах Ellesmerocerida, Plectonocerida, Orthocerida, Endocerida и были представлены прямыми или согнутыми раковинами с поперечными кольцами, первоначально по одному кольцу на камеру фрагмокона. Функциональное значение обретения кольчатости раковины - этой первой орнаментации у цефалопод; рационально вполне объяснимо: это один из способов и в то время, вероятно, единственный, увеличения плавучести («бочкообразные» камеры имеют больший объем, чем субцилиндрические, при той же высоте камер). Очень скоро, однако, эта первичная функция поперечной скульптуры была утрачена (были найдены другие способы увеличения плавучести), хотя поперечная кольчатость и ребристость остались одной из наиболее распространенных типов скульптуры у всех позже возникших таксонов цефалопод, независимо от формы раковины. Другие типы скульптуры: продольная (спиральная у свернутых форм), сетчатая, шипы, бугры, отростки появились позже. У более «продвинутых» таксонов скульптура разнообразнее, чем у примитивных. Функциональное и адаптивное значение типов скульптуры в большинстве случаев, за редким исключением, не поддается рациональному объяснению («игра генов?»). Несмотря на это, онтогенетические и эволюционные тренды в изменении скульптуры в отдельных ветвях цефалопод проявляются достаточно отчетливо. Детальный специальный анализ таксонов с наиболее разнообразной скульптурой, в особенности, мезозойских аммонитов, позволит выявить какие-то новые аспекты разнообразия и адаптивного значения скульптуры, в частности, возможно, связанные с половой принадлежностью животных.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

EVO-DEVO, ГЕНЫ И МОРФОМЕХАНИКА

Л.В. Белоусов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
morphogenesis@yandex.ru

Множество новых данных, появившихся в последние десятилетия в области науки, которую принято называть Evo-Devo, при серьезном к ним подходе побуждает глубоко переосмыслить соотношения генетических факторов с эпигеномными компонентами развития и структуры организмов. Традиционные представления о более или менее однозначных проекциях первых на последние ушли в прошлое, но взамен мы не имеем почти ничего кроме броских, но мало конструктивных аллегорий типа «контекст-зависимого действия генов» или обозначения геномов как “toolkit” – набора инструментов, которые могут быть использованы в самых различных целях.

Активная роль эпигенотипа в глубокой переработке «генетической информации» хотя и осознается, но толкуется не более, чем наложение некоторых ограничений (constraints). По-видимому, этого недостаточно, и надо стремиться найти более глубокие, порождающие законы эпигенетического уровня. В этом сообщении будет обсуждаться возможность формулировки таких законов применительно к морфогенетическим процессам. На наш взгляд, такие законы должны быть основаны на общих принципах самоорганизации (с акцентом на так называемую «консервативную самоорганизацию») и в значительной мере связаны с взаимодействиями между пассивными (внешними) и активными (внутренними) механическими силами (напряжениями). В подобных взаимодействиях генетические факторы могут быть носителями параметров, изменение величин которых не нарушает фундаментальную эпигенетическую структуру взаимодействий, хотя и может существенно менять их количественные результаты.

КОМПОНЕНТЫ СИГНАЛЬНОГО ПУТИ WNT У ГУБКИ HALISARCA DUJARDINI (DEMOSPONGIAE)

И.Е. Борисенко¹, М. Адамска², М. Адамски², А.В. Ересковский^{1,3}

¹Санкт-Петербургский государственный университет
ilja.borisenko@gmail.com

²Национальный университет Австралии, Канберра, Австралия

³Средиземноморский институт морского и сухопутного биоразнообразия и экологии, Марсель, Франция

Сигнальный путь Wnt вовлечен во многие процессы в развитии и регенерации Metazoa, такие как спецификация судьбы клеток, пролиферация и апоптоз, определение полярности, адгезия и подвижность клеток. У губок Wnt сигналинг вовлечен в паттернирование оси тела в ходе эмбрионального развития, у взрослой губки, а также в формирование остий – приносящих пор водоносной системы. Особый интерес для нас представляют функции Wnt в ходе регенерации у губок. Мы ожидаем, что данный сигнальный путь может играть роль в паттернировании водоносной системы, в регуляции регенерационных процессов и/или управлять де- и трансдифференцировкой клеток при регенерации.

С помощью технологии Illumina был секвенирован транскриптом и собран первичный вариант генома *Halisarca dujardini*, обыкновенной губки, чье развитие и регенерация были предварительно детально описаны нами на морфологическом уровне, и была показана роль трансдифференцировки клеток в регенерации. Были идентифицированы большинство компонентов Wnt-пути, в том числе десять Wnt генов, а также *dishevelled*, *beta-catenin* и рецепторы *frizzled*. Сейчас с помощью комбинации RNAseq и гибридизации *in situ* мы пытаемся оценить интенсивность экспрессии генов, вовлеченных в Wnt сигналинг, в разных частях губки (в особенности – в оскулюме и на периферии), в ходе формирования примморф, в развитии, при метаморфозе. Мы ожидаем, что результаты изучения Wnt-сигналлинга у *Halisarca dujardini* детализируют наши представления о молекулярных механизмах спецификации осей у губок, и путем сравнения с другими многоклеточными – прояснят картину эволюции механизмов становления симметрии.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФ, № 17-14-01089.

ВЛИЯНИЕ ДЕФОРМАЦИЙ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ТКАНЕЙ НА ТОПОГРАФИЮ ОСЕВЫХ ЗАЧАТКОВ И МОРФГЕНЕТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ У ЗАРОДЫШЕЙ *X. LAEVIS*

Д.В. Бредов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
d2707bredov@yandex.ru

По современным представлениям ключевую роль в развитии осевого комплекса у зародышей позвоночных играет градиентная разметка (De Robertis, 2009). Идея градиентной разметки претерпела значительное усложнение до представлений о сложной самоподдерживающейся системе (De Robertis, 2006; Nesterenko et al., 2017), взаимодействующей также с внеклеточным окружением (Plouhinec et al., 2013). Тем не менее, уже некоторые из ранних работ продемонстрировали (Green et al., 2004), что функция одного из морфогенов, активина, заключается, скорее, в клеточной специализации, а одну из ключевых ролей в создании нормальных морфогенетических движений играют пространственные сигналы. Формирование комплекса осевых зачатков (Winklbauer, Schürfeld, 1999; Keller, 2000; Heasman, 2006) и роль механических сил в этом процессе (Zhou et al., 2015; Pfister et al., 2016) активно исследуются. Однако взаимосвязь между процессами на различных линейных масштабах, а также некоторые аспекты, касающиеся событий на макроскопическом уровне и их роли в процессе развития осевых органов остаются не до конца изученными.

В ходе исследования мы производили растяжение супраблостопоральной области у 200 зародышей в перпендикулярном анимально-вегетативному (будущему передне-заднему) направлении с помощью двух пар стеклянных игл. Растяжение осуществляли в два этапа на 120-200% от исходной длины на 10-11 стадиях по Nieuwkoop and Faber (1954). Образцы содержали в растянутом состоянии при комнатной температуре (24-25 °C) в течение 19-24 ч.

Ключевым результатом нашей работы является установление того факта, что, несмотря на наблюдающуюся вариабельность внешней морфологии, осевой комплекс зародышей может быть переориентирован в направлении

действия опытного растяжения. У таких образцов наблюдается как приближенная к нормальной внешняя морфология, так и приближенная к нормальной топография осевых структур: хорда представляет собой вытянутый элонгированный тяж, латеральнее хорды располагается сегментированный сомитный материал, а материал нейральных структур и нейральный зачаток располагается униполярно. Подобные характеристики наблюдались и у особей, сохранивших презумптивную ориентацию главной оси. Таким образом, топография осевых зачатков к данной стадии развития не является строго predetermined и может быть изменена механическими воздействиями. Данные по цейтраферной микрофотосъемке показали, что у опытных образцов может происходить хаотизация траекторий клеточных движений, но в большинстве случаев сохраняется общая структура нормальных гастрюляционных паттернов клеточных движений. Скорости и направление периодических смещений индивидуальных клеток достоверно не отличаются от тех же показателей у нормальных зародышей, однако наблюдается различие в значениях локальных деформаций между опытными образцами и нормально развивающимися зародышами.

На основании полученных данных можно предположить, что механические силы и порождаемые ими напряжения могут играть ключевую роль в организации топологии осевых зачатков, а роль градиентов может заключаться в создании множества специализированных клеточных типов.

КОНВЕРГЕНТНЫЙ МОРФОГЕНЕЗ ЗУБНОЙ СИСТЕМЫ ТЕТРАПОД И ЛУЧЕПЕРЫХ РЫБ СРЕДНЕЙ-ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В.В. Буланов¹, А.В. Миних²

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
bulanov@paleo.ru

²Саратовский государственный университет
a.v.minih@mail.ru

Средняя и поздняя пермь – время регрессии Казанского эпиконтинентального морского бассейна на территории Восточной Европы и последующего площадного распространения пресноводных экосистем, интенсивно осваиваемых различными группами позвоночных – рыб и тетрапод. Уникальной особенностью региональных палеосообществ является появление среди рыб и земноводных крупных эндемичных филумов, адаптированных к факультативной или облигатной альгофагии. Данная трофическая переориентация сопровождалась выработкой комплекса инноваций в строении челюстного аппарата и, в частности, зубной системы, отчасти протекавшей параллельно, несмотря на существенные расхождения в базовой морфологии краниума. Среди амфибий адаптированные к альгофагии виды известны среди сеймуриаморф семейства *Kotlassiidae*. В филогенезе семейства, протекавшем на фоне общей фетализации, наблюдается последовательное сокращение числа маргинальных зубов, усложнение их коронок и формирование (видимо, на рекапитуляционной основе) рядов крупных зубов на латеральных элементах неба, дублирующих верхнечелюстной зубной ряд. Начальные стадии поликуспидизации фиксируются у раннеказанских котлассид рода

Biarmica (B. tchudinovae), у которых вершинки зубов приобретают трикуспидный габитус, а приазальные отделы коронок становятся утолщенными; при этом сокращается, по сравнению с предковым состоянием (Utegeniidae), количество челюстных зубов (дефинитивно до 25 в maxillare), их основания удлиняются лабио-лингвально, появляются дополнительные крупные зубы в области хоаны на vomer и palatinum. Наиболее специализированные позднеказанские представители рода Leptoropha (L. talonophora) характеризуются большим набором (до восьми) дополнительных зубцов на режущем канте и резким лингвальным наклоном апикальной части коронок. Зубы такого типа находят много аналогий среди современных и ископаемых рептилий-фитофагов; отсутствие следов стирания и орнаментирующих структур энамелоида свидетельствуют о питании очень мягким растительным объектом. В позднепермское время среди Kotlassidae проявляется тренд к уклонению от облигатной альгофагии и формированию биоморф, адаптированных к освоению более широкого спектра трофических объектов. В частности, виды рода Microropha, использовавшие передние зубы для настригания растительности, вследствие полного оформления рядов крупных зубов на элементах небного комплекса и увеличения зубов короноидной серии, могли питаться склерированными, или даже раковинными, объектами, что подтверждается интенсивным стиранием короноидной части зубов в соответствующих локациях. Многокомпонентность зубной системы и ее эволюционная пластичность позволили котлассидам интегрироваться в ранее недоступные тетраподам секторы трофической структуры сообществ, уйдя от конкурентного давления со стороны доминирующих облигатных ихтиофагов, но вступив в конкурентные отношения с аналогично адаптированными группами лучеперых рыб. Среди последних в этой связи вызывает интерес обособление эндемичного для Восточной Европы семейства Eurynotoiidae, эволюция которого также была сопряжена с освоением фитофагии, что отразилось в организации зубной системы. Ее строение у ранних представителей семейства (Adzylalepis, уфимский ярус Печорского бассейна) неизвестно. Слабо специализированные формы с бикуспидными коронками максиллярных зубов (при сохранении монокуспидных зубов в нижней челюсти), имеющие трансверзально удлиненные основания, фиксируются в верхнеуржумских отложениях местонахождения Кичкасс (Kichkassia furcae). По аналогии с Kotlassiidae, в последующей эволюции эуринотоидиид происходит сокращение числа челюстных зубов, усложнение их короноидной части путем добавления дополнительных вершинок (до девяти у северодвинского рода Isadia), оформление очевидного наклона зубов внутрь ротовой полости. Параллельно происходит поликуспидизация зубов нижней челюсти, а также увеличивается дефинитивный размер животных. Несмотря на общие тренды в формировании адаптированного к фитофагии челюстного аппарата у рассматриваемых семейств, следует отметить и ряд весомых расхождений в реализованных конструкциях зубной системы, указывающих на различия в принципах его функционирования в целом: у Eurynotoiidae усложнение формы зубов происходит приоритетно не в ростральном, а задних отделах челюстей; при этом, в отличие от симметрично-зазубренных коронок котлассид, поликуспидизация происходит преимущественно за счет усложне-

ния одной (обращенной вперед) стороны зуба, а сама форма коронок часто находит более прямые аналогии с некоторыми современными Cichlidae.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 17-04-01937 и 17-04-00410, а также в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

ХОРОЛОГИЧЕСКИЕ И ГЕОХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ МОРФОГЕНЕЗА НА ПРИМЕРЕ ДЕВИАНТНЫХ ФОРМ *RANA ARVALIS* NILSSON, 1842

В.Л. Вершинин

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Уральский федеральный университет, Екатеринбург
vol_de_mar@list.ru

Идеи о возможном влиянии геохимических параметров среды на процессы формообразования высказывались еще 100 лет назад (Labbé, 1924). На примере современных биоценологических кризисов известно, что такие факторы как воздействие критической солёности могут способствовать росту доли аномалий развития и взрывному расширению фенотипической изменчивости, превышающей пределы нормы реакции вида и отражающей коренную перестройку генофонда популяций (Андреев, Андреева, 2003). Наличие изоляционных барьеров – также один из важных факторов формирования нового фенотипа популяций. Изоляты нередко характеризуются ростом гомозиготности и выходом в результате инбридинга в фенотип редких и уклоняющихся вариантов, обладающих конститутивной слабостью (Гершензон, 1983, 1985). Оба вышеупомянутых фактора присутствуют на урбанизированных территориях, где высокие концентрации минеральных и органических веществ сочетаются с инсуляризацией ареала на ряд изолятов.

На примере наиболее распространенного эвритопного вида – остромордой лягушки проведены анализ территориального распространения и встречаемости четырех вариантов аномалий (диссипации меланина, депигментации радужины, мандибулярной гипоплазии и микрофтальмии) и сопоставление этих данных с эколого-геохимическими градиентами урбанизированной территории (Екатеринбург).

Так, встречаемость диссипации меланина кожных покровов растет от 0,06% в лесной популяции до 7,6% в отдельных популяциях многоэтажной застройки. Наряду с увеличением встречаемости отклонений развития, таких как диссипация меланина кожных покровов, в градиенте урбанизированной среды, отмечен рост частоты депигментации радужины – маркера степени гомозиготности популяций. Частота депигментации радужины (рецессивной мутации, маркирующей степень гомозиготности популяций) растет от 0,19% в загородной популяции до 2,9% в популяциях селитебной части города. Картина пространственного распространения редких наследственных отклонений – мандибулярной гипоплазии и микрофтальмии свидетельствует о том, что их встречаемость в популяциях ограничена наличием физических территориальных барьеров.

Значительное изменение геохимии среды, благодаря аккумулярующему характеру городских экосистем, а также фрагментация местообитаний, приводящая к формированию малочисленных изолированных популяций, существенно меняют пределы популяционной фенотипической нормы и сопутствующий спектр крайних вариантов изменчивости. Выход спектра и встречаемости аномалий за пределы, свойственные большинству популяций вида, является сигнальной информацией о размывании магистрального направления реализации онтогенеза. Повышение степени гомозиготности популяций свидетельствует о снижении генетического разнообразия и представляет угрозу их существованию. Таким образом, специфика спектра и частоты девиантных форм являются сигнальной информацией о стабильности онтогенеза, сокращении генетического разнообразия, снижении жизнеспособности популяций и потенциальной угрозе их существования.

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МШАНОК STENO LAEMATA В ЮРСКОМ И МЕЛОВОМ ПЕРИОДАХ

Л.А. Вискова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
l_viskova@mail.ru

Морфологическое разнообразие постпалеозойских мшанок класса *Stenolaemata*, представленного тремя отрядами – *Tubuliporida* (палеозой – ныне), *Ceriporida* (триас – ныне) и *Melicerititida* (средняя юра – палеоцен), наиболее ярко было выражено в морях юрского и мелового периодов, особенно на этапах средней юры и позднего мела. Оно было обусловлено внешними и внутренними факторами. Из первых следует выделить оптимальные условия их жизни в морских бассейнах во время обширных трансгрессий. Внутренние факторы связаны с особенностями колониальной организации мшанок, из которых, как наиболее значимые, предлагается рассмотреть следующие.

Жизненные формы. От формы колоний мшанок зависят занимаемая ими площадь субстрата, характер их орошения токами воды, несущими пищевые ресурсы, защита от заиливания, обрастания и т. п. После пермско-триасового кризиса первая радиация *Stenolaemata* произошла в средней юре, в течение которой сложились основные типы роста колоний – открытый, закрытый и комбинированный (два первых типа в одной и той же колонии), широко распространившиеся в меловую эпоху. Открытый тип включает все разнообразие инкрустирующих колоний: уни-, би-, олиго- и мультисериальные ветви, корковидные и листовидные формы. К этому типу относятся колонии с прямыми вертикальными билатеральными и цилиндрическими ветвями, появившимися еще в ранней юре, а также с мультиламеллярными ветвями, получившими развитие в средней юре и в мелу. Они могут характеризоваться концентрическим нарастанием слоев или их навиванием по восходящей и нисходящей спирали. Некоторым мшанкам было свойственно формировать (в юре и в мелу) колонии с энантиоморфными ветвями, левыми и правозавернутыми. Колонии закрытого типа – дисковидные и кубковидные появились в юре, но основное развитие они получили в меловую эпоху.

В позднем мелу закрытый тип роста дополнили грибовидные колонии, а открытый – членистые колонии.

Автозоиды. У юрских и меловых *Stenolaemata*, как и у современных мшанок, автозоиды выполняли важнейшие жизненные функции – питание и репродукция. У мшанок *Tubuliporida* и *Ceriporida* автозоиды представляют вариации известковых цилиндрических и призматических трубок с терминальной округлой и округло-угловатой апертурой. У *Tubuliporida* они имеют внутренние стенки с соединительными порами и наружные, пронизанные псевдопорами, у автозоидов *Ceriporida* известковые стенки только внутренние. Мшанки *Melicerititida* выработали иной план строения автозоидов. Они также представляют вариации известковых трубок с четко выраженными внутренними стенками, но автозоиды воронковидные у прямых ветвистых колоний и в виде ромбовидных камер у инкрустирующих форм. Кроме того, апертуры автозоидов у *Melicerititida* полукруглые и закрыты известковыми оперкулумами. Апертуры расположены в дистальной половине известковых пластин – фасеток, закрывающих более крупные, чем апертуры, терминальные отверстия автозоидов и играющих роль наружных стенок (фасетки не гомологичны наружным стенкам автозоидов *Tubuliporida*).

Гетерозоиды. Наряду с автозоидами в колониях юрских и меловых *Stenolaemata* развивались различного типа гетерозоиды, дифференцированные на выполнение различных функций. До середины юры они были представлены только гонозоидами и кенозоидами. В средней юре к ним добавились: у *Tubuliporida* – циркулярные рептозоиды и ризоиды, базальные рептозоиды, нанозоиды; у *Ceriporida* – альвеолы, униламеллярные и мультиламеллярные, поверхностные лакуны; у *Melicerititida* – недифференцированные элеозоиды, демизоиды и рострозоиды с удлинненными и укороченными рострами. Все эти гетерозоиды получили широкое распространение в меловую эпоху. Кроме того, у *Tubuliporida* и *Ceriporida* появились маргинальные рептозоиды, интерзоиды, фирматозоиды, нематозоиды, тергозоиды, дактилетры, мультиламеллярные стенозоиды, криптозоиды, парietальные мезозоиды, эксилезоиды и такие образования, как сложные поры и сульцы, а у *Melicerititida* – трифолиозоиды. Гетерозоиды особенно заметно усилили морфологическое разнообразие рассматриваемых мшанок.

Трофическое структурирование колоний (ТСК). ТСК юрских и меловых *Stenolaemata* играло очень важную роль в формировании их морфологического разнообразия. Определяется ТСК характером расположения на поверхности колонии апертур автозоидов, деятельность которых обеспечивала эффективное экстрагирование пищевых частиц из водных потоков. Более или менее равноудаленное расположение апертур свидетельствует об индивидуальном ТСК; а разнообразие мшанок в большой степени зависит от жизненных форм. Апертуры, собранные в разного рода пучки и в одно-, двух- и многорядные линейные, кольцевые и радиальные фасцикли, определяют групповое ТСК, с которым разнообразие мшанок, дополняемое различными формами роста, значительно возрастает.

АЛГЕБРАИЧЕСКАЯ ГЕОМЕТРИЯ ИКОСАЭДРИЧЕСКИХ ВИРУСОВ И РАДИОЛЯРИЙ

Ю.Л. Войтеховский

Геологический институт Кольского НЦ РАН
woyt@geoksc.apatity.ru

Ранее [1-3] автором показано широкое распространение в живой и минеральной природе полиэдрических структур типа фуллеренов. Наиболее ярко они проявлены в капсидах икосаэдрических вирусов и скелетах радиолярий, образующих гомологические серии. Известные алгоритмы трансформации фуллеренов предложено рассматривать как модели микроэволюции скелетов радиолярий, разбивающие их на классы, имеющие таксономическое значение. В докладе показано, как геометрические трансформации икосаэдрических фуллеренов могут быть лаконично описаны средствами современной алгебры.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Voytekhovskiy Yu.L. Biomineral analogues in ontogeny and phylogeny // *Paleontol. j.* 2015. V. 49. N 14. P. 1-7.
2. Voytekhovskiy Yu.L. Homological series of icosahedral viruses and fullerenes // *Paleontol. j.* 2016. V. 50. N 13. P. 1505-1509.
3. Voytekhovskiy Yu.L., Stepenshchikov D.G. Fullerene transformations as analogues of radiolarian skeleton microevolution // *Paleontol. j.* 2016. V. 50. N 13. P. 1544-1548.

МНОГОКРАТНОЕ НЕЗАВИСИМОЕ ВОЗНИКНОВЕНИЕ ЗАБОТЫ О ПОТОМСТВЕ У BRYOZOA: СКЕЛЕТЫ, МОЛЕКУЛЫ, ЛИЧИНКИ

Х. Грант,¹ О.Н. Котенко,² А. Вэшенбах,¹ А.Н. Островский²

¹Музей Естественной истории, Лондон, Великобритания

²Санкт-Петербургский государственный университет
oan_univer@yahoo.com

Широкое распространение заботы о потомстве у животных указывает на его важнейшую роль в выживании и эволюционном успехе многих групп. Среди них – мшанки (тип Bryozoa), представленный водными колониальными беспозвоночными-фильтраторами. Подавляющее большинство мшанок вынашивает свое потомство в специализированных выводковых камерах или в полости тела. Ранее нами было выдвинуто предположение о том, что сильные различия в структуре и развитии выводковых камер указывают на их независимое происхождение. Молекулярный анализ, основанный на сравнении митохондриальных геномов семи видов мшанок из отряда Cheilostomata, а также ядерных генов 18S и 28S (пяти и шести видов соответственно), полностью подтвердил данное предположение. В пределах данного отряда выводковые камеры независимо возникали не менее пяти раз. Морфологические данные также свидетельствуют, что общее количество случаев независимого возникновения инкубации эмбрионов в пределах типа Bryozoa достигает 13. Более того, положение вынашивающих и невынашивающих хейлостомных мшанок на филогенетическом древе указывает

на многократное независимое возникновение непитающихся личинок у видов с заботой о потомстве. Мы считаем, что эти два феномена тесно связаны и обусловлены эволюционным изменением типа оогенеза. Переход от формирования многочисленных мелких яиц у невынашивающих предков к производству небольшого числа крупных ооцитов, с одной стороны, привел к переходу от планктотрофной к лецитотрофной личинке, с другой – к общему сокращению числа потомков. В тех группах, где был осуществлен такой переход, сокращение количества образуемой молодежи компенсировалось возникновением выводковых камер. Мы предполагаем, что схожий сценарий мог реализоваться и в других группах мшанок. В целом же, оба этих события – приобретение вынашивания и короткоживущих непитающихся личинок – могли сыграть важнейшую роль в эволюционном успехе Bryozoa.

МИКРОДЕФОРМАЦИИ И ГРАДИЕНТЫ МЕХАНИЧЕСКИХ НАПРЯЖЕНИЙ В ЭКТОДЕРМЕ РАЗВИВАЮЩИХСЯ ЭМБРИОНОВ ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ

А.Ю. Евстифеева

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

Несмотря на то, что роль генерируемых в эмбриональных тканях механических напряжений (МН) в регуляции клеточных движений и дифференцировок достоверно показана, механизмы генерации и передачи МН во многом остаются неясными и их изучение требует количественных подходов.

В данной работе измеряли деформации эпизктодермы зародышей шпорцевой лягушки со стадии бластулы до стадии ранней хвостовой почки. Поскольку клетки в эпизктодерме плотно связаны друг с другом, разности в скоростях движения клеток вызывают деформации поверхности зародыша и связанные с ними МН, распределение которых во времени и пространстве можно оценить.

Измерения проводили в двух временных и размерных масштабах: за времена порядка нескольких часов (2-4 ч) для участков зародыша порядка 500 мкм и за периоды порядка 10 мин между близко (до 100 мкм) расположенными клетками. Долговременные измерения, выполненные в координатах целых зародышей, выявили наличие закономерного распределения градиентов клеточных скоростей (и, соответственно, МН), вдоль которых ориентируются клеточные движения. Описаны инверсии этих градиентов на стадиях ранней-средней гастролы. Кратковременные измерения относительных скоростей отдельных клеток показали, что градиенты модулированы более быстрыми смещениями клеток, которые порождают микродеформации и более локальные МН. Последние, таким образом, обладают двухуровневой структурой. Релаксация МН на стадии ранней гастролы подавляла градиенты, но усиливала микродеформации, видимо, для компенсации сброшенного МН.

Установлено, что по ходу развития зародыша уменьшаются величины микродеформации и паттерны клеточных движений становятся более синхронными.

ЦЕЛОМИЧЕСКАЯ МЕТАМЕРИЯ ИГЛОКОЖИХ

О.В. Ежова, В.В. Малахов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
olga.ejova@gmail.com

Целомическая метамерия свойственна всем основным группам Bilateria: Lophotrochozoa, Ecdysozoa и Deuterostomia. Среди вторичноротых животных метамерия отчётливо выражена у хордовых, элементы метамерии проявляются у полухордовых. У иглокожих метамерия выражается в метамерном строении стебелька морских лилий, позвонков в руках офиур. Однако в обоих случаях это лишь приспособление для увеличения подвижности, никак не затрагивающее внутреннее строение. Есть ли у иглокожих остатки истинной целомической метамерии, которая была свойственна общему предку Bilateria?

Личинки иглокожих билатерально симметричны и, подобно личинкам полухордовых, развивают три пары целомических зачатков: протоцели (аксоцели), мезоцели (гидроцели) и метацели (соматоцели). Левые зачатки развиваются в значительно большей степени, нежели правые. Наибольшее развитие получает левый соматоцель. От него у иглокожих происходит несколько циркуморальных целомических колец, расположенных вдоль орально-аборальной оси животного: у морских ежей – 5, у голотурий и офиур – 4, у морских звезд – 4 или 3, у морских лилий – 2. Мы предполагаем, что наличие нескольких целомических колец левого соматоцеля, лежащих вдоль орально-аборальной оси, является остатком целомической метамерии, характерной для общего предка Deuterostomia.

Редукция правых целомических производных могла произойти в результате того, что предки иглокожих лежали на правой стороне тела. После последующего прикрепления у сидячих предков иглокожих вторично развивается неполная радиальная симметрия. Когда Eleutherozoa вернулись к подвижному образу жизни, они не приобрели нового переднего конца, поскольку двигались слушком медленно, а их прежняя передне-задняя ось (=орально-аборальная ось иглокожих) осталась перпендикулярной направлению движения. В результате этого у них сохраняется приобретённая сидячими предками псевдо-радиальная симметрия, наряду с диссимметрией целомических образований.

То, что в состав тела современных иглокожих, помимо аксоцеля и гидроцеля, входит еще 3-5 целомических сегментов, означает, что иглокожие – также по-настоящему метамерные животные.

МЕХАНОЗАВИСИМАЯ РЕГУЛЯЦИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ КАК МЕХАНИЗМ КООРДИНАЦИИ МОРФОГЕНЕЗА И КЛЕТОЧНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ В ХОДЕ ЭМБРИОГЕНЕЗА

Ф.М. Ерошкин, А.Г. Зарайский

Институт биоорганической химии им. ак. М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН
Xenopus.FE@gmail.com

Эмбриогенез складывается из двух процессов – морфогенеза и клеточной дифференцировки, обусловленной дифференциальной экспрессией генов. Эти два процесса тесно взаимосвязаны и четко скоординированы.

Гены, контролирующие морфогенез, достаточно хорошо изучены. Однако обратный процесс – влияние клеточных движений и создаваемых ими механических сил на экспрессию генов – остается на сегодняшний день совершенно малоизученной областью биологии развития.

В ходе гаструляции и нейруляции эмбрионов позвоночных, хордомезодерма и надлежащая нейроэктодерма претерпевают конвергентное вытяжение. В результате в эмбриональных тканях возникают механические напряжения, которые, в свою очередь, контролируют клеточные движения. В настоящей работе нами был осуществлен полногеномный поиск генов, экспрессия которых изменяется под действием механических напряжений.

Для изучения влияния механических натяжений на экспрессию генов нами были использованы эмбриональные эксплантаты ранних эмбрионов шпорцевой лягушки. С помощью высокопроизводительного секвенирования мы сравнили транскриптомы эксплантатов, подвергнутых искусственному механическому растяжению и контрольных (нерастянутых) эксплантатов. Нами было выяснено, что гены, которые активируются под действием растяжения, в ходе нормального эмбрионального развития экспрессируются в постериорном (туловищном) регионе зародыша, который претерпевает наибольшее механическое напряжение. И наоборот, гены, ингибируемые механическим растяжением, в норме экспрессируются в anteriорном (головном) регионе, который подвержен тангенциальному сжатию.

Таким образом, нами впервые показано, что механические напряжения могут, наряду с градиентами химических морфогенов, служить дальнедействующими сигналами, играющих существенную роль в anteriорно-постериорной разметке зародыша.

Данная работа поддержана грантом РФФИ № 15-04-06310.

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ И ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ КАТЕХОЛАМИНЕРГИЧЕСКИХ СИСТЕМ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ НЕМЕРТИН И ГАСТРОПОД

О.В. Зайцева, А.Н. Шумеев, С.А. Петров

Зоологический институт РАН
ovzaitseva@inbox.ru

Нейроны, синтезирующие биогенные амины (катехоламины и серотонин), являются важной составляющей периферической и центральной нервной систем всех исследованных к настоящему времени беспозвоночных и позвоночных животных. Моноаминергические нейроны рано появляются в ходе эволюции и онтогенеза животных и играют важную роль в их морфогенезе. Наиболее распространенным катехоламином у беспозвоночных является дофамин. Показано, что у позвоночных животных дофамин- и серотонинергические системы осуществляют регуляцию нейроэндокринных, репродуктивных, пищеварительных и поведенческих функций. Есть сведения об их сходной роли и у представителей беспозвоночных. Отмечено важное для регуляции поведения у животных разного уровня организации паракринное действие этих веществ. Интересно, что катехоламины и серотонин, по всей видимости, выступают в качестве антагонистов при формировании основных форм поведения у животных (защитно-оборонительного и пи-

ПОДХОДЫ И ПРОБЛЕМЫ В СОЗДАНИИ ПАРАМЕТРИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ ТРИЛОБИТОВ

Р.М. Зелеев

Казанский (Приволжский) федеральный университет
zeleewy@rambler.ru

цевого, связанного с поисковыми реакциями). Повышенные концентрации серотонина приводят к преобладанию у представителей разных по уровню организации животных пищевого поведения над защитно-оборонительным (см. обзор Дьяконова, Журнал ВНД, 2012, 62: 1-17). Для дальнейшего понимания функциональной роли и становления моноаминергических систем в ходе фило- и онтогенеза животных необходимы сведения по беспозвоночным, которые в этом плане остаются мало изученными. Прежде всего, это относится к катехоламинергическим (КАе) системам, выявление которых сопряжено с рядом методических трудностей.

В настоящей работе проводится анализ и обобщение собственных экспериментальных данных по особенностям и общим закономерностям становления и развития КАе регуляторных систем в ходе индивидуального и исторического развития у целого ряда разных по общему уровню организации и систематическому положению представителей немертин и брюхоногих моллюсков. Приводятся данные по архитектонике КАе систем немертин и моллюсков, полученные при изучении тотальных препаратов животных и их отдельных органов с помощью конфокальной и мультифотонной лазерной микроскопии. Выявления КАе осуществлено с помощью формальдегид-глутаральдегидного (FaGlu) флуоресцентного гистохимического метода и модифицированного метода GIF – вызванной флуоресценции моноаминов с помощью глиоксиловой кислоты.

Показано, что катехоламины начинают выявляться у гастропод и немертин в ходе эмбриогенеза уже на стадии дробления. У личинок исследованных животных КАе клетки, по всей видимости, принимают участие в регуляции работы пищеварительной систем, пищевого поведения, а также в работе цилиарного аппарата, оказывают общее морфогенетическое действие на формирующиеся системы органов. Они представлены главным образом рецепторными клетками, отростки которых образуют кольцевые нервные сплетений вокруг глотки и в парусе (у велигеров моллюсков). При метаморфозе животных КАе элементы появляются в нейронах формирующихся ганглиев ЦНС, в кожных покровах всего тела и в стенке пищеварительной системы, а у немертин еще и в клетках эндокринных головных желез и в особом мускулистом хоботе, с помощью которого немертины ловят добычу. Анализ распределения КАе регуляторных клеток и иннервации ими различных частей тела и органов у исследованных взрослых животных позволяет предположить, что КАе нейроэндокринные системы участвуют в регуляции механосенсорных функций, пищеварительного процесса, локомоции и других двигательных актов, в работе эндокриноподобных желез, в осуществлении центральных интегративных функций, а также, возможно, в регуляции защитно-оборонительного поведения. Полученные данные в целом согласуются с имеющимися сведениями о локализации и исследованной роли КАе систем у других животных, что подтверждает раннее появление этих систем в ходе эволюции и универсальность основных принципов их организации.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы ЗИН РАН, № АААА-А17-117030110029-3 и поддержано грантом РФФИ, № 15-29-02650 офи_м.

На примере ряда биологических таксонов различного ранга (морские пауки, мешкогрудые раки, веерокрылые насекомые и др.) нами были показаны преимущества параметрической систематики в сравнении с ее иерархическим вариантом. Главным из них, на наш взгляд, следует считать возможность прогнозов неизвестных, ещё не открытых форм рассматриваемого таксона. Для этого необходимо, в наиболее удобной для визуального восприятия, трёхмерной системе биологического таксона, на осях его таксономического пространства, отметить признаки (в идеале – с точным количественным выражением), наиболее полно и непротиворечиво разделяющие таксон на подчинённые группы более низких рангов (например, семейств внутри отряда). Для каждой из этих групп необходимо указать точные значения выбранных признаков, что позволяет их точно локализовать в используемом варианте таксономического пространства.

Удачный подбор признаков обеспечивает получение общей формы потенциальной и освоенной частей таксономического пространства. Учет полярности используемых признаков позволяет обозначить «апоморфный» и «плезиоморфный» полюса и определить положение тяготеющих к ним отдельных подчинённых таксонов. Выявляются имеющиеся вакансии и зоны «эволюционных запретов», не занятые никакими из представителей таксона, а также наиболее популярные участки, заселённые многими, часто неродственными подчинёнными таксонами, обозначаемыми нами как «биоизотопы». Эти участки могут быть «распакованы» в новом таксономическом пространстве с другим набором признаков, чтобы визуально разделить ареалы расположенных там биоизотопов. Таким образом, вся таксономическая система становится многомерной, поскольку в ней можно использовать одновременно множество признаков, как правило, являющихся в традиционной систематике основанием для создания альтернативных «древес». Важно также, что «древеса» иерархической систематики могут быть обозначены в рамках такого таксономического пространства как один из возможных (но не единственный) вариантов освоения его ячеек в ходе эволюции данного таксона. Возможна также постановка вопроса о палеоэкологических причинах формирования синдромов признаков, составляющих таксономическое пространство изучаемой группы организмов.

В сравнении с рецентными формами, трилобиты интересны тем, что за почти триста миллионов лет эволюции они, по-видимому, реализовали большую часть возможных вариантов биоразнообразия в условиях биоценозов Земли. Поэтому их известное ныне разнообразие может быть показательным с точки зрения закономерностей формообразования в биологическом таксоне вообще, а их система могла бы быть хорошей иллюстрацией возможности параметрической систематики, в том числе, для создания параметрической системы членистоногих в целом.

Решению этой задачи препятствует ряд серьезных проблем. Некоторые из них общи для современной систематики в целом. Не всегда вняты и однозначны критерии разделения таксонов на подчинённые группы, отсутствуют полные и хорошо сопоставимые между собой описания всех подчинённых групп таксонов, позволяющие выявить для них значения всех используемых в систематике группы признаков, а характер изложения затрудняет формализацию этих значений для целей параметрической систематики. Ключевой проблемой систематики является также вопрос о природе биологического таксона и его ранга, поскольку без его решения систематика рискует стать умозрительной и беспредметной сферой деятельности. Для трилобитов, как ископаемых форм, все эти проблемы ещё более усугубляются. Критерии выделения отдельных таксонов различных рангов достаточно сложны и неоднозначны. В силу очевидных причин недоступны сведения, касающиеся ряда важных для систематики черт их биологии, экологии, особенностей онтогенеза. Перспективно выявление направлений морфогенезов разных отрядов трилобитов в ходе их эволюции, в зависимости от палеогеографии и палеоэкологических факторов, но существующие варианты реконструкции палеозойской географии требуют серьезного пересмотра. Имеющиеся сведения разбросаны по многим, не всегда доступным источникам, где часто использованы взаимно несводимые таксономические системы трилобитов, нуждающиеся в анализе синонимии упоминаемых таксонов вплоть до родового уровня.

Тем не менее, рассмотрение морфологии ряда групп трилобитов позволяет наметить несколько универсальных признаков, на наш взгляд, пригодных для поставленных целей. Из количественных (наиболее желательных) признаков, интерес могут представлять следующие: общие размеры тела; характер тагмозиса: число долей глабели, сегментов туловища и рахиса хвостового щита, соотношение головного и хвостового щитов (микро-, гетеро- и изопигиевые формы), и некоторые другие. Использование этого набора признаков позволило относительно полно разделить некоторые отряды трилобитов с включением в их систему ряда групп трилобитоподобных членистоногих, рассматриваемых отдельными авторами в составе этого класса или егоклады.

Полученный нами вариант системы трилобитов носит предварительный характер и требует доработки и последующей детализации до уровня семейств и родов в отдельных отрядах.

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ТИПА СОВРЕМЕННЫХ ПТИЦ (AVES: ORNITHURAE)

Н.В. Зеленков

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

Современные птицы (Aves: Ornithurae) впервые появляются в палеонтологической летописи в раннем мелу – примерно в одно время с представителями примитивных вымерших линий. Уже древнейшие раннемеловые представители этой группы характеризуются в целом современным типом строения скелета, позволяющим сблизить их с ныне живущими птицами. Это указывает на стабильность морфотипа Ornithurae на отрезке времени с раннего мела по современность, однако детали эволюционного формиро-

вания морфотипа современных птиц остаются полностью неизученными. Иногда считается, что веерохвостые птицы берут начало от каких-то ненайденных архозавров или (также не найденных) примитивных птиц. Эти точки зрения не учитывают тот факт, что морфологически наиболее близкие к веерохвостым формы известны среди Enantiornithes – группы, обычно считающейся сестринской к Ornithurae. Взаимоотношения между этими группами, согласно которой морфотип Ornithurae сложился именно на базе морфотипа энанциорнисовых птиц (Enantiornithes). Эта гипотеза поддерживается находками представителей семейства Pengornithidae, которые совмещают общий энанциорнисовый тип строения скелета (например, характер консолидации окостенений) с рядом продвинутых черт, отличающих их от других энанциорнисов, но зачастую общих с веерохвостыми (мелкие многочисленные зубы, укороченный пигостиль, веерообразный хвост, характерное строение грудины, продвинутое строение плечевого пояса, наличие глобулярной головки плечевой кости и др.). В настоящее время сходство Pengornithidae с веерохвостыми рассматривается отчасти как пример параллельной или конвергентной эволюции, либо как унаследование ими черт, общих для Ornithurae и Enantiornithes. Однако признание Pengornithidae примитивными энанциорнисами (в традиционной трактовке) предполагает дивергентную эволюцию продвинутых энанциорнисов по ряду важнейших признаков, таких как строение коракоидно-плечевого сочленения. Выдвигаемая альтернативная гипотеза (помещение Pengornithidae в основание филогенетического ствола Ornithuomorpha) позволяет предполагать формирование плечевого сустава современного типа и веерообразного хвоста единственный раз в эволюции птиц. Она также объясняет сохранение отдельных энанциорнисовых признаков у некоторых примитивных веерохвостых (Archaeorhynchus, Schizooura). В рамках данной гипотезы общее сходство Pengornithidae с энанциорнисами рассматривается как плезиоморфное.

ГЕНОМНО-МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯЦИИ И ЭВОЛЮЦИОННАЯ СТРАТЕГИЯ BILATERIA

В.В. Исаева

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

В эволюционной биологии развития соотношение «генотип-фенотип» рассматривается как картирование, отображение генотипа в ходе развития в вариациях фенотипа, подвергаемых отбору (Laubichler, 2009; Minelli, 2015; Ogura, Busch, 2016). Адаптация фенотипа к окружающему миру, включающая отображение его физических параметров (от определения основной оси симметрии растений и седентарных животных до картирования пространственных координат внешнего мира мозгом млекопитающих) обеспечивает эволюционный успех организмов. Для понимания соотношения «генотип-фенотип» необходимо согласование данных сравнительной геномики, эволюционной биологии развития, сравнительной морфологии и теории самоорганизации (Иванова-Казас, 2015; Белоусов, 2015; Belousov, 2015; Wanninger, 2015, 2016; Ogura, Busch, 2016).

Современная эволюционная геномика дает возможность выявить геномно-морфогенетические корреляции и связать разнообразие геномов с фенотипическим разнообразием организмов (Srivastava, 2015). Найдена корреляция регуляторной сложности генома (определяемой общим числом транскрипционных регуляторов) и морфологической сложности (измеряемой числом клеточных типов) у Metazoa и наземных многоклеточных растений (Embryophyta) как каузальная эволюционная связь регуляторной и морфофизиологической сложности. Предполагается, что экспансия транскрипционных факторов в результате геномных дупликаций и последующей неофункционализация паралогичных генов была источником эволюционных инноваций с приобретением новых типов клеток и возрастанием морфологической сложности (de Mendoza, 2015; Lang, Rensing, 2015; Srivastava, 2015; Harrison, 2017).

Прослеживается корреляция увеличения числа Нох-генов с возрастанием сложности плана строения тела (см. Ferrier, 2010; Sánchez-Herrero, 2013; David, Mooi, 2014; Holland, 2015). Эволюционная экспансия Нох-генов, их кластера (у позвоночных – кластеров), а также кластеров ParaНох- и НК-генов, сопровождаемая утратой части этих генов, послужила генетической основой диверсификации Bilateria (Holland, 2015; Srivastava, 2015; Halanych, 2016). Пространственная, временная и количественная коллинеарность экспрессии Нох-генов в их интегрированных кластерах детерминирует глобальную архитектуру фенотипа (David, Mooi, 2014; Holland, 2015; Zandvakili, Gebelein, 2016). При этом осевая симметрия пространственной локализации Нох-генов в кластере картируется в паттерн их экспрессии и осевой паттерн животного (Minelli, 2003; Isaeva et al., 2012). Итак, Bilateria «изобрели» дополнительное кодирование морфологии организма кластерами координированно функционирующих Нох-генов.

Сопоставление организации Нох-кластеров и паттерна экспрессии Нох-генов с морфологией развивающегося организма дало возможность проследить возникновение макроэволюционных изменений плана строения у Deuterostomia (David, Mooi, 2014). Крупные инновации строения тела и эволюционный успех позвоночных в существенной мере обеспечены генетической избыточностью: умножением числа Нох-кластеров с сопутствующими надстройками генных регуляторных сетей (Putnam et al., 2008; David, Mooi, 2014; Holland, 2015; Srivastava, 2015; Harrison, 2017). Эволюционное восхождение позвоночных контрастирует с морфофункциональными преобразованиями по типу идиоадаптаций (Северцов, 1939) у иглокожих, а среди Chordata – с регрессивными эволюционными изменениями у оболочников (Tunicata, или Urochordata). У изученных представителей оболочников найдены радикальные изменения анцестральной Нох-системы с потерей целостности Нох-кластера, утратой части Нох-генов и временной коллинеарности, что отражается в модифицированной, упрощенной морфологии взрослых оболочников (David, Mooi, 2014; Stolfi, Brown, 2015; Holland, 2016). Расщепленный Нох-кластер, отсутствие временной коллинеарности и вторичный способ быстрого эмбриогенеза с мозаичным развитием и малоклеточностью найдены также у дрозофилид и нематоды *Caenorhabditis elegans* (Ecdysozoa). Коррелятивная связь целостности Нох-кластера с временной коллинеарностью и гетерохронией эмбриогенеза, впервые постулированная Дюбулем (Duboule, 1994), становится широко принятой (Aboobaker, Blaxter, 2003; Seo

et al., 2004; Ikuta, 2011; Tschopp, Duboule, 2011; David, Mooi, 2014; Holland, 2016 и др.). Дюбуль (Duboule, 1994) предположил также тесную связь между контролем роста в эмбриогенезе и планом строения взрослого организма. Известно, что Нох-гены вовлечены в регуляцию широкого спектра ключевых процессов развития, включая прохождение клеточного цикла и клеточную пролиферацию (Rezsohazy et al., 2015; Roix et al., 2016; Wang et al., 2016). Отмечена положительная корреляция размера тела и морфологической сложности организма (Lang, Rensing, 2015), а также размера тела и продолжительности жизни (Schmidt-Nielsen, 1984).

Макроэволюционные изменения, коррелирующие с организацией Нох-системы, связаны с различными стратегиями развития (Tschopp, Duboule, 2011; David, Mooi, 2014; Srivastava, 2015). Выявляя геномно-морфогенетические корреляции, эволюционная геномика помогает связать характеристики генома и паттерн эволюции животных (Srivastava, 2015). Корреляция целостности Нох-кластеров и временной коллинеарности с гетерохронией эмбриогенеза позволяет постулировать проявление в разных таксонах Bilateria альтернативных эволюционных стратегий, связанных с эволюционным вкладом неотении либо прогенеза (Исаева, 2015; Isaeva, 2015, 2016). Неотения коррелирует с возрастанием числа клеток развивающегося организма, появлением новых клеточных ресурсов развития как потенциала усложнения тканей, удлинением периода роста, увеличением размера тела и продолжительности жизни, возрастанием заботы о потомстве. Этот комплекс морфогенетических корреляций способствует прогрессивной эволюции (характеризующейся добавлением признаков и стадий развития согласно Minelli, 2015), наиболее выраженной у позвоночных (Berrill, 1955; Ruppert, 1997; Isaeva, 2015, 2016).

Альтернативная эволюционная стратегия проявилась при ускорении развития и раннем половом созревании (прогенезе, или адультации), что коррелирует с детерминированным (мозаичным) ранним развитием, малоклеточностью зародышей и взрослых животных, ранней дифференцировкой клеток, редуkcией размера тела, коротким жизненным циклом, быстротой развития и смены поколений, высокой скоростью эволюции. Такой набор корреляций наиболее исследован у представителей оболочников, характеризующихся также упрощением анцестрального генотипа и фенотипа и потерей многих генов (Ikuta, 2011; Satoh et al., 2014; Holland, 2016; Stolfi, Brown, 2015). Эволюционные траектории позвоночных и оболочников, наших ближайших беспозвоночных родственников (Delsuc et al., 2008), радикально разошлись. Среди исследованных представителей Ecdysozoa вторичное упрощение анцестрального фенотипа и генотипа, включающее потерю ресничек и жгутиков, утрату некоторых Нох-генов и целостного Нох-кластера, коррелирующее с быстрым эмбриогенезом и малоклеточностью вплоть до эутелии, коротким жизненным циклом, быстрой эволюцией, наиболее выражено у нематод (Aboobaker, Blaxter, 2003; Copley, 2008; Sommer, 2015; Srivastava, 2015; Technau, 2015). Редукция анцестральных структур и стадий развития – характеристика регрессивной эволюции (Minelli, 2015). Предполагается, что в эволюции оболочников среди Chordata, а также ряда представителей Ecdysozoa, эволюционная стратегия с доминированием прогенеза, способствующая быстрому росту популяции и освоению новых экологических ниш, вела к регрессивным преобразованиям (Исаева, 2015; Isaeva, 2015, 2016).

РЕГЕНЕРАТИВНЫЕ ПОЧКИ У КОРАЛЛОВ РОДА *BOTHROPHYLLUM* КАК НАЧАЛО ВОЗНИКНОВЕНИЯ КОЛОНИАЛЬНОСТИ

Е.С. Казанцева, С.В. Рожнов

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

Кораллы ругозы – это обширная группа морских бентосных беспозвоночных кишечнополостных с кальцитовым скелетом, объединяющая одиночные и колониальные формы. Древнейшие ископаемые остатки ругоз (*Lambelasma* sp.) известны из дарривильского яруса среднего ордовика Ирана (Baars et al., 2013), последние представители группы встречаются в конце перми. Изучение внутреннего строения и онтогенеза ругоз основано на изготовлении шлифов, ацетатных пленок, пришлифовок и их фотографий, зарисовок. В некоторых случаях, сохранность экземпляров позволяет их изучение при помощи рентгеновского сканирующего томографа, что было сделано авторами при использовании аппарата Scyscan 1172.

Кораллы рода *Bothrophyllum* характерны для каменноугольных отложений Московской синеклизы, и широко распространены в Европе и Азии, с нижнего карбона до нижней перми. Как и для всех представителей группы ругоз, последовательное образование септального аппарата происходило следующим образом: заложение осевой септы, появление симметричных пар меньших септ, обособление боковых и противоположно-боковых септ, сопровождаемое делением осевой септы на главную и противоположную. Образование последующих септ (метасепт) происходило согласно правилу Куинта в четырех из шести образованных протосептами секторах. Все вышперечисленные стадии онтогенеза в объеме целого кораллита занимают несколько миллиметров, после чего план строения становится окончательно сформированным.

Изученные экземпляры ругоз рода *Bothrophyllum* сохраняют в себе признаки нескольких типов регенерации. Был рассмотрен сросток двух отдельных кораллитов, у которого, в зоне слияния, внутренние скелетные элементы одного кораллита были повреждены в результате доминирования второго. Поврежденная часть кораллита продолжала рост наравне с остальной частью, однако нарушенные скелетные элементы не обособлялись и не восстанавливались, тем не менее, продолжая рост, что характерно для компенсаторной регенерации. Зачастую, схожим путем происходит омоложение. Некоторые экземпляры, повреждения которых были непродолжительными, а, скорее, разовыми, можно считать характерными примерами эпиморфоза. Нарушенные в результате повреждения скелетные элементы обособливались и заново достраивали утраченные структуры. Образование же регенеративных почек является действительными примером морфаллаксиса, при котором скелетные элементы материнского организма перестраиваются. Основа для почки составляет на основе затронутых в делении структур материнского организма, но в дальнейшем почка продолжает автономное развитие, зачастую совместно вместе с материнским кораллитом.

Характерные для ругоз, в частности рода *Bothrophyllum*, особенности положения новообразованных почек на материнском кораллите, можно разделить на два основных типа: внутриващечное и боковое. Детальное рас-

смотрение бокового типа почкования на имеющемся экземпляре позволило определить наличие ненарушенной эпитеки между новообразованной почкой и материнским кораллитом на всех стадиях формирования почки. Наличие внешней стенки между двумя кораллитами предполагает, что у данного экземпляра формирование маленького кораллита является результатом прикрепления личинки к субстрату, которым служит другой кораллит. Сформированный росток двух кораллитов в данном случае не имеет отношения к вегетативному размножению.

Внутриващечное почкование было изучено на нескольких экземплярах. Развитие каждой почки начинается со слабодифференцированного скелета, в котором септы и диссепименты разбросаны беспорядочно. Более или менее дифференцированная стенка почки появлялась достаточно поздно, захватывая частично материнские септы, которые впоследствии надстраиваются как свои собственные. Формирование регенеративной почки происходило следующим путем: 1) образование септального аппарата, в котором положение плоскости главной и материнской септы почки соответствует положению двух наиболее развитых септ материнского кораллита в области формирования почки; 2) отделение части первоначального поврежденного септального аппарата материнского кораллита новообразованной эпитекой.

Плоскость симметрии кораллита обусловлена положением главной и противоположной септы. Для колониальных кораллов, плоскости симметрии кораллитов примерно параллельны между собой. У наблюдаемого множественного почкования представителей рода *Bothrophyllum* плоскость симметрии каждой почки параллельна плоскости двух (различных для каждой почки) противоположных септ материнского кораллита. По сути, формирование параллельных плоскостей симметрии у почки и материнского кораллита постепенно подводит к вопросу об их колониальности. Могли ли почки размножаться половым путем неизвестно, и вопрос об их колониальности является открытым. Возможно, схема регенеративного почкования рода *Bothrophyllum* использовалась для формирования колоний у других родов ругоз.

УЧАСТИЕ СИГНАЛЬНЫХ КАСКАДОВ В СПЕЦИФИКАЦИИ И МОРФОГЕНЕЗЕ МЕЗОДЕРМЫ У ЗАРОДЫШЕЙ *SPIRALIA*

В.В. Козин, Д.А. Филимонова, Р.П. Костюченко

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

При спиральном типе дробления, характерном для аннелид, моллюсков и турбеллярий, детерминация различных зачатков происходит очень рано, еще во время первых пяти-шести митотических циклов. Наряду с высокой автономностью (детерминативностью) спирального развития в экспериментах по удалению и пересадке бластомеров было показано существование индуктивных взаимодействий в зародышах моллюсков и аннелид. Однако молекулярная природа цитоплазматических детерминант и медиаторов межклеточной сигнализации в развитии *Spiralia* до последнего времени оставалась загадкой. Первые данные о сигнальных каскадах выявили участие системы MAP-киназ, Wnt/beta-катенинового и BMP путей в развитии в первую очередь мезодермальных производных и эмбрионального организ-

**СТРУКТУРА ЖЕЛТОЧНОГО СИНЦИТИАЛЬНОГО СЛОЯ
GASTEROSTEUS ACULEATUS. ОБЩИЕ И СПЕЦИФИЧЕСКИЕ
ЧЕРТЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖЕЛТОЧНОГО СИНЦИТИАЛЬНОГО
СЛОЯ TELEOSTEI**

Е.А. Кондакова, В.И. Ефремов, В.В. Козин

Санкт-Петербургский государственный университет
23eak@mail.ru

затора. Однако дальнейшие исследования продемонстрировали существенную вариабельность локализации и функциональной значимости различных компонентов сигналинга. В докладе будут продемонстрированы оригинальные данные о характере активности MAPK и Wnt/beta-катенинового пути у зародышей нереидных полихет и олигохет. Приведенный сравнительно-эмбриологический анализ результатов будет способствовать пониманию эволюции и степени консерватизма спецификации клеточных линий и осевых отношений в развитии Spiralia.

Иммуноцитохимически была подробно описана активность MAP-киназы в определенных клеточных линиях ранних зародышей *A. virens*. Нам удалось выявить как минимум два периода неравномерного распределения киназы dpErk1/2 во время дробления (на четвертом и шестом–седьмом клеточном цикле). На восьмиклеточной стадии (завершение четвертого клеточного цикла) ядерный сигнал dpErk1/2 приурочен к дорсальным бластомерам 1c, 1d и 1D. Второй период с выраженной дорсовентральной полярностью в распределении активной формы Erk1/2 наступает со стадии 17 бластомеров (после деления макромера 2D на 3d и 3D и начала шестого клеточного цикла). В это время активная форма MAP-киназы присутствует во всех интерфазных ядрах, но не обнаруживается у делящихся клеток. 3D долгое время остается единственным макромером с активированным каскадом MAPK. Это сближает паттерны активности MAPK у зародышей *A. virens* и всех исследованных моллюсков. Таким образом, почти универсальная для спиралей активация MAP-киназного сигналинга в макромере 3D, что неразрывно связано с запуском эмбрионального организатора у моллюсков, представляет собой консервативную черту спецификации этой мезэнтодермальной клетки-предшественника. Наличие более раннего периода активности MAPK у *A. virens* можно интерпретировать как акселерацию определения квадранта D при гетероквадрантном спиральном дроблении. Ингибиторный анализ обнаружил критические периоды действия MAPK у нереид во время дробления. У *A. virens* наибольший эффект наблюдался при воздействии ингибитора U0126 до формирования соматобласта 4d. Такое подавление MAPK оказало отсроченный эффект на морфогенез мезодермальных полосок, причем молекулярные признаки спецификации и паттернирования энтодермы не были утрачены. Модуляция канонического Wnt/beta-катенинового сигнального пути во время дробления также не препятствовала дифференциации мезодермальных производных. В ряде экспериментов нам удалось наблюдать хоть и неполноценное, но устойчивое прогрессивное развитие мышечной системы. Таким образом, наши данные свидетельствуют о комплексной регуляции спецификации и морфогенеза мезодермы аннелид, происходящей на самых ранних этапах развития, еще до сегрегации соответствующих бластомеров-зачатков.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (17-14-01089).

Одним из наиболее распространенных вариантов организации «внезародышевой» системы, осуществляющей трофическую функцию, является симпласт с полиплоидными ядрами. Желточный синцитиальный слой (ЖСС) – это провизорная структура зародышей и личинок животных с мезобластическим типом развития, которым свойственны обособленножелтковые яйцеклетки и неполное дробление. ЖСС представляет собой многоядерный цитоплазматический слой, переходящий в тонкий слой кортикальной цитоплазмы, расположенные на периферии желточной сферы, кроме них содержащей массу желтка и жировые капли (у некоторых видов).

Целью этой работы было изучение желточного комплекса у поздних зародышей и в начале личиночного периода *Gasterosteus aculeatus* (n=12) в рамках сравнительно-морфологического исследования ЖСС костистых рыб. Икра трехиглой колюшки была собрана в окрестностях МБС СПбГУ (Кандалакшский залив, Белое море) на литорали островов Большой Горелый и Кереть в конце июня, начале июля 2015 г. Материал фиксировали жидкостью Буэна. Серийные парафиновые срезы толщиной 5-7 мкм окрашивали гематоксилином Караччи с эозином. Микротомирование, фотографирование и измерения производили в РЦ РМиКТ СПбГУ.

В передней области желточного комплекса имеется несколько жировых капель разного размера. Каждая из них окружена ЖСС; в цитоплазматической прослойке между массой желтка и жировой каплей можно видеть ядра. Некоторые участки цитоплазмы ЖСС, окружающей жировые капли, содержат поперечную исчерченность, отмеченную у сиговых (Kondakova et al., 2017) и *Hypomesus olidus* (Yamada, 1959). Компарментализация желточного комплекса была описана у зародышей и личинок рыб, имеющих в массе желтка жировые капли. Желточный комплекс личинок колюшки смещен латерально по отношению к кишке и имеет сложную форму, с небольшими выростами, проникающими между соседними органами. Между ЖСС и печенью находится тонкий слой соединительной ткани. Как и у большинства других изученных видов, толщина ЖСС трехиглой колюшки неодинакова в разных участках ЖСС вдоль переднезадней и дорсовентральной осей. Она минимальна в области, прилежащей к кишке, что характерно для личинок всех исследованных нами костистых рыб: *Danio rerio*, *Cyprinus carpio* (Cyprinidae), *Misgurnus fossilis* (Cobitidae) и четырех видов Coregonidae (Kondakova, Efremov, 2014; Kondakova et al., 2016, 2017; Кондакова и др., 2017аб). У трехиглой колюшки интернализация и метаболизм желтка происходят своеобразно. Множество отделившихся от единой эозинофильной массы желтка округлых фрагментов, контактирующих с базальной поверхностью ЖСС, окрашиваются эозином очень слабо. У других видов фрагменты желтка и желточные включения остаются эозинофильными. Большое количество та-

ких фрагментов прилежит к вентральной области ЖСС. Наблюдаемые картины позволяют предположить, что этапы лизиса желтка, которые у других видов рыб осуществляются в цитоплазме ЖСС, у колюшки совершаются в основном на границе желтка и ЖСС. Ядра ЖСС колюшки крупные полиморфные, с заметными ядрышками, но ядер исключительно сложных форм и гигантских размеров (более 100 мкм длиной (наши неопубликованные данные)), как у сиговых рыб, на исследованных стадиях нами отмечено не было. Средняя длина ядер ЖСС личинок колюшки ($n=4$) составляет 15.57 ± 0.4 мкм, тогда как длина ядер клеток кишечного эпителия – 5.99 ± 0.05 мкм. Длина измеренных ядер ЖСС не превышала 32 мкм. ЖСС колюшки, как и ЖСС представителей всех изученных нами видов свойственны как очень светлые ядра так и ядра, содержащие большее количество гетерохроматина.

Таким образом, в морфологии ЖСС трехиглой колюшки имеются консервативные, общие для большинства изученных костистых рыб черты: структурная регионализация ЖСС, неравномерность его толщины вдоль дорзо-вентральной и переднезадней осей, крупные полиморфные ядра. Организация провизорной структуры, осуществляющей метаболизм желтка, в виде синцитиального слоя с многочисленными полиморфными полиплоидными ядрами консервативна у Teleostei, что свидетельствует о ее эффективности, а разнообразие специфических черт может быть связано с эволюционной пластичностью и онтогенетическим разнообразием костистых рыб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-34-00391).

МОРФОГЕНЕЗЫ ПРИ БЕСПОЛОМ РАЗМНОЖЕНИИ И РЕГЕНЕРАЦИИ У АННЕЛИД: МОЛЕКУЛЯРНЫЕ И КЛЕТочНЫЕ АСПЕКТЫ

**Р.П. Костюченко, Д.Д. Никанорова, Н.И. Колосов,
В.В. Козин, Е.Е. Купряшова**

Санкт-Петербургский государственный университет
kostyuch@mail.ru

Регенерация и бесполое размножение представляют собой восстановительные морфогенезы за счет соматических клеток организма, реализуемые наиболее часто в постэмбриональный период развития. На уровне феномена различия между этими двумя формами постэмбриональных морфогенезов очевидны. Если в случае регенерации происходит лишь восстановление формы и функции, причем не обязательно полноценное, то в случае бесполого размножения – восстановление не только полноценное, но и приводит к увеличению числа особей. Вместе с тем обращает на себя внимание тот факт, что животные, способные размножаться бесполом способом, часто обладают широчайшими регенеративными потенциями. При изучении молекулярных и клеточных аспектов регенерации и бесполого размножения становится очевидным, что, несмотря на различия в результате, между этими двумя формами, вероятно, существует связь на уровне общности фундаментальных механизмов. Важно также подчеркнуть, что при хорошо известном антагонизме между процессами бесполого размножения и подготовкой к половому (формирование гонад и дифференцированных половых клеток), наблюдается феномен сохранения (восстановления)

у животных потенций к сексуализации даже после длительного периода бесполого размножения. В своем докладе мы ограничимся молекулярными и клеточными аспектами процессов регенерации и бесполого размножения на примере аннелид. На конкретных примерах анализа клеточного поведения и пролиферации, изменений в строении старых тканей и экспрессии ключевых генов развития будет продемонстрирована важность детального сравнительного исследования для понимания происхождения и дивергенции таких морфогенетических программ развития, как регенерация и бесполое размножение.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ, № 16-04-00991-а и гранта РНФ, № 17-14-01089 с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ.

НОХ-ГЕНЫ И ПРИРОДА КОЛИНЕАРНОСТИ

М.А. Кулакова

Санкт-Петербургский государственный университет
iribus@rambler.ru

Важные для развития и эволюции гены из семейства ANTP (Нох, ParaНох, NK) собраны в генные комплексы – кластеры. Все они транскрибируются упорядоченно. Строгое соответствие между позицией гена в кластере и местом/временем/уровнем активности его транскрипции принято называть колинеарностью (иногда «коллинеарностью»). При попытке реконструировать эволюционное становление таких систем, как Нох-кластер, возникает противоречие:

– если колинеарность экспрессии определяется самой структурой кластера – как работают разорванные кластеры асцидий, головоногих моллюсков и дрозофил? И почему у модельных животных с целостными Нох-кластерами корректно (колинеарно) транскрибируются репортёрные гены, находящиеся под контролем регуляторных модулей отдельных Нох-генов?

– если же колинеарность реализуется за счет индивидуальных регуляторных модулей – каким образом, и на каком эволюционном этапе она возникла? А главное – какие силы удерживают кластер в целостности на протяжении сотен миллионов лет?

Чтобы ответить на эти вопросы, необходимо соотнести структуру Нох-кластера с молекулярными механизмами контроля его транскрипции и с характером эмбриогенеза у изученных моделей. Вероятно, последовательная активация Нох-генов во времени (темпоральная колинеарность) и физическая целостность Нох-кластера коррелируют с последовательной генерацией элементов билатерального тела из зоны роста. Такой способ построения тела характерен для позвоночных, аннелид и многих артропод (животных с целыми или незначительно релаксированными Нох-кластерами) и не характерен для асцидий, нематод и головоногих моллюсков (Нох-кластер дезорганизован или атомизирован). Механизмы, которые лежат в основе колинеарной активации Нох-генов у позвоночных животных могут оказаться более древними и более универсальными, чем предполагалось ранее. Следы этих анцестральных механизмов надо искать в эмбриогенезе наименее специализированных животных из других эволюционных ветвей.

ВОЗМОЖНО ЛИ СНИЗИТЬ ТЕМП НЕОБРАТИМОЙ ВОЗРАСТНОЙ АТРОФИИ ТИМУСА И КАК ЭТО ВЛИЯЕТ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ЖИВОТНЫХ

А.В. Куликов, Л.В. Архипова, В.Б. Гаврилюк, Е.Ю. Мндлян,
П.А. Куликова, А.А. Глазков, Д.А. Куликов

Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН,
Московский областной научно-исследовательский клинический институт
им. М.Ф. Владимирского
29.04.55@mail.ru

Одним из наиболее достоверных маркеров старения организма является необратимая возрастная атрофия тимуса. Будучи одним из основных органов иммунной защиты, вилочковая железа (тимус) очень сильно деградирует со временем. Так, у 60-65-летних людей остается не более 1-3% тимоцитов в сравнении с их количеством в 12-13 лет. Как нам удалось показать, количество тимоцитов у 20-месячных крыс в 90,6 раза меньше чем у 2,5 месячных животных, а это еще не совсем старые крысы.

Известно, что в организме млекопитающих есть иммунопривилегированные зоны, трансплантация различных тканей в которые не приводит к их скорому отторжению. В этих зонах дефицитные трансплантированные клетки могут функционировать длительное время и, что самое главное, в таком варианте трансплантации не требуется пожизненное применение иммунодепрессантов.

Нам удалось разработать методы, позволяющие значительно снизить темп необратимой возрастной атрофии тимуса, что в конечном итоге привело к достоверному увеличению как средней, так и максимальной продолжительности жизни животных.

В докладе также будут затронуты вопросы еще ряда патологических отклонений и представлены данные по восстановлению мужской репродуктивной системы, восстановлению организма после сублетального (4Гр) и летального (8 Гр) облучения и некоторые другие подходы, в основном, связанные с иммунологической недостаточностью, которая в процессе онтогенетического развития ассоциирована с возрастом, а в экспериментальных исследованиях – с привнесенными стрессами той или иной этиологии.

КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГЕНЕРАЦИИ СТЕНКИ ТЕЛА ИЗВЕСТКОВОЙ ГУБКИ *LEUCOSOLENIA COMPLICATA* (CALCAREA, PORIFERA)

А.И. Лавров¹, Ф.В. Большаков², А.В. Ересковский^{3,4}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Беломорская Биологическая станция им. Н.А. Перцова,

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

³Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE),

Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Marseille, France

⁴Санкт-Петербургский государственный университет

lavrovai.bio@ya.ru

Способность к регенерации широко распространена среди многоклеточных животных. Губки (Porifera) – древние и относительно просто устроенные животные с ярко выраженной способностью к регенерации. Это делает их крайне интересными модельными объектами для изучения возникно-

вания и эволюции механизмов регенерации. Объектом настоящего исследования стала известковая губка *Leucosolenia complicata*. Эти губки имеют наиболее простую, асконоидную организацию, то есть их тело представляет собой тонкостенную трубку, которая состоит из двух эпителиальных слоев (хоанодермы и экзопинакодермы), разделенных тонким слоем мезохила. На губках проводили операцию по удалению небольшого участка стенки тела. Регенерацию изучали гистологическими, ультраструктурными и иммуногистохимическими методами, а также методом цейтраферной видеосъемки для выявления клеточных механизмов, лежащих в основе этого процесса.

Полное заживление раны происходило в течении 4-5 сут после операции (спо) и включало три этапа: 1) выравнивание краев раны, 2) закрытие раны, 3) восстановление исходного строения стенки тела. Выравнивание краев раны происходило быстро – этот этап заканчивался уже к 6 часам после операции (чпо). К 24 чпо происходило полное закрытие раны за счет формирования тонкой регенеративной мембраны. На этом этапе основную роль играли эпителиальные морфогенезы – регенеративная мембрана формировалась за счет конвергентного распространения и слияния эпителиальных слоев экзопинакодермы снаружи и хоанодермы внутри. При этом распространение хоанодермы сопровождалось трансдифференцировкой хоаноцитов в эндопинакоциты через уплощение и потерю жгутика и воротничка микровиллей. После формирования регенеративной мембраны начиналось восстановление исходного строения стенки тела в области ранения. К 3-4 спо в мезохиле регенеративной мембраны формировались новые спиккулы, а к 4-5 спо эндопинакоциты на внутренней стороне регенеративной мембраны редифференцировались в хоаноциты. Изучение пролиферации на различных этапах регенерации стенки тела *L. complicata* не выявило различий в уровне пролиферационной активности клеток и в их распределении по сравнению с интактными тканями ни на одном из этапов регенерации. Таким образом, регенерация *L. complicata* проходит по типу морфаллаксиса, а в ее основе лежат морфогенетические механизмы, широко распространенные среди других многоклеточных животных.

Исследование поддержано грантом РФФИ, № 16-04-00084.

ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

tleon@paleo.ru

Аммоноидеи, вымерший подкласс головоногих моллюсков появились в конце раннего девона и полностью вымерли в конце мела. Формирование морфологического разнообразия аммоноидей происходило по двум основным направлениям: изменение внешней морфологии раковины и изменение лопастной линии, признака, характерного только для этой группы. Почти все основные типы формы раковины и скульптуры появились на ранних стадиях эволюции подкласса. Лопастная линия у древних форм была представлена почти всеми типами, известными для этой группы. Исключение составляют лишь сложно рассеченные лопастные линии «мезозойского типа», появившиеся в конце палеозойской эры.

Для аммоноидей в целом характерна плоскоспиральная раковина с различными соотношениями высоты и ширины, а также разной степенью инволютности оборотов. Первые представители подкласса в конце раннего девона имели развернутые или неплотно свернутые спирали (этот признак вновь проявился у мезозойских гетероморф). Представители девонских отрядов Anarcestida, Tenuoceratida и Clumeniida обладали раковинами всех известных типов: эволютными (пахиконовыми, кадиконовыми, офиоконовыми), инволютными (дискоконовыми, линзовидными), а также с «неправильным» треугольным навиванием.

Поверхность раковины аммоноидей, как и многих других моллюсков, украшена скульптурой. Первые представители подкласса несли поперечные ребра, по-видимому, унаследованные от предков-бактринов. Вскоре появились раковины, лишенные орнаментации. К концу девона сформировалось большее разнообразие скульптуры (разнообразная поперечная, с шипами и всевозможными выростами). Большая часть палеозойских аммоноидей обладала либо гладкой раковиной, либо с поперечной скульптурой. Продольные и сетчатые типы орнаментации возникли несколько позже, начиная с карбона, и распространены были значительно меньше.

Наиболее специфичный признак аммоноидей – лопастная линия – у палеозойских аммоноидей отличается стабильностью черт, характерных для каждого таксона. Тип лопастной линии определяется по строению примасуры и нескольких следующих за ней перегородок. Древнейшие представители подкласса (эмский ярус, конец раннего девона) обладали двухлопастной линией, унаследованной от бактринов с формулой VO (вентральная и омнилатеральная, или «всебоковая», лопасти). Очень скоро появилась дорсальная лопасть – VO:D. У границы эмса и зйфеля омнилатеральная лопасть заместила умбиликальной (U), формула VU:D. В живете (средний девон) произошло образование внутренней боковой лопасти (I), формула VU:ID. Также в среднем девоне впервые появилась наружная боковая лопасть (L), формула (VLU:D). В позднем девоне (фамен) появились пятилопастные линии (VLU:ID). Все последующие модификации лопастной линии произошли на основе этих пяти основных лопастей, что и определяет современную систему подкласса аммоноидей.

Среди Anarcestida (ранний девон, эмс – конец девона) практически можно найти все разнообразие типов строения края перегородки (лопастных линий), встречающихся у палеозойских аммоноидей. Представители отряда Clumeniida (фамен) резко отличались от всех остальных аммоноидей. Вместо вентральной лопасти у них образовалось вентральное седло, что было связано с дорсальным, положением сифона. Для каменноугольно-пермских отрядов характерно усложнение лопастной линии. Для Prolescanitida характерна узкая трехраздельная вентральная лопасть. Основным звеном развития в этой группе стало усложнение наружного седла и увеличение числа лопастей на боковой стороне. У Goniatitida вентральная лопасть всегда двураздельная, а общее число лопастей вокруг оборота изменялось от 8 до 60. При этом сами лопасти приобретали сложные формы рассечения (зубцы, лепестки либо в основании, либо по всему контуру лопастей), в ряде случаев сравнимых с мезозойскими. В конце палеозоя возникли первые Ceratitida, мезозойский отряд. Пермские цератиты обладали достаточно примитивной лопастной линией, морфогенез которой резко отличался от других отрядов.

Максимальное разнообразие внешней морфологии раковины и различные сочетания ее с многочисленными морфотипами лопастной линии прослеживается как в начале развития группы (архаическое многообразие), так и в самом конце ее существования (синильное многообразие). По-видимому, формирование морфологического разнообразия контролировалось целой системой связей внутри организма, которая поддерживала определенную стабильность, и одновременно находилось под влиянием внешних факторов.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ДЛИТЕЛЬНОСТИ ПРЕДМЕТАМОРФОЗНОГО РАЗВИТИЯ БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ КАК ИСТОЧНИК ИЗМЕНЧИВОСТИ РАЗМЕРОВ МЕТАМОРФОВ И КАК МЕХАНИЗМ ЭВОЛЮЦИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

С.М. Ляпков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
lyapkov@mail.ru

Увеличение длительности личиночного развития, вплоть до зимовки головастика, выявлено у ряда видов амфибий умеренной зоны. Такое сильное удлинение предметаморфозного периода может представлять собой редкий вариант индивидуальной изменчивости, либо наблюдаться у каждой из генераций данной популяции. Удобным модельным объектом исследования изменчивости длительности личиночного развития и ее влияния на более поздние стадии стали популяции озерной лягушки, интродуцированные на Камчатку около 30 лет назад. Исследование этих популяций, проведенное с конца мая по начало июля (2013–2017 гг.), выявило большое разнообразие заселенных видом водоемов, связанное с различным объемом и режимом поступления в них теплой воды (Ляпков, 2014, 2016). Число когорт (т.е. групп особей в пределах одного года рождения – Ляпков, 2014) головастика уменьшается по мере сокращения длительности сезона размножения (табл. 1). Вместе с тем, все наблюдаемое разнообразие годовых циклов в этих популяциях было сформировано на основе низкой генетической изменчивости: все популяции Камчатки берут начало от небольшого числа особей «основателей» (Ляпков и др., 2017).

Таблица 1. Сроки завершения метаморфоза и количество когорт головастика, сравнение между исследованными популяциями Камчатки

Популяция	Сроки самого раннего начала метаморфоза	Количество когорт
Халактырское оз.	Середина июля	1
Мутновская ГеоТЭС	Середина июля	1-2
Налычево	Начало июля	1-2
Анавгай	Начало июня	2-3
Эссо	Середина мая	4-5
Малки	Конец апреля-начало мая	4-6
Геологи	Начало мая	5-6

Термальный	Начало-середина апреля	5-7
Паратунка	Начало апреля	6-8
ТЭЦ-2	Начало апреля	5-7
Гелиос	Конец марта (2-я когорта – начало июня)	1-3

Соотношение роста и развития головастиков исследованных популяций (табл. 2) также довольно разнообразно, но все наблюдаемые случаи можно условно свести к двум типам. В большинстве популяций рост не происходит сильного замедления роста по достижении стадий 45-46 (согласно таблицам нормального развития Дабаган и Слепцовой, 1975), однако в двух популяциях (Анавгай и Малки) рост по достижении этих стадий сильно замедляется, в результате чего особи по завершении метаморфоза остаются мелкими, достоверно отличаясь по средней длине тела от особей других популяций (табл. 3). Наиболее вероятно, что это связано с олиготрофностью водоемов, в которых проходит личиночное развитие в этих двух популяциях.

Таблица 2. Средняя длина тела (мм) головастиков различных стадий, сравнение между исследованными популяциями Камчатки

Стадии развития	38-39	40-42	43-44	45-46	47-49	50-54
ТЭЦ-2	6,54	<u>10,66</u>	15,73	22,50	29,00	28,39
Термальный	6,46	9,35	16,65	23,33	26,00	29,00
Геологи	7,08	11,13	<u>14,93</u>	<u>21,11</u>	26,17	
Паратунка		13,08	17,86	<u>23,58</u>	<u>26,67</u>	28,13
Малки	<u>7,89</u>	<u>12,54</u>	15,67	19,49	<u>20,48</u>	20,40
Анавгай	<u>6,24</u>	11,71	<u>16,27</u>	22,78	22,75	22,71

Примечание. Полужирным шрифтом, подчеркиванием, курсивом и использованием шрифта Arial отмечены случаи достоверных различий между популяциями на данной стадии.

Таблица 3. Средняя длина тела (мм) метаморфов, сравнение между исследованными популяциями Камчатки

Популяция	Длина тела, мм
ТЭЦ-2	38,00
Термальный	29,00
Паратунка	<u>27,50</u>
Малки	30,50
Гелиос	37,56
Эссо	<u>26,53</u>

Примечание. Подчеркиванием и курсивом отмечены случаи недостоверных различий между популяциями.

В отличие от исследованной нами ранее популяции Уральского региона (Фоминых, Ляпков, 2011), в которой зимняя температура воды существенно ниже летней и регулярно формируется зимующая когорта, в Камчатских популяциях не было выявлено формирования таких зимующих когорт. В сравнительно холодных водоемах популяции «Анавгай» метаморфоз проходит при мелких размерах, что, вероятно, является «платой» за более раннее завершение личиночного развития. И напротив, в большинстве исследованных популяций с более благоприятными условиями личиночного развития (с более теплыми и кормными нерестовыми водоемами) не наблюдалось замедления роста на предметоморфозных стадиях, и в итоге головастики завершали метаморфоз при более крупных размерах (табл. 3).

На основании оригинальных данных по интродуцированным популяциям Среднего Урала и Камчатки, а также литературных данных по другим популяциям вида, обсуждается формирование адаптаций под влиянием снижения температуры среды и связанных с изменениями темпов личиночного роста и развития. В частности, показано, что эти адаптации могут быть различными в случае увеличения высоты и увеличения широты местообитания популяций. Обсуждается также влияние изменчивости размеров метаморфов на их морфологические особенности и на последующие стадии наземной фазы жизненного цикла.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ (проекты №№ 16-04-01771 и 15-34-50143).

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ НОВШЕСТВА КЛАССА ROSTROCONCHIA (MOLLUSCA)

А.В. Мазаев

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

В онтогенезе всех ростроконхов наблюдается стадия метаморфоза, переход от колачковидного протоконха к почти двустворчатой раковине, форма которой может быть сведена к трубке с зияниями на обоих концах. В отличие от двустворок, раковина ростроконхов не имеет замочного края, она цельная. Однако, аккреционный рост ростроконхов (как и бивальвий) невозможен без раскрытия створок. Поэтому раскрытие створок ростроконхов в процессе роста сопровождается разломом раковины вдоль дорсальной оси раковины от переднего зияния (устья) до заднего (рострального) зияния. Многочисленные микроскопические трещины раковины залечиваются мантией (Pojeta Runnegar, 1976). Предложенные ранее механизмы раскрытия створок ростроконхов имеет дискуссионный характер (Pojeta Runnegar, 1976). Наиболее вероятно, что раскрытие створок обеспечивалось специфичным для ростроконхов слоем клеток, создававших избыточное давление между краевыми частями створок на участке их смыкания (Мазаев, 2012). Эта гипотеза косвенно подтверждается как обязательным присутствием выдержанного зазора комиссуры, так и ее зигзагообразным строением, которое с функциональной точки зрения может быть необходимо только для увеличения площади при соответствующем снижении давления на единицу последней. Еще одно подтверждение этой версии обнаружилось благодаря избирательной со-

хранности раковин среднекаменноугольного *Conocardium snjatkovi* Fedotov, 1932. Как оказалось, внешний кальцитовый слой раковины имеет сложное строение: наружная часть слоя гладкая, внутренняя ребристая. Строение внутреннего арагонитового слоя, который в ископаемом состоянии растворен, должно быть обратным, а именно: внутренняя поверхность гладкая, наружная – ребристая. Таким образом, почти гладкая раковина, состоит из двух резко ребристых слоев. Функциональное значение ребер можно сравнить со шпангоутами корабля, т. е. ребра обеспечивают жесткость раковины. Однако сечение и толщина ребер резко изменяется в зависимости от их положения. Поэтому функциональное значение ребер заключается в максимально возможном компенсационном распределении напряжений в раковине. Неравномерные области сжатия и растяжения возникают из-за того, что сжатие раковины происходит только в области комиссуры, а разламывание раковины должно происходить по всей длине дорсальной оси с сохранением равномерности увеличения раскрытия устья. Поэтому максимально усиленные ребра имеют косое расположение от переднего края дорсума к точке перехода комиссуры в устье. Таким образом, предложенный ранее механизм раскрытия створок rostroконхов нашел еще одно подтверждение.

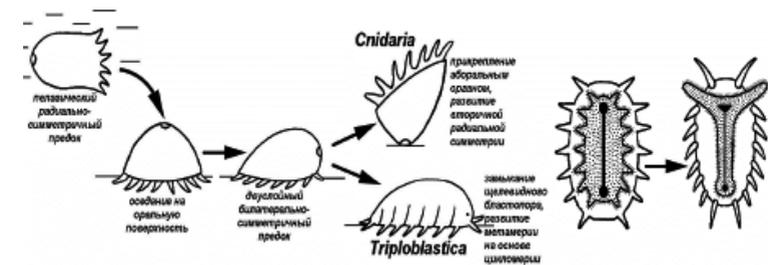
Строение раковины этого класса существенно отличается от остальных групп моллюсков, перешедших к роющему образу жизни. Морфологические особенности раковин rostroконхов имеют много общего с гельциниоидными моллюсками, которые, возможно, являются предковой группой. Отличие rostroконхов заключается в приобретении стадии метаморфоза. Это важное морфологическое новшество обеспечило rostroконхам более узкую специализацию, а также переход в другой размерный класс. Этот переход был обеспечен еще одним морфологическим новшеством, специфической особенностью всех rostroконхов: аккреционный рост раковины в вентральной части всегда сопровождается ее деструкцией в дорсальной части.

ЩУПАЛЬЦА, РЕСНИЧНЫЕ ШНУРЫ, СЕГМЕНТАЦИЯ, ГЕНЫ И КОНЕЧНОСТИ В ЭВОЛЮЦИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

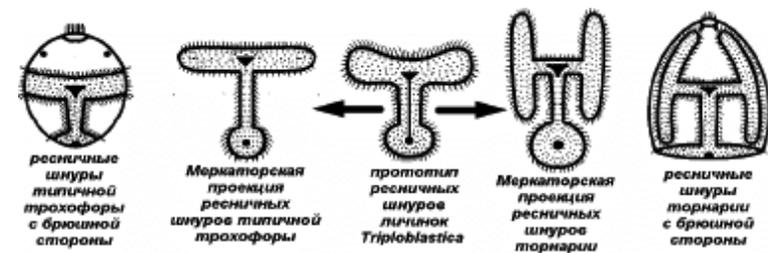
В.В. Малахов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Дальневосточный федеральный университет
vmalakhov@inbox.ru

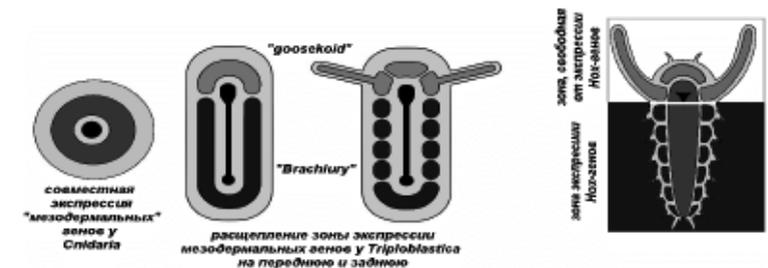
1. Cnidaria и трехслойные билатерии – сестринские группы, происходящие от двуслойного билатерально-симметричного предка, ползавшего на оральной поверхности. Метамерия трехслойных билатерий унаследована от цикломерии Cnidaria. Радиальная симметрия Cnidaria развилась вторично как результат сидячего образа жизни. Общие предки Cnidaria и трехслойных Bilateria имели два круга щупалец: лабиальный и маргинальный. Маргинальный круг щупалец у трехслойных билатерий дал начало метамерным конечностям. Лабиальный круг щупалец у трехслойных билатерий дает начало околоротовым ресничным щупальцам и вентральной ресничной подошве – невротроху.



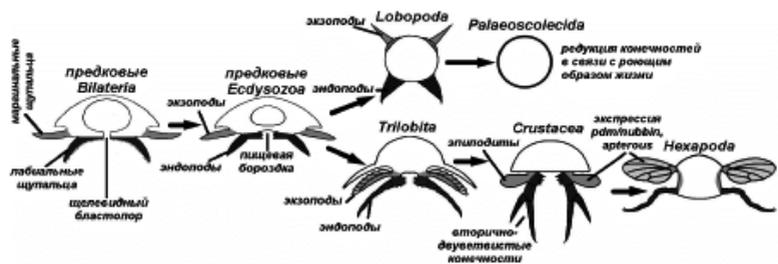
2. Личинки трехслойных билатерий имеют общий план строения ресничных шнуров, происходящих от лабиального круга ресничных щупалец.



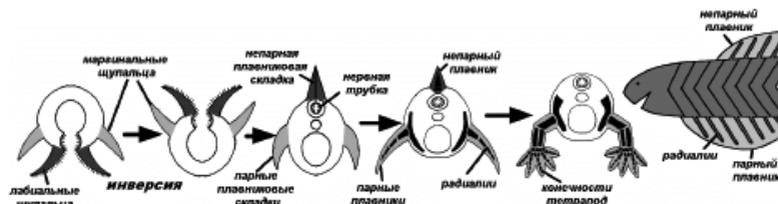
3. У Cnidaria мезодермальные гены экспрессируются в кольцевой области вокруг первичного рта. У трехслойных билатерий зачаток мезодермы расщепился на передний и задний, связанные с передним и задним концами щелевидного бластопора. В онтогенезе современных Triploblastica мезодерма закладывается из 2-х источников: переднего (предротовой и щупальцевый сегменты) и заднего (туловищные сегменты). Нох-гены экспрессируются только в сегментах, формирующихся из заднего источника мезодермы.



4. У Ecdysozoa лабиальные щупальца дают начало эндоподам, тогда как маргинальные щупальца – экзоподам первично-двухветвистой конечности. Вторично-двухветвистая конечность ракообразных формируется за счет расщепления оси первичного эндопода на экзоподит и эндоподит. Эпиподиты ракообразных, крылья насекомых, легкие и трахеи паукообразных гомологичны жаберным лепесткам экзоподов.



5. С учетом концепции инверсии сторон тела у хордовых лабиальные щупальца дают начало радиалиям медианной плавниковой складки, тогда как маргинальные щупальца дают начало радиалиям парных плавниковых складок примитивных рыб и пальцам конечностей Tetrapoda. Экспрессия генов Hox11-Hox13 подчеркивает гомологию пальцев Tetrapoda радиалиям парных плавников акул, двоякодышащих и осетровых рыб.



ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ГАСТРУЛЯЦИИ У НИЗШИХ METAZOA: ПОПЫТКА ВЫЯВЛЕНИЯ ОБЩИХ ПРИНЦИПОВ ПРИ ПОМОЩИ КОМПЬЮТЕРНОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ

А.В. Марков, И.С. Казначеев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
markov_a@inbox.ru

Гастрюляция – фундаментальный морфогенетический процесс, в ходе которого клетки раннего эмбриона Metazoa дифференцируются на зародышевые листки и формируется первичный план строения. Особенности гастрюляции у разных групп традиционно привлекаются для решения вопросов происхождения и ранней эволюции животного царства и отдельных его

таксонов. Между тем сравнительный анализ гастрюляционных морфогенезов низших Metazoa показывает высокую степень межгрупповой, внутригрупповой и индивидуальной изменчивости при отсутствии строгих корреляций между характером гастрюляции и таксономической принадлежностью (Краус, Марков, 2016). Это указывает на высокую стохастичность и пластичность (фенотипическую и эволюционную) гастрюляционных морфогенезов низших Metazoa. Для достижения более глубокого понимания природы этих особенностей мы использовали метод имитационного моделирования. Нами разработана компьютерная программа, позволяющая имитировать онтогенетические процессы, основанные на согласованном поведении и самоорганизации делящихся модулей – «клеток», следующих исходно одинаковому набору правил поведения (Марков, Марков, 2011). Совокупность этих правил составляет «генотип» модельного организма. Взаимодействие клеток моделируется через физические контакты и выделение клетками сигнальных веществ, реакция на которые определяется генотипом. Эксперименты с программой показали, что относительно простые генотипы способны воспроизводить такое ключевое свойство реальных онтогенезов, как фенотипическая пластичность морфогенетических процессов в сочетании с их эквивиальностью. В частности, нами разработан генотип, обеспечивающий гастрюляцию либо путем инвагинации, либо путем мультиполярной иммиграции, причем «выбор» одного из двух путей происходит случайным образом при одном и том же геноме. Стохастичность выбора определяется конкуренцией между двумя сигнальными каскадами. Гастрюляция происходит под воздействием двух сигнальных веществ, взаимно ингибирующих друг друга, одно из которых выделяется клеткой-организатором и способствует инвагинации, другое – рядовыми клетками бластодермы и способствует мультиполярной иммиграции. При достижении определенной концентрации сигнального вещества начинается движение по соответствующему пути, а второй путь блокируется. Так обеспечивается «распределенный консенсус»: дискретный выбор между двумя вариантами развития и отсутствие промежуточных (нежизнеспособных) вариантов. Подобное дублирование регуляторных каскадов и доступных механизмов развития может возникать в реальной эволюции под действием отбора на надежность (помехоустойчивость) онтогенеза (De Robertis, 2009). Программа также позволяет проводить эксперименты по диссоциации – реагрегации, результаты которых могут напоминать результаты экспериментов с живыми объектами. В частности, упомянутый генотип, обеспечивающий случайный выбор между инвагинацией и иммиграцией, обеспечивает также и реагрегацию диссоциированных клеток с последующей гастрюляцией. Реагрегация обеспечивается тем, что клетки, потерявшие связь с клетками-соседями, выделяют сигнальное вещество, приводящее к приостановке нормального развития и объединению клеток в морулу с последующей бластуляцией и гастрюляцией. Для перезапуска развития клетки должны приобрести достаточное число соседей. Реагрегация, таким образом, предстает как крайнее проявление работы механизма коррекции случайных сбоях развития. Моделирование также показало, что один из двух путей может зафиксироваться, если клетки утратят возможность реагировать на одно из сигнальных веществ или перестанут его вырабатывать. Возможно также, что при наличии двух путей развития

один является «магистральным», а другой реализуется лишь при сильном отклонении условий от нормы. Таким образом, имитационное моделирование может использоваться для изучения общих принципов организации простых морфогенезов и путей их эволюции. В частности, наши эксперименты выявили некоторые особенности генетической программы поведения эмбриональных клеток, способные объяснить изменчивость гастрულიционных морфогенезов низших многоклеточных. Результаты подтверждают идею о том, что фенотипическая и эволюционная пластичность эквивалентных путей развития может являться побочным результатом отбора на повышение его надежности (помехоустойчивости).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кириллова А.О., Краус Ю.А., Марков А.В. 2016. Диссоциация – реагрегация клеток книдарий как экспериментальная система для изучения регуляции развития Metazoa // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 6. С. 442–455.
- Краус Ю.А., Марков А.В. 2016. Гастрულიция книдарий: ключ к пониманию филогенеза или хаос вторичных модификаций? // Журн. общ. биологии. Т. 77. № 2. С. 83–105.
- Марков М.А., Марков А.В., 2011. Самоорганизация в онтогенезе многоклеточных: опыт имитационного моделирования // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 5. С. 323–339.
- De Robertis E.M. 2009. Spemann's organizer and the self-regulation of embryonic fields // Mech. Dev. V. 126(11-12). P. 925–941.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ ВЫСОКОЙ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ТАКСОНА, ОБИТАЮЩИХ В ЦЕНТРЕ ЕГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

А.А. Махров¹, И.Н. Болотов²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
makhrov12@mail.ru

²Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики РАН,
Северный Арктический федеральный университет
inepras@yandex.ru

Факт высокого морфологического разнообразия современных форм, обитающих в центрах происхождения, был обнаружен Н.И. Вавиловым почти столетие назад. Современные данные подтверждают наличие этого явления. Например, с использованием открытой Н.И. Вавиловым закономерности показано, что центр происхождения рода *Salmo* находился в Понто-Каспии (Рухкян, 1989). В то же время, на Кавказе найдены древнейшие известные ископаемые останки представителей этого рода (Пипоян, 2012).

Однако, однозначного объяснения этого явления нет до сих пор. Нам представляется перспективным представление о центре происхождения как экологическом оптимуме вида, восходящее к работам Г. Турессона (Turesson, 1932). Высокое морфологическое и экологическое разнообразие вида в центре его происхождения объясняется тем, что возникновение нового вида есть процесс адаптации предкового вида к определенным условиям среды. Поэтому центр происхождения вида «автоматически» является его экологическим оптимумом, где он занимает разнообразные местообитания и образует разные формы.

Действительно, рассматривая современные примеры «вспышек» морфологического разнообразия (во вновь заселенных биотопах, в изменившихся условиях среды, в искусственной среде обитания), мы видим, что причина роста морфологического разнообразия – снижение конкуренции с другими видами.

Логично предположить, что аналогичная (в определенной степени) ситуация имеет место, когда благодаря «ключевой адаптации» вновь возникший таксон занимает новую адаптивную зону в пределах определенного ландшафта. Этот таксон в значительной степени уходит от пресса конкуренции и получает возможность полностью проявить потенциал морфологической пластичности. Вне «родного» ландшафта «ключевая адаптация» менее эффективна, конкуренция жестче, и поэтому морфологическое разнообразие таксона падает.

Доказательства этой гипотезы мы обнаруживаем при изучении морфологического и экологического разнообразия благородных лососей (*Salmo*). Снижение морфологического разнообразия этой группы по мере удаления от Кавказа связано со снижением численности и даже полным исчезновением некоторых экологических форм. Эти формы не могут существовать (или становятся атавизмом) вне экологического оптимума группы, который совпадает с центром ее происхождения (Махров и др., 2016). А в экологическом оптимуме группы, при отсутствии конкуренции, могут выжить даже плохо адаптированные формы. Например, К.Р. Фортунатова (1933, с. 89) отмечает «исключительно упадочный характер всего развития» форели кавказского озера Эйзенам.

Другой пример – пресноводные жемчужницы (*Margaritifera*). Они широко распространены в умеренных широтах Северного полушария. Однако, наши собственные и литературные данные показывают, что морфологическое разнообразие видов жемчужниц, обитающих в этой зоне, как правило, сводится к размерной изменчивости (Болотов и др., 2013; Клишко, 2014). Относительно высокое морфологическое разнообразие нам удалось выявить только у вида *Margaritifera laosensis*, обитающего в Индокитае – максимально близко к центру происхождения рода (юго-восточный Китай). Интересно, что генетическая дифференциация, выявляемая молекулярными методами, между морфологически различными формами *Margaritifera laosensis* очень низка. Таким образом, морфологическое разнообразие этого вида – это не побочный результат эволюционной дивергенции; скорее всего, это адаптивное разнообразие.

Таким образом, причина высокого морфологического разнообразия в центре возникновения таксона представляется нам так. Вновь возникшая группа занимает новую адаптивную зону в пределах определенного ландшафта, в значительной степени уходит от пресса конкуренции и получает возможность полностью проявить потенциал морфологического разнообразия (образно говоря, «развернуть во всю ширь гомологический ряд»).

Подготовка публикации поддержана программой «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» («Генофонды живой природы и их сохранение») и РФФИ (гранты №№ 17-45-290066, 16-05-00854).

РОЛЬ ПЕДОМОРФОЗА В ФОРМИРОВАНИИ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО И МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Г.В. Миранцев

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

Педоморфоз – важный эволюционный механизм (McKinney, McNamara, 1991), благодаря которому формируется многообразие планов строения животных. Среди иглокожих морские лилии являются одной из наиболее интересных групп, иллюстрирующих различные примеры гетерохроний (Rozhnov, 2002). Это обусловлено, прежде всего, наличием у морских лилий твердого скелета, состоящего из отдельных табличек хорошо сохраняющихся в ископаемом состоянии. Изучение хода онтогенеза и деталей строения скелета у современных и ископаемых криноидей позволяет выявить разнообразные проявления педоморфозов на разных таксономических уровнях.

Педоморфоз играл ведущую роль в происхождении мезокайнозойских морских лилий и их таксономического разнообразия (Simms, 1988). В ходе онтогенеза количество элементов в составе скелета у криноидей, как правило, увеличивается; постепенно закладываются новые венчики: базальный – оральный (таблички тегмена) – радиальный. Поэтому, наличие большего количества табличек у взрослых форм может служить пераморфным трендом, а, соответственно меньшего количества – педоморфным (Roux et al., 2013). В отличие от большинства современных криноидей, палеозойские морские лилии обладали третьим, инфрабазальным, венчиком. До сих пор не очень ясна его гомология с базальным венчиком современных криноидей.

Различные примеры гетерохроний отмечены у современных морских лилий. Взрослые экземпляры бесстебельчатой криноидеи *Somatilia iridometrififormis* (сем. *Comasteridae*) по ряду морфологических признаков (размер радиалей, форма брахиалей и характер пиннуляции, тип решетки стереома и др.) сходны с молодыми представителями других комастерид, чем со взрослыми экземплярами этого же семейства (Messing, 1984). Примеры пераморфных и педоморфных трендов в развитии тегмена отмечены для семейства глубоководных морских лилий *Hyocrinidae* (Roux et al., 2013). Педоморфное происхождение имеют представители отряда *Cyrtocrinida*, представленные в настоящее время несколькими видами. У представителей этого отряда происходила задержка развития процесса элевации (перемещения зачатка рта с переднего на задний конец тела), в результате чего происходило искривление теки у взрослых форм (Рожнов, 2012).

Более разнообразные случаи педоморфоза известны на ископаемом материале. Образование новых видов путем педоморфоза показано на примере мел-палеогеновых бургетикринид (Kjaer, Thomsen, 1999). По-видимому, многие палеозойские микрокриноидеи, в частности представители семейств *Codiocrinidae* и *Hyocrinidae*, являются по своему происхождению педоморфными. У данных морских лилий наблюдается тенденция в уменьшении размеров теки и артрофии рук вплоть до полной утраты радиальных табличек (как у *Nemistrepascon*). По своей морфологии эти криноидеи напоминают т.н. цистоидейную стадию личинки современных криноидей (Арендт, 1970).

Предполагается, что подобные микрокриноидеи возникли путем прогенеза.

Отдельные примеры педоморфных форм (Eckert, 1987), а также эволюционные переходы путем педоморфоза между видами (Brower, 1988) отмечены у своеобразных палеозойских криноидей подкласса *Disparida*. Сам по себе этот вероятно сборный подкласс, в некотором смысле является педоморфным по отношению к остальным представителям класса, поскольку объединяет небольших просто устроенных криноидей с пятью табличками в составе тегмена. На основе изучения aberrantных экземпляров было доказано педоморфное происхождение надсемейства диспаридных криноидей *Pisocrinacea* от другого надсемейства диспарид – *Homocrinacea* (Rozhnov, 2007). По-видимому, у диспарид надсемейства *Calceocrinacea* в ходе онтогенеза происходила задержка процесса развития элевации, сходная с описанной у циртокринид (Рожнов, 2012).

Таким образом, педоморфоз был широко распространен среди криноидей и значительная часть их морфологического разнообразия была связана с педоморфными проявлениями в их эволюции.

ЭПИГЕНЕЗ КАК СИСТЕМНЫЙ МОДУС МЫШЛЕНИЯ В БИОЛОГИИ: «ЧЁРНЫЙ ЯЩИК» (НАПРАВЛЯЮЩИЙ ВЫБОР ПРЕДЫДУЩИЙ ОПЫТ) В ГЕНЕЗИСАХ ФЕНОТИПА И ПЕРЦЕПТИВНОГО ОБРАЗА

К.Е. Михайлов

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

На рубеже XX и XXI веков произошло явное изменение парадигмы эволюционной биологии. Смысловой акцент в понимании природы морфологического сдвига сместился с «генотипической уникальности» (образ «адаптивного генофонда» в СТЭ) на «пластичность развития» (developmental plasticity) и «гибкий фенотип» (flexible phenotype), где итог развития всё более понимается как вероятностный результат многоуровневого контроля над морфогенезом, что и есть эпигенез по определению. Вся фактология по пластичности развития и модификационной изменчивости фенотипа (монографии West-Eberhard, 2003; Jablonka, Lamb, 2005; см. более 10 монографий в Piersma, Gils, 2011) получает однозначную поддержку со стороны смысловой парадигмы ЭТЭ. В то же время на уровне коллективного сознания ЭТЭ до сих пор остается неким абстрактным и сложным для усвоения вариантом воззрений, уступая в комфортности осмысления фактов любым «продвинутым» вариантам преформизма. Этот феномен представляет собой самостоятельный интерес в контексте анализа психологии мышления и психологии познания (см., напр., Найссер, 1981-2015).

Примерно та же ситуация сложилась в среде биологов с пониманием «когнитивных карт» (Э. Толмен), образ чего является ключевым для осмысления сложных форм поведения (в контексте психологии восприятия) у животных за пределами опять же априори всегда более комфортных «узких» схем психологии перцепции в бихевиоризме (модели Уотсона, Скиннера, Павлова и т. д.). Та же ситуация имеет место быть с непониманием вероятностной модели языка (В.В. Налимов) и любого другого итога системного

процесса, где на «середине пути» между стимулом\индуктором и реакцией\фенотипом присутствует выбор, т. е. избирательность предпочтений в поведении системы, основанная на структуре предыдущего опыта.

Эпигенетический модус мышления (*sensu lato*), в отличие от любых вариантов преформизма, подразумевает наличие на пути интеграции потока информации «черного ящика», содержимое которого и определяет, вероятно, выбор «на развилках». В когнитивной этологии «черный ящик» – это «представления» («сырые прообразы», «внутренние детерминанты» Толмена) как нейро-структурная память результатов предыдущего опыта (результатов перцептивных реакций, проверенных на их функциональную адекватность ситуации через выживание их носителей), который всегда опосредует (актуализирует) поток текущей информации для всех особей группы, и, в конечном счете, определяет ее осмысленное («избирательное») восприятие, как и последующую типовую поведенческую реакцию каждой особи. То же самое в эпигенетическом понимании процесса эволюции: морфогенез включает тот же «черный ящик» (предыдущий опыт системы развития; оформленный через выживание и «благополучие» спектра фенотипов в долгой череде поколений), в котором порогово фильтруются – воспринимаются, игнорируются, интегрируются (актуализируются) – все текущие сигналы, идущие как от молекулярных матриц, так и от «среды развития», включая внешнюю среду. Изменения молекулярных репликаторов (аналог потока стимулов) не предшествуют исторически изменению типовых реакций морфогенеза (нормированного спектра траекторий развития), но лишь сопровождают их (генетическая ассимиляция Уоддингтона, генетическая аккомодация Вест-Эберхард) в широком спектре функционально синонимичных комбинаций. Сами же траектории развития («традиция развития») включают разнообразные варианты самоорганизации молекулярных и клеточно-тканевых процессов, устойчиво повторяемых на основе известного принципа усиления флуктуаций. Флуктуации любого подсистемного уровня (например, молекулярного) представляют собой «неопределенное состояние» по отношению к каждому дискретному результату выбора на очередной системной «развилке» самоорганизующегося развития.

АБЕРРАЦИИ ПОРОВЫХ КАНАЛОВ И СМЕНА АДАПТИВНОЙ НОРМЫ ПОРОВОЙ СИСТЕМЫ СКОРЛУПЫ ЯИЦ В ЭВОЛЮЦИИ НЕОГЕНОВЫХ СТРАУСОВ (РОД *STRUTHIO*)

К.Е. Михайлов

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

Поровая система скорлупы яиц (ППС) страусов является эволюционно пластичной и выражено функциональной конструкцией, подгоняемой отбором под климатические условия гнездования (влажность воздуха и температура) в те или другие эпохи. У неогеновых страусов ППС менялась от варианта голоценовых эпиорнисов (один полюс в широком поле структурного разнообразия) до варианта современного *Struthio camelus* (другой полюс). С середины миоцена по плейстоцен выявляется четкий тренд в изменении ППС – от эпиорниоидных вариантов («более влажный климат») до стру-

тиоидных («более сухой климат»). Переход ППС от одного полюса к другому сопровождается выраженной дестабилизацией в разнообразии поровых структур (заметное возрастание структурного полиморфизма). В образцах эволюционно «промежуточных» вариантов ППС присутствуют полные эпиорниоидный и струтиоидный ряды поровых структур, а затем идет стабилизация в сторону струтиоидного ряда. На другом уровне анализа выявляется, что сложные струтиоидные поровые структуры (подходящие ариднему климату) появляются как aberrации в скорлупе «промежуточных» вариантов (верхи миоцена и нижне-средний плиоцен Азии) и затем получают большее развитие и лучшее оформление к плейстоцену. В ряде плиоценовых и плейстоценово-голоценовых изолятов они уже составляют основной ряд поровых структур, а все другие структуры переходят в разряд aberrаций.

ЭМБРИОНИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА КАК МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

А.А. Нотов

Тверской государственный университет
anotov@mail.ru

Открытые ростовые системы модульных организмов обусловили формирование значительного разнообразия жизненных циклов и, прежде всего, сложных циклов с чередованием поколений (форм развития) (Жукова, 1983; Нотов, 2010; Notov, 2013). Формирование их разнообразия во многих случаях было связано с процессами эмбрионизации онтогенеза (Notov, 2012). Актуален анализ основных модусов их трансформации, изучение механизмов эмбрионизации и оценка роли редуцированных процессов.

В разных группах модульных организмов представлены циклы со сменой двух и более поколений (бионтов), трех ядерных фаз, реализуются все основные формы мейотической редукции (зиготическая, гаметическая, спорическая), отмечена соматическая редукция. Разные поколения (бионты) существенно отличаются по функциям, образу жизни, степени развития и самостоятельности (Notov, 2013). В сложных жизненных циклах реализуется иерархия ростовых и репродуктивных циклов. Полный онтогенез представляет совокупность частных онтогенезов особой разных поколений (Жукова, 1983).

У модульных растений, грибов и животных реализованы сходные модусы трансформации жизненных циклов. Особое значение имела редукция одного из поколений, представляющая вариант эмбрионизации, ставший магистральным направлением эволюции (Notov, 2012). Эмбрионизация была универсальным механизмом преобразования онтогенеза и жизненного цикла модульных организмов. Различные её варианты и способы усиливали связь разных поколений, степень редукции подчиненных бионтов, изменяли их структуру, экологию и биологию. В ряде случаев были утрачены автономность и специфические особенности модульной организации бионтов, сформировались вторично простые жизненные циклы.

В царстве растений этот модус очень полно реализован у высших растений. У мохообразных был редуцирован диплобионт, а у семенных расте-

КОНЦЕПЦИЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

А.А. Нотов¹, Л.А. Жукова²

¹Тверской государственный университет
anotov@mail.ru

²Марийский государственный университет
pinus9@mail.ru

ний – гаплоглобионт. Этот модус осуществлен и у водорослей (Rhodophyta – циклы с редуцированными диплобионтами, Phaeophyta – гаплоглобионтами). У некоторых красных водорослей подвергалась крайней редукции диплоидная стадия развития, формирующаяся из зиготы (карпоспорофит). Иногда происходило полное исчезновение карпоспорофита. Все это сильно осложняет интерпретацию жизненного цикла (Перестенко, 1985).

У высших грибов осуществлялась редукция гаплоидного поколения, которая достигла максимальной стадии у Basidiomycota. В их жизненном цикле преобладает дикариотическая фаза (Белякова и др., 2006). Диплоидная стадия развития стала очень эфемерной, она предшествует образованию базидии, на основе которой формируются гаплоидные споры. Однако у паразитических базидиомицетов (например, у видов рода *Russinia* Pers.: Pers.) может формироваться несколько дикариотических генераций, существенно увеличивающих общее число потомков. Редукция всех стадий кроме дикариотической у головневых грибов приводит к своеобразному дикариобионтному жизненному циклу. Такой вариант развития является единственным примером формирования вторично упрощенного цикла с дикариотической ядерной фазой.

В ряде случаев уровень редукции одного из поколений достигал стадии, при которой точная гомологизация структур и процессов становится практически невозможной. Примерами таких преобразований может служить жизненный цикл семенных растений, некоторых красных и бурых водорослей (Перестенко, 1985; Петров, 1986; Белякова и др., 2006; Батыгина, 2014). У высших растений редукция гаметофита стала основной магистральной линией преобразования жизненного цикла. Такая трансформация была сопряжена с изменением многих биологических особенностей, репродуктивных процессов и утратой самостоятельности гаметофита (Хохряков, 1973, 1975, 1993).

Процессы эмбрионизации приводили к появлению вторично простых жизненных циклов на базе сложных и у модульных животных. Примеры подавления развития одного из диплоидных поколений у животных можно обнаружить в типе Cnidaria. У некоторых представителей редуцировались полипоидные (виды родов *Bougainvillia* Lesson, *Campanularia* Lamarck) или медузоидные поколения (Coronata) (Наумов и др., 1987). При полной редукции полипоидного поколения (отряд Trachylida, представители рода *Pelagia Régnon et Lesueur*) в жизненном цикле исчезла стадия развития с модульной организацией. Появились вторично унитарные формы (Нотов, 2016).

Таким образом, модульный тип организации обусловил значительное разнообразие форм и способов эмбрионизации. Их реализация была сопряжена с редукционными процессами, которые существенно увеличивали разнообразие жизненных циклов. Достижение предельных уровней редукции было обусловлено особенностями открытых ростовых систем модульных организмов, которые характеризуются более простым морфогенезом и централизованной системой регуляции.

Динамика развития интереса к изучению эволюции морфологического разнообразия непростая и противоречивая. В отечественной науке всегда уделяли большое значение номотетическим аспектам структурного анализа (Вавилов, 1920; Берг, 1922; Кренке, 1933–1935; Любимцев, 1925, 1982; Беклемишев, 1944, 1964; Meyen, 1973, 1978; Корона, 1987 и др.). На рубеже XX–XXI вв. падение престижа морфологических и эволюционных исследований приобрело всеобщий характер (Тимонин, 2001; Расницын, 2014; Нотов, 2016 и др.). Однако некоторые новые работы дают надежду на возможность выхода из кризисной ситуации (Тимонин, 2011; Kosevich, 2014, 2015; Пожидаев, 2015, 2017; McGhee, 2015; Rasnitsyn et al., 2015; Косевич, 2016; Klug et al., 2016; Mander et al., 2016; Rutishauser, 2016; Матюхин, 2017; Chartier et al., 2017; Pardo et al., 2017 и др.). В этой связи актуален поиск концепций, которые могли бы способствовать развитию эволюционной морфологии. Среди них концепция поливариантности (ПВ) онтогенеза (развития) (Жукова, 1986, 1995; Нотов, Жукова, 2013). Для оценки возможностей ее использования в эволюционной биологии необходим анализ методических основ.

Возникновение представлений о ПВ развития организма связано в большей степени с изучением онтогенеза растений (Сабинин, 1963; Ценопопуляции..., 1976; Жукова, 1986). В зоологии они появились позднее (Макаров, 1991; Оленев, 2002 и др.). Концепция ПВ формировалась в рамках популяционно-онтогенетического направления как подход к анализу основных аспектов разнообразия особей, их онтогенезов в популяциях. Сейчас она приобретает статус общебиологической парадигмы, которая рассматривает ПВ как универсальное свойство живых объектов разного уровня (Поливариантность..., 2006; Нотов, Жукова, 2013, 2016).

Онтогенез стал предметом анализа уже на стадии становления эволюционной биологии (Вагн, 1834; Haeckel, 1866 и др.). Важным этапом была разработка концепции целостности организма в индивидуальном и историческом развитии (Шмальгаузен, 1938, 1946; Waddington, 1957, 1966). Она стала основой для эпигенетической теории эволюции, которая анализирует механизмы преобразования целостных систем развития (Шишкин, 1984, 1987, 1988, 2003, 2006, 2016 и др.). По глубине понимания базовых принципов преобразования онтогенеза она противостоит редукционистскому подходу развиваемой в настоящее время эволюционной биологии развития (evo-devo) (Воробьева, 2010а,б). Методической основой анализа микроэволюционных процессов стали популяционная морфология и фенетика (Яблоков, 1968, 1982; Воробьева, Медведева, 1980; Пианка, 1981). Созданы классификации изменчивости (Яблоков, 1966; Инге-Вечтомов, 2010; Тиходеев, 2012, 2013). Активно развивается популяционная мерономия, обоснована концепция эпигенетического ландшафта популяции, формируются основы эволюционной синэкологии (Васильев, 2005, 2009; Васильев, Васильева, 2009, 2017).

Однако до сих пор в биологии не существует единой концепции онтогенеза. Нередко его понимают как процесс эмбрионального развития. Многообразие путей индивидуального развития организмов нельзя в полной мере охарактеризовать анализом фенотипической изменчивости. Отметим наиболее существенные особенности концепции ПВ онтогенеза: 1. Онтогенез понимается как весь процесс индивидуального развития от зиготы или иного зачатка до смерти организма на завершающих этапах. Классификация ПВ дает полное, целостное представление о многообразии и взаимосвязи путей онтогенеза (Нотов, Жукова, 2013). 2. Многоаспектность анализа ПВ, включающего все основные стороны организации (структуру, функционирование, развитие, репродукцию, внешние и внутренние связи). 3. Учитывается сложная иерархия структур и процессов организма, его онтогенеза (морфологический, анатомический, физиологический, биохимический уровни, структуры и жизненная форма, феноритмы, динамика онтогенетических состояний, онтогенез в целом). 4. При анализе динамики за основу принята универсальная схема периодизации онтогенеза с достаточным уровнем детализации при выделении онтогенетических состояний. 5. Концепция ориентирована на анализ ПВ онтогенеза в популяциях. 6. Полно отражена специфика модульных организмов, у которых, по сравнению с унитарными, диапазоны и масштабы ПВ более значительны (Нотов, 2015). Разные пути развития могут отличаться числом онтогенетических состояний, последовательностью, темпами переходов, степенью полноты онтогенеза. Возможны изменение типа организации, жизненной формы, потеря целостности организма, неполные онтогенезы. 7. Концепция полно отражает принципы системно-динамического подхода и номотетизации биологии, согласуется с диатропической познавательной моделью (Чайковский, 1990, 2006, 2010; Чебанов, 2016).

Концепция ориентирована на выявление всего спектра вариантов, которые образуют сложную иерархическую систему. Предложенный подход дает полное представление о мобилизационном резерве, который определяет характер ее преобразований в процессе эволюции структурного разнообразия. Все это позволяет представить семофилез более масштабно и не ограничиваться анализом трансформации конкретной структуры (признака).

Таким образом, концепцию ПВ онтогенеза можно рассматривать как средство развития теоретического аппарата эволюционной биологии и инструмент более детального анализа эволюции морфологического разнообразия. Ее использование будет способствовать синтезу знаний по эволюционной морфологии, экологии и биологии развития.

250 ЛЕТ ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В РОССИИ

А.Н. Островский

Санкт-Петербургский государственный университет
oan_univer@yahoo.com

Прогрессивные изменения в быстро растущей Российской империи начала XVIII в. выразились в организации Академии наук и искусств в Санкт-Петербурге (1724 г.), чьими членами исходно были только иностранцы. Те из них, кто изучал естественные науки (Gmelin, Steller, Pallas и многие другие) были организаторами и участниками крупнейших комплексных экспедиций, в ходе которых началась инвентаризация фауны и флоры России,

и составлялись первые коллекции, включающие, в том числе, беспозвоночных животных. Понятно, что морфологические исследования того времени были, в основном, описательными и были посвящены преимущественно позвоночным. Иностранцы создали зоологическую школу, проложив дорогу первым поколениям российских зоологов. Развитие эволюционных взглядов во второй половине XIX в. привело к возникновению сравнительной морфологии и эмбриологии беспозвоночных животных. Ковалевский и Мечников, а также их последователи (Бобрецкий, Заленский, Давыдов, Шимкевич, Иванов, Мережковский и многие другие) создали одну из сильнейших зоологических школ в Европе, а вторую половину XIX в. часто называют «русским периодом» в истории этой отрасли естествознания.

Российская зоология, как и вся российская наука в целом, понесла тяжелейшие потери в последовавших двух войнах и трех революциях. Многие ученые были вынуждены уехать, некоторые погибли. Те же, что остались, вскоре были изолированы от остального научного мира. С другой стороны, СССР с его гигантской территорией, омываемой двенадцатью морями, предлагал почти неограниченные возможности для зоологических исследований, применение которых находилось в промышленности, сельском хозяйстве и медицине. Зоология (в том числе зоология беспозвоночных) продолжала свое развитие в советских университетах и Академии наук, будучи связанной с именами таких выдающихся исследователей как Догель, Беклемишев, Захваткин, Федотов, Ливанов, Наумов, Иванов и другие. Переведенная на английский и немецкий языки книга Беклемишева «Основы сравнительной анатомии беспозвоночных» стала одним из наиболее важных теоретических трудов по эволюционной зооморфологии беспозвоночных в XX в. Широкие исследования Иванова свободноживущих плоских червей и погонофор – еще один пример зоологических работ высочайшего уровня в Советской России. К сожалению, ввиду политических и языковых барьеров большая часть работ советских зоологов оставалась неизвестной или недоступной западным коллегам.

Развал СССР и почти полное сокращение финансирования университетов и Академии в 1990-е гг. существенно подорвали состояние российской науки. Целое поколение молодых исследователей было потеряно. Необходимо признать, что ситуация в настоящее время, пусть медленно, но меняется. И с приходом талантливой молодежи мы можем надеяться на новые открытия и новые идеи.

СМЕНА НАПРАВЛЕНИЙ ПРЕОБЛАДАЮЩЕГО РОСТА РАКОВИН БРАХИОПОД

А.В. Пахневич

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
alvpb@mail.ru

Онтогенетические особенности роста раковин ископаемых брахиопод изучены недостаточно. Это может быть связано с редкой встречаемостью раковин ювенильных животных в ископаемом состоянии. Поэтому, чтобы иметь представление об особенностях роста раковины, необходимо изучить данный процесс на примере современных представителей типа. Цель настоящего исследования – выявить изменения соотношений размерных параметров раковины у брахиопод разных возрастов. В качестве измеряемых параметров

выбраны: ширина раковины (В), длина брахиальной (спинной) створки (Lb), длина педалной (брюшной) створки (Lp); вычислялось соотношение В/Lb. Параметры изучались на примере массовых выборок (более 30 экз.) современных брахиопод *Lingula anatina*, *Hemithyris psittacea*, *Eohemithyris grayi*, *Terebratulina retusa*, *Terebratulina unguicula*, *Eucalathis murrayi*, *Macandrevia cranium*, *Laqueus erythreus* (= *L. californianus*), *Diestothyris frontalis*, *Megathyris detruncata*, *Megerlia truncata*, *Terebratella enzenspergeri*, а также выборки около 15 экз. – *Argyrotheca cuneata*, *Joania cordata*. Основным модельным видом, на примере которого проводились первые исследования (Пахневич, 1999), был *M. cranium*. Детально особенности роста раковины ряда современных брахиопод изложил Э.Е. Олдридж (Aldridge, 2011).

Для некоторых брахиопод в течение жизни характерны смены направления роста, что отражается на форме раковины на разных этапах онтогенеза. Это очень хорошо видно при анализе соотношения параметров раковины В/Lb на примере вида *M. cranium*. После оседания личинок рост раковины ювенильных особей направлен, в основном, в длину и ширину, причем рост в ширину преобладает над ростом в длину. Как правило, ширина раковины больше длины брахиальной створки или равна ей. Ширина иногда достигает длины педалной створки или в редких случаях превышает ее. Такая тенденция роста продолжается до достижения особями длины 12-14 мм. Рост в ширину затормаживается, и раковина растет в большей степени в длину и высоту (толщину). Не исключено, что изменение направления роста связано с достижением к четвертому году жизни брахиопод половозрелости. Это было выявлено по кольцам нарастания. Кольца роста, соответствующие четвертому году жизни, имеют неровный разрушенный край, что является признаком начала нереста у данного возраста брахиопод. Начиная примерно с длины раковины (=педалной створки) 16 мм, макандревии активно наращивают ее в высоту (толщину). В ряде случаев это приводит к образованию высокого переднего края. Сходная смена направления роста выявлена и для брахиопод *Laqueus erythreus*. Причем эта смена происходит примерно при той же длине раковины, что и у *Macandrevia cranium*, хотя брахиоподы этого вида крупнее макандревий. Но далеко не у всех современных брахиопод наблюдается подобное явление. Противоположное изменение направления роста происходит у брахиопод *Diestothyris frontalis* – высокая скорость роста в длину у ювенильных брахиопод сменяется активным ростом в ширину и высоту у взрослых животных. Тенденции к существованию подобной смены направления роста наблюдаются у брахиопод: *Eohemithyris grayi*, *Megathyris detruncata*, *Megerlia truncata*, *Argyrotheca cuneata* и, вероятно, *Joania cordata*. Чтобы доказать это, исследованного материала недостаточно. Возможно, предковые виды брахиопод *Megathyris detruncata*, *Argyrotheca cuneata* и, вероятно, *Joania cordata* имели подобную смену роста, признаки которой остались у микроморфных потомков.

У брахиопод *Hemithyris psittacea* особи с преобладанием ширины раковины над длиной брахиальной створки встречаются чаще, чем особи, у которых ширина меньше длины брахиальной створки. Смены направления роста у них не наблюдается. Помимо хемитирисов, виды *Lingula anatina*, *Terebratulina retusa*, *Terebratulina unguicula*, *Eucalathis murrayi*, *Terebratella enzenspergeri* также не имеют смен направлений преобладающего роста.

Таким образом, выявлены виды брахиопод, у которых наблюдается смена направлений преобладающего роста. Эта смена совпадает с достижением половозрелости. Вероятно, она связана со стадиями развития лофофора. Подобные ростовые изменения являются потенциальным материалом для естественного отбора и формирования морфологического разнообразия групп. Сокращение части онтогенеза до смены направления роста приведет к появлению нового вида с признаками отличными от предкового. Возможно замедление или прекращение роста раковин в определенном направлении на различных стадиях онтогенеза является проявлением гетерохронии у брахиопод. Вероятно, это наблюдается у микроморфных брахиопод *Megathyris detruncata*, *Argyrotheca cuneata* и, возможно, *Joania cordata*, сохранивших признаки смены направления роста. То есть, изучая ростовые процессы раковин брахиопод, можно предположить и возможные эволюционные пути будущего морфологического разнообразия, и пути формирования современных видов.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА УЧАСТИЯ ГЕТЕРОХРОНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ РАЗНООБРАЗИЯ ПИГМЕНТНЫХ РИСУНКОВ ЦИХЛОВЫХ РЫБ (CICHLIDAE)

Д.В. Праздников¹, Ф.Н. Шкиль^{1,2}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
pdvfish3409@rambler.ru

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
fedorshkil@gmail.com

Цихлиды (Teleostei; Cichlidae) – одна из наиболее разнообразных групп среди пресноводных рыб и позвоночных животных в целом. В настоящий момент насчитывают около 2000 видов цихлид, населяющих Центральную и Южную Америки, Африку, Мадагаскар, Индию и некоторые регионы Западной Азии. Некоторые роды цихлид демонстрируют ярчайшие примеры симпатрического видообразования, что делает их популярными объектами эволюционной биологии развития. Одним из морфологических признаков цихлид, играющих ведущую роль в эволюционных преобразованиях, является пигментный рисунок. Изучению механизмов, лежащих в основе становления разнообразия пигментных рисунков цихлид, посвящено множество работ. Однако большинство исследований фокусируются на сравнении признаков взрослой окраски и поиске генетической основы наблюдаемых различий, зачастую упуская из вида роль онтогенетических механизмов в формировании наблюдаемого разнообразия рисунков.

Нами была поставлена серия экспериментов, направленных на оценку участия изменений темпов и сроков онтогенетических событий – гетерохроний, в формировании наблюдаемого разнообразия окрасок цихловых рыб. В качестве объектов исследования были использованы два вида американских цихлид: чернополосая цихлазома XIX в. *Amatitlania nigrofasciata*, и бирюзовая акара XIX в. *Andinoacara rivulatus*, рыбы, характеризующиеся сложным пигментным рисунком, состоящим из различных типов пигментных клеток XIX в. хроматофоров. Экспериментальные гетерохронии вызывались за счет изменений уровня тиреоидных гормонов (ТГ), важнейших регуляторов сроков и темпов онтогенеза низших позвоночных животных.

В ходе работ были детально исследованы реакции различных линий хроматофоров на изменения уровня ТГ. Это позволило установить зависимость различных типов пигментных клеток от уровня ТГ на разных этапах онтогенеза и определить критические периоды развития рисунка. В частности показано, что формирование личиночных популяций хроматофоров слабо зависит от уровня ТГ. В тоже время большинство линий хроматофоров, формирующих взрослый рисунок цихлид, реагирует на изменение уровня ТГ. Высокий уровень ТГ приводит к раннему появлению хроматофоров взрослого типа и ускоренному формированию взрослого пигментного рисунка. В тоже время, низкий уровень ТГ вызывает значимое замедление развития рисунка, пролонгирует период присутствия личиночных популяций хроматофоров и приводит к позднему появлению хроматофоров взрослого типа. Таким образом, изменения уровня ТГ вызывают экспериментальные изменения сроков и темпов развития пигментного рисунка, т. е. гетерохронии.

Обнаруженные экспериментальные гетерохронии имели серьезные морфологические последствия. У многих экспериментальных рыб произошло изменение количества и состава элементов пигментного рисунка. Зачастую рисунок экспериментальных рыб серьезно отличался от нормального рисунка исследуемых видов. Сравнительно-морфологический анализ показал, что многие из фенотипов, полученных в эксперименте, встречаются у близкородственных видов американских цихлид. Последующее сопоставление особенностей онтогенеза пигментного рисунка нескольких видов американских цихлид с онтогенезом экспериментальных рыб, позволило сделать вывод о значимом вкладе гетерохроний в процесс становления разнообразия окрасок у цихлид.

АРХИТЕКТОНИКА METAZOA КАК ОТРАЖЕНИЕ КЛЮЧЕВЫХ СОБЫТИЙ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

С.В. Рожнов

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

Тело многоклеточных животных состоит из взаимосвязанных частей, в той или иной степени автономных в своем онтогенетическом развитии. Эти части принято называть модулями, а процессы их формирования – модулярными. В.Н. Беклемишев в своем знаменитом двухтомнике изучение взаимного расположения и взаимосвязи частей с построением из них целого организма назвал архитектурой, а ее главным методом – проморфологию как учение о симметрии организмов и взаиморасположении их частей. Части многоклеточного животного неоднородны по своему происхождению, так как сформировались на разных этапах онтогенетического развития, а симметрия их взаимного расположения могла меняться по мере формирования взрослого организма. Поэтому в его архитектонике такая неоднородность частей организма образует иерархическую структуру, отражающую ее формирование в онтогенезе и филогенезе и учитываемую в таксономической системе. Комплексы структурных особенностей архитектуры крупных таксонов Metazoa определяются как архетипы, или планы строения. Например, Л.В. Белоусов выделил архетип вторичноротых, представив его

как структуру диплеврулы – ранней личинки иглокожих с архентероном, образовавшим три пары целомических мешков, и архетип позвоночных в виде фарингулы, морфологию которой можно вывести из строения диплеврулы. По мнению Белоусова, эти архетипы представляют собой «узлы сходства», которые можно выявить в развитии достаточно обширной систематической группы; огромное число видов может быть уложено в малое число содержательных архетипов как «узлов сходства» на определенных стадиях онтогенеза. В силу своей профессии, Белоусов основное внимание при реконструкции филогенеза уделял выявлению узлов сходства в онтогенезе и реконструкции основанных на них архетипов, которые, по его мнению, последовательно вытесняют друг друга в индивидуальном развитии. Более точно будет сказать, что узлы сходства и обусловленные ими архетипы не вытесняют друг друга, а последовательно накладываются один на другой, преобразуясь и постепенно формируя взрослый организм, в строении которого отпечатались архетипы всех уровней. Поэтому по анализу архитектоники взрослых организмов можно выявить существование в онтогенезе животного тех или иных узлов сходства. Это, на мой взгляд, и является одним из методов сравнительной анатомии, под объектом изучения которой Беклемишев понимал не только взрослый организм, но и все стадии его жизненного цикла. Таким образом, по строению взрослых животных можно выявить присутствие или отсутствие тех или иных узловых моментов в их онтогенезе. Это особенно важно для ископаемого материала, в котором многие онтогенетические стадии и узлы сходства не сохраняются, но возможно их реконструировать по строению взрослых форм и анализу aberrаций. На этом основании хорошо выявляется филогенетическое положение таксона. Например, для ископаемых иглокожих такой подход позволяет обосновать отсутствие или присутствие некоторых ключевых стадий при сравнении с онтогенезом и архитектурой современных морских лилий.

В онтогенезе морских лилий имеется девять ключевых последовательно сменяющих друг друга модулярных процессов, присутствие или отсутствие которых в онтогенезе ископаемых иглокожих отражено в морфологии их взрослых форм: 1) билатерально-симметричное заложение целома; 2) билатерально-асимметричное развитие передних и средних целома; 3) исходно передне-вентральное заложение зачатка ротового отверстия; 4) прикрепление к грунту преоральной лопастью и последующий торсионный процесс (перемещение рта на бывший задний конец личинки); 5) разрастание левого среднего целома (гидроцеля) вокруг пищевода; 6) замыкание гидроцеля в амбулакральное кольцо; 7) замыкание вестибулума (места зачатка рта) в вестибулярную полость; 8) появление зачатков радиальных каналов на гидроцеле в соответствии с пятилучевой симметрией и 9) их исходное развитие в замкнутой амбулакральной полости.

Все эти девять процессов выражены в архитектонике взрослых криноидей: билатеральная плоскость личинки выявляется в радиальной симметрии взрослых криноидей; асимметрия проявляется в разной судьбе правых и левых целома; передне-вентральное расположение зачатка рта проявляется в изгибе кишечника; прикрепление к грунту преоральной лопастью и торсионный процесс выражены в инверсии целома и расположении их в «стопку»; разрастание левого гидроцеля вокруг пищевода и его дальнейшее за-

ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Н.П. Савиных

Вятский государственный университет
savva_09@mail.ru

мыкание отражается в его кольцевой морфологии и месте гидропоры; замыкание вестибулума выражено в существовании этой полости под замкнутым тегменом у некоторых форм; пятилучевая симметрия заложения зачатков рук обеспечивает пятилучевую симметрию взрослых форм и формирование обширных целомических полостей в руках.

У бластозой по морфологии взрослых форм можно констатировать отсутствие замкнутой вестибулярной полости в их развитии; возможна незамкнутость их гидроцеля и его подковообразная форма. У солют присутствовал торсионный процесс в онтогенезе, но не было разрастания гидроцеля вокруг пищевода. У цинкт в онтогенезе также был торсионный процесс, но гидроцель у форм с двумя амбулакрами дугообразно разрастался около пищевода и, видимо, на ранних стадиях развития личинка прикреплялась к субстрату преоральной лопастью. У стилофор отсутствовал торсионный процесс, прикрепление к грунту преоральной лопастью и разрастание гидроцеля вокруг пищевода, но билатеральная асимметрия в развитии целомов имела. Билатеральная симметрия скелета *Stenocystoidea*, *Stenoimbricata* and *Courtessolea* могла скрывать внутреннюю асимметрию целомов.

Появление билатеральной симметрии у билатерий и возникновение билатеральной асимметрии у иглокожих, развитие которой привело к пятилучевой симметрии, требует специальных пояснений. Билатеральная симметрия возникает при появлении передне-задней оси и обособлении брюшной и спинной стороны: только после этого появляется возможность различать правую и левую стороны тела. Но это относится к конечному результату морфогенеза, возможного как без обособления правых и левых морфогенезов, так и при их обособлении. В первом случае билатеральную симметрию организуют внешние условия, а во втором случае – внутренние. Например, *Trichoplax*, движущийся по стеклу, временно приобретает билатеральную симметрию под воздействием направленного (векторизованного) движения и согласованного биения ресничек. У вендской *Dickinsonia* и близких к ней форм правая и левая сторона развиваются с проявлением скользящей симметрии, смещением правых и левых поверхностных сегментов относительно друг друга. Регуляция их согласованного развития происходила, видимо, на основе обратной связи между последовательно появляющимися сегментами. У иглокожих по такому принципу развивается амбулакральная система. Но в целом у билатерий, видимо, билатеральная симметрия регулируется на генетическом уровне. Возникновение билатеральной асимметрии обязано, вероятно, дифференциальной регуляции развития правой и левой стороны на генетическом уровне. У иглокожих асимметричное развитие целомов приводит сначала к асимметричному развитию формы тела (стилофоры), а затем к формированию радиальной (пятилучевой) симметрии. Обращает на себя внимание высокая скорость в геологическом масштабе времени этих фундаментальных преобразований планов строения. Об этом свидетельствует различие во времени не более 10-15 млн. лет между первым появлением в геологической летописи разрозненных табличек иглокожих неясного строения и находками определенно пятилучевых иглокожих.

Жизненная форма цветковых растений (биоморфа) – общий облик (габитус) растения, обусловленный своеобразием его системы вегетативных надземных и подземных органов, формирующийся в онтогенезе в результате роста и развития в определенных условиях среды (Серебряков, 1962). Внешний облик является отражением всех условий, в которых существовали исходные формы и обитают в настоящее время особи современного вида. В отличие от животных у растений из-за небольших размеров зародыша невозможны изменения эмбриональной стадии развития. Но, как модульные организмы, они многократно в течение жизни возвращаются к стартовому состоянию зачатка – почке. Поэтому изменения формы тела у растений происходят за счёт преобразования отдельных, главным образом, вегетативных органов (корней, отдельных участков побегов) на разных стадиях их формирования и онтогенеза особи (Серебрякова, 1983). Модусы морфологической эволюции наземных растений описаны Т. И. Серебряковой (1983); показаны возможные способы возникновения жизненных форм современных цветковых растений, в том числе – эдификаторов основных биомов суши.

Цель данного сообщения – анализ с эволюционных позиций и системного подхода биоморфологии травянистых растений из условий переменного увлажнения / обводнения, которые отличаются. Здесь из-за повышенной, часто переменной влажности, обитают растения особых жизненных форм. Путем сравнительного анализа биоморфологии модельных видов преобладающих биоморф установлены основные особенности хода онтогенеза таких растений. В местах с повышенной влажностью – итеративное ветвление, ранняя морфологическая дезинтеграция, монокрапичность рамет при сохранении поликарпичности генет, преобладание вегетативного размножения. В условиях со сменной увлажненности в течение года – наличие экибиоморф и фенобиоморф. На подвижных субстратах – морфологическая поливариантность однолетников-монокарпиков, сочетание семенного и вегетативного размножения у поликарпиков. На закрепленных грунтах в центральных поймах – многолетность, наличие спящих почек. Особенности побегообразования: неспециализированные диаспоры; запасающие стеблеродные органы, с медуллярным утолщением оси; дедифференциация монокрапических побегов.

На основе сравнительно-морфологического анализа предлагаются следующие модусы морфологической эволюции возникновения биоморф растений в рассматриваемых условиях: на уровне рамет и генет – пролонгация в виде ранней морфологической дезинтеграции, аббревиация в вегетативной сфере с образованием однолетников и малолетников вегетативного происхождения; на уровне отдельных побегов и их систем – пролонгации: итеративное ветвление, образование вегетативных диаспор, корневых отпрысков и вторичных стержневых корней и девиации: образование структур для вегетативного расселения, размножения и запаса питательных веществ. Как и у наземных растений, возникновение жизненных форм прибрежно-водных

трав обеспечивалось, по-видимому, прежде всего поведением почек у исходных биоморф: временем их покоя, а также периодом сохранения целостности особи. Последнее связано со степенью автономности отдельных её элементов. У вегетативно подвижных растений это обеспечивает увеличение числа центров закрепления особи при ее вегетативном разрастании и расселении, сопровождающиеся изменениями в развитии отдельных участков побегов с формированием специализированных структур для запаса питательных веществ и обеспечения вегетативной подвижности. У вегетативно неподвижных моноцентрических и слабо вегетативно подвижных неявно полицентрических растений сокращается длительность жизни отдельной особи при высокой энергии семенного размножения.

С позиций основных направлений эволюции биосистем морфологическую дезинтеграцию и повышение автономности отдельных частей особи можно рассматривать как ароморфоз, дедифференциацию монокарпического побега как дегенерацию, образование специализированных органов вегетативного размножения как идиоадаптацию.

В результате эволюционных изменений габитуса исходных форм сформировались разнообразные жизненные формы растений – биоморфологическое разнообразие, которое нужно рассматривать как вариант биологического разнообразия, а его возникновение – как ведущий фактор в формировании и обеспечении целостности растительных сообществ. Именно жизненная форма эдификатора определяет условия и тип биоценоза: в лесу – дерево, на лугу и в степи – многолетние травы и т. п. Одним из условий устойчивого существования экосистемы в ранге биогеоценоза является не столько видовое разнообразие, сколько спектр жизненных форм растений и определяемое их габитусом совместное вписывание в среду.

Исследование поддержано ФГБУ «Российский фонд фундаментальных исследований» (проект № 16-04-01073).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.

О ШКАЛЕ ДЛЯ ИЗМЕРЕНИЯ ИСТОРИЧЕСКИХ ПУТЕЙ ФОРМИРОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

Г.А. Савостьянов

Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
genasav38@mail.ru

В настоящее время эволюция биоразнообразия представляется в виде генеалогических деревьев, сводимых иногда в круговые диаграммы (Adl et al., 2012), и рассматривается в трех масштабах: микро-, макро- и мегаэволюция. При этом количественных критериев для выделения этих масштабов пока не существует. Нет также параметров и шкалы для измерения развития в рамках этих масштабов.

Для поиска таких параметров было проведено моделирование развития многоклеточности на основе разделения функций между клетками (Савостьянов, 2016; Savostyanov, 2016). Для количественного описания такого раз-

деления были введены необходимые понятия. Это понятие перечня L функций, подлежащих разделению, а также понятия о трех режимах выполнения этих функций. Первый – режим автономного выживания, когда функции выполняются только для себя и потенциалы к разделению не имеют. Второй – режим, в котором функции за счет инноваций приобретают генеративные потенциалы к разделению. Третий – режим, в котором приобретенные потенциалы преобразуются в структурные и реализуются. Параметр m обозначает число функций, которые приобрели потенциалы, параметр n – число функций, реализовавших потенциалы. Возникающие специализированные клетки интегрируются в элементарные единицы многоклеточности, названные гистионами.

Приобретение и реализация потенциалов регламентируется набором аксиом и составляет элементарные акты развития этих гистионов. Тогда общее число N осуществленных актов развития равно

$$N = 1/2 (l + m)m + n$$

Это важный новый параметр, лежащий в основе шкалы для количественной характеристики прогрессивного развития. С его помощью строится параметрическая система гистионов в виде периодической таблицы. В ней строки составляют циклы развития, столбцы характеризуют число клеток гистионов. Тогда параметр m обозначает номер строки, n – номер столбца, N – порядковый номер ячейки с гистионом. Для каждой ячейки таблицы возможно множество H изотопов, различающихся составом специализированных функций. Это число H равно:

$$H = C_m^n$$

При этом каждое множество изотопов делится на m пересекающихся подмножеств, имеющих хотя бы одну общую функцию. Полученная трехмерная таблица отражает два вида развития: прогрессивное и девиантное. В прогрессивном растет N и, соответственно, m и n , при этом в рамках каждой строки число потенциалов остается постоянным, а их динамика поддается количественному описанию (Савостьянов, 2016). В девиантном развитии параметры m , n и N не меняются, а происходит выбор и реализация изотопов.

Тогда множество всех направлений развития, возможных в рамках трехмерной периодической таблицы, можно представить в виде круговой диаграммы. В ее центре находится исходный (нулевой) гистион, который порождает различные направления развития (секторы диаграммы) в виде деревьев. Их стволы состоят из отдельных циклов, упорядоченных по возрастанию N . Число таких направлений равно числу m функций, получивших потенциалы. Число ветвей и их длина определяются числом H изотопов. Даются также шкалы для оценки развития. На радиальной шкале откладываются значения m , n и N , она служит для измерения прогрессивного развития. На дугах откладываются значения H , они служат для измерения девиантного развития.

Полученные результаты позволили заключить, что для описания развития гистионов необходимы не три, а пять различных масштабов. Так, круговая диаграмма в целом соответствует трехмерной периодической таблице гистионов, включает все циклы развития (по числу строк периодической таблицы) и учитывает реализацию множества всех возможных изотопов. Это множество составляет репертуар «тераэволюции». Совокупности циклов в рамках каждого сектора с реализацией лишь подмножества изотопов отра-

жают репертуар «гигаэволюции». Совокупность циклов без реализации изотопов отражает репертуар «мегаэволюции». Реализация отдельных циклов с изменением n от нуля до m составляет репертуар макроэволюции. Наконец, небольшие изменения гистионов в рамках цикла в окрестностях какой-либо ячейки составляют репертуар микроэволюции. Описанную диаграмму и ее параметры можно использовать как модель при построении подобных диаграмм для систематики, измерения и прогнозирования развития реальных организмов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Савостьянов Г.А. Возникновение стволовых клеток в развитии многоклеточности и их количественная характеристика // Цитология, 2016. Т. 58, вып. 8. С. 577–593.
Adl S.M., Simpson A.G.B., Lane C.E. et al. The revised classification of eukaryotes // J. eukaryotic microbiology, 2012. 59(5). P. 429–493.
Savostyanov G.A. On the elementary units of multicellularity and their classification in the shape of a periodic table // Paleontol. j. 2016. V. 50. No 13. P. 1519–1528.

ФАКТОР БАЗОВОЙ ТРАНСКРИПЦИИ TRF2 КАК СИСТЕМНЫЙ ФАКТОР, КОНТРОЛИРУЮЩИЙ ГЕНЫ, ОТВЕТСТВЕННЫЕ ЗА ПРОЦЕССЫ ПОЛЯРИЗАЦИИ У ДВУСТОРОННЕ- СИММЕТРИЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ

О.Б. Симонова

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
osimonova@hotmail.com

Сложность организации живого организма определяется не числом генов и не размером его генома, а свойством генов работать в определенное время в разных тканях. Время- и тканеспецифичность генной экспрессии лежит в основе дифференцировки и адаптивности. Разнообразие транскрипционных программ (реализующихся через специфические регуляторные элементы – энхансеры, промоторы) отражается в многообразии жизненных форм. Одним из основных факторов базовой транскрипции является ТАТА-бокс-связывающий белок (ТБВ), который связывается в районе ТАТА-бокса промоторного участка генов и контролирует их экспрессию. Другим (альтернативным) фактором базовой транскрипции, принадлежащим семейству ТБВ, является ТБВ-связывающий фактор 2 (TRF2), который активирует коровые промоторы без ТАТА-боксов (промоторы ТАТА-less), но с мотивами DPE (downstream core promoter element) или TCT (полипиримидиновый инициатор). Существуют также TRF1, контролирующий работу генов, кодирующих транспортные РНК, и менее изученный TRF3.

Исследования мутантов гена *Trf2* у дрозофилы, обнаружили нарушения формирования мезодермальных закладок, потерю полярности эмбрионов и наличие аномальных симметричных герминативных цист. Снижение экспрессии *Trf2* приводит к возникновению гомеозисной трансформации антенны в ногу. В силу высокой эволюционной консервативности *Trf2* это свидетельствует о специфичности его участия в развитии многоклеточных организмов. Эволюционно ген *Trf2* возник позднее *Tbr* в результате дубликации последнего: ТБВ обнаруживается у архей и эукариотов, TRF2 – у общего предка Bilateria и всех билатерально-симметричных организмов (жи-

вотных и растений, кроме грибов). TRF2 является структурным гомологом ТБВ, однако его ДНК-связывающий домен не содержит 3-х из 4-х фенилаланинов, ответственных за связывание с ТАТА-боксом. Поэтому TRF2 (в отличие от ТБВ) контролирует экспрессию тех генов, промоторы которых не содержат ТАТА-боксов. Так как такими генами являются гены, контролирующие формирование мезодермальных закладок (Dorsal-зависимые гены) и дифференцировку сегментов тела (гомеозисные гены), можно предположить о роли TRF2 в эволюции Bilateria и формировании трехслойности у многоклеточных организмов. Таким образом, базовая транскрипция не является простым переключателем «вкл/выкл», а представляет собой специализированный для различных регуляторных программ стартовый двигатель, что обеспечивает дополнительный уровень регуляции генов.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ПОДОТЯДА SYNAPTINA (КЛАСС OLOTHUROIDEA, ОТРЯД SYNAPTIDA) И ПУТИ ЕГО ЭВОЛЮЦИИ В МЕЗОЗОЕ – КАЙНОЗОЕ

А.В. Смирнов

Зоологический институт РАН
sav_11@inbox.ru

Для современных Synaptina характерно наличие в полости тела специальных органов – ресничных воронок, а также у личинок и ювенисов склеритов в виде колес с плоской ступицей и многочисленными спицами. Для разных групп Synaptina характерны различные склериты стенки тела (Smirnov, 1998, 2012). Наличие «ансамбля» хиридотидных колес с 6 спицами и сложно устроенной ступицей (известны со среднего триаса) и/или сигмоидов с замкнутым кольцом (в ископаемом состоянии неизвестны), свойственно подсем. Taeniogyrginae (сем. Chiridotinae). У подсем. Chiridotinae (сем. Chiridotidae) в стенке тела имеются только хиридотидные колеса и, иногда, палочки. Наличие же якорей, опирающихся на якорную пластинку, свойственно сем. Synaptidae.

Большинство исследователей полагает, что предками мезозойских Synaptina являются голотурии, со склеритами в виде сигмоидов с замкнутым кольцом – крючками (формальное семейство Achistridae). В палеонтологической летописи крючки встречаются со среднего девона до нижнего мела (имеется одно проблематичное указание на находку в палеоцене). Предварительно описан хорошо сохранившийся отпечаток Achistrum sp. (карбон, пенсильваний, Иллинойс, США) (Sroka, 1988), на котором видно расположение крючков в стенке тела и глоточное кольцо. Склериты в виде крючков и колес сходных с современными «личинокными» описаны у *Rothamus multiradiatus* (карбон, миссисипий, Германия) (Haude, Thomas, 1994). Из карбона (миссисипий, Великобритания) описан и «ансамбль» склеритов из крючков *Achistrum nicholsoni* и решетчатых пластинок (Etheridge, 1881).

Наличие у *Scoliorhapis lindbergi* (Taeniogyrginae) уродливых сигмоидов напоминающих якоря, а также сходство в строении жала современных сигмоидов и рук якорей несущих по краю мелкие зубчики, говорит о том, что современные сигмоиды могли произойти от якорей, а якоря, в свою очередь, возможно, произошли путем зеркальной дубликации крючков с замкнутым

кольцом. С появлением в верхней юре якорей из палеонтологической летописи относительно быстро исчезают склериты в виде крючков (последняя достоверная находка из нижнего мела). По-видимому, имела место конкуренция между формами со склеритами в виде якорей и формами со склеритами в виде крючков. И крючки и якоря могли выполнять сходную функцию, но, возможно, якоря оказались более для ее выполнения приспособлены, что и вызвало распространение форм с якорями и исчезновение форм с крючками.

Предположение о возникновении якорей путем зеркальной дубликации крючков позволяет по-иному взглянуть на эволюцию и систему подотряда Synaptina. Характерные для Taenioguginae сигмоиды могли возникнуть благодаря «вторичной рекапитуляции» крючков с замкнутым кольцом, но несколько при этом видоизменились, так как имеют незамкнутое кольцо. В этом случае уродливые сигмоиды сходные с якорями не рекапитулируют предковую структуру, а лишь иллюстрируют, как могло произойти преобразование крючков в якоря. Тогда логично предположить, что предки Taenioguginae произошли от форм, имевших в стенке тела «ансамбль» склеритов «крючки + хиридотидные колеса», или форм, которые имели только склериты в виде хиридотидных колес, но сохранили в скрытом виде информацию о строении склеритов в виде крючков. Если же допустить, что современные сигмоиды произошли от якорей, которые, в свою очередь, являются зеркально дублированными крючками, то предковые формы Taenioguginae должны были иметь «ансамбль» «якоря+хиридотидные колеса». В этом случае непонятно, были ли у них склериты в виде якорных пластинок, и если да, то как они могли исчезнуть. В любом случае возможно, что Tarnioguginae имеет независимое происхождение от Chiridotinae и они заслуживают выделения в самостоятельные семейства Taeniogugidae и Chiridotidae.

Формы, имеющие в стенке тела склериты в виде якорей и якорных пластинок, объединяемые в семейство Synaptidae, возможно также представляют полифилетическую группу. Если принять предположение о том, что якоря это зеркально удвоенные крючки, то предки этих форм должны были иметь как минимум «ансамбль» склеритов из сигмоидов и решетчатых пластинок. Для подсемейств Rynkatorpinae (верхняя юра – ныне) и Leptosynaptinae (верхний мел – ныне) характерны якоря несущие зубчики на концах рогов, радиальные сегменты глоточного кольца с отверстием для прохождения нерва расположенным посередине сегмента, а также наличие двух типов ресничных воронок – крупных и мелких. Для подсемейства Synaptinae (эоцен – ныне) характерны якоря с зубчиками на вершине штока и гладкие рога, радиальные сегменты глоточного кольца с отверстием в верхней части сегмента и только один тип ресничных воронок – мелкие. В свое время Свен Хединг предложил разделить сем. Synaptidae на две группы – Heterournae и Micournae (Heding, 1928), которые соответствуют подсемействам Rynkatorpinae+Leptosynaptinae и Synaptinae. Возможно, что две эти группы возникли независимо и их следует выделить в самостоятельные семейства Rynkatorpidae (с подсемействами Rynkatorpinae и Leptosynaptinae) и Synaptidae *sensu nov.*

ПРОИСХОЖДЕНИЕ КЛАССА ГОЛОТУРИЙ (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)

А.В. Смирнов

Зоологический институт РАН
sav_11@inbox.ru

Класс Holothuroidea относится к подтипу Eleutherozoa типа Echinodermata и вместе с классом Echinoidea, вымершим классом Ophiocystioidea и рядом мелких вымерших палеозойских групп образует инфракласс Echinozoa. Голотурии обладают целым рядом специфических черт, но главным определяющим голотурий признаком является наличие околоротовых щупалец, известкового глоточного кольца и строение их амбулакральной системы. У всех современных классов Eleutherozoa, кроме голотурий, 5 первичных выростов гидроцеля сначала развиваются как щупальца, а затем преобразуются в радиальные амбулакральные каналы. У голотурий 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, располагающимся вокруг ротового отверстия, а радиальные амбулакральные каналы развиваются на гидроцеле между ними позднее. Эти особенности развития, как и ряд других черт строения голотурий, по моему предположению, объясняются педоморфным происхождением класса Holothuroidea (Смирнов, 2013, 2014; Smirnov, 2014, 2015). Я также предполагаю, что Echinodermata произошли от предков, которые, как современные Pterobranchia, имели щупальца, целом которых был производным мезоцеля.

Автором была предложена гипотеза двухступенчатого развития амбулакральной системы Eleutherozoa (Смирнов, 2013; Smirnov, 2014). Первый этап – развитие выростов гидроцеля (левого мезоцеля) в виде щупалец. Затем на определенной стадии происходит переключение на следующий этап – развитие амбулакральных каналов инкорпорированных у Eleutherozoa в стенку тела. Этот процесс прекрасно иллюстрирует развитие морских ежей. У них сначала первичные выросты гидроцеля развиваются как щупальца, а затем изменяют направление своего развития, загибаются назад и превращаются в амбулакральные каналы.

У голотурий произошел разрыв между этими двумя последовательными этапами. Первая часть программы, приводившая к образованию 5 первичных щупалец, сохранилась неизменной. После обособления 5 первичных щупалец преобразование первичных радиальных выростов гидроцеля в амбулакральные каналы стало невозможным и это вызвало изменение онтогенеза. Всем Eleutherozoa свойственно развитие с катастрофическим метаморфозом, при котором почти все тело личинки резорбируется, а взрослый организм развивается из небольшого зачатка. У голотурий течение онтогенеза было видоизменено на ранней стадии и их онтогенез стал эволютивным. У голотурий тело взрослого организма стало развиваться на основе тела личинки, а личиночные ткани частично включаться в тело взрослой голотурии. Радиальные амбулакральные каналы стали закладываться на амбулакральном кольце позже между первичными щупальцами. Развитие радиального комплекса органов состоящего из амбулакральных каналов, нервных тяжей, эпинеуральных, гипоневральных и гемальных каналов было сильно видоизменено. Радиальные эпинеуральные нервные стволы стали развиваться как

выросты зачатка эпиневрального нервного кольца, а не путем дифференцировки на дне замкнутых эпиневральных каналов. Сами же эпиневральные каналы у голотурий стали возникать путем образования полости в ткани, лежащей снаружки от радиальных нервов, а не путем замыкания эпиневральных складок в канал. Однако эквивалентность развития приводит к тому, что радиальный комплекс голотурий чрезвычайно сходен по строению с радиальным комплексом Echinoidea и, в несколько меньшей степени, других Eleutherozoa. Можно говорить, что у голотурий произошло расщепление радиальных амбулакальных каналов на первичные щупальца и собственно радиальные каналы, но обе эти части гомологичны радиальным амбулакральным каналам остальных Eleutherozoa (Смирнов, 2008; 2013; Smirnov, 2014). Хотя топографически радиальный комплекс голотурий оказывается сдвинут относительно радиального комплекса остальных Eleutherozoa ~ на 36° в «интеррадиальное» положение, он изоморфен радиальному комплексу органов остальных Eleutherozoa. Косвенно предложенную гипотезу подтверждают данные по эмбриональному развитию амбулакальной системы у голотурий, которая демонстрирует удивительную лабильность и способность к перестройкам. При развитии голотурий происходит ротация гидроцеля при которой связь каменистого канала с гидроцелем прерывается, а затем каменистый канал вновь соединяется с гидроцелем, но отходит от него уже в другой его части. Первичные щупальца голотурий теряют связь с амбулакральным кольцом и соединяются с радиальными каналами, от которых отходят вторичные щупальца. Морфологически же первичные и вторичные щупальца не различимы.

Радиальные сегменты глоточного кольца Holothuroidea скорее всего образовались за счет первых амбулакальных элементов, как ротовые аппараты других классов Eleutherozoa.

Исследования развития голотурий показали, что билатеральная плоскость личинки голотурий совпадает с билатеральной плоскостью симметрии взрослого животного. По-видимому, предки голотурий перешли к ползанию на стороне, соответствующей вентральной стороне личинки и черты билатеральной симметрии у голотурий не возникли вторично, а стали развиваться на основе билатеральной симметрии личинок, а возможно и билатерально-симметричных предков Echinodermata.

Для современных Synaptina характерно наличие в полости тела специальных органов – ресничных воронок, а также у личинок и ювенисов склеритов в виде колес с плоской ступицей и многочисленными спицами. Для разных групп Synaptina характерны различные склериты стенки тела (Smirnov, 1998, 2012). Наличие «ансамбля» хиридотидных колес с 6 спицами и сложно устроенной ступицей (известны со среднего триаса) и/или сигмоидов с незамкнутым кольцом (в ископаемом состоянии неизвестны), свойственно п/сем. Taeniogyrinae (сем. Chiridotinae). У подсем. Chiridotinae (сем. Chiridotidae) в стенке тела имеются только хиридотидные колеса и, иногда, палочки. Наличие же якорей, опирающихся на якорную пластинку, свойственно сем. Synaptidae.

Большинство исследователей полагает, что предками мезозойских Synaptina являются голотурии, со склеритами в виде сигмоидов с замкнутым кольцом – крючками (формальное семейство Achistridae). В палеонтоло-

гической летописи крючки встречаются со среднего девона до нижнего мела (имеется одно проблематичное указание на находку в палеоцене). Предварительно описан хорошо сохранившийся отпечаток Achistrum sp. (карбон, пенсильваний, Иллинойс, США) (Sroka, 1988), на котором видно расположение крючков в стенке тела и глоточное кольцо. Склериты в виде крючков и колес сходных с современными «личиночными» описаны у Rothamus multiradiatus (карбон, миссисипий, Германия) (Haude, Thomas, 1994). Из карбона (миссисипий, Великобритания) описан и «ансамбль» склеритов из крючков Achistrum nicholsoni и решетчатых пластинок (Etheridge, 1881).

Наличие у Scoliorhaphis lindbergi (Taeniogyrinae) уродливых сигмоидов напоминающих якоря, а также сходство в строении жала современных сигмоидов и рук якорей несущих по краю мелкие зубчики, говорит о том, что современные сигмоиды могли произойти от якорей, а якоря, в свою очередь, возможно, произошли путем зеркальной дубликации крючков с замкнутым кольцом. С появлением в верхней юре якорей из палеонтологической летописи относительно быстро исчезают склериты в виде крючков (последняя достоверная находка из нижнего мела). По-видимому, имела место конкуренция между формами со склеритами в виде якорей и формами со склеритами в виде крючков. И крючки и якоря могли выполнять сходную функцию, но, возможно, якоря оказались более для ее выполнения приспособлены, что и вызвало распространение форм с якорями и исчезновение форм с крючками.

Предположение о возникновении якорей путем зеркальной дубликации крючков позволяет по-иному взглянуть на эволюцию и систему подотряда Synaptina. Характерные для Taeniogyrinae сигмоиды могли возникнуть благодаря «вторичной рекапитуляции» крючков с замкнутым кольцом, но несколько при этом видоизменились, так как имеют незамкнутое кольцо. В этом случае уродливые сигмоиды сходные с якорями не рекапитулируют предковую структуру, а лишь иллюстрируют, как могло произойти преобразование крючков в якоря. Тогда логично предположить, что предки Taeniogyrinae произошли от форм, имевших в стенке тела «ансамбль» склеритов «крючки+хиридотидные колеса», или форм, которые имели только склериты в виде хиридотидных колес, но сохранили в скрытом виде информацию о строении склеритов в виде крючков. Если же допустить, что современные сигмоиды произошли от якорей, которые, в свою очередь, являются зеркально дублированными крючками, то предковые формы Taeniogyrinae должны были иметь «ансамбль» «якоря+хиридотидные колеса». В этом случае непонятно были ли у них склериты в виде якорных пластинок, и, если да, как они могли исчезнуть. В любом случае возможно, что Tarniogyrinae имеет независимое происхождение от Chiridotinae и они заслуживают выделения в самостоятельные семейства Taeniogyridae и Chiridotidae.

Формы, имеющие в стенке тела склериты в виде якорей и якорных пластинок, объединяемые в семейство Synaptidae, возможно также представляют полифилетическую группу. Если принять предположение о том, что якоря это зеркально удвоенные крючки, то предки этих форм должны были иметь как минимум «ансамбль» склеритов из сигмоидов и решетчатых пластинок. Для подсемейств Rynkatorpinae (верхняя юра – ныне) и

Leptosynaptinae (верхний мел – ныне) характерны якоря несущие зубчики на концах рогов, радиальные сегменты глоточного кольца с отверстием для прохождения нерва расположенным посередине сегмента, а также наличие двух типов ресничных воронок – крупных и мелких. Для подсемейства Synaptinae (эоцен – ныне) характерны якоря с зубчиками на вершине штока и гладкие рога, радиальные сегменты глоточного кольца с отверстием в верхней части сегмента и только один тип ресничных воронок – мелкие. В свое время Свен Хединг предложил разделить сем. Synaptidae на две группы – Heterournae и Micrournae (Heding, 1928), которые соответствуют подсемействам Rynkatorpinae+Leptosynaptinae и Synaptinae. Возможно, что две эти группы возникли независимо и их следует выделить в самостоятельные семейства Rynkatorpidae (с подсемействами Rynkatorpinae и Leptosynaptinae) и Synaptidae *sensu nov.*

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ НЕПРАВИЛЬНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ В МЕЗОЗОЕ И КАЙНОЗОЕ

А.Н. Соловьев

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
ansolovjev@mail.ru

Появление в ранней юре неправильных морских ежей было связано с освоением новой адаптивной зоны – рыхлых грунтов, приспособлением к закапывающемуся образу жизни и детритофагии.

В юре основные эволюционные преобразования выражались в постепенном формировании экзоцикличности, т. е. смещении перипрокта из апикальной системы к заднему краю панциря в 5-м интерамбулакре; это происходило параллельно в нескольких эволюционных ветвях – которые длительно развивались в течение мезозоя и кайнозоя (отряды Holactyroida, Cassiduloida, Halasteroida, Spatangoida). Уже в средней юре эти группы достигли большого разнообразия на разных таксономических уровнях. Небывалым расцветом неправильных морских ежей характеризуется позднемеловая эпоха с широким распространением тонких карбонатных грунтов в мелководных эпиконтинентальных морях. Наиболее ярко это проявилось у холастероидов и спатангоидов. Хорошо прослеживаются направленные изменения в эволюционных линиях Infulaster – Hagenovia и Micraster; показан адаптивный характер этих изменений, связанных с закапыванием в грунт на разную глубину представителей этих родов. Рост таксономического разнообразия в кайнозое проявился в появлении нового отряда Clupeasteroida – плоских морских ежей, так называемых «песчаных долларов», освоивших грубые песчаные грунты мелководья; по способу питания это «просеиватели песка» или, иногда – сестонофаги. Нельзя не отметить, что разнообразие кайнозойских морских ежей определяется также в значительной мере глубоководной фауной (батиаль, абиссаль и верхние горизонты ультраабиссали), ведущую роль в которой играют представители отряда Holasteroida.

ВЛИЯНИЕ ДИВЕРГЕНЦИИ ГЕНОМОВ ПЛОТВЫ *RUTILUS RUTILUS* (L.) И ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* (L.) НА МОРФОТИП ГИБРИДОВ

В.В. Столбунова, Ю.В. Кодухова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, п. Борок
vvsto@mail.ru

В результате естественной комбинаторики геномов родительских видов при отдаленной гибридизации активируются генетические механизмы, которые воздействуют на морфотипы потомков (Arnold et al., 2012). Как показывает комплексный анализ экспериментальных гибридов плотвы и леща, большое значение при этом имеет диверсификация исходных видов по участкам ядерного и митохондриального геномов. Так, высокий уровень межвидовых различий по генам цитохром с-оксидазы и цитохрома b мтДНК плотвы и леща (Луданный и др., 2007; Hayden et al., 2011) создает условия для ядерно-цитоплазматической несовместимости, что показано на аллоплазматических бэккроссах, сочетающих ядерный геном *A. brama* и цитоплазму *R. rutilus*. В настоящем исследовании установлено не только снижение их жизнеспособности, но и отсутствие восстановления морфологических характеристик леща, что указывает на нарушение коадаптивных генных комплексов в присутствии чужеродного материала. Однако отсутствие генетического механизма, элиминирующего морфологические следы гибридизации, обнаружено не только у аллоплазматических бэккроссов, но и у всех гибридов трех потомств, полученных от скрещивания реципрокных гибридных самок с самцами леща (ЛП5*Л, ЛП6*Л, ПЛ4*Л). Результаты указывают на то, что на морфотип бэккроссов данного направления гибридизации могут оказывать влияние ядерно-ядерные (эпистатические) взаимодействия между многими генами, влияющими на развитие морфологических признаков. Гибридный морфотип аллоплазматических бэккроссов с цитоплазмой *R. rutilus* указывает на то, что исходные виды будут не способны сохранять устойчивость на фоне интрогрессивной гибридизации в направлении самка плотва – самец лещ.

Во всех потомствах бэккроссов (ЛП5*П, ЛП6*П, ПЛ4*П), для получения которых в качестве самца использовали плотву, показано восстановление морфологических характеристик плотвы, что согласуется с закономерностями наследования количественных признаков у возвратных гибридов, выявленными П.Ф. Рокицким (1978). Полученные данные свидетельствуют о ведущей роли клеточного ядра в морфогенезе и создании межвидовых различий, поскольку даже при наличии чужеродной цитоплазмы *A. brama* у аллоплазматических бэккроссов потомства ЛП6*П установлены внешние характеристики плотвы.

Ядерный ITS регион рибосомной ДНК (рДНК), у исследуемых видов подвержен рекомбинациям (Wyatt et al., 2006) и более вариабелен у леща, и гибридов лещ x плотва, чем у плотвы и гибридов плотва x лещ (Луданный, 2008). У одной из гибридных самок F1 лещ – плотва (ЛП5) в исследовании показана амплификация только видоспецифического фрагмента ITS1 плотвы, что свидетельствует о перестройках в кластере рибосомных генов, вызванных либо гомогенизацией последовательности к одному родительскому типу вследствие активации механизма генной конверсии, либо неспецифи-

ческой посадкой праймеров в связи с высокой вариабельностью последовательности. Морфологический анализ гибридной особи ЛП5 с отсутствием амплификации материнского фрагмента ITS1 леща показал смещение значений по ряду диагностических признаков в сторону плотвы при сравнении с сибсами данной особи. Проведение анализирующих скрещиваний гибридной особи ЛП5 с самцами родительских видов показало, что перестройки рДНК стабильно наследуются, поскольку бэккроссы, полученные от скрещивания данной самки с самцом плотвы, имели генотип гибридной самки и морфотип плотвы, что показано в системе главных компонент. При сравнении бэккроссов двух потомств одного направления скрещивания, одно из которых получено при участии нормальной гибридной самки ЛП6 (с двумя родительскими фрагментами ITS1), установлены достоверные различия по распределению признаков в пространстве главных компонент, значениям гибридного индекса и по уровню изменчивости признаков (CV%, StDev).

Как показывают результаты исследования, данное событие происходит достаточно редко, поскольку на стадии сеголетка в потомстве гибридов F1 (лещ–плотва) выявлено только 3% особей. Но учитывая способность мультигенных семейств гомогенизировать последовательности в процессе согласованного развития, фиксация изменений может привести к их быстрому распространению в пределах генома и популяции за счет менделевского способа наследования. Межвидовая гибридизация или полиплоидия способствуют внутрииндивидуальному полиморфизму, поскольку в tandemных семействах генов возникают ошибки в частности, при выравнивании количества копий в кластере (Hughes et al., 2002; Wissemann, 2003). Весьма возможно, что крупномасштабная фиксация вариантов многих мультигенных и некодирующих семейств оказывает влияние на фенотип (Доувер и др., 1986).

ОСОБЕННОСТИ НИЖНЕГО ЗАКЛЫКОВОГО ЗУБНОГО РЯДА У СУНДЫРСКИХ ГОРГОНОПИЙ (СРЕДНЯЯ ПЕРМЬ, ВОСТОЧНАЯ ЕВРОПА)

Ю.А. Сучкова

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

Большое число заклыковых зубов у горгонопий свойственно примитивным группам. Иногда такие группы вообще не включаются в состав таксона, и в этих случаях максимальное число заклыковых зубов для настоящих горгонопий устанавливается в восемь (Sigogneau-Russell, 1989) или девять (Татаринов, 1974). В расширенной системе Gorgonopia, предложенной Ивахненко (2003, 2008), все обладатели большого количества буккальных зубов отнесены к подчиненным таксонам с указанием на примитивность – Phthinosuchidae в инфраотряде Gorgonopida и Burnetiidae, Estemmenosuchidae, а также Ictidorhinidae как дериват Burnetioidea (2005) в инфраотряде Estemmenosuchida (2003). О них также можно сказать, что это, вероятно, растительоядные или всеядные формы, а предположительно хищные известны в основном из ранних фаунистических комплексов (Phthinosuchidae).

В то же время у типичных хищных горгонопий соколковского комплекса число заклыковых зубов сокращается вплоть до полного их исчезновения на нижних челюстях (Inostranzevia). У представителей центрального в таксоне семейства Gorgonopidae их число непостоянно, но не превышает шести. У них же отмечаются отличия в размерах буккальных зубов: первые четыре-пять же крупные, а последний – маленький (Ivakhnenko, 2005). У средних и крупных хищных терапсид такая картина связана со слабым участием заклыковых зубов в обработке пищи. Некоторая степень участия предполагается для форм с утолщенными слабо изогнутыми зубами с хорошо развитыми режущими кантами (диноцефал *Altrausuchus*, а также фтинозухидные горгонопии *Dinosaurus* и *Viatkogorgon*) (Ivakhnenko, 2008). Таким образом, большое количество заклыковых зубов обусловлено либо пищевой специализацией, либо примитивностью группы.

С этой точки зрения интересно рассмотреть заклыковый ряд зубов на нижней челюсти сундырских горгонопий. Всего зубных костей этой формы с сохранившимися альвеолами или даже зубами найдено восемь. Все они сходны по своему общему строению и характерным признакам, но различаются по размерам и происходят из скелетов разных особей. Число заклыковых зубов 8 (экз. № 5388/310) или 9 (экз. №№ 5388/124, 51, 126). Их расположение меняется в онтогенезе. У первых трех экземпляров в ряду по увеличению абсолютного размера зубной кости (экз. ПИН, №№ 5388/124, 51, 310) первый заклыковый зуб отделяется от клыка диастемой. У всех последующих эта диастема отсутствует, и начало зубного ряда заходит на подъем к резцово-клыковой области. Это лишает первые зубы функционального значения, поскольку они уходят под верхнечелюстной клык. Такое наблюдается и на более крупных костях экз. ПИН, №№ 5388/126, 52, 125. Подобный случай описан Л.П. Татариновым у *Proburnetia viatkensis*. Как следует из ее зубной формулы (I 5/5 C 1/1 Pс 7/ 9-10), нижняя челюсть несет на 2-3 зуба больше, чем верхняя. Татаринов прямо указывал, что первые три заклыковых зуба на нижней челюсти располагаются под верхним клыком и не имеют антагонистов, а последующие строго чередуются с верхними (1968).

На самой крупной кости экз. № 5388/330 альвеола последнего заклыкового зуба отстоит от предпоследней на 2,3 см и заходит на начало подъема к развитому вечному отростку, что свидетельствует о разбалансировке малофункциональной части зубной системы хищника.

Размеры заклыковых зубов сундырских горгонопий часто неодинаковы: на экземплярах №№ 5388/51 и 5388/125 первый зуб ряда заметно меньше остальных, на экз. №№ 5388/124 и 5388/126 самые мелкие зубы – первый и последний.

Особенности зубного ряда сундырских горгонопий демонстрируют начало редукции числа заклыковых зубов нижней челюсти, характерную для крупных хищников Gorgonopia, и ее механизм: она затрагивает прежде всего начало ряда, который теряет свое функциональное значение с развитием крупных клыков. Эти изменения могут быть связаны с тем, что в кризисной сундырской фауне при дефиците крупных хищников в доминантном сообществе в крупный размерный класс выходят неспециализированные хищники, ранее занимавшие иную экологическую нишу в субдоминантном сообществе.

ЭФФЕКТЫ ЮВЕНИЛИЗАЦИИ РАЗВИТИЯ В ХОДЕ ОТБОРА АМЕРИКАНСКИХ НОРОК (*NEOVISON VISON*) ПО ОБОРОНИТЕЛЬНОЙ РЕАКЦИИ НА ЧЕЛОВЕКА

О.В. Трапезов, Л.И. Трапезова

Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики СО РАН
trapezov@bionet.nsc.ru

В ходе многолетней программы по экспериментальной доместикации на американской норке были зарегистрированы эффекты ювенилизации онтогенеза. Так, исследование гемопозитических эффектов отбора по поведению показало, что лейкоформула ручных норок выглядит «моложе», чем у агрессивных. Эксперимент по разнонаправленному селекционному преобразованию поведения американских норок в сторону агрессивности и доместикации сопровождается, в одном случае, ускорением онтогенеза (сроков открытия глаз), в другом, наоборот, – замедлением. Разница в сроках открытия глаз между агрессивными норчатами и ручными составляет 3,5 дня ($p < 0,001$). Такое пролонгированное сохранение ювенильного признака в раннем постнатальном онтогенезе норчат из доместизируемой популяции следует отнести к явлению неотении. То есть, затрагиваемые отбором на оборонительное поведение гены обладают функцией генов скоростей развития, приводя к временной дестабилизации онтогенеза: доместикация приводит к замедлению скоростей развития отдельных признаков, а отбор на агрессивность, наоборот, – ускоряет.

МЕХАНИЗМЫ СТАНОВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЖЕЛУДКА ЖВАЧНЫХ КОПЫТНЫХ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Р.М. Хацаева

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
r.khatsaeva@mail.ru

С помощью методов морфометрии, гистологии и световой микроскопии выявлены механизмы становления морфологического разнообразия камер желудка жвачных животных в онтогенезе на примере сайгака (*Saiga tatarica* L., 1766), памирского архара (*Ovis ammon polii* Bluth, 1841) и домашней овцы (*Ovis ammon f. agies*, 1758) на всех уровнях структурной организации, обусловленные спецификой питания этих видов.

В результате исследований, установлены общие закономерности и особенности развития камер желудка диких и домашних жвачных копытных в течение онтогенеза.

Общие закономерности. Рост желудка и его камер в течение онтогенеза у сравниваемых животных происходит неравномерно. К началу раннеплодного периода развития у сравниваемых животных имеются все четыре камеры желудка. Рост камер желудка происходит с одинаковой закономерностью: в начале плодного периода более интенсивно растет рубец, к рождению – сычуг, после рождения – опять рубец. Развитие камер желудка у всех животных совершается в одинаковой последовательности.

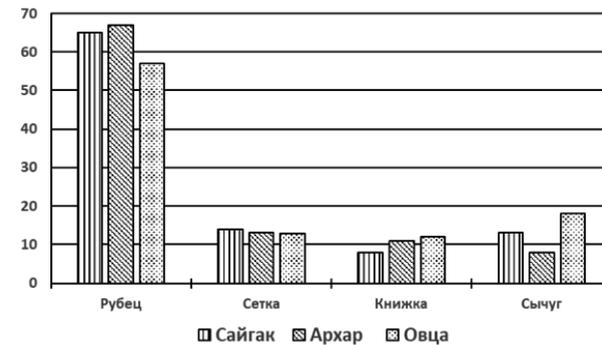


Рис. 1. Относительная масса камер желудка

Особенности. По показателям массы желудка и его камер сайгак близок к архару и отличается от домашней овцы. Особенности в росте желудков сайгака и архара проявляются, в основном, в течение позднеплодного периода утробного развития. К началу позднеплодного периода у сайгака и архара наблюдается спад интенсивности роста желудков, замедление утолщения мышечной и дифференцировки слизистой оболочек камер, что отражает функциональные особенности перехода от ранне- к позднеплодному периоду развития, когда плацента ряд своих функций передает плоду и возникают трудности в добывании корма у матерей в феврале-марте. В конце позднеплодного периода скорость роста желудков сайгака и архара, а также утолщение мышечной оболочки усиливаются, чему способствует улучшение питания матерей. В результате этого у новорожденных ягнят сайгака и архара относительная масса желудков больше, чем у домашних ягнят. Преджелудки у диких жвачных в позднеплодный период растут интенсивнее, чем у домашних, достигая у взрослых большей относительной массы от массы всего желудка (рис. 1).

Таким образом, морфологические особенности желудка диких и домашних жвачных копытных формируются в утробный и послеплодный периоды развития, отражая экологическую приспособленность и проявляясь на всех его этапах большей развитостью у диких животных преджелудков, а у домашних – сычуга. Это свидетельствует о том, что становление в онтогенезе механизмов морфологического разнообразия желудка у диких и домашних жвачных копытных совершается по пути превалирования у диких преджелудочной ферментации, что отражает приспособленность к усвоению грубого объемистого травянисто-веточного корма, у домашних – ослабления преджелудочной ферментации с ее смещением в сторону сычуга, отражая приспособленность к потреблению концентрированных кормов, закрепившихся в течение эволюции.

ЭВОЛЮЦИЯ БЛАСТОПОРА ОТ МОРФОГЕНЕЗА К ОНТОГЕНЕЗУ

В.Г. Черданцев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
vgcherdantsev@yandex.ru

Механизм поляризации эпителиального пласта (ЭП) и его клеток одинаков и основан на дипольном взаимодействии источников и стоков энергии свободной поверхности. Апикальный край клетки является ее передним концом (источником), базальный край – местом стока поверхности, и такие же отношения возникают между полюсами однослойного сферического ЭП бластулы при его латеральной поляризации. Неизбежно найдется полюс, на котором наружная (апикальная) поверхность клетки совпадает со стоком наружной поверхности всего ЭП. Это место разрыва и заживления ЭП – место замыкания бластопора, которое появляется раньше, чем он сам (рис. 1). Сам бластопор появляется тогда, когда это место становится зоной массового выселения клеток с инверсией их апикобазальной полярности и непрерывным переходом к инвагинации, возможным у *Spida* в виде индивидуального варианта развития. Появляется изменчивость путей формирования бластопора – материал для возникновения и эволюции его онтогенеза («типа гастрюляции»).

Появление инвагинации рождает новую геометрическую особенность в виде краевой зоны бластопора (краевого тора, КТ). Новым фактором морфогенеза становится соотношение темпов входа (источник) и выхода (сток) поверхности КТ при ее переходе в зону инвагинации, а новым трендом эволюции бластопора – дифференцировка секторов КТ, причем реализуются все возможные варианты дифференцировки, и их различие не зависит от выбора системы пространственных координат. У *Ecdysozoa* бластопор закрывается за счет выселения клеток будущей мезодермы из двух билатерально симметричных секторов КТ. У *Lophotrochozoa* он закрывается за счет выселения осевой мезодермы из одного сектора КТ с последующим расщеплением на два билатерально симметричных потока. Наконец, у хордовых противоположные секторы КТ дифференцируются как два полюса, на одном из которых бластопор закрывается за счет конвергенции, а на противоположном полюсе – за счет дивергенции выселяющейся из КТ мезодермы.

В КТ морского ежа работают те же гены, что у хордовых, но дифференцировка КТ едва намечена из-за того, что поток поверхности через КТ стационарен (вход и выход из КТ уравновешены). У хордовых, начиная с ланцетника, стационарность нарушается – вход поверхности опережает ее выход в одном (дорсальном) и отстает от ее выхода в противоположном (вентральном) секторе КТ. Решением, обеспечивающим динамическое равновесие при сохранении дипольного взаимодействия, является

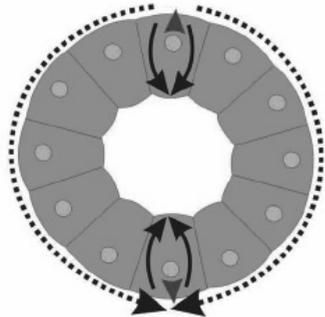


Рис. 1. Схема возникновения бластопора у всех Metazoa: стрелки – сток, наконечники – источник свободной поверхности, пунктирные стрелки – латеральная поляризация ЭП.

образование на дорсальной стороне стока, а на вентральной – источника движущейся поверхности. Эволюция бластопора у анимний состоит в постепенном замещении первичного бластопора ланцетника – «архибластопора» с КТ вокруг гастрального впячивания – «необластопором» с КТ вокруг экваториальной зоны бластулы, и латеральное распространение КТ становится темп-лимитирующим звеном развития дорсального сектора (рис. 2). Это типичная для морфогенеза ретроградная эволюция, когда предшествующие по времени стадии развития возникают на более поздних стадиях эволюции структуры. Ретроградная эволюция морфогенеза продолжается у зародышей амниот: к вставочной стадии формирования КТ перед началом гастрюляции добавляется еще одна вставка в виде предгастрюляционной конвергенции и антеропостериорного вытяжения материала бывшего дорсального сектора, превращающегося в зародышевую полоску. В итоге, первопричиной изменчивости развития оказываются бифуркации морфогенеза, обусловленные его механизмом и не доступные действию отбора из-за неразличимости внутри-индивидуальных и индивидуальных различий. Индивидуальные пути развития создает ретроградная эволюция, открывая возможность селекционной эволюции онтогенеза.

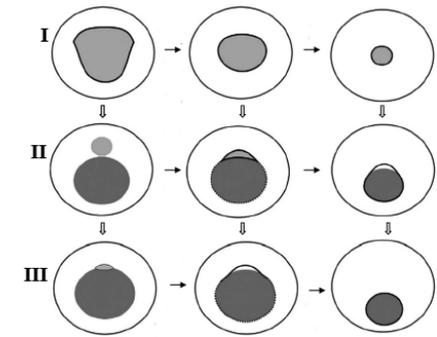


Рис. 2 – эволюция бластопора хордовых: I – ланцетник, II – минога, III – амфибии и костистые рыбы. Одинарные стрелки – онтогенез, двойные стрелки – эволюция. Светлая заливка – архибластопор, темная – необластопор, пунктирная граница – КТ необластопора.

КОНСТРУКЦИЯ КАРАПАКСА ЧЕРЕПАХ: МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ В СВЯЗИ С ОСОБЕННОСТЯМИ ОНТОГЕНЕЗА

Г.О. Черепанов

Санкт-Петербургский государственный университет
g.cherepanov@spbu.ru

Строение и форма панциря у черепахах различных систематических групп довольно разнообразны. Это разнообразие давно привлекает внимание исследователей в плане выявления его адаптивного значения и изучения механизмов функционирования панциря и его частей (Auffenberg, 1976; Pritchard, 1988). Основным аспектом нашего исследования является анализ связей между дефинитивной конструкцией панциря и особенностями его морфогенеза.

Считается, что костный панцирь черепахах развился в качестве специализированного защитного образования (Zangerl, 1969; Obst, 1986; Lee, 1996 и др.). Особую важность функция механической защиты имеет для сухопутных черепахах (*Testudinidae*), испытывающих наиболее сильный прессинг со стороны хищников. Именно в связи с этим их панцирь (в частности, карапакс) приобрел ряд конструктивных особенностей, повышающих его механиче-

скую прочность (Auffenberg, 1976): куполообразную форму, клиновидные костальные пластинки, чередующиеся четырех- и восьмиугольные невральные пластинки, толстые роговые щитки и т. д. У большинства черепах, ведущих водный образ жизни, панцирь имеет иную конструкцию: более уплощенную форму карапакса, прямоугольные костальные пластинки, однообразные невральные пластинки, тонкие подверженные линьке роговые щитки или вовсе нефолированные роговые покровы (кожистые и мягкокожие черепахи).

Нами проведено исследование морфогенеза панциря ряда видов сухопутных и водных черепах: *Testudo graeca*, *Emys orbicularis*, *Pelodiscus sinensis*. Оно показало, что размер и форма костных пластинок могут зависеть от расположения и глубины роговых борозд, разделяющих щитки карапакса. Установлено, что погружение борозд в дерму приводит к локальным изменениям структуры коллагенового матрикса. В частности, под бороздами формируются крупные пучки коллагеновых волокон, ориентированные поперек борозды в плоскости кожи (на соседних участках кожи, т. е. под щитками, таких пучков не обнаруживается). В период формирования костного панциря именно зоны, расположенные в области борозд, характеризуются ускоренным процессом оссификации. При этом, чем толще роговые слои и глубже борозды, тем более выражен рост кости под ними. На поздних стадиях морфогенеза костного панциря глубокие борозды, напротив, могут становиться препятствием для разрастания пластинок.

По нашему мнению, своеобразная форма костных пластинок Testudinidae определяется особым строением их кожных покровов и, прежде всего, значительным (в сравнении с другими черепахами) утолщением рогового слоя. В онтогенезе межвидовые различия в толщине эпидермиса у исследованных сухопутных и водных черепах проявляются на стадиях, близких к вылуплению. В этот период у представителей первой группы роговые слои на наружной поверхности щитков в два-три раза толще, чем у второй, кроме того, они состоят из прочно сцепленных роговых чешуек, в то время как у пресноводных черепах легко сдвигаются. В постэмбриональный период толщина рогового слоя панциря Testudinidae как абсолютно, так и относительно возрастает в связи с его годичным приростом и отсутствием линьки.

В зависимости от степени выраженности организованных роговых структур у разных видов черепах они по-разному могут влиять на ход развития окостенений карапакса. В этой связи у черепах можно выделить два принципиально различающихся типа его морфогенеза. Первый тип можно считать генерализованным. Он характерен для пресноводных и морских черепах, которые обладают с относительно тонкими роговыми покровами, организованные структуры которых либо отсутствуют, либо развиты слабо, и вследствие этого не оказывают заметного влияния на динамику роста костных пластинок. У этих черепах пластинки карапакса разрастаются относительно равномерно во всех направлениях, что обуславливает единообразие одноименных элементов невральной и костальной серий, наличие сравнительно узких невральных пластинок, формирование широких, выходящих за рамки маргинальных щитков периферальных пластинок. Второй уклоняющийся тип характерен только для сухопутных черепах семейства Testudinidae, роговые структуры которых развиты в значительной степени и оказывают существенное влияние на рост костных элементов. В ре-

зультате пластинки карапакса разрастаются в дерме неравномерно, быстро расширяясь в зонах под роговыми бороздами и медленно вне этих зон. Это обуславливает разнокачественность элементов костальной и невральной серий (чередующиеся клиновидные костальные и восьми- и четырехугольные невральные пластинки), наличие широких невральных пластинок, ограничение роста периферальных пластинок плевро-маргинальными бороздами.

ПОИСК ОРГАНИЗАЦИОННОГО РАВНОВЕСИЯ КАК ДВИЖУЩИЙ ФАКТОР СТРУКТУРНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ

М.А. Шишкин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
sch-oks@mail.ru

Отображения эволюции на филогенетических схемах имеют в виду только последовательность связей между планами живой организации, но не касаются становления самих этих планов на основе их прямых предшественников. Между тем знание механизма этих трансформаций важно для понимания закономерностей структурных изменений в филогенетическом процессе. Будучи исторически быстротечными, эти переходные состояния сами по себе слабо фиксируются геологической летописью, но их косвенные следы могут быть доступны для анализа значительно шире. Важно оценить, насколько они отвечают нашим представлениям о сущности эволюционных преобразований. Поэтому следует начать с самих этих представлений и диктуемых ими ожиданий.

При селекционистском понимании эволюции отбор взрослых фенотипов предопределяет собою характер гамет, воспроизводящих следующие поколения. Но суть этого предопределения понимается принципиально по-разному. Обычно полагают, что взрослым новшества, поддержанным отбором, предшествует их детерминация в зиготе, т. е. что их терминальное возникновение есть на деле лишь видимость. Это подразумевает, что (а) элементарное эволюционное событие укладывается в один онтогенетический цикл, (б) вектор его осуществления совпадает с онтогенетическим («центральная догма» эволюционизма: Шишкин, 2010, 2016), (в) эволюционный процесс сводим к цепи гаметных изменений. Из этих представлений прямо не следует каких-либо филетических закономерностей, кроме нарастания частоты готового взрослого новшества в популяции.

При альтернативном (организмоцентрическом) взгляде на роль взрослого состояния оно само является определяющим звеном в эволюции всей организации. Организм рассматривается здесь как динамическая система, преобразуемая в онтогенезе в сторону ее конечного равновесия, т. е. взрослой нормы. Именно норма и создается отбором, который поддерживает ее устойчивость (эквивинальность) по отношению к индивидуальным различиям онтогенетических циклов. И, следовательно, причина эволюционного изменения – не вариации на уровне зигот, а нарушение конечного равновесия системы, т. е. утрата ею надежной регуляции развития к норме в критически изменившихся условиях среды.

В указанных условиях вместо устойчивой видовой нормы реализуется пространство ее абстракций. Это – начало вынужденного поиска системой

нового равновесия через стабилизацию наиболее жизнеспособного варианта (или вариантов) среди таких уклонений. Для последнего преимущественное выживание при смене поколений означает отбор на эффективность самовоспроизведения, иначе говоря, рост его устойчивости. Тем самым это уклонение стремится стать новым равновесным состоянием системы, т. е. отбор перестраивает последнюю в сторону нового целеполагания. Этот процесс прогрессирует в поколениях в направлении все более ранних стадий («замена внешних факторов внутренними»: Шмальгаузен, 1982; ср. Шишкин, 2008, 2012, 2016), т. е. его вектор противоположен онтогенетическому.

Сказанное описывает лишь начало перестройки равновесия, так как каждый шаг в стабилизации его новой модели изменяет пространство реагирования системы. Тем самым в ней создаются возможности новых вариаций, которые могут далее включаться отбором в эту же модель (а также служить основой для новых направлений радиации). Таким образом, формируемый новый план взрослой видовой организации все дальше уходит от исходного состояния перед тем, как достигает необходимой устойчивости.

Этот взгляд на эволюцию как на репарацию взрослого равновесия живой системы (Шишкин, 2015) предполагает ряд следствий, касающихся содержания филетического процесса на переходе между двумя нормами. 1) На фоне множественности аберраций прежней видовой нормы, при их общей неадекватности новым условиям и вариабельности самих этих условий, начальные поиски нового равновесия неизбежно должны иметь неупорядоченный и эксплозивный характер, представляя эфемерную радиацию из разнородных, но более или менее однонаправленных попыток структурных изменений. 2) Все начальные взрослые новшества, демонстрируемые такими линиями, должны быть малоустойчивы и мозаичны, отвечая в целом аберрациям утраченной нормы. 3) Быстрейшая стабилизация этих новшеств (определяющая их выборочное сохранение) должна означать появление пространства инадаптивных морфотипов, т. е. форм с крайне односторонними преобразованиями, обеспечивающими устойчивость лишь в узких интервалах новых условий. 4) Высоко вероятно та или иная степень сходства между признаками сформированной в итоге новой нормы и отдельными аберрациями прежней.

Переход к новому видовому равновесию лежит в основе аналогичных перестроек более крупного масштаба, т. е. касающихся групповой организации, где речь так же идет о сменах устойчивых структурных планов. Здесь следы переходной неравновесности состоят уже не в росте индивидуальной изменчивости, а в неполноте и вариабельности начальных попыток реализации новой групповой нормы. Это должно выражаться в разных комбинациях черт анцестральной и преемственной норм и в неоднородном порядке их замещения у представленных здесь подчиненных таксонов того или иного ранга. Стабилизация особенностей нового структурного плана по мере его становления будет выражаться в постепенном росте их диагностической значимости. В этом переходе к новому организационному равновесию должны ожидать и другие проявления неупорядоченности, затронутые выше – эксплозивное появление радиации базальных (и в большинстве недолговечных) «поисковых» линий с разными комбинациями изменений в направлении новой организации, а также большая скорость протекания и относительно односторонний характер всех начальных изменений.

Будучи более или менее протяженными во времени, перестройки групповой организации могут оставлять в геологической летописи намного более заметные следы, чем это возможно для видового уровня. Там, где они обнаруживаются, их характер действительно подтверждает перечисленные выше закономерности. Последние отражены с разной полнотой в ряде обобщений, из которых наиболее содержательной является концепция Дж. Симпсона (1948) о квантовом сдвиге организации при резкой смене адаптивной зоны. Оценивая такой сдвиг как переход к новому равновесию, Симпсон тем самым признавал его системный характер, – несмотря на свое следование неodarвинистской доктрине и не вполне ясное понимание причин множественного формообразования в начале такого перехода.

Среди частных обобщений этого же плана важным шагом стало обнаружение А. Хайеттом (Huatt, 1866) аномальной вариабельности внутри ряда групп на пороге их вымирания (истолкованной как проявление дегенерации при «расовом старении»). Было найдено, что возникающие здесь девиантные терминальные таксоны могут повторять собой патологические вариации у близких нормальных предшественников. По существу тем самым констатировалось, что начальные эволюционные отклонения от прежней организационной нормы реализуются в виде свойственных ей специфических аберраций (ср. выше). Вся эта ситуация на деле описывает первые шаги потенциального неравновесного перехода, оборвавшегося на своей начальной стадии (Simpson, 1953, ср. Шишкин, 2015).

К этой же категории эмпирических обобщений, но опирающихся на рецентный материал, относится закон архаического многообразия Ю.В. Мамкаева (1968), указывающий, что ранние этапы эволюции групп отличаются повышенной изменчивостью организации, при которой таксоны низших рангов могут показывать разные комбинации признаков, известных в норме как различия крупных систематических категорий. Этот вывод, как и в предыдущем случае, прямо отвечает ожиданиям, вытекающим из понимания эволюционного события как неравновесного перехода.

Одним из источников сведений о рассмотренных особенностях организационных перестроек является эволюция древних доминантных амфибий (Temnospondyli), отражающая их переход к исключительно водному обитанию на рубеже триаса и приведшая к формированию мезозойского плана строения во всех уцелевших группах. У некоторых из них встречены уникальные для триаса мозаичные следы палеозойской организационной модели, представленные либо в единичных ветвях базальных радиаций, либо (у недолговечных раннетриасовых групп) – среди значительного числа родов. Противоположная ситуация относится к стартовому (позднепермскому) этапу неравновесного перехода, когда на фоне палеозойского стандарта обнаруживаются лишь первые черты нового плана организации, причем их набор мог резко различаться у разных видов одного рода.

Все сказанное ведет к следующим выводам.

1. Особенности преобразований живой организации в интервале между двумя ее равновесными состояниями могут быть объяснены лишь в рамках организационноцентрических (системных) представлений о механизме ее эволюции.

2. Путь становления любого плана организации, насколько бы он ни казался однонаправленным и линейным, на деле представляет собой ряд по-

следовательных выборов из возникающих возможных альтернатив. С первого шага этого процесса его отдельные эпизоды сопровождаются радиациями других «поисковых» линий – обычно недолговечных, но направленных на реализацию того же конечного результата. Весь процесс выражает постепенное приближение организации к новому равновесию.

РОЛЬ ЭНДОКРИННЫХ ОСЕЙ В ЭВОЛЮЦИИ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ. ГИПОТЕЗЫ И ФАКТЫ

Ф.Н. Шкиль^{1,2}, С.В.Смирнов¹

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН

²Институт биологии развития РАН
fedorshkil@yandex.ru

В 1940 г. Р.Б. Гольдшмидт в работе «The maternal basis of evolution» предположил, что даже незначительные генетически детерминированные изменения в активности эндокринных осей могут приводить к серьезным эволюционным последствиям. Долгое время данная гипотеза подвергалась серьезной критике. В наши дни, в ходе стремительного развития подхода EvoDevo (особенно, экологической эволюционной биологии развития) стало появляться все больше и больше фактов, прямо или косвенно указывающих на участие изменений активности эндокринных осей в эволюционных преобразованиях, и состоятельность предположения Гольдшмидта. Однако отдельных исследований, посвященных систематизации разрозненных фактов и подтверждению/опровержению данной гипотезы, до настоящего момента не проводилось.

В связи с этим, в настоящем докладе на примере низших позвоночных нами предпринята попытка систематизировать имеющиеся данные и оценить эволюционный потенциал различных эндокринных осей.

ЭВОЛЮЦИЯ ОСТРАКОД ПОДРОДА *PALAEOSYTHERIDEA* (P.) MANDELSTAM В СРЕДНЕЙ ЮРЕ ЕВРОПЫ

Я.А. Шурупова¹, Е.М. Тесакова^{1,2}

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
shurupova.ya@yandex.ru

²Геологический институт РАН
ostracon@rambler.ru

Из средней юры Западной и Восточной Европы известно четыре вида морских остракод подрода *Palaeosytheridea* (P.) Mand., 1947, которые занимают последовательные стратиграфические интервалы: P. (P.) bakirovi Mand., 1947 в верхнем байосе Мангышлака и Украины; P. (P.) kalandadzei Tes., 2013 в верхнем байосе – нижнем бате Поволжья; P. (P.) carinilia (Sylv.-Brad., 1948) в бате – низах нижнего келловея Западной Европы и P. (P.) pavlovi (Lyub., 1955) в нижнем келловее Поволжья. Эта стратиграфическая последовательность может использоваться как остракодовая шкала для верхнего байоса – нижнего келловея Европы (Тесакова, 2014; Tesakova, 2014).

Первоначально филогения этих видов была предложена на основании их стратиграфического положения и анализа морфологии раковины (форма заднего конца) и продольных ребер (Тесакова, 2014). Однако филогенетические

связи между этими видами до сих пор изучены не были. Поэтому цель настоящего исследования – изучение строения замка взрослых представителей всех четырех видов и онтогенез замка у видов *kalandadzei* и *pavlovi*. Материалом послужили коллекции остракод из опорного разреза верхнего байоса – нижнего бата скважины Сокурской (г. Саратов) (Шурупова и др., 2016) и нижнего келловея разреза Бартоломеевка (Саратовская обл.) (Тесакова, Сельцер, 2013). Всего изучено 135 целых раковин и отдельных створок хорошей и удовлетворительной сохранности вида *kalandadzei* из зон Michalskii и Besnosovi (разрез Сокурский), как взрослых особей, так и ювенилов 4-7 стадий. Экземпляры вида *pavlovi* хорошей и удовлетворительной сохранности происходят из зоны Elatmae (разрез Бартоломеевка), общим числом 21, взрослые и ювенилы 6 и 7 стадий. Замки взрослых представителей видов *bakirovi* и *carinilia* известны по литературным данным. Об их онтогенезах сведений нет.

Изучение онтогенеза замка показало, что его развитие у видов *kalandadzei* и *pavlovi* идет по пути сокращения числа элементов переднего (А) и заднего (С) зубов и объединения мелких ямок срединного желобка в ямогруппы (В); зубная формула может быть записана, как А-В-С. Та же тенденция выявлена внутри всей филемы. Таким образом, виды *bakirovi* (6-10-7) и *kalandadzei* (6-11-8), обитавшие в одно и то же время, но имевшие разные зубные формулы, оказываются близкими сестринскими таксонами, произошедшими от единого (неизвестного пока) предка, но развивавшимися в разных акваториях. Вид *carinilia* (6-5+отдельные ямки-8), онтогенез которого изучить не удалось, по строению срединного элемента может оказаться, как потомком одного из них, так и представителем собственной ветви, имевшей родство с общим предком *bakirovi* и *kalandadzei*. У вида *pavlovi* замок различается у самок (4-11-8) и самцов (5-12-7). При этом прогрессивные и примитивные черты проявлены в нем мозаично. По строению переднего зуба, самки этого вида отстают дальше от *kalandadzei*, чем самцы, но имеют одинаковое с ним строение заднего зуба и срединного желобка. Задний зуб самцов сходен с таковым у *bakirovi*, но строение срединного желобка идентично 7 ювенильной стадии вида *kalandadzei*. По-видимому, *kalandadzei* является предком для *pavlovi*, но между ними существовала промежуточная форма, не сохранившаяся или не найденная пока в геологической летописи.

Т. о., в филеме P. (P.) *kalandadzei* → P. (P.) sp.nov. (unknow) → P. (P.) *pavlovi* ♀ (эволюционно более консервативные) → P. (P.) *pavlovi* ♂ (эволюционно более пластичные) эволюция замка идет по пути редукции переднего и заднего зубов (при этом размеры отдельных элементов обоих уменьшаются от периферии к центру) и увеличения числа ямогрупп у валика.

Замок *bakirovi* похож на замки *kalandadzei* и *pavlovi* по строению заднего зуба и валика, но имеет в них меньшее число отдельных деталей, и радикально отличается передним зубом, отдельные элементы которого уменьшаются от центра к периферии, а не наоборот. По-видимому, этот вид эволюционировал внутри другой филемы, так же как и *carinilia*, похожий на *kalandadzei* и *pavlovi* по строению боковых зубов, но сильно отличающийся от них и от *bakirovi* по строению валика.

Работа выполнена в рамках темы госзадания №№ 0135-2014-0070 (ГИН РАН) и АААА-А16-116033010096-8 (МГУ) и частично поддержана РФФИ, № 15-05-03149.

ЭВОЛЮЦИЯ ПЛАНА СТРОЕНИЯ ЧЛЕНИСТОНОГИХ – К НАСЕКОМЫМ И МНОГОНОЖКАМ ОТ ДИНОКАРИД

Д.Е. Щербаков

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

Фриц Мюллер (1864) предполагал, что насекомые возникли от предков, подобных зоа – личинке *Decapoda* с тремя парами челюстей и тремя парами ног. Насекомые и высшие раки похожи по числу сегментов тела, характеру тагмозиса, строению и развитию ротовых частей, конечностей, зрительной и нервной системы и многим другим признакам. Такое всестороннее сходство водных ракообразных и наземных гексапод можно объяснить только близким родством (Crampton, 1922; Sharov, 1966).

Syncairida (а среди них – палеозойские *Palaeocaridacea*) особенно близки к насекомым, а именно к прыгающим щетинохвосткам (*Archaeognatha* и вымершим *Monura*). Мощные брюшные мышцы раков и археогнат обеспечивают каридоидную реакцию бегства – экстренный гребок хвостовым веером или прыжок с помощью удара брюшка о субстрат. Вероятно, предки насекомых вышли на сушу через прибойную зону морского берега, и прыжок спасал их от волн (Чернышев, 1997). При этом органами дыхания у них стали трахеи, некоторые придатки редуцировались (плавательные конечности науплиуса – антеннулы и телоподиты мандибул), другие потеряли вторую ветвь (антенны и уropоды, т. е. церки), а глаза стали сидячими, что говорит о неотеническом происхождении насекомых.

У многих артропод тело разделено на три тагмы – голову, грудь и брюшко (при установлении их гомологии не следует принимать во внимание различие в числе сегментов). Брюшко членистоногих возникло как состоящий из нескольких сегментов орган локомоции – короткий мускулистый стебель, несущий хвостовой веер или мечевидный тельсон (Shcherbakov, 1996). У высших ракообразных оно выросло в размерах и обеспечивает каридоидную реакцию бегства. В развитие этой тенденции брюшная тагма насекомых увеличилась еще более за счет грудной. Пять задних сегментов рачьей груди гомеотически преобразились в брюшные с редукцией их конечностей (Tillyard, 1930) и вошли в состав брюшка насекомых, а экстренный гребок назад при выходе из воды превратился в мощный прыжок археогнат. Брюшко увеличилось потому, что прыжок в воздушной среде требует усиления мышц для преодоления силы тяжести (Shcherbakov, 2017), а в составе груди осталось именно три (ногочелюстных) сегмента оттого, что шестиногость оптимальна для бега и лазания (Ramdya et al., 2017).

Еще одна трансформация при переходе от раков к насекомым – перенос гонопод от основания к вершине брюшка и с мужского пола на женский (гамогетеротопия: Мейен, 1986) – привела к образованию яйцеклада для помещения яиц в полости субстрата. Превращение синкарид в археогнат происходило за счет гетерохроний и гетеротопий, причем вторые не оставляют следов в онтогенезе потомков.

Идею о происхождении многоножек от шестиногих предков высказал Эрнст Геккель (1866), и она находит подтверждение в генетике развития. У *Crustacea* и *Atelocerata* судьба сегмента определяется одной и те же систе-

мой гомеотических генов, изменения которой могут приводить или к недоразвитию ног на грудных сегментах и превращению их в брюшные (Serban, 1976), или наоборот, к восстановлению брюшных ног. Поэтому параллельное возникновение среди *Crustacea* и *Atelocerata* форм с вторично гомономным, многоногим туловищем гораздо более вероятно, чем конвергентное приобретение раками и насекомыми однотипной гетерономии (Averof, Akam, 1993). Сторонники примитивности многоножек сближают их с онихофорами, но у тех характер экспрессии гомеотических генов иной. Утрата гетерономии туловища происходит у скрытоживущих форм – им не нужны реакция бегства и мускулистое брюшко. Среди неполноустьных вторично гомономными стали многоножки, среди раков – обитающие в морских пещерах *Remipedia*. Энтогатные гексаподы представляют собой начальные ступени «мираиподизации» насекомых.

Многоножки – аналоги безногих змееобразных тетрапод. И те, и другие первично наземные, в связи с обитанием в подстилке и почве вторично приобрели почти гомономное туловище из метамеров более многочисленных, и имеют головной отдел более специализированный, чем у их гетерономных предков. Подобно многоножкам, у змей осевой скелет видоизменен за счет распространения на шейный и брюшной отделы области экспрессии генов, задающих развитие по типу груди (Cohn, Tickle, 1999). И безногость змей, и «все-ногость» многоножек – возврат (конечно, частичный) к исходному состоянию. Выводить насекомых от многоножек не более логично, чем считать змей предками ящериц.

Ракообразные могли возникнуть неотенически от подобных трилобитам форм с сенсорными антеннами и посторальной серией ногочелюстей за счет концентрации жевательной функции. Предшественники трилобитообразных – *Megacheira*, антенны (=хелицеры) которых сочетали сенсорную функцию с хватательной. Они возникли от *Dinocarida*, монстров до 2 метров длиной, лишенных челюстей, но с радиальным вооружением рта, хватательными (реже фильтрующими) клешнеусиками и посторальными конечностями-плавниками, за счет гомеотического переноса на последние пищедобывающей функции.

Работа поддержана РФФИ, грант № 16-04-01498.

КОНФЕРЕНЦИЯ

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии:
онтогенез и формирование биологического разнообразия
22–24 ноября 2017 г.

ТЕЗИСЫ

Отпечатано в ИТО Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
117667, Москва, Профсоюзная ул., 123

2017 г.
Тираж 100 экз.