



ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РАН
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ПАЛЕОБИОЛОГИИ
И ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМ. А.А. БОРИСЯКА РАН

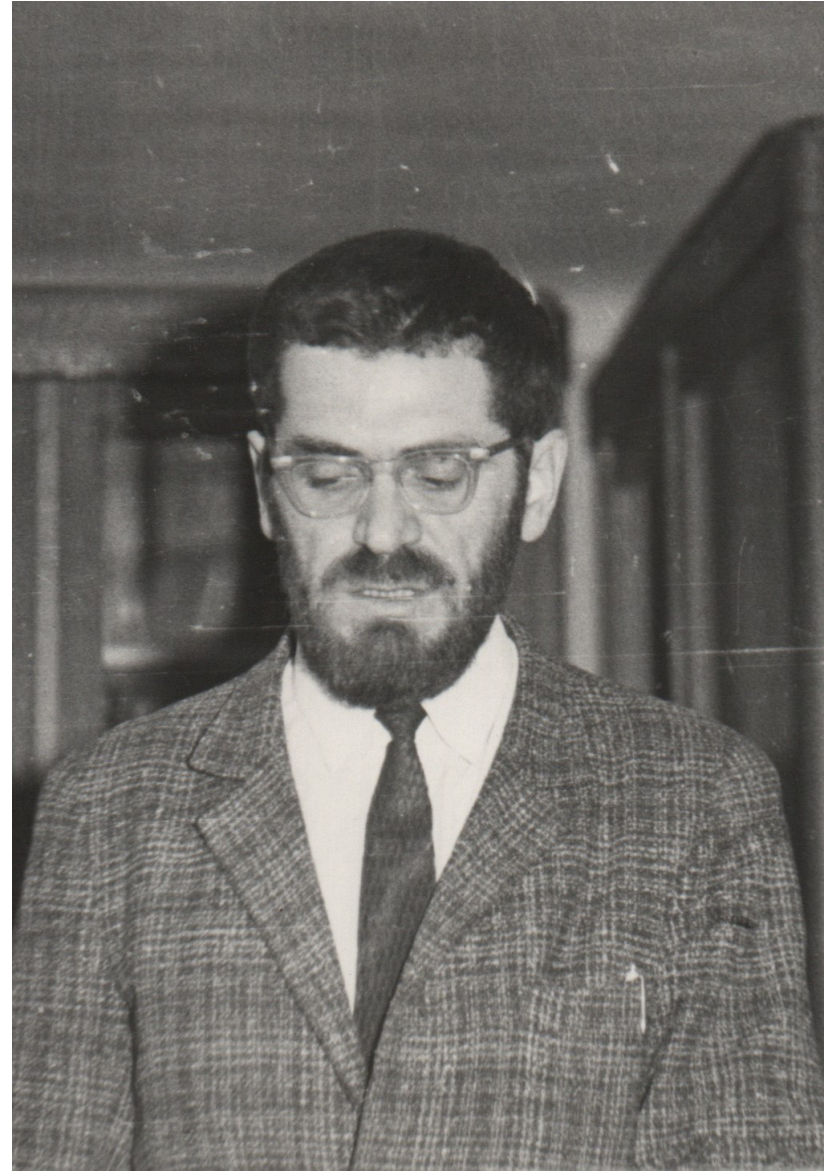
**ТРЕТЬЯ ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
ПО ИГЛОКОЖИМ
«ОТ ПРОШЛОГО К НАСТОЯЩЕМУ»
посвященная памяти**

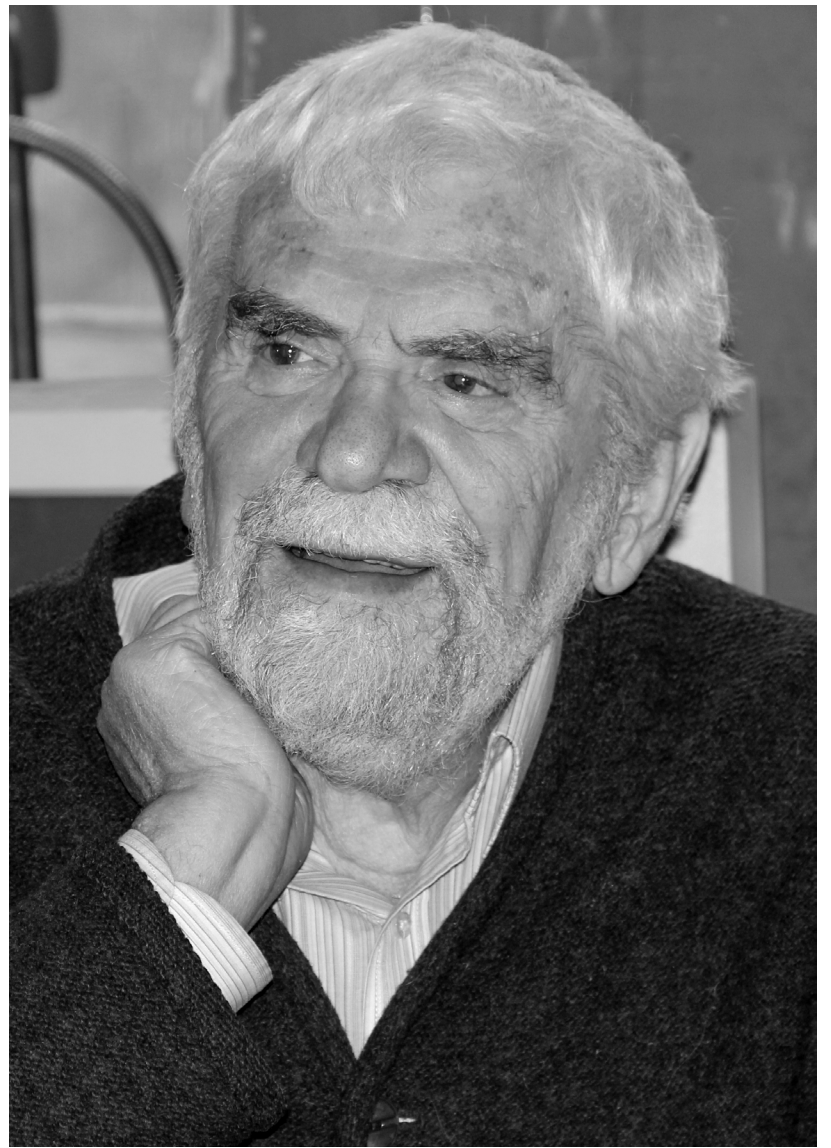
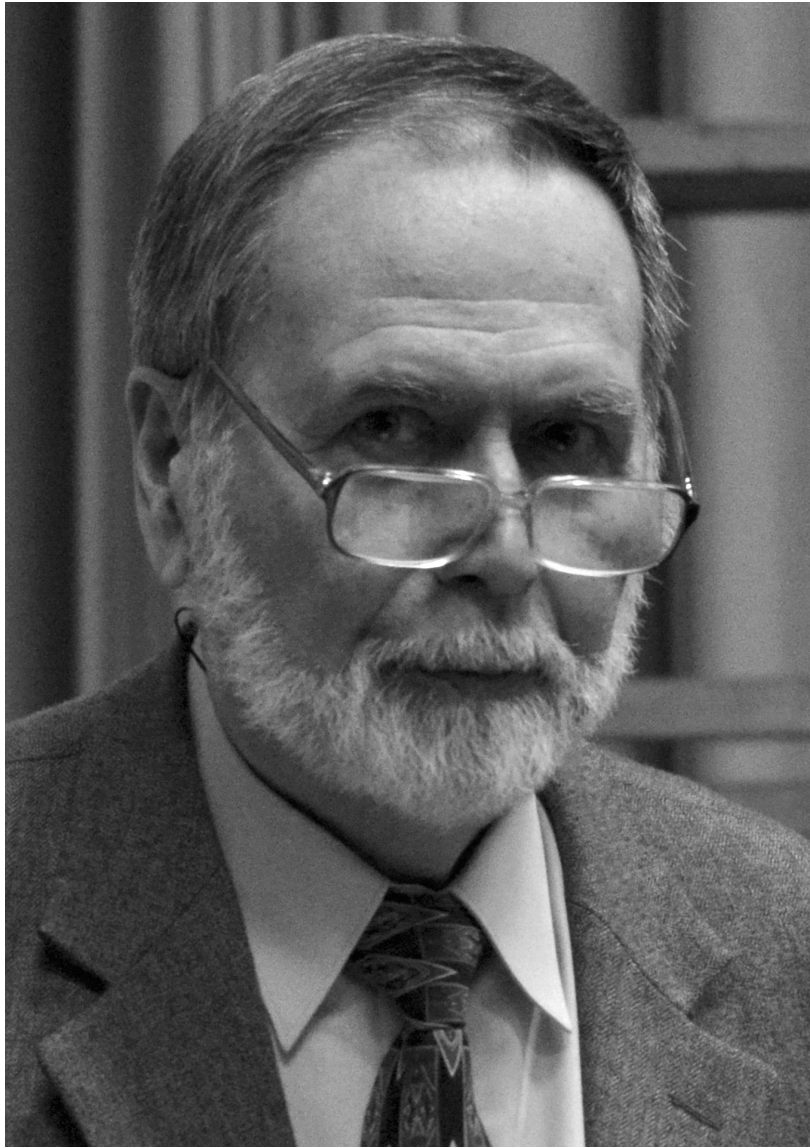
А.Н. Соловьёва и Ю.А. Арендта

25–26 октября 2023 г.,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

ТЕЗИСЫ

МОСКВА 2023







**БИОСИНТЕЗ И БИОЛОГИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ
НАФТОХИНОИДНЫХ ПИГМЕНТОВ МОРСКИХ ЕЖЕЙ
SCAPHECHINUS MIRABILIS
И *STRONGYLOCENTROTUS INTERMEDIUS***

Н.В. Агеенко¹, К.В. Киселев², Н.А. Одинцова¹

¹Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» Дальневосточного отделения Российской академии наук (ННЦМБ ДВО РАН), Владивосток
natkuprina@mail.ru

²Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии» ДВО РАН, Владивосток

Нафтохиноидные пигменты иглокожих образуют новый класс высокоэффективных антиоксидантов, проявляющие высокую альгицидную, бактерицидную, гипотоническую, противоаллергическую и психотропную активность. Многие природные и синтетические конденсированные хиноны, производные 1,4-нафтохинона привлекают внимание исследователей благодаря возможности их практического применения в качестве биологически активных (БАВ) и лекарственных веществ. Кроме того, эти структуры входят в состав ряда алкалоидов морских организмов, которые успешно используются в современной медицине и технике.

Источниками таких ценных БАВ являются обитатели океана – губки, моллюски и иглокожие. Особый интерес представляют морские ежи – *Scaphechinus mirabilis* (Agassiz, 1863) и *Strongylocentrotus intermedius* (Agassiz, 1863), содержащие нафтохиноидные пигменты (эхинохром А и различные спинохромы).

Нафтохиноидные пигменты присутствуют в мягких и скелетных тканях морских ежей и являются специфическими метаболитами. Основными нафтохинонами морских ежей являются эхинохром А (2,3,5,6,8-пентагидрокси-7-этил-1,4-нафтохинон) и пять спинохромов А-Е. Кроме того, морские ежи имеют разнообразный набор и других нафтохинонов – метоксипроизводные спинохромы, бинафтохиноны, производные нафтазарина, эхинамины А и В (спинохромы с первичной аминогруппой), спиназарин, этилспиназарин, аминопентагидроксинафтохинон, аминоацетилтригидроксинафтохинон (аминированные спинохромы), сульфатированные производные спинохромов В и Е.

В отличие от других пигментов нафтохиноидные соединения представляют собой биосинтетически гетерогенную группу веществ и могут быть синтезированы разными организмами, используя разные пути биосинтеза. Ранее были известны только три способа биосинтеза нафтохинонов – поликетидный, шикиматный и мевалонатный (изопреноидный). Образование нафтохиноидных пигментов в природе

Оргкомитет конференции:

Сопредседатели:

С.В. Рожнов, академик РАН, д.б.н., ПИН РАН, Москва

А.В. Гебрук, д.б.н., зам. директора ИО РАН, Москва

А.Л. Дроздов, д.б.н., профессор, ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток

Секретари:

А.В. Кременецкая, ИО РАН, Москва

Г.В. Миранцев, ПИН РАН, Москва

Члены оргкомитета:

Г.А. Анекеева, ПИН РАН, Москва

П.Ю. Дгебуадзе, ИПЭЭ РАН, Москва

А.Б. Дильман, ИО РАН, Москва

В.Б. Кушлина, ПИН РАН, Москва

А.В. Смирнов, ЗИН РАН, Санкт-Петербург

И.С. Смирнов, ЗИН РАН, Санкт-Петербург

Г.С. Ткачева, ПИН РАН, Москва

происходит в результате ряда сложных реакций по нескольким путям биосинтеза. В настоящее время известно несколько путей биосинтеза 1,4-нафтохинона: ацетат-полималонатный; путь 4НВА (путь 4-гидроксibenзойной кислоты), путь GPP (геранилдифосфатный путь), путь HGA (путь гомогенизации), путь MVA (путь мевалоновой кислоты), OSB—путь (о-сукцинилбензоатный путь) и филлохиноновый путь. Биосинтез 1,4-нафтохинонов у растений и животных протекает по первому (ацетатно-полималонатный путь) и шестому пути (OSB-путь). Седьмой путь образует менахинон в бактериях.

1,4-нафтохиноидные пигментные соединения могут образовываться по более сложным схемам совместного биосинтеза. Разница между путями метаболизма нафтохиноидных соединений заключается в предшественниках, из которых образуется второе хиноидное кольцо 1,4-нафтохинонов. В связи с этим нами была изучена схема мевалонатного пути биосинтеза химафилина (производное 1,4-нафтохинона) для выяснения роли шикимовой кислоты – предшественника биосинтеза нафтохиноновых пигментов у морских ежей. При разработке новой технологии направленной дифференцировки пигментных клеток морских ежей в культуре было определено влияние шикимовой кислоты на уровень экспрессии генов поликетидсинтетаз (*pks*) и сульфотрансфераз (*sult*) (RT-qPCR), участвующих в биосинтезе нафтохинонов морских ежей. При этом была отмечена высокая дифференцировка пигментных клеток в культуре морских ежей и повышенная экспрессия *pks* и *sult* генов биосинтеза нафтохиноновых пигментов.

Нафтохиноидные пигменты играют большую роль в защите эмбрионов, личинок и взрослых особей морских ежей от вредного воздействия солнечной радиации, патогенов, металлов, токсинов, а также от гипоксии. Нами было изучено воздействие бактерий, выделенных из целомической жидкости морского ежа *S. intermedius* (22 бактериальных штамма из 9 родов), на развитие личинок морских ежей в присутствии предшественника биосинтеза нафтохиноидных пигментов, шикимовой кислоты. Были отмечены изменение морфологии эмбрионов и личинок морского ежа, обработанных шикимовой кислотой, и увеличение количества пигментных клеток в эмбрионах и личинках в зависимости от концентрации шикимовой кислоты. Кроме того, наблюдалось увеличение уровня экспрессии *pks* генов, но, при этом практически не было изменений в уровне экспрессии других генов (*sult* и *fmo* – семейство генов флавин-содержащих монооксидаз), участвующих в биосинтезе нафтохинонов. Таким образом, шикимовая кислота, усиливает устойчивость эмбрионов морских ежей к бактериальным инфекциям.

Полученный результат является важным для оценки продукции нафтохиноидных пигментов на протяжении всего развития морских ежей и в их культурах клеток, а также для изучения путей биосинтеза нафтохиноидных пигментов морских ежей.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О HEMISTREPTOCRINOIDEA ARENDT, 1976

Г.А. Анекеева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

anekeeva@paleo.ru

В 1976 г. Ю.А. Арндт (Арндт, 1976) по результатам ревизии ранее выделенного О. Иекелем (Jaekel, 1918) семейства Paractocrinidae отряда Reducta подкласса Eocrinoidea (в составе трех родов и четырех видов из ордовикских отложений Ленинградской области и Эстонии) описал новый класс иглокожих Hemistreptocrinoidea, включающий в себя один отряд, два семейства и пять монотипических родов.

Отличия гемистрептокриноидей от других классов иглокожих заключались в строении теки, состоявшей из множества пятилучевых венчиков однотипных выпуклых лишенных пор табличек, располагавшихся со смещением относительно друг друга примерно на 16° (для прочих иглокожих характерно смещение в 36°); имевшей очень узкую внутреннюю полость и лишенной анальных структур. Нижняя часть теки могла нести фасетку для прикрепления стебля. Давалось подробное описание каждого экземпляра; выделение класса и входящих в его состав таксонов было хорошо обосновано. Были приведены морфофункциональные интерпретации их строения и описаны эволюционные взаимоотношения между таксонами. Все эти идеи опирались на предпосылку, что изученные экземпляры являются именно теками иглокожих, а не другими частями их скелета.

С.В. Рожнов (Арндт, Рожнов, 1995) при описании нового вида *Hemistreptocrinus babinensis* Arendt et Rozhnov, 1995 высказал предположение, что эти формы являются не чашечками, а стеблевыми фрагментами иглокожих, однако новая находка описывалась в соответствии с принятой для гемистрептокриноидей как класса терминологией.

В 2010 г. в контексте проблемы общего центра происхождения схожих таксонов иглокожих С.В. Рожновым снова указывалось (Rozhnov, 2010) на сходство гемистрептокриноидей с дистальными частями стеблей гондванских криноидей рода *Aethocrinus* Ubahgs, 1969.

В 2013 г. палеонтологом-любителем Н.К. Семёновым был обнаружен новый, наиболее полно сохранившийся на данный момент

экземпляр гемистрептокриноидеи – с участком пентамерного стебля. Эта находка обеспечивает новые данные об этой группе ископаемых и, поскольку к ее более широкой части причленен именно стебель, а не пищеварительные придатки, служит подтверждением того, что гемистрептокриноидеи представляли собой прикрепительные образования дистальных частей стеблей иглокожих, погруженные в мягкий грунт. Скорее всего, нижняя часть всех экземпляров изначально оканчивалась закругленными табличками, однако последние (первые по гемистрептокриноидной терминологии) венчики некоторых были обломаны, из-за чего предполагалось, что у них имеется стеблевая фасетка. Собственно стеблевой фасеткой следует считать ту поверхность, на которой у некоторых экземпляров выражена радиальная скульптура. Она могла описываться как верхняя у родов *Hemistreptocrinus* Arendt, 1976 и *Parorthocrinus* Jaekel, 1918, либо как нижняя у *Paractocrinus* Jaekel, 1918 – смотря по тому, какая именно часть экземпляра, имевшего в целом сужающуюся к обоим концам форму, сохранилась. Судя по данным, полученным посредством компьютерной микротомографии, новый экземпляр имеет наиболее узкую внутреннюю полость по сравнению с ранее описанными, расширяющуюся лишь внутри остатка стебля; формой табличек он больше всего похож на *Paractocrinus*, отличаясь большими размерами табличек ближайшего к стеблю венчика. Также он сходен с *Hemistreptocrinus* наличием узких дополнительных табличек между венчиками более крупных, интерпретированных Ю.А. Арендтом как остатки редуцированных венчиков. При этом он отличается от всех прочих видов соотношениями углов табличек, создающими впечатление, что закрученность его направлена в противоположную сторону. При описании в рамках класса *Hemistreptocrinoidea* этот экземпляр заслуживал бы отнесения к отдельному роду, однако при рассмотрении в качестве производного дистальной части стебля – принимая во внимание широкие пределы изменчивости структур такого типа в зависимости от локальных особенностей грунтов – выделение его в новый род не представляется целесообразным. Более того, остатки по крайней мере некоторых из описанных родов и видов (например, *Hemistreptocrinus jaekeli* Arendt, 1976 и *Paractocrinus tuberculatus* Jaekel, 1918 со схожими пропорциями табличек и радиальной скульптурой на стеблевых фасетках, различающиеся выраженной скульптурой табличек у второго и разной интерпретацией стеблевых фасеток) могли принадлежать организмам одного рода или даже одного вида.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ПЕЛАГИЧЕСКИХ ГОЛОТУРИЙ РОДА *PELAGOTHURIA* (PELAGOTHURIIDAE: ELASIPODIDA: HOLOTHUROIDEA)

А.В. Гебрук, А.В. Кременецкая

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

agebruk@gmail.com

Пелагическая голотурия *Pelagothuria natatrix* Ludwig, 1893 – единственный представитель *Holothuroidea*, ведущий пелагический образ жизни на всех стадиях жизненного цикла: эта голотурия никогда не вступает в контакт со дном. Среди морфологических особенностей – у этой голотурии отсутствует известковый скелет – одна из ключевых черт представителей типа иглокожих. Род *Pelagothuria* в настоящее время рассматривается как монотипический. Ближайший родственник пелаготурии – *Eynpniastes eximia* Théel, 1882, изначально отнесенный к семейству *Elpidiidae*. Родственные связи *Pelagothuria* и *Eynpniastes* по-разному трактовались различными авторами. На протяжении последних десятилетий оба рода на основании морфологических признаков рассматриваются в составе семейства *Pelagothuriidae*. В данной работе уточняется филогенетическое положение рода *Pelagothuria* и рассматривается статус семейства пелаготуриид на основании данных по последовательностям двух митохондриальных генов (16S и COI) и трех ядерных (18S, H3 и 28S). Показано, что роды *Pelagothuria* Ludwig, 1893 и *Eynpniastes* Théel, 1882 образуют хорошо поддержанный клад, подтверждающую их близкородственность и монофилию семейства *Pelagothuriidae*. Рассматривается уточненная карта находок пелаготурий в Мировом океане и их некоторые экологические особенности.

СРАВНЕНИЕ ФАУНЫ СИМБИОНТОВ ЯДОВИТЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ *TOXOPNEUSTES PILEOLUS* И *TRIPNEUSTES GRATILLA* (ECHINOIDEA, TOXOPNEUSTIDAE), ВЬЕТНАМ

П.Ю. Дгебуадзе¹, О.А. Братова, Т.А. Бритаев¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва

p.dgebuadze@gmail.com

Благодаря своим морфологии и особенностям поведения морские ежи являются доступным местообитанием, как для специализированных, так и неспециализированных организмов (Heterier et al., 2004). Среди симбионтов морских ежей описаны различные виды полихет, ракообразных, моллюсков, иглокожих и других беспозвоночных животных (например, Campos et al., 2009). При рассмотрении и анализе

структуры симбиотических сообществ морских ежей и других организмов особый интерес представляют токсичные виды правильных морских ежей семейства *Toxopneustidae*. Можно предполагать, что ассоциированная с ними фауна симбионтов будет более бедной и/или специализированной, чем других правильных морских ежей. В качестве объектов исследования нами выбрано два вида токсопнеустид: *Toxopneustes pileolus* (Lamarck, 1816) и *Tripneustes gratilla* (Linnaeus, 1758)). Общая морфология этих видов схожа: они имеют короткие иглы и многочисленные токсичные глобиферные педицеллярии, покрывающие весь панцирь. Считается, что педицеллярии защищают от хищников и паразитов. При этом, строение педицеллярий *T. pileolus* и *T. gratilla* различно: у *T. gratilla* они очень мелкие (0.2–0.3 мм длиной в проксимальной части), многочисленные, покрывают тело морского ежа как ковер, а у *T. pileolus* они крупные, похожие на цветы, 2–3 мм в раскрытом состоянии полностью закрывая тело и иглы морского ежа и, образуя почти замкнутое пространство между поверхностью тела ежа и покровом из педицеллярий (Mortensen, 1943).

Специальные исследования состава фауны симбионтов *T. pileolus* и *T. gratilla* отсутствуют. Анализ таксономической и фаунистической литературы позволил выявить 9 видов симбионтов, ассоциированных с *T. gratilla*: турбеллярии, брюхоногие моллюски, краб, креветки и копеподы, и 2 вида с *T. Pileolus* – турбеллярия и краб.

Нами исследована фауна симбионтов морских ежей *T. gratilla* и *T. pileolus* в водах Вьетнама и проведено сравнение основных параметров заселения этих видов иглокожих. Всего с помощью легководолазного снаряжения на глубинах от 10 до 25 метров было собрано 29 экземпляров *T. gratilla* и 78 экземпляров *T. pileolus*. Под водой каждый морской еж был помещен в пластиковый zip-пакет для предотвращения потери симбионтов. В дальнейшем в лабораторных условиях с иглокожих были сделаны смывы (с помощью раствора хлорида магния), симбионты были посчитаны, сфотографированы и по возможности определены до вида.

Таксономическая структура симбионтофауны обоих исследованных видов оказалась сходной и включала копепод, высших раков и брюхоногих моллюсков. Однако на *T. pileolus* были отмечены полихеты, отсутствовавшие на *T. gratilla*, а на *T. Gratilla* – офиуры. Всего на морских ежах *T. pileolus* и *T. gratilla* было обнаружено 10 видов облигатных симбионтов. Видовое разнообразие симбионтов на обоих видах ежей было примерно одинаковым: шесть и пять видов симбионтов, соответственно. В фауне симбионтов *T. gratilla* три вида были известны ранее: креветки *G. mineri*, *A. dorsalis* и эулимида *V. tripneusticola*. Данные о копеподах *Senariellus diadematis* Humes,

1977 и *Echinococius* sp. были получены из наших сборов (Venmathi Maran et al., 2017), офиуры *O. insignis* обнаружены нами впервые. В ассоциации с *T. pileolus* было обнаружено пять видов симбионтов, 3 из них, полихета *Hololepidella* sp., брюхоногий моллюск *Nanobalcis* sp., и креветка *G. mineri* в качестве симбионтов этого вида морских ежей отмечены впервые. Копеподы *Mecomerinx ohtsukai* и *Clavisodalis toxopneustis* были описаны по нашему материалу (Venmathi Maran et al., 2017).

Экстенсивность заселения симбионтами этих видов морских ежей была выше, чем у другого вида правильных морских ежей – *Salmacis bicolor* L. Agassiz, 1846 (91,0% для *T. pileolus*, 65,5% для *T. gratilla* и 46,6% для *S. bicolor*) и сопоставима с заселенностью морских ежей *Echinotrix calamaris* (Pallas, 1774) с Фиджи (до 100%) (Britayev et al., 2013; Coppard, Campbell, 2004). Показатели интенсивности заселения у *T. gratilla* и *T. pileolus* были значительно выше, чем, например, у *Salmacis bicolor* (4.15, 4.57 и 1.14, соответственно).

С учетом литературных данных разнообразие симбионтов *T. gratilla* достигло 12 видов и сравнимо с таковым у нетоксичных видов морских ежей *Diadema* spp., *Echinotrix* spp. Разнообразие симбионтофауны *T. pileolus* существенно ниже – 6 видов. Общих симбионтов у исследованных ежей всего 2 – турбеллярия *Syndesmis longicanalis* Moens, Martens & Schockaert, 1994 и краб *Zebriada adamsi*. В составе фауны симбионтов *T. gratilla* 9 видов общих с симбионтами других видов морских ежей диадематыд и цидарид, тогда как в составе фауны симбионтов *T. pileolus* только два таких вида. Эти данные свидетельствуют о том, что токсичность (*T. gratilla*) и таксономическая близость (*T. gratilla* и *T. pileolus* виды одного семейства) не оказывают существенного влияния на состав фаун, то есть не подтверждают нашу гипотезу. Низкое разнообразие и высокая специфичность фауны симбионтов *T. pileolus* очевидно определяются его морфологической особенностью – крупными педицелляриями, образующими сомкнутый полог над поверхностью тела ежа и препятствующий проникновению не специализированных симбионтов.

Работа выполнена при поддержке фонда РФФ, грант № 22-24-00846.

Литература

- Britayev T.A., Bratova O.A., Dgebuadze P.Y. Symbiotic assemblage associated with the tropical sea urchin, *Salmacis bicolor* (Echinoidea: Temnopleuridae) in the An Thoi archipelago, Vietnam // Symbiosis, 2013. V. 61. P. 155–161.
- Campos E., de Campos A.R., de León-González J.A. Diversity and ecological remarks of ectocommensals and ectoparasites (Annelida, Crustacea, Mollusca) of echinoids (Echinoidea: Mellitidae) in the Sea of Cortez, Mexico // Parasitol. res., 2009. 105(2). P. 479–487.

- Coppard S.E., Campbell A.C. Organisms associated with diademid echinoids in Fiji // Echinoderms. München. Eds T. Heinzeller, J.H. Nebelsick. Taylor & Francis Group, London, UK. 2004. P. 171–176.
- Hétérier V., De Ridder C., David B., Rigaud T. Comparative biodiversity of ectosymbionts in two Antarctic cidarid echinoids // *Ctenocidaris spinosa* and *Rhynchocidaris triplopora* / Echinoderms München. Eds T. Heinzeller, J.H. Nebelsick. Taylor & Francis: London, UK. 2004. P. 201–205.
- Mortensen T.H. A Monograph of the Echinoidea. V. 3, N 2. Camarodonta. I. Orthopsidae, Glyphocyphidae, Temnopleuridae and Toxopneustidae-Atlas. Reitzel C.A.: Copenhagen, Denmark, 1943. P. 6–23.
- Venmathi Maran B.A., Kim I.H., Bratova O.A., Ivanenko V.N. Two new species of poecilostomatoid copepods symbiotic on the venomous echinoid *Toxopneustes pileolus* (Lamarck) (Echinodermata) from Vietnam // Syst. Parasit. 2017. V. 94. P. 227–241.

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И ФИЛОГЕНИЯ РОДОВ CAULASTER
И PORCELLANASTER (ASTEROIDEA, PORCELLANASTERIDAE),
ОСНОВАННЫЕ НА ДАННЫХ
ПО ИХ ВОЗРАСТНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

А.Б. Дильман¹, А.Н. Миронов¹, Н.Б. Петров², И.П. Владыченская²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

²Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского,
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

akrayushk@mail.ru

Семейство Porcellanasteridae – преимущественно глубоководный таксон, широко распространенный по всему Мировому океану, за исключением Арктики. Роды и виды семейства существенно отличаются друг от друга размерами тела и внешней морфологией. Диапазон размеров взрослых особей варьирует от 9 до 146 мм. Виды родов *Albatrossia* Ludwig, 1905, *Caulaster* Perrier, 1882, *Damnaster* Clark et McKnight, 1994, а также некоторые виды рода *Porcellanaster* Thomson, 1878 являются самыми мелкими представителями семейства, с радиусом обычно не превышающим 9–12 мм. Эти порцеллянастериды отличаются от более крупных представителей упрощенной морфологией, которая имеет ювенильные признаки. По этой причине виды с мелкими размерами часто ошибочно определяют как молодь более крупных видов. Так, некоторые виды из рода *Porcellanaster*, а также виды родов *Caulaster* и *Albatrossia* ранее были отнесены к одному виду *Porcellanaster ceruleus*.

Нами изучена морфология ювенильных и взрослых особей *Albatrossia*, *Caulaster*, *Damnaster*, *Eremicaster* и *Porcellanaster*, собранных во время 27 экспедиций в Атлантическом, Тихом, Индийском и Южном океанах. Общий объем изученного материала включает

2361 экземпляр с радиусом 0.38–34 мм. Показано, что диагностические признаки родов *Porcellanaster* и *Caulaster* формируются уже на ранних стадиях постларвального развития. В частности, адамбулакральные и дорзальные педицеллярии присутствуют как у ювенильных, так и у взрослых экземпляров *Caulaster* и всегда отсутствуют у *Porcellanaster*.

В результате проделанной работы число видов в роду *Porcellanaster* увеличилось от двух до пяти, включая восстановленные виды *P. caulifer*, *P. fragilis* и *P. sladeni*. Вслед за Беляевым и Мироновым (1996) *Caulaster* рассматривается как самостоятельный род. Этот вывод подтвержден результатами генетического анализа. В состав *Caulaster* включены два ранее известных вида (*C. pedunculatus*, *C. semimarginalis*) и две новые морфологические формы, *Caulaster* sp. А и *Caulaster* sp. В, относящиеся, скорее всего, к новым видам. Роды *Albatrossia* и *Damnaster* рассматриваются как младшие синонимы *Caulaster*.

Порцеллянастериды мелких размеров отличаются от видов крупных размеров упрощенной морфологией. Мы предполагаем, что эволюция в пределах семейства в основном происходила от таксонов с большими размерами тела и сложной морфологией к таксонам с мелкими размерами и наиболее простой морфологией. У самых мелких порцеллянастерид *Caulaster* и *Porcellanaster* упрощенная морфология прослеживается, в первую очередь, в уменьшении числа гребневидных органов до единственного в каждом интеррадиусе, а также в редукции структур, ответственных за дыхание (отсутствуют папулы и паксиллы). На основании оригинального материала и данных Генбанка было построено филогенетическое дерево по двум генам COI и 16S. Представители *Caulaster* и *Porcellanaster* расположены на дереве в двух разных кладах, что указывает на параллельную эволюцию, приведшую к значительному морфологическому упрощению и сходству этих таксонов. Одной из причин миниатюризации, вероятно, является зарывающийся образ жизни: чем меньше размер тела, тем легче передвигаться в толще осадка. Другой причиной, по нашему мнению, является питание подповерхностным осадком низкой пищевой ценности, поскольку чем меньше размер тела, тем больше количество заглатываемого ила на единицу веса.

ИССЛЕДОВАНИЕ РОЛИ ФАГОЦИТОВ В ЗАЖИВЛЕНИИ ПОВЕРХНОСТНОЙ РАНЫ У ГОЛОТУРИИ *EUPENTACTA FRAUDATRIX*

Л.С. Долматова¹, Е.П. Караулова²

¹Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичева, Владивосток
dolmatova@poi.dvo.ru

²Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» (ТИНРО), Владивосток

У позвоночных в регуляции заживления ран ведущую роль играют макрофаги. Два основных их типа – M1 и M2 – имеют разные функции, и на ранней стадии заживления происходит преимущественная поляризация тканевых макрофагов по M1, а на стадии восстановления – по M2 пути (Ferrante, Leibovich, 2012). У голотурии *Eupentacta fraudatrix* также выявлено два типа фагоцитов (Ф1 и Ф2) с различными морфофункциональными характеристиками (Dolmatova, Smolina, 2022). В частности, высокий уровень оксида азота (NO) является маркером Ф1, но не Ф2 фагоцитов. Однако роль отдельных типов фагоцитов в ранозаживлении не ясна. Ранее показано, что стимуляция заживления поверхностной раны у голотурии сопровождается концентрационными изменениями ряда белков целомической жидкости, в частности, двух неидентифицированных белков с молекулярной массой менее 50 кДа (белок А с большей массой, чем у белка В), которые оказывали влияние на активность фагоцитов (Dolmatova, Karaulova, 2021).

Цель исследования: выявить динамику количества клеток и уровень NO во фракциях Ф1 и Ф2 фагоцитов и влияние на них ранее обнаруженных белков при заживлении поверхностной раны у голотурии *Eupentacta fraudatrix*.

На I этапе эксперимента голотуриям производили поверхностный надрез, одновременно вводили стимулятор ранозаживления (СР), полученный из голотурий (Долматова, Долматов, 2017). Части животных вводили только СР. Через сутки из целомической жидкости методом HPLC выделяли фракции белков А и В. На II этапе эксперимента их вводили инъекционно в трех и двух концентрациях, соответственно, другой группе голотурий с поверхностной раной. Отбор целомической жидкости производили через 1 и 7 сут после ранения. Контрольным животным инъекцировали фосфатно-солевой буфер с добавлением NaCl (ФСБН). Фагоциты выделяли методом центрифугирования в градиенте плотности фиколл-верографина (Dolmatova et al., 2019). Определяли их концентрацию, уровень NO (Torika et al., 2016). Статистическую обработку материала проводили методом одновариантного анализа (one-way ANOVA).

Сразу после нанесения поверхностного надреза, в целомической жидкости снижалось количество обоих типов фагоцитов, по-видимому, в связи с их рекрутированием в поврежденную

ткань. Через 1 сут соотношение количества Ф1 и Ф2 фагоцитов (Ф1:Ф2) снизилось на 40% по сравнению с контролем, что свидетельствует об увеличении рекрутирования в ткани Ф1 фагоцитов в этот период времени. Белок А в двух меньших концентрациях увеличивал соотношение Ф1:Ф2 в прямой концентрационной зависимости, а белок В снижал соотношение Ф1:Ф2 в обеих исследованных концентрациях. Через 7 сут показатель Ф1:Ф2 возрос в 1.7 раза по сравнению с контролем. Белок А в наименьшей концентрации нормализовал до уровня контроля соотношение Ф1:Ф2, а белок В в меньшей концентрации даже увеличивал этот показатель по сравнению с таковым при ранении. Таким образом, в течение 1 сут после ранения наблюдается тенденция снижения количества Ф1 фагоцитов в целомической жидкости, а через 7 сут эта тенденция сменяется на его увеличение, что, учитывая большую оксидантную активность этого типа фагоцитов, выявленную ранее (Dolmatova et al., 2007), свидетельствует о том, что рекрутированные в ткани Ф1 фагоциты могут играть роль в воспалительной реакции на первом этапе заживления. Исследованные белки способствуют увеличению рекрутирования фагоцитов Ф1 на I стадии заживления (1 сут) (только в наименьшей из исследованных концентраций) и снижению их рекрутирования на 2 стадии (7 сут).

Белок А также повышал уровень NO в Ф1 фагоцитах по сравнению с влиянием самого ранения через 1 сутки. Через 7 сут в этих клетках уровень NO снижался при ранении по сравнению с контролем, при этом белок А вызывал еще большее снижение в прямой концентрационной зависимости, а белок В снижал его в наименьшей концентрации. В Ф2 фагоцитах через 7 сут после ранения наблюдалась обратная картина: возрастание уровня NO при ранении и значительное его снижение при воздействии белка А в обратной концентрационной зависимости и белка В в прямой концентрационной зависимости. Таким образом, при ранении через 7 сут Ф1 фагоциты снижают свою активность, а Ф2 фагоциты – повышают. Исследованные белки способствуют снижению уровня NO в обоих типах фагоцитов, что, по-видимому, способствует преобладанию фенотипа Ф2 фагоцитов. Наряду со снижением рекрутирования Ф1 фагоцитов на 2 стадии заживления, это свидетельствует о важной роли Ф2 фагоцитов на этой стадии.

Заключение. В отдельные сроки заживления раны происходит изменение соотношения количества Ф1 и Ф2 фагоцитов и уровня NO в этих клетках, свидетельствующее в пользу представлений о ведущей роли Ф1 фагоцитов на начальном этапе ранозаживления и Ф2 фагоцитов – на следующем этапе. Белки, экспрессируемые при активации ранозаживления, способны влиять на соотношение фагоцитов двух типов на отдельных этапах, что свидетельствует о перспективности их дальнейшей идентификации и исследований.

БИОМИМЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Л. Дроздов

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского» ДВО РАН,
Владивосток

anatoliyld@mail.ru

Бионика, или биомиметика – это особый подход к созданию объектов или технологических устройств при заимствовании идей у живой природы. Многофункциональные структуры, системы и биогенные материалы, встречающиеся у живых организмов, заимствуются представителями разных научных дисциплин. Морские ежи – это класс морских беспозвоночных животных из типа иглокожих, морфологические и биохимические «изобретения» которых заимствуются для биомиметики. В первую очередь к ним относятся вторичные метаболиты спинохромы – пигменты нафтохинового ряда, выделенные из тканей морских ежей, являющиеся высокозамещенными, сильно-окисленными производными нафтазарина. В ряде работ показана их высокая биологическая активность (Ковалев и др., 2016; Hou et al., 2018; Mishchenko et al., 2020; Vasilieva et al., 2021). Разработаны технологии синтеза нафтохинонов – аналогов спинохромов (Новиков, 2005; Sabutski et al., 2021).

Бионика на начальном этапе сводилась к простой имитации природных структур, но на современном этапе открыты новые принципы биомиметики, которые позволяют использовать природные структуры и функции, заимствованные у живых организмов, как базис для творчества.

В кембрийский период палеозойской эры (около 600 млн лет тому назад) у иглокожих сформировался уникальный минеральный скелет, являющийся синапоморфной характеристикой типа. На органическую матрицу откладываются соли кальция, формируя особый тип твердого кальциевого скелета – стереом. Это трехмерная губчатая структура с микропорами со средним диаметром 10–25 мкм. Наибольшего развития стереом достигает у морских ежей, имеющих мощный панцирь и иглы. Его изучают специалисты разных наук: биологи, палеоэкологи, геологи, минералоги, химики.

Панцирь всех современных ежей устроен по одной и той же схеме. Он состоит из 20 рядов пластинок, располагающихся по меридианам. Ультратонкая организация стереома панциря и игл предоставляет совокупность микроскульптурных признаков, которые можно использовать для систематики морских ежей (Винникова, Дроздов, 2011).

Скелет панцирей и игл изученных нами видов япономорских морских ежей *Strongylocentrotus intermedius*, *Mesocentrotus nudus*, *Scaph-*

echinus mirabilis, *Echinocardium cordatum* представлен губчатым стереомом, состоящим из высокомагнезиевого кальцита. Как панцири, так и иглы, скелетов морских ежей состоят из кальций-органических композитных материалов с инкрустацией других металлов – Mg, Fe, Zn, Rb. Прочность и другие механические свойства панцирей и игл различаются. Химический состав панцирей двух изученных видов шарообразных морских ежей свидетельствует о больших различиях разных видов морских ежей (Дроздов и др., 2016). На основе стереома морских ежей удалось получить полимерные металло-кремний-органические материалы в форме пофинилсилоксана. Разработан оригинальный метод темплатного синтеза биомиметических композитных пористых материалов с использованием полиферрофенилсилоксана (ПФПС) и скелета морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* как структурирующего шаблона.

Кремнийорганический композитный материал получен с инвертированной структурой относительно исходной структуры морского ежа после пропитки стереома ежей ПФПС. Материал скелета ежей впоследствии удаляется прокаливанием при 1000 °С и травлением кислотой. Предлагаемый метод имеет принципиальное значение для разработки методов химического синтеза новых биомиметиков с уникальной архитектурой пористости на основе экологически чистых природных материалов (Shapkin et al., 2021).

Литература

- Винникова В.В., Дроздов А.Л. Ульстраструктура игл правильных морских ежей семейства Strongylocentrotidae // Зоол. журн. 2011. Т. 90, № 5. С. 573–579.
- Дроздов А.Л., Шарманкина В.В., Земнухова П.А., Полякова Н.В. Химический состав игл и панцирей морских ежей // Изв. РАН. Серия био. 2016. № 6. С. 1–11.
- Ковалев Н.Н. Морские ежи: биомедицинские аспекты практического применения / Н.Н. Ковалев, С.П. Крыжановский, Т.А. Кузнецова, Э.Я. Костецкий, Н.Н. Беседнова. Владивосток: Дальнаука, 2016. 128 с.
- Новиков В.Л. Становление и развитие органического синтеза природных и родственных им соединений в ТИБОХ ДВО РАН // Вестн. ДВО РАН. 2005. № 4. С. 126 – 137.
- Hou Y., Vasilev, E.A., Carne A. et al. Naphthoquinones of the spinochrome class: occurrence, isolation, biosynthesis and biomedical applications // RSC Advances, 2018. 8. 32637. <https://doi.org/10.1039/c8ra04777d>
- Mishchenko N.P., Krylova N.V., Iunikhina, O.V. et al. Antiviral potential of sea urchin aminated spinochromes against herpes simplex virus type 1 // Marine Drugs, 2020. 18 (11), 550, <https://doi.org/10.3390/md18110550>
- Sabutski Y.E., Menchinskaya E.S., Shevchenko L.S. et al. Synthesis and Evaluation of Antimicrobial and Cytotoxic Activity of Oxathiine-Fused Quinone-Thiogluconide Conjugates of Substituted 1,4-Naphthoquinones // Molecules, 2020. 25(16), 3577. <https://doi.org/10.3390/molecules25163577>

Shapkin N.P., Papynov E.K., Panasenko A.E. et al. Synthesis of Porous Biomimetic Composites: A Sea Urchin Skeleton Used as a Template // Appl. Sci. 2021, 11, 8897. <https://doi.org/10.3390/app11198897>

Vasileva E.A., Mishchenko N.P., Tran V.T.T. et al. Spinochrome Identification and Quantification in Pacific Sea Urchin Shells, Coelomic Fluid and Eggs Using HPLC-DAD-MS // Marine Drugs, 2021. 1(19), 21. <https://doi.org/10.3390/md1901002>

ЮРИЙ АНДРЕЕВИЧ АРЕНДТ И АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ СОЛОВЬЁВ – ОРГАНИЗАТОРЫ СОВЕТСКО-ЯПОНСКОГО СИМПОЗИУМА ПО МОРСКОЙ БИОЛОГИИ

А.Л. Дроздов

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток
anatoliyld@mail.ru

В сентябре 1974 года в Находке проходил Советско-Японский симпозиум по морской биологии. Было заслушано 52 доклада, посвященных изучению моллюсков и иглокожих: систематике, биогеографии, хорологии, экологии, эмбриологии, цитологии, биохимии, палеонтологии и эволюционной биологии. К открытию симпозиума были изданы две книги (на русском и английском языках) с тезисами советских участников. Редакторами обеих книг были Юрий Андреевич и Андрей Николаевич. Они были молодыми, но уже известными палеонтологами-эхинологами, авторами глав в «палеонтологической библии» – многотомном издании «Основ палеонтологии». Ю.А. Арендт написал обстоятельный очерк о палеонтологе Н.Н. Яковлеве (1967). Юрий Андреевич был очень задумчивым, а Андрей Николаевич веселым и общительным. Он подружился с Г.А. Крючковой, сделавшей доклад про личиночный и дефинитивный скелет морских ежей рода *Strongylocentrotus*. После симпозиума они поехали на биостанцию «Восток» Института биологии моря, получили личинок морских ежей и уже в следующем году в «Палеонтологическом журнале» опубликовали совместную статью «О личиночной стадии морских ежей».

С советской стороны докладчики были из Владивостока, Москвы, Ленинграда, Керчи, Харькова, Свердловска, Новосибирска, Тбилиси, Южно-Сахалинска. Японская делегация включала 8 докладчиков из разных учреждений: университетов, институтов, музеев и центра марикультуры. Каждый японский участник сделал сорокаминутный доклад с синхронным переводом. Среди участников симпозиума было много палеонтологов и это позволило вне программы провести отдельное профильное заседание по палеонтологии. Пять докладов были сделаны сотрудниками Палеонтологического института АН СССР: по морским лилиям (Ю.А. Арендт, С.В. Рожнов), морским



Рис. 1. Открытие симпозиума. Стоят А.В. Жирмунский и И.К. Шапиро, сидят руководитель японской делегации М. Косака (Токийский университет) и А.Н. Соловьёв.

звездам (Н.Г. Беляева) и морским ежам (А.Н. Соловьёв, Л.Г. Эндельман). Также были палеонтологические доклады, сделанные О.В. Савчинской (ХГУ, Харьков), Ю.А. Дубатовой (ИГГ, Новосибирск), Р.С. Елтышевой (ЛГУ, Ленинград), В.Г. Кликушиным (ЛГИ, Ленинград) и В.С. Милициной (УТГУ, Свердловск).

Заседания проходили в конференц-зале пионерского лагеря, расположенного в бухте, Отрада (ранее бухта Чузгоу, Чузгова, Чазгоу, Малый Юзгол, Чу-Цзы-Гоу). В переводе с китайского – ручейная падь. Бухта расположена недалеко от Находки на открытом участке залива Петра Великого. Она очень живописная, с чистой водой и богатым населением морского бентоса. С ним участники симпозиума знакомились на биологических экскурсиях. Также была организована морская поездка на биостанцию «Восток» Института биологии моря. К сожалению, система подобных билатеральных симпозиумов развития не получила.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МИКРОСТРУКТУРЫ КАЛЬЦИЙОРГАНИЧЕСКИХ СКЕЛЕТОВ ЖИВОТНЫХ

А.Л. Дроздов¹, М.С. Катасонова²

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

²Институт мирового океана ДВФУ, Владивосток, о. Русский, ДВФУ
anatoliyld@mail.ru

Кальцийорганический скелет появляется в докембрии и сохраняется у современных у фораминифера, известковых губок, кораллов и более высокоорганизованных групп – брахиопод, моллюсков и иглокожих. Он имеет спикульное, сплошное или кристаллическое строение.

Кальцийорганический скелет иглокожих – стереом – представляет собой твердый губчатый материал из кальцита с примесью карбоната магния. Он характерен для всех классов современных иглокожих и является уникальным у животных (Кокорин и др., 2014). Скелет морских ежей, как и других иглокожих, – внутренний, мезодермический. Функционально он является наружным. Основное его отличие – это плотная структура, шарообразная форма, а также наличие стереома, который присутствует у других видов иглокожих, но отсутствует у более примитивных групп беспозвоночных. Его присутствие также отмечено у офиур. Наличие его у морских звезд и голотурий не подтверждено.

Впервые он появляется у вымершей группы Nomalozoa (Carpoida). Они являлись наиболее примитивными по строению. При анализе ископаемых форм видно, что они имели билатеральную симметрию, которая была нарушена небольшой ассиметрией ввиду малоподвижного придонного образа жизни. Затем симметрия в ходе перехода к прикрепленному образу жизни была сменена на радиальную у последующих форм, которые имели радиальную симметрию только наружного скелета (Cystoidea) и более глубокая – с изменением внутреннего у Crinoidea.

Возникает вопрос, является ли этот вид строения скелета впервые появляющимся у современных иглокожих, произошедших от хомалозой или у более примитивных животных можно найти структуры, предшественники стереома.

Нами были изучены скелетные структуры следующих видов животных: раковины фораминифер, скелеты мадрепорового коралла рода *Pocillopora*, морские лилии вида *Heliometra glacialis*, офиуры вида *Ophiura sarsi*, морские звезды видов *Asterias amurensis* и *Asterina (=Patiriia) pectinifera*, морские ежи видов *Strongylocentrotus intermedius*, *Echinocardium cordatum*, *Scaphechinus mirabilis*. Также на основе литературных данных была проанализирована микроструктура известковых скелетов известковых губок (Санамян и др., 2023), моллюсков (De Paula, Silveira, 2009) и плеченогих (Weedon, Taylor, 1995; Griesshaber et al., 2007).

Были сделаны микрофотографии склеритов офиур и морских звезд на микроскопе LEICA DM 2500, а также микрофотографии члеников из «ствола» морской лилии и внешний вид фораминифер на стереомикроскопе ZEISS SteREO Discovery V12. Все экземпляры скелетных образований были сканированы в микроскопе ZEISS SIGMA 300. В результате были получены фотографии, показывающие внешнее строение и микроструктуру скелетных образований изученных образцов.

Раковины исследованных фораминифер представлены сплошным композитным кальций-органическим скелетом с отверстиями, через которые цитоплазма сообщается с внешней средой. Форма раковин, число и размер поровых отверстий варьируется в зависимости от расположения минеральных кристаллов, от условий обитания и таксономического положения объектов. Стенки секреторных раковин фораминифер бесструктурные: они образованы обычно карбонатом кальция с примесями, отложенным на псевдохитиновую матрицу.

У известковых губок спикеры образованы сплошным кристаллом карбоната кальция и обычно не связаны друг с другом. Виды с фаретронным (связанным) скелетом редки (Санамян и др., 2023).

У восьмилучевых кораллов скелет образован отдельными известковыми спикерами внутри мезоглеи. У мадрепоровых кораллов (подкласс шестилучевые кораллы, отряд мадрепоровые кораллы) спикеры не формируются. У колониальных форм они сливаются в сплошной скелет, который может достигать значительных размеров. Он пронизан редкими каналами и до 97% состоит из углекислого кальция. Раковина моллюсков образована кристаллами кальцита или арагонита заключенными в органическую матрицу. Кристаллы собраны в пластинки, листочки, таблички, призмы, которые могут быть по-разному сложены и ориентированы (De Paula, Silveira, 2009).

Раковины брахиопод образованы мелко- и крупнопризматическими слоями кальцита (Weedon, Taylor, 1995; Griesshaber et al., 2007).

Скелеты всех изученных образцов иглокожих представлены стереомом – уникальной губчатой пористой трехмерной кальцитовой структурой на органическом матриксе, со средним диаметром пор 10–25 мкм. Аналогов стереома у всех других образцов выявить не удалось. Он появился в докембрии у самых древних иглокожих подтипа Nomalozoa и происхождение этого синапоморфного признака типа Echinodermata остается загадкой.

Литература

- Кокорин А.И., Миранцев Г.В., Рожнов С.В. Особенности формирования скелета иглокожих // Становление скелета у различных групп организмов и биоминерализация в истории Земли. М.: ПИН РАН, 2014. С. 200–213.
- Санамян К.Э., Санамян Н.П., Кухлевский А.Д., Шилов В.А. Новые виды известковых губок семейства Leuconidae (Porifera: Calcarea: Baerida) с Курильских островов, северо-западная часть Тихого океана // *Invertebrate Zoology*, 2023, 20(2): 153–179.
- Griesshaber E., Schmahl W.W., Neuser R. et al. Crystallographic texture and microstructure of terebratulide brachiopod shell calcite: An optimized materials design with hierarchical architecture // *American Mineralogist*, 2007. 92, p. 722–734.
- De Paula S.M., Silveira M. Studies on molluscan shells: Contributions from microscopic and analytical methods // *Micron*. 2009. 40, p. 669–690.
- Weedon M.J., Taylor P.D. Calcitic Nacreous Ultrastructures in Bryozoans: Implications for Comparative Biomineralization of Lophophorates and Molluscs // *Biol. Bull.* 1995. 188, p. 281–292.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МОРФОЛОГИИ CRINOIDEA

О.В. Ежова, В.В. Малахов

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

olga_ejova@mail.ru

Известно, что у морских лилий гонады лежат в радиусах, тогда как у всех остальных современных иглокожих – в интеррадиусах. Эта особенность криноидей известна давно, но до сих пор не имеет адекватного объяснения. Мы предлагаем оригинальную гипотезу, объясняющую эту парадоксальную особенность организации Crinoidea.

Предки иглокожих имели 5 первичных околотреховых щупалец, гомологичных левой половине воротничкового щупальцевого аппарата Deuterostomia. В первичные щупальца входили целомические каналы, происходящие, как у всех Deuterostomia, от целома второго (воротничкового) сегмента, с той только разницей, что у иглокожих сохранился только левый воротничковый целом (левый гидроцель). Первичные щупальца располагались так, что в сравнении с современными иглокожими их следовало бы обозначить как интеррадиальные (хотя никаких радиусов у таких предков Echinodermata еще не было). Сейчас такие интеррадиальные щупальца развиваются и функционируют у голотурий, а в промежутках между ними развиваются радиусы амбулакальной системы. Гонады голотурий развиваются в интеррадиусах, как у большинства иглокожих. У всех остальных Eleutherozoa (кроме голотурий) первичные интеррадиальные щупальца редуцированы, и сохраняются только амбулакральные радиусы, но гонады остаются в интеррадиусах.

Можно предполагать, что Crinoidea обособились от предков Echinodermata на той стадии эволюции, когда имелись только первичные щупальца, с которыми были связаны гонады. Таким образом, радиусы Crinoidea гомологичны интеррадиусам всех остальных современных иглокожих, а настоящих радиусов у морских лилий попросту нет.

Работа поддержана грантом РНФ, проект № 23-14-00047.

ПОВЕДЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ТРЕПАНГА *APOSTICHOPUS JAPONICUS* НА ИСКУССТВЕННОМ РИФЕ *IN SITU* В СЕЗОН РАЗМНОЖЕНИЯ

П.М. Жадан¹, М.А. Ващенко²

¹Тихоокеанский океанологический институт им. В.И. Ильичёва ДВО РАН,
Владивосток

pzhadan@poi.dvo.ru

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

mvaschenko@mail.ru

Дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka, 1867) – один из наиболее экономически ценных видов голотурий-стихоподид (Echinodermata: Stichopodidae), обитающий в прибрежных водах Тихого океана от Аляски (США) на севере до острова Танегашима (Япония) на юге, включая воды России, Китая и Кореи. Современные технологии марикультуры *A. japonicus* базируются на всестороннем изучении его биологии. В последние годы большое внимание уделяется экосистемному подходу, подразумевающему совместное культивирование нескольких видов, находящихся на разных трофических уровнях. С использованием круглосуточной видео регистратии и одновременной регистрацией параметров среды, мы исследовали поведение взрослых и молодых особей трепанга на искусственном рифе, населенном мидиями (*Crenomytilus grayanus*) и устрицами (*Crassostrea gigas*), в летний сезон. Исследования проводили в б. Алексева (зал. Петра Великого Японского моря) на глубине около 2 м. Риф был сконструирован в 2017 г. из части бетонного пирса (70×60×60 см), 2 бетонных плит и камней, на которых поселили мидий *C. grayanus*, и имел форму усеченной пирамиды. У основания рифа поселили 60 особей устриц *C. gigas*. За месяц до начала наблюдений (в мае 2021 г.) 12 взрослых особей *A. japonicus* были помещены на риф. На рифе были также обнаружены самостоятельно поселившиеся молодые трепанги с плотностью 23.2 особи/м², размеры которых соответствовали возрасту в 1 год, морские ежи *Mesocentrotus nudus* и *Strongylocentrotus intermedius* и офиуры *Ophiura sarsii*. Поведение обитателей рифа регистрировали 5 видеокамерами TLC200 Pro, расположенными по периметру рифа, в период 20 июня – 6 сентября 2021 г. Температуру, соленость и уровень моря измеряли мультипараметрическим зондом RBRXRХ-620. Для видеоанализа изображений использовали программу «Tracker».

Были получены следующие результаты. 1) В период наблюдений температура изменялась с 14.26 до 28.2 °С. 2) Число взрослых

трепангов на рифе оставалось постоянным на протяжении наблюдений, включая период резких колебаний температуры. 3) Взрослые трепанги проявляли четкую суточную периодичность в своей активности: большинство уходило в укрытия на восходе (между 5:00 и 6:00) и появлялось из укрытий на закате (между 20:00 и 21:00). В ночное время все взрослые трепанги проводили вне укрытий в среднем за 1 ч наблюдений 3.22 ± 1.93 ч (среднее \pm SD) против 0.73 ± 0.93 ч в дневное время. 4) Суточный ритм молодых особей был более выраженным: они уходили в укрытия между 4:00 и 6:00 ч и выходили из укрытий между 20:00 и 22:00 ч, проводя вне укрытий в ночное время в среднем за 1 ч наблюдений 3.45 ± 0.75 ч, а в дневное время – всего 15 с. Время ухода последней особи в укрытие с рассветом и выхода первой особи из укрытия на закате достоверно коррелировало с сезонным изменением астрономического времени восхода и захода солнца. 5) Повышение температуры до 28.2 °C и резкие ее колебания в период 21 июля – 8 августа достоверно снижали активность взрослых трепангов (усредненное за 1 ч наблюдений время нахождения всех трепангов вне укрытий и время вне укрытий, проведенное 1 особью в течение 1 сут), но не оказывали достоверного влияния на активность молодых трепангов. 6) Активность молодых трепангов достоверно возрастала в течение периода наблюдений с увеличением длительности ночного периода суток. 7) Нерестовая активность *A. japonicus* проявлялась в вечерне-ночной период 26 июня – 14 июля при температуре 15.3 – 21.5 °C и солености 29.5 – 32.8 psu. 8) Нерестовое поведение трепанга включало: (1) выход из укрытий и подъем на вершину рифа и (2) активные колебательные движения поднятой передней частью тела. Такая активность спустя 18 ± 13 мин ($n=7$) закончилась нерестом только в 7 случаях из 31. Длительность вымета гамет варьировалась от 60 до 288 мин (140 ± 89 мин). 9) Во всех случаях одновременно с трепангами или в пределах нескольких часов нерестовую активность проявляли двусторчатые моллюски *C. grayanus* и *C. gigas*, морские ежи *M. nudus* и *S. intermedius*, а также офиуры *O. sarsii*.

Выводы. Впервые с высоким временным разрешением проведено количественное исследование круглосуточного поведения дальневосточного трепанга *A. japonicus* в течение нерестового сезона. Привязанность взрослых трепангов к искусственному рифу в течение нерестового периода свидетельствует о том, что структура рифа является весьма удобным полигоном для исследования биологии *A. japonicus*. Наличие молодежи трепангов на рифе говорит о том, что он является подходящим субстратом для оседания личинок. Геометрия рифа способствует естественному формированию нерестовых скоплений *A. japonicus* на его вершине, что обеспечивает эффективность оплодотворе-

ния гамет. Структура рифа, включающая двусторчатых моллюсков, с одной стороны, обеспечивает убежища для взрослых и молодых трепангов, а с другой стороны, обеспечивает питание трепангов продуктами жизнедеятельности моллюсков. Результаты работы могут быть полезны для развития экологически обоснованных технологий совместного культивирования *A. japonicus* и двусторчатых моллюсков.

ИССЛЕДОВАНИЕ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РОДСТВА ДЕНСОВИРУСА SSADV, СВЯЗАННОГО С ТАК НАЗЫВАЕМЫМ СИНДРОМОМ «ПЛАВЛЕНИЯ» МОРСКИХ ЗВЕЗД

А.А. Зимин¹, С.С. Киселев², А.Л. Дроздов³

¹Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН, г. Пущино

zimin@ibpm.pushchino.ru

²Институт биофизики клетки РАН, г. Пущино

³Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

Популяции по меньшей мере 20 видов морских звезд на северо-восточном побережье Тихого океана недавно пережили обширную вспышку истощающей болезни морских звезд (Asteroidea). Заболевание приводит к изменению поведения, различным поражениям тела, потере тургора, аутономии конечностей и смерти, характеризующейся быстрой деградацией («плавлением»). Экспериментальные исследования и полевые наблюдения связывали массовую смертность с новым денсовирусом (Parvoviridae) [1]. Материал размером с вирус (т. е. <0.2 мкм) из тканей Asteroidea с вышеуказанными симптомами был инокулирован в тело здоровых морских звезд и приводил к появлению признаков синдрома «плавления», тогда как животные, получавшие убитый нагреванием (т. е. контрольный) инокулят размером с вирус, оставались бессимптомными. Вирусные метагеномные исследования показали, что денсовирус, связанный с морскими звездами (sea star-associated densovirus (SSaDV)), является наиболее вероятным вирусом-кандидатом этой инфекции. Количественная оценка SSaDV во время испытаний по передаче вируса показала, что прогрессирование синдрома «плавления» сопровождалось увеличением титра SSaDV в тканях животного. В полевых исследованиях титра SSaDV были более распространены на симптоматических, чем на бессимптомных морских звездах. SSaDV был обнаружен и в планктоне, донных отложениях, а также и у других иглокожих, что указывает на возможный путь распространения этого вируса. SSaDV был обнаружен в музейных образцах морских звезд с 1942 года, что позволяет предположить,

что он присутствовал на североамериканском Тихоокеанском побережье в течение как минимум 72 лет [1]. Таким образом, SSaDV является одним из наиболее вероятных кандидатов в возбудители болезней, ответственных за массовую смертность морских звезд. Открытие этого вируса и обнаружение его у морских звезд северо-западной части Тихого океана и северо-западной части Атлантики позволяют предположить, что SSaDV действительно связан с синдромом «плавления морских звезд» в разных географических регионах [2].

Последующие исследования [1, 2] подтвердили связь между обнаружением SSaDV и частотой синдрома «плавления» среди морских звезд в Атлантике с использованием праймеров, специфичных для SSaDV. Однако нельзя исключать ложноположительные ответы из-за присутствия другого сходного денсовируса. Сравнительно недавно был открыт новый денсовирус морской звезды (AfaDV) от *Asterias forbesi* [3–6]. Его филогенетический анализ показал, что этот вирус тесно генетически связан с ранее обнаруженным денсовирусом морской звезды SSaDV. AfaDV имеет широкий географический ареал, простирающийся от Коннектикута до штата Мэн, и имеет высокую распространенность среди поражаемых им иглокожих. Вертикальная передача AfaDV может объяснить столь высокие показатели распространенности. Сходство нуклеотидных последовательностей AfaDV и SSaDV предполагает, что ряд праймеров, использованных ранее, были недостаточно специфичными для дифференциации этих двух геномов, что привело к выводу, что SSaDV связан с болезнью морских звезд на Атлантическом побережье [4]. С помощью более специфичных праймеров исследователи не нашли доказательств присутствия SSaDV у морских звезд на побережье Атлантического океана. Эти результаты позволяют предположить, что SSaDV распространен только среди морских звезд в северо-западной части Тихого океана, что предполагает определенную корреляцию с синдромом «плавления морских звезд» за пределами этого региона. Хотя синдром «плавления морских звезд» имеет широкое распространение и наиболее заметен в северо-западной части Тихого океана, он наблюдался и в других местах [3–6]. Если обнаружение денсовирусов коррелирует с синдромом «плавления морских звезд» в разных географических регионах, то в этих регионах также могут существовать уникальные генотипы одного или обоих денсовирусов. Новые исследования по изучению разнообразия и биогеографии этих вирусов могут помочь выяснить эти корреляции. В настоящее время неясно, какие факторы окружающей среды или факторы, специфичные для хозяина, формируют биогеографию AfaDV и SSaDV, но распространенность этих вирусов среди здоровых популяций

морских звезд может быть недооценена. Подобно SSaDV, AfaDV не связан с одним каким-то видом и обнаруживается в широком географическом ареале [6]. Чтобы точно исследовать распространенность AfaDV, было проведено обнаружение AfaDV в пилорических слепых отростках, гонадах и стенке тела. При этом в целомической жидкости с помощью весьма специфичных праймеров не был обнаружен этот патоген. Такие различия могут быть результатом различной восприимчивости разных типов клеток к AfaDV.

В данном исследовании мы ограничились изучением филогении денсовируса SSaDV, как наиболее определенного кандидата, вызывающего синдром «плавления» морских звезд. Проведен филогенетический анализ аминокислотных последовательностей структурных белков денсовирусов различных беспозвоночных. В качестве основного белка был выбран структурный белок денсовируса морской звезды – SSaDV [1]. После четвертой итерации программы сравнения PSI-BLAST [7] было найдено 87 гомологов при значении $E < 3e-29$. Для анализа филогении с помощью пакета программ MEGA 6 [8] был использован метод UPGMA. Для статистического теста использовался Bootstrap [9]. Ранее мы использовали ряд методов для построения этого дерева и анализа устойчивости его ветвления. В этой работе мы остановились на вопросе укоренения дерева. Попытки укоренения дерева с помощью использования гомологов из группы парвовирусов человека, гуся и свиньи не дали результата. Эти белки располагались в центре радиации при использовании, как метода максимального правдоподобия, так и других подходов. Было решено использовать сильно удаленную последовательность, но имеющую гомологию со структурными белками парвовирусов. С помощью метода UPGMA было показано близкое расположение на дереве белков вирусов морских звезд и австралийского водного рака. Это может говорить о экологическом факторе в приобретении новых хозяев. Последовательности, сходные с парвовирусами, обнаруживаются у различных, в том числе и морских животных. Например, они найдены у морских ежей (Echinoidea) [3]. Возможно, распространение денсовируса SSaDV происходит не только путем прямого заражения морских звезд от особей одного и того же вида или близких, но и путем бессимптомной персистенции этого вируса на других иглокожих, других морских или даже пресноводных беспозвоночных, связанных экологически с морскими популяциями Asteroidea. В этом случае возрастает роль географической близости и других экологических факторов в инфекции морских звезд денсовирусами. Найденное нами сходство неструктурных белков вирусов тихоокеанских морских звезд и австралийского водного рака может послужить примером роли экологических факторов.

Литература

1. Hewson I., Button J.B., Gudenkauf B.M. et al. Densovirus associated with sea-star wasting disease and mass mortality // Proc. Natl. Acad. Sci. 2014. 111. P. 17278–17283.
2. Gudenkauf B.M., Eaglesham J.B., Aragundi W.M., Hewson I. Discovery of urchin-associated densoviruses (family Parvoviridae) in coastal waters of the Big Island, Hawaii // J. Gen. Virol. 2014. 95. P. 652–658.
3. François S., Filloux D., Roumagnac P. et al. Discovery of parvovirus-related sequences in an unexpected broad range of animals // Sci. Rep. 2016. Article № 6.
4. Jackson E.W., Bistolas K.S., Button J.B., Hewson I. Novel Circular Single-Stranded DNA Viruses among an Asteroid, Echinoid and Holothurian (Phylum: Echinodermata) // PLoS One. 2016. 11. Article № e0166093.
5. Fahsbender E., Hewson I., Rosario K. et al. Discovery of a novel circular DNA virus in the Forbes sea star, *Asterias forbesi* // Arch Virol. 2015. 160. P. 2349–2351.
6. Bucci C., Francoeur M., McGreal J. et al. Sea Star Wasting Disease in *Asterias forbesi* along the Atlantic Coast of North America // PLoS ONE. 2017. 12. Article № e0188523.
7. Altschul S.F., Madden T.L., Schäffer A.A. et al. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs // Nucleic Acids Research. 1997. 25. P. 3389–3402.
8. Tamura K., Stecher G., Peterson D. et al. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0 // Molecular Biology and Evolution. 2013. 30. P. 2725–2729.
9. Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. 1985. 39. P. 783–791.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ИГЛОКОЖИХ В МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ РУССКОЙ ПЛИТЫ И ЕЕ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ОБРАМЛЕНИЯ

Е.А. Калякин

Саратовский национальный исследовательский государственный университет
имени Н.Г. Чернышевского, Саратов

eakalyakin@mail.ru

На протяжении последних пятнадцати лет позднемеловые иглокожие Русской плиты (РП) изучаются всесторонне. Большой объем данных накоплен как о стратиграфическом, так и площадном распространении позднемеловых морских ежей в пределах региона (Калякин, 2019; Первушов и др., 2017, 2019, 2020 и др.). Постоянно уточняется их таксономическое разнообразие, аспекты палеогеографии, палеоэкологии и тафономии (Калякин, 2017; Kalyakin, 2021 и др.). По восьми экземплярам, был описан новый вид *Nucleolites* из нижнемеловых (нижний альб, зона *Archthoplites jachromensis*) отложений РП (Калякин, Барсуков, 2023). Вид характеризует поздние этапы филогенеза рода и существенно расширяет его палеогеографию. Помимо морских ежей, впервые в альбских отложениях РП установлен комплекс

иглокожих, представленный разрозненными остатками морских лилий предположительно из отрядов Comatulida и Isocrinida, а также табличками морских звезд семейства Goniasteridae. Комплекс является наиболее представительным для нижнемеловых отложений плиты в целом (Арендт и др., 1987; Соловьёв, 2007).

Одним из значимых результатов является макет схемы верхнемеловых отложений РП по иглокожим. Основой для выделения биозон послужили данные о стратиграфическом распространении представителей рода *Micraster*, которые появляются в геологической летописи региона со среднего турона и исчезают в нижнем мастрихте, характеризуя практически все возрастные интервалы (Калякин, 2019; Первушов и др., 2021). В схеме также учтены данные, об особенностях стратиграфического распространения всех без исключения установленных групп иглокожих.

Информация о других группах иглокожих: морских лилиях, морских звездах и офиурах аккумулируется нами лишь недавно (Первушов et al., 2019; Первушов и др., 2020, 2022). Накопленные специалистами ранее (Кликушин 1980; Klikushin, 1982a, b, 1983) сведения о распространении морских лилий в верхнемеловых отложениях региона существенно дополнены новыми данными. Так впервые в пределах бывшего СССР были установлены ровакрииниды. Их остатки представлены в основном разрозненными брахиальными табличками. В нижнеконьякском интервале разрезе Нижняя Банновка установлен *Drepanocrinus communis* (Douglas), а в нижнекампанском интервале разреза Атемар в республике Мордовия, многочисленны остатки, предположительно принадлежащие роду *Stellacrinus*. Оба таксона описаны ранее из одновозрастных отложений Англо-Парижского бассейна, где по ровакриинидам построена детальная био-стратиграфическая схема для сеноманского-кампанского интервала разреза, все зональные формы в которой характеризуют небольшие стратиграфические диапазоны (Gale, 2016, 2019).

Наибольшее количество видов морских лилий известны по находкам чашечек и фрагментов чашечек из разреза Чухонастовка (Волгоградская область). Здесь установлены: *Bourgueticrinus fischeri* (Geinitz), *B. ellipticus* (Miller), *B. sp.*, *Nielsenicrinus carinatus* (Roemer), *Glenotremites paradoxus* Goldfuss, *Amphorometra gr. conoidea* (Goldfuss). Впервые чашечки и фрагменты чашечек морских лилий были установлены и в порошках микрофаунистических проб. В разрезе Нижняя Студенка (Саратовская область) в пробе 5 встречены представители подотряда Roveacrinida, в том числе впервые чашечка, в пробе 12 найдена чашечка без проксимали *B. cf. fischeri* (Geinitz), в пробе 18 чашечка бесстебельчатой морской лилии предположительно относящаяся к роду *Amphorometra* (Первушов и др., в печати).

В 2022 году нами было предпринято изучение разрезов верхнего мела, расположенных на южной периферии РП, а также в Зауралье. В Оренбургской области искусственные горные выработки у сел Старая Белогорка и Меловой Завод, в которых вскрываются карбонатные породы маастрихта, а также у п. Рубежинский, где обнажены породы туронского-коньякского возраста. В этих разрезах были отобраны микрофаунистические пробы, а в разрезе Меловой Завод также была собрана коллекция «правильных» морских ежей. Предварительные результаты изучения порошков показывают, что практически во всех пробах присутствуют разрозненные остатки морских ежей, морских лилий, морских звезд и офиур. Отдельное внимание обращает на себя одна из проб из разреза у п. Рубежинский. После ее дезинтеграции (первоначальный вес 2 кг) и отмывки фракции более 0.315 мм установлено, что она представлена примерно на 85 % разрозненными табличками морских звезд семейства Goniasteridae, при этом выход фракции большой, отобрано более 500 образцов.

В Зауралье был исследован разрез нижнего маастрихта Каин Кабак (республика Башкортостан). Здесь на правом берегу р. Туратка обнажаются чередующиеся слои карбонатных-кремнистых и кремнистых пород. В одной из микрофаунистических проб, взятых в нескольких, наиболее мощных прослоях кремнистого мергеля, были установлены остатки морских ежей, морских лилий и офиур.

В нескольких километрах от Каин Кабака, в Оренбургской области был изучен разрез в овраге Бака. В глауконитовых песчаниках, предположительно маастрихтского возраста были отобраны две объемные пробы, в которых установлены остатки морских лилий рода *Bourgueticrinus*. Найдены многочисленные разрозненные членики, а также небольшие фрагменты стеблей и отдельные холдфасты ризоидного типа.

Разрозненные таблички морских звезд семейства Goniasteridae Forbes установлены в большинстве изученных карбонатных разрезов турона-сантона в пределах РП.

В туронском-коньякском интервале разреза в регионе, наравне с остатками криноидей, в пробах доминируют остатки офиур. Преобладают боковые пластинки рук ? *Ophiomusium granulatum* (Roemer), реже встречаются адоральные пластинки рук предположительно *Ophiocoma ? senonensis* (Valette). Редко встречаются разрозненные позвонки офиур, таксономическая принадлежность которых пока не определена. В разрезе Чухонастовка-2, с поверхности уступа в карьере собраны единичные фрагменты луча *Ophiotitanos serrata* (Roemer) и *Ophioderma ? radiatum* Kutscher et Jagt.

Полученные результаты позволили впервые для РП построить схему верхнемеловых отложений по иглокожим, в которой учтены данные о стратиграфическом распространении четырех групп. Установлен значительный комплекс иглокожих из нижнемеловых отложений региона, в том числе выделен новый вид морских ежей. Впервые для территории бывшего СССР установлены морские лилии подотряда Roveacrinida имеющие большой биостратиграфический потенциал. Таксономический состав меловых иглокожих постоянно расширяется за счет выделения новых для региона таксонов, а границы их площадного распространения сдвигаются главным образом на север (республика Мордовия, Владимирская область), юг и юго-восток (Оренбургская область, республика Башкортостан) региона за счет изучения новых разрезов верхнего мела как в пределах, так и за пределами Русской плиты.

МЕТАМОРФОЗ МОРСКИХ ЕЖЕЙ В СВЕТЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ РОЛИ ОПУХОЛЕЙ (*CARCINO-EVO-DEVO*)

А.П. Козлов

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, Москва

Биомедицинский центр и Санкт-Петербургский политехнический университет Петра Великого, Санкт-Петербург

contact@biomed.spb.ru

Гипотеза эволюционной роли наследуемых опухолей заключалась в том, что опухоли предоставляют эволюционирующим организмам дополнительные клеточные массы для экспрессии эволюционно новых генов, возникающих в ДНК зародышевых клеток, и эволюционно новых сочетаний генов, что приводит к возникновению эволюционно новых типов клеток, тканей и органов (Козлов, 1976, 1983, 1987, 1988, 2008; Kozlov, 1979, 1996, 2010, 2014).

Развитие этой гипотезы привело к возникновению теории эволюционной роли опухолей, или теории *carcino-evo-devo*, которая оформилась с выходом в свет нашей монографии “*Evolution by Tumor Neofunctionalization*” (Kozlov, 2014). В монографии были суммированы данные, подтверждающие главные положения теории. Монография была издана также на русском (Козлов, 2016) и китайском (Kozlov, 2019a) языках. Дальнейшее развитие теория получила в работах (Kozlov, 2019b, 2022a, b, d, e, 2023a, b).

Несколько нетривиальных предсказаний теории *carcino-evo-devo* были подтверждены в нашей лаборатории (см. обзор Kozlov, 2022e).

Предсказание об экспрессии в опухолях эволюционно новых генов было подтверждено во многих наших публикациях. Нами был описан новый класс генов – эволюционно новые гены, экспрессирующиеся преимущественно в опухолях (*TSEEN* genes—tumor specifically expressed, evolutionarily novel genes) (reviewed in Kozlov, 2016, 2022e).

Возможность участия опухолей в образовании эволюционно новых органов была подтверждена на модели «шапочек» золотых рыбок. Нами было гистологически доказано, что «шапочки» являются доброкачественными опухолями. Это первый описанный в мировой литературе пример искусственного отбора опухолей на новую функцию в организме (Козлов и др., 2012). Поскольку «шапочки» обладают как нормальными, так и опухолевыми признаками, автор назвал их «опухолеподобными органами».

С использованием модели трансгенных индуцибельных опухолей рыб нами было показано приобретение прогрессивных функций, не встречающихся у рыб, человеческими ортологами *TSEEN* генов рыб (Matyunina et al., 2019). **Эти данные являются прямым подтверждением теории *carcino-evo-devo*.**

Нами был предсказано и подтверждено в наших статьях, что эволюционно молодые органы млекопитающих, такие как плацента, молочная железа, простата и др., обладают целым рядом опухолевых признаков и могут быть отнесены к опухолеподобным органам (Kozlov, 2022b). **Особенно интересными в этой связи оказались опухолеподобные свойства жировых тканей при ожирении (Kozlov, 2022c).**

Биологические примеры опухолей, которые сыграли роль в эволюции, включают азотфиксирующие клубеньки бобовых растений; меланоматозные клетки и макромеланофоры рыб *Xiphophorus*; злокачественный папилломатоз и симбиотические ворсинки в желудке некоторых полевок; плаценту млекопитающих и многие другие примеры.

Особое место среди биологических примеров занимает пример метаморфоза морских ежей. Во время наших презентаций в Зоологической станции им. Антона Дорна в Неаполе (Stazione Zoologia Anton Dorn, Naples) и в Национальном научном центре морской биологии им. А.М. Жирмунского во Владивостоке итальянские и отечественные зоологи независимо предположили, что взрослые особи морских ежей развиваются из опухолеподобных структур, расположенных асимметрично с левой стороны личинок (left coelomic pouch) (Wagner et al., 2012).

В докладе будут рассмотрены нетривиальные объяснения теории *carcino-evo-devo* и ее взаимоотношения с другими биологическими теориями.

ИССЛЕДОВАНИЕ АНТИМИКРОБНЫХ СВОЙСТВ ИЗ ЭКСТРАКТОВ ПЛОСКИХ ЕЖЕЙ *SCAPHECHINUS GRISEUS* И *SCAPHECHINUS MIRABILIS*

С.В. Кравченко¹, Б.А. Шабалин¹, А.Л. Дроздов²

¹Институт экологической и сельскохозяйственной биологии (Х-БИО)
Тюменский государственный университет, Тюмень

svkraft@yandex.ru

²Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

anatolyld@mail.ru

Морская среда представляет собой агрессивную среду, где организмы вынуждены разрабатывать различные вещества с широким спектром биологической активности. Гидробионты, которые обитают в морях и океанах, являются источником биологически активных соединений, которые отличаются от тех, что получают из сухопутных растений и животных. Морские организмы производят вещества, которые обладают более сильным действием, чем известные биологически активные соединения. Это открывает новые возможности для исследования и получения инновационных химических соединений. Гидробионты представлены различными группами гидробионтов: бактерии, водоросли, грибы животные. Циклические и линейные пептиды, выделенные из морских гидробионтов, обладают мощными антиоксидантными, противомикробными, цитотоксическими и противовоспалительными свойствами.

Морские ежи являются особенно интересными объектами изучения, так как они обладают врожденной иммунной системой и могут быть потенциальным источником открытия новых антимикробных веществ. Они содержат спиноксром-нафтохиноидные пигменты, которые представляют собой характерную биохимическую особенность морских ежей. Эти пигменты обладают антиоксидантной активностью и могут иметь потенциальные применения в медицине и косметологии.

На данный момент проведено множество научных исследований, посвященных изучению различных аспектов эмбриологии, экологии и влияния выделенных веществ из морских ежей. Одним из интересных нас объектов исследования стали *Scaphechinus mirabilis* и *Sc. griseus*. Экстракцию проводили спиртовым методом и лиофилизировали, лиофилизат был растворен в воде и центрифугированием были убраны крупные частицы, супернатант использовали для определения антимикробной активности.

Активность экстрактов проверяли на нескольких видах бактерий, включая *Pseudomonas aeruginosa* ATCC 28753, *Staphylococcus*

aureus 209P, MRSA, *Escherichia coli* K12, *Bacillus cereus* IP 5832 и *Pectobacterium carotovorum*. Антимикробную активность регистрировали по наличию прозрачных зон отсутствия роста вокруг капель с соответствующим экстрактом. Для контроля использовали раствор гентамицина с концентрацией 1 мг/мл. Данные показали о высокой активности полученных экстрактов, как на грамположительные, так и на грамотрицательные бактерии. Проведение HPLC хроматографии позволило получить разные фракции вещества из обоих организмов, которые также были тестированы на антимикробную активность.

Таким образом, наше исследование подтвердило антимикробную активность экстрактов *Sc. mirabilis* и *Sc. griseus* и показало, что экстракты, полученные из ежей спиртовым способом, являются водорастворимыми и также производят подавление роста условно патогенных микроорганизмов. Дальнейшие исследования направлены на уточнение структур веществ и изучение молекулярных механизмов их действия.

Благодарность. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации в рамках Федеральной научно-технической программы развития генетических технологий на 2019–2027 годы (соглашение № 075-15-2021-1345, Уникальный идентификатор проекта RF 193021X0012).

Литература

1. Drozdov A., Vinnikova V. Russ. J. Dev. Biol., 2010, 41, 37–45.
2. Vasileva E., Mishchenko N., Vo H.M.N. et al. Chem. Nat. Compd., 2017, 53, 356–358.
3. Mishchenko N.P., Vasileva E.A., Fedoreyev S.A. Tetrahedron Lett., 2014, 55, 5967–5969.
4. Yakubovskaya A.Y., Pokhilo N., Mishchenko N., Anufriev V. Russ. Chem. Bull., 2007, 56, 819–822.
5. Mischenko N.P., Fedoreyev S.A., Pokhilo N.D. et al. J. Nat. Prod., 2005, 68, 1390–1393.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ГОЛОТУРИЙ СЕМЕЙСТВА ELPIDIIDAE

А.В. Кременецкая, Н.Е. Будаева, А.В. Гебрук

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

antonina@ocean.ru

Голотурии из семейства Elpidiidae являются одной из самых многочисленных по количеству видов групп среди глубоководных Holothuroidea. Известно ~100 видов эльпидиид, обитающих во всех океанах на глубинах 70–10 000 м, преимущественно в нижней батииали и абиссали. Сущестующая система семейства основана на признаках

внешней морфологии и строения спикул. По общепринятому мнению, большинство родов отличается уникальной комбинацией типов спикул кожи тела и строением и расположением амбулакальных выростов. Систематика эльпидиид надродового уровня остается дискуссионной. Экман (Ekman, 1926) выделил два подсемейства на основе строения спикул – Elpidiinae и Peniagoninae. Однако эта точка зрения была поддержана не всеми исследователями. Молекулярные данные по эльпидиидам крайне отрывочны.

По внешней морфологии и образу жизни Elpidiidae могут быть разделены на две группы: эпибентосные и бенто-пелагические. Эпибентосные эльпидииды (*Elpidia*, *Scotoplanes*) имеют приблизительно равные по размеру вентролатеральные ножки, а также ряды дорзальных папилл. Бенто-пелагические эльпидииды характеризуются подразделением тела на 2 отдела: передний отдел включает шупальцы и несущий их передний конец тела, задний отдел уплощается на конце и несет кайму из сросшихся ножек. Между отделами тела на спинной стороне располагается парус, представляющий собой видоизмененные дорзальные папиллы. К бенто-пелагическим формам относится большая часть семейства. Эволюция и филогенетические отношения вышеперечисленных жизненных форм неоднократно обсуждались разными авторами, и исследование этих вопросов представляет большой интерес.

На основании исследования обширного материала из Северной Атлантики, Северо-Западной Пацифики, Антарктики и других районов, а также был проведен филогенетический анализ Elpidiidae на основании молекулярных данных. Последовательности ДНК были получены для 31 вида, относящихся к 12 родам. Также были использованы данные из Генбанка по 4 видам эльпидиид. Анализ был основан на конкатенированных данных частичных последовательностей двух митохондриальных (COX1 и 16S рДНК) и двух ядерных генов (18S рДНК и H3) и проводился методами максимального правдоподобия и Байесовского анализа.

Филогенетический анализ свидетельствует о монофилии Elpidiidae, а также родов *Ellipinion*, *Elpidia*, *Kolga*, *Peniagone*, *Psychroplanes*, *Rhipidothuria* и *Scotoplanes*. На основании морфологических данных было предположено, что роды *Amperima* и *Achlyonice* могут являться полифилетическими, а ряд видов из рода *Penilpidia* должен быть отнесен к новому роду. На основании молекулярных данных было показано, что *Protelpidia murrayi* находится в кладе *Scotoplanes*, образуя сестринскую кладу с *Scotoplanes globosa* и, таким образом, должен быть отнесен к роду *Scotoplanes*. Также на основании морфологических и молекулярных данных было обнаружено два предположительно новых рода эльпидиид.

Результаты анализа подтверждают важность таких признаков, как форма и расположение амбулакральных выростов, а также тип(ы) спикул кожи стенки тела, для диагностики родов эльпидиид. Так, роды, характеризующиеся наличием мелких С-образных спикул (*Scotoplanes*, *Amperima*, *Ellipinion* и др.) формируют общую кладу, которая, несмотря на слабую поддержку, стабильно выявлялась при разных методах и параметрах филогенетического анализа. Также высокие поддержки были получены для клады, включающей *Rhipidothuria* и предположительно новый род *Elpidiidae*, которые имеют ряды папилл вдоль дорзальной стороны тела. Эта клада была сестринской к кладе *Elpidia*, которая также характеризуется рядами дорзальных папилл.

Анализ реконструкции предковых состояний позволяет предположить, что предковая форма эльпидиид была бенто-пелагической, а эпибентосные формы возникли вторично, по крайней мере, дважды.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЗАВОДСКОЙ РАССАДЫ ЛАМИНАРИИ ЯПОНСКОЙ (*SACHARINA JAPONICA*) ДЛЯ ПИТАНИЯ СЕРОГО МОРСКОГО ЕЖА В ПРИБРЕЖЬЕ ПРИМОРЬЯ

Т.Н. Крупнова

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), Владивосток
tatyana.krupnova@tinro-center.ru, tatyana.krupnova@tinro.ru

Знание состояния кормовой базы и особенностей питания морских ежей необходимы для представления о закономерностях их роста и продуцирования половых продуктов. В свою очередь, степень развитости половых продуктов характеризует уровень воспроизводительной способности популяции, а также сказывается на эффективности промысла, поскольку товарные качества морских ежей зависят от состояния их гонад (икры).

К настоящему времени известно, что морские ежи питаются бурами, зелеными и красными корковыми водорослями, детритом и также они могут поедать мелких мидий, улиток, морских звезд и погибающую рыбу (Fuji, Kawamura, 1970; Nabata, Sakai, 1996; Крупнова, Павлючков, 2000, 2003). Ламинария считается наиболее важной пищей для морских ежей, так как способствует продуцированию качественной икры с хорошими количественными показателями. Так, при питании кораллиновыми водорослями, в частности, литофиллумом (*Lithophyllum yessoensis*) вес гонад ежей в течение всего года очень низкий, но если их в возрасте трех лет и старше перенести на ламинариевые

поля, необходимо всего 3–4 месяца, чтобы гонадный индекс повысился до 15–20% (Agatsuma et al., 1996; Agatsuma et Kawai, 1997; Крупнова, Павлючков, 2003). Питание ежей на ламинариевых плантациях даже при низких рационах увеличивает их соматический и гонадный рост, повышает репродуктивный эффект и плодовитость (Minor, Scheibing, 1997).

Вкусовые качества гонад ежей определяют свободные аминокислоты, причем, глицин и аланин дают сладкий вкус, а валин – горький. При кормлении морских ежей рыбой гонады хорошо развиваются, но имеют горький вкус, что обусловлено значительным преобладанием в их составе валина. При кормлении ежей ламинарией относительное значение глицина и глютамината относительно содержания валина в гонадах всегда выше и вкус таких гонад сладкий. Цвет икры при кормлении ежей ламинарией ярко-желтый или лимонный, что является одним из главных визуальных показателей ее хороших товарных качеств (Hoshikawa et al., 1998).

В прибрежье Приморья серый морской еж является промысловым объектом, товарные качества которого зависят от мест обитания. При добыче его гонадный индекс может достигать до 30% и составлять не более 5% в одно и то же время на полях ламинарии и поселениях корковых водорослей соответственно.

Необходимо учесть, что ламинария и еж обитают на одних и тех же донных каменистых субстратах в море, площадь которых ограничена и при этом еж поедает ламинарию. Нашими исследованиями показано, что эти два гидробионта в процессе взаимного существования выработали комплекс адаптивных механизмов, позволяющих им успешно выживать. Основу этих отношений составляет специализированная ферментная система – ингибирование-активирование пищеварительных трактов серых морских ежей при питании ламинарией.

Так, для ламинарии характерно групповое прорастание и ее развитие происходит только при большом количестве зооспор, что связано с особенностями оплодотворения яйцеклеток водоросли. В результате к весне формируется значительное количество ювенильных спорофитов (до 5 тыс. экз/м²), которые мешают другу развиваться. В этот период увеличивается сезонная пищевая активность ежа – и он поедает проростки ламинарии, которые в этот момент не содержат ингибиторов пищеварительных трактов ежа, поскольку прорастание проростков способствует их дальнейшему благоприятному росту. Однако в настоящее время поля ламинарии в прибрежье Приморья значительно сократились из-за различных причин, и еж не имеет возможности питаться его излюбленной пищей.

В Тихоокеанском филиале «ВНИРО» на о. Попова создан Центр марикультуры, где рассадку ламинарии получают в форсированном режиме за 30–40 дней. Пересаживая заводскую рассадку в места обитания ежа можно улучшить его кормовую базу и, соответственно, товарные качества.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ AMBULACRARIA

В.В. Малахов, О.В. Ежова

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

vmalakhov@inbox.ru

Анализ развития *Ambulacraria* позволяет заключить, что исходно этой группе свойственно две личиночные стадии: долгоживущая планктотрофная личинка со сложным ресничным шнуром и сменяющая ее непитающаяся личинка с кольцевыми ресничными шнурами. Этот тип развития наиболее ярко выражен у голотурий, для которых характерны планктотрофная личинка – аурикулярия и непитающаяся личинка – долиолярия. Для стебельчатых морских лилий также характерны две личинки, сходные с таковыми голотурий: аурикулярия (у морских лилий она не питается) и долиолярия. У большинства *Eleutherozoa* в жизненном цикле имеется только одна планктотрофная личинка, однако у некоторых морских ежей и офиур в развитии сохранилась рудиментарная долиолярия. Отмеченная для иглокожих закономерность характерна и для кишечнодышащих, у которых сначала развивается планктотрофная торнария со сложно устроенным ресничным шнуром, которая сменяется непитающейся личинкой с упрощенным ресничным аппаратом.

Для *Ambulacraria* известен феномен гигантских личинок. У голотурий давно известны необычайно крупные (до 15 мм) аурикулярии с чрезвычайно сложным ресничным шнуром, встречающиеся редко, но по всему Мировому океану. Как оказалось, это личинки глубоководных голотурий из семейства *Synaptidae*. Давно известны сходные по своей организации с торнарией гигантские (до 20 мм) личинки полухордовых *Planctosphaera pelagica*, также встречающиеся чрезвычайно редко в различных районах Мирового океана. Среди недавно открытого семейства глубоководных полухордовых *Torquaratoridae* известны виды с мелкими яйцеклетками, что свидетельствует о планктотрофном развитии. Не исключено, что планктосферы – личинки глубоководных полухордовых.

Работа поддержана грантом РНФ, проект № 23-14-00047.

ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУР И ПРОТИВООПУХОЛЕВОЙ АКТИВНОСТИ СУЛЬФАТИРОВАННЫХ СТЕРОИДНЫХ СОЕДИНЕНИЙ МОРСКИХ ЗВЕЗД

**Т.В. Маляренко, А.А. Кича, О.С. Маляренко,
С.П. Ермакова, Н.В. Иванчина**

Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН,
Владивосток

malyarenko-tv@mail.ru

Метаболиты морских организмов-продуцентов значительно отличаются от метаболитов наземного происхождения и обладают широким спектром биологической активности, среди которой стоит отметить противоопухолевую, противомикробную и иммуномодулирующую. Тип Иглокожие (*Echinodermata*) является одним из самых богатых источников вторичных метаболитов, уступая лидерство только морским губкам, кишечноплостным и морским микроорганизмам.

Морские звезды, являясь типичными обитателями морского дна и активными хищниками по своей природе, продуцируют разнообразные низкомолекулярные биорегуляторы: стероиды, стероидные гликозиды, сфинголипиды, алкалоиды, антрахиноновые пигменты, пептиды, нуклеозиды и т. д. Наибольший интерес для исследователей представляют полярные стероидные соединения, к которым принято относить полигидроксистероиды, гликозиды полигидроксистероидов (монозиды, биозиды, иногда триозиды) и астеросапонины – олигогликозиды с пятью–шестью моносахаридными остатками. Часто стероидные соединения морских звезд могут содержать сульфатную группу, которая обычно располагается при С-3, С-6 или С-15 стероидного ядра или С-24 или С-26 боковой цепи. Стоит также отметить, что астеросапонины в подавляющем большинстве случаев содержат сульфатную группу при С-3 агликона.

За последние годы были получены интересные данные по биологической активности сульфатированных стероидных соединений морских звезд. Так, было показано, что сульфатированные гликозиды полигидроксистероидов, кариниферозид F, 6-*O*-сульфат халитулозида A и 6-*O*-сульфат 4''-*O*-метилхалитулозида A из морской звезды *Asteropsis carinifera* в нетоксичных концентрациях ингибировали формирование колоний опухолевых клеток рака молочной железы и меланомы человека примерно в 2–3 раза эффективней, чем несulfатированные стероидные гликозиды. Также было установлено отсутствие цитотоксического эффекта лептаохотенсозида A из *Lep-tasterias ochotensis* на нормальные эпидермальные клетки мыши JB6 C141 в концентрациях до 200 мкм. В то же время было показано, что

этот гликозид эффективно ингибирует неопластическую трансформацию JB6 Cl41 клеток, индуцированную EGF-фактором. Установлено, что молекулярный механизм антипролиферативного действия лептаохотенсозида А связан с ингибированием фосфорилирования MAP-киназ (ERK1/2 и MCK-1).

Нами была изучена противоопухолевая активность офиуроподобных стероидных дисульфатов из морской звезды *Pteraster marsippus*. Так, была исследована цитотоксическая активность выделенных соединений на моделях 2D и 3D культурах клеток меланомы (SK-MEL-28), карциномы тонкого кишечника (HuTu80) и клеток карциномы молочной железы (ZR-75-1). Было установлено, что хроматографически неразделимая смесь двух стероидных дисульфатов показала значительный ингибирующий эффект на жизнеспособность клеток карциномы молочной железы человека ZR-75-1, в то время как другие тестируемые соединения оказались менее эффективными.

Недавно из же этого же вида морской звезды была получена серия новых стероидных дисульфатов. Все выделенные соединения имеют две сульфатные группы при C-3 и C-21 или C-22 и отличаются друг от друга строением боковых цепей. Для выделенных соединений планируется исследовать цитотоксическую активность на нескольких типах опухолевых клеток, а также их способность ингибировать образование колоний опухолевых клеток.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда, № 23-23-00025.

ОБЗОР ОФИУР РОДА *OPHIOTHOLIA* С ОПИСАНИЕМ НОВОГО ВИДА ИЗ РАЙОНА КЛАРИОН-КЛИППЕРТОН

А.В. Мартынов¹, Т.А. Коршунова²

¹Зоологический музей МГУ, Москва
martynov@zmmu.msu.ru

²Институт биологии развития имени Н.К. Кольцова РАН, Москва
t.korshunova@idbras.ru

Ophiotholia Lyman, 1880 – необычный род офиур с особыми иглами-зонтиками на дистальных сегментах рук. В настоящее время род *Ophiotholia* выведен из состава семейства Ophiacanthidae и относится к семейству Ophiohelidae. Сделан обзор всех известных видов рода. Описан новый вид *Ophiotholia saskia* Eichsteller, Martynov, O'Hara, Christodoulou, Korshunova, Bribiesca-Contreras & Martinez Arbizu, 2023, отличающийся как по морфологическим, так и по молекулярным данным. Приведены микроструктурные морфологические данные, в том числе для видов *Ophiotholia gibbosa* Litvinova, 1992, *Ophiotholia*

montana Litvinova 1981, и *Ophiotholia odisea* Litvinova, 1992. Район Клариион-Клиппертон в Тихом океане богат железомарганцевыми (полиметаллическими) конкрециями, включает большое число неописанных видов из различных групп, и в настоящее время активно изучается. Новые данные для рода *Ophiotholia* предоставляют значимую информацию для систематики, экологии и биогеографии. Обнаружение нового вида одной из самых аберрантных групп Ophiuroidea подчеркивает важность изучения биологического разнообразия района Клариион-Клиппертон.

МОРСКИЕ БЕССТЕБЕЛЬЧАТЫЕ ЛИЛИИ (CRINOIDEA: COMATULIDA) КАК ХОЗЯЕВА ДЛЯ СИМБИОНТОВ

Е.С. Мехова

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
elena.mehova@gmail.com

Морские лилии обладают одним из самых богатых симбиотических сообществ, сравнимых по разнообразию с сообществами губок и кораллов (Deheyn et al., 2006). Современные бесстебельчатые морские лилии демонстрируют значительное разнообразие размеров, образа жизни, предпочитаемых субстратов, времени активности, а также различаются по характеристикам заселения симбионтами (Britayev, Mekhova, 2012). Морские лилии заселяются видами, серьезно различающимися морфологически и экологически. Так, среди массово встречающихся симбионтов морских лилий побережья Вьетнама отмечены полихеты, мизостомиды, десятиногие ракообразные, рыбы. Все эти группы могут одновременно обитать на одной особи хозяина (Britayev, Mekhova, 2011). При этом на морских лилиях практически отсутствуют «случайные» и необлигатные виды симбионтов.

В настоящее время существует ряд работ посвященных оценке биоразнообразия морских лилий, однако их отличает либо концентрация на фауне одного–двух видов морских лилий (Huang et al., 2005; Hempson, Griffiths, 2003), либо крайняя неравномерность размеров выборок (Britayev, Mekhova, 2011), либо сосредоточение на специфичности отдельных видов симбионтов к видам хозяев с игнорированием общих параметров сообществ (Eekhaut et al., 1998; Deheyn et al., 2006). Одно из наиболее полных исследований (Fabricius, Dale, 1993) было проведено на огромной выборке со всего Барьерному рифу. Однако ни один из авторов не сравнивает симбиотические сообщества, формирующиеся на разных морских лилиях как целостные системы. В результате вопрос о различиях между сообществами кринобионтов разных видов хозяев остается открытым.

Мы выбрали 5 наиболее широко распространенных видов бесстельчатых морских лилий в заливе Нячанг: *Himerometra robustipinna*, *Cenometra bella*, *Comaster nobilis*, *Comanthus parvicirrus*, *Annessia bennetti* и провели анализ симбиотических сообществ, ассоциированных с ними. Все эти виды имеют дневную активность, виды *H. robustipinna*, *C. nobilis*, *A. bennetti* обитают на твердых субстратах и располагаются открыто, *C. bella* обитает на горгонариевых кораллах, а *C. parvicirrus* располагается в укрытиях (трещины, норы и т. п.) (Mekhova, Britayev, 2012). В качестве основных анализируемых параметров мы использовали количество видов (видовое богатство) и число особей симбионтов (обилие). Сравнение биологического разнообразия сообществ морских лилий проводилось на 2-х уровнях: как на уровне инфрасообществ отдельных лилий (среднее число видов на хозяина и среднее обилие на хозяина), так и на уровне компонентных сообществ морских лилий.

Наибольшее число видов симбионтов обнаружено на *C. nobilis*, а наименьшее на *C. bella* и *A. bennetti*. На *C. bella* также было обнаружено меньше всего особей симбионтов. Кривые разрежения, построенные по числу проб, подтверждают, что, не смотря на различия в объемах выборок, по каждому виду хозяев, видовое богатство симбиотического сообщества *C. nobilis* наибольшее, а *A. bennetti* и *C. bella* наименьшее. При этом, симбиотические сообщества морских лилий залива Нячанг богаче в видовом отношении, чем приведенные литературные данные. Только данные по *A. bennetti* хорошо соотносятся с аппроксимацией на основе наших результатов. При этом различия в размерах хозяев хорошо описывают только различия в обилии симбиотических сообществ, а вот разнообразие зависит не только от размера хозяина. Также наши данные на основе изотопного анализа наиболее массовых симбионтов из разных групп показывают, что для подавляющего большинства видов основным источником питания является фильтрат морских лилий.

Таким образом, можно выделить следующие параметры, способствующие высокому разнообразию и обилию симбиотических сообществ морских лилий:

Размеры и внешняя морфология. Морские лилии довольно крупные бентосные организмы, обладающие в большинстве своем сложной сильно рассеченной поверхностью тела, которая обеспечивает расположение сразу большого числа симбионтов.

Тип питания. Морские лилии фильтраторы, при этом отфильтрованные на пинулах пищевые частицы транспортируются ко рту по открытым амбулакральным желобкам, где доступны для питания симбионтам, т. е. морские лилии предоставляют богатый источник пищи.

А вот вопрос о высокой степени специализации симбионтов до сих пор открыт. Возможно, решающую роль здесь играют детерентные свойства морских лилий и их ядовитость (Britayev et al., 2013). Возможно, наибольшее значение имеет длительная история формирования этого сообщества (некоторые находки симбионтов известны с ордовика (Арендт, 1985)) и за это время успели сформироваться высокоспециализированные виды, которые быстро вытесняют «случайных».

СИСТЕМАТИКА И ЭВОЛЮЦИОННАЯ ИСТОРИЯ ГЛУБОКОВОДНЫХ МОРСКИХ ЕЖЕЙ СЕМЕЙСТВА POURTALESIIDAE

К.В. Минин¹, А.Н. Миронов¹, Н.Б. Петров², И.П. Владыченская²

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

²Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского,
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

kirill.minin569@gmail.com

Морские ежи семейства Pourtalesiidae широко распространены по всему Мировому океану и преимущественно населяют большие глубины. Большинство представителей семейства имеет сильно модифицированную форму панциря, которая возникла в результате адаптации к зарыванию в грунт и безвыборочному заглатыванию ила. Адаптивные изменения внешнего строения значительно осложняют реконструкцию филогении семейства на основании морфологических данных. Нами была произведена первая масштабная молекулярно-филогенетическая реконструкция семейства с использованием трех митохондриальных и одного ядерного генетических маркеров. Молекулярные и морфологические данные свидетельствуют о том, что в составе семейства Pourtalesiidae должны быть оставлены только два рода – *Pourtalesia* и *Cystocrepis*. Оставшиеся семь современных родов пурталезиид должны быть выделены в новое семейство. Ископаемый род *Galeaster* (верхний мел – палеоцен) также заслуживает обособления в собственное монотипическое семейство. Кроме того, новые данные подтверждают правильность выделения ранее принадлежавшего к семейству Pourtalesiidae вида *Ceratophysa rosea* в отдельный род *Rodocystis* и его принадлежность к семейству Calymnidae.

Pourtalesiidae s. str. и новое семейство, включающее остальные семь современных родов пурталезиид, значительно отличаются друг от друга взаиморасположением пластинок пластрона. Степень разрыва пластрона потеряла адаптивное значение в обоих семействах,

так как не зависит от уровня специализации к зарыванию. Вероятно, разорванный пластрон ранее сформировался у общего предка обоих семейств как следствие удлинения панциря на начальных этапах адаптации к жизни в толще мягких грунтов. Среди признаков, имеющих явное адаптивное значение, степень удлинения панциря является лучшим показателем уровня специализации к зарыванию. Удлинение панциря, наряду с другими морфо-функциональными адаптациями, развивались в обоих семействах параллельно. Реконструкции показывают, что эволюционная история *Pourtalesiidae* s. str. и нового семейства сложнее, чем предполагалось ранее; в обеих группах она включала как усиление, так и ослабление специализации.

Молекулярно-филогенетические данные согласуются с предположением об антарктическом происхождении *Pourtalesiidae* s. str. и нового семейства. В семействе *Pourtalesiidae* s. str. на начальном этапе происходило расселение наименее специализированных форм (филогенетическая линия *Cystocrepis*) вдоль приконтинентальных областей восточной Пацифики. Следующий этап включал широкое расселение более специализированных представителей по всему Мировому океану. Биогеографическая история нового семейства сложнее и на настоящий момент не может быть детально реконструирована. Вероятно, в обоих семействах ослабление специализации и возвращение к обитанию на поверхности осадка связаны с расселением в высокоширотные области (в том числе предполагаемое обратное расселение в Антарктику).

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ ОФИУР В ВЕРХНЕМ КАРБОНЕ САМАРСКОЙ ОБЛАСТИ

**Г.В. Миранцев¹, И.В. Колчин², А.А. Ленгин², В.А. Романенко²,
А.А. Хвощев³**

¹Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
gmirantsev@gmail.com

²Самарское палеонтологическое общество, г. Самара
³г. Самара

Находки сочлененных скелетов ископаемых офиур встречаются исключительно редко. До недавнего времени находки таких целых скелетов офиур в карбоне Европейской части России, за исключением нескольких единичных случаев (Иванова, 1958), в литературе не отмечались. Несмотря на это, отдельные позвонки и боковые пластинки офиур являются характерными компонентами нерастворимого карбонатного осадка в среднем и верхнем карбоне Московской синеклизы (Алексеев, 2001). Новые данные показывают их широкое распростра-

нение по всему среднему и верхнему карбону Подмосковья. Редкие целые экземпляры неописанных офиур известны из отложений московского-касимовского ярусов Подмосковья и гжельского яруса Владимирской области. Активное изучение каменноугольных отложений самарскими палеонтологами-любителями, преимущественно участниками самарского палеонтологического общества (СПО), позволило существенно расширить имеющиеся данные о распространении каменноугольных офиур.

Изученные экземпляры офиур собраны в разное время в 2022–2023 гг. палеонтологами-любителями и участниками СПО. Всего было изучено четыре относительно целых экземпляра и фрагменты от, по крайней мере, четырех других. В настоящее время коллекция офиур хранится в фондах Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Все экземпляры были собраны в разных частях Сокского карьера, однако, по всей видимости, находки происходят из одного стратиграфического уровня, из слоя тонкого органогенно-обломочного известняка, относящегося, вероятно, к ногинскому горизонту гжельского яруса. В данном слое отмечен богатый фаунистический комплекс, представленный преимущественно фораминиферами (фузулинидами), кораллами, моллюсками, разнообразными мшанками, брахиоподами, трилобитами, зубами хрящевых рыб. Другие иглокожие в комплексе представлены криноидеями, морскими ежами и морскими звездами (*Urasterella* sp.).

Образцы препарировались механически и химически, с применением таблеток гидроксида калия КОН.

Обнаруженные офиуры имеют разную степень сохранности. Два целых экземпляра лежат на породе оральной стороной, что позволяет изучить некоторые детали строения диска, два других аборальной стороной, благодаря чему видны детали строения рта. Предварительное изучение показало, что все изученные офиуры относятся к одному и тому же роду и виду. Изученные офиуры относительно небольшие, диаметр диска в пределах 3–5 мм. Диск полностью покрыт табличками. Ротовые щитки треугольные, равносторонние. Руки тонкие. Позвонки полностью слиты. Боковые щитки рук слабовыпуклые. Иглы на боковых щитках короткие.

Офиуры из Сокского карьера наиболее близки к родам *Aganaster* Miller et Gurley, 1891 и *Archaeophiomusium* Hattin, 1967. Оба таксона относятся к палеозойским офиурам «современного облика», которые из-за большого сходства традиционно относили к ныне живущим семействам, преимущественно к *Ophiolepididae* (Hattin, 1967; Hotchkiss, Haude, 2004).

Богатый комплекс иглокожих был ранее обнаружен в разновозрастных отложениях гжельского яруса ногинского горизонта

Мелеховского карьера (окрестности г. Ковров, Владимирская обл.). Оттуда происходят находки нескольких целых офиур (в том числе и сходных с описываемыми экземплярами), а также отмечены криноидеи *Ulocrinus grishini* Mirantsev et Rozhnov, 2011 (Миранцев, Рожнов, 2011), обнаруженные в Сокском карьере. Примечательно, что остатки архаичных офиур рода *Furcaster* Stürtz, 1886, изолированные позвонки и редкие фрагменты скелетов которых встречаются по всему среднему–верхнему карбону в разрезах Подмосковья и Окско-Цнинского вала совместно с позвонками офиур «современного облика», в Сокском карьере не найдены.

Ранняя радиация, эволюция и происхождение палеозойских офиур «современного облика», а также их связь с современными семействами офиур дискуссионна, в частности ввиду установленной полифилии ряда ныне живущих семейств. Именно поэтому, благодаря своей хорошей сохранности, изученный материал представляет большой интерес и важен для дальнейшего детального исследования и сравнения с современными таксонами.

Наличие тонкого прослоя с целыми скелетами иглокожих в отложениях ногинского горизонта гжельского яруса двух удаленных регионов (Самарской и Владимирской областей), вероятно, свидетельствует в пользу единого одномоментного события.

Авторы признательны Р.А. Гунчину (СПО, г. Самара) за техническую помощь, оказанную в ходе написания рукописи, а также Д.А. Малиновскому (С.-Петербург) за препаровку одного из образцов.

СИМБИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ У ПАЛЕОЗОЙСКИХ СТЕБЕЛЬЧАТЫХ ИГЛОКОЖИХ

Г.В. Миранцев, С.В. Рожнов, Г.А. Анекеева, А.А. Крутых

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

gmirantsev@gmail.com

Иглокожие появились в начале кембрийского эволюционного взрыва, а после великой ордовикской эволюционной радиации стали доминирующей группой в палеозойской эволюционной фауне. Благодаря появившимся в ордовике морским лилиям в бентосных сообществах впервые сформировалась метровая ярусность положения над дном (в кембрии она обычно не превышала 10 см). Доминирование во многих бентосных сообществах иглокожих, прежде всего морских лилий, и возникшая ярусность привели к значительной перестройке морских экосистем на рубеже кембрия и ордовика и взаимоотношений между организмами.

Иглокожие обладают прочным известковым скелетом, на котором отражены многие следы симбиотических связей. Современные иглокожие весьма часто выступают в роли хозяев для многих групп бентосных организмов (копеподы, мизостомиды, гастроподы и др). Палеозойское многообразие типа иглокожих способствовало формированию не меньшего разнообразия симбионтов, нередко облигатных. Они хорошо сохраняются в ископаемой летописи и потому позволяют проследить появление и изучить эволюцию симбиотических связей во многих деталях. Часть симбиотических связей появилась еще в кембрии, и в ордовике кембрийские симбионты частично перешли на сформировавшиеся новые группы иглокожих.

Особенно выгодным для организмов являлось поселение на стеблях и теках крупных иглокожих, так как они обеспечивали эпибионту доступ в более высокие слои воды – с большим количеством пищи и лучшими возможностями для расселения личинок. Типичными эпибионтами криноидей были различные кораллы, мшанки, брахиоподы, а также некоторые другие морские лилии. Прижизненный характер обрастания определяется по положению организма-симбионта (полное обрастание фрагмента стебля со всех сторон, направленность верхних частей по направлению вертикальной оси фрагмента), отсутствию обрастания на сочленовных поверхностях организма-субстрата, иногда – реакции со стороны организма-субстрата.

Широкое распространение в палеозое получил криноидно-платицератидный симбиоз, появившийся, начиная с почти одновременного появления морских лилий и гастропод-платицератид, в ордовике. Отмечены случаи сожительства платицератид с другими пельматозойными иглокожими, а именно с бластоидеями и ромбиферами. Характер данных взаимоотношений и отношение платицератид к хозяину могли быть разными: как паразитическими, так и нейтральными (комменсализм).

С палеозойскими иглокожими также связан и целый ряд ихнотаксонов, установленных исключительно по форме внедрения (повреждения) в скелетную ткань хозяина. Систематическое положение оставлявших эти повреждения организмов установить затруднительно. Однако во многих случаях они демонстрируют приуроченность к определенным таксонам иглокожих и исчезают с их вымиранием.

Скелетные образования в форме наружных цист и галлов весьма распространены у современных иглокожих. Как правило, подобные образования являются ответной реакцией на поселение мизостомид и копепод. В ископаемом состоянии цисты и галлы хорошо сохраняются на скелете иглокожих. Для некоторых мезозойских иглокожих, благодаря сравнению с современным материалом, удалось установить

принадлежность отдельных цист (Radwańska, Radwański, 2005; Hess, 2010). Однако палеозойские цисты у иглокожих весьма слабо освещены в литературе. Отдельные цисты на руках морских лилий, сходные с цистами мизостомид, обнаружены в карбоне (Welch, 1974). У современных криноидей мизостомиды поселяются на содержащих относительно большие объемы мягких тканей руках и пиннулах, однако теки и осевые каналы стеблей палеозойских криноидей, как правило, были гораздо больше развиты и существенно шире, чем у современных, что дает возможность предполагать, что мизостомиды поселялись также и на этих частях морских лилий.

Эволюционные перестройки в бентосных сообществах на протяжении всего палеозоя, и особенно на границе палеозоя и мезозоя, способствовали как появлению новых типов взаимоотношений, так и исчезновению некоторых групп симбионтов.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда, № 23-24-00585, <https://rscf.ru/project/23-24-00585/>

ПОИСК ПОТЕНЦИАЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ РЕГЕНЕРАЦИИ ПРОДОЛЬНОЙ МЫШЕЧНОЙ ЛЕНТЫ У ГОЛОТУРИИ *EUPENTACTA FRAUDATRIX* (D'YAKONOV, BARANOVA & SAVEL'eva, 1958)

В.А. Нижниченко, А.В. Бойко, И.Ю. Долматов

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

Nizhnichenko.v.a@gmail.com

Регенерация мышц представляет собой важный гомеостатический процесс, заключающийся в способности к восстановлению миофибрилл в ответ на повреждения и различные травмирующие стимулы. Несмотря на огромный объем знаний о механизмах этого феномена, многие аспекты восстановления мускулатуры остаются не исследованными. Голотурии отличаются превосходными способностями к восстановительным миогенезам, поэтому являются подходящими модельными объектами для исследований в данной области. Наиболее подробно изучена регенерация продольной мышечной ленты (ПМЛ) у голотурии *Eupentacta fraudatrix* (Holothuroidea, Dendrochirotida). Данный процесс хорошо описан на клеточном уровне, однако его молекулярная основа остается неясной. С целью выявить потенциальные генетические регуляторы регенерации мышц, мы провели секвенирование транскриптомов амбулакральных структур *E. fraudatrix*, включая ПМЛ в норме и после повреждения. Мы сфокусировались

на транскрипционных факторах – генах, играющих ключевую роль в регенерации. С помощью анализа дифференциальной экспрессии генов выявлено шесть транскрипционных факторов: Ef-HOX5, Ef-ZEB2, Ef-RARB, Ef-RUNX1, Ef-SOX17, Ef-ZNF318. Каждый из них, кроме Ef-ZNF318 вовлечен в развитие и регенерацию мышц у других животных. Для установления локализации транскриптов данных генов в тканях *E. fraudatrix*, был использован метод гибридизация *in situ* на срезах (SISH). В результате транскрипты всех изученных генов были обнаружены ПМЛ. Мы предполагаем, что найденные гены могут быть вовлечены в регенерацию ПМЛ у голотурий.

ОСЕВАЯ СИММЕТРИЯ ИГЛОКОЖИХ

С.В. Рожнов

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

rozhnov@paleo.ru

Из примерно 20 классов иглокожих лишь пять перешли границу палеозоя и мезозоя и дожили до современности. Все современные и девять ископаемых классов имеют пятилучевую симметрию. Три класса, стилофоры, солюты и цинкты были билатерально-асимметричными и исходно не имели радиальной симметрии. Один класс, объединяющий ктеноцистид и ктеноимбрикат, тоже не имел пятилучевой симметрии, но его скелет был билатерально симметричным. Для филогенетических реконструкций классов требуется сравнение их планов строения и, прежде всего, особенностей осевой симметрии.

Все современные взрослые иглокожие в норме пятилучевые. Но их личинка билатеральная, точнее билатерально-асимметричная, так у нее развиваются только левые передний и средний целомеры, формирующие в процессе онтогенеза амбулакральную систему. В процессе формирования амбулакральной системы левый средний целом, гидроцель, разрастается вокруг пищевода по часовой стрелке (сначала растет слева направо) и замыкается в амбулакральное кольцо. От этого кольца отходят пять радиальных амбулакральных каналов, которые и организуют путем индукционного взаимодействия с ближайшими тканями прямо или опосредованно пятилучевую симметрию пищеварительной системы, скелета и других систем органов. Через гидropору или мадрепорит, то есть через левый передний целом, амбулакральная система сообщается с внешней средой. Параллельно с развитием амбулакральной системы парные задние целомеры перемещаются и у взрослого животного располагаются в стопку. В результате у взрослого животного появляется пять проксимально-

дистальных осей, перпендикулярных орально-аборальной оси. Процессы формирования новых осей в онтогенезе иглокожих наиболее полно и последовательно выражены у морских лилий и активно развиваются после оседания и прикрепления личинки вентральной стороной ее переднего конца. Зачаток рта перемещается с переднего конца прикрепившейся личинки на ее бывший задний конец по брюшной стороне в личиночной плоскости симметрии вдоль переднезадней оси. Этот процесс перемещения рта называется элевацией, или торсией. В некоторых случаях этот процесс не доходит до конца, и у взрослых морских лилий тело, его формирующая новая аборально-оральная ось, не до конца выпрямляется и остается изогнутой. По плоскости этого изгиба можно сопоставить переднезаднюю ось личинки с одной из пяти осей взрослого пятилучевого животного. Эта плоскость E-BC является соседней с плоскостью, в которой у морских лилий расположена гидropopora A-CD. Перемещение ануса в единый с гидropopорой интеррадиус является вторичным и приводит к изгибу кишечника в плоскости, перпендикулярной орально-аборальной оси, то есть в плоскости расположения пяти проксимально-дистальных осей. Каждая из пяти проксимально-дистальных осей является по своему молекулярно-генетическому механизму формирования и терминальному типу роста аналогом или даже гомологом переднезадней оси билатерий, но с оговорками, которые появляются при сравнении с ископаемыми стилофорами, имеющими единственный амбулакр на переднем конце тела.

У морских лилий незаконченный или реже переразвитый в результате гетерохроний торсионный процесс наиболее ярко проявляется среди меловых гемикринид, палеозойских кальцеокринид и некоторых других. Искривление теки всегда по оси E-BC. У спирально свернутых силурийских миелодактилид морфогенетически проявляется торсионный процесс (большая спираль) и прикрепление вентральной частью переднего конца (малая спираль с проксистелой и чашечкой, противоположная большой). Спирали закручены все в той же личиночной плоскости E-BC. **Ярко проявляется наличие торсионного процесса в морфологии взрослых бластозойных иглокожих – искривление тела все в той же плоскости E-BC. Его частое проявление у взрослых животных связано со стабилизацией позы питания в условиях подвижной воды.**

У большинства, а может и у всех вымерших классов радиально симметричных иглокожих иная пятилучевая симметрия по отношению ко всем современным классам. Она основана на трехлучевой симметрии амбулакрального кольца и ветвлении двух из трех радиальных каналов. Пятилучевая симметрия амбулакрального кольца

у каждого из пяти современных классов сформировалась параллельно. Для процесса перестройки трехлучевого амбулакрального кольца в пятилучевое при формировании плана строения морских лилий предложена схема, основанная на формировании сначала трех, а потом пяти зачатков каналов в виде полых щупалец в каждом из пяти амбулакров. Эта схема объясняет существование морфогенетической основы для формирования многоруких, с несколькими руками в каждом радиусе, палеозойских криноидей аллагекринид, катиллокринид и других.

Для интерпретации морфологии раннепалеозойских иглокожих без радиальной симметрии проанализировано наличие или отсутствие некоторых ключевых процессов в их онтогенезе. Анализ изменчивости на родовом уровне положения пищеварительного отростка по отношению к оси тела показывает существование в онтогенезе соллют торсионного процесса, а их исходная форма была прикрепленной и ее филогенетические потомки могли ложиться на грунт правой или левой боковой стороной. Это прояснило систематическое положение этой ветви иглокожих как ответвление от основного ствола после торсии. Пятилучевая симметрия не могла возникнуть у соллют из-за строения пищеварительного отростка, фактически являвшегося продолжением глотки, по крайней мере в своей проксимальной части.

Цинкты, видимо, тоже имели торсионный процесс, так как анус и рот у них сближены. В их филогенезе сначала появлялся левый амбулакр, а потом правый при небольшом разрастании мешковидного гидроцеля по часовой стрелке (слева направо) над пищеводом. По особенностям морфологии их непосредственный предок мог дать начало трехлучевым, а потом и пятилучевым иглокожим.

Самый загадочный класс иглокожих – стилофоры. С ними связаны баталии двух школ: аулакофорной, рассматривавшей стилофор среди иглокожих, и кальцихордатной, рассматривавшей стилофор как хордовых с кальцитовым стереомным скелетом.

Спор не так давно разрешился в пользу аулакофорной теории благодаря уникальным образцам стилофор из ордовика Марокко со следами мягких тканей. На отростке в уникальном образце видны следы амбулакральных щупалец и других структур. За гидropopору обоснованно принимается отверстие у правой адоральной таблички. Но оно расположено справа от переднезадней оси. Так как по всем признакам стилофоры не имели торсионного процесса в своем онтогенезе, то мы вправе ожидать расположение гидropopоры у них слева, а не справа, как у билатерально-асимметричной личинки современных иглокожих. Наблюдаемое правое расположение гидropopоры можно объяснить двумя противоположными гипотезами. Согласно одной из них,

стилофоры энантиоморфны по отношению к другим иглокожим. У них развивались правые целомы вместо левых. Другая гипотеза: в отличие от остальных иглокожих и беспозвоночных в целом стилофоры лежат на спинной, а не на брюшной стороне. В этом проявляется их сходство с хордовыми, которое может объяснить и существование у стилофор жаберных щелей в виде котурнопор.

Билатерально-симметричные иглокожие представлены несколькими родами ктеноциститид и ктеноимбрикат. Гидропора у них не обнаружена. Поэтому неизвестно были ли они внутренне билатеральные, или это только динамическая симметрия скелета. В пользу второго предположения говорит асимметрично расположенная таблички на нижней стороне у *Stenocystis*.

Таким образом, детальное изучение осевой структуры и ее формирование в онтогенезе современных иглокожих позволяет убедительно реконструировать планы строения ископаемых иглокожих и обосновывать их филогенетические связи.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ГОЛОТУРИЙ ПОДКЛАССА PARACTINOPODA И ЭВОЛЮЦИИ ИХ СКЕЛЕТНЫХ СТРУКТУР; ВОЗНИКНОВЕНИЕ СПИКУЛ В ВИДЕ ЯКОРЕЙ

А.В. Смирнов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

sav_11@inbox.ru

Подкласс Paractinopoda с единственным инфраклассом Synaptacea является хорошо очерченной группой голотурий, что подтверждается как морфологическими, так и молекулярно-генетическими данными (Smirnov, 2012; Miller et al., 2017 и др.). **Одной из главных синапоморфий класса Holothuroidea является наличие глоточного кольца – скелетной структуры в передней части тела.** Первые достоверные остатки голотурий известны со среднего ордовика (Reich, 2010). Сегменты глоточных колец, которые можно отнести к ветви Paractinopoda описаны из нижнего–среднего силура (лландоверский / венлокский отделы, ~433 млн) (Reich, 2010). Из карбона (средний пенсильваний, лагерштетт Мазун Крик, США, ~309 млн) известны сегменты и целые глоточные кольца, которые, несомненно, относятся к инфраклассу Synaptacea и обладают признаками свойственными его обеим ветвям – подотрядам Myriotrochina и Synaptina (Reich, Stegmann, 2011). Однако наличие такого синапоморфного для Synaptina признака как углубления для прикрепления ампул щупалец на внешней

стороне сегмента свидетельствует о том, что они скорее всего относятся к предкам современных Synaptina, как и сегменты глоточных колец, найденные в верхнем карбоне Подмосковья (гжельский ярус, 303.7–298.9 млн) (Миранцев, Смирнов, 2019). Имеется сообщение о находке типичных для Myriotrochina сегментов глоточных колец в позднем триасе (карнийский ярус, Италия, ~235 млн) (Reich et al., 2019). Однозначно относящиеся к Myriotrochidae сегменты глоточных колец известны из нижней юры (геттангский/синемюрский ярусы, ~199 млн. л. н.) (Gilliland, 1992) и из поздней юры Швейцарии (оксфордский ярус) (Hess, 1975).

Одним из основных типов склеритов вымерших Synaptacea являются сигмиды (крючки) с замкнутым кольцом. Они известны со среднего девона (~385 млн) до нижнего мела (есть одно проблематичное указание на находку в палеоцене). По строению с ними сходны современные сигмиды свойственные подсемейству Taeniogyriinae, которые обладают не замкнутым кольцом и не известны в ископаемом состоянии.

Из нижнего карбона Германии (визейский ярус, асбийский региоярус, ~338 млн. л. н.) описан вид *Rothamus multiradiatus* со склеритами в виде крючков и колес, сходных с современными «личиночными» колесами Synaptina (Haude, Thomas, 1994), а из нижнего карбона Шотландии (визейский ярус, бригантский региоярус, ~336–334 млн) «ансамбль» склеритов из крючков *Achistrum nicholsoni* и решетчатых пластинок (Etheridge, 1881). Из верхнего карбона описаны склериты в виде колес, которые можно рассматривать как предковые для современных Synaptacea: *Theelia hexacneme* (нижний пенсильваний, атокский ярус, США ~323–315 млн. л. н.) (Summerson, Campbell, 1958) и *Thalattocanthus consonus* (средний пенсильваний, демойнский ярус, США, ~313–307 млн) (Carini, 1962). Колеса, описанные из пермских отложений, имеют монолитную ступицу. Некоторые из них по строению несколько напоминают личиночные колеса Synaptina, а другие имеют отдаленное сходство с колесами современных Myriotrochina.

Фауна нижнего триаса известна плохо, а из среднего и верхнего триаса описано большое количество различных типов склеритов в виде колес, которые относятся к Synaptacea, но многие из них отличаются от современных форм.

Колеса, которые имеют некоторое сходство с современными колесами акантотрохного типа (Myriotrochina) известны начиная со среднего триаса, напр. *Acanthotheelia anisica* и *A. spinosa* (анизийский ярус, Австрия ~242 млн) (Mostler, 1968). В верхнем триасе найдены колеса, чрезвычайно сходные с колесами современного рода *Acanthotrochus*, однако в посттриасовых отложениях колеса этого типа не обнаружены.

Из среднего триаса описано колесо *Theelia* n. sp (нижненорийский подъярус, Австрия ~225 млн. л. н.) (Mostler, Parwin, 1973) похожие на колеса мириотрохного типа современных *Myriotrochina*. Типичные колеса мириотрохного типа постоянно встречаются с нижней юры.

Колеса с монолитной выпуклой ступицей, сходные с современными личиночными колесами *Synaptina*, напр. *Theelia immissorbicula*, *T. alta*, *T. sp.* известны начиная со среднего триаса (анизийский ярус, ~242 млн л. н.) (Speckmann, 1968).

Колеса хиридотидного типа со сложной «звездообразной» структурой ступицы и мелкими зубчиками по краю обода появляются в среднем триасе – *Theelia multiplex* Speckmann, 1968. Имеются, правда, несколько сомнительные указания на нахождение сходных колес в нижнем триасе (Gilliland, 1993). Сходные колеса, но без зубчиков по краю обода под вопросом отмечены из нижнего триаса, и достоверно известны из верхнего. Колеса из юрских отложений практически ничем не отличаются от современных.

Семейству *Synaptidae* свойственны спикулы стенки тела в виде якорей и якорных пластинок. Спикулы несколько сходные с якорными пластинками *Synaptidae* (род *Spandelites*) описаны из верхней юры (оксфордский ярус). Подсемейства семейства *Synaptidae* различаются по строению и развитию якорей и якорных пластинок. Якорные пластинки характерные для подсемейства *Rynkatorpinae* (род *Rigaudites*), известны с верхней юры (оксфордский ярус), а для подсемейств *Leptosynaptinae* (род *Synaptites*) и *Synaptinae* (род *Croneisites*) начиная с палеогена (эоцен, лютетский ярус ~48–41 млн) (Смирнов, 1989; Gilliland, 1993; Smirnov, 1999).

Сходство в строении жала у ископаемых склеритов в форме крючков с замкнутым кольцом и современных сигмоидов с незамкнутым кольцом, несущих мелкие зубчики, с рогами якорей, имеющих сходное строение, возможно указывает на то, что якоря могли возникнуть путем зеркальной дубликации крючков. С появлением в верхней юре якорей из палеонтологической летописи относительно быстро исчезают склериты в виде крючков (последняя достоверная находка из нижнего мела). По-видимому, имела место конкуренция между формами со склеритами в виде якорей и формами со склеритами в виде крючков. И крючки, и якоря могли выполнять сходную функцию, но, возможно, якоря оказались более для ее выполнения приспособлены, что и вызвало распространение форм с якорями и исчезновение форм с крючками.

ГИПОТЕЗА ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВИЧА ГРУЗОВА О СТАНОВЛЕНИИ МЕЛКОВОДНОЙ ФАУНЫ МОРЕЙ АНТАРКТИДЫ (К 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

И.С. Смирнов, А.В. Смирнов, А.В. Неелов

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург
smiris@zin.ru

Отечественные биологические исследования в Антарктике начались в 1955 г. Однако прибрежные участки шельфа невозможно было изучать с морских судов и спустя десять лет в 1965 г. в Советских Антарктических экспедициях стали проводиться исследования антарктических мелководных донных биоценозов с применением легководлазной техники с расположенных на берегу баз. Евгений Николаевич Грузов (1933–2010), будучи энтузиастом применения акваланга в изучении подводных сообществ, принял активное участие в легководлазных гидробиологических подводных экспедициях, организованных лабораторией морских исследований Зоологического института РАН (Смирнов А., 2011а, б; Smirnov A., 2017). Е.Н. Грузов участвовал в трех гидробиологических экспедициях в составе 11 (1965–1966 гг.), 13 (1967–1968 гг.) и 16 (1970–1972 гг.) САЭ. В двух последних экспедициях он был организатором и руководителем гидробиологических работ.

По результатам уже первых исследований мелководной фауны прибрежных районов Антарктиды стало понятно, что она обладает целым рядом особенностей и что выяснение причин этих особенностей, в том числе и особенностей видового состава шельфовой фауны, невозможно объяснить без обращения к истории становления самого антарктического шельфа. В 1974 г. вместе с Анатолием Петровичем Андрияшевым Евгений Николаевич публикует в международном ежегоднике «Наука и Человечество», посвященном 250-летию Академии наук СССР, статью о биологических сообществах у берегов Антарктиды. В ней авторы обращают внимание на мощное оледенение, «которое не может не оказать громадное влияние на подводных обитателей моря». И далее они пишут, что только с учетом многих миллионов лет воздействия оледенения на флору и фауну можно понять необыкновенные явления, которые могли «наблюдать биологические аквалангисты под припайным льдом антарктического побережья».

Е.Н. Грузов заинтересовался особенностями распространения современной шельфовой фауны морских звезд Антарктики. Предварительный анализ вертикального распределения морских звезд шельфа Антарктиды показал, что большинство морских звезд имеют очень широкий диапазон вертикального распределения по глубине от верхней сублиторали шельфа до нижней батииали склона. Помимо феномена эврибатности шельфовой фауны Антарктиды Грузов также

обратил внимание на отсутствие в Антарктиде специфической мелководной шельфовой фауны (Грузов, 1980, 1983б, в).

Е.Н. Грузов понимал, что выяснение этих особенностей невозможно объяснить без привлечения данных по истории оледенения Антарктиды и он обратился к гипотезе П.С. Воронова (1960) о том, что во время максимального оледенения лежащий на грунте ледяной щит распространялся до самого края шельфа. Из этого следовал логичный вывод, что сползание ледника неизбежно должно было повлечь «гибель наиболее консервативной части мелководной фауны и оттеснение» более подвижных (лабильных) ее представителей вниз, на глубины континентального склона.

Результаты анализа распространения морских звезд по глубинам и гипотеза происхождения современной шельфовой фауны Антарктиды были опубликованы в сборнике «Антарктика» под названием «Следы прошлого оледенения в вертикальном распределении морских звезд Антарктики» (Грузов, 1984). Анализ распространения других групп животных – офиур и рыб подтвердил выявленные закономерности распространения фауны антарктического шельфа. Суть гипотезы Грузова состояла в том, что после максимального развития оледенения Антарктиды и развития ледникового щита, простирающегося по шельфу вплоть до его бровки, и снижения уровня Мирового океана шельфовая фауна была практически уничтожена. На границе же шельфа со склоном сохранилась эврибатная фауна, оттесненная развитием шельфового ледника, и здесь формировались зачатки будущей современной фауны. Вторичное заселение шельфа Антарктиды шло параллельно с отступлением ледника на юг и обводнением шельфа из-за вновь повышающегося уровня океана в результате развивающегося глобального потепления. При этом также шел «процесс дифференциации фауны, в соответствии со стратификацией природных условий», который продолжается и в настоящее время, но этот процесс не зашел далеко и отмечается только на уровне биоценотических различий (Грузов, 1983б).

В 1996 г. Т. Брей с соавторами опубликовал статью, в которой авторы независимо пришли к представлениям П.С. Воронова об оледенении всего шельфа Антарктиды и Е.Н. Грузова о происхождении современной шельфовой фауны Антарктиды от эврибатной фауны, сохранившейся на верхних участках материкового склона во время максимального оледенения Антарктиды (Brey et al., 1996).

Особенности видового состава и вертикального распределения прибрежной шельфовой мелководной сублиторальной фауны приконтинентальных морей Антарктиды позволяют выяснить не только причину ее обедненного состава, но и решить проблему становления и орографических особенностей самого антарктического шельфа (Грузов и др., 2018, Smirnov et al., 2019, Неелов, Смирнов, 2020).

НОВЫЕ НАХОДКИ *PSEUDOCNUS LAMPERTI* (OHSHIMA, 1915) (HOLOTHUROIDEA: DENDROCHIROTIDA: CUCUMARIIDAE)

В.Г. Степанов¹, Е.Г. Панина¹, А.В. Смирнов²

¹Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН,
Петропавловск-Камчатский
vgstepanov@inbox.ru, panina1968@mail.ru

²Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург,
sav_11@inbox.ru

Pseudocnus lamperti был описан Осимой (Ohshima, 1915) в статье на английском языке по 82 экземплярам, собранным на 5 станциях в районе западных Алеутских о-вов и Командорских о-вов исследовательским судном «Альбатросс» в 1906 г. (рис. 1). Позднее он опубликовал дополненное описание этого интересного вида, вынашивающего молодь в специальных выводковых камерах, на японском языке (Ohshima, 1918). После Осимы новых данных о строении и распространении этого вида опубликовано не было.

Материалом для настоящей работы послужили сборы Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН (18.07.1989, Курильские о-ва, о. Атласова, глуб. 23 м, водолазный сбор Бажина А. Г., 1 экз.), Института океанологии РАН (НИС «Ак. Келдыш», рейс 22, 25.07.1990, ст. 2293, к западу от о-ва Беринга, 15 экз.), и коллекции, собранные НИС «Академик Опарин», ныне хранящиеся в Зоологическом институте РАН (7 рейс, 1988 г., Курильские о-ва, у острова Парамушир на глубинах 152–170 м. и в районе пролива Рикорда на глубине 155 м., 9 экз.; 14 рейс, 1991 г. в районе Командорских о-вов на глубинах 101–120 м., 28 экз.). По данным каталога коллекций беспозвоночных Музея естественной истории Смитсоновского

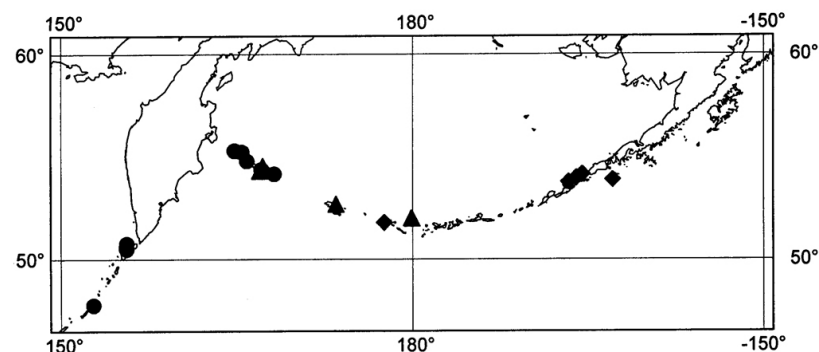


Рис. 1. Распространение *P. lamperti*. Обозначения: треугольник – данные Ohshima; ромб – данные каталога коллекций беспозвоночных Музея естественной истории Смитсоновского института, США (USNM, Smithsonian Institute, USA); кружок – наши данные.

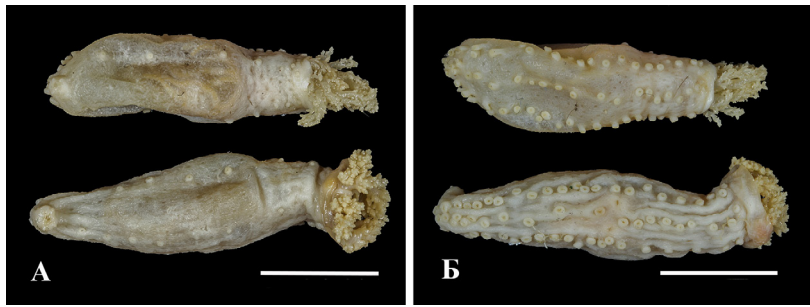


Рис. 2. Внешний вид *P. lamperti*. А – бивиум, Б – тривиум. Длина масштабной линейки 1 см. НИС «Академик Опарин», 14 рейс, ст. 41, у о. Беринга.

института, США (USNM, Smithsonian Institute, USA) в этом музее хранится два экземпляра из сборов ИС «Альбатросс» 1906 г., определенных Осимой (ст. 4784, у о-ва Атту), один из которых обозначен как синтип (USNM 34166), а также определенный Элизабет Дейхманн (Elizabeth Deichmann) материал 1888–1893 гг., собранный у островов Алеутской гряды: порта о-ва Кыска, Крысьи о-ва, глуб. 16–26 м., 1 экз.; из четырех точек в районе Лисьих о-вов (глуб. 75, 102, 132, 507 м, 7 экз.). Ареал распространения *P. lamperti* охватывает Алеутские, Командорские и северные Курильские о-ва (рис. 1) и вид можно рассматривать как эндемик этого района.

Проведено исследование внешней морфологии (рис. 2) и анатомии вида. Строение спикул (рис. 3) из разных участков тела было

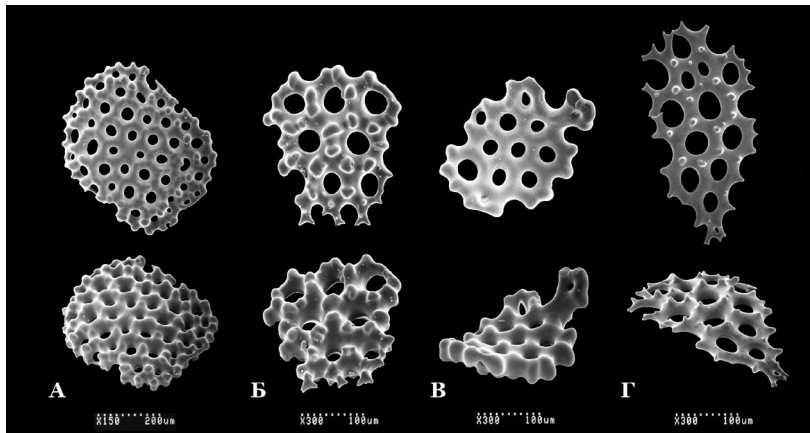


Рис. 3. Спикулы. Верхний ряд – снимки сделаны под углом 0°, нижний ряд – под углом 45°. А – большие спикулы из стенки тела; Б – маленькие спикулы из стенки тела; В – спикулы амбулакральной ножки; Г – спикулы из щупалец. НИС «Академик Опарин», 14 рейс, ст. 41, у о. Беринга.

исследовано при помощи светового и электронного сканирующего микроскопа. Основными типами спикул стенки тела являются крупные толстые массивные пластинки (рис. 3А), между которыми располагаются мелкие также толстые пластинки, для многих из которых характерно наличие трех «шиповатых» выростов на одной из сторон (рис. 3Б).

Литература

Department of Invertebrate Zoology Collections. <https://collections.nmnh.si.edu/search/iz/>
Дата обращения 07.11.2022.

Ohshima H. Report on the Holothurians collected by the United States fisheries Steamer «Albatross» in the Northwestern Pacific during the summer of 1906 // Proceedings of the United States National Museum. 1915. V. 48 (2073). P. 213–291.

Ohshima H. Northwestern Pacific holothurians collected by the U. S. Fisheries Steamer «Albatross» // Dobutsugaku zasshi [Zoological Magazine]. V. 30. P. 228-235 (in Japanese).

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС БАРЕНЦЕВОМОРСКИХ ГОЛОТУРИЙ СЕМЕЙСТВА MOLPADIIDAE ПО РЕЗУЛЬТАТАМ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Н.А. Стрелкова, А.Ю. Рольский

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ ПИНРО им. Н.М. Книповича), Мурманск

natalya.anisimova@mail.ru

На мягких грунтах сублиторально-батиальной зоны Арктического бассейна голотурии семейства Molpadiidae являются обычными и массовыми представителями мегабентоса. Вместе с тем, отсутствие дискретных систематических признаков и широкий диапазон индивидуальной, возрастной и географической изменчивости является причиной неоднозначного трактования видовой структуры этого таксона разными авторами. Всего, в водах атлантического сектора Арктики (включая Баренцево море) описано 5 видов сем. Molpadiidae (*Molpadia borealis* Sars, 1859, *Haplodactyla arctica* von Marenzeller, 1877, *Trochostoma thomsonii* Danielssen et Koren, 1882, *Ankyroderma affine* Danielssen et Koren, 1882 и *A. jeffreysii* Danielssen et Koren, 1882) (Heding, 1935), которые в результате последующих ревизий были сначала сведены к двум видам – *M. borealis* и *M. arctica* (Deichmann, 1936), а позднее – к единому виду с двумя географическими подвидами *M. borealis borealis* и *M. borealis arctica* (Madsen, Hansen, 1994).

В задачи настоящего исследования входило уточнение таксономического статуса представителей семейства Molpadiidae из Баренцева моря, с использованием морфологического и молекулярно-

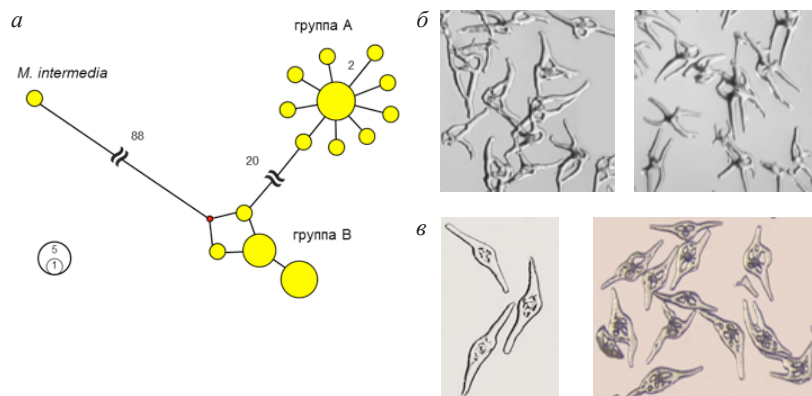


Рис. 1. Медианная сеть гаплотипов для частичной последовательности гена COI мтДНК исследованных голотурий (а). Цифрами обозначено число нуклеотидных замен между вариантами; если число не указано, то расстояние между вариантами равно одной нуклеотидной замене. Красный кружок – гипотетическая предковая последовательность (медианный вектор). Последовательность COI *M. intermedia* (GenBank HM542275.1) – внешняя группа. Примеры характерной формы спикул хвостового отдела особей из группы А (б) и группы В (в).

генетического анализ. Материал был собран в российской части Баренцева моря (от ЗФИ до прибрежных вод Кольского п-ва) в 2020–2023 гг. У 29 разноразмерных (25–161 мм) особей рода *Molpadia* с широким спектром морфологических признаков, были изучены особенности кожных скелетных элементов и частичные последовательности (655 п.н.) митохондриального гена COI, кодирующего субъединицу I цитохромоксидазного комплекса (баркодинг).

По результатам молекулярно-генетического анализа у 29 исследованных голотурий выявлено 14 гаплотипов мтДНК, формирующих две хорошо обособленные (генетические дистанции K2P 0.047) группы особей (А и В на рис. 1,а). Исследование формы спикул хвостового отдела, показало, что все особи из группы А имеют спикулы звездчатой или неправильной формы (рис. 1,б), а из группы В – вытянуто-веретеновидной (рис. 1,в), что согласно диагнозам, предложенным Е. Дейхман (Deichmann, 1936), соответствует видам *M. arctica* (von Marenzeller, 1877) и *M. borealis* Sars, 1859, соответственно. В обеих группах количество фосфатных телец в коже варьирует в широких пределах, а спикулы в форме якорьков и ракетковидных пластинок обнаружены только у особей из группы В (у 11 из 13 исследованных экземпляров), что так же соответствует точке зрения Е. Дейхман на возрастную и индивидуальную изменчивость в пределах

указанных видов (Deichmann, 1936). Вместе с тем, наличие в группе А особей с морфологическими признаками описанного ранее вида *T. thomsonii* Danielssen et Koren, 1882 (отнесенного Е. Дейхман к синонимам *M. borealis* Sars, 1859) дает основание рассматривать этот вид в качестве младшего синонима *M. arctica* (von Marenzeller, 1877).

Таким образом, результаты настоящего исследования позволяют принять, в качестве базовой, точку зрения Е. Дейхман (Deichmann, 1936) о наличии в фауне российской части Баренцева моря двух видов: *M. borealis* Sars, 1859 и *M. arctica* (von Marenzeller, 1877). Вместе с тем, для окончательного подтверждения их видовой самостоятельности необходим анализ последовательностей ядерного генома у представителей обеих групп.

Литература

- Deichmann E. The Arctic species of Molpadia (Holothurioidea) and some remarks on Heding's attempts to subdivide the genus // Journ. Nat. Hist. 10(17). 1936: 452–464.
- Heding S.G. Holothurioidea. Pt I. Apoda. – Molpadioidea. – Gephyrothurioidea // The Danish Ingolf-Expedition. 4(9). 1935: 1–84.
- Madsen F.J., Hansen B. Echinodermata Holothurioidea // Marine invertebrates of Scandinavia, 9. Scandinavian University Press: Oslo, Norway. 1994. 143 p.

ПОЛИГОНАЛЬНАЯ МЫШЕЧНАЯ СТРУКТУРА У ПОЗДНИХ ЛИЧИНОК МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Е. Танкович, А.В. Калачев

Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

akalachev@imb.dvo.ru

Большинство морских ежей имеют в своем жизненном цикле билатерально-симметричную планктотрофную личинку, эхиноплуцеуса. В процессе развития на левой стороне личинки формируется радиально-симметричный зачаток взрослого морского ежа. Основные формообразовательные процессы при этом протекают в месте сближения левого гидроцеля и амниотической полости, образованной впячиванием эктодермы. К тому моменту, когда полностью развита личинка становится компетентной, т.е. способной к метаморфозу, в зачатке взрослого ежа уже сформированы основные системы органов оральной стороны взрослого животного. Кроме того, в амниотической полости располагаются первичные амбулакральные ножки, первичные, а у ряда видов и некоторое число дефинитивных игл. Перед метаморфозом личинка опускается на дно и, если субстрат оказался

подходящим, начинается процесс метаморфоза. В ходе метаморфоза амниотическая полость раскрывается, а находящиеся в ней амбулакральные ножки и иглы выворачиваются наружу. Вместе с этим происходят сжатие и резорбция личиночного эпителия, который замещается дефинитивным эпителием, формирующемся из эпителия стенок амниотической полости. Необходимо отметить, что, несмотря на более чем столетнюю историю исследований метаморфоза морских ежей, многие аспекты этого процесса все еще слабо изучены. Одним из таких аспектов является механизм выворачивания зачатка морского ежа. По данным литературы этот процесс обусловлен сокращением рыхлой сети мышечных клеток, разбросанной в бластоцеле и мышечными клетками эпителия соматоцеля. Вместе с этим, современные исследования миогенеза у личинок морских ежей в основном ограничены ранними этапами личиночного развития и не описывают организацию мышц у поздних и компетентных личинок морских ежей. Выполненное нами исследование поздних личинок морских ежей *Mesocentrotus nudus*, *Scaphechinus mirabilis* и *Strongylocentrotus intermedius* выявило необычную мышечную структуру в проксимальной части личинки. С использованием лазерной сканирующей микроскопии показано, что у поздних, шести- и восьмируких эхиноплутеусов в области перехода желудка в кишку присутствуют несколько крупных скоплений мышечных волокон. Последние располагаются перпендикулярно пищеварительной системе и образуют крупную полигональную структуру, формирующую подобие кольца вокруг пищеварительной системы в месте перехода желудка в кишку. Число сторон у данной структуры у разных особей варьирует от трех до пяти. Разницы в числе сторон между видами не отмечено. У компетентных личинок отмеченная полигональная структура располагается ниже зачатка взрослого ежа и соединяется с ним тонкими мышечными отростками. По нашему мнению, подобная полигональная структура может иметь двойственную роль. Во-первых, в данной области находятся проксимальные отделы скелетных игл, связанные с 3 и 4 парами личиночных рук, и располагающиеся рядом мышцы могут принимать участие в движении этих пар рук. Во-вторых, в ходе метаморфоза благодаря сокращениям полигональной мышечной структуры в проксимальной области личинки происходят сдвиг личиночных рук, раскрытие амниотической полости и выворачивание зачатка взрослого морского ежа. К сожалению, нам не удалось проследить судьбу полигональной мышечной структуры после метаморфоза. Вероятнее всего она принимает участие в формировании мышц на оральной стороне животного, но этот вопрос требует дальнейшего исследования.

РОД *ANATIFOPSIS* – ВТОРАЯ НАХОДКА МИТРАТ В ОРДОВИКЕ ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

С.С. Терентьев

Санкт-Петербург
serge_terentiev@yahoo.com

В 2019 году была опубликована статья о первой находке митрат *Lagynocystis* в отложениях верхнего ордовика Ленинградской области (Rozhnov et al., 2019). С тех пор удалось собрать новый материал по митратам, и обнаружить присутствие еще одного рода – *Anatifopsis* Barrande, 1872.

Находки этого нового для Палеобалтики рода были сделаны на двух разных стратиграфических уровнях: в позднедарривильских отложениях на р. Волхов и в отложениях сандбия на Ижорском плато. Собранный материал на данный момент представляет собой четыре теки хорошей и удовлетворительной сохранности. Три теки, находящиеся на одной поверхности напластования, были найдены в известняках валимской свиты (горизонт ухаку, верхний дарривилл) на р. Волхов. Одна тека найдена в глинах «грязновской» свиты идавереского горизонта (сандбий) в карьере у дер. Жабино. Эта находка сделана в тех же отложениях, из которых происходят описанные ранее экземпляры рода *Lagynocystis*.

Учитывая хорошую сохранность образцов, их интерпретация как представителей рода *Anatofopsis* Barrande, 1872 не представляет затруднений. Тека *Anatifopsis* уплощенно-выпуклая, состоит всего из 6 табличек, из них две очень крупные адоральные таблички образуют большую часть теки. Образец из глин идавереского горизонта (сандбий) наиболее сходен с видом *A. papillatus* (Bassler, 1943) из примерно одновозрастных отложений формации Бромайд Северной Америки. Определение видовой принадлежности *Anatifopsis* из известняков валимской свиты на р. Волхов является задачей будущих исследований.

Род *Anatifopsis* является типичным представителем сем. *Kirkocystidae* Caster, широко распространенного в ордовике. Однако присутствие этого семейства в Палеобалтике до сих пор не было известно, а ограничивалось Гондваной с ее окружением и Лаврентией. Палеогеографическое и стратиграфическое распространение митрат (и класса *Stylophora* в целом) рассматривал в ряде работ Б. Лефевр с соавторами (Lefebvre, 2007; Lefebvre et al., 2014, 2017). В этих статьях они указывали, что наибольшее разнообразие митрат (и всего класса *Stylophora*) было приурочено к рубежу позднего кембрия/раннего ордовика, а наибольшее географическое распространение пришлось на начало позднего ордовика (до хирнантского эпизода оледенения). При этом регионом происхождения служила Гондвана, из которой происходила

экспансия сначала в Лаврентию, затем (в позднем ордовике) в Палеобалтику (Lefebvre et al., 2017). Это не совсем так, так как стилофоры (и митраты, как часть этого класса), уже находились в Лаврентии на том же самом уровне границы кембрия и ордовика, а новые находки говорят о присутствии стилофор в Балтике как минимум с дапингского яруса, а возможно с флоского (Рожнов, 2000).

Лефевр в своей работе 2007 г. приводит распределение биофаций стилофор для регионов низких широт (т.е. для Лаврентии) и высоких широт (Гондваны с ее окружением). Киркоцистиды появляются в этих регионах в самом начале ордовика на мелководном шельфе. Затем хорошо проявлен четко выраженный тренд смещения биофации киркоцистид в сторону более глубоководных отложений с тонкими илами как в Лаврентии, так и в Гондване. Для киркоцистидной биофации делается вывод, что температурный режим играл наиболее важную роль, и данная биофация существовала на тонких илах в холодных и умеренных водах.

Палеобалтика в течение ордовика двигалась из высоких широт к умеренным и низким, которых достигла в начале или середине верхнего ордовика. Интересной особенностью является то, что наши находки стилофор в восточной части Палеобалтики (на территории Ленинградской области) приурочены к мелководным отложениям. Они известны из волховского горизонта (Рожнов, 2000), а теперь из валимской свиты ухакусского горизонта (*Anatifopsis* sp.) и из «грязновской» свиты идавереского горизонта (*Lagynocystis* aff. *pyramidalis* и *Anatofopsis* aff. *papillatus*). Находки из верхнеордовикских отложений приурочены к тонким илами, происходят из глинистой пачки «грязновской» свиты, представлявших собой отложения лагунообразной структуры теплого мелкого моря, окруженной биогермными образованиями (губковыми слоями). Находки из волховского горизонта и из ухакусского горизонта – происходят из известняков, образовавшихся на мелководье. Отложения валимской свиты образовывались в широкой мелководной зоне, которая испытывала периодические осушения.

Выводы

1) В ордовикских отложениях восточной части Палеобалтийского бассейна впервые обнаружены митраты рода *Anatifopsis* Barrande, 1872;

2) эти находки расширяет данные по палеогеографическому распространению митрат в целом, и семейства Kirkocystidae Caster, 1952 в частности;

3) род *Anatofopsis* Barrande, 1872 обнаружен на двух стратиграфических уровнях: в валимской свите ухакусского горизонта (верхний дарривилл) и в «грязновской» свите идавереского горизонта (сандбий);

4) митраты *Anatifopsis* Barrande, 1872 найдены в мелководных отложениях умеренного или теплого бассейна.

ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ЭКСПРЕССИИ ГЕНА АННЕКСИНА (ANX) В ПРОЦЕССЕ РЕГЕНЕРАЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ГОЛОТУРИИ *EUPENTACTA FRAUDATRIX*

Е.С. Ткачева, Е.В. Шамшурина, И.Ю. Долматов

Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

estkacheva@gmail.com

Уникальная способность голотурий к регенерации делает их перспективными модельными объектами для изучения восстановительных процессов [1]. Эти животные способны к эвисцерации (удалению кишки, гонад и других структур через передний или задний конец тела) и быстрому восстановлению утраченных органов. Новая кишечная трубка может формироваться либо за счет дедифференцировки энтероцитов сохранившихся частей пищеварительной системы (*Apostichopus japonicus*), либо в результате трансдифференцировки мезодермальных клеток в энтодермальные (*Eupentacta fraudatrix*) [1–3].

У голотурии *E. fraudatrix* на разных этапах регенерации кишечника вовлечено большое число различных генов, в частности генов, кодирующих компоненты сигнальных путей (Wnt, TGF- β , Hippo, Notch, Hedgehog) [2]. Дальнейший поиск и исследование генов, активирующихся на каждом этапе восстановления внутренних органов голотурии, необходимы для полного понимания этого сложного процесса. Данная работа посвящена изучению экспрессии гена аннексина (ANX) с помощью ПЦР в реальном времени на разных сроках регенерации (3, 5, 7, 10, 14 и 20 сутки) пищеварительной системы голотурии *E. fraudatrix*. В качестве референсных генов были использованы гены тубулина и актина.

Аннексины представляют собой Ca²⁺- и фосфолипидсвязывающие белки, образующие эволюционно консервативное мультигенное семейство, члены которого имеются у всех живых существ. Аннексины участвуют в различных внутриклеточных процессах, начиная от регуляции свойств мембран и заканчивая миграцией клеток, пролиферацией и апоптозом [4]. Некоторые представители этого семейства генов участвуют в росте и метастазировании опухолей [5]. У голотурии *E. fraudatrix*, согласно данным по анализу транскриптома, ANX экспрессируется только в неповрежденной кишке [6]. В этой связи он может служить маркером дифференцирующихся энтероцитов.

С помощью метода ПЦР в реальном времени было показано, что экспрессия ANX отсутствует на начальных этапах восстановления кишечника (3–7 сутки после эвисцерации), поэтому можно

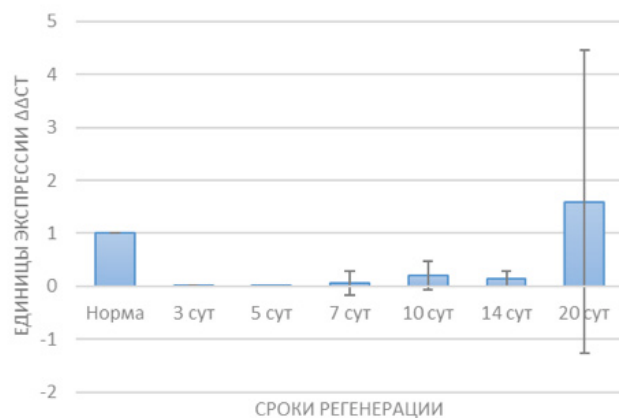


Рис. 1. Динамика экспрессии гена ANX при регенерации пищеварительной системы у голотурии *E. fraudatrix*. Метод $\Delta\Delta Ct$.

предположить, что этот ген не участвует в процессах дедифференцировки и трансдифференцировки. Через 10 суток после эвисцерации, когда начинаются ростовые процессы в тканях, экспрессия гена аннексина составляет около 20% от нормы. Через 20 сут после эвисцерации, когда все органы пищеварительной системы уже сформированы, и происходит специализация клеток кишечника, уровень экспрессии исследуемого гена в 1.5 раза выше, чем в нормальной кишке (рис. 1).

Таким образом, исследование динамики экспрессии ANX у голотурии *E. fraudatrix* дает возможность предположить, что изменение его активности может быть связано с процессами активного роста ткани и дифференцировкой энтероцитов при регенерации кишечника.

Литература

1. Долматов И.Ю., Машанов В.С. Регенерация у иглокожих. Владивосток: Дальнаука. 2007. 212 с.
2. Dolmatov I.Y. Molecular Aspects of Regeneration Mechanisms in Holothurians. *Genes*. 2021, 12, 250.
3. Mashanov V.S., Dolmatov I.Y. Heinzeller T. Transdifferentiation in holothurian gut regeneration. 2006. *Biol. Bull.* 209. 184–193.
4. Gerke V., Moss S.E. Annexins: From structure to function // *Physiol. Rev.* 2002, 87, 331–371.
5. Araujo T.G., Teixeira S., Mota S. et al. Annexin A1 as a Regulator of Immune Response in Cancer // *Hepatology*. 2000. 371–80.
6. Boyko A.V., Girich A.S., Tkacheva E.S., Dolmatov I.Y. The *Eupentacta fraudatrix* transcriptome provides insights into regulation of cell transdifferentiation // *Sci. Rep.* 2020. 10(1):1522.

КЛЮЧЕВЫЕ ПРИЗНАКИ В СИСТЕМАТИКЕ ХЕМИАСТЕРИД: ПРОБЛЕМЫ И РЕШЕНИЯ (ECHINOIDEA, SPATANGOIDA, HEMIASTERIDAE)

Г.С. Ткачева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва

gs.tkacheva@yandex.ru

Отряд Spatangoioda Agassiz, 1840 вызывает особый интерес как один из самых разнообразных и многочисленных отрядов неправильных морских ежей. В связи с переходом к закапывающему образу жизни эта группа приобрела ряд характерных черт с высокой вариативностью. Родственные связи внутри этой группы до сих пор изучены лишь частично. Однако мнения многих авторов (Марков, Соловьев, 2001; Villier et al., 2004; Stockley et al., 2005 и др.) сходятся на том, что одними из древнейших спатангоидов, давшими начало многим более поздним группам, является семейство Hemiasteridae Clark, 1917.

В связи с продолжительной историей эволюции (ранний мел – современность), большим морфологическим разнообразием, распространением по всему миру и длительной историей изучения, в систематике данной группы накопилось множество противоречий. Разными авторами используются различные критерии при выделении родов и подродов, при этом используемые морфологические признаки не всегда точно определяются, а морфологические описания порой недостаточно полны и конкретны, описание часто происходит по одному экземпляру.

В течение долгого времени к хемиастеридам относили все ископаемые виды, у которых присутствует перипетальная фасциола и отсутствует субанальная (Clark, 1917). Многие исследователи в своих работах опираются не только на форму фасциолы, но и на ее расположение на пластинках панциря. Этот признак начал использоваться в систематике спатангоидов относительно недавно, но является весьма информативным таксономическим признаком, позволяющим разграничивать семейства и роды спатангоидов и судить о гомологии фасциол (Smith, Stockley, 2005), поскольку для онтогенеза этих структур существует множество ограничений, начиная с перипрокта, который в ходе развития неправильного морского ежа отделяется от апикальной системы и перемещается на задний конец панциря, заканчивая длиной и углубленностью петалоидов (Марков, Соловьев, 2001).

Помимо наличия преипетальной фасциолы, используются и другие признаки. Так, Мортенсен (Mortensen, 1950) и Неродо (Neraudeau, 1994) определяют семейство Hemiasteridae как морских ежей с выраженными, но не глубокими петалоидами, передняя пара которых

обычно длиннее задней. Апикальная система этмофрактная (Неродо допускает наличие этмолитической апикальной системы в некоторых случаях), с 4, 3 или 2 генитальными порами. Допускает наличие субанальной фасциолы, помимо перипетальной.

Смит и Крох (Smith, Kroh, 2011) выделяют другие специфические признаки. Авторы относят к хемиастеридам спатангоидов с перипетальной фасциолой, удлиненной лабральной пластинкой, несимметрично расположенными эпистермальными пластинками и амбулакральными ножками-присосками на переднем амбулакре.

Самым проблематичным в плане систематики является типовый род семейства. С момента описания, в род *Hemiaster* (Clark, 1917) в течение многих лет относили практически всех ископаемых спатангоидов, у которых присутствует только перипетальная фасциола и этмофрактная апикальная система с 4 генитальными порами.

Разделение рода *Hemiaster* на подроды в очень подробной обзорной работе (Neraudeau, 1994) основано на комбинации признаков, которые имеют примитивное и продвинутое проявление. Это расположение и тип апикальной системы, количество генитальных пор, глубина и расположение петалоидов, степень выраженности передней борозды, размеры и форма пластинок пластрона, наличие субанального бугорка или кия, форма амбитуса, форма задней поверхности панциря. Так, у представителей подрода *H.* (*Hemiaster*) все признаки имеют примитивное проявление.

Некоторые из этих признаков являются спорными, поскольку не имеют конкретных проявлений и различаются лишь в сравнительной степени. Например, расположение апикальной системы является относительным параметром, для определения которого требуется измерение и сравнение с другими видами. Помимо этого, апикальная система в ходе онтогенеза из центра верхней поверхности панциря смещается ближе к заднему краю. Тип апикальной системы у некоторых видов тоже не постоянен. Так, у *Hemiaster akkapschigensis* в ходе постларвального развития апикальная система меняет свою форму с этмофрактной на семиэтнолитическую.

Параметры, по которым оценивается форма и глубина петалоидов, сами по себе являются достаточно спорными, нечеткими признаками, однако очень важными с точки зрения систематики и эволюционной экологии, поскольку степень развития петалоидов тесно связана с образом жизни вида и в целом отражает потребность вида в специальных адаптациях, направленных на повышение интенсивности газообмена. Этот признак тоже претерпевает изменения в ходе постларвального развития, и может различаться у особей одного вида в зависимости от глубины обитания.

Авторы наиболее современной обобщающей сводки по систематике морских ежей The Echinoid Directory (Smith, Kroh, 2011) имеют свои взгляды на состав рода *Hemiaster*. По их мнению, в этот род следует включать виды только с этмофрактной апикальной системой. Кроме того, представители рода имеют полукруглый перистом с сильно выраженной губой, вытянутый лабрум, который заканчивается на уровне третьих амбулакральных пластинок амбулакров I и V, и ассиметричные стерральные пластинки.

Основные трудности в изучении данной группы связаны с наличием серьезных противоречий в систематике и с недостаточной разработанностью критериев выделения таксонов. Для понимания эволюции группы большое значение имеет изучение морфологии и развития современных и ископаемых видов.

ПРОЕКТ «ИГЛОКОЖИЕ»: О ХУДОЖЕСТВЕННОЙ ЦЕННОСТИ НАУЧНЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

В.В. Шарманкина

Художник, кбн
sharman-ka@mail.ru

Коллекция «Иглокожие» – это результат превращения научного исследования в 3д-печатные украшения и аксессуары для одежды. Структура игл морских ежей, спикул морских звезд и голотурий, изученная с помощью сканирующего электронного микроскопа, стала прототипом для дизайна украшений. Элементы, обеспечивающие иглокожим биологическую функцию защиты и опоры, помещенные внутрь коллекции, призваны нести символически поддерживающий смысл для новых носителей из сообщества людей.

ОРГАНИЗАЦИЯ МУСКУЛАТУРЫ ГОНАД МОРСКИХ ЗВЕЗД

У.Е. Шульга¹, А.В. Калачев²

¹Дальневосточный федеральный университет, Владивосток

²Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

akalachev@imb.dvo.ru

Начиная с середины XX в. морские звезды выступают как удобный модельный объект для исследования нейроэндокринных механизмов, регулирующих гаметогенез у беспозвоночных. Это связано с открытием у данной группы иглокожих релаксин-подобного пептидного гормона, – **гонадостимулирующего вещества, производимого радиальными нервами**. Под действием данного гормона

вспомогательные клетки семенников и фолликулярные клетки яичников синтезируют 1-метиладенин, который является естественным индуктором нереста у морских звезд. Несмотря на значительный прогресс в понимании гормональной регуляции гаметогенеза и нереста, достигнутый за последнее десятилетие, многие аспекты данного процесса все еще остаются малоисследованными. Например, все еще непонятен механизм запуска сокращения миоэпителиальных клеток в стенке гонады и инициации нереста. Известно, что у самок морских звезд сокращение миоэпителиальных клеток инициируется прямым контактом желточных оболочек ооцитов. Данные о том, каким образом инициируется сокращение стенки гонад у самцов морских звезд в литературе отсутствуют. Для более глубокого понимания того, каким образом функционирует гонада во время нереста, необходимы данные об организации стенки гонады в преднерестовый период. Нами проведено электронно-микроскопическое исследование стенки гонад морских звезд *Asterias amurensis* и *Patiria pectinifera*. Показано, что стенка гонад обоих видов имеет типичное для морских звезд строение и сформирована несколькими слоями ткани, объединенными в две «сумки», наружную и внутреннюю. Друг от друга «сумки» отделены генитальным целомическим синусом. У обоих исследованных видов в выстилке генитального целомического синуса отмечены миоэпителиальные клетки, расположенные поперек синуса и соединяющие наружную и внутреннюю «сумки». Благодаря этому обеспечивается «сшивка» двух обеих «сумок» в единый слой, что может играть большое значение в ходе нереста, когда необходимо скоординированное сокращение миоэпителиальных клеток в стенке гонады.

**ОПРЕДЕЛЕНИЕ МАТРИКСНЫХ МЕТАЛЛОПРОТЕИНАЗ
В СТЕНКЕ ТЕЛА И ИХ РОЛИ В РЕГЕНЕРАЦИИ
ПОСЛЕ ПОПЕРЕЧНОГО РАЗРЕЗАНИЯ
У ГОЛОТУРИИ *EUPENTACTA FRAUDATRIX***

А.П. Шульга, Н.В. Калачева, И.Ю. Долматов

Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток

alena.lavruk@mail.ru

Одной из важных особенностей живых организмов является способность к восстановлению поврежденных или утраченных тканей и органов. Многие животные могут заживлять кожные раны, регенерировать различные придатки тела и внутренние органы. Регенерация осуществляется за счет миграции клеток организма в место повреждения и участия их в морфогенезе. Основным механизмом

направленной миграции и дифференцировки клеток является взаимодействие их с внеклеточным матриксом (ВКМ). Важнейшим фактором, изменяющим свойства соединительной ткани, являются специальные ферменты – матриксные металлопротеиназы (ММП). ММП – семейство внеклеточных цинк-зависимых эндопептидаз. Они участвуют в изменении структуры ВКМ, входят в состав сигнальных систем и влияют на дифференцировку, апоптоз и пролиферацию клеток. Эти белки играют важную роль в морфогенезе, а также восстановлении и ремоделировании тканей в ответ на повреждение. Основная часть сведений о ММП, включая доменную структуру, механизмы активации и ингибирования, а также роль в морфогенезе, касается ферментов позвоночных животных. В то же время информация о ММП беспозвоночных фрагментарна, а данные об участии этих ферментов в процессе регенерации единичны.

Уникальная способность иглокожих восстанавливать наружные покровы тела и внутренние органы после различных повреждений является важной для исследования ММП и их роли в изменении свойств ВКМ, миграции и трансдифференцировке клеток.

Голотурия *E. fraudatrix* способна восстанавливать продольные мышечные ленты (ПМЛ) после поперечного разрезания. Данный процесс протекает в три этапа: первый (1–5 сут после повреждения) – заполнение раны морулоцитами и амебоцитами, увеличение количества внеклеточного матрикса; второй этап (5–10 сут после повреждения) – активное начало миграции и трансдифференцировки клеток целомического эпителия и формирование ПМЛ; третий этап (20–40 сут после повреждения) – миграция и трансдифференцировка клеток целомического эпителия, рост и соединение концов ПМЛ.

Преыдушие исследования показали, что на ранних сроках после разрезания, на стадии заживления раны и подготовки тканей к регенерации, активируются высокомолекулярные протеиназы. В дальнейшем происходит экспрессия ММП с меньшей молекулярной массой. На поздних стадиях регенерации, в период дифференцировки и формирования утраченных структур, решающее значение имеет экспрессия ММП-подобных белков с более низкими молекулярными массами.

Методом МАЛДИ масс-спектрометрии в гомогенатах тканей стенки тела и мышцы голотурии *E. fraudatrix* было определено две белка ММП с молекулярной массой 47 кДа и 53 кДа. Первый представляет собой ММП16-1, являющейся фурин-активируемой протеиназой. Второй белок (ММП16-2) относится к группе архитипических ММП. У данных протеиназ очень высокая идентичность, но у ММП16-2 отсутствует активируемый фурином мотив RX[K/R]R.

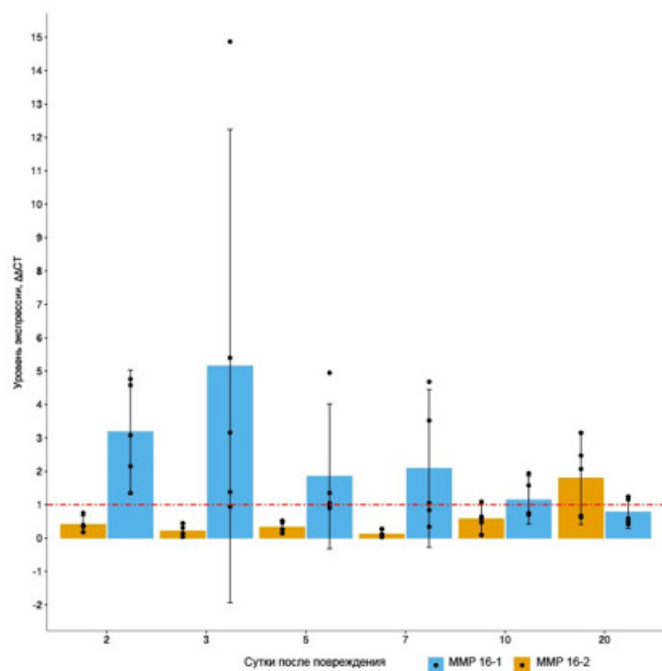


Рис. 1. Изменение уровня экспрессии генов ММП16-1 и ММП16-2 при регенерации стенки тела после повреждения относительно интактных животных. Метод $\Delta\Delta C_t$. Красной пунктирной линией отмечен уровень экспрессии интактных животных (норма).

Для определения роли этих белков в регенерации мышцы проводили анализ экспрессии генов на разных стадиях регенерации ПМЛ методом ПЦР в реальном времени. Исследования проводили на половозрелых особях голотурий *E. fraudatrix*. Повреждение наносили ножницами путем поперечного перерезания стенки тела и правого дорзального амбулакра. Животных фиксировали через 2, 3, 5, 7, 10 и 20 сут после повреждения, использовали по пять животных на каждый срок. Для данных генов провели сравнительный анализ уровня экспрессии в регенерации относительно интактных животных (норма) (рис. 1).

Для ММП16-1 было показано, что наблюдается увеличение транскриптов данного гена на 3 сутки регенерации в среднем в 5.5 раз, затем происходит снижение экспрессии на 5–7 сутки, и к 20 суткам экспрессия приближается к норме. Для гена ММП16-2 показано, что экспрессия значительно снижается относительно нормы к 7 суткам

регенерации, на 10 сутки она стремится к норме, а на 20 сутки регенерации экспрессия увеличивается в 2 раза.

На графике можно отметить животных, уровень экспрессии генов у которых значительно превосходит значение средней экспрессии, а также тех особей, где экспрессия остается в пределах нормы. Данный эффект мы можем объяснить разным физиологическим состоянием голотурий. Так, для гена ММП16-1 показано, что заживление раны после повреждения идет не равномерно, у части животных ген активен уже на 2–3 сутки, а у других животных повышенная экспрессия продолжается и на 5–7 сутки после нанесения раны.

Наши исследования подтверждают роль ММП как белка, участвующего в ремоделировании ВКМ. На первой и второй стадии регенерации ПМЛ мы видим повышение экспрессии ММП16-1, в это время происходят активные процессы перестройки ВКМ, увеличивается количество внеклеточного матрикса, который образует основу для миграции трансдифференцирующих клеток целомического эпителия. В то время как экспрессия ММП16-2 незначительна, а повышается только к 20 суткам, когда активны процессы прорастания мышц, нервов и амбулакров.

ТЕЗИСЫ ДОКЛАДОВ
ТРЕТЬЕЙ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ ПО ИГЛОКОЖИМ
«ОТ ПРОШЛОГО К НАСТОЯЩЕМУ»,
посвященная памяти А.Н. Соловьёва и Ю.А. Арендта
25–26 октября 2023 г.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
2023 г.