РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ 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

СЕРИЯ КОНФЕРЕНЦИЙ И КОЛЛОКВИУМОВ

«МОРФОГЕНЕЗ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ» (КОНФЕРЕНЦИЯ №7)

ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ С МЕЖДУНАРОДНЫМ УЧАСТИЕМ

"БИОЛОГИЧЕСКИЙ МОРФОГЕНЕЗ: МЕХАНИЗМЫ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ, ВНУТРИ- И МЕЖУРОВНЕВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ В РАЗВИВАЮЩЕЙСЯ СИСТЕМЕ, ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ"

Конференция открывает цикл научных мероприятий, посвященных 110-летию выхода книги W. D’Arcy Thompson «On Growth and Form», 1917

Д’Арси Томпсон (1860 — 1948) заложил основы научного объяснения биологического морфогенеза — процесса за счёт которого происходит предразметка и формирование сложного трёхмерного организма. Он впервые анализировал и интерпретировал рост и формообразование живых существ, применяя математические и физические концепции, рассматривая роль физических сил в построении клеток и организмов, сравнивая биологический морфогенез с преобразованиями форм в неживой природе. Его работа стала основой для понимания морфологических трансформаций организмов не только в онтогенезе, но и в эволюции.

На конференции планируются анализ и обсуждение морфогенетических процессов с точки зрения данных эволюционной биологии развития, палеонтологии, филогенетики, "омиксных" исследований, а также концепций синергетики и самоорганизации.

24 — 27 ноября 2026г.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ

Москва, 2024

ОРГКОМИТЕТ

Председатель — С.В. Рожнов, академик РАН, ПИН РАН

Заместитель председателя — Ю.А. Краус, д.б.н., МГУ, ИБР РАН

Секретарь — Г.А. Анекеева, к.б.н., ПИН РАН

Члены организационного комитета

А.В. Адрианов, академик РАН, ОБН РАН

А.В. Васильев, член-корр. РАН, ИБР РАН

И.Ю. Долматов, член-корр. РАН, ННЦМБ ДВО РАН

А.В. Лопатин, академик РАН, ПИН РАН

В.В. Малахов, академик РАН, МГУ

В.В. Рожнов, академик РАН, ИПЭЭ РАН

А.Ю. Розанов, академик РАН, ПИН РАН

В.В. Алешин, д.б.н., НИИ физико-химической биологии, МГУ

В.В. Исаева, д.б.н., ИПЭЭ РАН, ННЦМБ ДВО РАН

А.Н. Островский, д.б.н., СПбГУ

С.В. Смирнов, д.б.н., ИПЭЭ РАН

М.А. Шишкин, д.б.н., ПИН РАН

Г.В. Миранцев, к.б.н., ПИН РАН

А.А. Крутых, ПИН РАН

Г.С. Ткачева, ПИН РАН

Формат конференции: на конференции будут представлены устные и стендовые доклады. Продолжительность секционных устных докладов 20 минут (15 минут + 5 минут на вопросы и обсуждение). Продолжительность пленарных докладов 30 минут (25 минут + 5 минут на вопросы и обсуждение). Стендовая сессия будет работать в течение всей конференции.

Следить за онлайн-трансляцией докладов можно будет на официальном RuTube-канале ПИН РАН

Место проведения: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (г. Москва, ул Профсоюзная, д. 123; ближайшие станции метро — Коньково и Теплый Стан).

Вход свободный, регистрация для слушателей не требуется.

МОРФОГЕНЕЗ ЭХИНОЭНКРИНИТИД (ECHINODERMATA, RHOMBIFERA): ВОЗМОЖНОСТИ И ОГРАНИЧЕНИЯ

Анекеева Г.А.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: anekeeva@paleo.ru

Эхиноэнкринитиды — семейство ромбиферных бластозойных иглокожих, распространенное в ордовикских и силурийских отложениях северной Европы (Балтоскандии и Британии). Морфология его представителей в целом характеризуется асимметричной текой многоугольных, округло-многоугольных или овальных очертаний с вытянутой приротовой частью и хорошо выраженной областью перипрокта (зачастую также заметно выступающей над поверхностью теки). Тека сложена четырьмя рядами крупных, обычно несущих выраженную скульптуру табличек (базальные, два ряда латеральных и радиальные) с небольшим числом поровых ромбов и менее крупными табличками ротового поля. Стебель гетероморфный, с широкой и гибкой проксимальной частью, лишен каких-либо прикрепительных образований.

Наиболее массовый и доступный для изучения материал хорошей сохранности по эхиноэнкринитидам представлен остатками видов двух близких родов — *Echinoencrinites* Meyer, 1826 и *Gonocrinites* Eichwald, 1840 из отложений российской части Балтийского палеобассейна. На этом материале можно проследить значительную вариабельность признаков, которая ранее приводила к различному пониманию видового состава родов разными исследователями.

Наиболее частые проявления индивидуальной изменчивости у *Echinoencrinites* и *Gonocrinites* представлены: частичным или полным развитием на определенных участках теки дополнительных поровых ромбов (прослеживается корреляция с размерами экземпляров, что согласуется с респираторной функцией пор), редукцией или недоразвитием брахиол в одном (чаще всего С) или нескольких радиусах (тенденция редукции числа брахиол прослеживается как в целом среди гемикосмитидных ромбифер, так и в пределах семейства, вплоть до единственной брахиолы у позднеордовикского рода *Fusicystis* Terentiev, 2008), различными вариантами положения перипрокта относительно окружающих его табличек теки и различными вариантами развития скульптуры. В рамках этой изменчивости в пределах одного вида могут проявляться отдельные признаки, характерные для других видов и даже других родов эхиноэнкринитид, что дает возможность реконструировать особенности морфогенетических процессов в пределах этой группы вымерших иглокожих.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского Научного Фонда 25-27-00223 «Бластозойные иглокожие ордовика Балтийского палеобассейна и их палеоэкологические связи», https://rscf.ru/project/25-27-00223/

ПАРАДОКСАЛЬНЫЙ ЭФФЕКТ МОДУЛЯЦИИ WNT КАСКАДА В ДРОБЛЕНИИ И ЛИЧИНОЧНОМ РАЗВИТИИ ПРЕСНОВОДНОЙ ГАСТРОПОДЫ *LYMNAEA STAGNALIS*

Апарина М.С.[1,2]*, Богомолов А.И. [1], Ивашкин Е.Г. [2], Воронежская Е.Е. [1]

[1]Институт биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН;

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

**e-mail: aparina.margarita@gmail.com*

Каноническая ветвь (Wnt/β-catenin) Wnt сигнального каскада участвует в регуляции ключевых процессов эмбрионального развития, контролирует клеточную судьбу и формирование осей тела. Показано, что модуляция Wnt-сигнального каскада в раннем развитии трохофорных животных приводит к нарушению первичного плана строения, структуры нервной системы, мальформациям раковины и других частей тела. Однако большинство экспериментов проводилось на морских представителях аннелид и моллюсков. При этом воздействие

проводилось преимущественно короткое время, захватывающее только критические стадии развития конкретных экспериментальных животных. В нашей работе исследовано действие модуляторов Wnt/β-catenin сигнального каскада на развитие эмбрионов пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda). Эмбрионы подвергали кратковременному или непрерывному (долговременному) воздействию фармакологических активаторов Wnt/β-catenin-сигналинга (LiCl, азакенпауллон-1, AMBMP) и ингибитора (iCRT14), начиная со стадий дробления, бластулы или ранней трохофоры. Оценивали выживаемость, темпы развития, локомоторную активность и морфологические нарушения.

Последствия воздействия зависели от стадии начала и продолжительности инкубации. На стадиях дробления как активация, так и ингибирование каскада вызывали схожие нарушения гаструляции с формированием экзогаструл. При кратковременном воздействии на стадиях бластулы и трохофоры такие нарушения не наблюдались вплоть до постметаморфных стадий развития.

Непрерывное (долговременное) воздействие как активатора, так и ингибитора приводило к замедлению и рассинхронизации развития, однако дальнейшие последствия различались. Ингибирование сопровождалось временным повышением локомоторной активности с последующим её снижением и гибелью части зародышей; выжившие особи достигали ювенильной стадии без заметных внешних мальформаций. При активации выраженные морфологические нарушения проявлялись в период метаморфоза, затрагивали раковину, голову и ногу и препятствовали завершению личиночного развития.

Таким образом, на стадиях дробления эмбрионы *L. stagnalis* чувствительны к кратковременному изменению активности Wnt/β-catenin каскада. На стадиях гаструлы, трохофоры и метаморфоза только долговременное нарушение баланса активности каскада приводит к необратимым морфологическим нарушениям. Это указывает на отличие в функционировании Wnt-сигналинга у пресноводных гастропод от других исследованных в этом отношении представителей моллюсков и аннелид.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 25-24-01194.

ОСОБЕННОСТИ ПОЧКОСЛОЖЕНИЯ ЛИСТА *PACHYPTERIS* BRONGN. В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ГИНКГООПСИД

Баженова Н.В.*, Баженов А.В.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

**e-mail: gordynat@mail.ru*

На материале из среднеюрского местонахождения Михайловский Рудник (Курская область), Россия, получены первые данные об особенностях почкосложения и развитии листа *Pachypteris* Brongn. (Ginkgoopsida), характеризующегося простоперистыми либо дважды перистыми вайеподобными черешчатыми листьями.

Установлено, что в почкосложении сегменты листа *Pachypteris* не закручивались на адаксиальную сторону, а формировали структуру, сходную с почкой побега с очередным листорасположением: более развитые нижние сегменты прикрывали последующие, а также апикальную точку роста. Следовательно, ассимилирующие органы *Pachypteris* демонстрируют признаки филлокладия и принципиально отличаются от ассимилирующих органов цикадовых, беннеттитовых, а также палеозойских каллистофитовых и медуллозовых, у которых развитие сходно с развитием вайи папоротника.

Возникает существенная проблема: на ископаемом материале сложно отличить обычную вайю от филлокладия. Так, мезозойский *Pachypteris* сходен по морфологии с раннепермскими каллиптероидными листьями, относимыми к пельтаспермовым, но пока не установлено, является ли данное сходство гомологией. Вместе с тем, понимание данного вопроса является существенным для систематики и эволюции растений, помещаемых в Ginkgoopsida, поскольку наличие в пределах одного класса ассимилирующих органов с принципиально различающимися типами строения исключено. В частности, в таком случае

возникают серьезные противоречия в концепции С.В. Мейена, помещавшего в данный класс каллистофитовых (Мейен,1986).

В отличие от *Pachypteris*, палеозойские филлокладии *Permophyllocladus* Karasev et Krassilov, сближаемые с пельтаспермовыми (Ginkgoopsida), сохранили предковое спиральное расположение редуцированных листьев (также характерное для хвойных; Карасев, Красилов, 2007). Предстоит выяснить, является ли данное морфологическое сходство исключительно конвергентным или указывает на непосредственное родство этих двух групп.

ЖАБЕРНЫЕ ДУГИ И ПАРНЫЕ КОНЕЧНОСТИ ЧЕЛЮСТНОРОТЫХ: СОВРЕМЕННЫЙ ВЗГЛЯД НА ГИПОТЕЗУ ГЕГЕНБАУРА

Байрамов А.В.[1,2]*, Ермакова Г.В.[1], Зарайский А.Г.[1,2]

[1]Институт биоорганической химии им. М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова РАН

[2]Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

**e-mail:andrbayr@gmail.com*

Происхождение парных конечностей остается одной из ключевых проблем эволюционной биологии развития. Согласно классической гипотезе К. Гегенбаура, парные плавники могли возникнуть путем преобразования одной из задних жаберных дуг. Долгое время эта гипотеза считалась маловероятной из-за отсутствия убедительных палеонтологических свидетельств и различий в эмбриональном происхождении жаберного аппарата (из нервного гребня) и конечностей (из мезодермы). Однако современные исследования позволяют рассматривать эту проблему на новом уровне — через сравнение древних регуляторных программ, лежащих в основе развития этих структур.

Молекулярные и эмбриологические данные свидетельствуют о глубокой общности жаберного аппарата и парных конечностей. В обеих системах функционируют сходные сигнальные пути (Shh, Fgf, Wnt, BMP) и консервативные транскрипционные факторы (Dlx, Hand, Tbx, Shox). Сходство проявляется и в организации сигнальных центров: жаберный эпителиальный гребень (GAER) и апикальный эктодермальный гребень (AER) конечности используют общий Shh—Fgf-регуляторный модуль. Эти данные указывают на древнее происхождение общих регуляторных модулей и их последующую кооптацию в различных морфогенетических контекстах.

Дополнительные аргументы связаны с клеточным происхождением. Задние жаберные дуги имеют смешанное происхождение с участием клеток нервного гребня и мезодермы, а трансплантационные эксперименты показывают, что клетки различных эмбриональных источников сохраняют способность реализовывать сходные программы скелетогенеза в зависимости от окружающих сигналов. Это соответствует концепции общей клеточной компетенции, согласно которой сходство структур может определяться не только происхождением клеток, но и сохранением их способности отвечать на сходные морфогенетические сигналы.

Наши исследования генов *chordin-like1, shox* и *hand* у базальных челюстноротых иллюстрируют эту концепцию на генетическом уровне. Анализ филогении, геномной синтении и паттернов экспрессии этих генов показывает, что их регуляторные компоненты сохраняются как в развитии жаберного аппарата, так и парных конечностей. Эти данные демонстрируют, что общие генетические программы могли использоваться при формировании морфологически различных структур.

Современные палеонтологические исследования также указывают на связь эволюции заднего жаберного аппарата и плечевого пояса у ранних челюстноротых. Однако имеющиеся данные не подтверждают прямого превращения жаберной дуги в плавник. Более вероятной представляется модель постепенной перестройки переходной области между головой и туловищем, сопровождавшейся перераспределением клеточных популяций и кооптацией древних программ развития.

Таким образом, новые данные не подтверждают гипотезу Гегенбаура в ее первоначальной форме, но возвращают ее центральную идею в современный эволюционно-

биологический контекст. Происхождение парных конечностей, вероятно, связано не с прямой трансформацией жаберной дуги, а с постепенной интеграцией древних регуляторных сетей и клеточных программ. Изучение генов *chordin-like1*, *shox* и *hand* у представителей разных филогенетических линий позволяет выявлять конкретные генетические механизмы, связывающие развитие жаберного аппарата и парных придатков, и тем самым экспериментально исследовать эволюционную модель их общего происхождения.

Исследование выполнено при поддержке РНФ (гранты № 23-74-30005 и № 26-14-00038).

(НЕ?)ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ НЕМАТОД: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕЙРОАНАТОМИИ РАЗНЫХ СТАДИЙ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ALLOIONEMA APPENDICULATUM.

Белолюбская К.И.[1]*, Иванова Е.С.[1], Апарина М.С.[1,2], Мазакина В.В.[1], Тетерина А.А.[1,3], Спиридонов С.Э.[1], Ефейкин Б.Д.[1], Ивашкин Е.Г.[1]

[1]Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

[2]Институт биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН

[3]Институт экологии и эволюции, Университет Орегона, США

**e-mail: 5beloks@gmail.com*

Круглые черви — одна из самых космополитичных групп организмов, освоившая почвенные, пресноводные и морские биотопы, внутреннюю среду растений и животных; кроме того, отдельные виды нематод способны кардинально менять поведение и место обитания в пределах одного жизненного цикла.

Особенно интересна клада Chromadorea, обладающая одновременно огромным разнообразием экологических стратегий и клеточным консерватизмом нервной системы (около 300 нейронов). Наиболее изученная нервная система принадлежит модельному виду - почвенному сапротрофу Caenorhabditis elegans. Несмотря на пока фрагментарную изученность немодельных видов, уже ясно, что Chromadorea обладают разнообразными механизмами реализации сложного поведения в рамках малого числа нейронов; поиск таких механизмов составляет большой простор для дальнейших работ.

Наше исследование направлено на выявление перестроек нервной системы нематод при смене образа жизни в онтогенезе. Объект исследования — Alloionema appendiculatum — нематода, демонстрирующая гетерогенный жизненный цикл с чередованием сапротрофного почвенного (Klein-форма) и паразитического (Gross-форма) поколений. Последнее включает свободноживущую инвазионную личинку, паразитическую личиночную стадию (L4) в мышце ноги испанского слизня Arion vulgaris и последующую половозрелую форму.

Исследование нервной системы A. appendiculatum проведено методом HCR in situ гибридизации с визуализацией паннейронального маркера (синаптотагмин, snt-1) и маркера глутаматергических нейронов (везикулярный транспортер глутамата, vglut) в сочетании с ядерным окрашиванием (DAPI).

Мы реконструировали нервную систему A. appendiculatum у разных стадий и полов на уровне отдельных нейронов. На сегодняшний день подобный уровень детализации достигнут лишь для единичных видов, поэтому наша работа и проведенное сравнение с литературными данными по другим видам, включая C. elegans, вносят весомый вклад в понимание нейроанатомии нематод. Так, было выявлено, что в пределах каждого пола общее число и расположение нейронов у A. appendiculatum остаются неизменными на протяжении всего жизненного цикла, тогда как межполовые различия касаются строения хвостового отдела. Различия между стадиями выявлены на уровне экспрессии генов: крайне низкий уровень общей экспрессии у инвазионной личинки и подавление экспрессии паннейронального маркера в брюшной нервной цепочке у Klein-форм. Таким образом, смена экологических

стратегий у A. appendiculatum обеспечивается регуляцией экспрессии генов при сохранении консерватизма клеточного строения.

Изобретая вновь и вновь: альтернативные формы органов защитной секреции в разных группах мшанок (Тип Bryozoa)

Богданов Е.А.*, Вишняков А.Э., Котенко О.Н., Островский А.Н.
Санкт-Петербургский государственный университет
**e-mail:odfael@gmail.com*

Существование седентарных организмов неразрывно связано с конкуренцией за ресурсы. Одним из ключевых лимитирующих факторов для бентосных форм является свободное пространство для роста. В борьбе за этот ресурс прикрепленные организмы вырабатывают различные адаптации: вступают во взаимное обрастание, формируют защитные структуры, производят биоактивные метаболиты или переходят к эфемерному существованию.

Как один из наиболее распространенных представителей бентосной фауны, мшанки (тип Bryozoa) часто конкурируют за пространство и также приобретают перечисленные адаптации. Если видоизменению скелетных структур и формированию гетерозооидов посвящено множество работ, то адаптации, включающие секрецию защитных метаболитов, начинают изучаться лишь сейчас. И хотя органы, способные синтезировать биоактивные метаболиты, описываются в литературе давно, механизмы их действия до сих пор остаются неясными.

Проведенные нами исследования и мета-анализ данных показывают, что у мшанок функцию секреции защитных метаболитов могут выполнять независимо возникающие в крупных группах разные органы. Среди них — вестибулярные железы, различные типы бактериальных тел и другие уникальные для небольших таксонов органы, обладающие явной секреторной активностью. Примечательно, что у бугулойдных и продвинутых аскофорных мшанок такие органы могли возникнуть единожды у предка группы и впоследствии диверсифицировать в современное разнообразие.

Так, у разных бугулоидей описываются типичные по структуре бактерие-содержащие органы. Они встречаются у подавляющего большинства представителей группы и, согласно работам на модельных объектах, отвечают за инкубацию симбионтов — источника защитных метаболитов. Присутствие симбионтов также показано в некоторых личинках этих видов, что способствует их защите от хищников.

У продвинутых аскофор секрецию защитных веществ могут осуществлять мешковидные впячивания, ассоциированные с диафрагмой вестибулюмов зооидов. Эти органы также распространены у подавляющего большинства аскофор и, что примечательно, не несут заметных различий в структуре.

Помимо широко распространенных секреторных органов, встречаются и уникальные структуры, возникающие только у отдельных таксонов. Среди них — нетипичные по структуре и расположению железы, секреторные гетерозооиды, а также независимо возникающие бактерие-содержащие органы.

Таким образом, эволюция мшанок включает не только преобразования скелетных структур, но и многократное возникновение органов защитной секреции. Выявление принципов работы таких структур требует множества исследований, уникальных для каждого случая их возникновения. Однако достижения в этом направлении могут выявить новые закономерности в истории формирования всего типа Bryozoa, а также ранее неизвестные роли мшанок в разных экосистемах.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 23-14-00351-П.

ЭМБРИОГЕНЕЗ МОЛЛЮСКА *LYMNAEA STAGNALIS*: РАСКРЫВАЕМ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТАЙНЫ ОДНОГО ИЗ САМЫХ ИЗУЧЕННЫХ ОБЪЕКТОВ БИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ

Богомолов А.И.[1,2]*, Воронежская Е.Е.[1], Краус Ю.А.[1,2]

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

[2]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail:bogomolov.anton2000@gmail.com*

Пресноводный моллюск *Lymnaea stagnalis* является классическим модельным объектом биологии развития. Несмотря на длительную историю его изучения, клеточные механизмы ключевых морфогенезов, обеспечивающих формирование первичного плана строения (гаструляцию), остаются мало исследованными. В своей работе мы охарактеризовали клеточные основы морфогенезов на последовательных стадиях развитии этого вида, используя методы световой, электронной и конфокальной микроскопии.

На стадии 24 бластомеров мы проследили динамику изменения формы 3D бластомера — осевого организатора, определяющего дорсо-вентральную полярность эмбриона. Выявили пространственно-временную динамику активации MAPK-каскада, связанную с дифференцировкой 3D и формированием первичной мезодермы. Обнаруженная колокализация дифосфорилированной ERK1/2 и фосфорилированного гистона H3 в бластомерах указывает на возможную связь активности MAPK с регуляцией клеточного цикла.

Впервые для представителей Spiralia мы описали ритмические пульсации эмбриона, сопровождающиеся изменениями объёма бластоцеля и формы клеток. Мы предполагаем, что эти процессы могут участвовать в биомеханической регуляции морфогенеза. Кроме того, на всех исследованных стадиях раннего развития мы выявили множественные филоподии, проходящие через бластоцель и соединяющие бластомеры, в том числе клетки анимального и вегетативного полюсов. Мы предполагем, что такие контакты могут обеспечивать как передачу сигналов на большие расстояния, так и механические взаимодействия между клетками эмбриона.

Согласно нашим данным, гаструляция *L. stagnalis* представляет собой трёхфазный процесс. Первая фаза начинается уже на стадии 25 клеток с формирования мезентобласта 4d и последующей интернализации клеток первичной мезодермы. Во второй фазе происходит образование вегетативной пластинки из клеток презумптивной энтодермы, которые приобретают колбовидную форму, а затем инвагинируют, формируя архентерон. Третья фаза включает преобразование формы бластопора и его последовательное замыкание в дорсо-вентральном направлении по механизму «застёжки-молнии».

Полученные результаты раскрывают взаимосвязь клеточных движений, сигнальных каскадов и биомеханических процессов при формировании плана строения *L. stagnalis*. Выявленные особенности морфогенеза создают основу для сравнительных исследований эволюции гаструляции у моллюсков, как относящихся к разным таксономическим группам гастропод, так и обитающих в разных экологических условиях. Наше исследование приближает *L. stagnalis* к статусу модельного объекта в области Eco-Evo-Devo.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-14-00375-П.

ЦЕЛОМ, ГЕМОЦЕЛЬ И ЭВОЛЮЦИЯ ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫХ ОРГАНОВ ТРЁХСЛОЙНЫХ BILATERIA

Богомолова Е.В.*, Малахов В.В.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail: k-bogomol@yandex.ru*

Данные сравнительной анатомии, эволюционной биологии развития и молекулярной филогенетики свидетельствуют, что предками трёхслойных Bilateria были цикломерные двуслойные организмы. Центральная область их целентерона дала начало сквозному кишечни-

ку, а боковые карманы целентерона — целому трёхслойных Bilateria. Общий трёхслойный предок уже обладал метамерными целомическими мешками и целомодуктами — ресничными воронками, изначально они служили гонодуктами. Такой эволюционный сценарий позволяет по-новому представить эволюцию экскреторных систем.

Исходным для трёхслойных животных вариантом была экскреторная система метанефридиального типа, которая включает участки ультрафильтрации и собственно метанефридии. Внутренняя среда трёхслойных билатерий разграничена целомическим эпителием на гемоцель и целом. Первичная моча образуется за счёт ультрафильтрации из гемоцеля в целом в тех участках, где целотелий представлен подоцитами. Метанефридии — это целомодукты, которые стали служить для модификации и выведения мочи. Метамерные целомодукты у трёхслойных билатерий могут быть дифференцированы на нефридии и гонодукты или сочетать обе функции.

Личинки трёхслойных Bilateria исходно имели компактный вариант метанефридиальной системы. У Spiralia миниатюризация личинок и их экскреторных целомов привела к преобразованию метанефридиальной системы в протонефридиальную. Отростки терминальных клеток ограничивают крошечные целомические полости, своего рода «брызги целома». Ультрафильтрация осуществляется в промежутках между отростками терминальных клеток через базальную пластинку и щелевые диафрагмы. Таким образом, отростки терминальных клеток выполняют ту же функцию, что и ножки подоцитов на границе гемоцеля и целома.

Независимо в разных эволюционных линиях билатерий целом редуцировался, что каждый раз сопровождалось преобразованием экскреторной системы.

Первый путь, ведущий к редукции целома — прогенез. Прогенетические билатерии (коловратки, турбеллярии, гастротрихи, архианнелиды) сохраняют ларвальные черты, включая протонефридии. В некоторых прогенетических группах появились макроскопические представители, они «унаследовали» протонефридиальную систему, строение которой вторично усложнилось.

Вторая причина редукции целома — конфликт между его гидроскелетной функцией и гипертрофированной мускулатурой. У гипермиарных животных (немертин и челюстных пиявок) целом преобразован в «гемоцеломические» сосуды и принял функции циркуляторной системы. В целомической жидкости появились компоненты, характерные для крови, поэтому выделение с помощью открытых целомодуктов-метанефидиев стало невозможным. У пиявок канал метанефридия замкнут на проксимальном конце и преобладает секреционный механизм образования мочи. У немертин сформировалась протонефридиальная система.

Третья предпосылка редукции целома — появление экзоскелета и утрата целомом гидроскелетной функции. Рудименты целома продолжают выполнять выделительную и половую функции. У моллюсков экскреторный целом — это перикард, связанный с метанефридиями (почками). У панартропод целомические мешочки служат ультрафильтрационными саккулусами коксальных органов. Среди Cephalorhyncha миниатюрные киноринхи имеют протонефридии, а у приапулид целом преобразован в урогенитальные органы, частью которых являются протонефридиальные деревья. У нематод, тихоходок и сухопутных членистоногих ультрафильтрационные нефридии заменены вновь возникшими секреционными экскреторными органами (ренетта, мальпигиевы сосуды, мальпигиевы железы).

ОТ ВИКАРИАНСА К РАФТИНГУ: ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ КАК ПРЕАДАПТАЦИЯ К ТРАНСОКЕАНИЧЕСКОМУ РАССЕЛЕНИЮ ПРЕСНОВОДНЫХ РЫБ

Борисов В.Б.*, Смирнов С.В.

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

**e-mail: v.borisov.sev@gmail.com*

Распространение родственных пресноводных рыб на разделенных океанами континентах остается нерешенной проблемой эволюционной биогеографии. Ярким примером яв-

ляются киллифиш (Cyprinodontiformes; Aplocheiloidei), населяющие водоёмы Южной Америки, Африки и Индостана. Классическая гипотеза гондванского викарианса предполагает, что их современный ареал — прямой итог мезозойского распада суперконтинента. Альтернативная точка зрения (рафтинг) допускает возможность межконтинентального дрейфа с океаническими течениями. Новейшие молекулярно-генетические исследования оценивают время существования последнего общего предка всех килли примерно в 72 млн лет назад в позднем меловом периоде, когда океанические межконтинентальные барьеры уже давно существовали. В среднем эоцене, около 42 млн лет назад, произошла дивергенция азиатской (*Aplocheilus*) и малагасийско-сейшельской (*Pachypanchax*) групп килли, уже разделенных значительными пространствами Индийского океана. Данные датировки не поддерживают сценарий викарианса Гондваны и являются аргументом в пользу гипотезы рафтинга.

Моделью настоящего исследования стал индийский вид *Aplocheilus lineatus* (Aplocheilidae), имеющий предположительно анцестральные толерантность к солености среды и паттерны онтогенеза. Нормальный эмбриогенез *A. lineatus* в пресной воде протекает без диапауз за 12—14 суток, однако у небольшой части особей наблюдаются задержки выклева до 30 суток. Инкубация икры в воде океанической солености (34.5‰) изменяла динамику выклева с задержкой до 50—65 суток у большинства особей. При выклеве данные особи, несмотря на больший средний возраст, демонстрировали в среднем менее продвинутое морфологическое состояние скелета по сравнению с контролем. Было установлено, что «сокращение» морфогенеза способствует перенаправлению запасов питательных веществ желтка преимущественно на поддержание жизнедеятельности при пролонгации эмбрионального периода. Изучение реакции на опреснение показало, что около 70% эмбрионов, находившихся в состоянии задержки выклева, выходили из оболочек в течение четырех суток после начала постепенного снижения солености воды.

Онтогенез современных *Aplocheilus* и, вероятно, базальных предков киллифиш характеризуется высокой пластичностью, адаптивной к условиям морской среды. Снабженная клейкими филаментами и откладываемая на растения икра неизбежно попадала на скопления макрофитов, смываемых в океан. Благодаря кайнозойским течениям находящиеся в состоянии индуцированной задержки выклева эмбрионы могли успешно перемещаться на значительные расстояния, а падение солености воды вблизи островов и эстуариев рек служило мощным триггером синхронного выхода личинок. Подобный гипотетический сценарий расширяет представления об эволюции пресноводных фаун. Если расселение древних двоякодышащих рыб (Dipnoi) — это классический викарианс, то ситуация с цихлидами (Cichlidae) демонстрирует глубокое сходство с киллифиш. В обоих случаях эмбрионы базальных форм легко переносят морскую воду, что делает сравнительное изучение их онтогенеза крайне перспективным для решения глобальных вопросов исторической биогеографии.

ЛИНИИ ХАРРИСА В КОСТЯХ КОНЕЧНОСТЕЙ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ МИКРОЗАВРОВ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Буланов В.В.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: bulanov@paleo.ru

Линии Харриса (Harris lines, HLs), ранее фиксировавшиеся на основе данных радиологии только в элементах скелета современных и ископаемых млекопитающих (преимущественно человека), были обнаружены при КТ-исследовании в плечевых и бедренных костях формально не описанного представителя лепоспондильных амфибий отряда Microsauria из терминально-пермского местонахождения Вязники-2 (Владимирская обл.). Они представляют собой сплошные (не перфорированные) перегородки, ориентированные поперек основного направления роста костей и параллельные фронту их эпифизарной оссификации.

HLs формируются только на этапе взросления (активного роста) индивидов; их появление у человека связано с различными стрессовыми состояниями, как внешними, так и внутренними — эндокринным дисбалансом, хроническими воспалительными процессами, трав-

матическими взаимодействиями, голодом (недоеданием), вредными привычками, глубокими психическими расстройствами, токсикозом (в т.ч. медикаментозным) и мн. др., следствием которых является общая физиологическая дисфункция, приводящая к нарушению нормативного остеогенеза. Помимо перечисленного, появление HLs, предположительно, может быть обусловлено и естественными причинами, такими как сальтационная природа роста человека, при которой периоды активного остеогенеза сменяются относительно слабой ростовой активностью. Вне зависимости от этиологии, остановка или замедление роста с последующим его возобновлением являются обязательным условием формирования HLs. Морфологическая неспецифичность HLs не позволяет устанавливать причины их возникновения в случае отсутствия клинического наблюдения, однако метод подсчета и распределения HLs широко используется в антропологии для оценки общих стрессовых "нагрузок" на отдельно взятые популяции Homo.

Обнаружение HLs у анамний (палеозойских земноводных) указывает на универсальность механизмов формирования этих структур у позвоночных. Регулярность расположения перегородок в костях микрозавров из Вязников-2 позволяет предполагать, что внутри ориктопопуляции их появление обусловлено не случайными стрессовыми состояниями (травмы, инфекции и т.п.), а закономерными (повторяющимися) изменениями внешней среды. Последнее подтверждается почти исключительно попарной группировкой HLs в костях выборки, поскольку аналогичным образом распределены линии остановки роста (LAGs) в срезах костей современных Anura, имеющих продолжительные фазы гибернации и аэстивации в течение года по причине обитания в аридных и семиаридных областях с контрастно выраженной сезонностью (высоким градиентом температур и влажности). Гистологическое изучение костей вязниковских микрозавров в поперечных срезах, однако, фиксирует отсутствие в них LAGs как таковых, хотя этапность роста индивидов однозначно проявляется в чередовании зон динамичного и пассивного остеогенеза (annuli). Последнее подтверждает мнение, что формирование HLs у позвоночных может быть обусловлено не только полной остановкой роста, но и выраженным его замедлением, которое у пойкилотермных тетрапод, обитающих в определенных физико-географических обстановках, может стимулироваться резкими сезонными флуктуациями.

Таким образом, анализ распределения HLs может рассматриваться в качестве одного из недеструктивных методов определения индивидуального возраста не-гомойотермных тетрапод, а в ряде случаев служить и «биологическим» инструментом верификации реконструкций палеообстановок, опирающихся на литологические и геохимические данные.

МОРФОГЕНЕЗ ЗАРОДЫША В ЭВОЛЮЦИИ ПОКОЯЩИХСЯ СЕМЯН

Бутузова О. Г.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

e-mail: OButuzova@binran.ru

Морфогенез зародыша, продолжающийся после опадения семени, явился ключевым фактором в установлении покоя у семенных растений. Недоразвитие зародыша в зрелом семени определено как морфологический покой. Это явление рассматривается как наиболее вероятное исходное состояние в эволюции, поскольку широко распространено у представителей архаичных таксонов современных растений и ранних покрытосеменных. В более продвинутых группах семенных морфологический покой часто сочетается с физиологическим, обусловленным низкой физиологической активностью зародыша. Адаптивный характер морфофизиологического покоя к изменчивым условиям среды дает основание некоторым исследователям считать этот тип анцестральным состоянием семени. В любом случае разнообразие морфогенеза зародыша после диссеминации у представителей разных таксонов предполагает сложную эволюционную историю становления покоя, в которой можно выделить несколько основных тенденций.

Закрепление состояния покоя на генетическом уровне. Исходная точка становления покоя у голосеменных — это не жестко закрепленный признак, а скорее поведенческая реак-

ция на условия среды. Опавшие семена гинкго содержат зародыши на всех стадиях развития от оплодотворенной яйцеклетки до полностью развитого зародыша.

Возникновение физиологического покоя вследствие похолодания и дальнейшей стабилизации климата, по-видимому, стало решающим в закреплении состояния покоя на молекулярно-генетическом уровне. При этом у многих представителей базальных клад сохраняется некоторая степень пластичности этого признака, проявляющаяся в гетерогенности семян по глубине покоя и степени дифференциации зародыша.

Можно также предположить, что физиологический покой, возникнув вместе или сразу вслед за морфологическим, был вначале приурочен к процессу доразвития зародыша, а затем постепенно сдвигался по времени в сторону прорастания. Морфологический покой приобретал в эволюции независимость от физиологической составляющей.

Ускорение развития зародыша. Уменьшалась глубина морфологического покоя, что отражалось на сокращении периода покоя зародыша и ускорение его роста — от нескольких месяцев у архаичных таксонов до нескольких дней у более современных видов.

Разграничение органов зародыша по состоянию покоя (компартментализация). У видов из базальных клад покрытосеменных покой корня и остальных органов зародыша снимается одновременно, что определяет их синхронный рост, приуроченный к развитию корня. В ходе эволюции можно предположить тенденцию, направленную на независимое установление и снятие покоя в разных органах: гипокотиль, апекс побега и семядоли начинают развиваться в разные сроки и задолго до начала роста зародышевого корня.

Термическая память. Память о термической истории становления вида отслеживает долгосрочные и краткосрочные климатические изменения и через фенотипическую пластичность обеспечивает изменение реакций покоящихся семян, главным образом зародыша, на условия меняющейся среды.

АСТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ТРАЕКТОРИИ У ГЛУБОКОВОДНЫХ МШАНОК РОДА *CALYSSOPORA* В КОНТЕКСТЕ АНАЛИЗА ГЕТЕРОХРОНИЙ

Вахрушев А.Е.[1]*, Грищенко А.В.[2,3], Мельник В.П.[4], Темерева Е.Н.[1]

[1]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

[2]Пермский государственный национальный исследовательский университет

[3]Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

[4]«АО Южморгеология»

**e-mail: a.e.vakhr@gmail.com*

Астогенез — процесс роста и развития колониальных организмов путем почкования. Изучение этого процесса может пролить свет как на эволюционные преобразования колониальных организмов, так и на механизмы их онтогенеза. Особый интерес представляет астогенез глубоководных мшанок класса Stenolaemata, как наиболее древнего класса известного в палеонтологической летописи в составе типа Bryozoa. Недавно описанные глубоководные представители Stenolaemata демонстрирует черты редукции в микроструктуре жесткого скелета, что делает их важным объектом для изучения эволюции группы в целом. Однако, обитание на больших глубинах делает невозможным экспериментальное изучение развития колоний, вследствие чего особую роль для исследования астогении играет 3D-моделирование и связанные с ним методы анализа данных. Мы предлагаем метод анализа астогенеза циклостомат на примере глубоководных мшанок рода *Calyssopora*: *C. volcano* (9 колоний) и *C. clarionensis* (6 колоний). Для каждого зооида рассчитывали длину оси от точки почкования до дистального конца, прямое расстояние между этими точками, их отношение как показатель прямолинейности, а также периметр апертуры и его отношение к длине оси. После этого был проведен анализ по пяти разным параметрам: (1) внутриколониальные различия зооидов; (2) межколониальные различия зооидов каждого вида; (3) межвидовые различия усредненных параметров морфологии зооидов; (4) межвидовые различия конкретных зооидов на конктер-

ных этапах аспотегеназ; (5) характер (паттерн) астогенеза. Для этого по координатам определяли азимутальное и линейное положение зооидов относительно друг друга и оценивали характер его изменения от проксимальных к дистальным участкам колонии. (1) У исследованных колоний обоих видов не было выявлено внутриколониальной изменчивости морфологии зооидов. (2) У *C. volcano* обнаружены значимые внутривидовые различия между колониями по протяженности дистально-проксимальной оси, абсолютному и относительному периметру апертуры зооидов. Также у *C. volcano* выявлены значимые различия формы зооидов между колониями. Колонии *C. clarionensis* по изученным признакам зооидов не различимы. (3) Межвидовой анализ показал значимые отличия в общей форме зооидов, а также в относительном периметре апертуры. На грани статистической значимости также находятся межвидовые отличия в относительной длине зооида и периметре апертуры. Разброс внутри колоний между видами статистически значимо не отличим. (4) На одинаковых стадиях астогенеза колонии двух видов показывают мозаичное распределение признаков. Так, периметр апертуры и ее относительный размер на ранних стадиях развития *C. clarionensis* больше, чем у *C. volcano*. Это может указывать на относительно ускоренное развитие *C. clarionensis*. (5) Анализ астогении и пространственного расположения зооидов по мере роста колонии указывает на регуляцию их роста и закладки таким образом, чтобы модули колонии могли эффективно занимать трехмерное пространство, не создавая помех для функционирования соседних. Работа выполнена при поддержке РНФ № 23-14-00020-П.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПЕКТРОВ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ АНОМАЛИЙ ТРЕХ ВИДОВ ХВОСТАТЫХ (CAUDATA) УРАЛА

Вершинин В.Л. [1,2]*, Берзин Д.Л. [1]

[1]Институт экологии растений и животных УрО РАН

[2]Институт естественных наук и математики УрФУ

**e-mail: vol_de_mar@list.ru*

Фенооблик популяции — продукт интеграции конкретной генерации в определенные условия среды местообитания и происходит на основе генофонда, внутригеномных взаимодействий, эпигенетической разметки, а также экологическими условиями, играющими роль медиатора данных процессов (Gilbert, 2000). Дефинитивная морфология в значительной степени лимитирована предыдущей историей таксона, спецификой его адаптивного и эволюционного потенциала (Вершинин и др., 2016). Кроме того, случаи гомологии и сходства, нередко предопределены самой формой объекта и во многом «математически гомологичны» (Thompson, 1917). Поскольку определенный спектр девиантных форм каждого вида суть «способ существования морфогенеза вида» (Коваленко, 2003), анализ крайних форм изменчивости филогенетически близких видов, обитающих в сходных эколого-географических условиях, представляет, как теоретический, так и практический интерес. Цель исследования — провести сравнительный анализ спектров морфологических аномалий у представителей трех видов хвостатых (Amphibia, Caudata) обитающих на территории Среднего Урала, чтобы оценить их морфогенетический потенциал в данных природных условиях.

Материал собран в период с 1977 по 2026 гг. в популяциях хвостатых, населяющих природные и антропогенно-модифицированные ландшафты Среднего Урала. Варианты морфологических аномалий и частота их встречаемости проанализированы у сеголеток и взрослых особей сибирского углозуба — *Salamandrella keyserlingii* Dybovsky, 1870 (1399 взрослых и 659 сеголетков), обыкновенного тритона — *Lissotriton vulgaris* (Linne, 1758) (1571 взрослый и 792 сеголетка), гребенчатого тритона — *Triturus cristatus* (Laurenti, 1758) (867 взрослых и 80 сеголетков). Сбор и анализ материала проведен в соответствии с методологией и методами, разрабатываемыми K. Henle с соавторами (2017), и авторскими подходами (Вершинин, 2015).

Для всех изученных видов совокупно выявлено 20 вариантов морфологических отклонений. Это: деформации глаз, микрофтальмия, депигментация радужины, цератобранхиа-

ле, отеки, пигментные отклонения, деформации осевого скелета, грыжи, гемимелия, брахимелия, эктромелия, таумелия, полимелия, эктродактилия, синдактилия, олигодактилия, клинодактилия, схизодактилия, полидактилия, новообразования. Из перечисленных аномалий у сибирского углозуба отмечено 18, у обыкновенного и гребенчатого тритонов — по 16 вариантов. Суммарная встречаемость аномалий (от общего числа животных) составила: у сеголетков *S. keyserlingii* — 3,8%, у *L. vulgaris* — 10.9%, у *T. cristatus* — 16.25%; а у взрослых *S. keyserlingii* — 10.09%, у *L. vulgaris* — 22.34%, у *T. cristatus* — 32.95% соответственно.

Разнообразие и специфичность спектров увеличиваются с возрастом, причем, у сибирского углозуба отмечается преобладание экстерьерной олигомеризации дистальных частей конечностей (при значительном числе дополнительных элементов базиподий — полимеризации). Для гребенчатых тритонов характерна олигомеризация скелетных структур элементов базиподий передних и задних конечностей (Berzin, Vershinin, in litt.) при экстерьерной полимеризации дистальных элементов. Установлено значительное (86-87%) перекрывание спектров аномалий исследуемых видов по индексу Мориситы (Hurlbert, 1978) не обусловленное филогенетической близостью.

Таким образом, разнообразие и встречаемость девиантных форм рассматриваемых представителей Caudata определяются филогенией таксона и связанным с ней типом онтогенеза, закономерностями формообразовательных потенций, возникающих на основе структурного подобия, генетическим разнообразием популяций, синэкологическим оптимумом, экологической валентностью видов и синтопией.

ФОРМИРОВАНИЕ МАССИВНОГО СКЕЛЕТА ВОСЬМИЛУЧЕВОГО КОРАЛЛА *TUBIPORA MUSICA* И ЕГО СТРОЕНИЕ

Виноградов М.К.*, Нефедова Е.А., Гребельный С.Д., Бенкин К.А.

Зоологический институт РАН

**e-mail: maks180103@list.ru*

Tubipora musica (Linnaeus, 1758) — восьмилучевой коралл (Octocorallia) с необычной многоуровневой структурой колонии, широко известный в аквариумистике как «красный органчик» (organ pipe coral). В отличие от большинства представителей Malacalcyonacea, для которых характерны мягкие колонии, *T. musica* формирует массивный скелет, напоминающий по внешнему строению скелет склерактиниевых кораллов. Его формирование связывают со слиянием склеритов тела полипа (Nicholson, 1882). Колония представлена многочисленными трубками, ориентированными радиально и соединёнными горизонтальными платформами. Трубки служат опорными структурами для полипов, а платформы обеспечивают механическую целостность колонии и связь между её отдельными участками.

Цель исследования — изучить микроструктуру массивного скелета и отдельных склеритов *T. musica,* а также уточнить их расположение относительно мягких тканей колонии. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выделить минеральные компоненты скелета колонии и отдельные склериты для изучения их структурной организации.
2. Исследовать расположение скелетных элементов относительно мягких тканей колонии *T. musica.*

Для выделения минеральных компонентов образцы колонии обрабатывали раствором гипохлорита натрия (бытовым отбеливателем). Фрагмент колонии с сохранёнными мягкими тканями предварительно анестезировали в растворе ментола, затем фиксировали в 70%-ном этаноле и заливали эпоксидной смолой. Продольные и поперечные сечения скелетных структур получали путём последовательной шлифовки эпоксидных блоков. Для выявления особенностей микроструктуры карбоната кальция отдельные участки скелета подвергали травлению уксусной кислотой. Другой фрагмент колонии фиксировали в 70%-ном этаноле, обезвоживали и высушивали методом критической точки с использованием аппарата Autosamdri-815 на базе ЦКП «Таксон». Полученные препараты исследовали методом сканирующей электронной микроскопии на приборе QUANTA 250 на базе ЦКП «Таксон».

Показано, что склером *T. musica* представлен двумя типами склеритов:

1. Крупные (до 600 мкм) палочковидные склериты туловища с выростами и черепицеобразной ультраструктурой расположены в проксимальной части тела полипа.
2. Мелкие (до 40 мкм) овальные склериты имеют рыхлую ультраструктуру и расположены в щупальцах полипа.

Вертикальные трубки формируются в результате слияния туловищных склеритов в проксимальной части тела полипа. При этом эктодерма колонии покрывает как вертикальные трубки, так и горизонтальные платформы, что указывает на расположение скелетных структур внутри живых тканей. В ультраструктуре склеритов тела полипа и массивного скелета колонии обнаруживаются пластинчатые структуры и концентрические слои, сходные с описанными для склеритов и спикул морских перьев, губок и иглокожих (Kushida et al., 2022). Такая архитектура позволяет предположить наличие нескольких центров кальцификации в области антостели — нижней, не втягивающейся части полипа. В этой области происходит разрастание склеритов, которые впоследствии соединяются между собой (анастомозируют). В результате формируется массивный скелет колонии с характерной пористой структурой.

Таким образом, скелет колонии *T. musica* представляет собой внутреннюю минеральную систему, формирующуюся в процессе роста колонии в нижней части полипа. Его массивная структура возникает благодаря разрастанию и последующему объединению отдельных склеритов тела полипа.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ЖАБЕРНОГО СКЕЛЕТА ПОЛУХОРДОВЫХ И ГОЛОВОХОРДОВЫХ

Воробьева О.А.*, Ежова О.В., Малахов В.В.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail:olgavorobyeva.95@gmail.com*

Одной из центральных синапоморфий вторичноротых животных (Deuterostomia=Endopharyngeata) является наличие метамерных жаберных щелей, пронизывающих боковые стенки энтодермальной глотки. Гомология жаберных щелей Enteropneusta, Cephalochordata, Tunicata и Vertebrata подчеркивается экспрессией генов семейства *Pax-1/Pax-9*. Жаберные щели Enteropneusta и Cephalochordata разделены перегородками, которые укреплены утолщениями базальных пластинок — скелетными элементами. Совокупность этих скелетных элементов составляет жаберный скелет. Мы детально реконструировали и сравнили жаберный скелет у представителя кишечнодышащих полухордовых *Saccoglossus mereschkowskii* и у представителя головохордовых *Branchiostoma belcheri*.

Жаберные щели *S. mereschkowskii* разделены неполной перегородкой, вырастающей с дорсальной стороны так, что жаберная щель имеет U-образную форму (концы буквы U направлены к спинной стороне). Жаберный скелет кишечнодышащих происходит за счет срастания подковообразных скелетных элементов, причем свободные концы скелетной подковы направлены к вентральной стороне. У кишечнодышащих самая первая пара скелетных элементов остаётся свободной. Все последующие подкововидные скелетные элементы срастаются попарно, так что в итоге образуются скелетные «трезубцы». Центральные элементы «трезубцев» раздвоены на конце в виде вилочки (это след срастания сторон соседних «подков») и проходят в первичных перегородках между жаберными щелями. Периферические зубцы соседних скелетных элементов входят в неполную перегородку U-образной жаберной щели. В результате имеет место чередование центральных более длинных зубцов с вилочками на концах и более коротких несросшихся краевых зубцов.

У Cephalochordata жаберные щели закладываются в виде овальных отверстий, но по мере развития в каждую жаберную щель с дорсальной стороны врастает перегородка, так что жаберная щель становится U-образной (концы буквы U направлены к спинной стороне). Впоследствии эта перегородка полностью разделяет жаберную щель надвое. При этом в первичных жаберных перегородках *B. belcheri* (также как у *S. mereschkowskii*) проходят более длинные, раздвоенные на кончике зубцы, тогда как во вторичных перегородках проходят бо-

лее короткие зубцы, срастающиеся полностью, без вилочек на концах. Таким образом, жаберные скелеты Enteropneusta и Cephalochordata демонстрируют удивительное сходство.

Как известно, дорсальная сторона хордовых (по которой проходит нервная трубка) соответствует вентральной стороне кишечнодышащих (см. Малахов, 1977). Таким образом, если у Enteropneusta концы U-жаберной щели направлены к дорсальной стороне, то у Cephalochordata они оказываются направленными к той стороне тела, которая гомологична вентральной стороне кишечнодышащих и других Triploblastica. Вероятно, эволюционная судьба кишечнодышащих и хордовых разошлась на этапе, когда общий предок Endopharyngeata (=Deuterostomia) имел жаберные щели в виде простых овальных отверстий, окаймленных палочковидными скелетными элементами. Сходство в строении жаберных щелей и их скелетного аппарата следует рассматривать как результат параллельной эволюции на общей морфологической основе, т.е. как гомоплазию.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РНФ 23—14—00047-П.

ПЕРВЫЕ НЕЙРОНЫ ИДУТ СВОИМ ПУТЁМ: ОСОБЕННОСТИ РАННЕГО НЕЙРОГЕНЕЗА БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА *LYMNAEA STAGNALIS* В КОНТЕКСТЕ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ МОЛЛЮСКОВ

Воронежская Е.Е.[1]*, Апарина М.С.[1,2], Богомолов А.И.[1], Мамаева М.В.[1], Ивашкин Е.Г.[1,2]

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

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

**e-mail: elena.voronezhskaya@idbras.ru*

В развитии пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis* первые сенсорные нейроны дифференцируются задолго до образования центральных ганглиев нервной системы. Их раннее появление и особенности морфологии позволяют предположить, что они не только обеспечивают взаимодействие развивающегося организма со средой, но и участвуют в организации последующих этапов нейрогенеза. Для оценки этой гипотезы необходимо установить, как соотносятся молекулярные программы дифференцировки ранних сенсорных и более поздних центральных нейронов и как формирующиеся ганглии пространственно связаны с отростками ранних клеток. Мы исследовали эти процессы у *L. stagnalis*, сочетая анализ экспрессии генов методом HCR-гибридизации *in situ*, иммуноцитохимическое маркирование и конфокальную микроскопию.

Начиная со стадии средней гаструлы в эпителии выявляются отдельные Ngn-положительные предшественники ранних сенсорных нейронов. Они располагаются в пределах широкого домена экспрессии SoxB1 и эпителиальной территории, маркированной экспрессией Msx, однако сами не экспрессируют эти факторы. Их дальнейшая дифференцировка сопровождается последовательным выключением Ngn, появлением Elav и последующим приобретением маркеров зрелых нейронов — Syt1 и FMRFамида. При этом экспрессия AscA и NeuroD, характерная для дифференцировки более поздних нейронов центральной нервной системы, у ранних сенсорных нейронов не выявляется. Таким образом, ранние и поздние нейронные популяции различаются не только сроками появления, но и молекулярными программами дифференцировки.

По мере развития отростки ранних сенсорных нейронов формируют пространственную основу, с которой тесно связано появление первых дифференцированных нейронов центральной нервной системы. Последние выселяются из SoxB1-позитивного эпителия и первоначально распределяются вдоль отростков ранних нейронов, не образуя компактных скоплений. В дальнейшем они концентрируются в зачатки центральных ганглиев и приобретают окончательный нейрональный фенотип, а отростки ранних сенсорных клеток включаются в формирующийся нейропиль.

Полученные результаты характеризуют ранние сенсорные нейроны *L. stagnalis* как особую популяцию, отличающуюся от нейронов центральных ганглиев сроками появления, положением в системе молекулярной разметки эктодермы и последовательностью

дифференцировки. Пространственная связь их отростков с дифференцирующимися центральными нейронами и последующее формирование ганглиев вдоль этих отростков согласуются с представлением об их пионерной роли в нейрогенезе моллюсков, однако требуют дальнейшей экспериментальной проверки. При этом эволюционные изменения траекторий отростков ранних нейронов могут представлять собой один из механизмов формирования морфологического разнообразия нервных систем у представителей разных групп моллюсков.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-14-00375-П.

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЙ МИНИ-ОБЗОР: САМООРГАНИЗАЦИЯ В НЕЖИВОЙ И ЖИВОЙ ПРИРОДЕ

Габараева Н.И.

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

e-mail: 1906ng@mail.ru

Самоорганизация, этот вездесущий процесс, является внутренне присущим интегральным процессом живой и неживой природы. Следует различать значения термина «паттерн» как режима поведения системы в процессе развития (вся сеть непрерывно «делает себя» — Maturana, Varela, 1980) и как структуры (узора, рисунка). Самоорганизация — это спонтанный процесс, при котором из хаоса возникают упорядоченные, сложные структуры (Prigogine, 1955, 1967; Nicolis, Prigogine, 1977). Пригожин разработал новую нелинейную термодинамику для описания феномена самоорганизации в далеких от равновесия открытых системах и создал основу новой физико-химической базы для объяснения живых систем, показывая, как из химического хаоса спонтанно возникают сложные самоорганизующиеся биологические организмы. Самоорганизация управляется законами физики, коллоидной химии и нелинейной динамики. Отмечено (Stewart,1989), что нелинейные процессы преобладают в неодушевленном мире в значительной степени, что природа «безжалостно нелинейна». Этот феномен наблюдается в природе от микроскопических до галактических масштабов. Синергетика, наука о рождении порядка из хаоса, рассматривает самоорганизацию и образование устойчивых структур в открытых неравновесных системах. В природе существует много типов самоорганизации (кристаллизация, конденсация, роение птиц, реакционно-диффузные системы Тьюринга, мицеллярная самоорганизация коллоидных систем и др.). Процесс самоорганизации связан с динамикой системы, а не с природой исследуемого объекта. В неживой природе, на границе водной и береговой среды, происходила древняя самоорганизация скальных пород с образованием кремнистых шаровых конкреций, базальтовых колонн, систем пластов. Ледяные образования на поверхности воды (поля гигантских шипов, дисков, причудливых «цветков») - тоже результат самоорганизации. Тот же процесс работает при образовании истинных кристаллов. В живой природе самоорганизация приводит к формированию кремневых скелетов морских одноклеточных существ — радиолярий, к опалесценции надкрыльев жуков, чешуйчатой поверхности крыльев бабочек, панцирей диатомовых водорослей, колоний бактерий, стай птиц, стад животных; в микроскопическом мире оболочек пыльцевых зерен и спор - к их невероятному многообразию. При ближайшем рассмотрении этого многообразия с помощью ТЭМ видно, что оно базируется на 3-х основных единицах: сферических (гранулы), цилиндрических (колумеллы) и пластинчатых (ламеллы), а основой для них являются сферические, цилиндрически и ламинатные мицеллы, возникающие в коллоидной среде периплазмы спор/микроспор в ходе мицеллярной самоорганизации. Идея о роли механических и физических процессов в морфогенезе пыльцевых зерен/спор для интерпретации структурного многообразия пыльцы была высказана 100 лет назад (Thompson, 1917), подхвачена и развита рядом ученых (Wodehouse, 1935; Kauffman, 1993; Mandelbrot, 1982). Геном запускает синтез строительных веществ и их концентрацию, но не может построить эти сложнейшие трехмерные паттерны, у него нет для этого инструментов; они есть у самоорганизации, опирающейся на закономерности заполнения пространства. Становилось все яснее, что гены определяют не сложность конечной структуры, а только начальные усло-

вия ее развития. Если так, то следовало создать за геном эти начальные условия развития и получить in vitro искусственные оболочки-симуляты как доказательство роли самоорганизации. Были получены симуляты оболочек спор (Hemsley et al., 1996-2009) и пыльцевых зерен (Gabarayeva et al., 2019, 2020). Эти опыты по моделированию показали, что физические процессы, мицеллярная самоорганизация, а также фазовое разделение (Radja et al., 2020), приводящая к образованию фрактальных мини-структур, справляются с построением оболочек спор и пыльцы. Легко видеть, что единицы для построения паттернов в неживой и живой природе повторяются в разных царствах природы, на макро- и микроуровнях. Очевидно, это говорит о наличии неких элементарных единиц как на уровне их морфологии, так и на уровне механизмов их формирования.

ОБМЕН НУКЛЕОТИДНЫМИ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЯМИ МЕЖДУ ЯДЕРНЫМИ И МИТОХОНДРИАЛЬНЫМИ ХРОМОСОМАМИ, ЕГО ВЛИЯНИЕ НА ЭВОЛЮЦИЮ ТАКСОНА И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕКОНСТРУКЦИИ

Гребельный С.Д.*, Виноградов М.К., Иванова Н.Ю., Нефедова Е.А.

Зоологический институт РАН

**e-mail: sgrebelnyi@gmail.com*

Старая догадка русских исследователей (Мережковскій, 1909; Козо-Полянский, 1924) о происхождении митохондрий получила, наконец, убедительное подтверждение в работах Маргулис (Margulis, 1967, 1981). Объединение таксономически далеких организмов привело не только к их структурным преобразованиям, но и к глубокому симбиозу сохранившего прокариотическую организацию генома митохондрии и генома, заключенного в хромосомах ядра эукариотической клетки. Их длительное совместное существование и тесное взаимодействие проявилось в переносе большинства генов из митохондриальной ДНК в ядерную. Ядерный геном приобрел совершенный механизм рекомбинации в форме мейоза, сильно ускорившего эволюцию Eukaryota, а развитие митогенома, как долгое время полагали, оставалось клональным.

Убедительные свидетельства участия наследственного аппарата митохондрий в преобразовании ядра видны по наличию в нем копий митохондриальных генов (так называемых *numts*), которые сначала были признаны случайными, мусорными включениями, препятствующими видовой идентификации животных посредством баркодинга (ДНК-штрихкодирования). Обнаружение в работающих митохондриях продуктов рекомбинации, прошедшей между отличающимися гаплотипами (т.е. вариантами нуклеотидных последовательностей мтДНК), ясно указывало на обмены (Eyre-Walker, Smith and Maynard-Smith, 1999 и мн. др.). Однако механизм, обеспечивающий замену старого, клонально наследуемого по материнской линии гаплотипа на новый, рекомбинантный, был и остается загадочным.

Смелое предположение об образовании новых гаплотипов благодаря *«межгеномной рекомбинации»* впервые было сделано Л.Н. Спиридоновой и ее соавторами (2016, 2017, 2018). Она объяснила появление нового гаплотипа мтДНК у соловья-красношейки *Luscinia calliope* произошедшим в ядре обменом между нуклеотидными последовательностями двух *numt(ов)*. Раскрыть механизм последующего переноса рекомбинантной ДНК из ядра в работающие митохондрии оказалось труднее. Еще труднее понять — как появившаяся уникальная последовательность смогла заместить в митохондриях птенца многочисленные копии материнского гаплотипа. Необъясненными также остаются многочисленные случаи возникновения и исчезновения гетероплазмии, т.е. наличия в клетках животных нескольких вариантов мтДНК.

Эти и многие другие явления, происходящие из-за совместной эволюции митохондриального и ядерного геномов, привлекают в последнее время все большее внимание и позволяют констатировать, что строгого клонирования мтДНК нет. При анализе современной литературы становится ясно, что возникший в ходе долгой эволюции симбиотический геном эукариотической клетки в своей ядерной части содержит не только большое число молчащих

псевдогенов (старых аллелей, хранящих древние состояния ядерных генов). Он включает также собранные в кластеры многочисленные фрагменты митохондриальных гаплотипов, обнаруженные при секвенировании и сборке индивидуальных человеческих геномов (Wei et al., 2020, 2022 и мн. др.). Двуполая панмиктическая популяция (см. Тимофеев-Ресовский, 1939, нем. изд.; рус. 1969) теперь перестала быть единственным хранилищем видового полиморфизма, он в большой мере спрятан в геном.

СЕРИАЛЬНЫЙ ГОМОЛОГ МЕЖМУСКУЛЬНОЙ КОСТОЧКИ В СОСТАВЕ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА ОБЫКНОВЕННОЙ ЩУКИ (*ESOX LUCIUS* L. 1758)

Гущин М.Г.*, Романов А.В.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail: concept_state@list.ru*

Плечевой пояс костистых рыб (Teleostei) состоит из замещающего и покровного отделов. Последний включает ряд парных окостенений, особое место среди которых занимает задневисочная кость (*posttemporale*). Через неё плечевой пояс получает опору на нейрокраниум в двух точках. Верхний отросток задневисочной кости соединяется с верхнеушной костью (*epioticum*), а нижний уходит в толщу мускулатуры, соединяясь с мембранной заднеушной костью (*opistoticum* или *intercalare*). Такое положение нижнего отростка задневисочной кости позволяет предполагать его мембранную природу. Анатомические данные о строении мышечного и связочного аппарата зоны контакта плечевого пояса и осевого черепа могут снабдить новыми данными для решения этого вопроса.

Объектом исследования избрана обыкновенная щука (*Esox lucius* L. 1758). Щукообразные — базальный отряд в радиации *Euteleostei*. Сама же щука любопытна тем, что в литературе существует противоречие по вопросу наличия/отсутствия у этой рыбы заднеушной кости. В ходе работы провели препаровку фиксированного материала (2 особи обыкновенной щуки) с постадийной фотофиксацией и зарисовкой.

В задневисочной кости щуки нет канала боковой линии. Он проходит в отдельном окостенении над её латеральным краем. Задневисочная кость контактирует с нейрокраниумом посредством двух поверхностных связок: тонкой медиальной, прикреплённой к верхней затылочной кости (*supraoccipitale*) сбоку от затылочного гребня, и толстой латеральной, подходящей к каудальному отростку верхнеушной кости. Нейрокраниум и задневисочную кость также связывает её нижний отросток, расположенный в толще 2-й миосепты. Он связан с боковой затылочной костью (*exoccipitale*) через гибкий фиброзный контакт. Похожим образом в лежащих позади миосептах расположены межмускульные косточки, связанные с основаниями невральных дуг позвонков: от состояния полного сращения с ними в 1-4 сегментах, до синартрозоподобного и связочного соединения в 5-9 сегментах. Заднеушной кости у исследованной щуки не обнаружено.

На основании наших данных можно предположить, что, по крайней мере, нижний отросток задневисочной кости обыкновенной щуки является специализированной межмускульной косточкой последнего позвонка, участвующего в образовании затылочного отдела нейрокраниума. Сходно интерпретировали этот отросток задневисочной кости у некоторых Сельдеобразных (Clupeiformes) и Гоноринхообразных (Gonorynchiformes) (Ridewood, 1904). По литературным данным (Burdi et al., 2010; Jolie, 1975) заднеушная кость у щук отмечена в месте крепления к черепу нижнего отростка задневисочной кости. В случае если этот отросток также является мембранным, как и любая межмускульная косточка, возможно предположить, что он имеет общее происхождение с заднеушной костью. Для проверки этой гипотезы необходимо изучить развитие комплекса задневисочной кости в онтогенезе обыкновенной щуки.

Это наблюдение позволяет уточнить представления о составе покровного плечевого пояса и понять, каким образом формируется функциональная связь между черепом и плечевым поясом у костистых рыб.

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

Евстифеева А. Ю.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

e-mail: alyona-evst@yandex.ru

Механизм формирования лево-правой оси у позвоночных животных достаточно консервативен. Данная ось формируется у большинства хордовых на ранних стадиях эмбрионального развития при участии особой области зародыша - так называемого лево-правого организатора. У шпорцевой лягушки *Xenopus laevi*s лево-правый организатор функционирует на стадии поздней нейрулы и расположен в заднем участке крыши гастроцеля. Он разделён на две зоны: клетки центральной зоны несут одну вращающуюся ресничку, смещённую постериорно относительно оси зародыша, а по периферии организатора имеются клетки с одной неподвижной ресничкой, расположенной в центре клетки. Подвижные реснички центральной зоны создают левонаправленный поток жидкости. Чувствительные реснички периферии организатора воспринимают этот поток. Предполагают два возможных механизма восприятия потока, причём они не являются взаимоисключающими. Согласно первой модели, ресничками чувствительной зоны воспринимается именно механический поток жидкости. Вторая модель предполагает, что с потоком жидкости на левую строну зародыша переносятся морфогены. Восприятие сигнала чувствительными клетками левой половины организатора вызывает активацию определенного каскада генов в левой части зародыша. В дальнейшем это приводит к формированию у животного характерной лево-правой асимметрии.

Целью настоящей работы является изучение механизмов формирования границ между зонами организатора с подвижными и неподвижными ресничками. У эмбрионов шпорцевой лягушки границы между этими зонами видны достаточно отчетливо. Однако механизмы, приводящие к такому чёткому разделению на зоны, недостаточно изучены. Роль сигнализации Notch в разделении клеточных пластов на разные типы клеток хорошо показана для различных тканей и высоко консервативна среди разных групп организмов. В связи с этим мы решили проверить роль сигнализации Notch в разделении организатора на зоны. В настоящей работе изучается влияние ингибитора DAPT на дифференцировку и морфологию лево-правого организатора с применением методов гибридизации in situ, световой и электронной микроскопии. У эмбрионов, которые инкубировали в DAPT (концентрация 200 мкМ/л) со стадии 4-8 клеток до стадии поздней нейрулы обнаружено подавление экспрессии гена *Nodal1*, который в норме экспрессируется в клетках чувствительной зоны. Кроме того, у экспериментальных эмбрионов на изображениях со сканирующего электронного микроскопа наблюдается значительное нарушение морфологии организатора: разделение на зоны в организаторе существенно нарушается.

НЕФРИДИАЛЬНАЯ ГИПОТЕЗА ПРОИСХОЖДЕНИЯ ЖАБЕРНЫХ ЩЕЛЕЙ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ РТА CEPHALOCHORDATA

Ежова О.В.*, Малахов В.В.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail: olga.ejova@gmail.com*

Метамерные жаберные щели характерны для хордовых, полухордовых и ископаемых Stylophora, что позволяет рассматривать их как синапоморфию клады Endopharyngeata (=Deuterostomia). В 1875 г. А. Дорн предположил, что жаберные щели могли произойти от метамерных выделительных отверстий (Dohrn, 1875). Идея А. Дорна не была поддержана современниками и оказалась забытой почти на полтора столетия. Лишь в 2015 г. О.В. Ежова и В.В. Малахов попытались возродить нефридиальную гипотезу происхождения жаберных щелей на основе исследования выделительных органов Enteropneusta (см. Ezhova, Malakhov,

2015). Однако наиболее ярко тесная связь выделительных органов и жаберных щелей проявляется у хордовых, а именно, у Cephalochordata, т.е. ланцетников.

Жаберные щели ланцетника — это серия парных метамерных отверстий в стенке глотки. В каждую жаберную щель открывается отверстие одного нефридия. Нефридий — это изогнутый целомический мешок, открывающийся нефридиопором в атриальную полость. Нефридиопор лежит на неполной вторичной перегородке, которая на ранних стадиях онтогенеза ланцетника подразделяет жаберную щель, делая ее U-образной (Willey, 1891). На дорсальной стороне нефридиального целомического мешка располагаются многочисленные отверстия, с которыми связаны пучки циртоподоцитов. Циртоподоциты — это клетки целомической выстилки. Они образуют интердигитирующие отростки, распластанные на поверхности базальной пластинки гломерулюсов — метамерных сплетений кровеносных сосудов, ассоциированных с нефридиями. Жидкость гемоцеля переходит в субхордальный целом, подвергаясь ультрафильтрации сквозь базальную пластинку и диафрагмы между отростками циртоподоцитов. Каждый циртоподоцит несет длинный жгутик, который пересекает субхордальный целом и проникает в полость нефридия. Жгутик, лежит внутри канала, образованного длинными микроворсинками циртоподоцита. Это делает циртоподоцит похожим на терминальную клетку протонефридия, но канал циртоподоцита не отделен от полости субхордального целома ни базальной пластинкой, ни диафрагмами. Следовательно, первичная моча из субхордального целома свободно проходит между микроворсинками, не подвергаясь ультрафильтрации, в отличие от того, как это имеет место в типичном протонефридии. Микроворсинки циртоподоцита направляют жгутик и увлекаемую им первичную мочу в отверстие, связывающее субхордальный целом с полостью нефридия.

Особое место занимает самый передний нефридий ланцетника — нефридий Гатчека. Это первый нефридий, который появляется у планктонной личинки, когда остальные нефридии еще не развиты. Нефридий Гатчека закладывается на левой стороне тела и открывается в отверстие на левой стороне тела личинки. По мере развития это отверстие смещается на вентральную сторону личинки (Nielsen, 1999; Lacalli, 2010) и становится ротовым отверстием ланцетника. Первичное ротовое отверстие предков хордовых, как и всех других Triploblastica, располагалось на нейральной (т.е. исходно брюшной) стороне тела. Такое положение рта сохраняют личинки Tunicata, у которых нервная трубка открывается невропором непосредственно в глотку. У Vertebrata рот сдвигается на антинейральную (исходно дорсальную) сторону через передний конец тела из-за мощного развития мозга. У Cephalochordata хорда прорастает вдоль нейральной стороны, достигая самого переднего конца тела, что делает невозможным сохранение рта на нейральной (т.е. исходно брюшной) стороне тела. Таким образом, ротовое отверстие Cephalochordata гомологично левой передней жаберной щели и не гомологично ротовому отверстию других хордовых.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РНФ 23—14—00047-П.

РОЛЬ МЕХАНИЧЕСКИХ СВОЙСТВ СУБСТРАТОВ В САМООРГАНИЗАЦИИ КЛЕТОЧНЫХ КОЛЛЕКТИВОВ

Ермаков А.С.

Московский государственный университет им М.В. Ломоносова

e-mail: asermakov1971@gmail.com

Механо-зависимые процессы влияют на жизнедеятельность и функционирование клеток разных тканей и органов. Кроме того, еще в 1970-х, благодаря работам советских и американских биологов, было открыто, что механические силы и напряжения могут играть роль в организации биологического морфогенеза. Профессор Биологического факультета МГУ Л. В. Белоусов и его коллеги показали, что паттерны механических напряжений определенной структуры являются стадио-специфичными в ходе развития зародышей животных (Belousov et al., 1976). Эмбриональное развитие животных, таким образом, можно представить как систему взаимных взаимодействий механических сил и эмбриональных тканей, порождающих эти силы (Belousov et al., 2006). В 1960-х С. Картером было показано, что клетки при культи-

вировании клеточных культур движутся в соответствии с градиентом адгезивности поверхности (Carter, 1965; Carter, 1967). Картер назвал открытый им феномен «хаптотпаксис» (от греческих корней haptein — прикрепляться и taxis — расположение) (Carter, 1965; Carter, 1967). Американский биолог Альберт Харрис и его коллеги стали изучать поведение групп клеток на эластических субстратах, таких как резина и коллаген (Harris, A.K., 1973; Harris et al., 1980; Harris et al., 1981; Harris et al., 1984). В одном из исследований этой группы было показано, что гомогенная клеточная культура фибробластов, при высевании на эластичный субстрат (коллаген), может образовывать регулярные клеточные структуры за счет механических взаимодействий клеток через эластичный субстрат (Harris et al., 1984). Высеянные на эластичный субстрат, клетки способны активно подтягивать субстрат под себя, между клетками образовывались обратные связи, и они влияли друга на друга на расстоянии с помощью натяжения эластичного субстрата (Harris et al., 1984). В начале 21 века становится понятно, что механические свойства субстрата могут оказывать влияние на дифференцировку клеток и регуляцию экспрессии генов (Dupont et al, 2011),

Финансирование: Исследование выполнено в рамках Госзадания МГУ им МВ Ломоносова «Направленная дифференцировка клеток млекопитающих в системе *in vitro*», номер ЦИТИС: 121032300065-7

МЕХАНИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕТОК EA.HY926 В СЛУЧАЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ НА ЭЛАСТИЧНОМ И НЕЭЛАСТИЧНОМ СУБСТРАТАХ

Ермаков А.С.[1,2]*, Холоднов Д.К.[2,3], Московцев А.А.[3†]

[1]Московский государственный университет им М.В. Ломоносова

[2]Московский Физико-Технический Институт

[3]НИИ Общей Патологии и Патофизиологии

**e-mail: asermakov1971@gmail.com*

Еще в 1970 годах было показано, что механические силы и напряжения могут играть важную роль в организации биологического морфогенеза и клеточных дифференцировок в ходе развития живых организмов. В начале 1980х, благодаря работам американского биолога Альберта Харриса и его коллег, было открыто, что способность фибробластов к организации морфологических структур зависит от эластичности субстрата, на котором они культивируются. Клетки эндотелия кровеносных сосудов функционируют в условиях механических воздействий нескольких типов (напряжение сдвига в результате тока крови, механические взаимодействия между клетками в пределах пласта, взаимодействия клеток с субстратом, на который, в свою очередь, может влиять стенка сосуда). В нашей работе мы исследовали клетки линии EA.hy926 — гибридной линии, полученной в результате слияния первичных клеток венозного эндотелия пуповины человека и линии легочной аденокарциномы A549. Данная линия клеток сохраняет экспрессию типичных для сосудистого эндотелия белков и многие функциональные свойства эндотелия, широко используется как модельная система при изучении эндотелия сосудов. В данном исследовании мы культивировали клетки EA.hy926 в течение суток на эластичном субстрате (коллагене типа 1) и неэластичном субстрате (культуральный лабораторный пластик), а затем с помощью ионопроводящей электронной микроскопии анализировали показатели Модуля Юнга в клетках при альтернативных режимах культивирования. Показаны типичные паттерны распределения показателей Модуля Юнга. Примечательно, что показатели Модуля Юнга в апикальной, промежуточной и периферической зонах клетки отличаются при разных режимах культивирования. Полученные нами данные свидетельствуют о возможном влиянии эластичности субстрата на механические особенности культивируемых клеток.

Финансирование: Исследование выполнено при финансовой поддержке Фонда научно-технологического развития Югры в рамках научного проекта № 2024-108-05 и в рамках Госзадания МГУ им МВ Ломоносова «Направленная дифференцировка клеток млекопитающих в системе *in vitro*», номер ЦИТИС: 121032300065-7

ЧТО МОЖНО (И ЧТО НЕЛЬЗЯ) СКАЗАТЬ О ФОРМИРОВАНИИ ОБОЛОЧЕК ПЫЛЬЦЫ И СПОР ПО ИСКОПАЕМЫМ ДАННЫМ

Н.Е. Завьялова[1]*, С.В. Полевова[2]

[1]Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН

[2]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

**e-mail: zavial@mail.ru*

По морфологии ископаемых пыльцевых зерен и спор можно с большей или меньшей степенью определенности судить о том, каким растениям они принадлежали. Тем не менее, хотелось бы не только определить вымершее растение, но и узнать что-то о его биологии. В применении к палеопалинологическим объектам эту задачу можно переформулировать как получение сведений о формировании оболочек пыльцевых зерен и спор вымерших растений. Такие попытки предпринимались неоднократно (Taylor et al., 1996); настоящий доклад посвящен обсуждению их достоверности. Для таких реконструкций существует два типа ограничений. Первое состоит в том, что пыльцевые зерна и споры представлены в ископаемой летописи в виде их наружных (спорополлениновых) оболочек, и, таким образом, в ней задокументированы только те стадии развития, на которых уже появляется спорополленин и только в тех частях пыльцевых зерен и спор, где он присутствует. Второе ограничение связано с тем, что хотя многие группы высших растений не дожили до наших дней, в современной флоре существуют и споровые, и семенные растения. Для всех изученных современных представителей высших растений выявлены некоторые общие закономерности спорогенеза (формирования микроспор, изоспор, мегаспор, пыльцевых зерен). Логично предположить, что формирование спор и пыльцевых зерен у вымерших споровых и семенных растений было ограничено теми же закономерностями. Те варианты интерпретаций ископаемого материала, которые не укладываются в полученную на современном материале схему, представляются маловероятными. В ходе жизненного цикла высшего растения в спорангии из спорогенной ткани возникает материнская клетка спор, из которой в результате мейоза формируется тетрада спор, на какое-то время объединенных неспорополлениновой оболочкой (e.g., Dai et al., 2021). На этом этапе (тетрадная стадия) споры начинают покрываться индивидуальными оболочками, содержащими спорополленин. Созревают споры — созревают и видоизменяются и слои, составляющие их оболочки. Спорополленин постепенно осаждается на специальный временный каркас, благодаря чему тип ультраструктуры, который будет характерен для зрелой спородермы (гранулярный, альвеолярный или столбиковый), детерминируется с самого начала ее формирования (e.g., Kurmann, 1988). Одновременно с формированием первичной спородермы выявляются места, где она не развивается — апертуры у пыльцевых зерен (e.g., Kurmann, 1990) и проксимальные щели у спор (e.g., Uehara, 1991). Если для зрелых пыльцевых зёрен характерны воздушные мешки, то в онтогенезе они различимы уже на тетрадной стадии (e.g., Мейер, 1977). Когда внешняя оболочка, удерживающая четыре члена тетрады вместе, растворяется, тетрада распадается на монады, и наступает посттетрадная стадия развития. Пыльцевые зёрна и споры увеличиваются в размерах, у мешковых пыльцевых зерен мешки становятся крупнее. У пыльцевых зерен хвойных к имеющимся ламеллам эндэкзины могут добавиться ещё несколько (e.g., Kurmann, 1990). На поверхность пыльцевых зерен осаждаются орбикулы, у покрытосеменных формируются надпокровные элементы (Takahashi, Kouchi, 1988; Blackmore et al., 2007). Таким образом, в ископаемом состоянии теоретически мы можем увидеть тетрадную и посттетрадную стадии, эктэкзину и эндэкзину (у пыльцевых зерен), экзоспорий и (иногда) периспорий (у спор) и не можем — не содержащую спорополленин оболочку тетрад, интину (у пыльцевых зерен) и эндоспорий (у спор), протопласт клетки гаметофита. Если ископаемый материал представляет собой монады, то есть находится на посттетрадной стадии, все спорополлениновые оболочки и апертуры и щели, которые ему присущи, уже развиты. Мешки, если пыльцевое зерно мешковое, уже выражены. Если мы видим споры или пыльцевые зерна в тетрадах, то спородерма у них уже имеет все свои характерные особенности: ультраструктуру спородермы и апертурный тип.

МЕТАМОРФОЗ МЕНЯЕТ ПРАВИЛА: ДВА КЛЕТОЧНЫХ СЦЕНАРИЯ ГАНГЛИОГЕНЕЗА У БОЛЬШОГО ПРУДОВИКА

Ивашкин Е.Г.[1,2]*, Мамаева М.В.[2], Богомолов А.И.[2], Апарина М.С.[1,2], Матвеичева Е.П.[1], Андронова Е.И.[2], Краус Ю.А.[2], Воронежская Е.Е.[2]

[1]Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН

[2]Институт биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН

**e-mail: veliger@ya.ru*

Разнообразие планов строения и организации нервной системы у многих представителей спиралий сочетается с сохранением общих черт раннего развития. Одним из возможных источников этого разнообразия могут быть эволюционные изменения на поздних этапах развития. Особый интерес в этом отношении представляет метаморфоз — переход от личиночной к взрослой организации, в ходе которого могут меняться и клеточные механизмы органогенеза. На примере брюхоногого моллюска большого прудовика *Lymnaea stagnalis* мы исследовали, как изменяются клеточные процессы, обеспечивающие формирование ганглиев ЦНС до и во время метаморфоза. Для этого использовали клеточный трейсинг, иммуноцитохимическое маркирование и анализ экспрессии генов методом мультиплексной гибридизации *in situ*.

На стадиях трохофоры и велигера источниками клеток ганглиев служат небольшие, упорядоченно расположенные участки эпителия — нейрогенные ямки. В их пространственной и молекулярной организации прослеживаются консервативные черты антеропостериорного и медиолатерального паттернинга. Из ямок клетки интернализуются поодиночке и формируют первоначальное ядро ганглиев, нейроны которого начинают функционировать уже на стадии велигера.

С началом метаморфоза нейрогенные ямки прекращают свою активность, а первоначальная пространственная упорядоченность нейрогенных областей исчезает. При этом поступление новых клеток в ганглии продолжается вплоть до завершения метаморфоза, но приобретает иной характер: рассеянные одиночные нейральные предшественники выселяются из обширных участков эпителия. Одновременно эти же нейрогенные области, участвующие в формировании центральных ганглиев, также дают начало периферическим сенсорным нейронам. Таким образом, локальное выселение клеток из нейрогенных ямок сменяется распределённым поступлением предшественников из обширных эпителиальных областей.

Наши результаты выявляют два последовательных клеточных сценария ганглиогенеза моллюсков, смена которых связана с метаморфозом. Компактные нервные центры первоначально формируются из локальных нейрогенных участков, а затем пополняются клетками из обширных эпителиальных территорий. То есть общая организация нервной системы может сохраняться при существенной перестройке пространственной организации клеточных источников в ходе развития. Это позволяет предположить, что эволюционная изменчивость поздних клеточных сценариев нейрогенеза могла вносить вклад в разнообразие нервных систем спиралий при сохранении общих принципов ранней регионализации нейроэктодермы.

Работа выполнена в рамках гранта РНФ №25-24-01194.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ СФАГНОВЫХ МХОВ В СВЕТЕ НОВЫХ ДАННЫХ О РАЗНООБРАЗИИ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ ПРОТОСФАГНОВЫХ

Игнатов М.С. [1,2]*, Иванов О.В. [3], Маслова Е.В. [4], Воронкова Т.В.[1], Спирина У.Н. [1,5], Игнатова Е.А.[-2]

[1]Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

[2]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

[3]Физический институт им. П.Н. Лебедева РАН

[4]Белгородский государственный университет

[5]Тверской государственный университет

**e-mail: misha_ignatov@list.ru*

Геологическая летопись растений в целом, и мхов в особенности, сильно неполна, и лишь отдельные отрывочные данные позволяют выдвигать гипотезы о происхождении тех или иных групп. Тем не менее, новые данные по разнообразию протосфагновых мхов пермского периода можно интерпретировать в пользу поддержки гипотезы М.Ф. Нейбург (1960) о происхождении протосфагновых мхов с развитым клеточным диморфизмом от мхов с листьями, сложенными гомогенными клетками. Вторая часть гипотезы Нейбург о том, что протосфагновые можно рассматривать как предковую группу сфагновых мхов, обычно не рассматривалась всерьез. Помимо морфологических отличий, резко отличающих сфагновые мхи (достоверно известные в ископаемом состоянии с мелового периода) от всех прочих мхов, время дивергенции сфагновых и всех прочих мхов датируется девоном. Вместе с тем, и это положение Нейбург не следует отвергать полностью, поскольку специфические асимметричные клеточные деления, считавшиеся уникальными для сфагновых мхов, можно видеть и у позднепермских протосфагновых.

ТРАНСФОРМАЦИИ ПЛАНА СТРОЕНИЯ METAZOA: ОТ ИДЕЙ Д'АРСИ ТОМПСОНА К СОВРЕМЕННЫМ КОНЦЕПЦИЯМ

Исаева В.В.

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

Национальный научный центр морской биологии ДВО РАН

e-mail: vv_isaeva@mail.ru

Книга Д'Арси Томпсона (D'Arcy Wentworth Thompson, "On Growth and Form", 1917, 1942) — очень значимый научный шедевр XX века, внесший огромный вклад в развитие не только современной междисциплинарной биологии с такими направлениями исследований, как формирование плана строения организма, биомеханика, биологическая самоорганизация, соотношение филогенеза и онтогенеза, но также "точных" наук, искусства и архитектуры. Комбинация элегантной прозы, математики, физики, очень наглядных иллюстраций и широкого энциклопедического подхода обеспечила большой успех и высокую цитируемость книги Д'Арси Томпсона, непрерывно возрастающую на протяжении более чем столетия; многие схематические изображения книги приобрели статус многократно репродуцируемых икон. В последней главе ("On the theory of transformations, or the comparison of related forms") прижизненных изданий своей книги "On Growth and Form" Д'Арси Томпсон использовал непрерывные трансформации Декартовой (Cartesian) системы осевых координат организмов многоклеточных животных, изменяющие их морфологию. Кажется знаменательным признание Д'Арси Томпсоном также возможности радикальных преобразований симметрии, нарушающих непрерывность трансформаций системы координат организмов, принадлежащих к различным таксонам Metazoa.

Будет рассмотрен уникальный для представителей Bilateria план строения ныне живущих Echinodermata, обычно именуемый пентамерным и недавно названный пентаксиальным (pentaxial: Turner, 2024, 2026), пятиосевым (pentaxonic: Isaeva, 2025). Как известно, в филогенезе иглокожих выявлено ступенчатое увеличение числа осей тела путем трех дискрет-

ных шагов: сначала удвоения единственной анцестральной оси и затем бифуркации двух из трех возникших последовательно осей: 1→2→3→5 (Rozhnov, Tkacheva, 2025; Woodgate et al., 2026). В процессе личиночного развития и метаморфоза ныне живущих иглокожих анцестральный одноосевой билатеральный план строения сменяется сначала пентамерным с возникновением слитного антериорного диска с кольцевой центральной нервной системой, затем ростом и развитием пяти туловищных отделов тела, каждый из которых проявляет такие канонические признаки осевой организации Bilateria, как билатеральная симметрия, сегментация и постериорный рост с препостериорной локализацией зоны роста (Haeckel, 1889; Turner, 2024; Isaeva, 2025). Эта концепция пятиосевого плана строения взрослых иглокожих с метамерной, сегментированной организацией каждой из пяти осей тела обоснована (Haeckel, 1889; Turner, O'Neill, 2023; Turner, 2024, 2026) и поддержана, хотя бы частично (Rozhnov, 2014, 2023; Isaeva, Rozhnov, 2022; Isaeva, 2023, 2024, 2025; Formery et al., 2025), лишь немногочисленными исследователями. Доминирующей остается прежняя парадигма олигомерии (тримерии) иглокожих. В цепи онтогенезов пошаговое умножение числа осей тела, вероятно, было преобразовано путем гетерохроний, гетеротопий и аллометрического роста в синхронное радиальное паттернирование пяти осевых организаторов, наблюдаемое в индивидуальном развитии современных иглокожих (Kurtova et al., 2024). Следы этих дискретных эволюционных преобразований сохранились у ныне живущих иглокожих в анизотропии локализации скелетных маркеров (Rozhnov, Tkacheva, 2025) и последовательности генной экспрессии в раннем развитии (ссылки см.: Isaeva, Rozhnov, 2022).

Понимание целостности и взаимосвязи морфогенетических процессов в онтогенезе и филогенезе Metazoa, чему большое внимание уделял Д'Арси Томпсон, способствует созданию единой картины генетических и эпигенетических механизмов морфогенеза и поиску взаимосвязи филогенетических и онтогенетических трансформаций.

ПЛАЦЕНТАЦИЯ У METAZOA: МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

Кирюкова Ю.С.*, Островский А.Н.

Санкт-Петербургский государственный университет

**e-mail: julik_@list.ru*

Согласно определению Моссмана (Mossman, 1987), плацента — любой тесный контакт или объединение тканей эмбриона с родительскими тканями с целью физиологического обмена. Плацентотрофия считается самым продвинутым вариантом парентотрофии (питания эмбриона за счет родительского организма) и неоднократно возникала в ходе эволюции в разных группах Metazoa. Плацентация может быть присуща как всей группе, так и отдельным ее представителям. Среди позвоночных плацента есть у всех плацентарных и сумчатых млекопитающих, но уже в отряде кархаринообразных акул, где плацентотрофия является базальным и доминирующим признаком, она встречается не у всех видов. У чешуйчатых рептилий и костистых рыб плацентация распределена мозаично. Среди беспозвоночных мозаичное распределение плацентации, развившейся в далеко отстоящих друг от друга родах, характерно для хейлостомных мшанок и уховерток. Плацентация есть у всех представителей группы у циклостомных мшанок, сальп, тлей и катойкогенных скорпионов. Если плацентация появляется у базальных видов, то в большинстве случаев она закрепляется в группе, хотя обратный переход от плацентарного живорождения к яйцерождению отмечен у акул и у некоторых чешуйчатых.

Место инкубации эмбрионов при развитии плаценты в разных группах отличается. Если у позвоночных это чаще всего половые пути, то у беспозвоночных это могут быть как половые пути, так и полость тела, выводковые сумки в стенке тела, ткань яичника. Отличаются и ткани, задействованные при развитии плаценты. Зародышевые ткани участвуют в развитии плаценты у большинства позвоночных, но не у всех беспозвоночных, у которых сложность плацент варьирует от простого прилегания тканей у большинства мшанок до развитых плацент скорпионов и сальп. Морфология плацент может различаться в пределах группы. Например,

плаценты млекопитающих отличаются по степени инвазивности, причем их эволюция шла по пути снижения инвазивности.

Хотя плацентация значительно повышает выживаемость потомства, нет ни одного таксона выше инфракласса, в котором плацента была бы характерна для всех его представителей. Некоторые авторы (Гаврилов-Зимин, 2023) предполагают, что матротрофное живорождение не является настолько адаптивным признаком, как принято считать, поскольку в яйцекладущих группах видовое разнообразие в среднем больше. Однако, по нашему мнению, это связано скорее с выбором репродуктивной стратегии.

Развитие плацентации требует не только морфологических, но и физиологических перестроек. Одна из причин — реакция иммунной системы на чужеродные белки эмбриона. Если раньше считалось, что врожденный иммунитет беспозвоночных является неспецифичным, теперь у многих групп беспозвоночных показана высокая специфичность иммунного ответа. Аллораспознавание (способность различать ткани своего и чужого организма того же вида) обнаружено у многих колониальных животных (в том числе у оболочников и мшанок), а также у иглокожих, моллюсков и аннелид. При этом у Ecdysozoa отторжение тканей в экспериментах по трансплантации выражено слабо. Интересно, что у Panartropoda мы часто наблюдаем случаи возникновения плацентарной матротрофии, в том числе достаточно сложных плацент, а у аннелид и иглокожих развитая плацента у матротрофных видов не появилась.

Если у беспозвоночных специфичность иммунного ответа достигается в первую очередь благодаря врожденному разнообразию рецепторов, то у позвоночных появилась система адаптивного иммунитета. Возможно, именно наличие двух систем иммунитета (врожденного и адаптивного) способствовало развитию плацентации у позвоночных. И у млекопитающих, и у других позвоночных во время инкубации эмбриона иммунная система перестраивается. У беспозвоночных изменения в иммунных механизмах, связанные с инкубацией эмбрионов, пока изучены мало, но у некоторых живородящих асцидий показано отсутствие сайтов аллораспознавания в сосудистом русле, где инкубируются эмбрионы (Hirose, 2003).

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ *LITTORINA SAXATILIS*: ОТ АНАЛИЗА ЭМБРИОГЕНЕЗА К МОДЕЛИ ECO-EVO-DEVO

Климова М.В.[1]*, Семенова М.Л.[1], Кондукторова В.В.[1], Богомолов А.И.[1,2].

[1]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

[2]Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

**e-mail: rabotaezhata@gmail.com*

Гастроподы (Gastropoda) являются не только самым многочисленным классом в типе Mollusca, но и самым разнообразным по местообитаниям: от морских и пресноводных водоемов до суши. Предполагается, что переход из моря в другие адаптивные зоны происходил через переходные местообитания (например, эстуарии и мангровые заросли). Такой переход не мог не повлечь за собой изменений в эмбриональном развитии. Однако примеров подробного анализа эмбриогенеза видов, обитающих в переходных условиях, в литературе практически не представлено. В своей работе мы охарактеризовали основные этапы эмбрионального развития *Littorina saxatilis* — обитателя верхней литорали Белого моря. Особенностью репродуктивной стратегии данного вида является живорождение. Эмбрионы этого вида развиваются в выводковой камере до стадии ювенили.

Эмбрионы *L. saxatilis*, полученные из выводковых камер, содержались в культурах *in vivo*. Анализ стадий развития проводили методами световой, сканирующей электронной и конфокальной микроскопии. Нами было проанализировано развитие эмбрионов из независимых культур, полученных от 12 моллюсков. Была составлена таблица нормального развития от зиготы до велигера при температуре 10ºС. Показано, что дробление у *L. saxatilis* является гомоквадрантным. Выявлено, что характерной особенностью развития *L. saxatilis* является стадия плакулы, или плоской гаструлы, описанной ранее только у пресноводных и наземных, гастропод. Анализ морфогенетических движений позволяет предположить, что основным

механизмом гаструляции *L. saxatilis* является так называемая эмболия, представляющая собой комбинацию эпиболии и инвагинации, а замыкание бластопора происходит в дорзовентральном направлении по принципу “застежки-молнии”. Личиночные стадии трохофоры и велигера эмбрионизованы, а такие локомоторные структуры как велум и ресничные поля, сильно редуцированы. Тем не менее, мы выявили серотонинергические нейроны на стадии позднего велегера, что позволяет говорить о нейрональной регуляции локомоторных структур у эмбрионизованной личинки *L. saxatilis*.

Полученные нами результаты выявляют особенности эмбрионального развития и морфогенеза *L. saxatilis*. Можно предположить, что эти особенности связаны с эмбрионизацией личиночных стадий, что создаёт основу для сравнительного анализа эволюционных преобразований онтогенеза гастропод. Сочетание специфической репродуктивной стратегии, обитания в экологически изменчивой зоне верхней литорали и выявленных особенностей эмбриогенеза позволяет рассматривать *L. saxatilis* как перспективную модель для исследований на стыке экологии, эволюции и биологии развития (Eco-Evo-Devo).

ИНДУКТИВНЫЕ ЯВЛЕНИЯ В РАННЕМ РАЗВИТИИ ПОЛИХЕТЫ *OPHELIA LIMACINA*

Козин В.В.

Санкт-Петербургский государственный университет

e-mail: v.kozin@spbu.ru

Проблема соотношения автономной (мозаичной) и зависимой (индуктивной) спецификации остаётся одной из центральных в биологии развития Spiralia. У наиболее изученных модельных аннелид — *Capitella teleta* и *Platynereis dumerilii* — раннее развитие в значительной степени основано на автономных механизмах, тогда как роль межклеточных сигнальных взаимодействий в детерминации осей и закладке личиночных структур остаётся совершенно непознанной. В этом отношении перспективным объектом является беломорская седентарная полихета *Ophelia limacina*, обладающая сочетанием признаков, нетипичным для сложившихся модельных систем.

Нами охарактеризовано нормальное развитие *O. limacina* от оплодотворения до метатрохофоры. Показано, что гомоквадрантное дробление завершается формированием целобластулы с редуцированным бластоцелем; гаструляция протекает преимущественно по типу инвагинации с последующим ростом архентерона и его дифференцировкой на зачатки пищевода и желудка. К концу вторых суток формируется трохофора с прототрохом, нейротрохом, телотрохом и апикальным султанчиком; кишечная трубка U-образно изогнута и функционально активна. В личиночной нервной системе выявлены серотонин- и FMRF-амидэргические нейроны, локализованные в апикальном органе, у ротового отверстия и на заднем полюсе гипосферы.

Для оценки вовлечённости межклеточных сигнальных каскадов проведён анализ транскриптомного профиля ранних эмбрионов и личинок. Выявлена динамичная экспрессия компонентов всех основных сигнальных путей, что указывает на потенциальную возможность зависимой спецификации в развитии *O. limacina*. Для функциональной проверки этого предположения применено ингибирование межклеточного транспорта и секреции с помощью брефельдина А с последующей оценкой фенотипов методами иммуноцитохимии (FMRF-амид, серотонин, ацетилированный α-тубулин), окрашиванием фаллоидином и DAPI, а также гистохимической реакцией на щелочную фосфатазу как маркер энтодермы.

При длительном ингибировании признаки билатеральной симметрии не формируются: образуется удлинённая экзогаструла с эписферой, лишённой апикального султанчика, но содержащей нейроны, число и расположение которых не соответствуют норме. После эктодермальной зоны формируется кольцевая борозда, отделяющая зону кишечного эпителия с равномерным оресничиванием; внутри первичной полости различных участков тела дифференцируются разнообразные мышечные волокна. Напротив, при прекращении ингибирования до образования клетки 4d — вероятного источника индуктивных сигналов — гаструля-

ция и дорсовентральная поляризация происходят, хотя и с отклонениями. Полученные данные свидетельствуют о существенном вкладе зависимой спецификации в ранний онтогенез *O. limacina* и обосновывают использование этого вида как модели для изучения роли межклеточных индуктивных взаимодействий у Spiralia.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ №23-74-10046-П.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ТЕОРИИ *CARCINO-EVO-DEVO* И ЗАКОН УВЕЛИЧЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СЛОЖНОСТИ

Козлов А.П.

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

Биомедицинский центр

e-mail: contact@biomed.spb.ru

В докладе будут рассмотрены итоги обсуждения теории *carcino-evo-devo* на страницах журнала «Успехи современной биологии» (Кудрявцев, 2026; Козлов, 2026). Одним из важных вопросов, поднятых при обсуждении, был вопрос о применимости теории *carcino-evo-devo* к растениям. Во второй части доклада будут рассмотрены явления *carcino-evo-devo* в царстве растений. Будет сделан вывод о применимости теории *carcino-evo-devo* к растениям. Будут представлены наши данные об экспрессии эволюционно новых генов и сочетаний генов в клубеньках азотфиксирующих растений (нетривиальное предсказание теории *carcino-evo-devo*).

В новых главах теории *carcino-evo-devo* был сформулирован закон увеличения биологической сложности. Продолжается формирование самостоятельной теории увеличения биологической сложности вокруг этого закона. В третьей части доклада будет проведено сравнение основных положений теории *carcino-evo-devo* и теории увеличения биологической сложности.

В заключительной части доклада теория увеличения биологической сложности будет рассмотрена в применении к растениям. Будет показано, что теория увеличения биологической сложности лучше объясняет некоторые особенности эволюции растений.

РАЗВИТИЕ ЩИТОВИДНОЙ ЖЕЛЕЗЫ В РАННЕМ ПОСТЭМБРИОГЕНЕЗЕ *COREGONUS PELED*, *GASTEROSTEUS ACULEATUS* И *SANDER LUCIOPERCA*

Кондакова Е.А.[1,2]*, Бабина П.В.[1], Надточий Е.В.[1], Богданова В.А.[2], Лютиков А.А.[2]

[1]Санкт-Петербургский государственный университет

[2]Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берг*а)*

**e-mail: 23eak@mail.ru; katekondakova1989@gmail.com*

Тиреоидные гормоны имеют критически важное значение для процессов развития и жизнедеятельности позвоночных животных (Power et al., 2001). Однако, сведения о морфогенезе, организации и функционировании щитовидной железы (ЩЖ) у Teleostei остаются неполными. Выделяют четыре типа организации ЩЖ костистых рыб. Наиболее распространенным является II тип: не инкапсулированные фолликулы ЩЖ, диффузно расположенные в жаберной области (Chanet, Meunier, 2014). Стадия, на которой появляется ЩЖ, отличается у разных видов (Tanaka et. al, 1995).

Нами была исследована ЩЖ личинок трех видов костистых рыб — *Coregonus peled* (Salmonidae, Coregoninae) до перехода от личинки к мальку (метаморфоза), *Sander lucioperca* (Percidae, Luciopercinae) и *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae) во время желточного и смешанного питания.

Зародыши и личинки *C. peled* и *S. lucioperca* были получены на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» (Ленинградская обл.), где они развивались в пресной воде при естественном температурном режиме. Зародыши *G. aculeatus* были получены в результате искусственного

оплодотворения на учебно-научной базе «Беломорская». Икра развивалась в морской воде при температуре 19 °С. Для анестезии использовали гвоздичное масло либо лидокаин. Личинки были зафиксированы жидкостью Буэна. Серийные парафиновые срезы в 2-3 плоскостях окрашивали гематоксилином Карацци и эозином.

Функциональные фолликулы ЩЖ *C. peled* появляются в позднем эмбриогенезе, располагаются в жаберной области. Во время перехода от личинки к мальку насчитывается 33-52 фолликула, средняя высота тиреоцитов 5,55 ± 0,11 мкм, средний короткий диаметр фолликулов 20,79 ± 0,77 мкм, средний длинный диаметр - 39,82 ± 1,71 мкм. По форме они чаще всего эллиптические или немного изогнутые. Рост щитовидной железы *C. peled* происходит только за счет увеличения числа фолликулов. У *G. aculeatus* на 0 день после вылупления (дпв) присутствуют наполненные коллоидом фолликулы ЩЖ. На 6 дпв количество фолликулов — 11-13. Средняя высота тиреоцитов 4,01 ± 0,14 мкм, средний короткий диаметр фолликулов 15,72 ± 0,50 мкм, средний длинный диаметр 24,57 ± 1,44 мкм. У большинства личинок фолликулы диффузно располагаются в жаберной области. Однако, у двух личинок единичные фолликулы находились на стенке bulbus arteriosus — это может быть эктопией или вариантом нормальной организации ЩЖ (Тип III, Chanet, Meunier, 2014). В день вылупления у *S. lucioperca* имеется до трех наполненных коллоидом фолликулов ЩЖ в бранхиальной области, фолликулы в других местах отмечены не были. На 1 дпв (день перехода к смешанному питанию) имеется 4-5 фолликулов. Средняя высота тиреоцитов 3,66 ± 0,34 мкм, средний короткий диаметр фолликулов 11,2 ± 1,68 мкм, средний длинный диаметр 23,72 ± 2,40 мкм. К 17 дпв (конец периода смешанного питания) количество фолликулов - 3-6. Средняя высота тиреоцитов 5,56 ± 0,27 мкм, средний короткий диаметр фолликулов 20,76 ± 2,11 мкм, средний длинный диаметр 51,06 ± 5,98 мкм. Фолликулы преимущественно эллиптические. Жаберная область не пигментирована. У *C. peled* и *G. aculeatus* меланофоры жаберной области прилежат к фолликулам ЩЖ. Таким образом, у представителей всех трех видов ЩЖ относится к II типу организации и появляется до начала смешанного питания.

Авторы благодарят РЦ РМиКТ СПбГУ.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЗНООБРАЗИЯ ТЕКАТНЫХ ГИДРОИДНЫХ (CNIDARIA, HYDROZOA, LEPTOTHECATA)

Косевич И.А.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

e-mail: ikosevich@gmail.com

Традиционная классификация многоклеточных организмов основана на анализе всего множества доступных признаков современного организма (морфологических, анатомических, цитологических, биохимических, молекулярно-генетических и т.п.). Это позволяет классифицировать известные объекты и формулировать некоторые выводы о филогении определенных групп внутри отдельного таксона более высокого ранга. Лишь небольшое число исследований посвящено анализу групп организмов с точки зрения реализованных и возможных форм с целью определения границ и параметров морфопространства, что позволяет описать и объяснить все морфологическое разнообразие в пределах отдельного таксона (напр., Беклемишев, 1975; Ягунова, 2005; Beloussov, 1975, 1991; Gerber, 2027, 2019; Saunders et al., 2008; и др.). Большинство таких работ посвящено онтогенетическим и эволюционным изменениям скелета позвоночных животных.

Стрекающие (Cnidaria) характеризуются простым планом организации. Модульная организация колониальных гидроидных основана на регулярно повторяющемся морфогенезе ее основных модулей. В группе текатных гидроидных (Cnidaria, Hydrozoa, Leptomedusae) повторяющийся морфогенез боле очевиден, чем в родственной группе атекатных гидроидных (Anthomedusae). Это связано с тем, что у текатных гидроидных удлинение разветвленного тела колонии и формообразование обеспечивается функционированием специальных модулей колонии — так называемых верхушек роста. Благодаря этому, текатные гидроидные демонстрируют высокий уровень разнообразия морфологической и пространственной органи-

зации побегов колонии. Мы предлагаем морфогенетическую (параметрическую — Любищев, 1966; Beloussov, 1991) классификацию текатных гидроидных, основанную на анализе основных процессов, определяющих рост и морфогенез колонии. Таковыми являются пространственная и временная корреляция между пролиферацией клеток, их миграцией и морфогенезом, ростовые пульсации как основный механизм морфогенетической активности, закономерности и характер выделения перисарка (внешнего скелета), и наличием определенных морфогенетических ограничений. Два параметра — возможность увеличения диаметра верхушки роста в течение формирования междоузлия и изменение относительного времени закладки очередной верхушки роста — определяют основные тенденции в формообразовании колонии. Дополнительные параметры, необходимые для детального анализа морфотипов, это скорость затвердевания перисарка, взаимодействие близко расположенных зачатков, контроль расстояния между соседними зачатками и определение их судьбы. К морфогенетическим ограничениями относятся отсутствие процессов инвагинации пластов при морфогенезах на всех стадиях жизненного цикла Гидроидных (Черданцев, 2003), невозможность дихотомического ветвления и невозможность реализации определенных сочетаний разных модулей в точке ветвления побега. Предлагаемая классификация выявляет основные тенденции в эволюции морфогенеза текатных гидроидных и демонстрирует значительный параллелизм между разными семействами. Существенно более низкое морфологическое разнообразие колоний атекатных гидроидных связано с характером роста побегов отсутствием жесткого внешнего скелета вокруг гидрантов.

Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова.

КЛЕТОЧНЫЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ АСПЕКТЫ РАННЕГО НЕЙРОГЕНЕЗА У АННЕЛИД

Костюченко Р. П.

Санкт-Петербургский государственный университет

e-mail: kostyuch@mail.ru

Проблема формирования и преобразования сложных систем многоклеточных организмов, прежде всего, нервной системы, является одним из ключевых моментов в понимании механизмов индивидуального развития и причин морфологического разнообразия. Однако трактовка эволюции механизмов развития осложнена разнообразием и пластичностью морфогенезов, реализуемых как в ходе эмбрионального, так и постэмбрионального развития, в том числе на уровне создания новых индивидуумов путем бесполого размножения. Более того, консервативность процессов формирования нервных паттернов и морфологии может, на самом деле, отражать и конвергенцию в ходе эволюции. Многие из генетических факторов, которые определяют нейральные предшественники и впоследствии направляют нейроэктодермальные клетки через их пролиферативную фазу к стадиям постмитотических нейронов, дальнейшей спецификации и дифференцировки, по-видимому, высококонсервативны у многоклеточных животных. До недавнего времени подобного рода умозаключения строились на основе знаний по нескольким модельным организмам и лишь сейчас, благодаря появлению работ на более широком наборе животных, можно делать вывод об их консервативной роли более уверенно.

В настоящей работе были использованы виды аннелид, дающие возможность исследовать разнообразие эмбриональных и постэмбриональных событий, включая формирование целых отделов центральной нервной системы de novo при бесполом размножении. В результате нами были выявлены особенности нервной системы, последовательность событий в ее развитии и преобразования; идентифицирован целый набор генов, связанных с ранним нейрогенезом, и подробно описан характер их экспрессии. Полученные результаты будут способствовать пониманию эволюции морфологического разнообразия и консервативных механизмов развития животных.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНАЯ КОМПАРТМЕНТАЛИЗАЦИЯ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА МОРСКОГО ЕЖА *DIADEMA SETOSUM* КАК ФАКТОР ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МИКРОБИОМА

Кравченко С.В.[1]*, **Бритаев Т.А.**[2]

[1]Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрябина РАН

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

**e-mail: svkraft@yandex.ru*

Пищеварительный тракт морского ежа представляет собой неоднородную среду: его отделы могут создавать разные условия для обитающих там микроорганизмов. Пространственная организация кишечной микробиоты описана у ряда морских ежей (Hakim et al., 2019; Masasa et al., 2023), однако её воспроизводимость у *Diadema setosum* между выборками оставалась неясной. Мы исследовали связь состава бактериальных сообществ с отделом кишечника в материалах двух лет.

Проанализированы данные метагеномного секвенирования 81 образца, в том числе 56 кишечных (38 за 2024 г. и 18 за 2025 г.). В 2024 г. для 12 животных имелись сопоставленные пробы переднего и заднего отделов, а в 2025 г. для шести животных — пробы всех трёх отделов. Прочтения классифицировали с помощью Kaiju; для образцов 2025 г. результаты дополнительно проверяли методом Kraken2/Bracken. Состав сообществ сравнивали по расстояниям Брея—Кёртиса с использованием PERMANOVA и перестановок меток отделов внутри животных.

В обеих выборках состав бактериальных сообществ был связан с анатомическим отделом кишечника. Для парного сравнения переднего и заднего отделов в 2024 г. частная R^2 составила 0,557 ($p = 0,00146$), а для общего эффекта трёх отделов в 2025 г. — 0,866 ($p = 0,00193$; Kaiju). Анализ Kraken2/Bracken также подтвердил общий эффект (частная $R^2 = 0,579$; $p = 0,00154$). Вместе с тем после поправки Холма ни одно отдельное попарное сравнение отделов в 2025 г. не достигло статистической значимости (передний и задний отделы: $p = 0,09375$).

В выборке 2024 г. различия 113 из 126 исследованных родов выдержали поправку на множественные сравнения ($q < 0,05$). Для 99 из них направление изменений совпало не менее чем у пяти из шести животных в 2025 г. В переднем отделе относительно чаще встречался *Acinetobacter*, в заднем — *Photobacterium*, *Ferrimonas* и *Ruegeria*. Эти различия относятся к относительной представленности таксонов и не доказывают физиологическую активность или патогенность бактерий.

Таким образом, данные свидетельствуют о воспроизводимой пространственной неоднородности бактериального состава кишечника *Diadema setosum*. Причины этой неоднородности ещё предстоит проверить: дальнейшая работа будет посвящена функциональным генам и условиям среды в отдельных отделах.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ № 24-14-00288.

ФОРМИРОВАНИЕ ПЛАНА СТРОЕНИЯ ПРЕСНОВОДНОЙ ГУБКИ *EPHYDATIA FLUVIATILIS*: ГЕОМЕТРИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И РОЛЬ СИГНАЛЬНЫХ КАСКАДОВ

Краус Ю.А[1, 2]*, Мельников Н.П.[2], Петрова М.А.[1, 2], Андронова Е.И.[1], Богомолов А.И.[1], Лавров А.И.[2], Финошин А.Д.[1], Соколова А.М.[1], Воронежская Е.Е.[1]

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

[2]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

**e-mail: yuliakraus2@gmail.com*

Коллективная миграция клеток (КМК) — пластичный и морфологически разнообразный процесс, в ходе которого множество клеток координированно перемещаются (иногда на значительные расстояния), обеспечивая формирование структур, тканей и органов (Norden,

Lecaudey, 2019). Выделяют два "крайних" варианта КМК (Shellard, Mayor, 2019): (1) клетки обладают индивидуальной полярностью, но их миграция определяется взаимодействиями с другими клетками коллектива; (2) клеточный коллектив движется как надклеточная единица — система, обладающая полярностью, четко выраженными клетками-лидерами и клетками-последователями, которые не способны мигрировать самостоятельно. Однако в современных работах подчеркивается, что между этими крайними точками существует континуум вариантов коллективного поведения клеток (Stock, Pauli, 2021). Крайне мало известно о том, от чего зависит использование клетками того или иного варианта поведения. Поэтому особый интерес представляет изучение объектов, которые в ходе онтогенеза демонстрируют максимально широкий спектр вариантов КМК.

Как нам удалось показать, к таким модельным объектам относится геммула пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis*. Геммула — покоящаяся стадия жизненного цикла, помогающая губкам пережить неблагоприятные условия. Внутри геммулы, покрытой плотной оболочкой, находится масса клеток, которые при улучшении условий выходят наружу и формируют тело новой губки. Клетки *E. fluviatilis*, выходящие из геммулы, образуют миграционный фронт, распространяющийся по субстрату. Последовательные стадии прорастания геммулы, формирования и распространения миграционного фронта, были исследованы методами световой и конфокальной микроскопии, морфометрического анализа, фармакологических экспериментов, а также транскриптомики.

Методами геометрической морфометрии была охарактеризована динамика ряда параметров, описывающих изменение морфологии миграционного фронта (особенно его края). Анализируя динамику поведения системы, удалось выявить переход между двумя фазами развития фронта. Для первой фазы характерна высокая амплитуда колебания параметров системы. Она соответствует фазе координированной миграции индивидуальных клеток. Для второй фазы характерны незначительные колебания параметров. После перехода к этой фазе, фронт ведёт себя как механически целостная система, что соответствует КМК, объединенных в надклеточную структуру. Переход между этими фазами соответствует формированию надклеточного актинового кабеля, объединяющего клетки края фронта.

Мы показали, что координированная миграция клеток геммулы и формирование стабильной морфологии миграционного фронта зависит от активности тех же высоко консервативных сигнальных каскадов, которые регулируют КМК у билатерий — MAPK, TGF-beta, Rho/Ras и mTOR. Так, ингибирование активности Rho сигналинга приводило к дезорганизации поведения клеток и отсутствию второй фазы развития фронта: он никогда не превращался в высоко упорядоченную, механически интегрированную систему.

По результатам наших исследований можно заключить, что геммула пресноводной губки — многообещающая модельная система для изучения разнообразных вариантов КМК, протекающих в контексте целостного развивающегося организма.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 24-14-00452 (https://rscf.ru/project/24-14-00452/).

НЕ СЕГМЕНТАМИ ЕДИНЫ: МИОГЕНЕЗ *LYMNAEA STAGNALIS* (GASTROPODA: HETEROBRANCHIA) В КОНТЕКСТЕ ЭВОЛЮЦИИ ОСЕВОЙ МУСКУЛАТУРЫ У ТРОХОФОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Кузнецов К.О.[1,3]*, Богомолов А.И.[1], Апарина М.С.[1,2], Мамаева М.В.[1], Воронежская Е.Е.[1], Ивашкин Е.Г.[1,2]

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

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

[3] Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

**e-mail: karen.kuznetsov2002@gmail.com*

Палеонтологическая летопись сохранила многочисленные свидетельства метамерной организации древних животных, однако предоставляет меньше информации о происхождении и эволюции неметамерных планов строения. В частности, остаётся дискуссионным во-

прос о том, какие изменения претерпела мускулатура в ходе эволюции моллюсков, потерявших метамерную организацию тела и осевой мускулатуры. Мышечные ткани редко сохраняются в ископаемом состоянии, поэтому важным источником информации об их эволюции становится сравнительное изучение эмбриогенеза современных видов.

Особый интерес представляет пространственно-временная организация миогенных предшественников, которая определяется активностью миогенных регуляторных транскрипционных факторов, участвующих в спецификации и дифференцировке мышечных клеток. Одним из таких факторов является *MyoD*. У полихет MyoD-положительная мезодерма демонстрирует однозначно метамерную организацию, а разрастаясь, даёт начало продольной мускулатуре. В нашей работе мы исследовали пространственно-временную динамику экспрессии MyoD в ходе личиночного развития и метаморфоза пресноводного моллюска *Lymnaea stagnalis*. Использовали мультиплексную флуоресцентную in situ-гибридизацию, окрашивание F-актина фаллоидином и конфокальную микроскопию.

Мы показали, что первоначально MyoD-положительная мезодерма имеет билатерально-симметричную организацию. В ходе развития от трохофоры до раннего велигера обособленные домены расширяются в направлении зачатка мантийной полости и сливаются, образуя непрерывную заднюю миогенную территорию, что пространственно сопряжено с обособлением ноги и появлением первых различимых мышечных волокон. В дальнейшем MyoD-положительные территории распространяются в переднем направлении и объединяются в области задней части головы, формируя непрерывный кольцевой домен на границе дорсальной и вентральной частей тела моллюска. Внутри MyoD-положительного домена на границе висцеропаллиума и цефалоподиума формируется кольцевая мышца. Меньшие по объёму участки MyoD-положительной мезодермы участвуют в формировании мышечных структур головы, а также асимметрично распространяются в ходе торсиона — одного из характерных морфогенетических процессов гастропод. Таким образом, в ходе развития *L. stagnalis* исходная консервативная организация MyoD-положительной мезодермы, сходная с таковой у полихет, преобразуется в непрерывный вентральный домен и кольцевую мышцу, ассоциированную с формированием мантийной складки — одной из ключевых черт, формирующих план строения моллюсков.

Полученные результаты позволяют обсуждать эволюционную преемственность пространственной организации миогенных предшественников и молекулярных механизмов формирования осевой мускулатуры, участвующей в формировании принципиально различных планов строения тела трохофорных животных.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РНФ № 22-14-00375-П.

РЕГЕНЕРАЦИЯ У ГУБОК: РАЗНООБРАЗИЕ МЕХАНИЗМОВ И ОБЩИЕ ПРИНЦИПЫ

Лавров А.И.[1,2]*, Мельников Н.П.[1,2], Скоренцева К.В.[3], Большаков Ф.В.[1], Борисенко И.Е.[4], Ересковский А.В.[3,5]

[1]Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

[2]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

[3]Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

[4]Санкт-Петербургский государственный университет

[5]Университет Экс-Марсель, Франция

**e-mail: lavrovai@my.msu.ru*

Губки (тип Porifera) — древняя эволюционная линия животных с уникальной анатомической и цитологической организацией. Они обладают высоким регенеративным потенциалом и демонстрируют широкий спектр восстановительных процессов: от заживления небольших ран до восстановления целого организма путём реагрегации из клеточной суспензии.

Исследования разных типов восстановительных процессов у представителей классов Demospongiae (*Halisarca dujardinii*, *Aplysina cavernicola*), Calcarea (*Leucosolenia corallorrhiza*, *Paraleucilla magna*) и Homoscleromorpha (*Oscarella lobularis*) показывают, что в основе как репаративной регенерации, так и реагрегации из клеточной суспензии у губок лежит высокая пластичность их тканей и клеток. Во всех исследованных случаях восстановление исходной организации осуществляется путем перестройки тканей, сопровождающейся активными клеточными миграциями и массовым репрограммированием клеток. Клеточная пролиферация во всех исследованных репаративных процессах оказывается подавленной и восстановление утраченных структур происходит без её участия: функциональные эксперименты показывают, что полная регенерация возможна даже при блокировке пролиферации. Вклад программируемой клеточной гибели ограничивается элиминацией поврежденных клеток на ранних этапах процессов.

Однако существуют и различия в протекании репаративных процессов у исследованных видов губок, которые, судя по всему, связаны с их филогенетическим положением. Так, у представителей класса Demospongiae значительный вклад в восстановительные процессы вносят клетки мезохила, а перестройки тканей происходят благодаря морфогенезам мезенхимального типа. У представителей классов Calcarea и Homoscleromorpha, напротив, центральную роль играют эпителиальные клетки, участвующие в согласованных перемещениях и изменениях формы, характерных для эпителиальных морфогенезов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 23-74-10005П).

ЛАМЕЛЛО-ФИБРИЛЛЯРНАЯ МИКРОСТРУКТУРА РАКОВИНЫ У ОРДОВИКСКИХ КРАНИИД И ЕЁ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ МИКРОСТРУКТУР LOPHOTROCHOZOA

Мадисон А.А.

Палеонтологический институт РАН

e-mail:moondog@yandex.ru

Раковина краниид состоит из первичного, переходного и вторичного слоёв. Тип секреции краниид изучался на примере *Novocrania anomala* (Müller, 1776); её раковина состоит из первичного (наружного) игольчатого слоя и полуперламутрового слоя, состоящего из закручивающихся по спирали ламин. Микроструктуре *Novocrania* посвящено несколько статей, другие современные краниды не изучены. В 1997 году Т.Н. Смирнова описала из юры и мела необычный прослой в раковине краниид, состоящий из ромбических кристаллитов (толщина 8-12 мкм, длина 15-30 мкм), расположенных почти параллельно внешней поверхности раковины.

Нами было просмотрено несколько сотен створок краниид из верхнего ордовика Эстонии, но только семь образцов сохранили оригинальную микроструктуру. Ламины, известные для современных краниид, отсутствуют, раковина состоит из тонких кристаллитов, сходных с фибрами моллюсков и хиолитов, т.е. полностью отличающихся от фибр ринхонеллиформных брахиопод. Кристаллиты организованы в горизонтальные слои и перпендикулярны друг другу в соседних слоях. Выделяются два типа кристаллитов: мелкие игольчатые, сквозь которые как бы прорываются поры (в этом случае микроструктура напоминает решётку), и длинные кристаллиты, формирующие «прутья», огибающие поры. Такой тип микроструктуры больше всего похож на ламелло-фибриллярную, известную у древнейших моллюсков, хиолитов, кайнозойских серпулид, в фрагмоконах современных спирул.

Ламелло-фибриллярная микроструктура является одним из древнейших типов микроструктур и появляется в палеонтологической летописи практически одновременно с призматической. Обнаружение ламелло-фибриллярной микроструктуры у ордовикских брахиопод подтверждает, что хиолиты, моллюски, аннелиды и брахиоподы являются единой монофиле-

тической группой (Lophotrochozoa) и унаследовали общие генетические механизмы биоминерализации.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ И НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА ГОМОЛОГИЮ ЗАРОДЫШЕВЫХ ЛИСТКОВ

Малахов В.В.*, Ежова О.В.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

**e-mail:vmalakhov@inbox.ru*

В современной системе Eukaryota многоклеточные животные (Metazoa) входят в группу Заднежгутиковых (Opisthokonta), для которых характерно заднее положение жгутика при движении (в отличие от большинства других Eukaryota, которые движутся жгутиком вперед). Такой характер движения обусловлен тем, что Opisthokontha — изначально седентарная группа. Первично седентарный образ жизни характерен для Choanoflagellata (сестринская группа по отношению к Metazoa) и для наиболее примитивных многоклеточных организмов — губок (Porifera). По своему происхождению первичные Metazoa — прикрепленные фильтраторы, возникшие за счет последовательного усложнения колоний седентарных Choanoflagellata. Предки Eumetazoa происходят от прогенетических личинок седентарных Porifera-подобных предков. Ctenophora — наиболее примитивная группа Eumetazoa.

Choanoflagellata и Porifera — микрофаги, их питание осуществляется за счет фагоцитоза и исключительно внутриклеточного переваривания. Происхождение Eumetazoa связано с переходом к макрофагии и внеклеточному перевариванию добычи за счет экзокринной секреции пищеварительных ферментов. В связи с переходом к макрофагии у Eumetazoa появляется мускулатура, нервная система и щупальцевый аппарат, необходимые для овладения крупной добычей. У Diploblastica пищеварительная система состоит из двух компартментов — эктодермальной глотки (в которой осуществляется экзокринная секреция пищеварительных ферментов и внеклеточное переваривание добычи) и энтодермальной выстилки периферических частей кишечной полости (клетки которой обеспечивают фагоцитоз и внутриклеточное переваривание фрагментов добычи). В соответствии с этим гаструляция у Diploblastica происходит в два этапа: на первом внутрь зародыша погружается энтодерма периферических частей целентерона, а на втором — эктодерма глотки.

Клетки стенки глотки Anthozoa демонстрируют экспрессию генов, ортологи которых экспрессируются в средней кишке (foxA, hex) и поджелудочной железе (nkx2.2, tbx2/3, islet, nkx6, hlxb9, soxB1) трехслойных Bilateria (Triploblastica). В то же время, миоэпителиальные клетки выстилки периферических карманов кишечника экспрессируют ортологи генов и факторов транскрипции, которые у Triploblastica локализованы в висцеральной мезодерме (foxC, six4/5 и nkx3), скелетных мышцах (eya, six1/2, six4/5, dachshund и lbx), сердечной мускулатуре (nk4, hand, gata4/5/6, tbx20, tbx4/5, tbx1/10 и mef2) и сомитах позвоночных (paraxis, tbx15/18/22, twist и mox).

Таким образом, как по клеточному составу (наличию экзокринных клеток, секретирующих трипсин, хитиназу и липазу), так и по характеру экспрессии генов и транскрипционных факторов эктодермальная глотка Diploblastica соответствует энтодермальной выстилке средней кишки Triploblastica. Клетки энтодермальной выстилки периферических частей целентерона Diploblastica экспрессируют гены и транскрипционные факторы, характерные для целомической мезодермы Triploblastica. Фагоцитарная активность, характерная для энтодермы Diploblastica, сохраняется в клетках иммунной системы Triploblastica (макрофагах позвоночных и целомоцитах или гемоцитах беспозвоночных), которые развиваются из мезодермы.

Таким образом, энтодерма Triploblastica гомологична эктодермальной глотке Diploblastica, тогда как мезодерма трехслойных Bilateria гомологична энтодерме периферических карманов целентерона Ctenophora и Cnidaria, которая в свою очередь гомологична хоаноцитной выстилке жгутиковых камер Porifera.

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта РНФ 23-14-00047-П.

СЕДЕНТАРНО-ПЕЛАГИЧЕСКИЙ ПРЕДОК BILATERIA: СИНТЕЗ МУЛЬТИ-ДИСЦИПЛИНАРНЫХ ДАННЫХ

Мартынов А.В. [1]*, Коршунова Т.А. [2]

[1]Зоологический Музей МГУ

[2] Институт Биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН

**e-mail: martynov@zmmu.msu.ru*

Bilateria — крупнейшая по составу и разнообразию группа многоклеточных животных (Metazoa), к которой относится и человек. Ввиду этого, корректное понимание основных этапов формирования Bilateria, является ключевым не только для общетеоретических построений, но и для любых практических приложений. В настоящее время доминирует концепция подвижных предков билатерий, или ‘мобильно-центризм’, предполагающая активную подвижность и на личиночном, и на взрослом уровне организации. При таком подходе организация сложных Bilateria фактически возникает «из ниоткуда». Между тем накопленные междисциплинарные данные доказательно свидетельствуют против прямолинейной интерпретации концепции подвижного предка билатерий. При этом в силу методологической инерции любые противоречащие доминирующей теории факты нередко либо игнорируются, либо интерпретируются в пользу ‘мобильно-центризма’. Несмотря на это, объём и комплексный характер современных данных ведут к фундаментальному пересмотру представлений о подвижном предке Bilateria: 1) Если бы предки билатерий были активно-подвижными не только на личиночной, но и на взрослой стадии, то при всё возрастающем объёме данных следовало бы ожидать выявления последовательных стадий трансформации подвижных предков начиная по меньшей мере с рубежа около 570 млн лет назад. Этого не наблюдается. Наоборот, имеются многочисленные свидетельства существенного доминирования седентарных/полуседентарных форм в эдиакарии. При этом структура трубок ряда эдиакарских групп обнаруживает сходство одновременно с представителями таких крупнейших современных надтиповых групп Bilateria, как Lophotrochozoa и Deuterostomia. 2) Если бы дивергенция Cnidaria и Bilateria происходила исключительно на личиночном уровне, это не согласовывалось бы с современными данными о значительном сходстве молекулярно-онтогенетических факторов не только у личинок, но и при формировании взрослой организации Porifera, Cnidaria и Bilateria. 3) Если бы такой ключевой компонент онтогенетических циклов Porifera и Cnidaria, как клональное размножение, не был предковым по отношению к Bilateria, отсутствовала бы совершенно отчётливая тенденция к необратимой редукции клональности у целого ряда групп билатерий высокого ранга (таких, как моллюски, членистоногие или позвоночные). 4) Если бы в качестве предковой формы Bilateria выступали морфологически «простые», но генетически достаточно сложные Xenacoelomorpha, полностью необъяснённым оставалось бы доказанное соответствие между целомической мезодермой Bilateria и эндодермой Cnidaria, поскольку у Xenacoelomorpha целом отсутствует. 5) Если бы предками билатерий были организмы с развитой сегментацией, имелись бы чёткие и недвусмысленные свидетельства базального положения сегментированных форм в каждом из типов Bilateria и универсального характера закономерностей сегментации у всех билатерий. При этом не только отсутствуют подобные свидетельства, но и общий молекулярный механизм сегментации у Bilateria в настоящее время отвергнут рядом независимых исследований. 6) Если бы эволюционная история Bilateria шла от предковой мобильности к исключительно вторичной седентарности, имелись бы чёткие молекулярно-генетические свидетельства в пользу этого. Напротив, имеются существенные современные филогеномные данные о ‘растворении’ дихотомии Proto-/Deuterostomia, причём целый ряд базальных представителей этих групп имеет отчётливую седентарную или полуседентарную организацию. Таким образом, последовательное применение онтогенетического подхода к анализу эволюционных модификаций предковых циклов Metazoa на всех уровнях (от морфологического до молекулярного), позволяет объединить современные филогеномные и палеонтологические данные и

служит сильным доказательством седентарно-пелагической предковой организации Bilateria, которая характеризуется подвижной личинкой и седентарной или полуседентарной взрослой организацией с развитым клональным размножением. Работа выполнена в рамках госзаданий МГУ имени М.В. Ломоносова и ИБР РАН (No. 0088-2024-0011).

СЛЕДЫ ЗОНЫ РОСТА У *DIMORPHILUS GYROCILIATUS*.

Матвеичева Е.П.[1]*, Ивашкин Е.Г.[1], Кулакова М.А.[2]

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

[2]Зоологический институт РАН

**e-mail:matveich_eva@hotmail.com*

У многих аннелид формирование сегментированного тела включает последовательное добавление сегментов из предпигидиальной зоны роста. Однако у некоторых миниатюрных представителей число сегментов фиксировано, а их постэмбриональное добавление отсутствует. Изучение таких животных позволяет выяснить, как изменяется пространственно-временная организация клеточной пролиферации при ограничении сегментообразования. Миниатюрная аннелида *Dimorphilus gyrociliatus* принадлежит к семейству Dinophilidae и характеризуется выраженными педоморфными особенностями организации. У самок формируется шесть туловищных сегментов, число которых впоследствии не увеличивается. Мы исследовали распределение клеточной пролиферации в эмбриогенезе этого вида, уделив особое внимание её связи с элонгацией тела и формированием сегментов. Для выявления клеток, проходящих S-фазу клеточного цикла, использовали включение аналога тимидина EdU в синтезируемую ДНК с последующей флуоресцентной детекцией. Распределение EdU-положительных клеток анализировали на последовательных стадиях развития и сопоставляли с основными морфогенетическими событиями. На стадии трохофоры интенсивная пролиферация охватывает область формирования первых четырёх туловищных сегментов. После начала элонгации тела интенсивная пролиферативная активность выявляется в области формирования задних сегментов. На обоих этапах пролиферирующие клетки распределены по всей соответствующей области. Таким образом, задняя пролиферация не ограничена узкой терминальной зоной, последовательно производящей новые сегменты: задние сегменты формируются в пределах протяжённого пролиферативного домена. Полученные данные выявляют последовательную смену переднего и заднего пролиферативных доменов при формировании сегментированного тела *D. gyrociliatus*. Такая организация роста отличается от последовательного добавления сегментов из предпигидиальной зоны и позволяет обсуждать преобразование клеточных механизмов сегментообразования у миниатюрных аннелид с фиксированным числом сегментов. Возможная эволюционная связь заднего пролиферативного домена с зоной роста других аннелид требует сопоставления его тканевой организации, молекулярных характеристик и судьбы составляющих его клеток.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ТРАНСКРИПТОМИКА ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ МОРФОГЕНЕЗОВ У ГУБКИ *HALISARCA DUJARDINII*

Мельников Н.П.[1,2]*, Лавров А.И.[1,2], Скоренцева К.В.[3], Большаков Ф.В.[1], Ересковский А.В.[3,5], Борисенко И.Е[4].

[1]Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

[2]Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

[3]Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

[4]Санкт-Петербургский государственный университет

[5]Университет Экс-Марсель, Франция

**e-mail: npmelnikoff@gmail.com*

Способность многоклеточных животных к репаративной регенерации является важной частью их жизнедеятельности. Обеспечивающие восстановление целостности тканей процессы пролиферации, миграции и дифференцировки клеток регулируются комплексом генетических программ, многие из которых считаются синапоморфиями Metazoa. В данном контексте многообещающими моделями являются представители древних эволюционных линий многоклеточных животных — в частности, губки.

В данной работе на примере обыкновенной губки *Halisarca dujardinii* рассматривается возможность прямого сравнительного анализа транскрипционного ландшафта реагрегации после диссоциации на отдельные клетки и регенерации стенки тела. С применением методы секвенирования тотальной мРНК и анализа взвешенных сетей коэкспрессии генов (WGCNA) был получен набор консенсусных кластеров коэкспрессии — наборов генов, которые демонстрируют схожее поведение в ходе обоих процессов. Был выделен набор «центральных» генов, обладающих наибольшей корреляцией с общим профилем экспрессии кластеров; для кластеров, повышающих экспрессию в ответ на ранение/диссоциацию, «центральные» гены были обогащены в транскрипционных факторах. Наконец, по характеру паттернов экспрессии кластеров была проведена попытка сопоставления стадий реагрегации и регенерации.

Функциональный анализ кластеров свидетельствует об активации в ходе обоих процессов программ эпителиально-мезенхимного перехода и поддержания стволовых клеток. В то же время экспрессия генов-маркеров клеточного цикла подавляется, а компоненты сигнальных каскадов (Wnt, Hippo, TGF-beta) демонстрируют смешанную экспрессию. Совокупность данных позволяет рассматривать реагрегацию и регенерацию стенки тела как морфаллактические репаративные процессы, опирающиеся преимущественно на пластичность клеток, а не на клеточную пролиферацию.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 23-74-10005).

ПАЛЕОЗОЙСКИЕ ИСТОКИ ПРОИСХОЖДЕНИЯ АРТИКУЛЯТНЫХ МОРСКИХ ЛИЛИЙ

Миранцев Г.В.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: gmirantsev@gmail.com

Все современные криноидеи относятся к подклассу артикулят (Articulata). Древнейшие ископаемые остатки артикулят относятся к раннему триасу, а все мезо-кайнозойское разнообразие морских лилий также представлено исключительно артикулятами. В конце пермского периода вымирают практически все палеозойские подклассы морских лилий. Предполагается, что артикуляты возникли из небольшой линии продвинутых кладидных криноидей таких как ампелокриниды (Ampelocrinidae). Ампелокриниды и близкие к ним семейства, широко распространенные уже в карбоне, обладали рядом прогрессивных признаков. К ним относятся развитие лигаментных сочленений (сизигийных и криптосизигийных) в руках, приведшее к появлению процесса аутотомии рук, редукция анальных табличек, разви-

тие пятигранного стебля с сильно развитыми циррусами, появление циррусных фасеток с поперечными гребнями и др. Данные признаки нередко комбинируются в разных сочетаниях у разных палеозойских семейств и родов.

ПАРАЛЛЕЛИЗМЫ КАК ЯРКАЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ (О ЧЕМ ГОВОРИТ РАЗНООБРАЗИЕ СТРУКТУРЫ СКОРЛУПЫ ЯИЦ ПТИЦ И ДИНОЗАВРОВ)

Михайлов К.Е.

Палеонтологический институт им А.А.Борисяка РАН

email: mikhailov@paleo.ru

Параллелизмы представляют собой неизбежное проявление ограниченности числа степеней свободы в генезисе любой биологической организации. Для каждого филума характерна своя особая диагностичная «система запретов» в протекании формативных процессов, которая и приводит к повторяемости результата внутри разных ветвей филума, в том числе и «в обход» ближайших точек расщепления сестринских ветвей. Это снова наполняет классические образы типологии («тип организации», «макротаксон», «ранг таксона») конкретным биологическим смыслом. Яркие примеры частоты параллелизмов дают биокристаллические материалы (БКМ), в том числе и скорлупа яиц зауропсид. Прослежены закономерные повторения в изменении микроструктурных профилей скорлупы яиц «орнитоидного типа» (мегаклады Maniraptora \ Pennaraptora \ Avialae). Эти повторения хорошо выявляются через маркировку «профилями» схемы генеалогии рецентных отрядов и семейств птиц, надежно выявляемой по ядерной ДНК (сразу несколько фундаментальных работ за последние 5 лет). Откалиброванный статус изменения «профилей» позволяет надежно опознавать параллелизмы и в меловой скорлупе яиц разных ветвей манирапторов, как и у динозавров в целом. Кладистическая парадигма не учитывает реальной частоты параллелизмов и поэтому заведомо неполна в отображении состава закономерностей структурной эволюции. Вызывает большой скепсис сама эволюционная осмысленность детальных кладограмм «яиц и скорлупы», ставших столь популярными в изложении ископаемого оологического материала. С одной стороны, без понимания генезиса признаков легко «назначаются» синапоморфиями те сходства, которые неоднократно повторяются в разных эволюционных линиях «хозяев яиц». С другой стороны, важные признаки зональности БКМ, за которыми стоят какие-то знаковые «события» в регуляции физиологического гомеостаза, уходят в «корзину» гомоплазий (где не различаются параллелизмы и конвергенция), и к ним автоматически теряется интерес.

Делается вывод, что эволюции структуры скорлупы, как «ветвящейся истории», по существу, не было. Во всех крупных филумах зауропсид (черепахи, крокодилы, динозавры + птицы) *твердая скорлупа* появилась автономно. Скорее всего, это произошло не ранее ранней юры. Более того, появление фактов об отсутствии *твердой скорлупы* в яйцах рогатых динозавров (Norell et al., Science, 2020) оставляет ведущей презумпцию, что даже только у динозавров твердая скорлупа появилась независимо по крайней мере дважды. Важнейшим событием в дальнейшей «эволюции скорлупы» (внутри клады Dinosauria) стало появление многозональности «профиля» у части манирапоторов и, главное, особой зоны БКМ с *чешуйчатой ультраструктурой* [настоящий «гибридный», или композитный, материал, синтезируемый на основе сложной 3D-сети органического матрикса под контролем белков (остеопонтина) над быстрым ростом нанодоменов кальцита]. Эта зона выявляется у всех птиц (Avialae), овирапторозаврид и дромеозаврид, но остается загадочно недоказанной для троодонтид. Дискретное разнообразие «профилей» скорлупы внутри юрско-меловых ветвей Maniraptora более всего сообразно картине «архаичного многообразия» (Ю.В.Мамкаев). В кайнозойской истории мегаклады Avialae новшества в «профиле» скорлупы» также появлялись не часто, и снова параллельно в удаленных «молекулярных отрядах» птиц. Все они с очевидностью связаны с базальной дивергенцией отрядов на границе мела\палеоцена и палеоцена\эоцена. Появление таких «новшеств» скорее всего опять же косвенно маркирует какие-то пороговые изме-

нения в регуляции базовой физиологии организма (например, кальциевого обмена). Вопрос подробно разбирается в последней монографии автора (Mikhailov 2025).

ВАРИАТИВНОСТЬ ПОСТЛАРВАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ СИКОНОИДНЫХ ИЗВЕСТКОВЫХ ГУБОК (CALCARONEA, LEUCOSOLENIDA)

Нефедова Е.А.[1]*, Хабибулина В.Р. [2]

[1]Зоологический институт РАН

[2]Санкт-Петербургский государственный университет

**e-mail: k_nefedova@inbox.ru*

Представления об особенностях постларвального развития известковых губок сложились к середине XX века. У *Sycon raphanus*, в изложении Тюзе (Tuzet, 1973), после экскурвации амфибластула покидает материнский организм, оседает на субстрат и претерпевает метаморфоз, превращаясь в асконоидный олинтус. Олинтус, в свою очередь, в процессе роста и развития, постепенно трансформируя стенку атриума, преобразуется в сиконоидную губку. Термин «olynthus», использованный Геккелем для наименования рода (Haeckel, 1872), характеризуемого наиболее простой организацией скелета и водоносной системы сейчас служит для обозначения стадии развития губки от появления оскулюма до формирования радиальных камер.

Длительный опыт работы с морскими аквариумами позволил нам ввести в культуру одного из представителей рода *Sycon*. А это, в свою очередь, дало возможность многократно проследить развитие этой губки от амфибластулы до дефинитивного организма и сравнить полученный нами результат с описанными выше представлениями. Наблюдения проводились в течение десяти лет, материал собирали многократно по мере формирования интересующих нас стадий онтогенеза. Принадлежность морфологически различающихся стадий к одному жизненному циклу подтверждена результатами секвенирования участка 28S рДНК.

В процессе наблюдения было обнаружено, что постларвальное развитие известковой губки *Sycon* sp. может протекать двумя способами: описанным выше — с формированием сиконоидной губки из небольшой вертикально расположенной асконоидной губки (олинтуса), и ранее не исследованным, включающим стадию долгоживущей стелющейся ветвящейся асконоидной губки, появляющейся в результате метаморфоза осевшей личинки. Во втором случае стелющаяся асконоидная губка напоминает, скорее, представителей рода *Leucosolenia*. Секвенированные нами части последовательности 28S у асконоидных и сиконоидных образцов совпали полностью. В дальнейшем отдельные участки ветвящейся асконоидной губки могут отмирать или превращаться в сиконоидные. Таким образом, результатом постларвального развития может быть: (1) одиночная сиконоидная губка, (2) ветвящаяся асконоидная губка, (3) несколько отдельных сиконоидных губок или (4) губка, совмещающая признаки сиконоидной и асконоидной организации.

Появление ветвящейся асконоидной стадии в развитии *Sycon* sp. либо способствует изменению расположения губки на субстрате относительно места оседания личинки, либо приводит к формированию нескольких губок из одной осевшей личинки. По-видимому, выявленный дополнительный вариант развития нужно рассматривать как способ найти более подходящее место для роста в случае неудачного оседания личинки или как способ “случайного” бесполого размножения. Функционально, стелющийся асконоидный участок губки можно было бы рассматривать как столон, однако морфологически он не отличим от любой другой асконоидной губки. Также описанные выше наблюдения подводят нас к необходимости определения границ стадии “олинтус”.

Исследованный нами представитель рода *Sycon* демонстрирует два варианта постларвального развития. Наблюдаемые нами губки, принадлежащие одному виду, но развивавшиеся разными способами, имеют значительно различающееся морфологическое строение. Сиконоидная форма по всем таксономическим признакам соответствует роду *Sycon* семейства Syconidae. Асконоидную форму по морфологическим признакам следовало бы отне-

сти к роду *Leucosolenia* семейства Leucosoleniidae. Таким образом, результаты наших исследований показывают, что современная концепция выделения родов и семейств по признаку строения водоносной системы не верна, как минимум, в отношении двух указанных семейств.

ПУТИ СТРУКТУРНЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ПРИ СОПРЯЖЕННОМ СТАНОВЛЕНИИ МНОГОКЛЕТОЧНОСТИ И МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Нотов А.А.

Тверской государственный университет

e-mail:anotov@mail.ru

Большинство современных эволюционных теорий базируются на принципах редукционизма (Протасов, 2015; Protasov, 2015). Они анализируют процессы биологической эволюции, не принимая во внимание, что биосфера эволюционировала как единая целостная система. Системная теория эволюции, предложенная В.А. Красиловым (Krassilov, 2014, 2015), делает акцент на функциональную эволюцию систем различных структурных уровней, что неизбежно приводит к представлениям о когерентной и некогерентной эволюции, о соотношении способов сопряжения, их роли в коэволюционных процессах. Развитие этого подхода позволяет соотнести различные уровни и аспекты анализа, выявлять качественно иные связи и взаимозависимости в разных размерностях для основных компонентов биоты и в биотоценогенезе в целом (Notov, 2025, 2026; Poquita-Du et al., 2026).

Исключительное значение для развития системной теории эволюции может иметь фронтальный анализ путей структурных преобразований при сопряженном становлении многоклеточности и модульной организации (Notov, 2026).

Наряду с колоссальным многообразием форм сложной многоклеточности и вариантов структурной организации модульных организмов, типологизация которых уже представляет специальный интерес, выявление способов сопряженной трансформации структур и систем различных уровней, ориентировано на комплексный анализ разноплановых внутренних и внешних связей.

Сама по себе проблема формирования сложной многоклеточности и модульности является междисциплинарной (Иванов, 1968; Niklas et al., 2014; Mills, Simpson, 2026; Jorge et al., 2026; Ros-Rocher et al., 2026). Неоднократно предпринимались попытки найти общие этапы преобразования морфогенеза у растений и модульных животных, которые соотносили с модуляризацией (возникновение повторяющихся пространственных единиц), субфункционализацией (дифференцировка отдельных модулей) и интеграцией (объединение модулей в единый надклеточный организм). В рамках концепции эволюционных переходов в индивидуальности их интерпретировали как крупные эволюционные переходы (Nejad Kourki, 2022; Madhani et al., 2024).

Концептуальное значение имеет дальнейшее развитие проблематики, связанной с: 1) многообразием вариантов соотношения роста и морфогенеза; 2) представлениями о поведении клеток, внутриклеточных структур (цитоэтология); 3) степени индивидуальности на разных структурных уровнях (Беклемишев, 1950, 1964; Александров, 1975; Белоусов, 1975; Иванов, 1974; Гатцук, 2008; Островский, 2025). Их дополняет понимание морфогенеза как фрактальной организации поведения и подход, связанный с выявлением соотношения структурного и поведенческого аспекта в эволюции, ступеней эволюционного усложнения функциональных подсистем (Терехин, 1972, 1977; Мамкаев, 2003, 2008).

Универсальное значение для модульных организмов имело развитие системы дальнего транспорта (Гамалей, 2004), которая объединила разные компоненты проведения по симпласту и апопласту. У растений и грибов сформировался широкий спектр различных межклеточных контактов (Wegner et al., 2023; Камзолкина, 2025). У модульных животных варианты общеколониальной интеграции также весьма разнообразны. У гидроидов происходят протя-

женные перемещения частиц в столонах. В настоящее время изучаются механизмы формирования магистрального течения гидроплазмы (Марфенин, Дементьев, 2023; Дементьев и др., 2024). Они детализируют известные варианты способов циркуляция жидкостей в организме (Проссер, 1978).

С позиции сопряженного становления многоклеточности и модульной организации специального внимания требуют кардинальные изменения типичной программы развития, гомеозисные трансформации и модусы симбиотической интеграции (Проворов и др., 2015; Notov, 2015, 2025, 2026; Проворов, Тихонович, 2023).

ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ РАСТЕНИЙ И ГРИБОВ

Нотов А.А.[1], Жукова Л.А.[2]

[1]Тверской государственный университет

[2]Марийский государственный университет

e-mail:anotov@mail.ru

В настоящее время возрастает интерес к исследованиям, ориентированным на углубленное целостное понимание многоплановой и многоаспектной проблематики разных разделов эволюционной биологии и экологии (Ochoa, 2025; Notov, 2025, 2026; Островский, 2025; Baştürk et al., 2026; Coelho, Weijers, 2026; Navarro-Quiroz et al., 2026; Poquita-Du et al., 2026; Wilmsen, Kost, 2026). Важным приоритетным направлением междисциплинарного синтеза может стать комплексное изучение разных аспектов поливариантности онтогенеза, которые будут способствовать формированию общей концепции онтогенеза (Нотов, Жукова, 2023; Zhukova, Notov, 2025).

Одним из ключевых перспективных направлений можно считать обзор модусов и механизмов формирования жизненных циклов (Жукова, 1983; Гаврилов-Зимин, 2024а, б). Особый интерес представляют модульные растения и грибы. Их сложные жизненные циклы отличаются исключительным многообразием (Жукова, 1983; Notov, 2018).

Анализ основных моделей жизненных циклов связан со многими основополагающими проблемами теоретической биологии. Среди них способы соотнесения этапов онтогенеза и сложных систем самовоспроизведения (репродукции), модусы эмбрионизации онтогенеза, проблема индивидуальности, а также широкий спектр разноплановой проблематики.

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

В настоящее время возрастет интерес к функциональному аспекту организации жизненных циклов, способам обеспечения целостности, эффективности и надежности репродукции (Batygina, 2001; Нотов, 2011; Батыгина, 2014; Minelli, 2018; Krueger-Hadfield et al., 2021, 2024). В центре внимания поливариантность типов размножения, ее эколого-эволюционная роль, факторы повышения пластичности. Объектом масштабного анализа стала вариабельность соотношения бесполой и половой репродукции в различных кладах эукариот. Все это способствует формированию популяционной биологии водорослей и мохообразных (Rydin, 2008; Bellgroveet al., 2019; Krueger-Hadfield et al., 2021, 2024; Tholstrup et al., 2021; Orive, Krueger-Hadfield, 2021; Büdel et al., 2024; Krueger-Hadfield, 2024; Shainker-Connelly et al., 2025). Она углубляет представления о специфике реализации в жизненных циклах водорос-

лей и мхообразных необычных репродуктивных стратегий, форм полового полиморфизма и клонирования. Облигатная клональность многих мхов может сочетаться с возможностью образования вегетативных пропагул и вторичных протонем практически из любой структуры спорофита и гаметофита (Büdel et al., 2024).

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

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

ЭВОЛЮЦИЯ В ДЕЙСТВИИ: ПЕРЕХОД ОТ НАЧАЛЬНОЙ К ВЫРАЖЕННОЙ ПЛАЦЕНТОТРОФИИ У ХЕЙЛОСТОМНЫХ МШАНОК

Островский А.Н.

Санкт-Петербургский государственный университет

e-mail: oan_univer@yahoo.com

Переход к экстраэмбриональному питанию (матротрофии) оказал существенное влияние на распределение энергетических ресурсов в процессе полового размножения. Вместо того, чтобы направлять ресурсы на оогенез и формирование крупных, богатых желтком яиц, энергия перераспределяется в пользу вынашиваемых эмбрионов. Более того, у ряда групп позвоночных (например, у некоторых костистых рыб и чешуйчатых рептилий) наблюдается непрерывный континуум — от строгой лецитотрофии до развитой матротрофии, включающий промежуточные варианты, сочетающие оба способа обеспечения эмбрионов питательными веществами, выраженные в разной степени. Такой непрерывный ряд можно рассматривать как иллюстрацию эволюционного перехода от начальной к выраженной матротрофии.

Экстраэмбриональное питание было независимо приобретено во всех трех классах типа Bryozoa. Более того, в пределах класса Gymnolaemata плацентарные аналоги возникли более 10 раз. Наше исследование было посвящено хейлостомным мшанкам семейства Bugulidae. С помощью гистологических методов и просвечивающей электронной микроскопии (ПЭМ) были изучены семь видов, традиционно объединяемых в род *Bugula*. Исследованные виды продемонстрировали значительную вариабельность степени увеличения объема эмбрионов в процессе инкубации (от 2,2 до примерно 310 раз): эта величина оказалась обратно пропорциональной размеру ооцитов (варьирующих от мелких и крупных макролецитальных до мелких олиголецитальных) и типу оогенеза. Также при более значительном увеличении объема эмбрионов наблюдается пропорциональное увеличение размеров клеток плацентарных аналогов. На сегодняшний день это наиболее полно задокументированный пример, иллюстрирующий эволюционный переход от начальной к выраженной плацентотрофии у беспозвоночных.

ДВОЙСТВЕННОСТЬ ПЕРИДЕРМЫ ЛАБОРАТОРНЫХ МЫШЕЙ: ЕЁ СТРУКТУРА, ФУНКЦИИ И СУДЬБА В ПЕРИОД ЭМБРИОНАЛЬНОГО И ПЕРИНАТАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Пантелеев А.А.

Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт»

e-mail:a.a.pantel@gmail.com

Перидерма (ПР) представляет собой поверхностный слой эмбриональных покровов млекопитающих, играющий важную роль в развитии эпидермиса и формировании его барьерных свойств. ПР формируется путем отделения от первичного однослойного p63-положительного эпителия, у мышей на стадии E11—12, а у человека на 5-й неделе беременности, что является началом морфогенеза эпидермиса.

Роль ПР в коже плода остается неясной. Наличие микроворсинок на поверхности её клеток позволяет предположить, что она участвует в обмене веществ между плодом и амниотической жидкостью. Также ПР может предотвращать слипание прилегающих друг к другу эмбриональных эпителиальных структур с адгезивными свойствами. У человека ПР является однослойной и слущивается на 120—160-е сутки беременности одновременно с формированием водонепроницаемого эпидермального барьера. Это позволяет предположить, что ПР также играет роль в процессе формирования этой жизненно важной функции. В связи с высокой клинической значимостью, строение и судьба ПР плода человека интенсивно исследуются. Однако, многие аспекты физиологии ПР остаются неясными. Вопрос о строении и судьбе ПР у мышей остается по большей части открытым.

С помощью электронной микроскопии мы проанализировали структуру ПР и процесс её отторжения у мышей в период развития от E14.5 до 2-го дня после рождения. В отличие от человека, ПР мышей является двухслойной включая наружный слой (выполняющий абсорбционную функцию и имеющий микроворсинки) и внутренний слой, заполненный специфическими гранулами, содержащими гликоген. Десмосомы между внутренним слоем ПР и подлежащим эпидермисом редки, а между внутренним и наружным слоями ПР они отсутствуют. Оказалось, что у мышей оба эти слоя отторгаются на разных этапах развития: наружный слой - внутриутробно, одновременно с формированием эпидермального барьера (E16—18), тогда как внутренний слой сохраняется до момента родов и слущивается в первые дни после рождения. Мы предполагаем, что двухслойное строение перидермы у мышей и сохранение ее внутреннего слоя в постнатальный период развития представляют собой эволюционную адаптацию, усиливающую барьерные свойства эпидермиса и помогающую новорожденным (которые у мышей появляются на свет крайне незрелыми в силу большого размера выводка) снизить риск резкого обезвоживания сразу после рождения. Также вероятно, что гликоген, содержащийся во внутренней перидерме, может служить субстратом для формирования нормальной микрофлоры кожи новорожденного.

Нами также были проанализированы структура и процесс слущивания ПР у трансгенных эмбрионов мышей с делецией гена *Arnt* (Arnt-flox/K14-Cre), погибающих сразу после рождения из-за дефектов барьерной функции. Их покровы характеризуются атипичным сохранением наружного слоя ПР в постнатальный период. На молекулярном уровне это сопровождается повышенной экспрессией специфичных для ранней ПР кератинов Krt2-6a, Krt-18 и генов Capn2 и Areg, а также гена Gjb2, являющегося негативным регулятором отторжения перидермы. Эти экспрессионные изменения могут быть причиной нарушения формирования барьера проницаемости и ранней гибели плодов с делецией гена Arnt.

Структурные и функциональные различия между перидермой мышей и человека также свидетельствуют о значительной пластичности программ развития кожи — причем не только у разных видов млекопитающих, но и у амниот в целом. В сочетании с исключительной ролью кожи в адаптации к воздействиям окружающей среды как в пренатальный, так и в постнатальный периоды, эта пластичность делает кожу и ее производные (включая перидер-

му) ключевым фактором, обеспечивающим приспособление амниот к наземному образу жизни и эволюционную диверсификацию этой группы животных.

РАЗВИТИЕ ПОЧКИ В РАННЕМ ПОСТЭМБРИОГЕНЕЗЕ У *COREGONUS LAVARETUS* (*L.*)

Патрикеева А.А.[1]*, Кондакова Е.А.[1,2], Богданова В.А. [2]

[1]Санкт-Петербургский государственный университет

[2]Санкт-Петербургский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ГосНИОРХ» им. Л.С. Берга)

**e-mail: patrikeeva-nastushka@mail.ru*

Почка костистых рыб является ключевым органом осморегуляции и гомеостаза, а ее уникальная способность к неонефрогенезу делает ее ценной моделью для изучения органогенеза и эволюционной адаптации. Изучение онтогенеза выделительной системы у ценных промысловых видов, таких как волховский сиг (*Coregonus lavaretus L.*), представляет интерес для понимания эволюционных механизмов адаптации к условиям обитания, а также задач аквакультуры. Несмотря на детальное описание развития почек у модельных объектов (*Danio rerio*, *Oryzias latipes*), данные по развитию пронефроса и мезонефроса у сиговых рыб остаются фрагментарными (Fedorova et al., 2008; Drummond et al., 1998; Ichimura et al., 2012).

Целью работы является описание развития пронефроса у *C. lavaretus* в раннем постэмбриогенезе.

Зародыши и личинки *C. lavaretus* были получены на рыбоводном хозяйстве ООО «Форват» (Ленинградская область). Они развивались при естественном температурном режиме. Для анестезии личинок использовали гвоздичное масло. Зародыши на 23, 36 и 47 дней после оплодотворения (дпо), а также личинки в день вылупления были зафиксированы жидкостью Буэна. Серийные парафиновые срезы были окрашены гематоксилином Карацци и эозином.

На 23 дпо зачаток почки не выявлен, мезодерма дифференцирована на паракситальную, промежуточную и латеральную. На 36 дпо в зачатке нефрона различимы гломулярная область, канальцевые области и пронефрические протоки. На 47 дпо вентрально относительно хорды находится осевая клеточная масса, под которой располагаются развивающиеся пронефрические протоки; каудально они сближаются.

На стадии вылупления гломерула представляет собой единую структуру, интергломулярный мезангий не различим, что указывает на формирование единой гломерулы (слитный тип клубочка). Также хорошо видны пронефрические канальцы/протоки. Каудальнее протоки сближаются, между ними располагается гемопоэтическая ткань. В задней области почки выявлены зачатки мезонефроса, представляющие собой скопление клеток над пронефрическими протоками. В заднем отделе туловища наблюдается расширение слившихся пронефрических протоков, что представляет собой зачаток мочевого пузыря.

Полученные данные демонстрируют, что у *C. lavaretus* формирование пронефроса завершается к вылуплению, а закладка мезонефроса происходит уже на этой стадии. В отличие от *D. rerio* и *O. latipes*, у которых смена генераций почек происходит в личиночный период, у волховского сига этот процесс начинается раньше. Это указывает на наличие гетерохронии в развитии выделительной системы.

Выявленный у волховского сига слитный тип клубочка является продвинутым признаком, характерным для *D. rerio*, тогда как раздельный тип у *O. latipes* рассматривается как более примитивный (Ichimura et al., 2012).

Авторы благодарят РЦ РМиКТ СПбГУ.

КРИСТАЛЛОГРАФИЧЕСКАЯ ТЕКСТУРА МИНЕРАЛОВ — БАЗИСНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРОЕНИЯ СКЕЛЕТА (НА ПРИМЕРЕ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ И МШАНОК)

Пахневич А.В.[1,2]*, Николаев Д.И.[2], Лычагина Т.А.[2], Грищенко А.В.[3,4]

1 — Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

2 — Объединенный институт ядерных исследований

3 — Пермский государственный национальный исследовательский университет

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

**e-mail: alvpb@mail.ru*

С помощью кристаллографической текстуры можно изучать минеральное вещество скелетов живых организмов на уровне кристаллитов. Эта уникальная возможность определить ориентации кристаллитов. Исследование проводится с помощью дифракции рассеянных электронов, рентгеновского излучения или тепловых нейтронов. Дифракция нейтронов позволяет измерить кристаллографическую текстуру во всем объекте (глобальную текстуру), тогда как остальные варианты дифракции дают информацию об очень локальном распределении ориентаций кристаллитов. В этом случае эти данные нельзя экстраполировать на весь объект. Распределение ориентаций кристаллитов изображается на полюсных фигурах, соответствующих различным кристаллографическим направлениям. Единица измерения кристаллографической текстуры mrd (multiple random distribution). Этот параметр равный единице означает изотропное распределение ориентаций кристаллитов в объекте. Чем он больше, тем более анизотропным (упорядоченным) является распределение ориентаций кристаллитов. Исследование проводилось в Объединенном институте ядерных исследований (Московская область, г. Дубна) на установке СКАТ, канал 7-А2 импульсного реактора ИБР-2. Изучались раковины современных двустворчатых моллюсков *Mytilus galloprovincialis* (Азовское, Черное, Адриатическое моря, побережье ЮАР), *M. edulis* (Северное море, побережье ЮАР), *M. trossulus* (Алеутские о-ва, Охотское море), *Bathymodiolus thermophilus* (Восточно-Тихоокеанское поднятие, гидротермальный источник), *Aulacomya atra*, *Semimytilus patagonicus*, *Choromytilus meridionalis* (побережье ЮАР); плейстоценовые *M. galloprovincialis* (Керченский пролив, коса Тузла). Исследованы колонии современных мшанок *Myriapora orientalis* и *My. coarctata* (Берингово и Охотское моря).

Для мидий, принадлежащих как к разным видам, так и родам, обитающим в различных условиях (температура, соленость, pH воды) в раковинах выявлена высокая полюсная плотность кальцита на полюсной фигуре (0006). Этот параметр варьировал от 11.40 до 20.77 mrd. В то же время полюсная плотность арагонита (перламутр) на полюсной фигуре (012)+(121) составляла только 2.46—4.26 mrd. Все исследованные раковины имеют сходный рисунок изолиний кальцита на полюсной фигуре (0006) и арагонита на полюсной фигуре (012)+(121). Но кристаллиты кальцита ориентированы в определенном направлении, а ориентации кристаллитов арагонита зависят от формы створки. У других двустворчатых моллюсков рисунок изолиний на полюсной фигуре кальцита значительно отличается от такового у мидий. Но полюсные фигуры арагонита могут быть сходны с другими моллюсками.

Особый интерес представляют колонии мшанок. Раковины моллюсков постепенно нарастают по краю, тогда как рост мшанок зависит от активности каждого из зооидов. У изученных видов полюсная плотность кальцита на полюсной фигуре (0006) очень низкая, изменяется в диапазоне 1.23—1.25 mrd. У обоих видов наибольшая полюсная плотность располагается в центре полюсной фигуры. Рисунок изолиний очень похож.

Таким образом, кристаллографическая текстура кальцита у мидий разных подсемейств имеет общее сходство. Она является базисной особенностью организации минерального вещества, сформировавшейся в момент ранней эволюции семейства Mytilidae. Для мшанок глобальная кристаллографическая текстура изучена впервые, и пока можно сравнить только отдельные виды. Но на примере двух видов одного рода также выявлена общность

организации кристаллографической текстуры кальцита. Этот признак формируется независимо от специфики роста колонии.

МОРФОМЕТРИЯ ПЯТЕН РОРШАХА: КАК ЧИСЛЕННО ОХАРАКТЕРИЗОВАТЬ ОЧЕНЬ ПРОСТУЮ МОРФОЛОГИЮ ОЧЕНЬ ИЗМЕНЧИВОГО ЖИВОТНОГО?

Петрова М.А.[1,2*], Краус Ю.А.[1,2]

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

[2]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail: mashkaromashka225@gmail.com*

У целого ряда организмов из разных филогенетических групп рост неразрывно связан с обрастанием субстрата: лишайники, накипные водоросли, колониальные беспозвоночные (корковые мшанки, некоторые стрекающие), слизевики. Их очертания, хоть и имеют характерные для вида особенности, во многом определяются субстратом и другими факторами среды, а потому индивидуально изменчивы и динамичны во времени. Классическая морфометрия, основанная на выделении гомологичных точек и измерении расстояний между ними, к подобным объектам не применима. Традиционные параметры, описывающие рост — площадь и её прирост, — не отражают геометрию объекта. Однако, для экспериментального изучения морфогенеза необходимы формализованные описания изменений формы, позволяющие анализировать численные характеристики.

Мы работаем именно с таким объектом: прорастающими геммулами пресноводной губки *Ephydatia fluviatilis*. Геммула — покоящаяся стадия бесполого размножения, сохраняющая клетки внутри твёрдой оболочки из белков и кремнезёмных спикул. При прорастании клетки выходят через отверстие в оболочке (микропиле) и расползаются по субстрату, формируя миграционный фронт. Чтобы численно охарактеризовать динамику его формы, мы разработали подход использующие геометрическе метрики, а не расстояния между точками.

Поскольку нас в первую очередь интересуют процессы на краю миграционного фронта, основное внимание сосредоточено на метриках, описывающих контур объекта. Эксцентриситет — метрика, отражающая отклонение формы от окружности. Для эллипсов эксцентриситет находится в промежутке от 0 до 1 (0 — окружность, 1 — очень вытянутый эллипс). В случае объекта сложной формы, какими обычно и являются биологические объекты, эксцентриситет вычисляют для описанного эллипса. Округлость отражает соотношение периметра и площади. Для круга она равна 1 и падает при увеличении периметра. На неё влияют неровности контура и отклонение формы от круга. Сплошность описывает глубину изрезанности края. Это отношение площади объекта к площади его выпуклой оболочки: чем меньше сплошность, тем глубже вогнутые участки. Фрактальная размерность характеризует сложность линии через изменение её длины при смене масштаба. Для линии она лежит в диапазоне от 1 (ровная линия) до 2 (сплошная плоскость).

Мы измерили эти характеристики на покадровых съёмках прорастающих геммул. Все метрики показывают динамику во времени и позволяют связать её с биологическими процессами (появление-исчезновение лобоподий, стабилизация фронта). Наиболее информативными оказались сплошность и фрактальная размерность. Эксцентриситет мало изменялся, а динамика округлости совпала с динамикой фрактальной размерности.

Подход может быть адаптирован к другим объектам, обрастающим субстрат и не имеющим постоянной формы.

Работа выполнена при поддержке гранта РНФ 24-14-00452 (https://rscf.ru/project/24-14-00452/).

МЕШКИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ХВОЙНЫХ С ТОЧКИ ЗРЕНИЯ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА

Полевова С.В.

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

e-mail: svetlanapolevova@mail.ru

В обыденном сознании голосеменные растения — это хвойные, а хвойные у нас непременно ассоциируются с мешковыми пыльцевыми зернами. Но треть современных видов хвойных (276 видов из 720) и почти две трети родов (43 рода из 71) имеют пыльцевые зерна без мешков. Однако мешки настолько выразительны, что во всех споровопыльцевых спектрах именно они приковывали к себе внимание. С самого начала находок голосеменных растений в палеонтологической летописи с ними ассоциировалась в первую очередь мешковая пыльца, причем мешки встречаются очень разных форм и размеров. Немешковые пыльцевые зерна бедны морфологическими признаками и поддаются интерпретации только самыми изощренными методами трансмиссионной электронной микроскопии. У всех древнейших известных ископаемых хвойных и кордаитовых пыльца была снабжена мешками. Пыльца с воздушными мешками встречалась и у многих семенных папоротников: у глоссоптерид, каллистофитовых, некоторых пельтаспермовых. Среди современных голосеменных мешковые пыльцевые зерна встречаются у сосновых и подокарповых. С точки зрения молекулярной филогенетики эти два семейства далеко разнесены на филогенетическом дереве. И надо сделать трудный выбор, то ли мешки изначально были и много раз пропадали, то ли мешковые пыльцевые зерна независимо появились в этих семействах. Внесли свою лепту в усложнение проблемы и палиноморфологи. Они размыли границу между мешками и полостями в эктэкзине. Давно описаны двухмешковые пыльцевые зерна, трёхмешковые, одномешковые с экваториальным, кольцевым мешком и с дистальным мешком. Полость мешка может уменьшаться вплоть до размеров крупной ячеи, так что протосаккус представляет собой разрастание ячеистой эктэкзины без общей полости в эктэкзине. Формирование спородермы в онтогенезе мужского гаметофита современных семенных растений происходит в два этапа. Первый после мейоза этап — тетрадный — проходит под защитой каллозной оболочки, при этом формируется эктэкзина со всеми её особенностями, ячеями, гранулами, мешками и первые ламеллы эндэкзины. Второй этап — посттетрадный — после растворения каллозной оболочки, объем протопласта микроспоры увеличивается более чем в три раза, спорополенин откладывается на всех слоях и элементах экзины, формируется интина. Тетрадный период у мешковых и немешковых микроспор проходит принципиально сходно, только у мешковых формируются ячеи, а у немешковых — гранулы эктэкзины. А в посттетрадном периоде, когда микроспора бурно растет, у мешковых микроспор растут и мешки, а у немешковых — экзина все более туго натягивается на протопласт микроспоры, уменьшаются все зазоры между слоями экзины. Но если есть возможность видеть все срезы, а не только те, чьи фотографии опубликованы в статьях по развитию спородермы, то немешковые микроспоры в тетрадном периоде всегда имеют обширные полости под гранулами эктэкзины, и эти полости формируются именно там, где они имеются и у мешковых микроспор. В посттетрадном периоде протопласт немешковых микроспор растет, а полости нет. Формирование полостей в эктэкзине в тетрадном периоде связано с тем, что каллоза довольно жестко задает объем для развивающейся микроспоры. Протопласт микроспоры в этом объеме принимает экономичную сфероидальную форму и отходит от каллозы, расслаивая имеющиеся слои спородермы. Причем максимально протопласт отходит от каллозы именно по экватору будущего пыльцевого зерна, а то, сколько сформируется мешков, может зависеть от типа тетрады. После растворения каллозы микроспора может наращивать объем как протопласта, так и мешков, но с затратой материалов и энергии, а может и не тратиться на мешки без необходимости. Тогда зрелая спородерма более или менее обтягивает протопласт микроспоры. Таким образом, полости разных форм и размеров присущи развивающейся спородерме всех микроспор семенных растений. В форме мешков они присущи многим хвойным, а в форме полостей (кавусов) они есть у пыльцы оболочкосеменных, гинговых и даже покрытосеменных растений.

МЕХАНИЗМ ФОРМИРОВАНИЯ РАКОВИНЫ СОВРЕМЕННЫХ РИНХОНЕЛЛИФОРМНЫХ БРАХИОПОД

Ратновская А.В.*, Кузьмина Т.В.
Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова
**e-mail: belka190199@gmail.com*

Раковина ринхонеллиформных брахиопод состоит из органического периостракума и минерализованных первичного, вторичного и третичного слоев. Эти слои последовательно формируются в онтогенезе и различаются по микроструктуре и степени клеточного контроля биоминерализации.

Секреция раковины осуществляется мантийным эпителием, за формирование каждого слоя ответственны различные типы клеток. Лопастные и везикулярные клетки, расположенные на краю мантии, участвуют в образовании мукополисахаридного слоя и периостракума. Эти клетки содержат секреторные гранулы различной электронной плотности. У представителей отрядов Terebratulida и Thecideida имеется периостракальная щель, в которой происходит упаковка мембранных структур. В результате формируются поверхностные сложноорганизованные слои, образующие суперструктуру периостракума.

Минеральная составляющая раковины формируется на основе органической матрицы, служащей субстратом для кристаллизации кальцита. Процесс биоминерализации включает ряд последовательных этапов: 1) формирование привилегированного пространства, изолированного от окружающей среды; 2) накопление клетками наружного эпителия мантии и последующая секреция в это пространство органических компонентов раковины, ионов кальция и бикарбоната, а также аморфного кальцита; 3) полимеризация компонентов органической матрицы и кристаллизация кальцита.

Первичный слой раковины состоит их крупных интердигитирующих мезокристаллов. Его секрецию осуществляют клетки наружного эпителия первого типа, которые располагаются за везикулярными клетками. Привилегированное пространство, необходимое для биоминерализации первичного слоя, формируется под периостракумом, при этом сразу несколько клеток секретируют компоненты раковины в данное пространство. Вторичный слой раковины представлен фибрами, окруженными органическими оболочками, которые формируют индивидуальное привилегированное пространство. При этом на значительном протяжении раковины в секреции одной фибры участвуют две клетки мантийного эпителия. Таким образом, формирование вторичного слоя характеризуется высоким уровнем клеточного контроля. Третичный слой присутствует лишь у некоторых представителей подтипа, и характеризуется более крупными элементами, также разделенными оболочками. Эти элементы представляют собой продолжение фибр и ориентированы перпендикулярно внутренней поверхности раковины. Уровень клеточного контроля в секреции данного слоя остается дискуссионным.

Фиброзный вторичный слой является синапоморфией ринхонеллиформных брахиопод. Высокая степень клеточного контроля в биоминерализации представляет важную особенность организации их раковины и, вероятно, обуславливает развитие брахидиума — сложного скелета лофофора, позволяющего увеличить эффективность фильтрации и достичь представителям данного подтипа эволюционного успеха.

Исследование выполнено при поддержке гранта РНФ № 26-24-00065.

ИГЛОКОЖИЕ И СТАНОВЛЕНИЕ СИММЕТРИИ БИЛАТЕРИЙ

Рожнов С.В.
Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН
e-mail: rozhnov@paleo.ru

Пятилучевая симметрия современных иглокожих сформировалась в результате нескольких ключевых изменений в их индивидуальном и историческом развитии, отраженных в

строении скелета ископаемых кембрийских иглокожих, онтогенезе и строении современных классов иглокожих, а также в пространственно-временной колинеарности генов, организующих их план строения. Среди процессов, определивших эти изменения, наиболее важными являются: перемещение зачатка рта с переднего конца предковой личинки на задний конец после ее прикрепления к грунту передней частью вентральной стороны (торсия); разрастание левого среднего целома вокруг пищевода с последовательным увеличением в филогенезе числа отходящих от него «радиальных» амбулакральных каналов от одного до трех и потом до пяти; перестройка расположения всех целомов в стопку. Возможность этих преобразований обеспечивалась фундаментальным для иглокожих асимметричным развитием правых и левых целомов — асимметрией, возникшей еще при формировании билатеральной симметрии на начальном этапе развития билатерий. Билатеризация геометрически возникает сразу после появления переднезадней и дорсально-вентральной осей. Морфогенетическое обособление правой и левой стороны при возникновении билатерий сопровождалось симметризацией их морфологии и развития молекулярно-генетической машинерии, обеспечивающей их согласованное во времени и пространстве развитие в онтогенезе. Симметричному развитию правой и левой стороны, возникшему у большинства билатерий, способствовало давление среды при их прямолинейном и целеустремленном движении, или расположении в потоке воды с постоянным направлением. В филогенетической линии, ведущей к пятилучевым иглокожим, асимметричное развитие правой и левой стороны определялось стремлением оставаться на ограниченном участке, обогащенном пищей, чему способствовала асимметрия тела, автоматически приводившая к круговому движению на этом участке, а также обитание в постоянно изменяющемся направлении потока воды. После прикрепления к грунту асимметричного предка пятилучевых иглокожих левый гидроцель стал разрастаться вокруг глотки с одновременным увеличением числа отходящих от него амбулакральных каналов, организующих симметрию пищесборной системы амбулакров с щупальцами и скелета. Торсия привела к расположению левых аксоцеля, гидроцеля и обоих задних целомов в стопку и адаптации к этому колинеарности Хокс-генов, проявившуюся у части иглокожих как дизордер в расположении этих генов. В результате исходная переднезадняя ось переформатировалась у взрослых форм в орально-аборальную. Возникавшие в филогенезе дополнительные амбулакральные каналы, отходящие от разрастающегося гидроцеля, сначала формировались репликацией исходного единственного канала, а затем бифуркацией двух из трех каналов при переходе к пятилучевому амбулакральному кольцу. При всем различии этих процессов они использовали в своем развитии все ту же молекулярно-генетическую машинерию, которая определяла переднезаднюю ось предковых билатерий. Это позволяет убедительно сравнивать развитие радиальных каналов, формировавших пищесборную систему, с развитием конечностей у других билатерий. Обнаруженная недавно билатеральная симметрия экспрессии генов в эктодерме каждого из лучей ювенильных особей морских звезд и офиур определяла, видимо, рост амбулакральных лучей попеременно справа и слева по правилу окулярных табличек, что может отражать исходную машинерию роста правой и левой стороны тела вдоль переднезадней оси в историческом развитии билатерий.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского Научного Фонда 25-27-00223 «Бластозойные иглокожие ордовика Балтийского палеобассейна и их палеоэкологические связи», https://rscf.ru/project/25-27-00223/

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ ПРЕДРОТОВОГО АППАРАТА ХИМЕРООБРАЗНЫХ (CHIMAERIFORMES): ЗАЧЕМ ХИМЕРЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЧЕЛЮСТЬ?

Романов А.В.*, Шахпаронов В.В., Корзун Л.П.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail: nedyus.q@gmail.com*

Предротовой аппарат химер образован комплексом губных, носовых и ростральных хрящей. Он оснащён сложной мускулатурой, что указывает на его подвижность. Несмотря на двухвековую историю изучения, функционирование предротового аппарата химер недоста-

точно исследовано. В то же время понимание его биомеханики может расширить представления о трофической специализации разных видов химер и дать ключ к реконструкции их эволюционных преобразований. Таким образом, цель исследования — выявить морфофункциональные особенности предротового аппарата химер.

Исследованы экземпляры трёх видов: *Chimaera monstrosa* (2 экз), *Callorhinchus capensis* (1 экз), *Neoharriotta pinnata* (1 экз). Голова послойно препарирована. Каждый этап препарирования фотографировали и зарисовывали. Графический анализ распределения сил применяли для проверки предложенного нами механизма.

У плугоносой химеры (*C. capensis*) предротовые хрящи (губные и носовые) функционально замещают выдвижные челюсти. При броске на добычу, сокращение губных мышц-протракторов толкает вперед преднижнечелюстной губной хрящ и поворачивает вверх и назад предгубной хрящ. Это приводит к натяжению ростральных связок и отведению рострума вверх, а также к повороту вперед предверхнечелюстного хряща и расправлению носогубной складки. Обратное движение осуществляют подниматели уголков рта и кораконидно-преднижнечелюстной мускул. У коротконосой (*C. monstrosa*) и носатой (*N. pinnata*) химер мускулы-протракторы редуцированы, преднижнечелюстной хрящ замещен фиброзной тканью и иммобилизирован связочным аппаратом. Верхнечелюстные губные хрящи консолидированы, расширены и уплощены с боков. Переднегубной мускул становится их пронатором. При броске на добычу эти хрящи формируют боковые стенки рта, скругляя ротовое отверстие. Обратное движение осуществляют подниматели уголков рта и заднегубной мускул-супинатор.

Выдвижная «трубка» из предротовых структур позволяет плугоносым химерам охотится на скрытую в мягком грунте добычу (энтобентос), которую они обнаруживают с помощью направленного вниз рострума. Вероятно, изменения в строении и функции предротовых структур у носатых и коротконосых химер связаны со сменой местообитаний с песчаных или илистых грунтов на более каменистые и переходом к питанию эпибентосными организмами.

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ СЦЕНАРИЙ ПРИОБРЕТЕНИЯ ПОДВИЖНОСТИ ТЕНАКУЛЮМОМ У ХИМЕРООБРАЗНЫХ (CHIMAERIFORMES) ИЛИ КАК ХИМЕРЫ САМОК «УЧИЛИСЬ ЦЕПЛЯТЬ»

Романов А.В.*, Шахпаронов В.В., Корзун Л.П.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

e-mail: nedyus.q@gmail.com

Тенакулюм — непарный «зацеп», расположенный перед глазницами у взрослых самцов химер. Самец почёсывает им самку непосредственно перед копуляцией, однако биомеханика захвата и даже строение мышцы-поднимателя до сих пор не известны. Неясно и происхождение тенакулюма. Традиционно его считали дермальным образованием («шипом»). Однако в современной работе по развитию тенакулюма у *Hydrolagus colliei* (Cohen et al., 2025) выдвигается гипотеза о его происхождении от отделившегося верхнечелюстного симфиза. При этом ни одна из гипотез не объясняет, как тенакулюм приобрёл подвижность. Для ответа на этот вопрос важно рассмотреть тенакулюм с морфофункциональных позиций, что и является целью нашего исследования.

Исследованы экземпляры четырёх видов химер: *Chimaera monstrosa* (3 экз.), *Callorhinchus capensis* (1 экз.), *C. callorynchus* (1 экз.), *Neoharriotta pinnata* (2 экз.). Помимо анатомирования применено МРТ-сканирование. Графический анализ распределения сил, а также создание физической модели применены для проверки предложенного нами механизма.

У всех изученных видов впервые описан расположенный под основанием тенакулюма парный *musculus erector tenaculi*. Брюшки мышцы напоминают усеченные конусы, между которыми заходит клиновидная крыша черепа. Волокна начинаются на заднем крае основания

тенакулюма и веерообразно расходятся к соединительнотканной подкожной «подошве». При сокращении такая мышца должна втягиваться под тенакулюм и увеличивать свой поперечник. Клиновидная крыша черепа при этом выдавливается между её брюшками, толкающими тенакулюм вверх. Физическая модель с искусственной мышцей демонстрирует осуществимость механизма.

Иннервация тенакулюма ветвями *ramus ophthalmicus profundus nervi trigemini* согласуется с гипотезой о его дермальном происхождении.

Наши данные позволяют предложить эволюционный сценарий: исходно неподвижные дермальные «шипы» могли развиться как демонстрационные структуры. Удачно расположенный над челюстным аддуктором «шип», мог пассивно смещаться при покусывании самки самцом, тем самым обеспечивая дополнительную механическую стимуляцию. В то же время подвижность тенакулюма освободила челюстной аппарат от функции ухаживания. Исходно небольшая амплитуда компенсировалась длиной тенакулюма. Поскольку поднимание — вспомогательное действие, довольно долго существовали формы с длинными тенакулюмами. Причина укорочения тенакулюма может заключаться в изменении рострума: смене жесткого этмоидного отростка на мягкий рострум, поддерживаемый ростральными хрящами.

Дальнейшая проверка гипотезы о его происхождении потребует палеонтологических, гистологических и эмбриологических исследований.

СТАДИЙНО-ЗАВИСИМЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ, СВЯЗАННЫХ С МОРФОГЕНЕЗОМ ЭПИДЕРМИСА МЫШИ, ПРИ УСЛОВНОМ НОКАУТЕ HIF1A

Рубцов Д.Е.[1]*, Коробейников В.Ю.[2,3], Юсина П.М.[1], Пантелеев А.А.[1,4]

[1] Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт»

[2] Научно-исследовательский институт онкологии, Томский национальный исследовательский медицинский центр РАН

[3] Институт урологии и клинической онкологии, Башкирский государственный медицинский университет

[4] Институт хирургии им. А.В. Вишневского

**e-mail: de.rubtsov@yandex.ru*

Актуальность. На стадиях E12.5—E14.5 эмбрионального развития мыши происходит активная перестройка транскрипционных программ кератиноцитов, контролирующих стратификацию эпидермиса и индукцию волосяных фолликулов. HIF-1α регулирует адаптацию клеток к гипоксии и может участвовать в координации процессов, связанных с клеточными и тканевыми перестройками, в том числе в ходе эмбрионального развития. Вместе с тем остаётся неясным, сопровождается ли потеря HIF-1α изменениями экспрессии генов, связанных с морфогенезом эпидермиса. В данной работе оценивались изменения экспрессии генов, связанных с развитием и морфогенезом эпидермиса, при условном нокауте *Hif1a*.

Методы. Исследование проводилось на эмбрионах мышей дикого типа (WT) и мышей с условным нокаутом *Hif1a* в *Krt14*-положительных клетках эпидермиса (KO) на стадиях развития E12.5 и E14.5. Данные секвенирования РНК единичных клеток анализировались в Seurat. Для анализа использовались функциональные наборы генов Gene Ontology, связанные с развитием и морфогенезом эпидермиса, а также дифференцировкой кератиноцитов. Интегральная оценка экспрессии рассчитывалась ранговым методом UCell. Для дополнительной проверки выявленных изменений из набора генов морфогенеза были исключены 7 генов, одновременно входивших в набор генов дифференцировки кератиноцитов, после чего анализ был повторён.

Результаты. На E12.5 интегральная оценка экспрессии полного набора генов морфогенеза была выше в WT, чем в KO, в объединённой выборке (δ Клиффа = 0,23) и в базальной субпопуляции с признаками ранней дифференцировки (δ Клиффа = 0,31). К E14.5 различия между WT и KO практически исчезали. При сравнении E12.5 и E14.5

межстадийное различие интегральной оценки экспрессии было больше в WT (δ Клиффа = 0,32—0,36), чем в KO. Для генов, связанных с дифференцировкой кератиноцитов, интегральная оценка экспрессии, напротив, повышалась от E12.5 к E14.5 как в WT, так и в KO, при этом выраженных различий между генотипами не выявлено. После исключения 7 генов, одновременно входивших в наборы морфогенеза эпидермиса и дифференцировки кератиноцитов, различия между WT и KO на E12.5 сохранялись: интегральная оценка оставалась выше в WT в объединённой выборке (δ Клиффа = 0,20) и в базальной субпопуляции с признаками ранней дифференцировки (δ Клиффа = 0,27).

Выводы. Условный нокаут *Hif1a* сопровождается стадийно-зависимыми изменениями экспрессии генов, связанных с морфогенезом эпидермиса. На E12.5 интегральная оценка экспрессии генов, связанных с морфогенезом эпидермиса, была выше в WT, чем в KO, тогда как к E14.5 различия между генотипами практически исчезали. При этом интегральная оценка экспрессии генов, связанных с дифференцировкой кератиноцитов, повышалась от E12.5 к E14.5 как в WT, так и в KO. Сохранение различий между WT и KO после исключения генов, общих для наборов морфогенеза и дифференцировки, указывает на то, что выявленный эффект не обусловлен исключительно вкладом этих генов. Полученные результаты позволяют предположить, что HIF-1α может участвовать в поддержании экспрессии генов, связанных с морфогенезом эпидермиса, на ранних стадиях эмбрионального развития.

Работа поддержана внутренним грантом НИЦ «Курчатовский институт» № 1ф.2.1.

ДИНАМИКА *CIS*-РЕГУЛЯТОРОВ: ЕДИНЫЙ ДРАЙВЕР КЛЕТОЧНОЙ ЭВОЛЮЦИИ И ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

Русин Л.Ю.

Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН

e-mail: rusin@iitp.ru

Предложена концепция клеточной сборки (cell assemblability), пересматривающая традиционное представление о клеточном разнообразии как совокупности дискретных, эволюционно и онтогенетически обособленных «типов клеток» (cell types). Клеточная транскриптомика и эпигеномика выявляют непрерывность клеточных состояний, их гетерогенность и способность клеток переходить между функциональными фенотипами разного молекулярного возраста и состава, в том числе без деления. В рамках новой концепции клетка рассматривается не как носитель фиксированного типа, а как динамическая система, способная комбинировать регуляторные программы. Состав, формирование и эволюция этих программ становятся центральными объектами для понимания изменений клетки в эволюции и в онтогенезе.

Динамика *cis*-регуляторных ландшафтов рассматривается как основной механизм, связывающий клеточную эволюцию и дифференцировку в единый процесс сборки регуляторных сетей. Эпигенетическая активность регуляторных элементов (энхансеров и промоторов) и ремоделирование активных ландшафтов являются как фактором регуляции транскрипции генов в онтогенезе, так и фактором эволюции новых транскрипционных контуров, формируя состав активных мутантных регуляторов. Жизнеспособные транскрипционные схемы определяют геномный пул *клеточных идентичностей*, в т.ч. через гибридизацию сетей разного эволюционного происхождения и геномной локализации. Эпигенетическая регуляция избирательно активирует, репрессирует и смешивает эволюционные идентичности в составе единого фенотипа, собирая динамические *клеточные состояния* и определяя их бесшовные переходы в онтогенезе. Транскрипционные контуры, таким образом, являются действующими единицами клеточной эволюции и дифференцировки, а эволюционный мозаицизм и аллохрония — базовыми свойствами клетки, клеточных линий и стадий развития.

Механика ремоделирования активных ландшафтов позволяет установить преемственность контуров транскрипции в эволюции и в развитии. Эта связь организует онтогенез в иерархию регуляторно независимых траекторий дифференцировки, соответствующих тканевым доменам разного происхождения, переходы между которыми разрешены через сигнал-

специфичные конфигурации регуляторов в клетках произвольной потентности в любой точке развития. В пределах каждой траектории, клетка может воспроизводить идентичности в порядке их эволюционного возникновения до первого гибридного контура, реинтерпретируя на клеточном уровне биогенетический закон И.Ф. Меккеля («Онтогенез есть краткое повторение филогенеза»). Такая модель предсказывает возможность восстановления предковых идентичностей и состояний клетки путем репрессии позднее встроенных транскрипционных факторов, что находит прямое подтверждение в ряде независимых экспериментов разного времени. Можно утверждать, что геном содержит инструкции для сборки клеточных состояний в виде хронологии их изобретений, сохраняя скрытое разнообразие утраченных клеточных форм и функций, которые можно вернуть путем направленных геномных воздействий.

СУЩЕСТВУЕТ ЛИ СКЕЙЛИНГ В РАЗВИТИИ ЦВЕТКА?

Синюшин А.А.

Институт полеводства и овощеводства, Сербия

e-mail: sinjushinandrey@gmail.com

Проведённые в 1880-х гг. эксперименты В. Ру и Х. Дриша по разделению эмбрионов животных привели к описанию двух типов развития — детерминированного (мозаичного) и регулятивного. В первом случае каждая часть эмбриона формирует строго определённые структуры организма, во втором — из изолированных частей эмбриона развиваются пропорционально сложенные организмы; это явление называют скейлингом.

Несмотря на принципиальные отличия от эмбриогенеза животных, развитие цветка растений также связано с разметкой и дифференцировкой сложной многокомпонентной системы из массы неспециализированных клеток (флоральной меристемы, ФМ). Поэтому вопрос о способности ФМ к скейлингу интересен с точки зрения общих принципов эволюционной биологии развития.

Число органов в каждом круге цветка (мерность) определяется при пространственной разметке ФМ и — в пределах одного организма или вида — пропорционально размерам ФМ. Случайные колебания этих размеров приводят к меж- и внутрииндивидуальной изменчивости мерности. У некоторых растений частота этой изменчивости достаточно высока. У ряда родов (*Lythrum*, *Ruta*, *Salicornia* и др.) мерность цветка меняется не случайно, а зависит от его положения в соцветии. Можно предположить, что цветки этих таксонов развиваются по типу, близкому к мозаичному: доступный объём меристемы размечается по единому правилу, и формируются цветки различной мерности.

Модульная организация растений обычно предполагает возникновение множества цветков, и их морфогенез нередко поливариантен (например, разнополые или клейстогамные/хазмогамные цветки). Развитие цветков с разной мерностью можно отнести к явлениям подобного рода.

У некоторых таксонов цветок отличается высокой стабильностью. Таковы, как правило, роды с билатерально симметричными (зигоморфными) цветками (семейства Бобовые, Яснотковые), хотя устойчивость актиноморфных цветков Гераниевых также обращает на себя внимание. В то же время в пределах одного растительного организма при стабильной мерности цветка изменчивость его размеров может быть очень значительной. Эта особенность ближе к регулятивному типу развития, когда ФМ в зависимости от положения в соцветии и иных параметров производит цветки одинакового строения, но разных размеров. Такая закономерность выглядит адаптивно ценной: в цветке, опыление которого предполагает точное взаимодействие его частей, ФМ различного размера должна сформировать функциональные цветки с неизменным числом органов.

Для разграничения двух механизмов важно оценить, как при изменении мерности в пределах одного растения соотносятся размеры отдельных органов и цветка в целом (сохраняется ли постоянным размер отдельного модуля или масштабируется весь цветок). В докладе обсуждаются две формы изменчивости цветка в свете представлений о скейлинге.

ЦИТОСКЕЛЕТ И ФОРМА ОДНОКЛЕТОЧНЫХ (EUGLENOZOA: RHYNCHOPUS)

Скобеева В.А.*, Беленький М.Ю., Алёшин В.В.**

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Научно-исследовательский институт физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского МГУ

*e-mail: *skobei-khanum@yandex.ru*

***Aleshin@genebee.msu.su*

Эвгленозои как тип характеризуются наличием субмембранной пелликулы, состоящей из микротрубочек и ассоциированных с ними белков. Прочная и гибкая пелликула сообщает эвгленозоям способность к метаболии — быстрому изменению формы в процессе жизни (Leander et al., 2010). У видов класса эвгленид пелликула хорошо выражена и представлена s-образными белковыми лентами, ассоциированными с микротрубочками и эндоплазматической сетью, тогда как о цитоскелете диплонемид известно довольно мало. Класс диплонемид входит в состав эвгленозоев; судя по метагеномным данным, диплонемиды широко распространены в мировом океане, но объектами культивирования и морфологического изучения становятся редко (Valach, 2023). У диплонемид типичная эвгленоидная пелликула не развита, однако метаболия выражена даже больше, чем у эвгленид. По современным представлениям, у эвгленозоев регуляция экспрессии белков осуществляется преимущественно посттранскрипционно. Это затрудняет сравнительное изучение экспрессии белков в разных условиях и у разных видов и выводит на первый план сравнительное изучение количества копий одного и того же гена в геномах разных таксонов. Изменение количества копий, по-видимому, — один из основных механизмов адаптации эвгленозоев к экологическим нишам, обусловленный особенностями их молекулярной машинерии. В опубликованных геномах эвгленозоев наблюдается амплификация генов тубулинов. При этом у кинетопластид копий типично меньше (больше у лейшманий, меньше у трипансосом и *Bodo*), а у диплонемид больше, причем счет идет на десятки. Количество копий при этом сильно варьирует даже внутри рода и, предположительно, может выступать инструментом адаптации интенсивности экспрессии тубулинов применительно к образу жизни конкретного вида и ставит вопрос о морфологических коррелятах. Эвглене тубулины нужны для поддержания пелликулы, а у диплонемид мы предполагаем наличие структур, состоящих из тубулинов и обеспечивающих метаболию. По нашим наблюдениям, *Rhynchopus* sp. (диплонемида, обнаруживаемая в нематодах Белого моря) активно проявляет метаболию лишь в паразитической стадии; после гибели нематоды и выхода наружу клетки *Rhynchopus* sp. приобретают вытянутую либо шаровидную форму и снижают интенсивность метаболии. Мы предполагаем, что паразитическая стадия *Rhynchopus* sp. питается осмотрофно и обеспечивает рост, а метаболия выполняет функцию перемешивания жидкости в полости тела нематоды — для чего и необходимы тубулины. После выхода паразита в окружающую среду клетки уменьшаются в размере и переходят к питанию бактериями.

Авторы благодарны коллегам-соавторам, другим коллегам, оказавшим содействие этой работе, Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ. Исследование выполнено в рамках государственного задания МГУ имени М.В. Ломоносова и программы развития МГУ, проект «Адаптации паразитических одноклеточных в организации цитоскелета и генома».

ЭПИТЕЛИАЛЬНЫЕ МОРФОГЕНЕЗЫ ГУБОК: ДИНАМИКА И ВОЗМОЖНЫЕ УРОВНИ РЕГУЛЯЦИИ

Скоренцева К.В.[1]*, Мельников Н.П.[2,3], Большаков Ф.В.[3], Ересковский А.В.[1,4], Лавров А.И.[2,3]

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

[2]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

[3]Беломорская биологическая станция им. Н. А. Перцова

[4]университет Экс-Марсель, Франция.

**e-mail:skorentsevakv@my.msu.ru*

Губки (Porifera) — древняя группа многоклеточных животных, занимающая ключевое положение в реконструкциях ранней эволюции Metazoa. Их уникальное гистологическое строение и выдающиеся регенеративные способности делают губок перспективными моделями для изучения эволюции механизмов морфогенеза. Так, например, представители классов Calcarea и Homoscleromorpha демонстрируют восстановительные морфогенезы эпителиального типа.

Регенерация кольцевидных фрагментов оскулярной трубки известковой губки *Leucosolenia corallorrhiza* исследована с применением иммуноцитохимии, анализа дифференциальной экспрессии генов, количественной ПЦР в реальном времени и функционального ингибиторного анализа.

Характерным этапом регенерации известковых губок является формирование регенеративной мембраны (РМ) — временной трёхслойной многоклеточной структуры в плоскости раны. Её формирование и сужение раневого отверстия обеспечивается надклеточным сократимым актомиозиновым тяжом, образованным лидирующими клетками экзопинакодермы. Функциональный ингибиторный анализ показывает, что ингибирование различных компонентов сигнального каскада Rho/ROCK снижает скорость заживления раны на 22-45%. При этом экспрессия генов, кодирующих компоненты данного каскада, существенно не изменяется, что указывает на важную роль белковой регуляции в обеспечении сократительной активности тканей.

Максимальное число дифференциально экспрессируемых транскриптов выявлено в первые часы после операции, что свидетельствует о запуске эволюционно древней программы ответа на повреждение. Ранний ответ характеризовался обогащением транскриптами, ассоциированными с сигнальными путями NF-κB, Toll-like receptor и врождённым иммунным ответом. По мере формирования РМ возрастала представленность элементов сигнальных путей Wnt и TGF-β, что отражает переход от неспецифического ответа на повреждение к пространственной организации и дифференцировке новых тканей.

Дополнительными механизмами регуляции морфогенетических процессов в тканях губок могут выступать изоформы белков цитоскелета и их посттрансляционные модификации, типоспецифическое распределение которых выявлено методом иммуноцитохимии.

Полученные результаты демонстрируют разнообразие транскрипционных и посттранскрипционных механизмов регуляции тканевой архитектуры в эпителиальных морфогенезах губок.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 23-74-10005П).

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ И МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ГЛОТОЧНОГО КОЛЬЦА – ОДНОЙ ИЗ ОСНОВНЫХ АНАТОМИЧЕСКИХ СТРУКТУР ГОЛОТУРИЙ (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)

Смирнов А.В.

Зоологический институт РАН

e-mail: sav_11@inbox.ru

Глоточное кольцо голотурий (ГК) наряду с наличием ротовых щупалец и ряда других анатомических и эмбриологических признаков является синапоморфией этого класса иглокожих. ГК кольцо голотурий как правило состоит из 10 сегментов – 5 радиальных (R) и 5 интеррадиальных (IR). В верхней части сегмента обычно имеется вырезка или отверстие для прохождения радиального комплекса органов – радиального амбулакрального сосуда, эпиневрального нерва и других сосудов и синусов, расположенных вдоль радиусов и отходящих от соответствующих кольцевых структур. Сегменты имеют углубления, к которым крепятся ротовые щупальца. По числу этих углублений на радиальных сегментах можно установить количество щупалец голотурии. Щупальца прикрепляются к сегментам глоточного кольца будучи «насаженными» на него сверху. Объединение в единую структуру околоротовых щупалец голотурий и глоточного кольца и образование аквафарингиального комплекса можно считать точкой возникновения класса голотурий.

Если в работах XIX и большей части XX веков глоточное кольцо голотурий изображалось часто в виде примитивной плоской схемы (за исключением небольшого количество работ, в котором его пытались изобразить объёмно), то с применением сканирующего электронного микроскопа, а в последние годы, компьютерной томографии изучение глоточного кольца голотурий вышло на совершенно новый уровень. Это позволило выявить многие детали строения ГК и по-иному взглянуть на эволюцию этой структуры и использовать данные по строению ГК при палеонтологических реконструкциях.

Находки первых останков сегментов глоточного кольца датируются дарривильским ярусом среднего ордовика (Reich, 2010), а более-менее полноценно описаны и изображены сегменты ГК из силурийских и более поздних отложений (Reich, 2015). Начиная с силура известны сегменты колец схожие по плану строения с сегментами ГК подотряда Myriotrochina современного подкласса Paractinopoda, ГК имеющие сходство с ГК современных голотурий подкласса Actinopoda, а также сегменты ГК не имеющие аналогов среди современных голотурий. Их R имели по 2 или 3 выроста и соответственно 3 или 4 углубления для ампул ротовых щупалец, то есть эти голотурии имели 15 или 20 щупалец. В карбоне возникают ГК сходные по плану строения с ГК подотряда Synaptina (Paractinopoda). ГК мезозойских голотурий схожи с таковыми современных голотурий. Иногда ГК у Paractinopoda обладают ярко выраженными чертами билатеральной симметрии. У педоморфных форм Paractinopoda ГК имеют строение сходное со строением ГК на ранних стадиях развития обычных голотурий этого подкласса. Среди современных форм подкласса Actinopoda наблюдается большое разнообразие плана строения ГК. У глубоководных форм отряда Elasipodida происходит редукция ГК, которое полностью исчезает у планктонных голотурий сем. Pelagothuriidae. В отрядах Holothuriida, Synallactida и Persiculida сегменты R и IR примерно равны в высоту и ширину по величине, но R обычно отличается от IR строением и более крупными размерами. В отряде Molpadida ГК имеет удлинённую форму и массивное строение, а также развитые задние отростки, что отличает его от ГК отрядов Holothuriida, Synallactida и Persiculida. Особняком среди Paractinopoda стоит отряд Dendrochirotida. Среди его представителей наблюдается удивительное разнообразие строения ГК от лентовидного волнообразного глоточного кольца без задних отростков в сем. Cucumariidae к кольцу с короткими, а потом и длинными задними отростками, которые могут сливаться между собой с образованием длинного трубчатого кольца в подсем. Semperiellinae (сем. Thyonidae). При этом задние отростки и сами сегменты ГК могут быть подразделены на отдельные кусочки, так что всё ГК имеет мозаичный вид.

ДИНАМИКА РЕГЕНЕРАЦИИ ФРАГМЕНТОВ ЩУПАЛЕЦ ВОСЬМИЛУЧЕВОГО КОРАЛЛА *XENIA* SP.

Соколовская А.В.[1]*, Дмитриева Е.В.[1], Соломатина А.В.[2], Краус Ю.А.[1,2]

[1]Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

[2]Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

**e-mail: vladislavovna23@gmail.com*

Коралловые рифы — экосистемы с высоким биоразнообразием и высокой экономической значимостью. Их основным компонентом являются рифообразующие шестилучевые кораллы (Hexacorallia). Однако в последние десятилетия в ряде регионов наблюдается смена структуры сообщества: представители восьмилучевых кораллов (Octocorallia) начинают доминировать над шестилучевыми. Одной из возможных причин их успешного распространения может быть высокая способность к восстановлению колонии, то есть к регенерации. При этом регенерация Octocorallia изучена значительно хуже, чем у шестилучевых кораллов (Hexacorallia), а факторы, определяющие её эффективность, требуют дальнейшего исследования. В качестве модельного объекта для изучения регенерации восьмилучевых кораллов было недавно предложено использовать вид *Xenia umbellata* (Nadir et al., 2023). Для этого вида уже была показана высокая регенерационная способность, включая формирование зооидов (а затем и колоний) из изолированных щупалец и их фрагментов (Nadir et al., 2023)

Целью нашей работы было охарактеризовать динамику регенерации фрагментов щупалец *Xenia sp*. в зависимости от их размера и исходного положения вдоль проксимо-дистальной оси щупальца. Было проведено семь экспериментов, в каждом из которых использовали один полип с восемью щупальцами. Четыре щупальца разрезали поперечно на четыре части, остальные четыре — на восемь частей. Фрагменты с одинаковым положением относительно проксимо-дистальной оси щупальца размещали в одной ячейке 12-луночного планшета. Регенерацию отслеживали в течение 14 суток с регулярной цифровой фотофиксацией. Морфометрию регенерирующих фрагментов выполняли по цифровым изображениям в программном пакете Fiji.

В ходе наблюдений регистрировались выживаемость, сроки прикрепления к субстрату и ключевые морфологические изменения фрагментов (сглаживание поверхности, появление длинной оси, формирование орального диска, щупальцевых почек и полипоподобной формы).

Удалось показать зависимость эффективности регенерации от размера фрагмента и его исходного положения вдоль проксимо-дистальной оси щупальца щупальца. Частота достижения полипоподобной формы различалась между фрагментами, которые занимали разное положение относительно оси щупальца. Наиболее редко успешное восстановление зооида наблюдалось у крайних дистальных фрагментов при делении щупальца на восемь частей.

Таким образом, для фрагментов всех исследованных участков щупальца была показана способность к формированию полипа. При этом динамика и результативность регенерации различаются в зависимости от характеристик исходного фрагмента.

КЛЕТОЧНЫЕ И ТКАНЕВЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ У ЩЕТИНКОЧЕЛЮСТНЫХ (CHAETOGNATHA)

Столярова М.В.[1]*, Касаткина А.П.[2]**

[1]Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет

[2]Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН

*e-mail: *mvstolyarova@yandex.ru*

***apkas@mail.ru*

Проблемы формообразования как в индивидуальном, так и в эволюционном развитии несмотря на многочисленные исследования морфогенеза у животных с применением различ-

ных методов — морфологических, биохимических, генетических, требуют дальнейшего изучения. Остаются невыясненными механизмы, приводящие в конечном счете к формированию организма определенного вида. Одним из подходов к решению проблемы является математический метод, учитывающий пространственные изменения и действие физических сил в процессе морфогенеза (Thompson, 1917).

В связи с интенсивным изучением внеклеточного матрикса (ВКМ) у животных разных уровней организации, его обменной и формообразующей роли возрастает интерес к строению эпителиальных тканей, обладающих базальной мембраной - производной ВКМ. Возможно, что белки ВКМ выполняют организующую и направляющую роль в эмбриогенезе в ходе морфогенетических процессов (Альберт, Брей, Льюис и др., 1987). Предполагается, что в эволюционном развитии эпителиальные ткани являются первичной тканевой системой (primary building block) в организации многоклеточных животных (Tyler, 2003).

Щетинкочелюстные (Chaetognatha) — группа очень древняя и лишь недавно отнесенная к Gnathifera (Marlétaz et al., 2019), по данным молекулярной биологии - претерпевшая сложные перестройки генома (Piovani et al., 2025). На ранних этапах развития, в период дробления и образования бластулы, главную роль играют межклеточные взаимодействия. Бластомеры, возникающие при делении зиготы, приобретают специфические морфологические и биохимические характеристики. Контактируя друг с другом, они занимают определенное положение в бластуле, очевидно, этот процесс регулируется благодаря клеточным контактам и обмену сигнальными молекулами. Дробление полное равномерное с образованием равномерной целобластулы (Иванова-Казас, 1977). Уже при пятом делении определяются бластомер будущего полового зачатка, содержащий половой детерминант, и бластомер, дающий всю энтодерму. Гаструляция происходит путем инвагинации, в результате чего образуются два листка, из которых внутренний листок уже содержит первичные половые клетки. Процесс инвагинации может быть обусловлен физическими силами, поверхностным натяжением, вызывающими перемещение части клеток внутрь зародыша. Зародышевые листки имеют вид эпителиоподобных пластов, и дальнейшие изменения, вероятно, будут определяться взаимодействием возникших клеточных пластов. На этапе формирования тканей и органов важную роль будут играть процессы роста организма, дифференцировки и специализации клеток. У *Aidanosagitta macilenta* методом электронной микроскопии изучены многослойный кожный эпителий с уникальными «мостичными» контактами (Столярова, Касаткина, 2001), кишечный эпителий, имеющий мерцательные реснички (Столярова, Касаткина, 1990), эпителиоподобные элементы мышечного слоя. Нервная система залегает в кожном эпителии. Гонады содержат половые клетки, окружены целомическим эпителием. Соединительнотканные элементы представлены лишь тонким слоем коллагеновых волокон между базальными мембранами эпидермиса и мышечного слоя. Можно сделать заключение, что тело щетинкочелюстных образовано тремя эпителиями: кожным, кишечным и эпителием мезодермального происхождения, дающим мышечные элементы и целомическую выстилку. Поддержание общей организации и функционирование тканей и органов контролируются нервной системой и регуляторными клетками. Эпителии и эпителиоподобные пласты являются системообразующими элементами при морфогенезе у Щетинкочелюстных.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ ЩУПАЛЬЦЕВЫХ АППАРАТОВ У ТРЕХСЛОЙНЫХ BILATERIA

Темерева Е.Н.*, Малахов В.В.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

**e-mail: temereva@mail.ru*

1. Щупальцевый аппарат трехслойных Bilateria (Triploblastica) происходит от передней части лабиального круга щупалец Eumetazoa. Щупальцевые аппараты Triploblastica представляют собой разрастание околоротового ресничного поля общего предка и развиваются на ротовом, втором по счету от переднего конца тела, сегменте, в котором экспрессируются гены *otx, pax6, emx, barH, dbx, irx, lim 1/5, en*, впереди от передней границы зоны экспрессии Hox-

генов. Это подчеркивает гомологию околоротового сегмента Triploblastica и гомологию развивающегося на нем щупальцевого аппарата. Щупальцевый аппарат снабжен целомическими каналами — производными целома околоротового (второго) сегмента. Билатерально-симметричные ресничные личинки Triploblastica (трохофоры, актинотрохи, диплеврулы и др.) — суть поднятые в толщу воды ювенильные (первично донные) стадии. Их ресничные шнуры окаймляют околоротовое ресничное поле и представляют собой видоизмененные ресничные щупальца, которые используются для питания и локомоции личинок. Первичный щупальцевый аппарат сохраняется у Ambulacraria, Lophophorata и Trochozoa, но редуцирован у Ecdysozoa и Chordata.

2. У Ambulacraria ресничный шнур, окаймляющий околоротовое поле личинок, исходно непрерывен — его преоральная часть переходит в посторальную. Во взрослом состоянии щупальцевый аппарат сохраняется только у Pterobranchia — среди полухордовых и у Holothuroidea — среди иглокожих. У Ambulacraria фильтрация происходит по «up-stream» механизму и у личинок, и у взрослых форм.

3. У планктотрофных личинок Lophophorata ресничный шнур изначально подразделен на предротовую и послеротовую части. Послеротовая часть сохраняет «up-stream» механизм фильтрации, тогда как предротовая демонстрирует «down-stream» механизм. На основе развития щупальцевого аппарата в онтогенезе форонид можно предполагать, что щупальцевый аппарат Lophophorata развивается исключительно на основе послеротовой части ресничного шнура и сохраняет «up-stream» механизм фильтрации. Лофофор — это производное исключительно послеротовой части ресничного шнура, он сохраняет «up-stream» механизм фильтрации и характерен только для Lophophorata.

4. Для Trochozoa характерно разделение ресничного шнура на преоральный (у личинок — это прототрох) и посторальный (у личинок — это метатрох), при этом для обоих ресничных шнуров характерен «down-stream» механизм фильтрации. Дефинитивный щупальцевый аппарат Trochozoa развивается на основе как предротового, так и послеротового ресничных шнуров и демонстрирует «down-stream» механизм фильтрации.

5. Таким образом, в развитии щупальцевого аппарата Triploblastica можно выделить три этапа. Наиболее плезиоморфный вариант сохраняется у Ambulacraria — это «up-stream» фильтрация при непрерывности ресничного шнура. Промежуточный этап характерен для Lophophorata, у которых происходит разделение ресничного шнура на преоральную часть с «down-stream» механизмом фильтрации и посторальную, сохраняющую «up-stream» механизм фильтрации. При этом дефинитивный щупальцевый аппарат Lophophorata (лофофор) развивается только на основе посторального ресничного шнура. Наиболее апоморфный вариант характерен для Trochozoa, у которых имеет место разделение ресничного шнура на преоральный (прототрох) и посторальный (метатрох), при этом оба ресничных шнура функционируют по «down-stream» механизму.

Работа выполнена при поддержке РНФ (№ 23-14-00020-П).

ОЦЕНКА АСИММЕТРИИ СТЕРНАЛЬНЫХ ПЛАСТИН ПЛАСТРОНА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ МОРСКИХ ЕЖЕЙ ХЕМИАСТЕРИД МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

Ткачева Г.С.

Палеонтологический институт им. А. А. Борисяка РАН

e-mail: gs.tkacheva@yandex.ru

В филогенезе спатангоидов наблюдается увеличение билатеральной симметрии стернальных пластин пластрона (*Fischer, 1966*). Для меловых спатангоидов (в т.ч. и хемиастерид) характерно промежуточное состояние пластрона, в котором правая и левая пластины уже практически равны, но правая пластина все еще преобладает над левой (Villier et al., 2004). В описаниях представителей семейства и в родовых признаках часто фигурирует упоминание степени симметрии стернальных пластин, однако в сравнительном ключе как «почти сим-

метричные» и «более асимметричные» (Néraudeau, 1994). В исследованиях проведенных на *Hemiaster akkaptschigensis* Schmidt, 1962 (коньяк) и *Holanthus expergitus* (Loven, 1874) (совр.) с использованием классических морфометрических методов было обнаружено, что степень асимметрии этих представителей не только различается, но еще и изменяется в разной степени (Tkacheva, 2024). В данной работе для численной оценки подобных изменений степени асимметрии в ходе постларвального развития к выборке *Hemiaster akkaptschigensis*, *Mecaster fourneli* (Deshayes, 1847) (сантон-кампан) и *Holanthus expergitus* были применены методы геометрической морфометрии с использованием 3d-сканирования, Procrustes ANOVA и регрессионного анализа.

Прокрустов дисперсионный анализ формы подтвердил наличие видовых различий в форме стернальных пластин у *H. expergitus* от *Hemiaster akkaptschigensis* и *Mecaster fourneli*, но *Hemiaster akkaptschigensis* и *Mecaster fourneli* между собой не различаются. Значимо и влияние индивидуальных различий. Также обнаружено значимое наличие направленной и флуктуирующей асимметрии. Многомерный регрессионный анализ асимметричной компоненты формы показал, что значимые различия в изменении степени асимметрии зависят от вида и от размера панциря (который является показателем индивидуального возраста). Однако взаимодействие этих факторов не значимо, т.е. не подтверждена разница характера изменения асимметрии в зависимости от размеров у этих видов. При этом значение коэффициента направленной асимметрии у всех трех видов очень схоже.

ОСОБЕННОСТИ ЛОКАЛИЗАЦИИ АКТИНА В КЛЕТОЧНЫХ ТИПАХ ИЗВЕСТКОВЫХ ГУБОК

Фомина М.С.[1]*, Скоренцева К.В.[2], Лавров А.И.[3]

[1]Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

[2]Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН

[3]Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова

**e-mail: fominams@my.msu.ru*

Актины — группа консервативных белков, ответственных за мышечное сокращение, а также за изменение формы немышечных клеток и их подвижность. Их принято делить на мышечные и немышечные. Немышечные паралоги экспрессируются в большинстве клеток организма, тогда как мышечные обладают тканеспецифической экспрессией.

Эволюцию генов актина у многоклеточных животных реконструируют преимущественно на основе геномных данных, полученных на модельных позвоночных и лишь небольшом числе беспозвоночных. Большинство исследованных организмов обладают мышечными тканями в той или иной форме, однако есть таксоны, у которых она отсутствует. Одним из них является эволюционно древняя группа — тип Porifera. Несмотря на отсутствие мышечной ткани, губки способны изменять форму тела в ответ на внешние и внутренние стимулы. Это делает их перспективными объектами для изучения начальных этапов эволюции актинов и сократительных элементов у многоклеточных животных.

В качестве модельных объектов работы были выбраны известковые губки *Leucosolenia corallorhiza* и *Clathrina arnesenae*. Поиск изоформ актина проводили методами биоинформатического анализа с использованием транскриптомных данных. Клеточный состав стенки тела исследовали методами электронной микроскопии и лазерной сканирующей конфокальной микроскопии, локализацию актина выявляли методами иммуноцитохимического окрашивания с использованием антител, специфических к аминокислотным различиям на N-конце белков.

Для *L. corallorhiza* и *C. arnesenae* характерен асконоидный тип строения. В стенке тела на основании морфологии и локализации можно выделить следующие основные типы клеток: экзопинакоциты, хоаноциты, пороциты, склероциты и амёбоциты.

Биоинформатический анализ выявил наличие двух разных типов немышечного актина у обоих видов губок. При помощи дифференциального иммуноцитохимического окрашивания было показано, что для γ-подобного цитоплазматического актина характерны низкая ин-

тенсивность флуоресценции и диффузное распределение в большинстве клеток *L. corallorhiza*, за исключением остий пороцитов и склероцитов. В последних он формирует пучки. Количество β-подобного цитоплазматического актина выше, он участвует в формировании кортикальной сети филаментов и локализуется в областях межклеточных контактов и в выростах клеток.

Распределение актинов в клетках *C. arnesenae* имеет ряд отличий. Так, γ-подобный цитоплазматический актин вместе с β-подобной изоформой формирует кортикальную сеть в экзопинакоцитах. В пороцитах γ-изоформа является преобладающей, тогда как β-подобный цитоплазматический актин практически отсутствует. В амёбоцитах и хоаноцитах кортикальная сеть филаментов, как и у *L. corallorhiza*, сформирована β-подобной изоформой. γ-подобный цитоплазматический актин в этих клетках практически не выявляется.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у известковых губок актин может быть представлен в виде нескольких изоформ, локализацию которых можно дифференциально визуализировать при помощи иммуноцитохимического окрашивания. Различия в локализации могут быть связаны с тем, что изоформы актина выполняют разные функции.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (грант № 23-74-10005П).

ПАРАЗИТЫ МОРСКИХ НЕМАТОД

Хорхордина П.В., Алёшин В.В.*

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Научно-исследовательский институт физико-химической биологии имени А.Н.Белозерского МГУ

**e-mail: Aleshin@genebee.msu.su*

Морские нематоды являются самыми многочисленными животными на Земле (до 90% всех особей многоклеточных). Несмотря на их значимую роль в морских экосистемах, судьба значительной части продуцируемой ими биомассы остается неясной. В настоящей работе мы показываем, что свободноживущие морские нематоды служат хозяевами и субстратом для разнообразной фауны паразитов и паразитоидов, относящихся к множеству эукариотических линий, включающих протистов, грибоподобных организмов и многоклеточных животных.

Одними из самых массовых и, по-видимому, наименее видоспецифичных паразитоидов оказались представители рода *Rhynchopus* (Diplonemida). Диплонемиды — самая массовая по эДНК группа одноклеточных в океане, экология которых практически не изучена. Представители рода *Rhynchopus* демонстрируют способность к быстрому изменению формы тела — метаболии, связанной с неограниченностью ресурсов и необходимостью передвижения в узких пространствах.

Массовыми паразитами нематоды *Bathylaimus* sp. оказались агамококцидии рода *Rhytidocystis*. Обнаруженные нами формы существенно отличаются от ранее описанных в литературе представителей этого рода сложной морфологией клетки и необычайно высокой подвижностью. При этом у них не выявляются ни жгутики, ни гребни, характерные для других Apicomplexa, которые могли бы объяснять наблюдаемую подвижность. Не исключено, что выявленная подвижная форма представляет ранее неизвестную стадию жизненного цикла ритидоцистид.

В том же хозяине, нематоде *Bathylaimus* sp., мы обнаружили неописанных представителей Ichthyosporea — группы, занимающей важное филогенетическое положение между грибами и животными. Изучение их жизненного цикла и биологии может дать новые сведения о происхождении многоклеточности и ранней эволюции Opisthokonta.

Ещё одна находка — редкий паразит массовой нематоды *Enoplus brevis* — гаплоспоридия, относящаяся к ранее не описанной линии, что расширяет круг известных хозяев этой экономически важной группы паразитов двустворчатых моллюсков до мелких мейобентос-

ных организмов, которые, вероятно, могут являться промежуточными или резервуарными хозяевами в не до конца известном жизненном цикле гаплоспоридий.

В мёртвых нематодах *Spirinia parasitifera* мы обнаружили шарообразные структуры, которые по маркерным генам отнесены к загадочной филогенетически изолированной базальной линии Cercozoa с неясным жизненным циклом и биологией.

Нематод заражают различные виды оомицетов. Один из выявленных видов оомицетов ранее был известен как паразит исключительно зелёных и красных водорослей, но наши наблюдения расширяют круг его хозяев на нематод.

Многочисленные эукариотические микроскопические консументы способствуют, наряду с бактериями, быстрому разрушению тел мертвых нематод. Однако оомицеты, плотно заполняя кутикулу нематод скоплением гиф с ригидными стенками, могут создавать волокнистые слепки, передающие форму съеденного животного.

Авторы благодарны большому числу коллег-соавторов, другим коллегам, оказавшим содействие этой работе, Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова МГУ, Российскому научному фонду (грант № 25-74-20009).

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ НАПРАВЛЕННОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ И КЛЮЧЕВОЕ МЕСТО РЕПТИЛИЙ В ЭТОМ ПРОЦЕССЕ

Черлин В.А.

Дагестанский государственный университет

e-mail:cherlin51@mail.ru

За последние примерно 15 лет появилось много совершенно новых приборов, технических средств, методик исследований и новых методов анализа материалов, в частности — с использованием современных компьютерных программ и моделей, специально для этого разработанных. Все это принесло много новых, зачастую неожиданных результатов и позволило порой по-иному увидеть некоторые, даже самые привычные вещи…

Современный, сложный, комплексный анализ показал, что уже самые ранние амниоты, а затем многие продвинутые архозавроморфы, архозавры, плавающие ящеры и другие древние рептилии (первичные эндотермы — Черлин, 2021) имели высокую температуру тела (~ 37-42˚) и высокие уровни метаболизма, сравнимые с метаболизмом современных млекопитающих и птиц. Таким образом, получается, что большинство вымерших групп рептилий были в разной степени теплокровными животными. При этом все современные рептилии (вторичные эктотермы — Черлин, 2021) — потомки этих мезо- или тахиметаболических первично эндотермных животных; их анатомия и физиология несут в себе отчетливые следы их былой бóльшей или меньшей степени теплокровности.

Все значимые функциональные (термоэнергетические) а затем и морфофизиологические преобразования в эволюции позвоночных животных, все важнейшие эволюционные события произошли именно в рамках группы рептилий (вымерших и современных).

По нашему мнению функциональная составляющая играет ведущую роль в эволюции позвоночных животных. В этой связи, качество активности (Черлин, 2025) — важнейший интегральный показатель селективной ценности, а улучшение качества активности — одно из наиболее общих и основных направлений функциональной эволюции позвоночных животных, реализация которого возможна лишь при увеличении температуры тела и уровня основного обмена (Черлин, 2025). При этом, мы выявили ведущую знаачимость термоэнергетических закономерностей в эволюции позвоночных животных (Черлин, 1990, 2021, 2022; и др.), что как раз можно считать проявлением функциональной эволюции. Морфофизиологическая эволюция, в свою очередь, в определенном смысле «обслуживает» улучшение качества активности, обеспечивая, в частности, рост температуры и метаболизма со всеми вытекающими из этого последствиями.

Первичные эктотермы — рыбы и амфибии (Черлин, 2021), пройдя эволюционный путь через высокотемпературную и тахиметаболическую стадию первичной эндотермии древних рептилий (вымерших), получают возможность выдерживать и использовать на свое эволюционное благо высокую температуру тела и интенсивный метаболизм. Таким образом, именно рептилии (вымершие) привнесли в эволюцию важнейшее новое качество — «высокотемпературность» (псилотермность), которое стало базой для улучшения качества активности, а значит — для дальнейшего прогрессивного эволюционного развития позвоночных в направлениях ко вторичной эндотермии, т.е. к реально теплокровным млекопитающим и птицам (Черлин, 2021) и ко вторичной эктотермии, т.е. к современным потенциально теплокровным рептилиям (Черлин, 2021).

Таким образом, рептилии (вымершие и современные), имея и раскрывая свой огромный внутренний эволюционный потенциал, являются своего рода «ключевой группой» в эволюции позвоночных животных.

КАК ИЗ ХОАНОФЛАГЕЛЛЯТ ПОЛУЧИТЬ НАСЕКОМОЕ: ПОШАГОВАЯ ИНСТРУКЦИЯ

Щербаков Д.Е.
Палеонтологический институт РАН
e-mail: DShh@yandex.ru

«…успеваю поверить в шесть невозможных вещей до завтрака» (Льюис Кэрролл)

Родословные крупных таксонов — это ветвящиеся цепочки предковых групп, по сути ступеней организации, и чтобы достичь высшей, надо подняться на предыдущие. Некоторые преобразования планов строения совершались скачкообразно — зияющую пропасть не преодолеть в несколько шагов, — путем глубоких изменений в онтогенезе (гетерохронии, гетеротопии) макромутантов-одиночек («многообещающие монстры» Р. Гольдшмидта).

Предки метазоев, одноклеточные фильтраторы хоанофлагелляты, могут образовывать колонии. Для повышения эффективности фильтрации структура их колоний упорядочена (симметрична), а биения жгутиков отдельных клеток скоординированы за счет клеточных контактов. Жизненный цикл таких жгутиконосцев включает несколько одноклеточных и многоклеточную фазу. Докембрийские вендозои являли собой разнообразные вариации на одну и ту же тему. Некоторых из них принимают за билатерий, но гораздо резоннее во всех вендозоях видеть предшественников губок, как предложил Т. Кавалье-Смит. Увеличение их размеров, усложнение рельефа и фрактальное масштабирование симметрии повышали эффективность фильтрации. В райских садах эдиакария, до изобретения метазоями хищничества, некоторые из этих «недопростёганных матрасов» безнаказанно вырастали до двух метров. Дальнейшее совершенствование фильтрации привело к замыканию карманов и формированию каналов и камер водоносной системы — пред-губки стали губками, и их модульная организация усложнилась. Появление плавающей личинки повысило эффективность расселения.

Кишечнополостные произошли от какой-то группы хищных губок — некоторые Cladorhizidae ловят добычу без помощи крючковидных спикул, «на клей» или схлопыванием пузырей. Переход к хищничеству сопровождался обращением тока воды в каналах тела. Появились ресничные шнуры, а также нематоцисты (аналогичные экструсомы широко распространены у протистов и низших метазоев). Пелаго-бентический жизненный цикл усложнился за счет добавления плавающего полового поколения. Наиболее вероятно происхождение метамерии артикулят от цикломерии антозоев (теория А. Седжвика). Среди современных аннелид наиболее примитивны полихеты Spintheridae — малоподвижные паразиты губок. У них и родственных им Amphinomidae метамерия еще несовершенна.

План строения самых примитивных членистоногих, Dinocarida, напоминает личинку амфиномид — добыча пищи осуществляется парой передних придатков. Ракообразные могли произойти путем неотении от более продвинутых артропод, таких как Megacheira. Насекомые

— прямые потомки высших раков синкарид — появились в связи с выходом на сушу. Каридоидная реакция бегства трансформировалась в прыжок у археогнат и позднее в плавательные движения брюшка у первых крылатых насекомых, напоминавших поденок. Пять задних сегментов рачьей груди у насекомых превратились в брюшные для увеличения массы мышц, необходимой для прыжка из воды в воздух. Крылья — дериваты жаберных придатков конечностей рачьих предков — возникли на дефинитивной стадии онтогенеза у амфибиотических про-птеригот, обитавших в нестабильных водоемах палеозойской суши, а полет сперва был средством расселения.

РОЛЬ ИНДУЦИРУЕМЫХ ГИПОКСИЕЙ МОЛЕКУЛЯРНЫХ КАСКАДОВ (HIF) В РАЗВИТИИ КОЖНЫХ ПОКРОВОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Юсина П.М.*, Усакин Л.А., Пантелеев А.А.

Национальный исследовательский центр «Курчатовский институт»

**e-mail: yusina.polina@mail.ru*

В данной работе изучение эмбрионального развития эпидермиса сочетается с исследованием регуляторного комплекса HIF-1, который контролирует клеточный ответ на сниженный уровень кислорода во многих тканях организма, в том числе и в коже. Мы предполагаем, что такой важный в жизни организма комплекс играет роль и в формировании кожных покровов в процессе эмбриогенеза. Нами была выдвинута гипотеза, что активность HIF-1 влияет на процесс ранней детерминации кожного эпителия на стадии гаструляции. Данный переход запускается под влиянием фактора транскрипции p63 (Byrne et al., 1994). До сих пор не до конца ясно, какие факторы индуцируют экспрессию p63. Мы полагаем, что одним из них может быть регуляторный комплекс HIF-1, транскрипционная активность которого в клетках эмбриональных покровов может вызываться постоянной сменой условий (в том числе гипоксических), в которых находится эмбрион.

Для понимания того, как отсутствие HIF-1α (основной компонент комплекса HIF-1) может влиять на развитие покровов, мы поставили следующую задачу: методом иммунофлуоресценции оценить экспрессию p63 в покровной эктодерме ранних эмбрионов мышей трёх разных генотипов: эмбрионов дикого типа; эмбрионов, гетерозиготных по HIF-1α; и эмбрионов, нокаутных по гену HIF-1α. Мы также посмотрели, как у ранних эмбрионов трёх разных генотипов может меняться экспрессия двух других белков-компонентов семейства HIF: HIF-2α и ARNT. Были получены следующие результаты:

1. Транскрипционный фактор p63 экспрессируется в покровной эктодерме HIF-нокаутных эмбрионов ранних стадий, паттерны его экспрессии не отличаются от паттерна дикого типа. Кроме того, у эмбрионов дикого типа и у гетерозиготных эмбрионов паттерн экспрессии p63 также практически идентичен.

2. У гетерозиготных эмбрионов на стадиях развития с E8.0 до E9.5 белок HIF-2α экспрессируется в клетках покровной эктодермы, имеет ядерную и цитоплазматическую локализации. У нокаутных эмбрионов и у эмбрионов дикого типа на стадиях E8.0-E9.0 HIF-2α также присутствует в клетках покровов, однако достоверно имеет только ядерную локализацию, тогда как цитоплазматическая локализация либо отсутствует, либо не выражена. Таким образом, у гетерозиготных эмбрионов HIF-2α наименее транскрипционно активен по сравнению с нокаутными эмбрионами и эмбрионами дикого типа, что может указывать на дополнительные компенсаторные механизмы у гетерозигот и наличие альтернативных, неканонических HIF-сигнальных путей.

3. При анализе экспрессии ARNT в покровах эмбрионов ранних стадий было отмечено, что данный транскрипционный фактор у гетерозиготных эмбрионов и у эмбрионов дикого типа отсутствует на стадии E9.0, однако появляется к стадии E9.5. Кроме того, у эмбрионов, нокаутных по HIF-1α, в клетках покровной эктодермы ARNT детектируется очень слабо, в отличие от других органов и тканей. Поскольку HIF-1α и ARNT входят в состав одного ге-

теродимерного комплекса HIF-1, можно предположить ранее не описанные механизмы функционирования HIF-1α, не связанные с ARNT.

По предварительным данным, белок HIF-1α не оказывает влияния на экспрессию p63 в эмбрионах на стадии гаструляции. Тем не менее, удалось обнаружить, что экспрессия белков HIF-каскада различается между эмбрионами разного генотипа. Полученные результаты говорят о компенсаторной роли белков HIF-сигнального пути при отсутствии его главного компонента — HIF-1α. Кроме того, данные указывают на наличие других, неканонических путей HIF-каскада, не связанных с гипоксией. Необходимо дальнейшее изучение возможной роли компонентов данного каскада в поддержании активности HIF-комплекса в эмбриональной коже.