



Материалы школы для молодых  
специалистов и студентов к  
110-летию со дня рождения  
академика А. В. Иванова

# СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ





РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Зоологический институт РАН  
Палеонтологический институт РАН  
Санкт-Петербургское общество естествоиспытателей  
Санкт-Петербургский союз ученых  
Паразитологическое общество при РАН  
Санкт-Петербургский научный центр РАН

**«СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ  
МОРФОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ»**

**МАТЕРИАЛЫ ШКОЛЫ ДЛЯ МОЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ И  
СТУДЕНТОВ  
К 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ АКАДЕМИКА  
А. В. ИВАНОВА**



29 сентября–1 октября 2016 г.  
Санкт-Петербург

УДК 591.4 (042.5)

ББК 28.66

Зайцева О. В., Петров А. А. (ред.). **Современные проблемы эволюционной морфологии животных.** Материалы школы для молодых специалистов и студентов с международным участием «Современные проблемы эволюционной морфологии животных» к 110-летию со дня рождения академика А. В. Иванова (29 сентября–1 октября 2016 г.). – СПб: ЗИН РАН. 2016. 80 с.

**Главный редактор:**

директор Учреждения Российской академии наук  
Зоологического института РАН член-корр. РАН О. Н. Пугачев

**Ответственные редакторы:**

О. В. Зайцева, А. А. Петров

**Редколлегия:**

Е. А. Котикова, О. И. Райкова, А. А. Петров

**Оргкомитет:**

Председатель: О. Н. Пугачев, член-корр, Зоологический институт РАН. Зам председателя: О. В. Зайцева, дбн, Зоологический институт РАН (председатель программного комитета), С. В. Рожнов, член-корр, Палеонтологический институт РАН, В. В. Малахов, член-корр, Московский государственный университет. Ответственный секретарь: Р. В. Смирнов, кбн, Зоологический институт РАН. Казначей: С. А. Петров, Зоологический институт РАН. Члены оргкомитета: *От Зоологического института РАН:* дбн Н. Б. Ананьева, кбн И. М. Дробышева, дбн Е. А. Котикова, кбн А. А. Петров, кбн О. И. Райкова, кбн В. В. Старунов, кбн Е. В. Сыромятникова, кбн К. В. Шунькина, *а также* дбн А.И. Гранович (СПбГУ), дбн Р. П. Костюченко (СПбГУ), дбн Д. К. Обухов (СПбГУ), дбн Г. О. Черепанов (СПбГУ), кбн М. А. Кулакова (СПбГУ). *От Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей:* дбн А. К. Дондуа. *От Санкт-Петербургского союза ученых:* дбн С. Я. Цалолихин

Проведение школы и издание материалов  
осуществлены при финансовой поддержке  
Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16-04-20568-г)  
и Федерального агентства научных организаций

## СОДЕРЖАНИЕ

Зайцева О. В. Предисловие .....	7
МАТЕРИАЛЫ ЛЕКЦИЙ ШКОЛЫ.....	11
Воронежская Е. Е. Ранние события в нейрогенезе моллюсков и аннелид: что важно при проведении сравнительных исследований и филогенетических построений .....	13
Заботин Я. И. Сравнительная морфология бескишечных турбеллярий (Acoela) и проблемы эволюции ранних Bilateria .....	15
Зайцева О. В. Эволюционные закономерности становления и развития нервной системы: от рецепторных клеток к интегративным центрам.....	17
Кожухарь В. Г. Консервативность механизма детерминации пола в эволюции у млекопитающих.....	20
Кондакова Е. А., Ефремов В. И. Желточный синцитиальный слой костистых рыб: функции и разнообразие организации .....	22
Косевич И. А. Модульная организация: пластичность пространственной организации и структурно-функциональные параллели на примере колониальных гидроидных .....	24
Костюченко Р. П. Разнообразие механизмов спецификации осей в развитии животных .....	26
Кузнецов А. Н. Хорда как активный орган.....	28
Кулакова М. А. Нох-кластер и способы им управлять: путь от UrBilateria до <i>Drosophila</i> .....	29
Малахов В. В. Революция в зоологии: система и филогения билатерально-симметричных животных .....	31
Малахов В. В., Богомолова Е. В. Новые представления о строении и эволюции полости тела животных .....	33
Медников Д. Н. 6:6:6: новый архетип тетраподной конечности .....	34
Обухов Д. К., Пушина Е. В., Вараксин А. А. Постнатальный нейрогенез в ЦНС позвоночных животных: достижения, проблемы, перспективы.....	35
Подгорная О. И. Повторы ДНК как классификационный признак.....	36
Поддубная Л. Г. Гирокотилиды как промежуточное звено в эволюционном становлении филогенетической ветви моногении – цестоды, ультраструктурный анализ .....	37
Райкова Е. В. Загадочный паразит черной икры <i>Polypodium hydriforme</i> – новый класс книдарий Polypodiozoa, родственник Мухозоа.....	38
Райкова О. И. Ранние этапы эволюции нервной системы билатерий .....	41
Савостьянов Г. А. Моделирование происхождения стволовых клеток и количественное описание их потенциалов .....	43
Темерева Е. Н., Малахов В. В. Развитие форонид от яйца до ювенили и вопрос эволюции бифазных жизненных циклов Bilateria .....	44
Черепанов Г. О. Щиткование панциря черепах: эпигенетические и морфогенетические причины аномалий.....	46

МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ МОЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ И СТУДЕНТОВ .....	49
Бойцова Е. А., Скучас П. П., Аверьянов А. О. Медуллярная кость архозавров ...	51
Емельянова О. Р. Особенности четвероногой локомоции гладконосых руко- крылых .....	52
Коленов С. Е. Бейтсовская мимикрия у сов: возможные примеры и эволюционное значение .....	53
Кремнёв Г. А. Динамика функционирования репродуктивных органов (гер- минальных масс и яичников) партеногенетического и гермафродитного поколений трематод .....	54
Кузьмин И. Т., Скучас П. П. Мозговой отдел черепа крокодилomorф: строение и эволюционные тенденции .....	55
Купряшова Е. Е., Костюченко Р. П. Особенности морфогенезов при поперечном делении <i>Pristina longiseta</i> (Oligochaeta, Annelida) .....	56
Миролобов А. А. Мышечная система интерны паразитического ракообразного <i>Peltogaster paguri</i> (Cirripedia: Rhizocephala: Kentrogonida) .....	59
Моисеева А. В. Половой диморфизм в строении мускулатуры конечностей обыкновенной жабы .....	58
Неклюдова У. А., Островский А. Н. Плацентарный аналог <i>Celleporella hyalina</i> : развитие, строение, функционирование .....	59
Нефедова Е. А., Гонобоблева Е. Л., Тихомиров И. А. Строение минерального скелета известковой губки <i>Sycon</i> sp. из аквакультуры на разных стадиях онтогенеза .....	60
Попюк М. П., Петров А. А., Дмитриева Е. В., Герасев П. И. Реконструкция объемной формы склеритов прикрепительного диска <i>Ligophorus cephalii</i> (Monogenea) с применением лазерной конфокальной микроскопии .....	61
Размадзе Д. Т., Кузнецов А. Н., Паниютина А. А., Зеленков Н. В. Функциональ- ный анализ строения грудного мускула птиц группы Eufalconimorphae .....	62
Серебрякова М. К., Токмакова А. С., Усманова Р. Р., Прохорова Е. Е., Кудрявцев И. В., Атаев Г. Л. Анализ клеточного состава гемолимфы легочных мол- люсков .....	63
Серова К. М., Вишняков А. Э., Островский А. Н., Зайцева О. В. Сравни- тельный анализ нервной системы аутозооида и авикулярия у хейлостомных мшанок .....	64
Солонкин И. А. Анализ закономерностей проявления нарушений жилкования крыльев дневных чешуекрылых на примере боярышницы <i>Aporia crataegi</i> L. (Lepidoptera, Pieridae) .....	65
Стуканёва М. Е., Пущина Е. В., Вараксин А. А. Нейрональная регенерация при механическом повреждении мозжечка молоди симы <i>Oncorhynchus masou</i> .....	66
Сухопутова А. В., Краус Ю. А. Как формируются медузы: монодисковая и по- лидисковая стробилиция на примере <i>Cassiopea</i> и <i>Aurelia</i> .....	67

---

Федяева М. А. Тонкое строение кишечника некоторых видов свободноживущих нематод Белого моря в связи с их типом питания .....	68
Фролова Т. А., Райкова О. И., Котикова Е. А. Нервная и мышечная система паразитической турбеллярии <i>Notentera ivanovi</i> .....	69
Хабибулина В. Р., Старунов В. В. Молекулярные основы развития фоторецепторных структур <i>Aurelia aurita</i> (Cnidaria: Scyphozoa).....	70
Шафигуллина Е. Е., Заботин Я. И. Основные пути эволюции сперматозоидов свободноживущих плоских червей.....	71
Шевченко Е. Т., Островский А. Н. Сравнительная характеристика оогенеза Cheilostomata .....	72
Щенков С. В. Хетотаксия церкарий трематод: новый взгляд на номенклатуру и ее связь с нервной системой .....	73
МАТЕРИАЛЫ КРУГЛОГО СТОЛА .....	75
Кудрявцев И. В., Серебрякова М. К. Применение проточной цитофлуориметрии для исследования циркулирующих клеток беспозвоночных.....	77
Старунова З. И., Старунов В. В. Геометрическая морфометрия и микрорентгеновская томография: практические навыки и возможности использования для описания формы биологических объектов.....	78



## **ПРЕДИСЛОВИЕ**



**Артемий Васильевич Иванов**

**18.05.1906 — 22.01.1992**

Эволюционная морфология составляет фундаментальную основу многих биологических и медицинских наук. К сожалению, в нашей стране и за рубежом специалистов этого плана относительно немного особенно среди молодежи. В связи с бурным развитием молекулярной филогении и систематики существенно расширились проблемы эволюционно-морфологических исследований. Необходимость сопоставления результатов молекулярного и морфологического анализов, картирования морфологических признаков на молекулярно-филогенетические древа, а также выявления новых апоморфий способствовала разработке и использованию новых методов исследований. Все это делает особенно актуальным привлечение молодежи к решению проблем эволюционной морфологии и обучение их новым методам и подходам к решению этих проблем.

Обсуждение проблем эволюционной морфологии и возможных путей их решения пять лет назад легло в основу впервые осуществленной в стенах Зоологического института Школы для молодых ученых и студентов «Современные проблемы эволюционной морфологии животных», приуроченной к 105-летию со дня рождения академика А. В. Иванова и проводимой сразу после одноименной Всесоюзной конференции с международным участием.

Настоящая школа посвящена 110-летию со дня рождения известного зоолога-эволюциониста, лауреата Ленинской премии, академика РАН Артемия Васильевича Иванова. Этот выдающийся ученый многие годы проработал в стенах Зоологического института и был одним из основателей Лаборатории эволюционной морфологии и её первым заведующим. Подробнее с биографией А. В. Иванова, его научной деятельностью и со списком его работ можно ознакомиться в Сборнике «Эволюционная морфология животных». Часть 2 / к 100-летию со дня рождения акад. А.В. Иванова. - СПб.: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2008. С. 125-190. (Труды С.-Петербур. о-ва естествоиспытателей; сер. 1, т. 97) и в статье Мамкаев Ю. В. Степаньянц С. Д. Зоолог, открывший мир погонофор. К 100-летию Артемия Васильевича Иванова. Природа. 2007. № 8. С. 63-73.

В публикуемом сборнике представлены материалы школы, проводимой в Санкт-Петербурге в Зоологическом институте РАН с 29 сентября по 1 октября 2016 года. Тематика школы охватывает широкий круг проблем, включающих общие вопросы эволюционной морфологии, эволюционной эмбриологии, эволюции онтогенезов и морфогенетических механизмов, общие проблемы филогенетики и систематики животных, а также функциональной морфологии. Оргкомитет выражает надежду, что проведение Школы послужит на

пользу её молодым участникам, позволив им не только представить результаты своих первых исследований широкому кругу ученых, но и прослушать лекции и методические рекомендации ведущих специалистов. Оргкомитет благодарит всех участников и слушателей за их неугасимый интерес к эволюционной морфологии и желает им и в дальнейшем успешно развивать эту замечательную науку!

*ПРЕДСЕДАТЕЛЬ ПРОГРАММНОГО КОМИТЕТА ШКОЛЫ ДБН О. В. ЗАЙЦЕВА*

**МАТЕРИАЛЫ ЛЕКЦИЙ  
ШКОЛЫ**



## РАННИЕ СОБЫТИЯ В НЕЙРОГЕНЕЗЕ МОЛЛЮСКОВ И АННЕЛИД: ЧТО ВАЖНО ПРИ ПРОВЕДЕНИИ СРАВНИТЕЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПОСТРОЕНИЙ

Е. Е. ВОРОНЕЖСКАЯ

*Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, Москва, Россия; email: le-navor@gmail.com*

В последнее десятилетие совершенствование техники иммунохимического маркирования и микроскопирования привело к появлению большого количества работ, описывающих морфологию личинок. Эта стадия развития в жизненном цикле животных издавна привлекала внимание исследователей. С одной стороны, в процессе онтогенеза эмбриологи пытались найти черты филогенетической истории группы. С другой стороны, сравнительные морфологи искали черты, общие для древнего гипотетического предка. На основе полученных данных делались предположения о родстве или множественности происхождения различных групп. Важную роль в таких исследованиях традиционно отводили строению и порядку формирования нервной системы – как одной из наиболее консервативных в организме личинки и наименее подверженных модификациям со стороны внешних условий. Проводя подробные описания возникновения нервной системы личинки, с точностью до единичных нейронов и их взаимоотношений, исследователи пытались выявить некие общие принципы, по которым строится нервная система. Было важно понять, как нервные структуры, обеспечивающие жизнедеятельность пелагической личинки, в процессе развития модифицируются в нервную систему бентосной взрослой особи, с поведенческими программами, зачастую требующими совершенно иного нейронального обеспечения. И всё это для животных, обладающих широким спектром модификаций развития, поведения и условий обитания. Как разобраться во всем этом многообразии и что взять за основу?

Разумеется, каждый исследователь делал акцент на том, что он считал наиболее значимым. В какой последовательности формируются ганглии? Парные или непарные закладываются вентральные нервные стволы? Насколько проявляются черты метамерии в нервных структурах? Какие части личиночной нервной системы транзиторные, а какие включаются в состав дефинитивной нервной системы? В результате исследований, посвященных сравнительному изучению личинок,

наша группа пришла к следующему представлению о порядке событий, происходящих в нейрогенезе моллюсков и аннелид: первыми дифференцируются периферические пионерные нейроны, отростки которых формируют остов, вдоль которого впоследствии будет формироваться дефинитивная нервная система. Затем формируется личиночная нервная система, организация которой коррелирует с типом личиночного развития: у планктотрофных личинок она устроена сложнее, чем у лецитотрофных. Апикальный сенсорный орган есть всегда, он является неотъемлемой частью личиночной нервной системы. Затем вдоль путей, проложенных пионерными нейронами, начинает формироваться дефинитивная нервная система, личинка вступает в метаморфоз и превращается в ювенильное животное. Пионерные нейроны исчезают, а личиночная нервная система дегенерирует или частично включается в состав имагинальной. Согласно этим представлениям, именно архитектура отростков ранних пионерных нейронов может дать больше всего информации о филогенетической истории, указать на строение нервной системы гипотетического планктонного предка трохофорных животных.

Автор выражает глубокую благодарность всем коллегам, в соавторстве с которыми были опубликованы оригинальные работы и обзоры. Работа поддержана грантами РФФИ № 15-04-07573 и № 15-29-02650.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Воронежская Е. Е., Ивашкин Е. Г. Пионерные нейроны: основа или ограничивающий фактор разнообразия нервных систем Lophotrochozoa? // *Онтогенез*. 2010. Т. 41. № 6. С. 403–413.
- Воронежская Е. Е., Кролл Р. П. Ранние этапы нейрогенеза у легочных моллюсков // *Доклады Академии Наук*. 1996. Т. 2. С. 91–93.
- Незлин Л. П. 2010. Золотой век сравнительной морфологии: лазерная сканирующая микроскопия и нейрогенез трохофорных животных // *Онтогенез*. Т. 41. № 5. С. 370–380.
- Незлин Л. П., Воронежская Е. Е. Ранние периферические сенсорные нейроны в развитии трохофорных животных // *Онтогенез*. 2016. В печати.
- Arendt D., Tosches M.A., Marlow H. From nerve net to nerve ring, nerve cord and brain - evolution of the nervous system // *Nature Reviews Neuroscience*. 2016. V. 17. P. 61–72.
- Croll R.P., Voronezhskaya E.E. Early elements in gastropod neurogenesis // *Developmental Biology*. 1996. V. 173. P. 344–347.
- Marlow H., Tosches M.A., Tomer R., Steinmetz P.R., Lauri A., Larsson T., Arendt D.

- Larval body patterning and apical organs are conserved in animal evolution // BMC Biology. 2014. V. 12. P. 1-7.
- Pani A.M., Mullarkey E.E., Aronowicz J., Assimacopoulos S., Grove E.A., Lowe C.J. Ancient deuterostome origins of vertebrate brain signalling centres // Nature. 2012. V. 483. № 7389. P. 289-294.
- Hay-Schmidt A. The evolution of the serotonergic nervous system // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. 2000. V. 267. № 1448. P. 1071-1079.
- Schmidt-Rhaesa A., Harzsch S., Purschke G. (Eds.) Structure and evolution of invertebrate nervous systems. 2015. N.Y.: Oxford University Press. 776 p.
- Wanninger A. (Ed.) Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates. 2015. Heidelberg, N.Y., Dordrecht, London: Springer-Verlag Wien. 6 volumes.
- Ivashkin E., Voronezhskaya E., Adameyko I. A paradigm shift in neurobiology: peripheral nerves deliver cellular material and control development // Zoology. 2014. V. 117. № 5. P. 293-294.

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ БЕСКИШЕЧНЫХ ТУРБЕЛЛЯРИЙ (АСОЕЛА) И ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ РАННИХ BILATERIA

Я. И. ЗАБОТИН

*Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: Yaroslav\_Zabotin@rambler.ru*

Ключевое положение в дискуссиях о происхождении и первых шагах эволюции билатерально-симметричных животных занимают бескишечные турбеллярии (Acoela). Это группа мелких морских (за крайне редким исключением) червеобразных беспозвоночных, насчитывающая около 380 видов (Jondelius et al., 2011).

Сложность определения филогенетического положения Acoela в животном царстве объясняется нехваткой ультраструктурных данных и типичной для современного состояния зоологической науки противоречивостью результатов морфологических и молекулярно-генетических исследований. Классические морфологи рассматривали Acoela либо как наиболее примитивных представителей Bilateria (Иванов, Мамкаев, 1973), либо как вторично упростившихся беспозвоночных (Ливанов, 1955), в т. ч. как педоморфных потомков целомических животных (Малахов, 2009). Ревизия филогении типа Plathelminthes на основе ультраструктурных данных была проведена У. Элерсом (Ehlers, 1985), который объединил Acoela с отрядом Nemertodermatida в отдельный подтип Acoelomorpha.

На основании результатов сиквенса 18S рДНК Acoelomorpha были отделены от плоских червей и заняли сестринское положение по отношению ко всем остальным Bilateria (Ruiz-Trillo et al., 1999). Позднее по результатам сиквенса множества протеин-кодирующих генов ацелы неожиданно (и даже парадоксально) вошли в состав вторичноротых (Philippe et al., 2011). Наконец, новейшие молекулярно-генетические данные снова переместили бескишечных турбеллярий вместе с другим загадочным типом бесполостных червей Xenoturbellida (в составе нового таксона Xenacoelomorpha) в основание филогенетического древа Bilateria (Cannon et al., 2016). Таким образом, как среди морфологов, так и среди молекулярных биологов нет единого мнения относительно систематического положения Acoela в животном царстве и их родственных связей с другими типами Bilateria.

Несомненно, что для окончательного выяснения филогенетического положения бескишечных турбеллярий и их таксономического статуса необходимы дальнейшие ультраструктурные, эмбриологические и молекулярно-генетические исследования.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. 1973. Л.: Наука. 221 с.
- Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира (анализ организации главных типов многоклеточных животных). 1955. М.: Советская наука. 400 с.
- Малахов В. В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40–54.
- Cannon J.T., Vellutini B.C., Smith III J., Ronquist F., Jondelius U., Hejnol A. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa // Nature. 2016. V. 530. P. 89-93.
- Ehlers U. Das Phylogenetische System der Plathelminthes. 1985. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag. 317 s.
- Jondelius U., Wallberg A., Hooge M., Raikova O.I. How the worm got its pharynx: phylogeny, classification and Bayesian assessment of character evolution in Acoela // Systematic Biology. 2011. V. 60 (6). P. 845–871.
- Philippe H., Brinkmann H., Copley R., Moroz L.L., Nakano H., Poustka A., Wallberg A., Peterson K., Telford M. Acoelomorph flatworms are deuterostomes related to Xenoturbella // Nature. 2011. V. 470. P. 255–258.
- Ruiz-Trillo I., Riutort M., Littlewood D., Herniou E., Baguna J. Acoel flatworms: earliest extant bilaterian metazoans, not members of Platyhelminthes // Science. 1999. V. 283. P. 1919–1923.

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТАНОВЛЕНИЯ И РАЗВИТИЯ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ: ОТ РЕЦЕПТОРНЫХ КЛЕТОК К ИНТЕГРАТИВНЫМ ЦЕНТРАМ

О. В. Зайцева

*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ovzaitseva@inbox.ru*

Одной из важных проблем эволюционной морфологии является выяснение структурных основ, путей и закономерностей становления и развития нервной системы (НС) в ходе исторического и индивидуального развития многоклеточных организмов. Рецепторные клетки являются первыми нервными элементами, которые появляются в ходе эволюции и индивидуального развития животных. Современные многочисленные данные подтверждают тесную связь генеза и прогрессивной эволюции ЦНС с эволюцией рецепторных структур. В лекции на основе анализа собственных данных и данных литературы по структурно-функциональной организации НС представителей различных групп беспозвоночных (моллюски, немурты, приапулиды, аннелиды, мшанки, асцидии) и низших позвоночных животных рассматриваются закономерности эволюционной и онтогенетической морфодинамики рецепторных клеток и их участие в формировании НС. Важное место в лекции уделено становлению и развитию сенсорных образований и нервных центров (НЦ) у гастропод как модельных объектов нейробиологии. Приводятся данные о наличии в хемосенсорных органах, в стенке тела и внутренних органах моллюсков нескольких морфологических типов интра- и субэпителиальных первичночувствующих рецепторных клеток, различающихся формой тела, числом периферических отростков и структурой их апикальной поверхности. Показано, что в разных филогенетических ветвях у гастропод и других беспозвоночных на основе изменения формы рецепторных клеток прослеживаются два процесса эволюции рецепторного аппарата экто- и энтодермы. Первый процесс состоит в постепенном погружении рецепторных клеток под эпителий. Второй – в обособлении ядродержащей части и специализированного чувствительного отдела рецепторной клетки – периферического отростка, а также в появлении у него (у хеморецепторных клеток), особенно под влиянием воздушной среды обитания животного, особой чувствительной булавы и длинных чувствительных ресничек. Второй процесс наблюдается и в ходе эволюции обонятельных клеток позвоночных. Показано, что простые НС и НЦ плексусного типа развиваются в ходе

эволюции в стенке тела и внутренних органов прежде всего на базе эфферентно-ассоциативных отростков рецепторных клеток и могут содержать одночленные рефлексорные дуги. Развитие и постепенное усложнение структурно-функциональной организации НЦ начинается на периферии и сопровождается их постепенным погружением и дифференцировкой плексусов, приводящей к формированию ядерных НЦ (неструктурированных скоплений тел нейронов и нервных переключений). На моллюсках из разных филогенетических групп показано, что в ходе прогрессивного развития их хемосенсорных систем сначала происходит упорядочивание расположения основной массы рецепторных элементов, что приводит к образованию разных по уровню организации структурно-функциональных модулей. Затем появляются периферические ганглионарные образования, имеющие тенденцию смещения к ЦНС. После этого, только у занимающих наиболее высокое филогенетическое положение гастропод — наземных легочных моллюсков, появляются новые интегративные отделы в мозге, имеющие экраный тип строения. Последний характерен, прежде всего, для коры головного мозга позвоночных. Рассматривается вопрос о происхождении висцеральной НС и причины ее отличия в организации от соматической НС. Показано, что необходимость развития прежде всего рецепторных систем эпителиев, соприкасающихся с внешней средой, способствует более бурному развитию эктодермальной НС. Последняя начинает не только контролировать, но и брать на себя в ходе эволюции ряд функций энтодермальной НС, тормозя ее дальнейшее развитие, что, видимо, и находит свое отражение в особенностях организации соматической и вегетативной (висцеральной) НС у позвоночных.

Работа поддержана РФФИ (проект офи\_м № 15-29-02650).

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Винников Я. А. Эволюция вкуса и обоняния // Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука, 1991. С. 4-12.
- Заварзин А. А. Значение эволюционной гистологии в разработке методологических проблем. Материалы к докладу «Происхождение коры большого мозга». 1939 // Труды по теории параллелизма и эволюционной динамике тканей. Л.: Наука, 1986. С. 155-181.
- Зайцева О. В. Структурная организация сенсорных систем улитки // Журнал высшей нервной деятельности. 1992. Т. 42. № 6. С. 1132-1149.
- Зайцева О. В. Характеристика нейронального состава, пластичность и

- возрастные изменения структурной организации процеребрумов наземных улиток // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 2000. Т. 36. № 3. С. 246-253.
- Зайцева О. В. Проекционные связи и гипотетическая схема структурной организации процеребрума наземных моллюсков // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 2000. Т. 36. № 5. С. 470-483.
- Зайцева О. В. Структурная организация нервной системы стенки мантийной полости и ее органов у переднежаберных моллюсков // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2001. Т. 87. № 10. С. 1370-1381.
- Пунин М. Ю., Зайцева О. В. Первые данные по организации нервной системы кишечника приапулид // Доклады академии наук. 2002. Т. 387. № 4. С. 571-573.
- Маркосова Т. Г., Зайцева О. В., Смирнов Р. В. 2007. Моноамин- и пептид-содержащие элементы в пищеварительном тракте немертин // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. Т. 43. № 1. С. 60-68.
- Зайцева О. В., Кузнецова Т. В., Маркосова Т. Г. NADPH-диафоразная активность в пищеварительной системе брюхоногих моллюсков // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 2009. Т. 45. № 1. С. 110-121.
- Зайцева О. В., Флячинская Л. П. Прижизненные исследования формирования основных функциональных систем пилидия гетеронемертины // Журн. эволюц. биохимии и физиол. 2010. Т. 204. № 4. С. 330-339.
- Зайцева О. В., Романов В. Н., Маркосова Т. Г. Распределение NADPH-диафоразной активности в органах и тканях у взрослых асцидий // ДАН. 2012. Т. 444. № 2. С. 234-237.
- Зайцева О. В. Филогенез регуляторных систем пищеварительного тракта у представителей беспозвоночных животных, основы приспособительно-компенсаторных механизмов // В сб.: «Актуальные проблемы морфологии: эмбриональный и репаративный гистогенез, филогистогенез». К 100-летию со дня рождения чл.-корр. АМН СССР, профессора А.Г. Кнорре. СПб. 2014. С. 83-86.
- Зайцева О. В. Устойчивость, вариабельность и параллелизмы в развитии дистантных сенсорных систем: обонятельная и зрительная системы в фило- и онтогенезе гастропод // Известия РАН, серия биологическая. 2016. № 3. С. 242-255.
- Сотников О. С. Статика и структурная кинетика живых асинаптических дендритов. СПб: Наука, 2008. 395 с.
- Shunkina K.V., Zaytseva O.V., Starunov V.V., Ostrovsky A.N. Comparative morphology of the nervous system in three phylactolaemate bryozoans // *Frontiers in Zoology*. 2015. Vol. 12. P. 1-27.

## КОНСЕРВАТИВНОСТЬ МЕХАНИЗМА ДЕТЕРМИНАЦИИ ПОЛА В ЭВОЛЮЦИИ У МЛЕКОПИТАЮЩИХ

В. Г. КОЖУХАРЬ

*Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет,  
Санкт-Петербург, Россия; email: v.kojukhar@yandex.ru*

Фактор, активирующий программу дифференцировки мужского пола у млекопитающих, был открыт в 1990 г. Это ген *SRY*, локализованный на коротком плече Y-хромосомы. Данный ген играет роль пускового механизма начала экспрессии аутосомного гена *SOX9*, транскрипт которого инициирует процесс дифференцировки клеток Сертоли. *SOX9* рассматривается как важнейший фактор дифференцировки гонад не только у млекопитающих, но и у представителей других классов животных. Он также участвует в названных процессах у птиц, имеющих отличную от млекопитающих кодировку пола (хромосомы ZZ – мужской пол, хромосомы ZW – женский пол), и у рептилий, имеющих температурозависимую детерминацию пола (Valleley et al., 2001; Agrawal et al., 2009). Эволюционно консервативная регуляторная последовательность ECR выявлена в генах *SOX9* у млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий (Bagheri-Fam et al., 2010). Функция *SOX9* обладает очень высокой степенью консервативности не только среди позвоночных, но, возможно, и беспозвоночных (DeFalco et al., 2003). В связи с этим *SOX9* представляется универсальным (с некоторыми оговорками) ключевым фактором дифференцировки мужского пола у многих классов животных. В то же самое время ген *SRY* обнаружен даже не у всех млекопитающих, его функция сводится лишь к роли спускового крючка, включающего экспрессию *SOX9*, который в дальнейшем выполняет основную работу по реализации программы развития мужского пола.

В эволюции Y-хромосомы преобладала рестрикция последовательностей, вследствие чего шла потеря генов. Y-хромосома человека сократилась примерно до 60 Mb и включает в себя 50 генов (Wallis et al., 2008). Общая тенденция, свойственная судьбе Y-хромосомы, характерна и для гена *SRY*: накопление мутаций, большой разброс в последовательностях даже у близко родственных видов (консервативен только домен HMG), различия во временном паттерне экспрессии у разных видов и сравнительно низкий ее уровень. Все это говорит о ненадежности *SRY* в качестве триггера процесса дифференцировки пола в эволюционном аспекте. Несмотря на различия в инициации

процесса дифференцировки пола, строение зрелой мужской гонады проявляет высокую степень консервативности у всех позвоночных. Вероятно, и пути ее достижения консервативны. Действительно, если сравнить механизмы развития гонад у наиболее хорошо изученных млекопитающих, птиц и рептилий, то при различии триггеров обнаруживается схожесть главных генов, участвующих в этом процессе и паттернов их экспрессии (Yao, Capel, 2005; Shoemaker et al., 2007; Agrawal et al., 2009). В подавляющем большинстве случаев на вершине каскада оказывается ген *SOX9*, запускающий программу дифференцировки клеток Сертоли, которые определяют дальнейшие пути развития гонады.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Кожухарь В. Г. SRY и SOX9 – главные факторы генетической детерминации пола у млекопитающих // Цитология. 2012. Т. 54. № 5. С. 390-404.
- Agrawal R., Wessely O., Anand A., Singh L., Aggarwal R.K. Male-specific expression of Sox9 during gonad development of crocodile and mouse is mediated by alternative splicing of its proline-glutamine-alanine rich domain // FEBS J. 2009. V. 276. P. 4184-4196.
- Bagheri-Fam S., Sinclair A.H., Koopman P., Harley V.R. Conserved regulatory modules in the Sox9 testis-specific enhancer predict roles for SOX, TCF/LEF, Forkhead, DMRT, and GATA proteins in vertebrate sex determination // Int. J. Biochem. Cell Biol. 2010. V. 42. P. 472-477.
- De Falco T., Capel B. Gonad morphogenesis in vertebrates: divergent means to a convergent end // Annu. Rev. Cell. Dev. Biol. 2009. V. 25. P. 447-482.
- DeFalco T.J., Verney G., Jenkins A.B., McCaffery J.M., Russell S., Van Doren M. Sex-specific apoptosis regulates sexual dimorphism in the Drosophila embryonic gonad // Dev. Cell. 2003. V. 5. P. 205-216.
- Graves J.A. Sex chromosome specialization and degeneration in mammals // Cell. 2006. V. 124. P. 901-914.
- Kashimada K., Koopman P. Sry: the master switch in mammalian sex determination // Development. 2010. V. 137. P. 3921-3930.
- Kent J., Wheatley S.C., Andrews J.E., Sinclair A.H., Koopman P. A male-specific role for SOX9 in vertebrate sex determination // Development. 1996. V. 122. P. 2813-2822.
- Morais da Silva S., Hacker A., Harley V., Goodfellow P., Swain A., Lovell-Badge R. Sox9 expression during gonadal development implies a conserved role for the gene in testis differentiation in mammals and birds // Nat. Genet. 1996. V. 14. P. 62-68.

- Morrish B.C., Sinclair A.H. Vertebrate sex determination: many means to an end // *Reproduction*. 2002. V. 124. P. 447-457.
- Shoemaker C., Ramsey M., Queen J., Crews D. Expression of Sox9, Mis, and Dmrt1 in the gonad of a species with temperature-dependent sex determination // *Dev. Dyn*. 2007. V. 236. P. 1055-1063.
- Smith C.A., Sinclair A.H. Sex determination: insights from the chicken // *Bioessays*. 2004. V. 26. P. 120-132.
- Sutton E., Hughes J., White S., Sekido R., Tan J., Arboleda V., Rogers N., Knower K., Rowley L., Eyre H., Rizzoti K., McAninch D., Goncalves J., Slee J., Tubitt E., Bruno D., Bengtsson H., Harley V., Vilain E., Sinclair A., Lovell-Badge R., Thomas P. Identification of SOX3 as an XX male sex reversal gene in mice and humans // *J. Clin. Invest*. 2011. V. 121. P. 328-341.
- Valleley E.M.A., Cartwright E.J., Croft N.J., Markham A.F., Coletta P.L. Characterization and expression of Sox9 in the Leopard gecko, *Eublepharis macularius* // *J. Exp. Zool*. 2001. V. 291. P. 85-91.
- Yao H.H., Capel B. 2005. Temperature, genes, and sex: a comparative view of sex determination in *Trachemys scripta* and *Mus musculus* // *J. Biochem*. 2005. V. 138. P. 5-12.

## ЖЕЛТОЧНЫЙ СИНЦИТИАЛЬНЫЙ СЛОЙ КОСТИСТЫХ РЫБ: ФУНКЦИИ И РАЗНООБРАЗИЕ ОРГАНИЗАЦИИ

Е. А. Кондакова, В. И. Ефремов

Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: 23eak@mail.ru (Е. А. Кондакова), vie40@mail.ru (В. И. Ефремов)

Желточный синцитиальный слой Teleostei — это провизорная многофункциональная структура, симпласт с многочисленными полиморфными полиплоидными ядрами. Это активный компонент желточной сферы и желточного мешка. Лекция посвящена разнообразию структурной организации желточного синцитиального слоя и его функциям.

Желточный синцитиальный слой выполняет морфогенетическую, иммунную и трофическую функции. На стадии бластулы его участок с дорсальной стороны является эквивалентом центра Ньюкупа. Желточный синцитиальный слой необходим для спецификации энтодермы и вентролатеральной мезодермы, миграции многих типов клеток и эпиболии. В нем синтезируются вещества, участвующие в реакциях врожденного иммунитета. Желточный синцитиальный слой

осуществляет метаболизм желтка и транспорт низкомолекулярных соединений и ионов, содержащихся в желтке, к тканям зародыша.

Желточный синцитиальный слой у изученных видов Teleostei имеет различные форму и функциональную регионализацию, связанные с наличием или отсутствием жировой капли, количеством желтка, анатомическим положением и взаимодействием с другими структурами, особенно сосудами желточного мешка. Эти особенности отличаются даже у представителей одного отряда и одного рода. Как примеры – Cypriniformes и Salmoniformes, род *Coregonus*. Желточный синцитиальный слой может быть в большей или меньшей степени стратифицирован по распределению органелл; апикальная поверхность покрыта микроворсинками (Carvalho, Heisenberg, 2010; Jaroszewska, Dabrowski, 2011; Kondakova, Efremov, 2014; Кондакова и др., 2016).

Аналогичные структуры имеются у Миксин, Хрящевых и Панцир-никообразных рыб и Головоногих моллюсков (Кондакова и др., 2016).

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

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Кондакова Е.А, Ефремов В.И., Назаров В.А. Структура желточного синцитиального слоя костистых рыб и аналогичных структур у животных с меробластическим типом развития // Известия РАН. Серия биологическая. 2016. № 3. С. 1-9.
- Bruce A.E. Zebrafish epiboly: Spreading thin over the yolk // Dev Dyn. 2016. V. 245. № 3. P. 244-258.
- Carvalho L., Heisenberg C.-P. The yolk syncytial layer in early zebrafish development // Trends Cell Biol. 2010. V. 20. № 10. P. 586-592.
- Chu L.T., Fong S.H., Kondrychyn I., Loh S.L., Ye Z., Korzh V. Yolk syncytial layer formation is a failure of cytokinesis mediated by Rock1 function in the early zebrafish embryo // Biol Open. 2012. V. 1. P. 747-753.
- Huttenhuis H.B.T., Grou C. P.O., Taverne-Thiele A. J., Taverne N., Rombout J.H. Carp (*Cyprinus carpio* L.) innate immune factors are present before hatching // Fish Shellfish Immunol. 2006. V. 20. P. 586-596.
- Jaroszewska M., Dabrowski K. The nature of exocytosis in the yolk trophoblastic layer of Silver Arowana (*Osteoglossum bicirrhosum*) juvenile, the representative of ancient teleost fishes // Anat. Rec. (Hoboken). 2009. V. 292. P. 1745-1755.
- Jaroszewska M., Dabrowski K. Larval Fish Nutrition // In: Utilization of Yolk: Transition from Endogenous to Exogenous Nutrition in Fish. 2011. Oxford, UK: Wiley-Blackwell. P. 183-218.

- Jollie W.P., Jollie L.G. Electron microscopic observations on the yolk sac of the spiny dogfish, *Squalus acanthias* // J. Ultrastruct. Res. 1967. V. 18. P. 102-126.
- Kageyama T. Polyploidization of nuclei in the yolk syncytial layer of the embryo of the medaka, *Oryzias latipes*, after the halt of mitosis // Develop. Growth Differ. 1996. V. 38. P. 119-127.
- Kondakova E.A., Efremov V.I. Morphofunctional transformations of the yolk syncytial layer during zebrafish development // J. Morphol. 2014. V. 275. P. 206-16.
- Kunz Y.W. Developmental biology of Teleost fishes. 2004. Dublin: Springer. 636 p.
- Lepage S.E., Bruce A. E. Zebrafish epiboly: mechanics and mechanisms // Int. J. Dev. Biol. 2010. V. 54. P. 1213-1228.
- Long W.L., Ballard W.W. Normal embryonic stages of the longnose gar, *Lepisosteus osseus* // BMC. Dev. Biol. 2001. 1:6.
- Mani-Ponset L., Guyot E., Diaz J. P., Connes R. Utilization of yolk reserves during post-embryonic development in three teleostean species: the sea bream *Sparus aurata*, the sea bass *Dicentrarchus labrax* and the pike-perch *Stizostedion lucioperca* // Mar. Biol. 1996. V. 126. P. 539-547.
- Walzer C., Schönenberger N. Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching. I. The vitellolysis zone // Cell Tissue Res. 1979a. V. 196. P. 59-73.
- Walzer C., Schönenberger N. Ultrastructure and cytochemistry study of the yolk syncytial layer in the alevin of trout (*Salmo fario trutta* L.) after hatching. II. The cytoplasmic zone // Cell Tissue Res. 1979b. V. 196. P. 75-93.

## **МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ: ПЛАСТИЧНОСТЬ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПАРАЛЛЕЛИ НА ПРИМЕРЕ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДНЫХ**

И. А. КОСЕВИЧ

Московский государственный университет, Москва, Россия; email: ikosevich@gmail.com

Развитие модульных организмов, в отличие от унитарных, характеризуется цикличностью морфогенезов. Единый модульный организм построен из большого числа повторяющихся модулей на основе определенных правил их комбинации, и его внешняя форма (пространственная организация) большей частью жестко не детерминированна. Это определяет пластичность пространственной организации

модульного организма, позволяя ему «вращаться» в окружающее пространство с наибольшей эффективностью и изменяться при изменении локальных условий.

На примере текатных гидроидов (*Leptothecata*, *Hydrozoa*) будут кратко рассмотрены процессы, лежащие в основе формообразования в данной группе модульных организмов (деления, миграции и дифференцировки клеток, ростовые пульсации, формирование внешнего скелета). Модульная организация и особенности формообразования в группе обеспечивают возможность изменения пространственной организации организма в онтогенезе. Анализ онтогенетических изменений позволяет высказать предположения о ходе преобразований в эволюции сложноорганизованных видов. Выделены «параметры», определяющие возможность варьирования пространственного расположения отдельных модулей, что позволяет проследить параллельные тенденции в изменении пространственной организации колоний в основных семействах текатных гидроидов.

Будет рассмотрен структурно-функциональный параллелизм у текатных гидроидов и высших растений, определяющий появление сходных типов пространственной организации организмов на основе принципиально различных морфогенетических процессов.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Косевич И. А. Аллометрический рост, гетерохронии и гетеротопии как основа онтогенетических и эволюционных преобразований текатных гидроидов // Морфогенез: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия. 2014. Москва: ПИН РАН. С. 83-101.
- Косевич И. А. Морфогенетические основы эволюционных усложнений организации побегов текатных гидроидных (*Cnidaria*, *Hydroidomedusa*, *Leptomedusae*) // Известия РАН. Сер. Биологическая. 2012. № 2. С. 213-227.
- Кренке Н.П. Правила комбинирования форм листьев в супротивном и очередном расположении // Труды по Прикладной Ботанике и Селекции. 1927. Т. 17. № 2. С. 1-71.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. 1993. Москва: Изд-во МГУ. 239 с.
- Нотов А.А. Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия. 2001. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 119-128.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журнал Общей Биологии. 1999. Т. 60.

№ 1. С. 60-79.

- Пятаева С.В., Косевич И.А. Особенности морфологии и анатомии колониального гидроидного *Sertularia mirabilis* (Sertulariidae) // Зоологический журнал. 2008. Т. 87. № 1. С. 3-19.
- Biology and systematics of colonial organisms. 1979. London and New York: Academic Press. 588 p.
- Chapman G. Individuality and modular organisms // Biological Journal of the Linnean Society. 1981. V. 15. № 3. P. 177-183.
- De Kroon H., Huber H., Stuefer J.F., Van Groenendael J.M. A modular concept of phenotypic plasticity in plants // New Phytologist. 2005. V. 166. № 1. P. 73-82.
- Haber M.H. Colonies are individuals: revisiting the superorganism revival // From groups to individuals: perspectives on biological associations and emerging individuality. 2013. New York: MIT Press. P. 1-26.
- Malygin A. G. Morphodynamics of phyllotaxis // International Journal of Developmental Biology. 2006. V. 50. № 2/3. P. 277-287.
- Phenotypic Integration: Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes. 2004. New York: Oxford University Press. P. 464.
- Reinhardt D. Regulation of phyllotaxis // International Journal of Developmental Biology. 2005. V. 49. P. 539-546.
- Schmid B. Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants // Evolutionary Trends in Plants. 1990. V. 4. P. 25-34.

## **РАЗНООБРАЗИЕ МЕХАНИЗМОВ СПЕЦИФИКАЦИИ ОСЕЙ В РАЗВИТИИ ЖИВОТНЫХ**

*Р. П. КОСТЮЧЕНКО*

*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: r.kostyuchenko@spbu.ru*

Раскрытие возможных эволюционно закрепленных элементов, принципов и логики механизмов спецификации осей у многоклеточных животных — одна из самых актуальных задач сравнительной эмбриологии и эволюционной биологии развития. Действительно, формирование осей, как и всего плана строения, имеет ключевое значение в развитии животных. Зачастую, расположение осей можно предсказать по ряду морфологических признаков еще на ранних этапах развития и даже на стадии зрелого яйца. Современные молекулярно-биологические исследования подтверждают существование первоначальной анизотропии яйца. Однако новые данные говорят и о том, что оси

специфицируются благодаря взаимодействию клеток и работе отдельных звеньев генетических регуляторных сетей на более поздних стадиях, чем было принято считать ранее. Более того, механизмы закладки переднезадней и дорсовентральной оси даже в пределах одной группы, характеризующейся чрезвычайно консервативным паттерном раннего развития, могут быть различными. Настоящая лекция посвящена сравнительному анализу разнообразия механизмов спецификации осей в развитии многоклеточных животных.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Дондуа А. К. Биология развития. В 2-х тт. Санкт-Петербург: Изд. СПб университета. 2005.
- Иванова-Казас О. М. Эволюционная эмбриология животных. Санкт-Петербург: Наука, 1995. 565 с.
- Козин В. В., Бабаханова Р. А., Костюченко Р. П. Участие MAP-киназного сигналинга в спецификации клеточных линий и дорсовентральной оси у примитивной гастроподы *Testudinalia testudinalis* (Patellogastropoda, Mollusca) // Онтогенез. 2013. Т. 44. № 1. С. 42–56.
- Akam M. Hox genes, homeosis and the evolution of segment identity: no need for hopeless monsters // Integrative Journal of Developmental Biology. 1998. V. 42. P. 445-451.
- Carroll S.B., Grenier J.K., Weatherbee S.D. From DNA to diversity. N-Y: Blackwell Science, 2001. 354 p.
- Genikhovich G., Fried P., Pruenster M.M., Schinko J.B., Gilles A.F., Fredman D., Meier K., Iber D., Technau U. Axis patterning by BMPs: Cnidarian network reveals evolutionary constraints // Cell Reports. 2015. V. 10, P. 1646-1654.
- Gilbert S.F. Developmental Biology. 10th ed. Palgrave Macmillan Sinauer Associates, 2013. 750 pp.
- Lambert J.D., Nagy L.M. MAPK signaling by the D quadrant embryonic organizer of the mollusc *Ilyanassa obsoleta* // Development. 2001. V. 128. № 1. P. 45–56.
- Nakamoto A., Nagy L.M., Shimizu T. Secondary embryonic axis formation by transplantation of D quadrant micromeres in an oligochaete annelid // Development. 2011. V. 138. № 2. P. 283–290.
- Steinmetz P.R.H., Kostyuchenko R.P., Fischer A., Arendt D. The segmental pattern of *otx*, *gbx*, and *Hox* genes in the annelid *Platynereis dumerilii* // Evol. Dev. 2011. V. 13. № 1. P. 72–79.
- Umesono Y. et al. The molecular logic for planarian regeneration along the anterior-posterior axis // Nature. 2013. V. 500. P. 73-76.

## ХОРДА КАК АКТИВНЫЙ ОРГАН

А. Н. Кузнецов

*Московский государственный университет, Москва, Россия; email: sasakuzn@mail.ru*

Хорда как цельный осевой скелет сохраняется у осетровых, лопастеперых, цельноголовых и круглоротых, но это пассивный орган, обеспечивающий только продольную несжимаемость тела. У латимерии она вдобавок служит передатчиком силы туловищных миомеров на передний блок черепа – для его подъема; можно сказать, что здесь ее роль полуактивна. Миомеры фактически выдавливают хорду из туловища в голову; при этом длина хорды не меняется, туловище слегка укорачивается, а голова соответственно удлинняется – увеличивается зазор между двумя блоками черепа. Эти небольшие подвижки в длине тела и головы латимерии, возможно, являются рудиментом утраченной способности тела хордовых не только к изгибам, но и к активному удлинению и укорочению, наподобие щупальца головоногих.

У ланцетника тургор в хорде поддерживается за счет ее собственной активности – специфическими поперечными мышечными пластинками. У личинки ланцетника они сомкнуты в сплошную мышцу-хорду, способную активно удлинять тело. Зачем это нужно личинке ланцетника – загадка. Зато можно сделать предположение, зачем такая странная мышца была нужна предкам хордовых: чтобы эффективно сгибаться в вентральном направлении, сокращая одновременно брюшной пресс (брюшная сторона укорачивается) и хорду (поперечник хорды сокращается, ее длина увеличивается, а вместе с ней удлинняется и спинная сторона тела).

Сопоставление различий в эмбриональном формировании хордомезодермы у ланцетника и позвоночных позволяет заключить, что у их общих предков хорда формировалась как миоэпиталиальная трубчатая складка на дорсальной стороне третьей пары целомических мешков, прямо под нервной трубкой. При этом в образовании хорды приняли участие париетальные листки как левого, так и правого целомического мешка, о чем свидетельствует двусторонняя «иннервация» хорды у ланцетника. Таким образом, хорда, в отличие от нервной трубки – первично парное образование – это была парная мышца, тянувшаяся вдоль тела, но имевшая поперечную ориентацию миофиламентов.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект 14-04-01132).

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Держинский Ф. Я. О некоторых морфо-функциональных свойствах хорды ланцетника // В сб.: Одесская областная научная конференция, посвященная 150-летию со дня рождения А. О. Ковалевскаго. 1990. Odessa. С. 11-13.
- Долматов И. Ю. Происхождение и становление соматической мускулатуры в филогенезе Deuterostomata // Изв. АН сер. биол. 1998. № 6. С. 645-657.
- Gehling J.G. Earliest known echinoderm – a new Ediacaran fossil from the Pound Subgroup of South Australia // *Alcheringa*. 1987. V. 11. P. 337-345.
- Guthrie D.M., Banks J.R. Observations on the function and physiological properties of a fast paramyosin muscle – the notochord of amphioxus (*Branchiostoma lanceolatum*) // *J Exp. Biol.* 1970. V. 52. P. 125-138.
- Kuznetsov A.N. Five longitudes in chordate body // *Theoretical Biology Forum* (ex. *Rivista di Biologia – Biology Forum*). 2012. V. 105. № 1. P. 21-36.
- Ruppert E.E. Key characters uniting hemichordates and chordates: homologies or homoplasies? // *Can. J. Zool.* 2005. V. 83. P. 8-23.
- Shu D.-G., Chen L., Han J., Zhang X.-L. An Early Cambrian tunicate from China // *Nature*. 2001. V. 411. P. 472-473.

**НОХ-КЛАСТЕР И СПОСОБЫ ИМ УПРАВЛЯТЬ: ПУТЬ ОТ  
URBILATERIA ДО DROSOPHILA**

М. А. КУЛАКОВА

Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, email:  
nereisvi@gmail.com

Нох-кластер билатеральных животных работает, как векторный генный комплекс. Упорядоченная экспрессия Нох-генов нужна как для регионализации первичной оси в эмбриогенезе, так и для поддержания позиционных значений в уже сформированном теле. Модельные животные (дрозофила, нематода, мышшь) обнаруживают значительное сходство в отношении базовых функций Нох-кластера – функции осевого паттернирования. Однако регуляторные механизмы, которыми эта функция обеспечивается, могут варьировать так сильно, что проследить их эволюцию без использования новых моделей невозможно.

Существует удивительное противоречие между функциональной консервативностью Нох-кластера и вариабельностью его геномной организации. К примеру, среди хордовых животных есть группы

как с целостным, так и с разорванным кластером (позвоночные и оболочники, соответственно). Причина различий кроется в способах управления экспрессией Нох-генов. Второе существенное противоречие мешает реконструировать механизмы осевого паттернирования у последнего общего предка билатеральных животных – UrBilateria. Поскольку у насекомых Нох-гены начинают работать в эктодерме, а у позвоночных в мезодерме, и способы их активации сильно различаются, анцестральный механизм осевой регионализации не ясен. Для разрешения противоречий необходимо обратиться к другим, менее специализированным модельным животным. Это асцидия, аппендикулярия, ланцетник, полихеты, онихофора, многоножка и многие другие. Широкий круг моделей поможет разобраться в том, какие из механизмов регуляции кластера были у общего предка билатеральных животных, а какие возникли недавно, как результат новых стратегий управления Нох-вектором.

Авторы выражают благодарность сотрудникам ЦКП «Хромас». Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ, грант № 14-04-01531-а.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Frobius, A.C., Matus, D.Q., Seaver, E.C. Genomic organization and expression demonstrate spatial and temporal Hox gene colinearity in the Lophotrochozoan *Capitella* sp. // PLoS ONE. 2008. V. 3, P. 1–17.
- Kulakova M., Bakalenko N., Novikova E., Cook C.E., Eliseeva E., Steinmetz P.R.H., Kostyuchenko R.P., Dondua A., Arendt D., Akam M., Andreeva T. Hox gene expression in larval development of the polychaetes *Nereis virens* and *Platynereis dumerilii* (Annelida, Lophotrochozoa) // Dev. Genes Evol. 2007. V. 217. P. 39–54.
- Lee P.N., Callaerts P., de Couet H.G., Martindale M.Q. Cephalopod Hox genes and the origin of morphological novelties // Nature. 2003. V. 424. P. 1061–1065.
- Natale A., Sims C., Chiusano M.L., Amoroso A., D'Aniello E., Fucci L., Krumlauf R., Branno M., Locascio A. Evolution of anterior regulatory elements among chordates // BMC Evolutionary Biology. 2011. V. 11. № 1. P. 1–19.
- DeKumar B., Krumlauf R. HOXs and lincRNAs: Two sides of the same coin // Science Advances. 2016. V. 2. № 1. P. 1–7.
- Lonfat N., Duboule D. Structure, function and evolution of topologically associating domains (TADs) at HOX loci // FEBS Lett. 2015. V. 589. P. 2869–2876.
- Khan A.A., Lee A.J., Roh T.Y. Polycomb group protein-mediated histone modifications during cell differentiation // Epigenomics. 2015. V. 7. № 1. P. 75–84.

- Kugler J.E., Kerner P., Bouquet J., Jiang D., Gregorio A.D. Evolutionary changes in the notochord genetic toolkit: a comparative analysis of notochord genes in the ascidian *Ciona* and the larvacean *Oikopleura* // BMC Evolutionary Biology. 2011. V. 11. № 21. P. 1-17.
- Montavona T., Soshnikova N. Hox gene regulation and timing in embryogenesis // Seminars in Cell and Developmental Biology. 2014. V. 34. P. 76-84.
- Ikuta T., Satoh N., Saiga H. Limited functions of Hox genes in the larval development of the ascidian *Ciona intestinalis* // Development. 2010. V. 137. P. 1505-1513.
- Smith F.W., Boothby T.C., Giovannini I., Rebecchi L., Jockusch E.L., Goldstein B. The compact body plan of tardigrades evolved by the loss of a large body region // Current Biology. 2016. V. 26. № 2. P. 224-229.

## РЕВОЛЮЦИЯ В ЗООЛОГИИ: СИСТЕМА И ФИЛОГЕНИЯ БИЛАТЕРАЛЬНО-СИММЕТРИЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

В. В. МАЛАХОВ

Московский государственный университет, Москва, Россия

Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

В последние годы в эволюционной биологии традиционная триада методов реконструкции филогенеза сменилась эволюционной тетрадой, включающей сравнительную анатомию, эмбриологию, палеонтологию и молекулярную филогенетику. Продержавшаяся в науке около 100 лет классическая система Bilateria основана на буквально понимаемой идее «прогрессивной эволюции». Наиболее примитивными билатериями считаются плоские черви, и все остальные Bilateria рассматриваются как потомки паренхиматозных червей. Второй уровень в классической системе занимают первичнополостные черви. На третьем уровне организации находятся целомические животные.

Неклассическая система Bilateria включает новые таксоны, такие как Ecdysozoa, которые необыкновенно болезненно воспринимаются зоологами-традиционалистами. Концепция Ecdysozoa сближает членистоногих и нематод, но отрицает близкое родство членистоногих и кольчатых червей, которое более 200 лет было одним из краеугольных положений сравнительной анатомии животных. Согласно данным молекулярной филогенетики, щупальцевые животные Lophophorata близки не к вторичноротым, а к трохофорным животным. Неклассическая система Bilateria включает четыре крупные

группы животного царства, каждая из которых объединяет несколько типов: вторичноротые (Deuterostomia), линяющие (Ecdysozoa), щупальцевые (Lophophorata) и трохофорные или спиральные (Trochozoa = Spiralia).

История науки свидетельствует, что в ходе научных революций новая теория должны включать положения старой. Неклассическая система Bilateria впитала в себя основные положения классической филогенетики: концепцию Protostomia и Deuterostomia, представления о филогенетическом единстве Deuterostomia, естественности объединения Lophophorata, глубоком родстве Spiralia. Неклассическая филогенетика говорит о большой морфологической сложности предка Bilateria (который обладал целомом, метамерией и конечностями) и предполагает, что крупные таксоны возникали и путем усложнения строения, и за счет упрощения, и вследствие прогенеза.

Работа поддержана РФФИ (проект офи-м 15-29-02601).

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Малахов В. В. Новые представления о происхождении Bilateria (Опыт применения метода эволюционной тетрады) // В кн.: Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. 2004. М.-СПб. Т-во научных изданий КМК. С. 89-113.
- Малахов В. В. Происхождение билатерально-симметричных животных (Bilateria) // Журнал общей биологии. 2004. Т. 65. № 5. С. 371-388.
- Малахов В. В. Революция в зоологии: новая система билатерий // Природа. 2009. № 3. С. 40-54.
- Aguinaldo A.M.A., Turbeville J.M., Linford L.S. et al. Evidence for a clade of nematodes, arthropods and other moulting animals // Nature. 1997. V. 387. P. 489-493.
- Dunn C.W., Hejnol A., Matus D.Q. et al. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life // Nature. 2008. V. 452. P. 745-750.
- Halanych K.M. The new view of animal phylogeny // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2004. V. 35. P. 229-256.
- Halanych K.M., Bacheller J.D., Aguinaldo A.M.A. et al. Evidence from 18S ribosomal DNA that the lophophorates are protostome animals // Science. 1995. V. 267. P. 1641-1643.
- Rosa R. de, Grenier J.K., Andreeva T. et al. HOX genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution // Nature. 1999. V. 399. P. 772-776.

## НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О СТРОЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОСТИ ТЕЛА ЖИВОТНЫХ

В. В. МАЛАХОВ<sup>1,2</sup>, Е. В. БОГОМОЛОВА<sup>1</sup>

<sup>1</sup> *Московский государственный университет, Москва, Россия*

<sup>2</sup> *Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия*

Все многообразие полостей тела животных может быть сведено к двум типам — целому и гемоцелю. На фоне многочисленных теорий происхождения целома и кровеносной системы приходится признать правоту классической энтероцельной концепции, согласно которой целом происходит от обособившихся карманов первичного кишечника двуслойного предка *Bilateria*, а гемоцель — от первичной полости тела, т. е. бластоцеля. Целентерон (=кишечная полость) двуслойных животных выполняет пищеварительную, опорную, выделительную, и половую функции. При разделении целентерона на кишечник и целом за последним остаются опорная, выделительная и половая функции.

При появлении других опорных структур — экзоскелета (раковины, хитиновой кутикулы) или эндоскелета (паренхима, хрящ, кости) — целом подвергается большей или меньшей редукции, иногда сохраняясь только в выделительных органах и в половой системе, в предельных случаях — только в половой системе. Полость яичников или семенников у *Bilateria* — это всегда целом, а выстилка гонад, включая герминативные клетки — это целомический эпителий. Таким образом, все *Bilateria*, имеющие оформленные гонады, являются потомками целомических животных. Гемоцель по своему происхождению связан с бластоцелем и во взрослом состоянии представляет собой полость кровеносной системы.

Если целом хорошо развит, гемоцель представлен небольшими по объему сосудами кровеносной системы. При редукции целома (например, у *Ecdysozoa*) гемоцель дает обширные синусы кровеносной системы. Целом окружён только мезодермальными клетками, и жидкость целома контактирует только с тканями мезодермального происхождения. Гемоцель может залегать между любыми органами, и жидкость гемоцеля контактирует с тканями любого происхождения. Полость целома ничем не отделена от окружающих её мезодермальных тканей. Полость гемоцеля всегда отделена от окружающих тканей базальной пластинкой, которая выполняет барьерные функции.

Работа поддержана Российским научным фондом (соглашение № 14-50-00034).

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Богомолова Е. В., Малахов В. В. Организация полости тела у морского паука *Nymphon brevirostre* Hodge, 1863 (Arthropoda: Runcnogonida) // Биология моря. 2011. Т. 37. № 5. С. 339-356.
- Борисанова А.О., Чернышев А.В., Малахов В.В. Организация полости тела Kamptozoa на примере колониальных видов *Pedicellina cernua* (Pallas, 1774) и *Varentsia discreta* (Busk, 1886) // Биология моря. 2014. Т. 40. № 6. С. 435-448.
- Рупперт Э. Э., Фокс Р. С., Барнс Р. Д. Зоология беспозвоночных. Функциональные и эволюционные аспекты. 2008. М. Издательский центр «Академия». Т. 1. Протисты и низшие многоклеточные. 496 с. Т. 2. Низшие целомические животные. 448 с. Т. 3. Членистоногие. 496 с. Т. 4. Циклонейралии, щупальцевые и вторичноротые. 352 с.
- Nielsen C. Animal evolution: Interrelationships of the living phyla: 3 ed. 2012. Oxford: Oxford Univ. Press. 402 p.
- Ruppert E.E. Introduction to the aschelminth phyla: a consideration of mesoderm, body cavities, and cuticle // In: Microscopic anatomy of invertebrates. 1991. New York: Wiley-Liss, Inc. Vol. 4. P. 1-17.
- Ruppert E.E., Fox R.S., Barnes R.D. Invertebrate zoology. A functional evolutionary approach. 7 ed. 2004. Thomson-Brooks/Cole. 989 p.

**6:6:6: НОВЫЙ АРХЕТИП ТЕТРАПОДНОЙ КОНЕЧНОСТИ**

Д. Н. МЕДНИКОВ

Институт проблем экологии и эволюции им. Северцова РАН, Москва, Россия; email: ranodon@yandex.ru

Исходя из строения конечностей ихтиостеги, можно предположить, что тетраподы в своей эволюции проходили стадию бисериальной лапы, произошедшей из бисериального плавника. Однако многие детали превращения бисериального плавника в пятипалую конечность остаются мало проработанными, что порождает целый ряд вопросов. Все ли пять пальцев современных четвероногих являются производными постаксиальных лучей, или современная конечность до сих пор включает в себя пальцы двух групп? Сколько было преаксиальных и постаксиальных пальцев у предка всех современных тетрапод? Сколько элементов было в метаптеригиальной оси предкового плавника?

Можно дать следующие предварительные ответы на поставленные выше вопросы. Конечности современных четвероногих сохраняют

пальцы двух групп – преаксиальной и постаксиальной. К преаксиальной группе пальцев относится первый преаксиальный луч, отходящий от первого мезомера метаптеригиальной оси. Этот луч состоит из *radius/tibia, radiale/tibiale* и *prepollex/prehallux*. Еще один преаксиальный луч, наиболее полно соответствующий своим строением понятию нормально-го пальца – это первый палец. Его самый проксимальный элемент вошел в состав мезоподия и обозначается обычно как *distale 1*. У тулерпетона *distale 1* еще напоминает по своему строению обычную фалангу, но у современных тетрапод *distale 1* неотличимо по своей морфологии от других элементов мезоподия. *Distale 1* не является мезомером метаптеригиальной оси. Пальцы 2-5 образуются из постаксиальной мезенхимы также как и *distale 5*, являющееся не элементом мезоподия, а метакарпалией/метатарзалией 5-го пальца. Из постаксиальной мезенхимы образуются еще две структуры: *postminus*, сидящий позади 5-го пальца на *ulnare/fibulare*, и небольшой элемент, часто прирастающий к дистальному концу *ulna/fibula*. Учитывая генезис этих структур, их можно отнести к сильно редуцированным постаксиальным пальцам. Число постаксиальных пальцев у предков тетрапод было не меньше 6-ти. Так как *distale 1* и *distale 5* не являются мезомерами, то число членов метаптеригиальной оси предка тетрапод равнялось 6-ти. Поскольку в архетипе плавника тетраподоморф каждый мезомер несет один преаксиальный луч, то преаксиальных пальцев также было 6. Итак, предковый архетип тетраподной конечности можно выразить формулой 6:6:6.

## ПОСТНАТАЛЬНЫЙ НЕЙРОГЕНЕЗ В ЦНС ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ: ДОСТИЖЕНИЯ, ПРОБЛЕМЫ, ПЕРСПЕКТИВЫ

Д. К. Обухов<sup>1</sup>, Е. В. Пушина<sup>2</sup>, А. А. Варакин<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: [dkobukhov@yandex.ru](mailto:dkobukhov@yandex.ru) (Д. К. Обухов)

<sup>2</sup> Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Россия; email: [puschina@mail.ru](mailto:puschina@mail.ru) (Е. В. Пушина)

Открытие в конце XX века процессов нейрогенеза в мозге взрослых млекопитающих и человека изменило традиционные представления о регенеративных потенциях нервной ткани. Зоны взрослого нейрогенеза у млекопитающих были обнаружены в структурах конечного мозга (район гиппокампа и выстилки желудочков). Основным источником новых популяций нейронов и глии являются клетки т. н. «радиальной

глии». Процесс нейрогенеза контролируется множеством факторов, включая транскрипционные факторы, факторы дифференцировки, а также медиаторами, которые оказывают существенное влияние на развитие клеток в течении эмбриогенеза. Обнаружение пролиферативных зон в структурах ЦНС других позвоночных животных позволил использовать их в качестве «модельных» объектов для изучения процесса постнатального нейрогенеза в норме и при травме.

В качестве наиболее перспективной модели используются костистые рыбы разных видов. В ЦНС рыб выявлено несколько пролиферативных зон, расположенных в разных отделах головного и спинного мозга. Популяции клеток предшественников в различных пролиферативных зонах гетерогенны как в морфологическом, так и функциональном отношении. В качестве таких предшественников могут выступать разные клеточные элементы: радиальная глия и ее потомки, нейрональные предшественники, эпендима, субвентрикулярные астроциты. Исследования регенерации мозга рыб после механической травмы выявили существенные отличия регенеративного процесса, по сравнению с млекопитающими. У рыб процессы регенерации идут более интенсивно с образованием дополнительных пролиферативных ниш. В зоне повреждения преобладают процессы апоптоза, а не некроза (как у млекопитающих), что уменьшает риски развития воспалительной реакции и способствует более быстрой регенерации.

Полученные данные открывают перспективы их использования для исследования процессов восстановления нервной ткани после травмы или инсульта. Работа поддержана грантом ДВО РАН «Дальний Восток» № 15-1-6-010 и грантом РФФИ №15-29-02650 офи\_м.

## **ПОВТОРЫ ДНК КАК КЛАССИФИКАЦИОННЫЙ ПРИЗНАК**

*О. И. Подгорная*

*Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия  
Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия  
Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия*

Стал афоризмом тезис Ф. Добржанского: «Ничто в биологии не имеет смысла, кроме как в свете эволюции». И это совершенно справедливо. Однако основные положения отцов современной Синтетической Теории Эволюции (СТЭ) такие как: «эволюция — это прежде всего изменения

генофонда популяций под действием естественного отбора и механизмы, вызывающие внутри- и межвидовые различия, сходны или одни и те же. И тогда масштабное, развернутое в пространстве и времени исследование изменений генофонда популяций (микроэволюция) дает ключ к тайнам разнообразия живых организмов и происхождения видов (макроэволюция)» (Голубовский, 1999), — противоречат данным геномики.

Состав условно классического генома позвоночных: гены — ~1-2%, регуляторные элементы — ~15-20%, диспергированные повторы (transposable elements, TE) разных классов все вместе — не менее ~60%, из них классы SINEs+LINEs вместе — ~50%, LTR-TE (ERV) — ~10%, ДНК транспозоны — ~1%; тандемные повторы (ТП, сатДНК) — ~10-15%.

Тотальный вклад TE в функционирование и эволюцию геномов до сих пор не ясен, несмотря на их количество в геноме. Определен вклад TE в происхождение, определение разнообразия и регуляцию длинных некодирующих РНК (long noncoding RNA, lncRNA). Рассмотрим, как lncRNA могут модулировать ландшафт генома.

ТП являются максимальной изменчивой частью генома. Тот факт, что ТП изменены даже у близких видов говорит о том, что изменения ТП фиксируют новый вид. Мы рассмотрели возможный ход видообразования на примере TE, потому что степень неизученности ТП не дает возможности привести литературные примеры. Предложенная схема одномоментной замены полей ТП может быть справедлива и в этом случае. Рассмотрим, как происходит эволюция ТП на примере мышевидных грызунов (экспериментальные данные) и 20 геномов позвоночных (данные *in silico*).

При достаточной изученности экспериментально и *in silico*, ТП могут стать хорошим видовым классификационным признаком.

## ГИРОКОТИЛИДЫ КАК ПРОМЕЖУТОЧНОЕ ЗВЕНО В ЭВОЛЮЦИОННОМ СТАНОВЛЕНИИ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ВЕТВИ МОНОГЕНЕИ – ЦЕСТОДЫ, УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ

Л. Г. Поддубная

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, Россия; email: poddubny@ibiw.yaroslavl.ru

Систематический статус, эволюционная история и филогенетические взаимоотношения гирокотилид с другими группами Neodermata являются предметом дискуссий систематиков. Исследовательские подходы с

применением электронномикроскопических методов расширяют поиск филогенетических маркеров для определения родственных связей гирокотилид в ряду церкомероморфных таксонов (*Monogenea*, *Amphilinidea*, *Eucestoda*). Признаки, поддерживающие филогенетическое родство *Gyrocotylidea* с базальными отрядами *Eucestoda*: микротрихальный тип апикального покрытия тела; сходство уникальной структуры склеритов гирокотилид и известковых телец цестод; отсутствие специализированных межклеточных контактов в яичнике и синцитиальная природа интерстициальной ткани яичника и желточников; сходный тип ламеллоподобных микроворсинок эпителия выделительных каналов гирокотилид и спатеботриидных ленточных червей; единая модель уникальных погруженных маточных желез в средней части маточной трубки *Gyrocotylidea*, *Caryophyllidea* и *Spathebothriidea*. Ультраструктурные признаки, унаследованные предками гирокотилид от их возможного анцестрального моногенейного прародителя: наличие эпителиальных десмосомальных контактов в стенке выделительных каналов и маточной трубке *Gyrocotylidea*; наличие пучков ресничек вдоль эпителиальной стенки протонефридиальных каналов; морфологическое сходство 3 типов адгезивных желез заднего прикрепительного органа гирокотилид и такового желез переднего отдела тела моногеней; присутствие митохондрий в сперматозоидах; передний орган гирокотилид, имеющий морфологическое сходство с передними отделами пищеварительной системы моногеней; морфологическое сходство терминальных отделов мужской половой системы гирокотилид и микрокотилидных моногеней; наличие двух экскреторных пор в переднем отделе тела у взрослых моногеней и гирокотилид. Разделение яичника на отдельные фолликулы с уникальной сетью собирающих яйцеводов — синапоморфный признак *Gyrocotylidea* и базального семейства *Monogenea*, *Chimaericolidae*.

## **ЗАГАДОЧНЫЙ ПАРАЗИТ ЧЕРНОЙ ИКРЫ *POLYPODIUM HYDRIFORME* – НОВЫЙ КЛАСС КНИДАРИЙ *POLYPODIOZOA*, РОДСТВЕННЫЙ *MUXOZOA***

*Е. В. РАЙКОВА*

*Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ekaterina.raikova@gmail.com*

*Polypodium hydriforme* – внутриклеточный паразит развивающихся ооцитов осетровых рыб (черной икры). Паразитическая фаза его развития длится много лет, а свободноживущая фаза – одно лето.

Эмбриогенез проходит внутри ооцитов рыбы и включает следующие стадии: двуядерная клетка, «клетка в клетке», где внутренняя клетка – зародышевая, а полиплоидная наружная образует трофамнион, внутри которого развиваются и питаются все паразитические стадии. Затем следует морула; гастрюляция путем деламинации дает планулу с инверсией зародышевых листков. Планула почкуется, образуя столон со щупальцами. Перед нерестом рыбы столон выворачивается эктодермой наружу, втягивая внутрь почек желток икринки, и выметывается вместе со здоровой икрой. В воде столон распадается на отдельные особи, у них прорывается рот, они ведут придонный образ жизни, размножаются продольным делением, начинающимся с аборального полюса. В середине лета у них образуются энтодермальные гонады с питающими клетками и выводными протоками. Эти морфологически женские гонады не дают яиц и дегенерируют. Их роль загадочна. Энтодермальные гонады второго типа появляются позже, гаметогенез в них сначала идет по типу сперматогенеза, а затем – по типу оогенеза с образованием полярных телец. Второе мейотическое деление оканчивается образованием двуядерных клеток с микро- и макронуклеусами, вся гонада закупоривается крышечкой со стрекательными клетками и превращается в гаметофор. Наблюдалось активное прикрепление гаметофоров к покровам предличинки севрюги. Самые ранние паразитические стадии – двуядерные клетки – обнаруживаются в ооцитах малого роста неполовозрелых осетровых. Необычное эмбриональное развитие за счет половых клеток «мужской» гонады, редукция женских гонад, морфология свободноживущих особей с одновременными признаками медуз и полипов, сходство с Muxozoa, отличия от Hydrozoa привели к выводу о том, что *Polypodium hydriforme* заслуживает выделения в самостоятельный класс Polypodiozoa, что было подтверждено молекулярно-биологическими анализами. Финансовая поддержка: ЦИН РАН № 01201351105 и РФФИ 15-29-02650офи\_м.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Райкова Е. В. К вопросу о систематическом положении *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // В кн.: Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. 1988. Ленинград: Зоол. ин-т АН СССР. С. 116-122.

- Райкова Е. В. Цитоморфологические особенности *Polypodium hydriforme* и проблема филогении Мухозоа и Cnidaria // Цитология. 2005. Т. 47. № 10. С. 933-939.
- Bouillon J., Boero F. Phylogeny and classification of Hydroidomedusae. The Hydrozoa: a new classification in the light of old knowledge // Thal. Salent. 2000. V. 24. P. 1-45.
- Chang E.S., Neuhof M., Rubinstein N.D., Diamant A., Philippe H., Huchon D., Cartwright P. Genomic insights into the evolutionary origin of Мухозоа within Cnidaria // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2015. V. 112. № 48. P. 14912-14917.
- Evans N.M., Lindner A., Raikova E.V., Collins A.G., Cartwright P. Phylogenetic placement of the enigmatic parasite, *Polypodium hydriforme*, within the phylum Cnidaria // BMC Evol. Biol. 2008. № 8. P. 139.
- Foxx J., Siddall M.E. The road to Cnidaria: history of phylogeny of the Myxozoa // J. Parasitol. 2015. V. 101. P. 269-274.
- Ibragimov A., Raikova E.V. Nematocysts of *Polypodium hydriforme*, a cnidarian parasite of acipenseriform fishes // Hydrobiologia. 2004. V. 530. P. 165-171.
- Lipin A.N. Die Morphologie und Biologie von *Polypodium hydriforme* Uss. // Zool. Jahrb. (Anat.). 1911. V. 31. P. 317-426.
- Okamura B., Gruhl A. Myxozoan affinities and route to endoparasitism // In: Okamura, B., Gruhl, A., Bartholomew, J.L. (Eds.), Myxozoan Evolution, Ecology and Development. 2015. Berlin: Springer. P. 23-44.
- Raikova E.V. Morphology, ultrastructure and development of the parasitic larva and its surrounding trophamnion of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Cell Tissue Res. 1980. V. 206. P. 487-500.
- Raikova E.V. Life cycle, cytology, and morphology of *Polypodium hydriforme*, a coelenterate parasite of the eggs of acipenseriform fishes // J. Parasitol. 1994. V. 80. P. 1-22.
- Raikova E.V. *Polypodium hydriforme* infection in the eggs of acipenseriform fishes // J. Appl. Ichthyol. 2002. V.18. P. 405-415.
- Raikova E.V., Ibragimov A.Yu., Raikova O.I. Muscular system of a peculiar parasitic cnidarian *Polypodium hydriforme*: a phalloidin fluorescence study // Tissue Cell 2007. V. 39. P. 79-87.
- Raikova E.V., Raikova O.I. Nervous system immunohistochemistry of a parasitic cnidarian *Polypodium hydriforme* at its free-living stage // Zoology. 2016. P. 143-152.
- Zrzavý J., Hypša V. Myxozoa, *Polypodium*, and the origin of the Bilateria: the phylogenetic position of "Endocnidozoa" in light of the rediscovery of *Buddenbrockia* // Cladistics. 2003. V. 19. P. 164-169.

## РАННИЕ ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ БИЛАТЕРИЙ

О. И. РАЙКОВА<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: olga.raikova@zin.ru

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: oraikova@gmail.com

Nemertodermatida – микроскопические морские черви, одни из самых ранних современных билатеральных животных. В настоящее время Nemertodermatida, наряду с Acoela и Xenoturbellida, относят к группе Xenacoelomorpha. Нервная система (НС) 4 из 9 известных видов немертодерматид была исследована методами конфокальной микроскопии и иммуногистохимии с использованием антител к тубулину, 5-НТ и FMRF-амиду. Субмускульная НС *Flagellophora* cf. *apelti* состоит из большого нейропиля и рыхлого мозга на уровне статоциста с нервными волокнами, иннервирующими метельчатый орган. *Sterreria* sp. имеет погруженный комиссуральный мозг, похожий на мозг Acoela, с отходящими от него фронтально и каудально пучками нервных волокон. НС *Nemertoderma* cf. *westbladi* состоит из нервного кольца, лежащего снаружи от мускулатуры стенки тела на уровне статоциста, и пары вентро-латеральных пучков нервных волокон. *Meara stichopi* же лишена мозга и имеет только пару поверхностных вентро-латеральных нервных тяжей и нервный плексус. Таким образом, НС немертодерматид характеризуется большим разнообразием типов организации и не имеет единого плана строения, что говорит о ее высокой морфологической пластичности. В то же время у Acoela отмечен единый план строения с присутствием комиссурального мозга, причем прослеживается его параллельное развитие в различных монофилетических ветвях. У *Xenoturbella* НС наиболее примитивна и представляет собой равномерное базиспидермальное нервное сплетение. Отсутствие иннервации кишечника у Nemertodermatida и *Xenoturbella* и отсутствие иннервации пищеварительной паренхимы Acoela противоречит версии регрессивной эволюции этих групп животных.

Работа выполнена в РЦ СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и РЦ «Таксон» при финансовой поддержке бюджетной темы № 0120135194 ЗИН РАН и гранта РФФИ 16-04-00593.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Котикова Е. А. Райкова О. И. Архитектоника центральной нервной системы Acoela, Plathelminthes и Rotifera // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. 2008. Т. 44. № 1. С. 83-93.
- Райкова О. И. Иммуноцитохимический метод в исследовании нервной системы ранних групп Bilateria. Вопрос о происхождении мозга. // В сб.: Современные проблемы эволюционной морфологии животных. (Материалы Школы для молодых специалистов к 105-летию со дня рождения Академика А. В. Иванова). 2011. СПб: ЗИН РАН. С. 77-80.
- Achatz J.G., Martinez P. The nervous system of *Isodiametra pulchra* (Acoela) with a discussion on the neuroanatomy of the Xenacoelomorpha and its evolutionary implication // *Frontiers in Zoology*. 2012. V. 9. P. 27-48.
- Børve A., Hejnal A.. Development and juvenile anatomy of the nemertodermatid *Meara stichopi* (Bock) Westblad 1949 (Acoelomorpha) // *Frontiers in Zoology*. 2014. V. 11. P. 50-64.
- Cannon J.T., Vellutini B.C., Smith J., Ronquist F., Jondelius U., Hejnal A. Xenacoelomorpha is the sister group to Nephrozoa // *Nature*. 2016. V. 530. P. 89-93.
- Jondelius U., Wallberg A., Hooge M., Raikova O.I. How the worm got its pharynx: Phylogeny, classification and Bayesian assessment of character evolution in Acoela // *Systematic Biology*. 2011. V. 60. № 6. P. 845-871.
- Raikova O. I. Neuroanatomy of basal bilaterians (Xenoturbellida, Nemertodermatida, Acoela) and its phylogenetic implications (PhD thesis). 2004. Åbo, Finland: Åbo Akademi University. 68 pp.
- Raikova O.I., Reuter M., Kotikova E.A., Gustafsson M.K.S.. A commissural brain! The pattern of 5-HT immunoreactivity in Acoela (Plathelminthes) // *Zoomorphology*. 1998. V. 118. P. 69-77.
- Raikova O.I. Reuter M., Jondelius U, Gustafsson M.K.S. An immunocytochemical and ultrastructural study of the nervous and muscular systems of *Xenoturbella westbladi* (Bilateria inc.sed) // *Zoomorphology*. 2000. V. 120. P. 107-118.
- Raikova O.I., Reuter M., Jondelius U, Gustafsson M.K.S. The brain of the Nemertodermatida (Platyhelminthes) as revealed by anti-5HT and anti-FMRFamide immunostainings // *Tissue & Cell*. 2000. V. 32 № 5. P. 358-365.
- Raikova O.I., Reuter M., Justine J.-L. Contributions to the phylogeny and systematics of the Acoelomorpha // In: *Interrelationships of the Platyhelminthes. The Systematics Association Special Volume 60*. 2001. London & New York: Taylor & Francis. P. 13-23.
- Raikova O.I., Reuter M., Gustafsson M.K.S, Maule A.G, Halton, D.W., Jondelius U. Evolution of the nervous system in *Paraphanostoma* (Acoela) // *Zoologica Scripta*. 2004. V. 33. P. 71-88.

- Raikova O.I., Reuter M., Gustafsson M.K.S, Maule A.G, Halton D.W. Jondelius U. Basiepidermal nervous system in *Nemertoderma westbladi* (Nemertodermatida): GYIRFamide immunoreactivity // *Zoology*. 2004. V. 107. P. 75-86.
- Raikova O.I., Meyer-Wachsmuth I., Jondelius U. The plastic nervous system of Nemertodermatida // *Organisms Diversity and Evolution*. 2016. V. 16. № 1. P. 85-104.
- Reuter M., Raikova O.I., Gustafsson M.K.S. Patterns in the nervous and muscle systems in lower flatworms // *Belgian Journal of Zoology*. 2001. V. 31 (supplement 1). P. 47-53.

## МОДЕЛИРОВАНИЕ ПРОИСХОЖДЕНИЯ СТВОЛОВЫХ КЛЕТОК И КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПИСАНИЕ ИХ ПОТЕНЦИЙ

Г. А. САВОСТЬЯНОВ

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: gensav@iephb.ru*

Предложен новый подход к описанию возникновения стволовых клеток в развитии многоклеточных организмов. Основой подхода является формализованное описание возникновения элементарных единиц многоклеточности – гистионов на основе осуществления процедуры разделения функций между клетками. Описаны элементарные акты этой процедуры. Они сводятся к приобретению потенциалов для ее осуществления в ходе ароморфозов и реализации потенциалов в ходе идиоадаптаций. Для количественной характеристики этой процедуры предложены осмысленные и экспериментально определяемые параметры. Показано, что с их помощью можно находить не только общий пул потенциалов, но и разделить их на отдельные виды и, тем самым, говорить о структуре этого пула и характеризовать его изменения в развитии. Сформулирован закон сохранения потенциалов гистиона, объясняющий происхождение стволовых клеток. Впервые найден интегральный параметр для измерения развития гистионов и построена их система в виде периодической таблицы. Эта таблица позволяет прогнозировать изменения структуры гистионов в развитии и измерять его. Полимеризация гистионов приводит к возникновению регулярных клеточных сетей, которые являются моделями пространственной организации биологических тканей. Приводятся примеры таких решеток в реальных тканях и показывается возможность прогнозирования

их адаптивных изменений. В целом излагаемые результаты составляют основу номогенетической теории прогрессивного развития многоклеточных организмов.

## РАЗВИТИЕ ФОРОНИД ОТ ЯЙЦА ДО ЮВЕНИЛИ И ВОПРОС ЭВОЛЮЦИИ БИФАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ BILATERIA

Е. Н. ТЕМЕРЕВА, В. В. МАЛАХОВ

*Московский государственный университет, Москва, Россия; email: temereva@mail.ru  
(Е. Н. Темерева)*

Форониды составляют тип билатерально-симметричных животных, положение которого на филогенетическом древе Bilateria за последние 20 лет подверглось существенному пересмотру. Согласно накопленным за последние годы данным развитие форонид и организация многих систем органов у личинок и взрослых форм демонстрируют признаки сходства как с вторичноротыми, так и с первичноротыми. Такая комбинация может быть объяснена, если предположить, что форониды унаследовали эти черты развития и строения от общего предка билатерально-симметричных животных. В этом ключе изучение форонид является важной задачей для понимания фундаментальных вопросов ранней эволюции Bilateria и их современной филогении. Дробление яйца у форонид протекает по радиальному типу, с некоторыми вариациями, зависящими от типа развития. Мезодерма формируется из двух многоклеточных зачатков: переднего и заднего. У молодой личинки формируется крупная головная лопасть, несущая предротовой ресничный шнур. Компетентные личинки организованы очень сложно и имеют полностью дифференцированную пищеварительную систему, нервную, мышечную, выделительную и кровеносную системы. Метаморфоз катастрофический с полной или частичной утратой многих личиночных органов, в том числе с существенным преобразованием сложных нервной и мышечной систем личинки. Туловище взрослого животного формируется как разрастание вентральной стороны тела личинки. Вероятно, появление в онтогенезе очень подвижного мускулистого выроста брюшной стороны тела, используемого для закапывания в грунт, отражает некий эволюционный процесс формирования плана строения современных форонид. Предположительно общий предок лофофорат имел

бифазный жизненный цикл, при котором взрослое животное обитало на дне и имело голопелагическое развитие, в результате которого появлялись свободноплавающие бластулы и гастролы. Гастрола превращалась в более сложную личинку, внешне похожую на взрослое животное. Личинка оседала на дно, давая начало взрослому животному и не претерпевая крупных морфологических перестроек. Затем в эволюции форонид имело место преобразование плана строения взрослого бентосного животного, который, вероятно, прячась от опасности, зарывался мускулистым брюшным выростом в толщу мягкого субстрата. Этот модус поведения, который и сейчас можно наблюдать у некоторых современных представителей *Bilateria*, закрепился и дал начало плану строения современных форонид. Этап преобразования плана строения оказался отраженным в следующем этапе эволюции жизненного цикла форонид, где компетентная актинотроха представляет собой, по сути, ювенильный организм. Эволюция жизненного цикла форонид может быть рассмотрена с позиций двух основных концепций, доминирующих в мировой литературе, — интеркалярной гипотезы и гипотезы терминального добавления. Вероятно, исходный жизненный цикл *Bilateria* включал стадию двухслойного донного взрослого существа и две пелагические стадии — бластулу и гастроулу. У трехслойных билатерий происходит удлинение жизненного цикла за счет поднятия в толщу воды ювенильного животного — личинки. Такой жизненный цикл включает донное взрослое животное и три (и более) пелагические стадии — бластулу, гастроулу и личинку. Работа выполнена при поддержке Российского Фонда Фундаментальных Исследований (14-04-00238, 15-34-20045) и Российского Научного Фонда (14-04-262, 14-50-00029).

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A. Origin of bilaterian body plans: evolution of developmental regulatory mechanisms // *Science*. 1995. Vol. 270(5240). P. 1319-1325.
- Erwin D.H., Davidson E.H. The last common bilaterian ancestor // *Development*. 2002. V. 129. № 13. P. 3021-3032.
- Hadfield M.G., Carpizo-Ituarte E.J., del Carmen K., Nedved B.T. Metamorphic competence, a major adaptive convergence in marine invertebrate larvae // *Am. Zool.* 2001. V. 41. P. 1123-1131.
- Nielsen C. How did indirect development with planktotrophic larvae evolve? // *Biol. Bull.* 2009. V. 216. P. 203-215.

- Nielsen C. Life cycle evolution: was the eumetazoan ancestor a holopelagic, planktotrophic gastraea? // BMC Evol. Biol. 2013. V. 13. № 171. P: e18.
- Page L.R. Molluscan larvae: pelagic juveniles or slowly metamorphosing larvae? // Biol. Bull. 2009. V. 216. P. 216-225.
- Peterson K.J., Davidson E.H. Regulatory evolution and the origin of the bilaterians // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2000. V. 97. № 9. P. 4430-4433.
- Peterson K.J., Cameron R.A., Davidson E.H. Set-aside cells in maximal indirect development: evolutionary and developmental significance // Bioessays. 1997. V. 19. № 7. P. 623-631.
- Peterson K.J., Cameron R.A., Davidson E.H. Bilaterian origins; significance of new experimental observations // Dev. Biol. 2000. V. 219. № 1. P. 1-17.
- Raff R.A. Origins of the other metazoan body plans: the evolution of larval forms // Philos. Trans. R. Soc. Lond B. 2008. V. 363. P. 1473-1479.
- Sly B.J., Snoke M.S., Raff R.A. Who came first – larvae or adults? Origins of metazoan bilaterian larvae // Int. J. Dev. Biol. 2003. V. 47. P. 623-632.
- Temereva E.N., Malakhov V.V. Embryogenesis in phoronids // Invert. Zool. 2012. V. 8. № 1. P. 1-39.
- Temereva E.N., Malakhov V.V. Metamorphic remodeling of morphology and the body cavity in *Phoronopsis harmeri* (Lophotrochozoa, Phoronida): the evolution of the phoronid body plan and life cycle // BMC Evol. Biol. 2015. V. 15. № 229. doi: 10.1186/s12862-015-0504-0.

## **ЩИТКОВАНИЕ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ: ЭПИГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ АНОМАЛИЙ**

Г. О. ЧЕРЕПАНОВ

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: g.cherepanov@spbu.ru

Щиткование (фолидоз) панциря черепах характеризуется двумя особенностями: феноменальной филогенетической стабильностью общего плана строения и широчайшей индивидуальной изменчивостью. Устойчивость щиткования связана с базальными механизмами морфогенеза – поддержанием билатеральной симметрии и детерминацией положения зачатков щитков (эпидермальных плакод) первичной сегментацией тела зародыша. Вариабельность щиткования обусловлена уникальным паттерном развития фолидоза у черепах и, в частности, наличием свободных от зачатков щитков сегментов тела. Это приводит к тому, что при самых незначительных нарушениях

эмбриогенеза, которые могут быть вызваны факторами окружающей среды, у черепах в свободных от зачатков щитков сегментах тела могут возникать дополнительные эпидермальные плакоды. Эти аберрации имеют высокую частоту встречаемости и, как правило, приводят к асимметрии строения фолидоза. По-видимому, большинство аберраций генетически не детерминированы, не наследуются и не влияют на выживаемость и жизнеспособность индивидуумов. Установлено что, при нормальном и аномальном развитии щитки карапакса коррелятивно связаны. Щитки пластрона формируются независимо от щитков карапакса. Исходя из морфогенетических данных, практически весь спектр изменчивости фолидоза панциря черепах обусловлен такими нарушениями эмбрионального развития, как асимметричная закладка контралатеральных эпидермальных плакод со сдвигом на сегмент или более, закладка дополнительных плакод в «свободных» септальных углублениях, атипичное слияние соседних эпидермальных плакод, отсутствие закладки регулярных эпидермальных плакод в типичных сегментах.

## РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Черепанов Г. О. Щиткование панциря черепах в онто- и филогенезе // Зоол. журн. 2002. Т. 81. Вып. 4. С. 480-488.
- Черепанов Г. О. Панцирь черепах: морфогенез и эволюция. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2005. 184 с.
- Cherepanov G.O. Ontogenesis and evolution of horny parts of the turtle shell // Fossil turtle research. Suppl. Russ. J. Herpetol. 2006. P. 19-33.
- Cherepanov G.O. Patterns of scute development in turtle shell: symmetry and asymmetry // Paleontol. J. 2014. V. 48. № 12. P. 1283-1291.
- Cherepanov G.O. Scute's polymorphism as a source of evolutionary development of the turtle shell // Paleontol. J. 2015. V. 49. № 14. P. 1635-1644.
- Ewert M. A. The embryo and its eggs: development and natural history // In: Turtle. Perspective and research. New York: John Wiley & Sons. 1979. P. 333-413.
- Moustakas-Verho J.E., Cherepanov G.O. The integumental appendages of the turtle shell: an evo-devo perspective // J. Exp. Zool. Part B: Mol. Dev. Evol. 2015. V. 324. № 3. P. 221-229.
- Moustakas-Verho J.E., Zimm R., Cebra-Thomas J., Lempiäinen N.K., Kallonen A., Mitchell K.L., Hämäläinen K., Salazar-Ciudad I., Jernvall J., Gilbert S.F. The origin and loss of periodic patterning in the turtle shell // Development. 2014. V. 141. № 15. P. 3033-3039.
- Pritchard P.C.H. Evolution and structure of the turtle shell // In: Biology of turtles.

Boca Raton, London, New York: CRC Press. 2007. P. 45-84.

Velo-Antón G., Becker C.G., Cordero-Rivera A. Turtle carapace anomalies: the roles of genetic diversity and environment // PlosOne. 2011. V. 6. P. 1-11.

Zangerl R. The turtle shell // In: Biology of Reptilia. London, New York: Acad. Press. 1969. V. 1. P. 311-339.

Zangerl R., Johnson R.G. The nature of shield abnormalities in the turtle shell // Fieldiana. 1957. Ser. Geol. V. 10. № 29. P. 341-362.

**МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ МО-  
ЛОДЫХ СПЕЦИАЛИСТОВ И  
СТУДЕНТОВ**



## МЕДУЛЛЯРНАЯ КОСТЬ АРХОЗАВРОВ

Е. А. Бойцова<sup>1</sup>, П. П. Скучас<sup>1</sup>, А. О. Аверьянов<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: lisa0495@mail.ru

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Медуллярная кость — образование трубчатых костей самок птиц, формирующееся временно, как депо кальция при овуляции для построения скорлупы яиц (Bloom et al., 1958; Bonucci, Gherardi, 1975). Это окостенение сильно васкуляризировано, располагается по периферии костномозговой полости, образовано быстро откладывающимся фиброламеллярным матриксом кости. Помимо птиц, наличие этого окостенения было выявлено у самок ящеротазовых и птицетазовых динозавров (аллозавроид *Allosaurus fragilis*; сравнительно базальный целурозавровый теропод *Tyrannosaurus rex*; близкий к современным птицам *Confuciusornis sanctus*; игуанодонтиды *Tenontosaurus tilletti* и *Dysalotosaurus lettowvorbecki*; Schweitzer et al., 2005; Lee, Werning, 2008; Hubner, 2012; Chinsamy et al., 2013) и, возможно, у птерозавров (ктенохазматид *Pterodaustro guinazui* и аждархид *Bakonydraco galaczi*; Chinsamy et al., 2009; Prondvai, Stein, 2014).

В ходе нашего гистологического исследования костей теропод из поздне меловой (турон) биссектинской свиты (Узбекистан) впервые медуллярная кость была обнаружена у орнитомимид — группы целурозавровых теропод близкородственной Maniraptora (Makovicky et al., 2004). Орнитомимиды характеризуются набором уникальных признаков (пропорционально маленькие черепа с большими глазами, беззубые челюсти, покрытые кератиновым клювом, длинная шея и адаптированные к бегу задние конечности), которые определяют их внешнее сходство с ныне живущими крупными нелетающими птицами (Makovicky et al., 2004; Barrett, 2005; Longrich, 2008).

Наличие медуллярной кости у орнитомимид, других групп теропод (как сравнительно базальных, так и близких к птицам) и орнитопод свидетельствует о том, что данная стратегия запасания кальция у самок могла быть широко распространена среди динозавров. Однако нельзя однозначно утверждать, что образование медуллярной кости является синапоморфией всех динозавров, поскольку она стабильно присутствует только у теропод. Кроме того, тот факт, что аналогичное образование развивалось и у птерозавров, указывает на возможное неоднократное появление медуллярной кости в эволюции архозавров.

Исследование выполнено при поддержке РФФ (грант №14-14-0015).

## ОСОБЕННОСТИ ЧЕТВЕРОНОГОЙ ЛОКОМОЦИИ ГЛАДКОНОСЫХ РУКОКРЫЛЫХ

О. Р. ЕМЕЛЬЯНОВА

Московский государственный университет, Москва, Россия; email: ksima7@rambler.ru

Квадрупедальные аллюры гладконосых рукокрылых исследованы очень поверхностно. На основании изучения порядка постановки ног для летучих мышей было предложено два типа последовательностей: диагональная симметричная (как основная) и ассиметричная (как исключение). Однако полноценного анализа аллюров для квадрупедальной локомоции рукокрылых не проводилось.

Нами исследован порядок работы ног гладконосых рукокрылых при наземной локомоции на примере прудовой ночницы (*Myotis dasycneme*) и ночницы Брандта (*M. brandtii*). В результате анализа удалось выделить 2 типа походок: «низкая», когда помимо опоры на четыре конечности мышь опирается также брюхом и сложенным в кольцо хвостом, и «высокая», когда опора осуществляется только конечностями и точно — хвостом. На предмет соответствия классической системе симметричной локомоции наземных тетрапод был рассмотрен только высокий тип походки. Исследовались проходы летучих мышей по экспериментальному коридору в диапазоне скоростей ~0.25-0.45 м/с. Отдельно проанализирован порядок постановки и отрыва конечностей.

И при отрыве, и при постановке были отмечены диагональная и латеральная симметричные последовательности, а также диагональная ассиметричная (не обнаружена только латеральная ассиметричная последовательность, которая предполагает фазы с опорой на две конечности одной пары). Однако между последовательностями постановки и отрыва практически нет совпадений, причем в течение одного прохода последовательности часто меняются. Мы объясняем возможность летучих мышей нарушать последовательность перестановки ног и при этом сохранять примерное равновесие наличием дополнительной опорной конечности — хвоста. Опираясь на диагональную пару ног и хвост, животное может в произвольном порядке ставить и отрывать другие две конечности, не теряя равновесия. Это вносит хаотические элементы в основной аллюр, классифицированный нами как медленная хаотическая рысь (движение ног в диагональных парах составляет 50-80% времени). При анализе видеозаписей с частотой 300 кадров/с также отмечены редкие короткие безопорные фазы, а также нестандартные варианты опоры: на одну заднюю ногу, на обе задние ноги, на одну переднюю.

## БЕЙТСОВСКАЯ МИМИКРИЯ У СОВ: ВОЗМОЖНЫЕ ПРИМЕРЫ И ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

С. Е. Коленов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Казанский Федеральный Университет, Казань, Россия; email: sergey-k-0@yandex.ru

Бейтсовская мимикрия — защитный механизм, широко распространенный среди насекомых, а также ряда рыб, амфибий и рептилий. Сходные примеры описаны и для птиц (дятлообразных и ряда воробьиных), но их число относительно невелико. При этом значительно большее количество случаев вероятной бейтсовской мимикрии у птиц остаются на уровне предположений. Сочетание приспособительной окраски с характерным для них сложным поведением делает трудоемким строгое доказательство подобных случаев. Предполагается, что своеобразные формы бейтсовской мимикрии могут быть характерны для ряда хищных птиц.

Для сов описан лишь случай (акустической) бейтсовской мимикрии — у птенцов кроличьего сыча *Athene cunicularia*, имитирующих треск гремучих змей. Однако, поскольку большинство видов сов имеют приспособительную окраску — покровительственную или предупреждающую (яркие «маски» на лицевом диске, ложные глаза на задней части головы), эта группа перспективна для поиска других случаев бейтсовской мимикрии.

Одной из самых необычных расцветок среди сов обладает ястребиная сова *Surnia ulula*. На наш взгляд, можно предположить, что подобная окраска могла возникнуть как имитация окраски ястребов рода *Accipiter*. Сравнение имеющихся в нашем распоряжении чучел данного вида и двух видов ястребов (*A. gentilis* и *A. nisus*) показало высокую степень сходства рисунка, в первую очередь поперечных полос на груди. Ареал ястребиной совы в целом укладывается в пределы ареалов ястребов рода *Accipiter*, что является необходимым условием для бейтсовской мимикрии.

Мы считаем, что имитация окраски ястреба может служить ястребиной сове защитой от атак мелких воробьиных птиц, которым совы подвергаются в дневное время. Ввиду того, что данный вид сов активен в основном в светлое время суток, атаки мелких птиц могут существенно снижать эффективность охоты. При этом ястребиная сова, хотя потенциально и представляет угрозу для небольших воробьиных, не является, в отличие от ястребов, орнитофагом; ее основная добыча — мышевидные грызуны.

Наша гипотеза, разумеется, требует экспериментальной проверки, причем подобная проверка представляется достаточно нетрудоемкой.

## ДИНАМИКА ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ (ГЕРМИНАЛЬНЫХ МАСС И ЯИЧНИКОВ) ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОГО И ГЕРМАФРОДИТНОГО ПОКОЛЕНИЙ ТРЕМАТОД

Г. А. КРЕМНЁВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский Государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: ekremnyov@yandex.ru

Строению герминальных масс партенит трематод традиционно уделялось большее внимание, чем организации половых зачатков и яичников гермафродитного поколения. Например, для мирацидиев построен морфологический ряд, на одном конце которого находятся личинки с одной материнской редией, в середине – мирацидии, обладающие типичной герминальной массой, а на противоположном конце личинки, имеющие только недифференцированные клетки (Добровольский и др., 2000). Тогда как организация яичников и половых зачатков гермафродитного поколения считается однотипной (Галактионов, Добровольский, 1987).

В результате изучения срезов церкарий и марит 5 видов трематод были выявлены следующие детали строения половых зачатков и яичников. У марит *Neophasis lageniformis* и *Cryptocotyle lingua*, только приступивших к яйцепродукции, не обнаружены митозы в гониальной зоне яичников. Вероятно, все деления в гермариях происходят на предшествующих этапах развития. Функционально яичники этих видов представляют собой «выводковые камеры», в которых происходит только дифференцировка ооцитов I порядка. С другой стороны, в яичнике активно продуцирующих яйца марит *Haplometra cylindracea* наблюдаются и гонии, и митозы. Область будущего яичника в половом зачатке церкарий *Brachylaemidae* gen. sp. не однородна, в ее составе имеются и недифференцированные клетки, и ооциты I порядка на ранних стадиях дифференцировки. В половом зачатке церкарий *Neoglyphe locellus* все клетки являются неспециализированными.

Наблюдаемые особенности позволяют говорить о сходной динамике функционирования репродуктивных органов в процессе онтогенеза гермафродитного и партеногенетического поколений.

## МОЗГОВОЙ ОТДЕЛ ЧЕРЕПА КРОКОДИЛОМОРФ: СТРОЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕНДЕНЦИИ

И. Т. Кузьмин<sup>1</sup>, П. П. Скучас<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург; email: kuzminit@mail.ru (И. Т. Кузьмин)

Крокодиломорфы (*Crocodylomorpha* Walker, 1970) — одна из групп архозавров, объединяющая ныне живущих крокодилов (*Crocodylia* Gmelin, 1789) и филогенетически близкие им вымершие формы (Benton, Clark, 1988). Современные крокодилы внешне совершенно не похожи на ранних представителей группы — некрупных, грацильных, по-видимому, наземных животных с высоким черепом (“*Sphenosuchia*”; Clark, Sues, 2002). Однако, многие особенности строения мозгового отдела черепа, отличающие крокодилов от прочих архозавров, сформировались уже на самых ранних этапах эволюции группы (Walker, 1990; Pol et al., 2013).

Мозговая коробка — сложное образование, связанное с различными типами структур, не сохраняющимися в ископаемом состоянии (головной мозг, черепно-мозговые нервы и сосуды, внутреннее ухо, мышцы-аддукторы нижней челюсти, эпителиальные выросты глотки, образующие пневматические полости в костях). Современные (компьютерная томография, трехмерное моделирование) и классические методы помогают реконструировать многие особенности строения мозговой коробки вымерших представителей крокодиломорф. Эта информация важна для реконструкции филогенетических связей группы.

На основании ревизии литературных данных и детального изучения мозговых коробок современных и вымерших крокодиломорф удалось выявить комплекс признаков, сформировавшийся в филогенезе группы и отличающий мозговые коробки крокодиломорф от прочих архозавров: редукция подвижного базиптеригоидного сочленения; вертикализация базикраниума (как в фило-, так и онтогенезе); вовлечение квадратной кости в формирование боковой стенки мозговой коробки (за счет переднемедиального наклона и образования многочисленных шовных контактов со всеми окружающими костями), что ведет к приобретению акинетической структуры черепа; формирование латероventрального отростка и околокапсулярных структур на ушнозатылочной кости, заключающих задние черепно-мозговые нервы и сосуды головы в костные

каналы; редукция переднеушной кости; формирование сложной системы воздухоносных полостей в костях мозговой коробки.

Исследование выполнено при поддержке РФФ (грант №14-14-0015).

## ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗОВ ПРИ ПОПЕРЕЧНОМ ДЕЛЕНИИ *PRISTINA LONGISETA* (OLIGOSCHAETA, ANNELIDA)

Е. Е. КУПРЯШОВА, Р. П. КОСТЮЧЕНКО

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: eekupr@mail.ru (Е. Е. Купряшова)

Бесполое размножение, или размножение без участия гамет, широко распространено в природе, и его изучение представляет интерес для разрешения многих фундаментальных вопросов биологии, таких как клеточная судьба, формирование плана тела, индивидуальность, старение, эволюция механизмов развития. Существует множество разнообразных способов бесполого размножения, но оно всегда сопровождается обширными или локальными перестройками тела, так как новые особи формируются на основе тканей и органов взрослого организма.

У *P. longiseta* зона деления образуется в одном из сегментов тела материнского организма и не выходит за его границы. В пределах этого сегмента на ранних стадиях процесса появляется небольшое скопление малодифференцированных клеток (бластема), которое затем увеличивается и претерпевает дифференцировку, образуя новый головной и хвостовой концы тела. После завершения необходимых морфогенезов материнский зооид разделяется на два дочерних.

Изменения, происходящие в ходе поперечного деления, затрагивают все системы организма. Такие перестройки сопровождаются образованием большой массы бластемного материала и могут быть связаны как с интенсивной пролиферацией, так и с реарранжировкой клеток, клеточными миграциями и программированной клеточной гибелью. Нами было проведено исследование преобразований нервной системы и кожно-мышечного мешка *P. longiseta* в ходе поперечного деления. Данные о морфологических изменениях в ходе морфогенезов — основа для исследования молекулярных механизмов, обеспечивающих координацию перечисленных событий и приводящих к формированию новых структур.

Работа выполнена при поддержке гранта СПбГУ (1.38.209.2014) и РФФИ (16-04-00991) с использованием оборудования РЦ РМиКТ СПбГУ.

## МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА ИНТЕРНЫ ПАРАЗИТИЧЕСКОГО РАКООБРАЗНОГО *PELTOGASTER PAGURI* (CIRRIPEDIA: RHIZOCEPALA: KENTROGONIDA)

А. А. МИРОЛЮБОВ

Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: aal\_mirol@inbox.ru

Rhizocerphala – группа высоко специализированных облигатных паразитических раков. Глубокие адаптации к эндопаразитическому образу жизни привели к сильному видоизменению их дефинитивного тела. Тело взрослой самки представляет собой систему ветвящихся столонов (интерну), располагающихся в полости тела хозяина, и вынесенную за пределы тела хозяина экстерну, несущую половую систему. Согласно описаниям жизненного цикла этих животных тело взрослой самки развивается из небольшой группы «зародышевых» клеток, которые личинка впрыскивает в гемоцель хозяина. Животные с подобным строением и развитием давно вызывали интерес исследователей, однако большинство морфологических работ было посвящено строению половой системы и покровам интерны. При этом некоторые исследователи отмечали подвижность столонов живой интерны и даже упоминали о нахождении фрагментов мышечных клеток на ультратонких срезах интерны. Однако какое-либо подробное описание мышечной системы группы Rhizocerphala в доступной литературе не приводится.

С помощью гистологических методов и сканирующей лазерной конфокальной микроскопии нам удалось визуализировать фрагменты мышечной системы интерны вида *Peltogaster paguri*.

В стенке главного столона интерны были обнаружены поперечно полосатые мышечные волокна. Большинство крупных волокон образовывали однонаправленную правозакрученную спираль. Кроме крупных спиральных волокон нами были так же обнаружены более мелкие волокна, образующие анастомозы между крупными. Плотность расположения мышечных волокон была неоднородна по длине главного столона. Наибольшая плотность наблюдалась в средней части главного столона в районе места отхождения экстерны. К дистальному же концу плотность мышечных волокон заметно снижалась, и самый концевой участок главного столона был вообще лишен мышечных элементов.

Такое расположение мышечных волокон может указывать на то, что главный столон может совершать перистальтические движения

и обеспечивать конвекционный транспорт жидкости в центральной полости, выступая в роли распределительной системы.

## ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В СТРОЕНИИ МУСКУЛАТУРЫ КОНЕЧНОСТЕЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ЖАБЫ

А. В. МОИСЕЕВА

Московский государственный Университет, Москва, Россия; email: moiseeva\_anna1@mail.ru

Широко известен половой диморфизм в дистальной мускулатуре передних конечностей бесхвостых амфибий – у самцов гораздо сильнее развит ряд мышц предплечья, которые используются для обхватывания самки в амплексусе. Однако половой диморфизм в строении других локомоторных мышц никогда не изучался. Мы решили проанализировать всю локомоторную мускулатуру проксимальных отделов ног на предмет полового диморфизма. Весовой анализ проведен на 12 особях *Bufo bufo* (по 6 каждого пола), от каждой особи взвешено 24 мышцы с каждой передней конечности и 26 с каждой задней.

Обнаружено, что в проксимальной части задней конечности все мышцы развиты пропорционально, т. е. имеют одинаковое процентное отношение к суммарной массе этой мускулатуры. В передней конечности пропорциональность нарушена лишь немного, только две мышцы проксимальной части развиты у самцов достоверно сильнее, чем у самок (*m. coracoradialis*, *m. pectoralis pars sternalis*).

Однако проанализировав отношение массы ног к массе тела мы обнаруживаем, что у самок жаб вклад передних конечностей значительно меньше (9.2%), чем у самцов (13.3%). Т.е. у самцов передние лапы (покровы, мускулатура и скелет) заметно тяжелее, чем у самок. Значимо отличается и вклад самой мускулатуры: самки – 3.1%, самцы – 4.2%. В задней конечности соотношение не столь сильно перевешивает в пользу самцов, 6.5% и 8% соответственно.

Это могло бы объясняться тем, что самки почти весь год носят в себе большую массу икры, а мускулатура ног не подстроилась под дополнительные нагрузки. Но исключив массу половой системы, мы не получили для передних конечностей выравнивания значений – всё равно относительная масса у самок достоверно меньше (3.6% от массы тела без половой системы), чем у самцов (4.2%). Вклад же задних конечностей при анализе без половой системы оказался равным у самцов и у самок: по 8%.

Полученные данные вступают в противоречие с существующими сведениями по экологии жаб: самки могут позволить себе иметь более слабую мускулатуру ног только при условии, что их нагрузки заметно отстают от самцовых. Однако экологических доказательств этого пока не найдено.

## ПЛАЦЕНТАРНЫЙ АНАЛОГ *CELLEPORELLA HYALINA*: РАЗВИТИЕ, СТРОЕНИЕ, ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ

У. А. НЕКЛЮДОВА<sup>1</sup>, А. Н. ОСТРОВСКИЙ<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Венский университет, Вена, Австрия; email: strannica218@yandex.ru (У. А. Неклюдова)

<sup>2</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: oan\_univer@yahoo.com (А. Н. Островский)

*Celleporella hyalina* – бореально-арктический вид хейлостомных мшанок с циркумполярным распространением, формирующий инкрустирующие колонии на различных субстратах в широком диапазоне глубин. Для полового размножения данного вида характерно последовательное формирование нескольких небольших макролецитальных ооцитов в овариини женского карликового зооида и развитие эмбриона в выводковой камере (овицелле), которое сопровождается экстраэмбриональным питанием за счет плацентарного аналога и завершается выходом эндотрофной ресничной личинки. Объем раннего эмбриона по размеру существенно меньше объема выводковой полости, однако по мере развития он увеличивается в несколько раз, занимая почти всю полость и вплотную прижимаясь к эмбриофору (плацентарному аналогу). Эмбриофор развивается в ооциальном пузырьке – выросте стенки тела женского зооида, закрывающего вход в овицеллу. Вскоре после овипозиции клетки покровного и подстилающего его перитонеального эпителиев, а также подходящих к эмбриофору фуникулярных тяжей, значительно увеличиваются в размерах и количестве, что свидетельствует об интенсификации их синтетической и транспортной активности. Многие клетки плацентарного аналога характеризуются сильно развитым шероховатым ЭПР (в некоторых клетках он занимает большую часть объема цитоплазмы), несут аппарат Гольджи, крупное ядро и большое количество митохондрий. В отличие от других исследованных видов матротрофных хейлостомат периферические клетки эмбриофора *C. hyalina* не образуют микровиллей и непосредственно прилегают к кутикуле ооциального пузырька, не позволяя говорить о

наличии экзоцитоза. С другой стороны, на поздних стадиях эмбриогенеза клетки покровного эпителия зародыша формируют микровилли и пиноцитозные везикулы. В данном случае можно предположить наличие активного транспорта низкомолекулярных веществ, которые, будучи тем или иным образом выведенными за пределы клеток плацентарного аналога, диффундируют через толстую кутикулу и мембрану оплодотворения (сохраняющуюся у раннего эмбриона), после чего поглощаются клетками эмбриона за счет эндоцитоза.

Исследование поддержано грантом Санкт-Петербургского государственного университета 1.38.233.2015 и грантом РФФИ 16-04-00243-а.

## СТРОЕНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО СКЕЛЕТА ИЗВЕСТКОВОЙ ГУБКИ *SUSON SP.* ИЗ АКВАКУЛЬТУРЫ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ОНТОГЕНЕЗА

Е. А. НЕФЕДОВА<sup>1</sup>, Е. Л. ГОНОБОБЛЕВА<sup>2</sup>, И. А. ТИХОМИРОВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Онтогенез известковых губок рода *Suson* включает несколько различных стадий, имеющих минеральный скелет.

Самая ранняя стадия, на которой появляются спикулы — олинтус. Олинтус имеет асконоидную организацию водоносной системы. У асконоидного олинтуса можно выделить четыре морфологически различных участка: базальную часть, среднюю часть, приоскулярную и оскулярную зоны. Архитектура и состав скелета всех четырех участков различны.

В ходе онтогенеза на основе асконоидного олинтуса происходит формирование сиконоидной губки. Набор спикул асконоидной и сиконоидной губки на этом этапе идентичен, однако архитектура скелета отличается. Сиконоидная губка имеет четыре морфологически различных участка: базальную часть, среднюю часть, приоскулярную и оскулярную зоны. В строении средней части можно выделить три зоны, различающиеся по строению минерального скелета: кортекс, зону радиальных камер и стенку парагастральной полости. Все зоны обладают характерным для них скелетом, строение которого зависит от толщины живых тканей.

Рост и достижение половозрелой стадии сопровождается значительным увеличением средней части губки, укорочением приоскулярной

зоны роста, образованием дополнительных асконоидных структур в основании губки. Эти изменения отражаются на строении скелета.

В зависимости от условий среды губка постоянно перестраивает свое тело и перестраивает структуру скелета.

Нами выявлен также оригинальный способ «разборки» минерального скелета при деградации половозрелой губки.

Выявленные различия в организации скелета на разных стадиях онтогенеза демонстрируют способность перестроек и надстроек минерального скелета при переходе от одной стадии онтогенеза к другой. Механизмы морфогенеза сложных геометрических конструкций минерального скелета губок до настоящего времени остаются загадкой.

## РЕКОНСТРУКЦИЯ ОБЪЕМНОЙ ФОРМЫ СКЛЕРИТОВ ПРИКРЕПИТЕЛЬНОГО ДИСКА *LIGOPHORUS CERHALI* (MONOGENEA) С ПРИМЕНЕНИЕМ ЛАЗЕРНОЙ КОНФОКАЛЬНОЙ МИКРОСКОПИИ

М. П. ПОПЮК<sup>1</sup>, А. А. ПЕТРОВ<sup>2</sup>, Е. В. ДМИТРИЕВА<sup>1</sup>, П. И. ГЕРАСЕВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь, Россия; email: MarjanaPopjuk@yandex.ru (М. П. Попюк)

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Одной из задач данного исследования был подбор методики приготовления препаратов из моногеней данного таксона для исследования склеротинизированных прикрепительных структур с помощью лазерного конфокального микроскопа. Протестировано несколько методов фиксации и окраски червей. Наилучшие результаты дала следующая методика: живых червей собирали в каплю воды, добавляли в нее 5% раствор лаурилсульфата натрия, через 5-10 мин окрашивали водным раствором красителя для трехцветной окраски по Гомори, содержащего хромотроп 2R, промывали в натрий-фосфатном буфере, дифференцировали 70° подкисленным спиртом и после обезвоживания 96° спиртом и гвоздичным маслом монтировали под покровное стекло в канадский бальзам. По этой методике было изготовлено 20 тотальных препаратов *Ligophorus cerhali*, которые были исследованы на конфокальном сканирующем лазерном микроскопе Leica TCS SP5 (ресурсного центра «Таксон» ЗИН). С помощью графического редактора Pixologic ZBrush 4R6 были сделаны трехмерные реконструкции прикрепительных структур. Полученные объемные изображения позволяют изучать форму

прикрепительных образований со всех сторон, вращая фотографию, или полученную на ее основе реконструкцию. Проведен сравнительный анализ промеров структур прикрепительного диска *L. cephalis* по 2D фотографиям, полученным с помощью микроскопа Olympus CX-41 и измеренных в программе CellSens, и по 3D фотографиям, полученным с помощью конфокального микроскопа и программы Amira. По 11 из 24 промеренным признакам между 2D vs 3D изображениями были получены достоверные различия, однако пределы их вариаций перекрываются. В целом, для большинства промеров по 3D реконструкциям крючков и пластинок прикрепительного диска получены меньшие значения коэффициента вариабельности, чем для тех же измерений, сделанных по 2D фото этих же структур.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 15-34-50139 мол\_нр.

## ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРОЕНИЯ ГРУДНОГО МЫШЦА ПТИЦ ГРУППЫ EUFALCONIMORPHAE

Д. Т. РАЗМАЗДЕ<sup>1</sup>, А. Н. КУЗНЕЦОВ<sup>1</sup>, А. А. ПАНЮТИНА<sup>2</sup>, Н. В. ЗЕЛЕНКОВ<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Московский государственный университет, Москва, Россия; e-mail: darya.razmadze@gmail.com (Д. Т. Размазде)

<sup>2</sup> Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН, Москва, Россия

<sup>3</sup> Палеонтологический институт РАН, Москва, Россия

Было отпрепарировано по два представителя каждого из отрядов, входящих в надотрядную группировку Eufalconimorphae: *Garrulus glandarius*, *Pica pica*, *Psittacus erithacus*, *Psittacula krameri*, *Falco vespertinus*, *F. tinnunculus*.

Хотя исследованные птицы существенно отличаются морфологией летательного аппарата, в строении грудного мускула были выявлены общие принципиальные черты, не отмечавшиеся ранее для других птиц. Мы выделили три его части: поверхностная — не превышает 30% массы всего мускула и оканчивается апоневрозом на крае дельтопекторального гребня плечевой кости, глубокая — составляет до 80% всего мускула и оканчивается апоневрозом вдоль основания дельтопекторального гребня (ближе к продольной оси кости), промежуточная — мала и имеет мясистое окончание по всей площади между указанными апоневрозами. Она представляется нам следом эволюционного перемещения крепления мускула с края дельтопекторального гребня на его основание.

По рычажным отношениям все части примерно равны между собой

как опускатели плеча, но поверхностная часть значительно превосходит глубокую в качестве пронатора. Такое разделение выгодно, принимая во внимание обратную зависимость силы сокращения мышц от скорости их укорочения. Если пронация плеча при опускании крыла слишком убыстряется, скорость укорочения поверхностной части увеличивается, а сила и пронационный момент автоматически падают, переставая форсировать пронационное ускорение. Возникает отрицательная обратная связь, позволяющая поддерживать правильное соотношение пронации и опускания.

В строении грудных мускулов всех исследованных представителей *Eufalconimorphae* мы обнаружили дополнительно крепление апоневроза глубокой части на противоположном крае плечевой кости – на биципитальном гребне. Когда плечевая кость излишне пронируется, эта ветвь сухожилия натягивается и останавливает дальнейшую пронацию. Опять имеет место отрицательная обратная связь.

Набор автоматических регуляторных механизмов, обнаруженных у представителей *Eufalconimorphae* в строении грудного мускула, говорит о высокой степени оптимизации их летательного аппарата.

## АНАЛИЗ КЛЕТОЧНОГО СОСТАВА ГЕМОЛИМФЫ ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

М. К. СЕРЕБЯРКОВА<sup>1,2</sup>, А. С. ТОКМАКОВА<sup>2</sup>, Р. Р. УСМАНОВА<sup>2</sup>, Е. Е. ПРОХОРОВА<sup>2</sup>, И. В. КУДРЯВЦЕВ<sup>1</sup>, Г. Л. АТАЕВ<sup>2</sup>

<sup>1</sup> ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины», Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия

Работа посвящена исследованию клеточного состава гемолимфы легочных моллюсков *Biomphalaria glabrata*, *Planorbarius corneus* и *Planorbis planorbis* (Planorbidae) при помощи проточной цитометрии. Для выделения популяций гемоцитов в работе использовали два подхода: основанный на анализе параметров прямого и бокового светорассеяния (отражают размер и структуру клеток), и основанный на анализе включения флуоресцентных красителей SYTO62 Red Fluorescent Nucleic Acid Stain (специфически связывается с нуклеиновыми кислотами) и LysoTracker® Green DND-26, (накапливается в лизосомах).

С помощью первого подхода показано наличие в гемолимфе всех изученных видов трех популяций гемоцитов. Клетки одной из них

соответствуют морфологическим характеристикам гиалиноцитов гастропод, а клетки двух других могут быть отнесены к гранулоцитам. Для всех видов отмечено преобладание гранулоцитарной фракции в гемолимфе. При этом у *P. planorbis* наблюдалось достоверно большее число гранулоцитов по сравнению с остальными моллюсками.

Второй подход позволил выделить четыре популяции клеток, отличающихся по способности накапливать использованные красители, что может отражать различие в их функциональных характеристиках. Распределение гемоцитов между выявленными таким образом популяциями также достоверно отличалось у *P. planorbis* по сравнению с другими улитками.

С помощью алгоритма, основанного на первоначальной оценке параметров прямого и бокового светорассеяния с последующим анализом в рамках выявленных популяций параметров флуоресценции, был определен субпопуляционный состав гиалиноцитов и гранулоцитов.

В составе фракции гиалиноцитов присутствуют все типы клеток, выделяемые на основании флуоресценции LysoTracker и SYTO62, с преобладанием субпопуляции, характеризующейся средним уровнем флуоресценции обоих красителей. Большая часть популяции крупных гранулярных клеток представлена клетками, накапливающими оба красителя на высоком уровне, а в популяции гранулоцитов меньшего размера преобладают клетки со сниженной флуоресценцией лизосомного красителя.

## СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ АУТО-ЗООИДА И АВИКУЛЯРИЯ У ХЕЙЛОСТОМНЫХ МШАНОК

К. М. СЕРОВА<sup>1</sup>, А. Э. ВИШНЯКОВ<sup>1</sup>, А. Н. ОСТРОВСКИЙ<sup>1,2</sup>, О. В. ЗАЙЦЕВА<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: kmk301290@yandex.ru

<sup>2</sup> Университет Вены, Вена, Австрия; email: oan\_univer@yahoo.com (А. Н. Островский)

<sup>3</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия; email: ovzaitseva@inbox.ru (О. В. Зайцева)

Зооидальный полиморфизм — одна из отличительных черт типа Брюзоа, группы колониальных эпибионтов-фильтраторов, широко распространенной в донных биотопах. Кроме обычных аутозооидов — базовых модулей, способных питаться и размножаться, в колониях мшанок присутствуют так называемые полиморфные зооиды или гетерозооиды.

Одним из самых распространенных типов гетерозооидов являются авикулярии, специализированные предположительно для выполнения защитных функций. Взмахи их мандибул отгоняют оседающих личинок и мелких хищников. Хотя у авикуляриев нет пищеварительной системы и гонад, а щупальцевый аппарат — лофофор, используемый для захватывания пищи, редуцирован до одного щупальца, их главные структуры гомологичны соответствующим частям аутозооида. Целью работы было изучение сравнительной нейроморфологии аутозооида и авикулярия мшанки *Arctonula arctica* из Белого моря. Использованы методы общей гистологии, конфокальной лазерной микроскопии, иммуногистохимические методы выявления тубулина, FMRFамида и 5-НТ, а также гистохимическое выявление мускулатуры фаллоидином. У аутозоида показано наличие ганглия, околоротового нервного кольца с отходящими от него щупальцевыми нервами, иннервация пищеварительного тракта и интраэпителиальные рецепторные клетки в щупальцах и кардиальном нервном кольце пищеварительного тракта. FMRFамид- и 5-НТ-иммунореактивные клетки и/или их отростки обнаружены во всех этих структурах. У авикулярия имеются небольшие группы интраэпителиальных 5-НТ и FMRFамид-иммунореактивных сенсорных клеток в основании вестибулюма, под фронтальной мембраной, а также в рудиментарном щупальце. Их отростки идут в редуцированный до нескольких клеток ганглий. Последний осуществляет FMRFамид-иммунореактивную иннервацию парных мышц — абдукторов и аддукторов, диафрагмальных мышечных пучков и ретрактора авикулярия.

Работа поддержана грантами: РФФИ №15-29-02650офи\_м и СПбГУ 1.38.233.2015.

## АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ПРОЯВЛЕНИЯ НАРУШЕНИЙ ЖИЛКОВАНИЯ КРЫЛЬЕВ ДНЕВНЫХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ НА ПРИМЕРЕ БОЯРЫШНИЦЫ *APORIA* *CRATAEGI* L. (LEPIDOPTERA, PIERIDAE)

И. А. Солонкин

Уральский Федеральный Университет имени первого президента России Б. Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия; email: igorinsolon@mail.ru

В настоящее время в связи с развитием эволюционной биологии и представлений об организации онтогенеза становится актуальным изучение феноменологии и закономерностей проявления различных

форм морфологической изменчивости (морфозов, модификаций, феногенетической изменчивости), как важной основы эволюционных преобразований.

В качестве объекта исследования выбрана белянка *Aporia crataegi* L. (Lepidoptera, Pieridae). Имаго собраны в 2012-2015 гг. в окр. д. Фомино на юге Свердловской области. Поиск нарушений жилкования осуществляли, просматривая сухие отпрепарированные крылья с вентральной стороны. При регистрации нарушений учитывалось их местоположение на определённом участке жилкования. Разработана классификация и номенклатура выявленных нарушений жилкования. Отдельные варианты нарушений измеряли с помощью окуляр-микрометра. Для анализа закономерностей проявления нарушений жилкования использовали статистику  $\chi^2$  Пирсона, метод Монте-Карло и логлинейный анализ.

В работе исследованы закономерности антимерного проявления нарушений жилкования, характер распределения отдельных вариантов нарушений жилкования на крыле, проанализирована количественная изменчивость расположения и степени проявления отдельных вариантов нарушений жилкования. Оценивается взаимосвязь проявления различных вариантов нарушений жилкования. Рассматривается связь характера проявления нарушений жилкования с полом особи, кормовой породой гусениц и фазой популяционного цикла. Оценивается возможность и перспективность использования частоты встречаемости нарушений жилкования как показателя стабильности развития особей в популяции. Показано, что характер проявления нарушений жилкования в определённых аспектах носит закономерный, а в других – случайный характер.

## НЕЙРОНАЛЬНАЯ РЕГЕНЕРАЦИЯ ПРИ МЕХАНИЧЕСКОМ ПОВРЕЖДЕНИИ МОЗЖЕЧКА МОЛОДИ СИМЫ *ONCORHYNCHUS MASOU*

М. Е. Стуканёва, Е. В. Пушина, А. А. Варакин

Институт биологии моря им. А. В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Россия;  
email: [stukanuova@mail.ru](mailto:stukanuova@mail.ru) (М. Е. Стуканёва)

У рыб, в период постэмбрионального развития формирование мозга, рост и дифференцировка интегративных центров активно продолжают, что обеспечивается процессами постэмбрионального нейrogenеза, связанных со способностью регенерировать нервную ткань после повреждения. Данные PCNA (пролиферативный ядерный антиген) и GFAP-маркирования (глиальный фибриллярный кислый

белок) в различных зонах мозжечка симы показали, что после нанесения травмы усиливаются процессы пролиферации и миграции клеток. В результате повреждения в дорсальной матричной зоне появились GFAP-тип волокна радиальной глии, формирующие радиально ориентированные пучки во всех направлениях. После травмы волокна пространственно переориентируются и формируются специфические направляющие для клеток, образованных в дорсальной матричной зоне. На территории молекулярного слоя были обнаружены нейрогенные ниши, в которых начинается активная пролиферация и дифференцировка новых клеток, мигрирующих к месту нанесения травмы и восстанавливающих поврежденную ткань. Как в норме, так и при повреждении активность фермента глутамин синтетазы (GS) идентифицировалась в волокнах и в клетках. На вторые сутки после травмы активность глутамин синтетазы снижалась в молекулярном слое и усиливалась в гранулярном. В латеральной и дорсальной областях наблюдалось усиление активности GS в волокнах. Изменение уровня экспрессии GS после травмы свидетельствует о значительных перестройках в метаболизме глутамата, и общем снижении его нейротоксических эффектов в мозжечке симы. Вероятно, GS может рассматриваться, как фактор нейропротекции, способствующий посттравматическому репаративному процессу и облегчающий его.

Работа поддержана программой фундаментальных исследований ДВО РАН «Дальний Восток» 2015-2017 (грантом № 15-I-6-116) и грантом Президента Российской Федерации (МД 4318.2015.4).

## **КАК ФОРМИРУЮТСЯ МЕДУЗЫ: МОНОДИСКНАЯ И ПОЛИДИСКНАЯ СТРОБИЛЯЦИЯ НА ПРИМЕРЕ *CASSIOPEA* И *AURELIA***

*А. В. Сухопутова, Ю. А. Краус*

*Московский государственный университет, Москва, Россия; email: ellebi@mail.ru*

В жизненном цикле Scyphozoa присутствуют стадии пелагической медузы и сидячего полипа. Переход между стадиями осуществляется во время стробилиации, когда полип путем поперечных перетяжек образует эфиры, личинки медуз. Для отряда Semaestomeae характерна полидискная стробилиация, с образованием множества эфир, а для отряда Rhizostomeae – монодискная, с образованием одной эфир. Морфогенетические аспекты стробилиации до сих пор практически не изучены.

С помощью прижизненных наблюдений, световой, флюоресцентной и электронной микроскопии мы описали основные стадии и морфогенезы развития эфиры *Cassiopea* (Rhizostomeae) и *Aurelia* (Semaestomeae).

Полидискная и монодискная стробилияция ожидаемо различаются общей продолжительностью, но продолжительность развития отдельной эфиры не зависит от формы стробилияции. Мы выделили следующие стадии формирования эфиры, общие для изучаемых видов: закладка перетяжки между эфирой и полипоидной частью; увеличение диаметра эфиры; морфогенез края эфиры; формирование гастральной системы и отделение эфиры от стробилы. Относительное время начала каждой из стадий может варьировать как внутри вида, так и при сравнении *Cassiopea* и *Aurelia*. Морфогенезы, участвующие в формировании эфиры, сходны у Rhizostomeae и Semaestomeae. Массовые митозы наблюдаются лишь при закладке диска эфиры, а впоследствии клетки делятся только в области манубриума, ропалий и гастральных филламентов. В формировании диска эфиры участвуют следующие морфогенезы: инвагинация, интеркаляция клеток и изменение их формы. Специфичные для *Cassiopea* и *Aurelia* особенности морфогенеза края диска определяются разной морфологией эфир этих видов. Строение взрослых медуз также отражается на времени закладки и особенностях развития структур эфиры, что можно интерпретировать как «установку развития» на медузу (Иванов, 1937). Так, у исследованных видов различается развитие гастральной системы, которая сложнее устроена у медуз Rhizostomeae. У *Cassiopea* ещё во время стробилияции закладывается множество гастральных каналов и разветвленный манубриум, что не наблюдается при формировании эфиры *Aurelia*.

## ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ КИШЕЧНИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД БЕЛОГО МОРЯ В СВЯЗИ С ИХ ТИПОМ ПИТАНИЯ

М. А. ФЕДЯЕВА<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия;  
email: mariaf92@mail.ru

Несмотря на довольно монотонное строение, свободноживущие нематоды освоили широкий спектр объектов питания. Визер (Wieser, 1953) традиционно определял тип питания нематод, исходя из строения стомы. Этот метод является классическим, но тем не менее часто не срабатывает.

Мы предположили, что тип питания нематод можно связать со строением их кишечника. Кишечник представляет собой прямую

трубку, выстланную однослойным эпителием. С внешней стороны клетки подостланы базальной мембраной, а с внутренней они имеют выросты – микровиллы, которые могут быть покрыты гликокаликсом (внеклеточным матриксом).

Всего было изучено десять видов беломорских нематод: *Bathylaimus arcticus* Kreis, 1963, *Oxystomina* sp., *Paracanthonchus caecus* Micoletzky, 1924, *Halichoanolaimus robustus* (Bastian, 1865), *Desmodora communis* (Bütschli, 1874), *Draconema ophicephalum* (Claparède, 1863), *Paramonhystera filamentosa* (Ditlevsen, 1928), *Sphaerolaimus balticus* Schneider, 1906, *Odontophora deconinki* Galtsova, 1976 и *Sabatieria ornata* (Ditlevsen, 1918). Исследование проводилось ТЕМ и СЕМ методами.

Клеточные структуры в кишке нематод могут сильно варьировать. Коореляция с типом питания была найдена для двух структур – микровилл и гликокаликса. Если нематода питается грубыми частицами или она хищничает (т.е. питается другими нематодами или другими крупными животными), то гликокаликс имеет сложное строение. Если пища тонкодисперсная, то гликокаликс структурно простой (аморфный). Также имеются промежуточные типы гликокаликса (ламеллярный, аморфный с некоторыми усложнениями), проявляющиеся у нематод, поглощающих различные объекты. У нематод маленького размера наблюдалась сходство в строении кишки: они имеют короткие и толстые микровиллы, аморфный гликокаликс, липидные капли в клетках и некоторые другие признаки.

Исследование проводилось при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 15-04-02597.

## НЕРВНАЯ И МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ТУРБЕЛЛЯРИИ *NOTENTERA IVANOVİ*

Т. А. Фролова<sup>1</sup>, О. И. Райкова<sup>1,2</sup>, Е. А. Котикова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский университет, Санкт-Петербург, Россия; email: oraikova@gmail.com (О. И. Райкова)

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, kotikova.elena@gmail.com (Е. А. Котикова)

*Notentera ivanovi*, паразит кишечника беломорской полихеты *Nephtys minuta* – представитель редкой группы паразитических турбеллярий Fecampiida, примечательных тем, что спермиогенез у них протекает по тому же типу (Revertospermata), что и у паразитических плоских червей, Neodermata. Отсюда и интерес к этой группе турбеллярий, как к возможным предкам Neodermata, хотя нервная система (НС) и мускулатура

представителей этой группы пока не исследованы. Для изучения архитектуры мускулатуры *Notentera ivanovi* использовали метод флуоресценции фаллоидина, а для исследования нервной системы гистохимический метод выявления холинэстераз по Жеребцову, который дает четкую картину строения основных проводящих путей НС. Мозг лежит на границе передней трети тела и имеет форму 6-лучевой звезды, от которой отходят три пары длинных, одинаковых по мощности мозговых корешков, подходящих к продольным стволам, сдвинутым на боковые участки тела, но занимающим вентральное, дорсальное и латеральное положение. Самый короткий нижний мозговой корешок подходит к сильному вентральному стволу. Средний корешок приблизительно на середине своей длины раздваивается и дает короткую веточку к дорсальному стволу, а более длинную – к латеральному. Передний корешок направляется прямо к самому краевому латеральному. Из семи кольцевых комиссур первые три включают мозговые корешки, тогда как последние четыре соединяют все продольные стволы, равномерно распределяясь в постцеребральной области тела. Такой тип ортогона следует отнести к регулярному частому с выраженными элементами радиальности. Кожно-мускульный мешок состоит из наружных кольцевых, редких диагональных мышц, пересекающихся друг с другом под углом примерно 90-100°, и внутренних очень мощных продольных мышц. Рот и кишечник отсутствуют, пищеварение наружное.

Работа выполнена в РЦ СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и РЦ «Таксон» при финансовой поддержке бюджетной темы № 0120135194 ЗИН РАН и гранта РФФИ 16-04-00593.

## МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ РАЗВИТИЯ ФОТОРЕЦЕПТОРНЫХ СТРУКТУР *AURELIA AURITA* (CNIDARIA: SCYPHOZOA)

В. Р. ХАБИБУЛИНА<sup>1</sup>, В. В. СТАРУНОВ<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия; email: khabvaleriya@yandex.ru (В. Р. Хабибулина)

<sup>2</sup> Зоологический Институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, starunov@gmail.com (В. В. Старунов)

Исследование развития фоторецепторных систем активно ведется в свете гипотез о независимом или, напротив, едином происхождении фоторецепции в различных группах многоклеточных. Кишечнополостные являются важным объектом в подобных исследованиях, поскольку, несмотря

на примитивное строение, обладают огромным морфологическим разнообразием зрительных органов, от одиночных фоточувствительных клеток до настоящих камерных глаз кубомедуз, схожих с глазами позвоночных.

В данной работе изучены основные компоненты молекулярных каскадов, участвующих в развитии фоторецепторных структур у сцифоидной медузы *Aurelia aurita*. Эти животные обладают сложным жизненным циклом, в котором чередуются стадии полипов, лишенных морфологически выраженных фоторецепторов, и свободноплавающих медуз, обладающих глазами, устроенными по типу пигментного бокала. Анализ транскриптома *A. aurita* показал наличие генов основных световоспринимающих белков — опсинов. Часть из них схожа по последовательности и характеру экспрессии с опсинами *Hydra vulgaris*, другие же гомологичны опсинам, обнаруженными в сетчатке глаза кубомедуз. Также были выявлены гены раннего развития глаза: *PaxA*, *PaxB*, *eyesabsent*, гены семейства *Six*. С помощью гибридизации *in situ* был проведен анализ паттернов экспрессии этих генов в процессе стробилиации (перехода от полипоидной стадии к медузоидной). Результаты позволяют предположить наличие у полипов одиночных фоторецепторных элементов, сходных с таковыми у *Hydra vulgaris* и коралловых полипов. В процессе стробилиации выявлены существенные изменения в паттернах экспрессии большинства выявленных генов.

Исследования проведены с использованием оборудования ресурсных центров Научного парка СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий», «Хромас» и «Культивирование микроорганизмов». Работа выполнена при участии ЗИН РАН (№ госрегистрации 01201351194) и поддержана РФФИ (проект № 15-29-02650 офи\_м).

## ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ СВОБОДНОЖИВУЩИХ ПЛОСКИХ ЧЕРВЕЙ

Е. Е. Шафигуллина, Я. И. Заботин

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань, Россия; email: Shafigullina.EE@gmail.com (Е. Е. Шафигуллина)

В ходе данной работы была исследована ультраструктура мужских половых клеток семи видов турбеллярий из различных отрядов: *Archaphanostoma agile* и *Convoluta convoluta* (Acoela), *Monocelis fusca* и *M. lineata* (Proseriata), *Uteriporus vulgaris* (Tricladida), *Provortex karlingi* (Dalyellioida) и *Macrorhynchus crocea* (Kalyptorhynchia).

На основании собственных и литературных данных основные этапы

эволюции сперматозоидов турбеллярий можно реконструировать следующим образом. В примитивных таксонах плоских червей (Ascoela) мужские половые клетки значительно различаются по ультраструктуре – в частности, по положению свободных микротрубочек (кортикальное или аксиальное), формуле аксонемы (9+2, 9+0 и др.), размеру и плотности цитоплазматических включений. Промежуточное положение занимает отряд Proseriata, характеризующийся как признаками, унаследованными от примитивных турбеллярий (множество митохондрий и электронно-плотных включений в сперматозоиде), так и новоприобретениями, которые в дальнейшем становятся характерными чертами таксона Treaxonemata (волоконистое содержимое ядра, упорядочение митохондрий в цепочку, формула аксонемы жгутиков 9+«1»). Наконец, мужские гаметы более высокоорганизованных отрядов (Tricladida) обладают довольно консервативным планом строения.

В процессе спермиогенеза высших турбеллярий проявляются особенности, характерные для предковых форм, представляющие собой яркие примеры рекапитуляции на клеточном уровне. Так, несмотря на полное отсутствие жгутиков у зрелого сперматозоида прямокишечной турбеллярии *P. karlingi*, в ходе спермиогенеза проявляются особенности, характерные для жгутиковых спермиев. В частности, в сперматиде исследуемого вида было обнаружено интерцентриолярное тельце, участвующее в формировании жгутиков. К другим примерам такой рекапитуляции можно отнести обнаружение в сперматиде *S. convoluta* кортикальных микротрубочек вместо аксиальных; наличие множества митохондрий в сперматоцитах и особые палочковидные гранулы в сперматиде *U. vulgaris*; наличие отдельных не упорядоченных в цепочку включений в сперматиде *M. crocea*.

## СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ООГЕНЕЗА CHEILOSTOMATA

Е. Т. ШЕВЧЕНКО<sup>1</sup>, А. Н. ОСТРОВСКИЙ<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: limacina.helicina@gmail.com (Е. Т. Шевченко)

<sup>2</sup> Венский университет, Вена, Австрия; email: oan\_univer@yahoo.com (А. Н. Островский)

Отряд Cheilostomata (Bryozoa) характеризуется длительной эволюционной историей и большим морфологическим и таксономическим разнообразием. В настоящее время именно хейлостоматы являются доминирующей группой мшанок во многих морских донных биоценозах. В

пределах этой группы беспозвоночных крайне разнообразными являются различные аспекты полового размножения. У Cheilostomata обнаружено несколько типов оогенеза. Также отличается характер оплодотворения: от раннего интраовариального до позднего, осуществляемого во время или сразу после овуляции. Различны строение овария, способ инкубации эмбрионов (если есть) и тип образующейся личинки. Инкубация осуществляется с экстраэмбриональным питанием или без него.

Изученные в ходе нашего исследования виды — *Callopora craticula*, *Electra pilosa* и *Tendra zostericola*, характеризуются разными паттернами размножения. Для *E. pilosa* характерно одновременное формирование большего числа олиголецитальных ооцитов, развивающихся в долгоживущих планктотрофных личинок, тогда как для *C. craticula* — последовательное формирование нескольких крупных макролецитальных ооцитов (в паре с клеткой-нянькой), поочередно развивающихся в выводковой камере в короткоживущих лецитотрофных личинок. Оогенез *T. zostericola* представляет собой промежуточный вариант: из большого количества мезолецитальных ооцитов в выводковой камере формируется сразу несколько личинок с нефункционирующим кишечником.

Обнаруженные различия указывают на то, что эволюция оогенеза у Cheilostomata сопровождалась изменениями в числе и размерах ооцитов (от многих мелких к нескольким крупным), количестве содержащегося в них желтка (от олиголецитального к макролецитальному типу), а также переходом к развитию в паре с клеткой-нянькой. Соответственно этому менялось и строение яичника. Параллельно произошел переход к раннему интраовариальному оплодотворению. Планктотрофная личинка заместила лецитотрофную. Также было приобретено вынашивание эмбрионов. Таким образом, изменение оогенеза явилось центральным событием, приведшим к возникновению нового репродуктивного паттерна.

Исследование поддержано грантом Санкт-Петербургского государственного университета 1.38.233.2015 и грантом РФФИ 16-04-00243-а.

## ХЕТОТАКСИЯ ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД: НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА НОМЕНКЛАТУРУ И ЕЕ СВЯЗЬ С НЕРВНОЙ СИСТЕМОЙ

С. В. ЩЕНКОВ<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский Государственный Университет, Санкт-Петербург, Россия;  
email: sergei.shchenkov@gmail.com

Хетотаксия — распределение сенсорных окончаний по поверхности тела животных. Первая в истории номенклатура хетотаксии церкарий

трематод была предложена Ришар (Richard, 1971) и только один раз она подвергалась усовершенствованию (Bayssade-Dufour, 1975). Значимость этого признака для таксономии и филогении дигеней не раз подчеркивалась. Но полноценно использование хетотаксии церкарий так и не вошло в практику паразитологических исследований. Во многом это связано с ошибочными предпосылками, от которых отталкивались Ришар и Байссад-Дюфо (бытовали неверные представления об организации нервной системы церкарий). Они повлекли неправильную трактовку распределения сенсилл.

В результате анализа распределения катехоламинов в нервных системах церкарий 10 видов трематод, серотонина и FMRF-амида у церкарий двух видов, а так же сопоставления собственных данных с литературными стало очевидно, что использование единой номенклатуры для церкарий трех основных морфологических типов (фуркоцеркарии, эхиностомные личинки и ксифидиоцеркарии) неправомерно. План организации нервных систем различен в этих случаях. Необходим индивидуальный подход к составлению номенклатуры для разных церкарий. Пока мы готовы предложить альтернативный подход к описанию распределения сенсорных окончаний на поверхности ксифидиоцеркарий. Нет необходимости полностью описывать положение всех сенсилл на теле личинок – достаточно указать их количество и положение на вентральной поверхности переднего органа, где сенсиллы образуют видоспецифичный рисунок.

Работа выполнена с использованием оборудования РЦ СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий».

**МАТЕРИАЛЫ КРУГЛО-  
ГО СТОЛА**



## ПРИМЕНЕНИЕ ПРОТОЧНОЙ ЦИТОФЛУОРИМЕТРИИ ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЦИРКУЛИРУЮЩИХ КЛЕТОК БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

И. В. Кудрявцев<sup>1,2</sup>, М. К. Серебрякова<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup> ФГБНУ «Институт экспериментальной медицины», Санкт-Петербург, Россия

<sup>2</sup> Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, Россия

<sup>3</sup> Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена, Санкт-Петербург, Россия

В сравнительно-иммунологических исследованиях наблюдается постепенный переход на современные высокотехнологичные методы. Комбинация методов световая микроскопия — спектрофотометрия, долгое время позволявшая получать качественные и количественные результаты, сменяется на флуоресцентную и конфокальную микроскопию, а для количественного подтверждения широко применяется проточная цитометрия. Проточная цитометрия — это основной метод клеточного анализа, позволяющий оценивать функциональные и фенотипические характеристики клеток. С использованием параметров прямого и бокового светорассеяния, характеризующих размер и сложность организации цитоплазматического компартмента, соответственно, циркулирующие клетки беспозвоночных принято разделять на агранулоциты и различные типы гранулярных клеток. Для выявления отдельных органелл клеток и исследования их функциональных особенностей (например, рН лизосом, мембранный потенциал митохондрий) применяются различные флуоресцентные красители. В рамках исследований пролиферативной активности клеток широко используются ДНК-связывающие красители, позволяющие оценить относительное содержание ДНК в клетках и выявить основные фазы клеточного цикла — G0/G1, синтетическую фазу и фазу G2/M. Для изучения активности фагоцитирующих клеток беспозвоночных широко применяются методы, направленные на оценку поглотительной способности клеток, когда в качестве объектов фагоцитоза служат флуорохром-меченные бактерии или споры грибов. Тогда как при исследовании кислород-зависимых механизмов уничтожения поглощенных модельных объектов используются флуоресцентные красители, окисление которых происходит под действием определенных кислородных радикалов. Так, основным окислителем дигидрородамина 123 является перекись водорода, а для дигидроэтидина таковым является супероксиданион.

## ГЕОМЕТРИЧЕСКАЯ МОРФОМЕТРИЯ И МИКРОРЕНТГЕНОВСКАЯ ТОМОГРАФИЯ: ПРАКТИЧЕСКИЕ НАВЫКИ И ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДЛЯ ОПИСАНИЯ ФОРМЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ ОБЪЕКТОВ

З. И. СТАРУНОВА<sup>1</sup>, В. В. СТАРУНОВ<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Санкт-Петербургский государственный медицинский педиатрический университет, Санкт-Петербург, Россия; email: z.starunova@gmail.com (З. И. Старунова)

<sup>2</sup> Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

<sup>3</sup> Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия; email: starunov@gmail.com (В. В. Старунов)

Анализ формы играет важную роль во многих биологических исследованиях. Различия в форме можно встретить на всех уровнях организации, а изменения могут касаться нормы или отклонения, онтогенетического развития, аллометрических изменений, адаптаций или эволюционного разнообразия. Для сравнения друг с другом нескольких биологических объектов используют различные морфометрические подходы, сопряженные со статистическим анализом. Уже довольно долгое время независимо существуют три подхода в исследованиях формы и размеров объектов: так называемая классическая морфометрия, геометрическая морфометрия и моделирование. Каждый из этих подходов имеет как свои преимущества, так и свои недостатки, связанные в первую очередь с типом исследуемых объектов. Применимость тех или иных методов для морфологических исследований все еще активно обсуждается, несмотря на успешное использование.

Многие исследователи считают, что методы геометрической морфометрии можно легко адаптировать для широкого круга объектов. Однако геометрическая морфометрия имеет ряд существенных ограничений и лишь немногие группы организмов могут быть исследованы с помощью этих методов. В последнее время для трехмерной морфометрии используется компьютерная микро-томография, что позволяет делать реконструкцию трехмерных моделей биологических объектов. Данный метод обладает рядом несомненных преимуществ, так как применим как к мягким тканям, так и к объектам с жестким скелетом. Дополнительно может потребоваться специальное контрастирование мягких тканей, как например, для электронной микроскопии. В результате возможно получение и анализ изображений как внутренних, так и внешних

структур объекта совершенно неинвазивно.

Работа выполнена на базе ресурсных центров «Геомодель» и «Культивирование микроорганизмов» Научного парка СПбГУ и поддержана РФФИ (проект № 15-29-02650 офи\_м).

Подписано в печать 29.08.2016 г.  
Формат 60x84 1/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 4,7. Тираж 145 экз.  
Заказ № 4318.

Отпечатано в ООО «Издательство "ЛЕМА"»  
199004, Россия, Санкт-Петербург, 1-я линия В.О., д. 28  
тел.: 323-30-50, тел./факс: 323-67-74  
e-mail: [izd\\_lemma@mail.ru](mailto:izd_lemma@mail.ru)  
<http://www.lemaprint.ru>