



КОНФЕРЕНЦИЯ

Морфогенез в индивидуальном
и историческом развитии:
гетерохронии, гетеротопии
и аллометрия

16–18 апреля 2014 г.

ТЕЗИСЫ

Российская академия наук
Отделение биологических наук

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

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

Программа Президиума РАН
«Проблемы происхождения жизни и становления биосферы»

КОНФЕРЕНЦИЯ

Морфогенез в индивидуальном и историческом
развитии: гетерохронии, гетеротопии и аллометрия

16–18 апреля 2014 г.

ТЕЗИСЫ

Москва 2014



ПЛЕЙОТРОПНЫЙ ЭФФЕКТ МУТАЦИИ *FAS4* ГЕНА ТОПОИЗОМЕРАЗЫ *TOP1* НА РАЗВИТИЕ ПОБЕГА *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH.

Е.В. Альберт¹, У.Н. Кавай-оол², Т.А. Ежова¹

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

² Тувинский государственный университет
eugenealbert2010@gmail.com

Нормальное развитие надземной части организма высших растений зависит от функционирования апикальной меристемы побега (АМП). Идентифицировано большое число генов, регулирующих активность АМП. Тем не менее, роль ряда генов в этом процессе изучена не полностью. Мутантная линия *fasciata 4* (*fas4*) *Arabidopsis thaliana* из коллекции кафедры генетики МГУ содержит мутацию в гене *TOP1* (At5g55300), кодирующем топоизомеразу I. Мутация *fas4* оказывает плеiotропный эффект на широкий ряд признаков, в первую очередь на АМП, структуру стебля, морфологию листьев и органов цветка. Мутанты *fas4* характеризуются увеличением размеров АМП и развитием фасциации стебля, постепенно усиливающейся по направлению к апексу, что свидетельствует об увеличении АМП на протяжении всего онтогенеза растения. АМП мутантов склонна к образованию нескольких точек роста вместо одной у дикого типа, что приводит к формированию широкого лентовидного стебля, состоящего из нескольких слившихся осей, которые могут разделяться без формирования пазухи листа. В местах деления осей образуются крупные клетки, фенотипически сходные с клетками, прекратившими деления и перешедшими к эндоредупликации. По-видимому, области образования крупных не делящихся клеток могут служить «швами» обуславливающими дальнейшее деление стебля на несколько осей или отщеплению отдельных осей от общего тяжа.

Для мутанта *fas4* характерно нарушение филлотаксиса. Число вегетативных узлов у мутантов увеличено, относительно дикого типа, часто формируются группы сильно сближенных узлов или узлы с увеличенным числом органов, разделенные длинными междоузлиями. На границе вегетативной и генеративной частей побега наблюдаются узлы, содержащие как вегетативные, так и генеративные органы или чередование вегетативных и генеративных узлов. Это может объясняться не синхронным формированием узлов на разных слившихся осях и не синхронный переход различных осей к цветению. На стеблях мутантных растений также можно наблюдать очаги эктопической пролиферации, морфологически сходные с семяпочками. Морфология листовых пластинок у растений *fas4* изменена – розеточные листья приобретают характерную ромбообразную форму, и их число уменьшается по сравнению с растениями дикого типа в 1,74 раза. Сильное сокращение числа розеточных листьев может являться следствием ускоренного перехода мутантных растений от формирования розетки к выбору цветоноса.

У растений мутанта *fas4* (особенно выращенных в условиях короткого дня), наблюдается растяжение междоузлий розетки и существенная задержка цветения по сравнению с диким типом, что свидетельствует о нарушении у мутанта рецепции светового сигнала или ответа на него. Плеiotропный эффект, оказываемый мутацией *fas4* на развитие побега *A. thaliana*, свидетельствует о важной роли гена *TOP1* не только в регуляции пролиферативной активности и пространственной организации апикальной меристемы побега, но и в контроле времени зацветания и физиологического ответа на условия выращивания.

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-00122.

АЛЛОМЕТРИЯ У БРАХИОПОД

Г.А. Афанасьева

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
g.afanasjeva@mail.ru*

В процессе индивидуального и исторического развития у разных групп брахиопод наблюдается формирование приспособлений посредством изменения размеров и пропорций органов. Изучение аллометрии у современных брахиопод проводится на онтогенетическом, внутривидовом и межвидовом уровнях и касается стадий индивидуального роста морфологических структур, связанных с различными сторонами физиологии животных, методики измерения этих стадий и составления их количественной характеристики (Peck et al., 1997).

У ископаемых брахиопод исследование аллометрии, как на онтогенетическом, так и на филогенетическом уровне проводятся главным образом в направлении выяснения взаимосвязи размера, формы и функции морфологических образований путем прослеживания их морфогенеза. Динамический анализ последовательных стадий индивидуального роста ряда структур раковины выявил смену их функций в ходе онтогенеза. Так, например, вторичное утолщение несет постоянную функцию накапливающего типа укрепления раковины. У некоторых представителей отряда Spiriferida при достижении определенного критического размера утолщение в области макушки брюшной створки начинает играть стабилизирующую роль при переходе от якорного типа прикрепления животных ножкой к субстрату к свободному лежанию на нем, представляя предвосхищающий функциональный тип (Иванова, 1949; Афанасьева, 1988).

При изучении изменений размера и пропорций органов брахиопод в ходе эволюции основное внимание исследователей обращается на развитие аппарата фильтрации в направлении усиления его вододвижущей функции. У брахиопод со спиральным лофофором, поддерживаемым спиральным брахидием, развитие проходило в направлении усложнения и увеличения размера того и другого. Спиральный брахидий впервые появился в среднем ордовике у представителей отряда Atguriida и состоял из небольшого числа витков спиралей, направленных вершинами медиально и цельного югума или парных югальных отростков. В дальнейшем общим для большинства атрипид было увеличение размера и числа витков спиралей, поворота вершин конусов спиралей от медиального к дорсо-медиальному, или к почти дорсальному и превращения цельного югума в югальные отростки (Sorper, 1986; 2002). Изменение направления вершин конусов спиралей, по-видимому, коррелятивно связано с возрастанием размера лофофора, так как при наличии короткого замочного края у атрипид, лофофор мог значительно увеличиваться только в дорсальном направлении. При этом изменялась форма раковины, которая у ранних представителей отряда обе створки слабо выпуклые, а у более поздних заметно возрастает выпуклость спинной створки. Увеличение мантийной полости, занятой лофофором, приводило к пропорциональному сокращению висцеральной полости и смещению ее в постеро-вентральном направлении. Соответственно менялось положение стенки тела и прикрепленного к ней югума, соединяющего ветви брахидия. Превращение цельного югума в разъединенные югальные отростки можно объяснить изменением рельефа стенки тела в связи с сокращением объема и положения висцеральной полости (Афанасьева, 1989). Увеличение числа и размера спиралей могло также способствовать ломкости югума, в то время как югальные отростки делали конструкцию крупного брахидия более гибкой (Sorper, 2002).

У брахиопод с примитивным типом лофофора в виде трохолофа, шизоолофа и птихолофа с гидростатической поддержкой (отряды Strophomenida, Chonetida,

Productida), в фильтрации, возможно, принимала участие также специализированная мантия, рельеф которой соответствовал бугоркам, гребням и валикам на внутренней поверхности створок, способствуя образованию токов воды внутри раковины (Thayer, 1986; Афанасьева, 1986). У этих брахиопод во всех створках при сохранении примитивности лофофора развитие шло в направлении увеличения размера упомянутых структур, достигая максимума у каменноугольных и пермских форм. В данном случае лофофор и мантия рассматриваются как функционально соединенные пропорционально развивающиеся органы.

У представителей некоторых отрядов брахиопод в ходе филогенеза отмечалось прогрессивное увеличение размеров тела (Newell, 1949), однако эта тенденция повсеместно не прослеживается. Имея в виду мелкий размер кембрийских представителей типа, в отношении брахиопод, по-видимому, можно согласиться с тем, что эволюция скорее шла от мелких форм, чем в направлении крупных (Stenley, 1973; LaBarbera, 1989).

В целом изучение аллометрии у брахиопод позволяет определить направления адаптационного развития в разных ветвях развития этих животных, которые могут служить основой филогенетических реконструкций.

ЧАСЫ, ЗАДЕРЖКИ И ОСЦИЛЛЯЦИИ В МОРФОГЕНЕЗЕ

Л.В. Белоусов

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

Проблема «часов развития» – это вопрос о том, имеются ли в развивающихся организмах счетчики, генерирующие повторяющиеся единицы времени, которые определяют хотя бы некоторые рубежные моменты морфогенеза. Наиболее конкретно этот вопрос можно обсуждать в тех случаях, когда налицо отчетливые осцилляции с определенными ритмами и амплитудами. Примером могут служить гидроидные полипы Thecata. Жизненные циклы их колоний состоят из определенного количества ростовых пульсаций, которые объединяются в пространственно-временные единицы высших категорий. В других таксономических группах животных механизмы столь четкого отсчета времени отсутствуют, но несомненно, что сложная иерархия автоколебаний лежит в основе всех процессов развития, и эволюция морфогенеза связана с их модификациями. Последние часто состоят в регулируемых задержках на различных фазах автоколебаний.

Будет обсуждаться также проблемы отсчета развития в единицах клеточных циклов и проблема «часов сегментации».

ГЕТЕРОХРОНИИ И АЛЛОМЕТРИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ

Ф.В. Большаков, И.А. Косевич

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
fedbolsh@mail.ru*

Представители рода *Halecium* (Oken, 1815) относятся к текатым гидроидным полипам (Hydrozoa, Hydroidolina, Leptothecata). Данный род характеризуется очень маленькой гидротеккой, в которую гидрант не может втянуться полностью. Окончание дифференцировки гидранта происходит уже после выхода из гидротекки. Эта характеристика сближает представителей р. *Halecium* с атекатыми гидроидными полипами (отр. Anthoathecata), для которых характерно увеличение размеров гидранта в течение

всего жизненного цикла. У представителей текатных гидроидов (например, р. *Obelia*, р. *Laomedea* и др.) дифференцировка гидранта завершается до выхода из гидротеки. Нами выдвинуто предположение, что гетерохронии во времени завершения дифференцировки гидранта и аллометрия формирования внешнего защитного скелета (перисарка) лежат в основе дивергенции текатных и атекатных гидроидов на полипоидной стадии.

ГЕТЕРОХРОНИИ РАННЕГО КРАНИОГЕНЕЗА И ИХ РОЛЬ В МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРГЕНЦИИ ПУЧКА ВИДОВ БОЛЬШИХ УСАЧЕЙ *LABEOBARBUS* (TELEOSTEI; CYPRINIDAE) ОЗЕРА ТАНА (ЭФИОПИЯ)

В.Б. Борисов¹, Ф.Н. Шкиль², С.В. Смирнов¹

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

²Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
v.borisov.sev@gmail.com

Большие гексаплоидные африканские усачи р. *Labeobarbus* (= *Barbus*), эндемики озера Тана (Эфиопия), образуют крупнейший пучок видов карповых рыб (Cyprinidae), который состоит из 15 близкородственных симпатрических видов, имеющих предположительно монофилетическое происхождение от *L. Intermedius* – фенотипически полиморфного вида, широко распространённого в водоемах Восточной Африки (De Graaf et al., 2010).

Танские усачи демонстрируют высокий уровень морфологического разнообразия, значительно различаясь между собой по пропорциям головы и тела, положению рта и пластическим признакам головы. Серьёзно различаются они и по экологии – 8 из 15 видов являются хищниками (De Graaf et al., 2008).

Относительно небольшой (не более 15000 лет) возраст пучка танских *Labeobarbus* и отсутствие выраженных генетических различий между его видами (Berrebi, Valiushok, 1998; De Graaf et al., 2010) указывают на высокую скорость морфологической дивергенции. Предполагается, что наиболее вероятным механизмом морфологической дивергенции танских усачей являются гетерохронии (Mina et al., 2001) – изменения времени и темпов онтогенетических процессов, приводящие к изменениям в дефинитивной морфологии. Однако, поскольку онтогенез усачей не был исследован, это предположение оставалось гипотетическим.

Принимая во внимание, что основные морфологические различия усачей связаны с формой и пропорциями черепа, нами были поставлены следующие задачи:

1. Провести сравнительный анализ развития хрящевого и костного черепа пяти видов усачей: *L. intermedius* (предполагаемый анцестральный вид с генерализованной морфологией), *L. brevicephalus* (мелкий раносозревающий планктонофаг), *L. megastoma* и *L. truttiformes* (крупные рыбадные виды), и *L. crassibarbis* (крупный бентософаг).

2. В случае выявления гетерохроний в развитии черепа у изучаемых видов, проанализировать их вероятную роль в процессах дивергенции краниальной морфологии.

Для этого были исследованы онтогенетические серии изучаемых видов. Проведена оценка последовательности и сроков появления хрящевых и костных элементов черепа. Методами геометрической морфометрии проведено сравнение внешней морфологии усачей и отдельных костей черепа, определяющих форму и пропорции головы.

Полученные данные позволили сформулировать следующие выводы:

1. Онтогенез хрящевого черепа является высоко консервативным и протекает сходно у изученных видов.

2. Процессы развития костного черепа менее консервативны: при сходной последовательности появления костей сроки их появления у исследуемых видов существенно различаются.

3. Из-за межвидовых различий во временных параметрах краниогенеза одни и те же кости черепа появляются, растут и дифференцируются в условиях различного пространственного окружения. Это приводит к различиям в их дефинитивной морфологии, а также к изменению формы и пропорций черепа в целом, что хорошо подтверждается методами геометрической морфометрии.

4. Таким образом, обнаруженные различия в сроках появления костей являются гетерохрониями. Соответственно, полученные результаты подтверждают гипотезу о роли гетерохроний в морфологической дивергенции пучка видов больших африканских усачей оз. Тана.

ЭВОЛЮЦИЯ ПОБЕГОВОЙ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ И СИСТЕМЫ ЕЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО КОНТРОЛЯ

Е.А. Быкова, Е.А. Лабунская, Я.В. Косенко, В.В. Чуб

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
katebykova.90@mail.ru*

Побеговая апикальная меристема (ПАМ) образует клетки для построения всех тканей побеговой системы растения. Эволюция наземных растений сопровождалась перестройками в архитектуре ПАМ: изменением количества апикальных инициалей, их формы, расположения, а также возникновением новых функциональных зон меристемы. Усложнению структуры побеговой апикальной меристемы сопутствуют перестройки в плазмодесменной сети и возникновение вторичных плазмодесм в ПАМ. У растений из разных таксонов гены, гомологичные *CLAVATA1*, 2, 3 или *WUSHEL*, взаимодействуя друг с другом, определяют объем побеговой и корневой меристем, влияют на интенсивность делений клеток. При переходе от голосеменных к цветковым растениям функции семейства генов *WOX* специализировались как в пространстве (экспрессия разных генов отдельно в побеговой и корневой меристеме), так и во времени (экспрессия на разных этапах онтогенеза). Генное семейство *CLE*, содержащее гомологи *CLV3*, обширно как у семенных, так и у споровых растений. Функции этих генов не ограничиваются регуляцией объема меристемы. Рецепторные комплексы *CLV1-CLV2*, *CLV2-RPK2* встречаются как у споровых, так у семенных растений, тогда как комплекс *CLV2-SOL2/CRN* является поздним эволюционным приобретением и возникает только у цветковых растений. Таким образом, покрытосеменные растения обладают наиболее сложной сетью регуляции объема меристемы. Нарушения в ее функционировании приводят к возникновению фасцированных форм растений, которые широко известны среди цветковых и голосеменных, но не обнаружены у споровых растений.

АНАЛОГИ ГЕТЕРОХРОНИИ, ГЕТЕРОТОПИИ И АЛЛОМЕТРИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ МИНЕРАЛОВ

Ю.Л. Войтеховский

*Геологический институт Кольского научного центра РАН, Апатиты, Россия
woyt@geoksc.apatity.ru*

Начиная с определений вида и индивида (Linnaei, 1735), биология и минералогия идут рука об руку в разработке базовых концепций. В чём-то опережает биология, в чём-то – минералогия. Теория симметрии с её разновидностями (асимметрия, диссимметрия, антисимметрия, цветная и криволинейная симметрия, симметрия

подобия, гомология...) является их единой платформой. В описании морфогенеза общей является концепция онтогенеза (в меньшей степени – филогенеза). Ее минералогическое содержание изложено в ряде монографий (Григорьев, 1961; Григорьев, Жабин, 1975; Жабин, 1979). Ради уточнения содержания интересно рассмотреть биолого-минералогические параллели на примере понятий гетерохронии, гетеротропии и аллометрии (Naeckel, 1874).

Очевидное и принципиальное отличие состоит в следующем. Согласно бытующему определению, минеральный вид задан как множество природных тел с некоторой (отвечающей одной из 230 групп Фёдорова-Шёнфлиса) однозначно определяемой структурой и фиксированным (в некоторых границах) химическим составом. Количественные вариации химического состава, структуры и внешней формы минерального индивида зависят от условий его образования и меняются в онтогенезе. Но это никоим образом не ведёт к эволюционному изменению минерального вида. Строго говоря, в минералогии нет понятий «предок» и «потомок». В этом контексте понятия гетерохронии, гетеротропии и аллометрии в минералогии не переносимы. В менее строгом смысле они применимы для описания изменчивости места и времени закладки, а также темпов роста частей минерального индивида.

Ввиду сделанных оговорок, примем следующие определения. **Гетерохрония** – изменение времени закладки частей индивида. **Гетеротропия** – изменение места закладки и развития частей индивида. **Аллометрия** – неравномерный рост частей индивида. Разновидности аллометрии:

онтогенетическая – устанавливаемая в онтогенезе индивида или в сравнении разновозрастных индивидов одного вида;

внутривидовая – устанавливаемая в сравнении одновозрастных особей, отличающихся по размеру;

межвидовая – устанавливаемая в сравнении средних значений признака для особей разных видов.

Известны следующие минералогические аналоги перечисленным биологическим феноменам. Пример гетерохронии и гетеротропии – одновременное (и даже отсутствующее в некоторых структурных позициях) появление граней различных простых форм на кристаллах, всегда растущих в изменяющихся природных средах (например, в остывающих расплавах и растворах, непрерывно меняющих химический состав из-за выпадения кристаллизующихся фаз). Онтогенетическая аллометрия – неравномерный рост пирамид соответственных граней кристалла, по-разному ориентированных в питающей среде. Внутривидовая аллометрия – неравномерный рост пирамид соответственных граней у кристаллов одного минерального вида, по-разному ориентированных в питающей среде. Межвидовая аллометрия – неравномерный рост индивидов разных видов в одном парагенезисе (Попов, Попова, 1996).

С другой стороны, огромное разнообразие текстур горных пород, обусловленных разными механизмами кристаллизации расплавов, распределениями зародышей минеральных зерен в пространстве и скоростями их роста, по-видимому, позволяют ввести в обиход понятие популяционной аллометрии, кажется, сегодня отсутствующее в биологии.

Список литературы

- Григорьев Д.П. Онтогенез минералов. Львов: Изд-во Львовского ун-та, 1961.
Григорьев Д.П., Жабин А.Г. Онтогенез минералов. Индивиды. М.: Наука, 1975.
Жабин А.Г. Онтогенез минералов. Агрегаты. М.: Наука, 1979.
Попов В.А., Попова В.И. Парагенезисы форм кристаллов минералов. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 1996.
Naeckel E. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig: Engelmann, 1874.
Linnaei C. Systema naturae sive regna tria naturae systematice proposita per classes, ordines, genera, species. Leyden: Theodorum Haak, 1735.

ГЕТЕРОТОПНАЯ СУБСТИТУЦИЯ ГАРМОМЕГАТНОЙ ФУНКЦИИ НА ПРИМЕРЕ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН BORAGINACEAE

О.А. Волкова, С.В. Полевова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
centaurea57@yandex.ru

Стенка зрелого пыльцевого зерна состоит из двух основных слоев: наружного – экзины и внутреннего – интины (Кремп, 1967; Резникова, 1984; Pollen Terminology, 2009). Экзина, образованная спорополленином, представляет собой водонепроницаемый слой, тогда как состоящая из гемицеллюлозы и пектина интина проницаема для воды (Heslop-Harrison, 1987). Во внешней оболочке имеются специальные участки – апертуры – отвечающие за прорастание (Punt, 1986) и способные к растяжению в зависимости от степени гидратации пыльцевого зерна. Способность пыльцевого зерна изменять свой объем в зависимости от влажности окружающей среды без потери жизнеспособности получило название гармомегата (Wodehouse, 1935; Кремп, 1967; Thanikaimoni, 1986). Апертуры являются предпочтительным участком изгибания спородермы при дегидратации зерна, что объясняется особенностями ультраструктуры спородермы в этих участках – как правило, утолщенной эластичной интиной и редуцированной экзиной. По строению апертуры пыльцевых зерен могут быть простые (борозды и поры) и сложные (Куприянова, Алешина, 1972; Эрдтман, 1956; Erdtman, 1952). Простые апертуры представляют собой участок оболочки пыльцевого зерна, в котором происходит утончение экзины, подстилаемое утолщенной интиной, при этом размеры и форма апертуры совпадают в разных слоях оболочки. Сложные апертуры – участки оболочки, в которых происходит дифференциация на наружную – эктоапертуру и внутреннюю – эндоапертуру, очертания которых не совпадают (Thanikaimoni, 1986). Можно предположить, что формирование в процессе эволюции сложных апертур следует рассматривать как первый этап структурного разделения двух основных функций апертур: формирование пыльцевой трубки оказывается локализованным в области эндоапертуры (оры) – самого эластичного участка оболочки, а функцию гармомегата берет на себя эктоапертура.

Внутри семейства Boraginaceae отмечено огромное разнообразие апертурных типов. Наиболее простым строением обладают трехбороздно-оровые пыльцевые зерна. Такой тип Аветисян (1956) считает исходным для семейства, остальные пыльцевые типы рассматривает как его дальнейшую специализацию в процессе приспособительной эволюции. К признакам специализации можно отнести формирование меридиональных псевдоборозд и экваториальных поясков как дополнительных элементов гармомегатной системы. Псевдоборозды представляют собой специальные области в межапертурных участках, где происходит утончение эктэксины. По своей морфологии они напоминают истинные борозды, но, как показали наши исследования, функционально таковыми не являются, так как через эти участки никогда не происходит прорастание пыльцевого зерна. У пыльцевых зерен с псевдобороздами в выполнении гармомегатной функции принимают участие как апертуры, так и псевдоборозды. Позднее в процессе эволюции эндоапертура приобрела экваториально вытянутую форму, формируя экваториальный пояс, который принял на себя часть гармомегатной функции борозд (Muller, 1979). У пыльцевых зерен *Myosotis palustris*, по нашим данным, элементами гармомегатной системы являются апертуры, меридиональные псевдоборозды, перфорированный покров и треугольные полярные псевдоборозды. Полярные псевдоборозды втягиваются внутрь пыльцевого зерна при дегидратации. Структурно и функционально они сходны с меридиональными псевдобороздами: выход пыльцевых трубок при прорастании через них не происходит. Логическим завершением этого гипотетического ряда, связанного с перераспределением функций

апертур между двумя разными структурами, можно считать возникновение порово-орových апертурных типов. У таких пыльцевых типов происходит редукция экзоапертуры сложной апертуры в результате переноса гармомегатной функции к псевдобороздам. Таким образом, в процессе эволюции пыльцевых типов бурачниковых происходит утрата апертурой гармомегатной функции и, в результате, выполнявшей эту функцию эктоборозды.

Перенос гармомегатной функции от апертур к дополнительным элементам гармомегатной системы может служить способом преодоления противоречий, связанных с выполнением апертурой разных функций (Cotner, 1949). Поэтому мы считаем, что гармомегатная система, включающая только апертуры, сочетающие в себе функции прорастания и гармомегата, более примитивна, а перенос гармомегатной функции на дополнительные структуры можно рассматривать как признак эволюционной продвинутой.

ТИПЫ ГЕТЕРОХРОНИЙ (КЛАССИФИКАЦИЯ ГЕТЕРОХРОНИЙ) НА ПРИМЕРЕ ИГЛОКОЖИХ И ХОРДОВЫХ

Э.И. Воробьева^{1,2}, С.В. Рожнов², Г.В. Миранцев²

¹ *Институт проблем экологии эволюции им. А.Н. Северцова РАН*

² *Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
rozhnov@paleo.ru*

Впервые понятие гетерохронии было введено Эрнстом Геккелем (Haeckel, 1866), который использовал этот термин для обозначения смещения во времени или изменения в порядке закладки отдельных органов, например репродуктивной системы. В дальнейшем многие исследователи не раз возвращались к концепции гетерохроний, дополняя ее новыми понятиями. П. Олберч с соавторами (Alberch et al., 1979) показали, что между предком и потомком развитие может быть как с задержкой (педоморфоз), так и ускорением (пераморфоз). В каждом из двух случаев процесс мог идти тремя путями: с изменением скорости развития (неотения и акселерация), изменением времени начала развития (пост- и предисплейсмент), а также смещением во времени прекращения развития (прогенез и гиперморфоз). В дальнейшем концепция гетерохроний неоднократно дорабатывалась, в частности М. МакНамарой (McNamara, 1986), классификация которого широко используется в настоящее время.

Гетерохронии играют важную эволюционную роль в становлении отдельных групп организмов. Большой интерес представляют случаи гетерохроний, выявленные у иглокожих и хордовых (прежде всего низших тетрапод), так как они позволяют проследить эволюционные изменения на палеонтологическом материале. Иголкожие, как и позвоночные, очень удобная для изучения гетерохроний группа, поскольку хорошо представлена в геологической летописи, а строение их скелета хорошо отражает строение мягкого тела. На основе изучения формирования высших таксонов иглокожих было показано, что становление планов строения происходило путем комбинаций ранее появившихся признаков (Рожнов, 2009). При этом данная комбинаторика осуществлялась очень быстро в результате проявления разного рода гетерохроний, прежде всего педоморфоза. Педоморфное происхождение своеобразного класса современных иглокожих – голотурий, объясняет многие особенности их морфологии (Смирнов, 2013). Многочисленные примеры гетерохроний, описанные у ископаемых иглокожих, прежде всего у морских лилий, стали классическими. Случаи неотения описаны у ряда верхнепалеозойских (прежде всего пермских) морских лилий. Среди них, например, у гипокринид, происходит редукция рук вплоть до полного исчезновения радиальных табличек (Арендт, 1970). Многие из этих неот-

енических форм (Hemistreptacon), напоминают некоторых ювенильных гипокририд, для которых прослежен онтогенез и показано появление радиальных табличек на более поздних стадиях. Происхождение бесстебельчатых катулид от стебельчатых изокририд с постепенной редукцией стебля и образованием на финальной стадии центродорсальной таблички обусловлено педоморфозом (Simms, 1988). У большинства взрослых морских лилий стебель располагается непосредственно на одной оси с кроной, в то время как у личинок стебелевая часть изогнута и расположена под углом к кроновой части. Распрямление стебля происходит в ходе процесса элевации – перемещения рта с переднего на задний конец тела, приводящего к «выпрямлению» передне-задней оси тела и переориентации направления будущего рта (Рожднов, 2012, 2013). У педоморфных палеозойских кальцеокририд и мезо-кайнозойских циртокририд этот процесс не был завершен в онтогенезе, из-за чего стебель примыкает к кроне под углом. У пермских *Limbacrinus* процесс элевации, по-видимому, не остановился, благодаря чему стебель примыкает к кроне с противоположной стороны гомокриридной плоскости. Другим примером гиперморфоza могут служить появившиеся независимо у разных групп кладидных морских лилий гипертрофированные анальные мешки (например, у *Parasciadiocrinus*). По предположению Дж. Лейн (Lane, 1984), в подобных мешках располагались половые железы – гонады. Еще одним примером гиперморфоza могут служить многорукие морские лилии, в частности катиллокринитиды, у которых в процессе эволюции произошло увеличение радиальных каналов и как следствие рук отходящих от одной радиальной таблички.

Примеры выявленных гетерохроний у позвоночных не менее многочисленны. Изменения в развитии, вызванные гетерохрониями, у амфибий встречаются наиболее часто. Они хорошо поддаются экспериментальному исследованию, и полученные результаты можно продуктивно сравнивать с нормальным ходом метаморфоza у родственных форм. Параллельное возникновение ряда признаков тетрапод у саркоптеригий во многом обязано гетерохрониям. Этот процесс получил название тетраподизации. Среди тетраподоподобных кистеперых рыб особенно интересен девонский *Panderichthys*, который по своей морфологии дефинитивно воспроизводит личиночную стадию современной двоякодышащей рыбы – неocerатога (Воробьева, 2009). Это указывает на возможный педоморфный путь механизма тетраподизации.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы гранта РФФИ, № 12-04-01750-а «Палеозойские истоки жизненных форм современных классов иглокожих» и гранта НШ-5928.2012.4.

ВКЛАД САМООРГАНИЗАЦИИ В МОРФОГЕНЕЗ СПОРОДЕРМЫ, НЕЛИНЕЙНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ГЕТЕРОХРОНИЯ СКВОЗЬ «ОКНО» КОЛЛОИДНОЙ ХИМИИ

Н.И. Габараева, В.В. Григорьева

*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
1906ng@mail.ru*

Проанализированы данные по развитию оболочек пыльцевых зерен/спор (спородермы) в свете нашей гипотезы (Gabarayeva, Hemsley, 2006; Hemsley, Gabarayeva, 2007) о значительном участии процессов самоорганизации в формировании сложного паттерна этой структуры. Суть гипотезы: стадии развития спородермы представляют собой последовательные мезофазы самоорганизующейся системы надмолекулярных коллоидных частиц – мицелл. Откуда возникла эта идея? Цепь мицеллярных мезофаз возникает в системах поверхностно-активных веществ (ПАВ) при увеличении их концентрации: изначальные сферические мицеллы агрегируют в цилиндрические

дрические, эти последние – в слой плотно упакованных цилиндров (гексагональная мезофаза), затем образуются пачки бислоев с просветом между бислоями в 8–10 нм (ламинатная мезофаза). Кроме этих основных, существует много промежуточных, часто – причудливых и очень сложных – форм мицелл и мицеллярных агрегатов: стринги, «монетные столбики», губчатая мезофаза, разнообразные биконтинуальные структуры. Все эти морфологические типы мицелл наблюдаются в ходе морфогенеза спородермы, причем в той же последовательности, что и в искусственных коллоидных системах. С некоторыми вариациями, вся эта цепочка превращений наблюдается у всех исследованных нами видов как из близких, так и из отдаленных таксонов, а также просматривается на микрографиях других авторов – при условии, что онтогенез спородермы изучен подробно, без пропусков стадий. В самом деле, периплазматическое пространство микроспор – этой арены для развития спородермы – с начала тетрадного периода заполняется сначала гликопротеинами и липополисахаридами (многие из них являются ПАВ) с образованием гликокаликса, а затем туда же добавляются предшественники и мономеры спорополленина (СП) – жирные кислоты и фенол-пропаноиды (все они – ПАВ). В узком периплазматическом пространстве шириной не более 1000 нм происходит постепенное накопление этих веществ, их концентрация растет, тем самым создаются условия для возникновения динамичной мицеллярной системы, проходящей через ряд самоорганизующихся мезофаз. Накопление и полимеризация СП, этого крайне инертного биополимера, на мицеллярных структурах приводит к их пространственной и химической фиксации и «увекочивает» их на той мезофазе, на которой застает: в виде гранул (сферические мицеллы), столбиков (цилиндрические мицеллы), ламелл с «белыми линиями» (пластинчатые мицеллы с просветом между бислоями), а также многих транзитивных форм (стринги – цепочки или колонки сферических единиц и т. д.).

Все это – морфологические свидетельства в пользу нашей гипотезы. Однако нам удалось получить первые экспериментальные подтверждения гипотезы в ходе моделирования экзино-подобных структур *in vitro*. В ходе такого эксперимента было снято влияние генетических факторов, вещества и их концентрации были выбраны вместо генома, чтобы посмотреть, «на что способна» самоорганизация, освобожденная от его влияния. Используя заменители природных каллозы, гликокаликса и жирных кислот, мы получили ряд экзино-подобных паттернов, сходных с таковыми на разных стадиях развития экзины.

Дискретная природа двух доменов экзины – эктэксины и эндэксины – может быть интерпретирована как фазовый переход к следующей мицеллярной мезофазе. Внезапность, скачкообразность этого перехода связана с нелинейной природой самоорганизующихся процессов. Для нелинейных систем характерны взаимодействия, когда значительные изменения концентрации компонентов системы могут не вызвать ее реорганизации, а при подходе к некоему пределу даже минимальное изменение концентрации компонентов приведет к мгновенной перестройке или коллапсу системы (Bak, Chen, 1991). Фазовый переход объясняет появление не только двух главных доменов экзины, но и формирование разных слоев внутри этих доменов, например, у некоторых представителей сем. Compositae, эктэксина которых состоит из наружного и внутреннего тектума, возникают двойные слои колумелл контрастирующих размеров или сочетание слоев колумелл и гранул, либо их смесь. Нелинейностью самоорганизации объясняется, скорее всего, и то хорошо известное биологам явление, когда близкие виды имеют резко отличающиеся признаки (например паттерны экзины), а отдаленные виды – схожие.

Явления гетерохронии в онтогенезе спородермы выражаются в изменении времени появления и темпа развития гомологичных слоев, например в сдвиге появления

ламеллярной эндэскины с тетрадного периода у голосеменных на пост-тетрадный у покрытосеменных. В свете мицеллярной гипотезы этот сдвиг означает более позднее поступление в периплазматическое пространство липоидных предшественников спорополленина в количестве, достаточном для формирования ламеллярных мицелл. Работа поддержана грантом РФФИ № 14-04-00737.

РОЛЬ ГЕТЕРОХРОНИЙ В ЭВОЛЮЦИИ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ОСЕЙ СОЦВЕТИЙ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Г.В. Дегтярева¹, Р. Классен-Бокхофф [R. Classen-Bockhoff]²

¹ *Ботанический сад, биологический факультет, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова*

² *Institut für Spezielle Botanik und Botanischer Garten, Johannes Gutenberg-Universität, Mainz, Germany, degavi@mail.ru*

В настоящее время, на основании данных о заложении и развитии соцветий, предложено разграничивать три типа репродуктивных меристем: меристема соцветия (МС), флоральная меристема (ФМ) и меристема флоральной единицы (МФЕ) (Classen-Bockhoff, Bull-Hereñu, 2013). Последний тип репродуктивных меристем, часто обнаруживаемый у компактных соцветий, по комплексу признаков больше напоминает флоральную меристему, чем меристему соцветия. Несмотря на то, что МФЕ (как и МС) образует от нескольких до большого количества цветков, как и ФМ характеризуется отсутствием акропетальной активности и формирует примордии в центрипетальном или центрифугальном направлении. Более того, в МС утрата центральной зоны (тип организации меристемы «мантия и ядро») происходит на поздних стадиях морфогенеза, в то время как в МФЕ это имеет место на более ранних стадиях, то есть до формирования цветков. Для МФЕ характерно значительное увеличение меристематической ткани, которая затем полностью используется при формировании плотно расположенных флоральных примордиев (Bull-Hereñu, Classen-Bockhoff, 2011). Таким образом, образование МФЕ может рассматриваться как гетерохрония.

Такой тип морфогенеза часто приводит к формированию соцветий типа головки или корзинки как у представителей семейств астровые (Asteraceae) и ворсянковые (Dipsacaceae). По этой причине было интересно изучить развитие соцветий в семействе зонтичные (Umbelliferae), у которых организация соцветий сравнима с корзинкой астровых. Соцветие у зонтичных – простой или сложный зонтик, главная ось которого сильно укорочена, а цветки расположены на удлиненных цветоножках. Сложный зонтик составлен из многих простых зонтиков, которые в этом случае называются зонтичками.

Изучение развития соцветия у вида *Bupleurum longifolium* subsp. *aureum*, в сравнении с ранее изученными родами, показывает, что репродуктивные меристемы у зонтичных представляют собой МФЕ. Они полностью используются при образовании примордиев, как в случае флоральной меристемы, но образуют не органы цветка, а зонтички и цветки. Меристема зонтика по размеру сходна с меристемой зонтичка. Формирование зонтика (состоящего из зонтичков) включает три этапа фракционирования: 1) меристема зонтика > меристема зонтичка; 2) меристема зонтичка > меристема цветка; 3) меристема цветка > органы цветка. Такое повторяющееся фракционирование можно рассматривать как второй случай гетерохронии.

Таким образом, в развитии соцветий у зонтичных можно наблюдать два аспекта гетерохроний: утрата центральной зоны в репродуктивной меристеме на различных этапах морфогенеза и повторяющееся фракционирование, приводящее к формированию цветков в различное время развития меристемы.

Онтогенетические данные важны для понимания эволюции компактных соцветий, таких как корзинки и зонтики. Существование МФЕ показывает, что формирование сходным образом выглядящих соцветий может быть основано на разных путях онтогенеза. Например, у зонтичных зонтик представляет собой флоральную единицу (формирующуюся из МФЕ), а не кисть с укороченной главной осью (которая формировалась бы из МС) как это полагали ранее.

Список литературы

- Bull-Hereñu K., Classen-Bockoff R.* 2011. Open and closed inflorescences: more than simple opposites. *Journal of Experimental Botany* 62 (1): 79-88.
- Classen-Bockoff R., Bull-Hereñu K.* 2013. Towards an ontogenetic understanding of inflorescence diversity. *Annals of Botany* 112 (8): 1523-1542.

ФОРМИРОВАНИЕ ПЛАНАРНОЙ ПОЛЯРНОСТИ ЭМБРИОНАЛЬНОГО РЕСНИЧНОГО ЭПИТЕЛИЯ ШПОРЦЕВОЙ ЛЯГУШКИ

А.Ю. Евстифеева

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

Ресничный эпителий выстилает полости многих систем органов, и создаёт направленный поток жидкости. Направленные биения ресничек отражают широко распространённое в живом мире явление планарной полярности (ПП). Механизмы локального выравнивания осей ПП исследованы достаточно подробно на молекулярном уровне. Однако остаётся непонятным, что является глобальным ориентирующим фактором, выстраивающим полярности клеток вдоль целого органа. Недавние исследования на куколке дрозофилы показали, что натяжение зачатка крыла выравнивает полярности его клеток вдоль оси натяжения (Aigouy et al., 2010). Это позволяет предположить, что механические напряжения могут быть глобальным ориентирующим фактором.

Мы решили проверить данное предположение на примере эмбрионального ресничного эпителия (РЭ) шпорцевой лягушки *Xenopus laevis*. На стадии хвостовой почки эмбрионы *X. laevis* покрыты ресничным эпителием. РЭ *X. laevis* в качестве модельной системы выбран не случайно: направление полярности ресничных клеток (РК) можно легко определить по направлению создаваемого ими потока окружающей жидкости.

У интактных зародышей *X. laevis* потоки жидкости направлены спереди назад под углом к продольной оси тела – дорсовентально. Мы обнаружили дорсальный домен РК, биения которых были также направлены в переднезаднем направлении, но вентродорсально. Релаксация механического натяжения на стадии ранней нейрулы вызвала изменение данного паттерна потоков: дорсальный регион практически отсутствовал, а в латеральном регионе направление потоков стало ближе к дорсовентральной оси.

На стадии ранней гастрюлы мы изготавливали двойные эксплантаты (сэндвичи) из различных частей крыши бластоцеля, складывая попарно их внутренними сторонами друг к другу и прикалывая их тонкими стеклянными иглами ко дну чашки Петри, покрытому 2 % агаром. Часть сэндвичей мы растягивали примерно на 200 % от первоначальной длины, переставляя стеклянные иглы на большее расстояние друг от друга. После растяжения сэндвичи оставляли при комнатной температуре в MMR до достижения стадии хвостовой почки в контроле и регистрировали направление потоков жидкости, создаваемых РК.

Эксплантация целых крыш бластоцеля (КБс) и ее передних частей (ПКс) привела к нарушению глобального порядка ПП, присущего интактному зародышу.

Треть ПКс и КБс обладала хаотическим паттерном потоков. Однако у остальной части образцов сохранялся ближний порядок ПП: в пределах сэндвичей можно было выделить несколько зон с одинаковым направлением оси ПП. В отличие от КБс и ПКс сэндвичи из задней части крыши бластоцеля (ЗКс) на дорсальной стороне формировали присоску. У них в целом сохранялся глобальный порядок ПП и потоки были направлены от присоски назад, либо радиально расходились от неё.

Известно, что передние части крыш содержат ингибиторы формирования присоски и, если сложить передние и задние части крыш, то присоска в задних частях крыш не образуется (Bradley et al., 1996). Мы решили повторить данные опыты и проверить, меняется ли при этом паттерн потоков в задней части крыши. Оказалось, что по сравнению с ЗКс в сэндвичах из сложенных друг с другом передних и задних половин крыши бластоцеля помимо исчезновения присоски в задних частях крыш происходила хаотизация потоков.

Механическое растяжение ПКс как вдоль, так и поперёк переднезадней оси приводило к восстановлению глобального порядка ПП: число зон с одинаковым направлением ПП уменьшалось, что служило показателем повышения порядка ПП. Отметим, что ось ПП ориентировалась преимущественно перпендикулярно оси растяжения. У ЗКс только поперечное растяжение приводило к повышению порядка ПП, тогда как продольное растяжение приводило даже к некоторой хаотизации порядка ПП. Таким образом, мы показали, что реакции на растяжение различных участков крыш бластоцеля регионально специфичны.

Чтобы определить степень детерминированности ПП в передних и задних частях крыши бластоцеля (КБ) мы провели ортотопные трансплантации с поворотом на 180° передних и задних частей крыши бластоцеля на стадии ранней гастролы. Оказалось, что передние части КБ лучше подстраивают свою полярность под полярность зародыша-реципиента по сравнению с трансплантатами задней части КБ. Это согласуется как с результатами опытов по растяжению, так и с масштабами ближнего порядка. Действительно, трансплантаты из передней части КБ, которые лучше подстраиваются к ПП зародыша-реципиента, сильнее реагируют и на растяжение. Кроме того, меньшие (по сравнению с ЗКс) масштабы их ближнего порядка указывают на меньшую устойчивость их собственной ПП.

Таким образом, на примере ресничного эпителия *X. laevis* мы показали, что в определении направления оси планарной полярности играют важную роль механические напряжения, которые в норме могут быть связаны с гастрულიционными движениями, а также с замыканием нервной трубки и удлинением хорды.

ГЕТЕРОХРОНИИ В РАЗВИТИИ НЕРВНОЙ И ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМ НА РАННИХ ПОСТЛАРВАЛЬНЫХ СТАДИЯХ ЗАДНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ: ОРГАНИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ АРКТИЧЕСКОЙ ДОРИДЫ *CADLINA LAEVIS*

О.В. Зайцева¹, А.Н. Шумеев¹, Т.А. Коршунова², А.В. Мартынов³

¹ Зоологический институт РАН, С-Петербург

² Институт биологии развития РАН, Москва

³ Зоологический музей МГУ, Москва

ovzaitseva@inbox.ru

Гетерохронии являются одними из ключевых явлений, связывающих индивидуальное развитие (онтогенез) с эволюцией. К настоящему времени гетерохронии документированы для подавляющего большинства многоклеточных организмов. Однако, детальные исследования этого важного для понимания эволюционного процесса фено-

мена все еще редки. В настоящем исследовании впервые с применением конфокальной микроскопии, иммуно- и гистохимических методов на тотальных препаратах изучены общее строение и закономерности формирования основных органов и функциональных систем (нервной, мышечной, пищеварительной) на ранних постларвальных стадиях у массового вида арктических голожаберных моллюсков *Cadlina laevis* (L., 1767).

Кладки моллюсков были собраны в середине июля 2013 г. на Белом море в районе ББС ЗИН РАН на глубине 17–20 м и содержались в лабораторных условиях около 1,5 месяцев при 5–10 °С до вылупления моллюсков. Исследования проводили на животных в возрасте от 2 до 5 месяцев. Последних содержали при 5–7 °С на искусственной морской воде, которую регулярно брали из морского аквариума с декоративными рыбами и беспозвоночными: мягкими кораллами, актиниями, моллюсками др. Таким образом, выращиваемые моллюски могли получать питательные вещества и разнообразный корм, предназначенный для морских животных. На первых порах моллюски питались веществами, поступающими к ним из остатков съеданной ими кладки.

В работе представлены обобщенные данные по распределению катехоламинов, ацетилхолинтрансферазы, NADPHd, нейропептидов FMRFамида и субстанции P в центральной и периферической нервной системе моллюсков, а также по особенностям их мышечной системы, которую выявляли с помощью фаллоидина. В работе показаны особенности общей организации центральной и периферической нервной системы, выявлены рецепторные клетки в сенсорных органах, стенке тела, нотуме, ноге и в стенке пищеварительного тракта. Описана общая архитектоника мускулатуры тела и стенки внутренних органов, а также нейромышечные взаимоотношения. Обнаружено, что глаза у *Cadlina laevis* закладываются, как и у других гастропод, в основании ринофор перед церебральными ганглиями и, по-видимому, только потом в ходе онтогенеза оказываются смещенными назад к церебро-педальным коннективам ЦНС.

Двухмесячные животные размером 420–450 мкм (с нотумом) имеют уже сформированную в целом нервную и пищеварительную системы, однако, мускулатура их стенки тела и нотума развита еще слабо. Значительно лучше мышечная система сформирована у пятимесячных моллюсков, имеющих размер 500–550 мкм.

Мозг моллюсков представлен 4 парами сильно сближенных ганглиев, расположенных за глоткой вокруг пищевода. Все основные, присущие взрослым животным нервы и сенсорные органы уже имеются. Головные щупальца (ринофоры) имеют хорошо выраженные карманы, в которые они могут прятаться в случае опасности и мышечные ретракторы. Ганглии окологлоточного нервного кольца и периферическая нервная система содержат многочисленные катехоламинергические нервные элементы. В парных плевральных, педальных и буккальных ганглиях обнаруживаются крупные симметричные катехоламинергические нейроны. Большое количество катехоламинергических рецепторных клеток присутствует в эпителии ноги, нотума, в губах и в стенке пищеварительного тракта. Катехоламин- и холинергические элементы иннервируют мускулатуру ноги, нотума, стенки тела и головы. Нейропептиды (FMRFамид и субстанция P) обнаруживаются, главным образом, в пищеварительной системе, а также в ганглиях ЦНС. Относительно небольшое количество нейропептидсодержащих волокон и клеток образует сплетения в ноге, нотуме, присутствуют в губах и ринофорах. NADPH-диафоразная активность выявлена в периферической нервной системе моллюсков. Она присутствует в рецепторных клетках и нервных сплетениях в губах, ринофорах, в нотуме, в ноге и в стенке тела.

Ранние постларвальные стадии *C. laevis* демонстрируют отчетливые гетерохронии в развитии нервной и пищеварительной систем, а также сенсорных органов, выражающиеся в онтогенетической аллометрии роста отдельных органов. В частности, соотношение длины тела (без нотума около 350 мкм) к длине глотки у пятимесячных

животных в среднем составляет 1,4:1, а у животных размером 5 мм – 3,3:1. При этом соотношение диаметра педальных ганглиев к длине тела у пятимесячных животных составляет в среднем 5:1, а у пятимиллиметровых животных уже 18:1.

Работа поддержана грантом РФФИ, № 13-04-01641а.

ГЕТЕРОХРОНИИ И ГЕТЕРОТОПИИ В ЭВОЛЮЦИИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

И.С. Захаров

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
iszakharov@yandex.ru*

Эволюционные изменения в морфологии так или иначе сопровождаются изменениями в поведении животного и соответствующей нейробиологической базы, что является проявлением целостности организма в индивидуальном развитии (Шмальгаузен, 1938). Нейробиология последних десятилетий анализ организации поведения все в большей степени строит на концепции «центральных генераторов паттернов» (ЦГП), предполагающей модульный принцип работы нейронных ансамблей (Сахаров, 2012). Эта концепция успешно применяется, например, на моделях локомотивной и дыхательной активности как у беспозвоночных, так и у человека. При этом, существенным фактом является лежащая в основе процесса самоорганизации в онтогенезе нервных клеток в ЦГП их химическая (медиаторная) специфичность, а не структурные связи (Roberts et al., 2014).

Исследования механизмов формирования поведения в онтогенезе приводят к представлению об очень древнем происхождении базовых механизмов генерации таких клеточных ансамблей, способных к автономной активности. Представляется, что ЦНС животных разных уровней организации построена в значительной степени из хорошо испытанных, надежных элементарных ЦГП, апробированных, возможно, еще в раннем периоде эволюции многоклеточных, и многие из них были развиты у наших далеких предшественников (Bate, 2001; Ghysen, 2003, 2010). Эти достаточно универсальные механизмы генерации поведенческих актов в ходе эволюционного процесса могут быть интегрированы в разнообразные физиологические функции, могут подвергаться диверсификации, используя в разное время и в новом месте.

Как формирование в онтогенезе, так и функционирование ЦГП контролируется на клеточном уровне химическими (медиаторы, модуляторы) факторами (Fenelon et al., 2004; Katz, 2011), а на уровне генетического контроля существенную роль имеют гомеобоксные гены. Участие этих регулирующих факторов может приводить к торможению развития соответствующего клеточного ансамбля, его выключению в определенный период, или, наоборот, формированию в необычной ситуации. Так, например, мутации в гене *HoxA1*, который у мыши экспрессирован только временно на очень ранней стадии развития продолговатого мозга в ромбомерах r3 и r4, приводит к формированию сверхнормативного респираторного центра (del Toro et al., 2001). Эволюционное изменение схемы регулирования ЦГП, например, выражается в различиях по способности к плаванию у двух близкородственных видов пиявки.

Представляется существенным, что определяющие адаптивную целесообразность базовые клеточные и генетические механизмы, управляющие временем запуска формирования этих модульных клеточных ансамблей, их включением (или выключением) в разнообразные физиологические функции в соответствующих отделах нервной системы, эволюционно консервативны.

Работа поддержана грантом РФФИ 14-04-00875 А.

О ПЕДОМОРФНЫХ ПРОЯВЛЕНИЯХ У СОВРЕМЕННЫХ БРАХИОПОД

О.Н. Зезина

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
kap@ocean.ru

Признаки физического недоразвития у половозрелых форм как одно из направлений эволюции брахиопод неоднократно отмечались на палеонтологическом материале для периодов гидрологических перестроек в условиях замкнутых или неполносолёных водоёмов (Степанов, 1937, 1957; Cloud, 1948; Макридин, 1952) и перед вымиранием фаун во времена глобальных орографических перестроек (Сарычева, Сокольская, Грунт, 1965; Афанасьева, Невеская, 1994). В современной фауне эволюционное закрепление педоморфных признаков параллельно в нескольких отрядах и семействах беззамковых и замковых брахиопод наблюдается: 1 – в интерстициальных условиях между песчинками у уреза воды (*Gwynia capsula* из надсемейства *Gwynioidea*), в литоральных ваннах (*Pumilus antiquatus* из семейства *Kraussinidae*), в подводных пещерах верхней сублиторали (*Simplicithyris kurilensis* из семейства *Tytothyrididae* и *Tethyrhynchia mediterranea* из семейства *Tethyrhynchiidae*); 2 – в условиях быстрых и сильных течений, как например, в заливе Шелихова и проливах Камчатской гряды (*Tytothyris rosimarginata* из семейства *Tytothyrididae*); 3 – при заселении нижней батиали и абиссали (*Pelagodiscus atlanticus* из семейства *Discinidae*, *Neorhynchia strebeli* из семейства *Basiliolidae*, *Abyssothyris wyvillei* из подотряда *Terebratulidina*, *Macandrevia diamantina* из подотряда *Terebratellidina*), в том числе на поверхности железо-марганцевых конкреций (*Oceanithyris juveniformis* из семейства *Dyscolidae* и *Simpliciforma profunda* из надсемейства *Gwynioidea*). При этом среди замковых брахиопод из разных семейств возникают гомеоморфные виды; 4 – мелкие педоморфные замковые брахиоподы характерны также для фоновых зон сестронофагов вокруг гидротермальных источников и на полях холодных высачиваний (*Melvicatalis macroctena* из семейства *Chlidonophoridae*). Проявления педоморфоза выражаются в упрощении структуры раковины и в недоразвитии скелета лофофора вплоть до отсутствия брахиальной петли, что характерно для ювенильных форм в разных семействах. Педоморфный путь эволюции в экстремальных условиях рассматривался И.И. Шмальгаузен (1969) как один из результатов отбора на максимальную экономичность энергетических затрат в онтогенезе. Современные брахиоподы, будучи обычными обитателями наружной кромки шельфов и верхней части склонов материков, островов и подводных поднятий, повторяют этот результат отбора как в мелководье, так и на больших глубинах морей и океанов.

НОВЫЙ МЕТОД АНАЛИЗА ИЗОБРАЖЕНИЙ КЛЕТОЧНОГО СТРОЕНИЯ И ЕГО ВОЗМОЖНОСТИ В РЕКОНСТРУКЦИИ МОРФОГЕНЕЗА ЛИСТА МХОВ

О.В. Иванов¹, М.С. Игнатов², Е.В. Маслова³

¹ Физический институт им. П.Н. Лебедева РАН

² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

³ Белгородский государственный университет
ivanov@td.lpi.ru

Разработан метод оцифровки двумерного изображения клеточного строения, позволяющий легко проводить обмеры параметров десятков и сотен тысяч клеток. Он легко применим для однослойных частей пластинки листа мхов и печеночников после соответствующей оцифровки (см. <http://link.springer.com/>

article/10.1134/S1990519X13010070; <http://arctoa.ru/ru/Archive-ru/20/087-098kletki8.pdf>; <http://arctoa.ru/ru/Archive-ru/22/051-060%20cyrtomnium.pdf>).

В дополнение к морфометрии данный метод позволяет проводить ретроспективную реконструкцию развития листа, что продемонстрировано на примере однослойной части пластинки листа палеозойских протосфагновых мхов, в частности двух разных видов рода *Intia*, *I. variabilis* и *I. vermicularis*, <http://arctoa.ru/ru/Archive-ru/21/23vermicularis-variabilis.pdf>. В частности, данный анализ показал, что при симметричности последних («минус-первых») делений клеток листа, пред- и предпредпоследние («минус вторые» и «минус-третьи») деления клеток у двух изученных видов существенно отличаются. Отличия состоят в степени асимметричности растяжения следующего после деления, что обуславливает различия орнамента клеточной структуры, которые хотя и легко улавливаются глазом, но практически не эксплицируются описательными терминами и не выявляются стандартными морфометрическими методами.

Ретроспективная реконструкция развития листа оказывается более сложной у видов с относительно гомогенным клеточным строением, как, например, у современного рода *Cyrtomnium* (Mniaceae). Однако показанная нами возможность ретроспективного разбора делений клеток в листьях вплоть до «минус-шестого» позволяет измерить асимметричность сестринских клеток, возникающих в результате «минус-первого» и «минус-второго» деления и выявить ее корреляцию с формой листьев.

ГЕТЕРОХРОНИЯ И ГЕТЕРОТОПИИ В ЭВОЛЮЦИОННЫХ ЛИНИЯХ МХОВ

М.С. Игнатов¹, У.Н. Спирина²

¹ *Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН*

² *Тверской государственный университет*
misha_ignatov@list.ru

Мхи – относительно просто устроенные растения, для многих частей которых возможно установить порядок клеточных делений с точностью до сестринских клеток. Гетеротопии, таким образом, здесь осуществляются не в результате изменения положения клеток относительно исходного варианта, а в результате изменения программы их развития. Для определения гетеротопий и гетерохроний мхов важны однозначность исчисления и идентификации морфоструктур и распознавания первых стадий их дифференциации, в частности потому, что отсутствует общепризнанное понимание гомологии некоторых из них.

Выделено 8 типов ствольных клеток у *Physcomitrella* (Kofuji, Hasebe, 2014). Из них 2 относятся к стадии протонемы (хлоронема и каулонема), 5 – к гаметофиту (апикальная клетка стебля, апикальная клетка листа, инициальные клетки ризоидов, антеридиев, архегониев). Наконец, восьмой тип ствольных клеток относится к диплоидному поколению – спорофиту. Известны пока лишь единичные примеры регуляции перепрограммирования развития одних морфоструктур в другие.

Наиболее крупным эволюционным преобразованием мхов, выявляющимся и по данным молекулярной филогенетики, и находкам ископаемых, и по данным сравнительной анатомии, вероятно, следует считать формирование многочисленных защищенных зачатков веточек, достаточно дифференцированных, но при этом способных «засыпать» на ранней стадии развития. Эта гетерохрония во многом обеспечила прогресс Hurnales – одного из 30 современных порядков, возникшего около 150 млн. лет назад, представители которого момтавляют около половины рецентного видового разнообразия мхов и доминируют в большинстве современных экосистем.

Несмотря на то, что филогенетическое дерево мхов в настоящий момент все еще не может считаться окончательным, клады на уровне порядков и семейств за последние пять-семь лет не претерпели сколько-нибудь значительных изменений, что часто случалось 10–15 лет назад. Уточненная таксономия в комплексе со сравнительно-анатомическими и морфологическими данными позволяет сделать следующие заключения:

Приобретение клетками поверхности стебля потенции листа и, как следствие, образование парафиллий является родо- или семейство-специфичным признаком.

Следует различать парафиллии листового и ризоидного происхождения. Изменение топографии ризоидов коррелирует с филогенией групп на уровне семейства. Возможные места возникновения ризоидов в родственных группах являются зонами, производящими специализированные органы вегетативного размножения.

Места заложения мужских гаметангиев относительно женских гаметангиев (у большинства мхов терминальных) обычно специфичны для видов, иногда родов, гораздо реже – таксонов более высокого ранга. В большинстве крупных родов и семейств можно наблюдать широкий спектр вариаций по этому признаку.

В качестве примера резкого отклонения от общего плана строения можно привести позднепалеозойский род *Rhizinigerites*, имевший безлистные оси, на которых иногда располагались пучки ризоидов. В современной флоре единственным аналогичным примером можно считать род *Takakia*, наиболее базальный в филогении мхов, имеющий два типа осей, один из которых также представлен безлистными столонами. Многочисленные отличия этих родов не позволяют рассматривать их как родственные, но указывают на высокую своеобразии *Rhizinigerites*, требующее, вероятно, его выделения в отдельный таксон высокого порядка.

Таким образом, общий план строения мхов, существующий, по крайней мере, с позднего карбона, допускает лишь ограниченное число гетеротопий в строении гаметофита, консервативность которого, по сравнению, в частности, с печеночниками, можно рассматривать как отличительную особенность мхов.

МОДУЛЯРНОСТЬ ПРОЦЕССОВ РАЗВИТИЯ: ГЕТЕРОХРОНИИ, ГЕТЕРОТОПИИ И АЛЛОМЕТРИЯ В ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ

В.В. Исаева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН
vv_isaeva@mail.ru*

Согласно концепции модулярности эволюционной биологии развития, онтогенез включает относительно независимые процессы, способные к разобщению и изменениям; отдельные элементы развивающегося организма также представлены диссоциируемыми модулями. Диссоциация процессов индивидуального развития ведет к эволюционным преобразованиям онтогенеза с дубликациями и последующей дивергенцией, вставками, делециями, замещением и трансформацией этапов развития, модификациями развития во времени (гетерохрониями) и пространстве (гетеротопиями) (Gould, 1977, 2002; Raff, Sly, 2000; Minelli, 2003; Wagner et al., 2005; Scholtz, 2008). Выявлена модулярная архитектура сетей геной регуляции развития (Davidson 2006; Erwin, Davidson, 2009). В эволюции происходили многократные повторы генов, модулей геновых сетей и геномов, в индивидуальном развитии – повторы стадий дробления, бластуляции, гастрюляции, бластогенеза (при полиэмбрионии и других типах бесполого размножения), этапов морфогенеза (например, при сегментации, ветвлении дыхательной системы и т. п.).

Гетерохрония как эволюционный сдвиг событий во времени между предком и потомками – наиболее известная форма диссоциации. Классическим примером эволюционной гетерохронии служит преждевременная экспрессия скелетогенных функций в линии микромеров при образовании личиночного скелета плютеуса морских ежей; при этом анцестральная генная регуляторная сеть скелетогенеза оказалась кооптированной в раннее развитие посредством немногих изменений в *cis*-регуляторных системах некоторых генов (Gao, Davidson, 2008; Oliveri et al., 2008; Raff, Raff, 2009). Найдены особенности морфогенеза личиночного скелета морских ежей, включающие гетерохронию и гетеротопию генной экспрессии (Hinman et al., 2003). У морского ежа *Heliocidaris erythrogramma* с вторично возникшим прямым развитием наблюдается существенное ускорение развития с резким гетерохронным сдвигом – переключением детерминации дорсо-вентральной оси на материнский контроль; последующее формирование лево-правой оси также происходит преждевременно, гетерохронно (Raff, Raff, 2009). Гетерохронные и гетеротопные изменения при переходе от развития с планктотрофной личинкой к лецитотрофии неоднократно происходили у морских беспозвоночных (Касьянов, 1989; Kasyanov, 2001). У всех билатеральных животных найдено множество гетерохронных и гетеротопных сдвигов процессов развития. Гетерохронии были очень существенны в эволюции основных линий позвоночных (Bhullar et al., 2012). Такие гетерохронии, как педоморфоз и неотения, многократно выявлены в эволюционных исследованиях; в частности, как примеры гетерохроний рассматриваются неотенические признаки человека, включая аллометрическое увеличение объема мозга.

Аллометрический, неравномерный рост, гетерохронии и гетеротопии с кооптацией факторов, регулирующих клеточную репродукцию, вероятно, играли важнейшую роль в эволюционных преобразованиях клеточных ресурсов развития и возникновении новых популяций стволовых клеток. Как известно, те или иные системы стволовых клеток обеспечивают индивидуальное развитие, половую и агамную репродукцию, выживание и гомеостаз всех многоклеточных организмов (Isaeva, 2008; Rinkevich et al., 2009; Sköld et al., 2009; Shukalyuk, Isaeva, 2012, 2013). Детерминация линии половых клеток в развитии осуществляется различным образом в разных таксонах, вовлекая гетерохронию и гетеротопию (Extavour, 2008). Эволюционное возникновение новых популяций стволовых клеток, полиэмбриония и другие проявления бластогенеза, вероятно, связаны с гетерохронными и гетеротопными сдвигами экспрессии генов, контролирующих клеточную репродукцию.

Дэвидсон с коллегами развили гипотезу «отложенных» (“set-aside”), запасенных для будущего морфогенеза клеток, появлением которых на основе преобразования генетических регуляторных систем объясняется возникновение новых планов строения при кембрийском взрыве (Davidson et al., 1995; Peterson et al., 1997; Cameron et al., 1998; Jenner, 2000; Raff, Raff, 2009). Резервные стволовые клетки в ходе развития животных разных таксонов представлены телобластами, имагинальными дисками, клетками зон роста и т. п. Появление новых ресурсов стволовых клеток в эволюции вторичноротых, особенно хордовых и позвоночных, обеспечило увеличение размера, создание нового морфопространства, пластичность и разнообразие морфогенезов. У позвоночных животных очень важный онтогенетический и эволюционный резерв морфогенеза составляют плюрипотентные стволовые клетки нервного гребня (Hall, 2000; Trainor et al., 2003; Jenner, 2008). Регуляторное развитие, типичное для хордовых и большинства Deuterostomia, коррелирует с «избыточностью» клеточного материала, возможностью селекции на клеточном уровне в пределах организма (что показано для иммунокомпетентных клеток и нейронов) и относительно высоким уровнем морфогенетической гибели клеток.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ СВИДЕТЕЛЬСТВА РОЛИ ГЕТЕРОХРОНИЙ В ФОРМИРОВАНИИ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ВЕБЕРОВА АППАРАТА OTOPHYSI (OSTARIOPHYSI; TELEOSTEI)

Д.В. Капитанова¹, Ф.Н. Шкиль^{1,2}

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

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
daryakapitanova@gmail.com

Важнейшим отличительным анатомическим признаком рыб группы Otophysi (Ostariophysi; Teleostei) является наличие Веберова аппарата (ВА) – сложного морфо-функционального скелетного комплекса, обеспечивающего передачу звукового сигнала от плавательного пузыря к лабиринту внутреннего уха. Особенности строения и онтогенеза ВА широко используются в систематике и филогении данной группы.

Одним из предполагаемых механизмов формирования морфологического разнообразия ВА Otophysi являются гетерохронии – изменения темпов и сроков онтогенетических событий, приводящие к изменению дефинитивной морфологии. Темпы и сроки онтогенетических событий позвоночных во многом определяются эндокринной системой. У рыб основная роль в регуляции сроков и темпов развития отводится гипоталамо-гипофизарно-тиреоидной оси. Неоднократно было показано, что изменения уровня тиреоидных гормонов (ТГ) вызывают гетерохронии в скелетогенезе костистых рыб, однако влияние ТГ на ВА подробно не изучалось.

В связи с этим были проведены эксперименты по оценке влияния различных уровней ТГ на онтогенез ВА карповых рыб (*Danio rerio* и *Labeobarbus intermedius*), строение которого признается многими исследователями наиболее близким к предковому состоянию данной структуры. В ходе экспериментов было показано, что отклонения от нормального уровня ТГ (гипер- и гипотиреоидизм) вызывают изменения в темпах и сроках развития, приводящие к изменению дефинитивной морфологии как отдельных элементов, так и ВА в целом. При этом экспериментально полученные состояния некоторых признаков ВА исследуемых карповых рыб являются фенокопиями данных признаков представителей других отрядов Ostariophysi, как примитивных, так и более эволюционно продвинутых. Таким образом, были получены экспериментальные свидетельства роли гетерохроний в формировании морфологического разнообразия ВА рыб группы Otophysi.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 13-04-00031 и 14-04-00590.

ВЛИЯНИЕ МУТАЦИИ *TAE* НА РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА *ARABIDOPSIS THALIANA* (L.) HEYNH. И ПРОЯВЛЕНИЕ ГОМЕОЗИСНЫХ МУТАЦИЙ

О.Ю. Карпенко, Т.А. Ежова

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

Мутант *taeniata* (*tae*) из коллекции кафедры генетики МГУ характеризуется нарушениями строения листовой пластинки, связанными с эктопической пролиферацией клеток маргинальных меристем листа. Кроме того, для мутантов *tae* также характерны задержка перехода к цветению, нерегулярное чередование цветков и паракладиев, нарушения структуры цветоноса, а также формы, размера и количества органов цветка.

Проведенный нами анализ экспрессии генов, необходимых для формирования и функционирования флоральной меристемы, свидетельствует о том, что нарушения переключения вегетативной апикальной меристемы на флоральную у мутанта *tae* может быть вызвано снижением уровня транскрипции двух основных генов, контролирующих переход на репродуктивный путь развития – гена *LFY* и *API*, который имеет и вторую функцию, связанную с детерминацией типа органов околоцветника. В отличие от одиночного мутанта *apl-20*, имеющего лепестки (мягкий аллель гомеозисного гена *API*), двойной мутант *tae apl-20* характеризуется полным отсутствием лепестков, вместо которых развиваются листовидные структуры, что подтверждает роль гена *TAE* в переключении побеговой меристемы на флоральную.

Ранее у мутанта *tae* в цветках и бутонах было выявлено снижение уровня экспрессии гомеозисного гена *AG*, который контролирует развитие репродуктивных органов, а также обладает второй функцией контроля времени пролиферации флоральной меристемы. Двойной мутант *tae ag-1* кроме гомеозисной замены репродуктивных органов на органы околоцветника, которая характерна для одиночного мутанта *ag-1*, характеризуется усилением пролиферации клеток флоральной меристемы и образованием ветвящихся цветков, что свидетельствует о комплементарном взаимодействии гена *TAE* с геном *AG*. Увеличение числа органов у мутанта *tae*, преимущественно лепестков и плодолистиков, может быть связано со снижением экспрессии гена *AG*, подавляющего пролиферацию клеток флоральной меристемы, при нарушении функции гена *TAE*.

Взаимодействия гена *TAE* с другими гомеозисными генами, контролирующими развитие органов цветка (*AP2*, *AP3*, *PI*), а также существенные изменения уровня транскрипции этих генов у мутанта *tae* не выявлены. Таким образом, ген *TAE* взаимодействует с генами *API* и *AG*, но модулирует лишь функции генов, не связанные с детерминацией типа органов цветка. В случае *API* – это контроль времени цветения, а в случае *AG* – это контроль пролиферации стволовых клеток флоральной меристемы. Изменение строения цветка у мутанта *tae* может быть связано с эктопической пролиферацией клеток флоральной меристемы. Полученные данные свидетельствуют о том, что ген *TAE*, как и ранее охарактеризованный регулятор стволовости клеток у *A. thaliana*, ген *SYD*, влияющий на состояние хроматина, контролирует не только свойство стволовости клеток, но и время цветения.

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-00122.

РОЛЬ ГЕТЕРОХРОНИЙ В ЭВОЛЮЦИИ СКЕЛЕТА ОФИУР (EHNODERMATA; ORPHUROIDEA)

А.И. Кокорин

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
korveng@gmail.com*

В то время как для ряда иглокожих роль гетерохроний в их эволюции была подробно исследована (Mooi, 1997; Rozhnov, 2009), офиуры в этом отношении изучены сравнительно мало. В основном описанные случаи гетерохроний среди офиур касаются видоизменений строения личинки и ларвального скелета (Selvakumaraswamy, Vugne, 2000; Cisternas, Vugne, 2005). Однако гетерохронии могли играть свою роль не только в формировании облика личинок.

Палеозойские формы, принадлежащие к классу Orphuroidea, во многом отличаются от современных змеехвосток. Одним из существенных отличий является строение осевого скелета рук. Современные офиуры имеют цепочку цилиндрических склеритов – позвонков, тогда как ранние формы характеризуются наличием двух рядов амбулакров, расположенных со смещением друг относительно друга. В ходе эволюции амбулакры сначала изменили расположение на противопоставленное, а затем слились,

сформировав современные позвонки, что прослеживается как в палеонтологической летописи (Shackleton, 2005), так и на эмбриологическом материале: в ходе индивидуального развития позвонков возникает в виде двух независимых закладок (Дьяконов, 1954), которые затем сливаются, образуя шов, как правило, хорошо заметный. Тем не менее, механизм прохождения более ранней стадии - перехода от смещенных амбулакров к противопоставленным – не вполне ясен, у современных офиур формируются уже противопоставленные закладки. Ближайшие родственники офиур – морские звезды – имеют противопоставленные амбулакры, и, судя по всему, таковыми они были на протяжении всей истории класса. В индивидуальном развитии морских звезд амбулакры также формируются друг напротив друга (Gordon, 1929). Амбулакры морских ежей, напротив, расположены в шахматном порядке, однако в эмбриогенезе первая пара их формируется противопоставленно. Исходя из этого, можно выдвинуть гипотезу, согласно которой противопоставленные амбулакры – базальное состояние, которое у офиур было в определенный момент рекапитулировано.

Второе заметное отличие современных офиур от палеозойских – наличие ярко выраженной центральной, или первичной, розетки из шести пластинок на аборальной стороне диска: одной центродорсальной и пяти первичных радиальных. Это первые скелетные элементы на аборальной стороне диска, которые формируются в ходе индивидуального развития офиур. У представителей палеозойского отряда *Oeophiurida* первичная розетка отсутствует (равно как и развитый аборальный скелет диска в целом) что позволяет говорить о ней как о важном признаке всех современных офиур. Однако в 1980 г. Хочкиссом была описана ювенильная особь *Drepanaster scabrosus* Whidborne, 1896 с ясно различимой и хорошо развитой первичной розеткой (Hotchkiss, 1980), причем ее размеры были велики по сравнению с окружающими вторичными пластинками, что косвенно подтверждает предположение о первичном характере формирования этих шести пластинок. Авторы объясняют отсутствие первичной розетки у взрослых особей возможными потерями при захоронении; однако она не обнаруживается даже у образцов, сохранившихся в идеальном состоянии в лагерьштиттах. Вполне вероятно, что центральная розетка была характерна исключительно для ювенильных особей *Oeophiurida*, и ее наличие у взрослых современных офиур – результат гетерохронии.

Достаточно подробно освещен в литературе вопрос педоморфного происхождения ряда глубоководных таксонов современных офиур (Беляев, Литвинова, 1972; Vadon, 1990; Мартынов, 2009; Martynov, 2010). Морфология скелета ряда мелких глубоководных видов, таких как *Ophiotya simplex* Koehler, 1897, весьма сходна с морфологией ювенильных особей более крупных таксонов. В частности, у тех и у других найдены удлинненные челюсти, состоящие из слабо скрепленных между собой дистальных и проксимальных пластинок, очень короткие зубные пластинки лишь с одним зубом и сильно удлинненные, лишь частично сросшиеся позвонки. К числу сходств также относится слабое развитие вторичных пластинок диска, небольшое число удлинненных сегментов рук. Показано, что значительная часть морфологических изменений при происхождении от более крупных предков сводится к ювенилизации и педоморфозу.

Таким образом, гетерохронии, по-видимому, сыграли важную роль в эволюции класса *Ophiuroidea*, как на палеозойском, так и на современном этапе развития.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 12-04-01750-а и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 28 «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы».

АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЙ РОСТ, ГЕТЕРОХРОНИИ И ГЕТЕРОТОПИИ КАК ОСНОВА ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ И ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ТЕКАТНЫХ ГИДРОИДОВ

И.А. Косевич

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
ikosevich@gmail.com*

Модульная организация определяет высокое разнообразие пространственной организации (взаимного расположения основных элементов-модулей) колоний текатных гидроидов (Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae). Только у модульных организмов мы можем наблюдать многократное повторение морфогенеза в течение всего онтогенеза особи. Варьирование параметров циклического морфогенеза, лежащего в основе роста и развития модульных организмов, делает возможным появление изменений, выявляемых не только в череде поколений (в эволюции вида, группы), но и в пределах одного онтогенеза.

Формообразование в группе текатных гидроидов определяется активностью специализированных модулей колонии – верхушек роста. Рост колонии связан с активностью имеющихся верхушек роста и появлением новых. В большинстве случаев столоны гидроиды в колониях гидроидов представляют собой сеть ветвящихся трубок, удлинение которых определяется верхушками роста столоньев, расположенными терминально. Функционирование верхушек столоньев внешне выглядит как ациклический процесс. До настоящего времени считается, что рост побегов в колониях текатных гидроидов осуществляется на основании двух вариантов. Это симподиальный тип роста, который рассматривается как более примитивный, и моноподиальный. В случае симподиального типа, рост побега осуществляется «пошагово» за счет функционирования временных верхушек роста, которые после завершения формирования модуля как таковые исчезают, и продолжение роста обеспечивается появлением новых верхушек. При моноподиальном типе, создается впечатление, что рост побега обеспечивается длительно функционирующей верхушкой роста, последовательно формирующей большое (в пределе – неопределенное) число модулей побега.

В настоящей работе сделана попытка показать, что первичным и единственным вариантом роста в колониях текатных гидроидов является симподиальный рост на основании кратковременно-функционирующих верхушек роста побегов и столоньев. В примитивном случае симподиального роста развитие нового модуля (появление новой верхушки роста) начинается после завершения формирования предыдущего (материнского) модуля, выражающегося в дифференцировке зооида. Непрерывный (ациклический) характер функционирования верхушек столоньев возник на основе гетерохронии: закладка очередной верхушки роста столона происходит до начала дифференцировки имеющейся верхушки в зооид колонии. Возможность «преждевременной» закладки новой верхушки возможна лишь при условии «избытка» клеточного материала, который может обеспечить одновременную формообразовательную активность нескольких верхушек роста. В случае роста столоньев это происходит на основе «удлинения» модулей столоньев (в эволюции группы), т.е. аллометрического роста модуля.

Аллометрический рост модулей лежит также в основе эволюционных и онтогенетических изменений пространственной организации побегов в колониях текатных гидроидов. Увеличение размеров в процессе развития модуля (относительно начальных размеров верхушки, закладывающейся на материнском модуле) создает предпосылки для более ранней закладки верхушек очередных моделей (гетерохрония). Один из видимых «эволюционных» результатов такого варианта гетерохронии – преобразование симподиального типа роста побегов в моноподиальный. Более

ранние закладки новых вершущек роста приводят к объединению формообразования нескольких «первичных» модулей во «вторичные» модули, что делает возможным изменение взаимного расположения первичных модулей (гетеротопия). Кроме того, наблюдаются функциональные изменения модулей (гетеротипия) – осуществляется «разделение труда» между зооидами колонии и их функциональная специализация. Все перечисленные механизмы лежат в основе эволюционного усложнения пространственной организации колоний текатных гидроидов, и в ряде случаев могут быть прослежены и в онтогенезе одной сложноорганизованной колонии.

ГЕТЕРОХРОНИИ В ЭВОЛЮЦИИ ПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ

Т.Б. Леонова

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
leon@paleo.ru*

Для палеонтологов изучение гетерохроний связано, главным образом, с теми группами, у которых хорошо сохраняются отдельные стадии онтогенеза. Аммоноидеи представляются очень удачным объектом таких исследований. Само понятие гетерохронии весьма широко: в связи с ним могут рассматриваться как целые тренды в развитии надвидовых таксонов (морфогенез родов и групп семейственного ранга), так и небольшие конкретные изменения в развитии отдельных структур или даже отдельных элементов одной структуры (например, разные части лопастной линии у аммоноидей). Одним из результатов этого явления могут считаться мозаичные формы, т.е. формы, в которых на фоне сохранения целых групп консервативных признаков возникали новые, быстро эволюционирующие, которые, собственно, и определяли дальнейшее развитие группы. При этом такая мозаичная форма давала начало либо короткому боковому, представленному единственным родом ответвлению (итерация), либо целой ветви, развитие в которой происходило уже по новому сценарию.

Как уже указывалось ранее (Леонова, 2012; Leonova, 2002), возникновение таких мозаичных форм было одним из наиболее распространенных способов эволюционных преобразований во многих группах аммоноидей. Например, очень разветвленное, широко распространенное во всей перми семейство *Medlicottiidae* характеризовалось в разных своих ветвях самыми разнообразными способами развития. Номинативное подсемейство *Medlicottiinae* развивалось путем акселерации, или рекапитуляции (путем ускорения). Филогенез в подсемействе *Sicanitinae* (*Vanartinskia* → *Synartiskia* → *Prosicanites* → *Sicanites*) на протяжении четырех геологических веков (с аселя по кунгур, т. е. 27 млн. лет) протекал в обратном направлении, путем ретардации. Каждый последующий член этого ряда несет признаки морфологического упрощения, что вызвано задержкой развития. Еще одно подсемейство *Propinacosceratinae* характеризовалось длительным плавным прогрессивным развитием на протяжении пяти веков (28 млн. лет) с появлением педоморфных форм в самом конце своей истории. Аналогичные линии можно выявить и в обширном семействе *Adrianiidae*: подсемейство *Adrianiinae* развивалось путем акселерации, а два других: *Emilitinae* и *Pamiritellinae* – путем ретардации. Подобных примеров можно привести еще очень много.

15 семейств пермских аммоноидей, по которым имеются наиболее полные сведения, были рассмотрены в качестве целостных живых систем в понимании В.В. Черных (1986) и А.В. Маркова (Марков, Наймарк, 1998 и др.). Согласно этой концепции надвидовой таксон в своем филогенезе проходит несколько стадий: фазу роста (явное преобладание процессов возникновения новых форм над процессами вымирания), фазу расцвета (достижение максимального разнообразия), фазу упадка (преобладание процессов вымирания) и реликтовую фазу (существование отдель-

ных, крайне малочисленных представителей таксона без появления новых; наблюдается не всегда). Имея достаточно полные данные по филогенезу семейства, можно проследить, какие эволюционные процессы преобладают на каждой стадии.

На стадии роста преобладают явления рекапитуляции (практически все семейства). На стадии расцвета очень часто можно наблюдать возникновение мозаичных форм, дающих начало новым ветвям (кроме выше описанных, это сем. *Marathonitidae*, *Cyclolobidae*, *Thalassoceratidae*, *Popanoceratidae*, *Paragastrioceratidae* и др.). Из 15 исследованных семейств пермских аммоноидей в 11 удалось наблюдать появление пedomорф на стадиях упадка или реликтовой стадии. Наиболее яркими примерами могут служить следующие: род *Difuntites* в сем. *Medlicottiidae* (подсем. *Propinacoceratinae*), *Pseudovidrioceras* в сем. *Marathonitidae*, *Changhsingoceras* в сем. *Cyclolobidae*, *Neopronorites* в сем. *Pronoritidae*, *Aristoceratoides* в сем. *Thalassoceratidae*, *Neoshumardites* в сем. *Somoholitiidae* и другие.

Таким образом, гетерохронии являются широко распространенным механизмом эволюционных преобразований палеозойских аммоноидей, по-разному проявляющимися на всех этапах филогенеза каждой группы.

Список литературы

- Леопова Т.Б.* Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Известия РАН. Сер. биол. 2012. № 2. С. 237-248.
- Марков А.В., Наймарк Е.Б.* Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов / Тр. ПИН РАН. Т. 273. М.: ГЕОС. 1998. 317 с.
- Черных В.В.* Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука. 1986. 143 с.
- Леопова Т.В.* Permian ammonoids: Classification and Phylogeny // Paleontol. j. V. 36. Suppl. 1. 2002. P. S1-S114.

СТАНОВЛЕНИЕ ПЕРМСКОГО ОТРЯДА ANETSHELLOIDA (MOLLUSCA, ROSTROCONCHIA) ПУТЕМ ФЕТАЛИЗАЦИИ

А.В. Мазаев

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

Отряд анечеллоидных ростроконхов существенно отличается от остальных так называемых рецентных ростроконхов, составляющих отряд *Conocardioidea*.

Конокардиоидные ростроконхи (ранний ордовик – поздняя пермь), известны как специализированная группа моллюсков. Их раковина, по форме схожая с раковинами бивальвий, открытая с переднего и заднего края, является функциональным аналогом лопатоногих моллюсков. Она обеспечила группе успешную адаптацию к роющему образу жизни и успешное существование на протяжении всего палеозоя. Протоконхи ростроконховых моллюсков имеют форму колпачка, что, очевидно, отвечает дестигморфному состоянию группы. Максимальные размеры протоконхов редко достигают 0,5 мм. Формированию двустворчатой раковины с двумя макушками предшествует стадия метаморфоза, которая отражена на раковинах ростроконхов канавкой окаймляющей протоконх. Мантийное поле после стадии метаморфоза резко меняет свою форму, в развернутом виде имело форму бабочки. Передняя часть мантийного поля формирует основную часть раковины – «корпус», задняя часть – ростральную трубку. На вентральной стороне (от переднего к заднему зиянию) створки раковины смыкаются с образованием зубчатой комиссуры. Несмотря на аккреционный рост, створки неподвижны.

Часть конокардиоидных моллюсков в разное время и независимо друг от друга становились узкоспециализированными хищниками. Другие, наоборот, пытались

перейти к детритофагии, что влекло за собой смену инфаунного образа жизни к эпифаунному. Однако форма раковины ростроконхов по целому ряду причин не вполне подходит для эпифаунного образа жизни. Даже расширение переднего зияния (устойчивый морфологический тренд, наблюдающийся начиная с среднего девона) не позволила им занять ниши, столь успешно занятые гастроподами. С этой точки зрения, появление анечеллоидных ростроконхов ожидаемо.

Раковина анечеллоидных ростроконхов имеет колпачковидную форму, схожую по форме с раковинной пателл или эмаргинул. При этом у них полностью сохраняется ростральная структура с короткой зубчатой комиссурой. Столь резкий переход от трубчатой раковины к колпачковидной был достигнут путем задержки в онтогенезе стадии метаморфоза, а также ее частичной утраты, с сохранением только в области формирования рострума. При этом положение рострума в пространстве осталось прежним, а висцерально-педальная масса претерпела поворот в саггитальной плоскости примерно на 20°, а устье значительно увеличилось в размерах за счет исчезновения комиссуры на висцеральной стороне раковины. В результате в макушечной части сформировалась складка в виде септы.

При очевидном морфологическом сходстве, ростроконховые моллюски отличаются от гелиционеллоидных наличием стадии метаморфоза. Появление сокращенной стадии метаморфоза *Anetshella* ознаменовало следующую ступень развития в данном эволюционном тренде: гелиционеллоидные моллюски (стадия метаморфоза нет) → конокардиоидные ростроконхи (стадия метаморфоза есть) → анечеллоидные ростроконхи (сокращенная стадия метаморфоза).

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОРФОГЕНЕЗА ГЛАЗА НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ

Ю.В. Маркитантова

*Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
yuliya.mark@gmail.com*

Морфогенез глаза позвоночных, представляющего собой сложную систему, состоящую из тканей различного эмбрионального происхождения, осуществляется под контролем взаимных индукционных взаимодействий. Глаз, как функциональная система, формируется в эмбриогенезе позвоночных по принципу внутрисистемной гетерохронии. Ведущая роль в контроле развития тканей глаза принадлежит консервативным транскрипционным факторам (*Pax6*, *Sox2*, *Rx*, *Six3*, *Prox1*, *Chx10*, *Otx2*, *Mitf* и др.), координированная активность которых в молекулярно-генетической сети определяет правильное формирование органа зрения (Fuhrmann, 2010). Изменение необходимого уровня экспрессии любого из факторов основного регуляторного каскада, особенно на ранних этапах эмбриогенеза, в результате мутаций или применения технологий генного таргетинга, приводит к рассогласованности в программе дифференцировки клеток формирующихся тканей глаза и, в ряде случаев, к патологиям функционально связанных отделов глаза. Одним из классических объектов изучения клеточных и молекулярно-генетических механизмов морфогенеза глаза являются хвостатые амфибии, обладающие уникальной способностью к полноценной регенерации тканей глаза (хрусталика, сетчатки) (Reyer, 1977; Григорян, Миташов, 1979; Chiba, Mitashov, 2007). В связи с этим, глаз хвостатых амфибий, является интересной моделью для изучения процессов пролиферации, специализации клеток, генетических, эпигенетических факторов морфогенеза. Отсутствие информации о геноме хвостатых амфибий, фрагментарность сведений о развитии глаза создает препятствия для расшифровки молекулярных механизмов, обеспечивающих морфогенез глаза у этих уникальных животных. В рамках изучения этой проблемы, с примене-

нием морфологических, молекулярных, иммуногистохимических методов получены результаты, дополняющие информацию о морфогенетических преобразованиях в ходе развития глаза у представителей низших позвоночных животных – хвостатых амфибий (Urodela) тритонов вида *Pleurodeles waltl*. Изучен характер экспрессии транскрипционных факторов из числа основных регуляторов развития глаза и тканеспецифических белков. В процессе формирования глаза в развитии *Pleurodeles waltl* выявлены характерные для позвоночных закономерности, отражающие последовательность дифференцировки клеток ретинального пигментного эпителия, клеточных типов сетчатки. Общие закономерности в развитии сетчатки глаза позвоночных проявляются в том, что одними из первых начинают формироваться клетки ганглиозного слоя, затем – клетки внутреннего ядерного слоя, последними – палочки фоторецепторов, ядра которых представляют, вместе с ядрами колбочек фоторецепторов, наружный ядерный слой (Raymond et al., 2006; Andreatzoli, 2009; Neavner, Pevny, 2012). Так же как и у других позвоночных, у тритонов дифференцировка нейронов в центральной части сетчатки, воспринимающих свет, происходит раньше, чем нейронов в ее периферической части. В краевой цилиарно-терминальной области сетчатки сохраняются малодифференцированные (stem-like) клетки, представляющие ростовой и регенеративный потенциал сетчатки глаза у хвостатых амфибий. У хвостатых амфибий выявлена сопряженность апоптотической гибели клеток с дифференцировкой пигментного эпителия, созреванием нейронов сетчатки, что свойственно и другим позвоночным. В развивающейся сетчатке хвостатых амфибий апоптоз также начинается с ганглиозных клеток, и распространяется во внутренний и наружный ядерные слои. Выявленный характер локализации белков исследуемых регуляторных генов, контролирующих дифференцировку клеточных типов в формирующейся сетчатке тритонов, тоже проявляет сходство с таковой, описанной в литературе для других видов позвоночных. Отличия у разных представителей эволюционного ряда позвоночных находят отражение во времени закладки тканей глаза, сетчатки в частности, продолжительности, интенсивности пролиферативной активности и клеточной гибели, начале и продолжительности дифференцировки клеточных типов, транскрипционной активности генов в регуляторной сети на разных стадиях онтогенеза, а также некоторых морфофункциональных особенностях, касающихся соотношения нейронов разного типа. Дальнейшее накопление информации о геноме хвостатых амфибий, экспрессии генов, контролирующих дифференцировку клеток глаза и сведения о высокой чувствительности на метаболическом уровне к внешним воздействиям, создают предпосылки для использования этой модели в изучении молекулярно-генетических механизмов морфогенеза глаза, гетерохроний и других аспектов онтогенетического развития в норме и в условиях экспериментально вызванных изменений.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Динамика и сохранение генофондов».

ОНТОГЕНЕЗ КАК ЦЕНТРАЛЬНАЯ ПАРАДИГМА БИОЛОГИИ: ДЕКЛАРАТИВНАЯ ЗНАЧИМОСТЬ И ПРАКТИЧЕСКАЯ НЕДООЦЕНКА

А.В. Мартынов

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
martynov.zmmu@gmail.com*

Несмотря на убежденность в широкой вовлеченности онтогенетических принципов в биологию, практика выявляет противоположную картину. Вплоть до настоящего времени онтогенез специально изучается лишь на уровне небольшого числа модельных групп. Несмотря на неоднократные декларации о необходимости пере-

хода на «немодельные» группы, положение в целом не меняется. Обширные области ответственные за исследование биологического разнообразия – систематика и филогенетика – занимаются анализом почти исключительно взрослых стадий или отдельных генов, не имеющих прямого отношения к становлению формы организмов в ходе индивидуального развития. Реальность подобного положения дел становится особенно очевидной при сравнении повседневной практики крупных учреждений систематической направленности с таковой лабораторий, осуществляющих исследования в области эволюционной биологии развития (“evo-devo”). Систематика, как основной «хранитель» информации о биологическом разнообразии, существует фактически отдельно от областей, исследующих функциональное устройство (в широком смысле) организмов, хотя теснейшая взаимосвязь формы и функции едва ли нуждается в особых доказательствах. Между тем, любые функциональные взаимодействия и эволюционные модификации происходят исключительно в рамках совершенно определенного онтогенетического цикла, обладающего вполне определенными молекулярными и морфологическими характеристиками. Эти общие положения подтверждаются анализом классической и современной литературы и конкретными исследованиями, выполненные на различных группах морских беспозвоночных. Основная цель развиваемого здесь подхода заключается в демонстрации возможности применения онтогенетических принципов в систематике на повседневной основе, даже если информация о полном онтогенетическом цикле того или иного таксона пока отсутствует. Подобная возможность достигается за счет консерватизма индивидуального развития, сохраняющего различные элементы предковой организации. Подобный консерватизм, обнаруженный первоначально на морфологическом уровне, хорошо соответствует современным представлениям о различных группах генов действующих в разные периоды развития организма. Интеграция молекулярных и морфологических данных о консервативных паттернах онтогенеза позволяет ввести в таксономическую практику представление о предковом онтогенетическом цикле, общем для той или иной группы организмов и его последующих мозаичных эволюционных модификациях, в том числе на основе гетерохроний. Новые материалы по заднежаберным моллюскам демонстрируют перспективность прогностического подхода в систематике, который позволяет предсказывать в рамках модели предкового онтогенетического цикла еще не открытые таксоны, обладающие определенными признаками. Растущее внимание к роли эпигенетических преобразований в ходе эволюции также хорошо соответствует формирующейся онтогенетической парадигме современной биологии.

Работа поддержана грантом РФФИ, № 13-04-01641а.

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ПОЛИВАРИАНТНОСТЬ У МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ НА ПРИМЕРЕ КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА *DYNAMENA PUMILA* (L.)

Н.Н. Марфенин

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
nnmarf@mail.ru*

У колониального гидроида *Dynamena pumila* из семейства Sertulariidae, отличающегося правильным симметричным двурядным положением гидротек на стволе побега, обнаружена способность образовывать время от времени aberrантные междуузлия побега. Несмотря на подчас значительные отклонения от нормы в строении междуузлий, очередные междуузлия формируются в побегах нормально. Все варианты отклонения от нормы (названные морфовариететами) классифицированы и в целом представлены четырьмя группами по возможным причинам возникновения.

Уродств среди них меньшинство. Преобладают aberrantные междуузлия, отклонения от нормы в строении которых является следствием приостановки роста побега или повторного формирования гидрантов. Ряд морфовариететов представляет собой нормальные модули колонии, образовавшиеся в неправильном месте. Наиболее интересны мофровариететы, названные морфотипами, которые похожи по своему строению на аналогичные модули у других родов гидроидов. Судя по положению aberrantных междуузлий на побегах одной колонии можно с уверенностью считать, что они формировались одновременно, что отрицает предположение о возможной обусловленности отклонений от нормы морфогенеза воздействием факторов среды. Все морфовариететы характеризуются определенными частотами появления. Совокупная частота встречаемости всех aberrantных междуузлий мало меняется и не зависит ни от времени сбора материала в пределах летнего сезона, ни от места сбора. Не выявлено и каких-либо существенных межгодовых различий в спектре морфовариаций и частотах их встречаемости не смотря на значительные фенологические различия сравниваемых лет. В пределах одного места сбора и времени отбора проб флуктуации частот встречаемости aberrantных междуузлий, такие же, как и при сравнении одновременно отобранных проб или взятых из разных мест. Следовательно, описанное явление не сводимо к фенотипической пластичности, полиморфизму или последовательной смене фенотипов в жизненном цикле и поэтому выделено в особый феномен, названный морфогенетической поливариантностью.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА И ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ОССИФИКАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ В ЗАДНИХ КОНЕЧНОСТЯХ ХВОСТАТЫХ АМФИБИЙ В СВЯЗИ С ПРОБЛЕМОЙ ГОМОЛОГИЗАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ МЕЗОПОДИЯ ТЕТРАПОД

Д.Н. Медников

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
ranodon@yandex.ru*

Наиболее трудной для морфологического осмысления частью мезоподия является его центральная область, обычно состоящая у примитивных тетрапод из нескольких элементов – центральных (с). Медиально эта область ограничена элементами первого преаксиального луча – radiuale/tibiale и centrale 1 (с1), дистально – элементами пальцевой дуги, латерально – ulnare/fibulare, а проксимально – промежуточной костью (os intermedium).

Обычно в центральной области задней конечности древних тетрапод (например, темноспондилов) выделяют одно крупное проксимальное с4 и два более мелких с2 и с3, расположенных у дистального края с4. У одних из наиболее примитивных современных хвостатых земноводных – гинобиид в этой области может находиться 2 с – проксимальное и дистальное. По своему расположению относительно соседних элементов проксимальное с гинобиид соответствует с4 темноспондилов, а дистальное – слившимся друг с другом с2 и с3. В ходе развития конечностей углозубов двойственность дистального с иногда хорошо выражена. В нем может возникать два центра хондрификации, соединенных перетяжкой. А у взрослых скрытожаберников, как вариант развития, могут наблюдаться самостоятельные с2 и с3. Но сходная двойственность иногда наблюдается и при развитии проксимального с углозубов. Это позволяет предположить, что и с4 состояло когда-то из 2-х независимых элементов – с4 и с5. Таким образом, в центральной области мезоподия у ранних тетрапод могло быть 4 с: с2, с3, с4 и с5.

Есть ли палеозойские тетраподы с подобным устройством центральной области мезоподия? Да, по-видимому, есть. Это нижнекарбонные грирерпетон из группы амфибий

колостеид, считающихся родственниками темноспондиллов и примитивный антракозавр протерогиринус. У этих форм в центральной области присутствуют 4 тесно сближенных элемента, которые по своему расположению очень хорошо соответствуют 4-м эмбриональным закладкам центральной области развивающейся задней конечности углозубов. Кроме того, с4 некоторых темноспондиллов (например, баланерпетона и архегозавра) имеет сложную двураздельную форму, косвенно свидетельствуя о том, что у непосредственных предков темноспондиллов с4 состояло из двух самостоятельных элементов.

Конец первого преаксиального луча современных хвостатых амфибий как в передней (*radiale*, c1) так и в задней конечности (*tibiale*, c1) окостеневаает позднее других элементов мезоподия и может сохраняться хрящевым даже у взрослых, половозрелых животных. По-видимому, *tibiale* и c1 поздно окостеневали у многих вымерших форм, начиная с ихтиостег. У ихтиостеги дистальнее большой берцовой кости располагалась плохо окостеневавшая масса, от которой на образце сохранились лишь малозаметные следы. У баланерпетона в месте расположения *tibiale* и c1 находится пустое пространство. Скорее всего эти элементы у баланерпетона были, но оставались хрящевыми и не сохранились. Во всяком случае у другого темноспондила – архегозавра – в этом месте мезоподия наблюдается 2 небольших округлых элемента, которые вполне можно сопоставить с *tibiale* и c1 хвостатых амфибий. Медленная оссификация дистальных элементов первого преаксиального луча могла привести к путанице в гомологизации центральных мезоподиума. За c1, видимо остававшуюся хрящевой у многих палеозойских тетрапод, исследователи принимали c2, за c2 – c3, а за c3 – c5, как это было в случае с грирперпетоном и протерогиринусом

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ АЛЛОМЕТРИЯ: ТРАЕКТОРИИ И КАНАЛЫ

М.В. Мина

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН
mvmina@bk.ru

Джулиан Гексли (Huxley, 1932) сформулировал «закон постоянства соотношения удельных скоростей роста», математическим выражением которого служит уравнение степенной функции («формула простой аллометрии») $y = bx^a$, где b – коэффициент и $a = (dy/ydt) : (dx/xdt)$, то есть отношение удельных скоростей роста (УСК) y и x . Следуя Гексли и Тессье (Huxley, Teissier, 1936) различают «положительную аллометрию», когда $a > 1$ (y увеличивается быстрее, чем x), «отрицательную аллометрию», когда $a < 1$ (x увеличивается быстрее, чем y) и «изометрию», когда $a = 1$ (x и y увеличиваются с одинаковой удельной скоростью).

Чаще всего аллометрические зависимости строят по «профильным» (cross-sectional) данным, т. е. по совокупности сопряженных оценок y и x , полученных при анализе выборки особей разного размера и возраста. В какой мере кривая, построенная по таким данным, характеризует онтогенетическую аллометрию определить невозможно. Описать изменения признаков организма в онтогенезе можно, только располагая оценками этих признаков у одной и той же особи, полученными в разное время, то есть «продольными» (longitudinal) данными по терминологии Кока (Cock, 1966). Чтобы получить такие данные, необходимо иметь возможность опознавать особь на протяжении длительного времени, что бывает редко, по крайней мере – если речь идет о рыбах. Нам такая возможность представилась благодаря тому, что с 2005 по 2009 гг. участники Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции выращивали в аквариумах молодь крупных африканских усачей из бассейна оз. Тана (Эфиопия), которые представляли разные формы (морфотипы) комплекса *Barbus intermedius sensu Banister* (1973), причем на протяжении двух последних лет особи имели индивидуальные метки.

Даже располагая продольными данными, позволяющими описать индивидуальные траектории (ИТ) относительного роста, «осреднять» их и строить зависимость, предположительно отражающую общие характерные свойства этих траекторий, имеет смысл только в том случае, если такие свойства имеются. Чем сильнее ИТ различаются по форме, тем меньше смысла имеет осреднение. Все, что можно сделать в этом случае – это очертить онтогенетические каналы (ОК), то есть ту область пространства признаков, внутри которой проходят ИТ.

Мы показали, что относительный рост у африканских усачей описывается не гладкой кривой, а ломанной линией, меандрирующей внутри онтогенетического канала (Мина и др., 2010). Изломы ИТ возникают вследствие несинхронных изменений УСК части и интегрального параметра. При этом, на одном интервале значений интегрального параметра аллометрия может быть положительной, а на другом – отрицательной. Регуляция относительного роста выражается не в поддержании постоянства соотношения УСК, а в предотвращении выхода за границы ОК. Это справедливо как для двумерной, так и для многомерной аллометрии. В последнем случае мы проводили анализ главных компонент, используя логарифмы абсолютных значений 8 внешних промеров, и рассматривали первую главную компоненту в качестве генерального параметра (size parameter), а вторую – в качестве параметра формы (shape parameter).

ИТ особей одного морфотипа ведут в определенную для этого морфотипа область пространства признаков (терминал ОК), но форма ИТ может быть различной.

Построенный по профильным данным ОК есть максимально приближенное описание положения ИТ в пространстве признаков.

Полученный результат важен, в частности, для ихтиологов, ищущих наилучший способ ретроспективной оценки («обратного расчисления») роста рыб по регистрирующим структурам (чешуе, отолитам и т.д.).

Различия ИТ особей по форме обнаруживается не только у рыб. В частности, есть примеры таких различий у млекопитающих (Helmsmüller et al., 2013). Анализ ИТ может способствовать познанию механизмов регуляции относительного роста, но проведению этого анализа препятствует, прежде всего, сложность получения «продольных» данных, особенно для животных в природных условиях.

ГОМЕОЗИСНЫЕ ТРАНСФОРМАЦИИ НА БАЗЕ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И ПРОБЛЕМА ЦЕЛОСТНОСТИ БИОСИСТЕМ

А.А. Нотов

*Тверской государственный университет
anotov@mail.ru*

В связи с усилением интереса к анализу механизмов эволюционных преобразований онтогенеза особого внимания заслуживают проблема целостности биосистем (Воробьева, 2006, 2010; Татаринов, 2011; Исаева и др., 2013 и др.) и концепция целостности организма в онто- и филогенезе И.И. Шмальгаузена (1961; 1968 и др.). Разработку этой проблемы целесообразно осуществлять на основе представлений о двух типах организации живых существ – модульном и унитарном (Harper, Bell, 1979; Tomlinson, 1982; Марфенин, 1993; Нотов, 1999; Гатцук, 2008). Принципиально разные для модульных и унитарных организмов модели онтогенеза определяют значительную специфику их функционирования, экологии, популяционной жизни и эволюционных преобразований (Марфенин, 1993, 2002; Нотов, 1999, 2008). Интересным модельным объектом исследований в области биологии развития являются гомеозисные трансформации (Sattler, 1988, 1994; Coen, 1991; McGinnis, 2003; Acquaah et al., 2010; Saunders, 2010). В ряде работ пытались оценить их эволюционную роль (Coen, 1991; Hill, 1991; Carroll, 1995; Нотов, 1996; Lehmann, 1997; Rudall, Bateman,

2002; Warren et al., 1995; Saunders, 2010). Актуален специальный анализ гомеозисных трансформаций с позиций концепции модульной организации и системного подхода.

Открытый рост и блочный, циклический морфогенез модульных живых существ обеспечивает многократную реализацию в онтогенезе разных относительно автономных программ развития. Все это определяет более низкий, чем для унитарных организмов, уровень целостности биосистем и процессов ее индивидуального развития. Отмеченные особенности облегчают субституцию и наложение разных программ развития, что обуславливает более широкое распространение у модульных организмов гомеозисных трансформаций, структур промежуточного строения (Лодкина, 1983; Тимонин, 2006; Нотов, Андреева, 2008). Лучше в этом отношении изучены растения (Лодкина, 1977; Sattler, 1988, 1994). У них отмечены варианты гомеозиса с разной топографией. При этом замещающая и типичная структуры могут располагаться в пределах разных структурно-функциональных подсистем (например, система побегов и корневая система), в функционально разных частях одной подсистемы (вегетативная и генеративная сферы) и в пределах одной функциональной части подсистемы. В связи со сложной иерархией структурных единиц у высших растений можно найти аномалии, сочетающие признаки соподчиненных структурных единиц (например, пролиферации, при которых в цветке формируются элементы соцветий) (Нотов, 1996). В работах, посвященных модульным животным, грибам и лишайникам, встречаются лишь фрагментарные сведения о гомеозисных структурах (Schade, 1957; Benedix, 1967; Марфенин, 1972, 1975, 1988; Hammer, 1999). Например, у гидроидных полипов отмечены случаи развития гидранта на верхушке побега и гидранта вместо побега, образования боковой ветви на верхушке побега, гидротеки на гидротеке, появление гидротек в плоскости междоузлия, различные отклонения от нормального расположения боковых ветвей побега, развитие столона на верхушке побега (Марфенин, 1972, 1975).

Эволюционная роль гомеозисных трансформаций изучалась прежде всего на примере растений и цветка (Coen, 1991; Hill, 1991; Нотов, 1996; Lehmann, 1997; Ronse De Craene, 2003). В результате закрепления в программах развития гомеозисных морфогенезов у высших растений появились такие структуры как выводковые почки, корневые отпрыски. Благодаря отмеченным модусам возникла корнеотпрысковая жизненная форма, широко представленная в разных группах цветковых растений.

Открытые ростовые системы модульных организмов обеспечивают тесную взаимосвязь процессов эмбриогенеза, морфогенеза, репродукции и регенерации (Нотов, 2010). Программы развития при этом типе организации предполагают реализацию репродуктивных процессов в рамках существующей системы и «внешнюю» репродукцию, обеспечивающую размножение и воспроизведение системы. В этой связи актуален анализ репродуктивных структур и систем с точки зрения гомеозисных тенденций. Они реализовались при формировании некоторых типов вивипарии, получившей достаточно широкое распространение и у растений. Разные ее варианты отмечены для 281 вида из 55 семейств и 42 порядков цветковых растений (Батыгина и др., 2006). С позиций представлений о гомеозисе актуален также анализ феномена эмбриодогении, ставшего основой для особого типа вегетативного размножения (Батыгина, 1991, 1993, 1997, 2000; Batygina, 2006, 2009, 2011). Эволюционное значение гомеозисных трансформаций в других группах модульных организмов анализировали в меньшей степени.

Таким образом, открытый рост и блочный, циклический морфогенез модульных живых существ обеспечивает многократную реализацию в онтогенезе относительно автономных программ развития, высокую тотипотентность структур, низкую степень их интегрированности и относительно невысокую целостность биосистемы.

Эти особенности определяют широкое распространение и более значительную эволюционную роль гомеозисных трансформаций. Для выявления их механизмов необходим системный анализ с особым акцентом на проблему целостности биосистем.

Выполнено при финансовой поддержке гранта Президента РФ НШ 52.82.2014.4.

ГЕТЕРОХРОНИИ В ХОДЕ ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКА АЗИАТСКИХ SCHEFFLERA (ARALIACEAE): УВЕЛИЧЕНИЕ ЧИСЛА ТЫЧИНОК И ПЛОДОЛИСТИКОВ ПРИВОДИТ К РАННЕЙ ДИСИММЕТРИИ

М.С. Нуралиев^{1,2}, Д. Д. Соколов^{1,2}, А.А. Оскольский³

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

²Российско-Вьетнамский Тропический Центр, Ханой, Вьетнам

³Ботанический институт РАН
max.nuraliev@gmail.com

Азиатские виды рода *Schefflera* представляют собой монофилетическую группу, в пределах которой план строения цветка варьирует в широких пределах. На ее материале можно подробно проследить эволюционные трансформации этого органа, приводящие к увеличению числа тычинок и плодolistиков в сочетании с переходом от радиальной к билатеральной симметрии (т. е. от поли- к дисимметрии). Эти преобразования сопровождаются рядом изменений онтогенеза (гетерохроний), которые мы и рассмотрим в настоящей работе.

Как и для многих других представителей семейства Araliaceae, для большинства азиатских видов *Schefflera* характерны тетрациклические пентамерные цветки с полунижней завязью и плохо заметной чашечкой. Цветок такого типа считается плезиоморфным для этой группы. Вместе с тем в пределах азиатских *Schefflera* прослеживается ряд переходных форм от пентамерных цветков к цветкам, имеющим по 6-9, 12, 15-45 и более 70 элементов андроеца и гинецея. При этом степень полимеризации цветка в рассматриваемой группе строго коррелирует с типом его симметрии на разных стадиях морфогенеза. Данный морфологический ряд представлен следующими видами:

(1) *Schefflera venulosa*, *S. hypoleucoides* и многие другие виды с пентамерными цветками, имеющими радиальную симметрию.

(2) *Schefflera actinophylla* и другие виды со слабо полимерными цветками (менее 15 элементов андроеца и/или гинецея). Черты дисимметрии проявляются на поздних этапах развития при формировании симпликатной зоны гинецея; они заметны только по расположению лепестков в бутоне и по расположению плодolistиков в симпликатной зоне в сформированном цветке.

(3) *Schefflera subintegra* с полимерными (15-45 элементов андроеца и гинецея) дисимметричными цветками. Радиальная симметрия, наблюдаемая на самых ранних стадиях развития цветка у этого вида, полностью сменяется дисимметрией на стадии постгенитального зарастания краев венчика.

(4) *Tupidanthus calyptratus* (= *Schefflera pueckleri*) с экстремально высоким числом элементов андроеца и гинецея (> 70) и с дисимметрией цветка, наблюдаемой с самых ранних этапов морфогенеза.

Как следует из рассмотренных примеров, у азиатских *Schefflera* наблюдается не только поэтапное изменение типа симметрии цветка на дефинитивных стадиях, сопряженное с полимеризацией тычинок и плодolistиков, но и появление черт дисимметрии на всё более ранних стадиях морфогенеза. Картирование этих двух признаков (мерность цветка и тип его симметрии) на молекулярно-филогенетическом дереве позволяет трактовать данный морфологический ряд (изменение времени по-

явления дисимметрии в морфогенезе) как эволюционный тренд, поскольку случаев реверсии отмечено не было. Этот тренд наблюдается в нескольких линиях эволюции рассматриваемой группы. Таким образом, эволюция симметрии цветка в данной группе демонстрирует пример гетерохронии по типу акселерации.

Для некоторых азиатских видов рода *Schefflera* характерен особый тип формирования побеговых систем. Как и у всех остальных представителей семейства *Agaliaceae*, соцветие у этих видов закладывается терминально, однако его развитие задерживается на длительный срок, вследствие чего ко времени цветения оно оказывается смещенным в псевдолатеральное положение молодым боковым побегом. Таким образом, переход от терминальных к псевдолатеральным соцветиям может трактоваться как гетерохрония по типу ретардации. Данная особенность чаще встречается у видов с полимерными цветками; в том числе, она хорошо выражена у обоих видов группы с наиболее высоким числом элементов в цветке.

По нашим данным, азиатские виды рода *Schefflera* можно разделить на две группы по длине пластохрона между заложением чашечки и венчика. У видов с длинным пластохроном чашечка полностью закрывает венчик формирующегося цветка. Густое опушение чашечки на этой стадии, характерное для всех этих видов, указывает на ее роль в защите примордиев тычинок и плодолистиков. У видов же с коротким пластохроном чашечка лишена опушения и никогда не превышает венчик, который и берет на себя защитную функцию. Примечательно, что короткий пластохрон характерен для всех видов, у которых элементы венчика сростаются в калиптру, а также для видов с полимерным (более чем 10-членным) андроцеом, а иногда и гинецеом. Следовательно, сокращение пластохрона можно трактовать как гетерохронию по типу акселерации, служащей предпосылкой значительных изменений плана строения цветка.

Таким образом, виды рода *Schefflera* с высокополимерными цветками характеризуются набором гетерохроний цветков и соцветий, т.е. неравномерным распределением времени формирования тех или иных структур по сравнению с родственными видами. Это дает основание для выявления закономерностей морфогенеза и функционирования полимерных цветков. Изменения в симметрии цветка, по всей видимости, являются следствием пространственных ограничений, возникающих при увеличении числа элементов, расположенных в одном круге: чем больше мерность, тем раньше в морфогенезе происходит перестройка способа «упаковки» элементов в цветке. Псевдолатеральные соцветия, по-видимому, не имеют морфогенетической связи с полимерией цветка, но могут являться преадаптацией для формирования особого синдрома опыления растений с крупными цветками. Утрата защитной функции чашечки может быть интерпретирована с позиций регуляции развития околоцветника, поскольку только среди таких видов имеются случаи формирования калиптры на основе трубки венчика – уникального признака, имеющегося только у видов *Schefflera* с наиболее полимерными цветками.

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ ГЕТЕРОТОПИИ У ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА MYRTALES

С. В. Полева, О. А. Волкова

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
centaurea57@yandex.ru*

Морфологические проявления гетеротопии прослеживаются в ходе эволюционного преобразования пыльцевых зерен порядка *Myrtales*. Ультраструктурные особенности онтогенетического развития апертур и псевдоапертур и богатое палиноморфологические разнообразие зрелой спородермы и апертурных типов различных

представителей порядка Myrtales позволяют рассмотреть морфофункциональные преобразования в онто- и филогенезе. У пыльцевых зерен представителей большинства семейств порядка в межпертурных участках спородермы реализуется программа развития апертур, но не в полной мере (псевдоапертуры). Изучение развития спородермы пыльцевых зерен *Lythrum salicaria* и *Lagerstroemia indica* (Lythraceae, Myrtales) показало, что псевдоапертуры на ранних этапах онтогенетического развития спородермы сходны с апертурами. Лишь на последней посттетрадной стадии развития становятся заметны различия в строении апертур и псевдоапертур. В области оры сложной апертуры формируется утолщенная по сравнению с межпертурными участками интина. В области псевдоапертур интина тонкая, равная по толщине интине межпертурных участков.

Возможно предположить, что существует два пути становления пыльцевого типа с псевдотороздами:

- 1) редукция трех апертур у исходно шестибороздно-орового пыльцевого зерна;
- 2) возникновение псевдоторозд de novo у исходно трехбороздно-орового пыльцевого зерна.

Использованный нами метод максимальной экономии показал, что наиболее экономной оказалась топология, при которой у пыльцевых зерен общего предка порядка Myrtales отсутствовали псевдоторозды. Широкое распространение трехбороздно-орового пыльцевого типа у представителей близкородственных порядков (Geraniales, Crossosomatales) подтверждают эту точку зрения. Другие возможные эволюционные сценарии оказались менее выгодными при использовании метода максимальной экономии и не находят подтверждения в палеонтологической летописи. Гетеротопия привела к формированию пыльцевого типа с чередованием апертур и псевдоторозд. Такой пыльцевой тип наиболее распространен в порядке Myrtales.

МОДУЛЯРНОСТЬ И ГЕТЕРОХРОНИИ КАК ОСНОВА СТАНОВЛЕНИЯ ПЛАНОВ СТРОЕНИЯ ВЫСШИХ ТАКСОНОВ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ

С.В. Рожнов

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

Как правило, анализ морфологии типов животных основывается на характеристике комплекса неразрывно связанных признаков, который обычно называют планом строения, или архетипом. Однако планом строения можно охарактеризовать каждый высший таксон многоклеточных, начиная с семейства и выше. Палеонтологические данные показывают быстрое в масштабах геологического времени возникновение планов строения и их сохранение в течение всего времени существования таксона. Благодаря высокой скорости формирования плана строения, непосредственные детали этого процесса ускользают от исследователя и поэтому время его становления по праву называют «темными веками» эволюции таксона. Гипотезы, выдвигаемые биологией развития для объяснения становления и наблюдаемой стабильности планов строения, должны быть согласованы со следующими палеонтологическими фактами: 1) иерархичность планов строения, их существование не только на уровне типов, но и на каждом высоком таксономическом уровне; 2) уменьшение максимального таксономического уровня возникающих таксонов с течением геологического времени; 3) наложение нового плана строения на старый, более высокого ранга; 4) высокая скорость формирования новых планов строения; 5) существование

планов строения с разным потенциалом дальнейшего формообразования; 6) формирование отдельных признаков плана строения происходит до формирования целостного плана строения в рамках предкового таксона; 7) архаическое многообразие перед формированием плана строения по тем признакам, которые в него входят. Анализ этих фактов приводит к выводу, что план строения формируется в результате стабилизации ансамбля признаков, каждый из которых мог появиться еще в рамках предкового таксона и до момента объединения мог комбинироваться в разных сочетаниях с другими признаками высокого ранга. Об этом свидетельствует явление архаического многообразия, сопровождающее появление таксона. Механизм комбинирования признаков мог быть связан с различного рода гетерохрониями между модулями, формирующими план строения многоклеточного организма. Под модулями понимается полуавтономная система в организме, которая эволюционирует, функционирует и участвует в индивидуальном и историческом развитии относительно независимо от других модулей. Модулярное строение, модулярность, дает возможность организму эволюционировать, так как изменение внутри одного модуля мало влияет на другие модули. Каждый модуль, формирующий ту или иную структуру плана строения, может существовать в разных модификациях, отражающих ту или иную стадию или один из путей его развития в онтогенезе, креодов. Гетерохронии могут происходить на любом уровне развития организма, включая молекулярно-генетический. Тем самым они позволяют комбинировать разные модификации модулей в фенотипе, в результате возникает архаическое многообразие на том или ином таксономическом уровне. Некоторые комбинации модулей сразу стабилизируются и образуют план строения нового таксона. Отдельные модули в результате развития реверсивных связей между составляющими их генами могут стабилизировать свое развитие, превращаясь в ядра (кernels) регуляторной геномной сети. Кernels имеют особую форму структуры, в которой продукты множественных регуляторных генов kernels требуются для функционирования каждого из участвующих цисрегуляторных модулей kernels («рекурсивная схема») (Davidson, Erwin 2006). Помеха экспрессии любого одного гена kernels разрушает функционирование всего kernels. Это делают kernels эволюционно стабильными, но стабильность плана строения, а его формирование даже у типов животных определяется не только kernels, но и другими менее стабильными участками регуляторной генетической сети, не объясняет. Стабилизация всего плана строения должна быть объяснена появлением рекурсивных связей между модулями, участвующими в построении плана строения.

В объяснении стабильности планов строения возможной функцией микроРНК как инструмента канализации в историческом развитии (Peterson et al., 2009) есть два основных несоответствия особенностям планов строения: 1) планы строения не меняются с момента своего формирования, а не постепенно стабилизируются во времени; 2) внутривидовое разнообразие морфологии, возможно, уменьшается с течением времени благодаря накоплению микроРНК, но оно не имеет прямого отношения к формированию планов строения.

Реконструкция общего предка высших таксонов того или иного ранга с точки зрения комбинаторной модели формирования плана строения предполагает существование не предковых особей с однозначно реконструированными морфологией и геномом, а таксон более высокого ранга с «плавающими» разрозненными признаками нового таксона и с легко модифицирующимся геномом, обладающим латентными потенциальными нового конструктивного разнообразия.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы гранта РФФИ, № 12-04-01750-а «Палеозойские истоки жизненных форм современных классов иглокожих».

ПОДХОД К ИЗМЕРЕНИЮ ПРОГРЕССИВНОГО РАЗВИТИЯ, ГЕТЕРОХРОНИЙ И ГЕТЕРОТОПИЙ

Г. А. Савостьянов

*Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН
gensav@iephb.ru*

Предлагается новый подход к количественному описанию эволюционного развития на примере становления и развития многоклеточности. Подход основан на положении, что основой такого развития являются процессы специализации и интеграции клеток, т.е. разделения функций между ними. Для описания этих процессов разработан формализованный язык, в рамках которого предлагаются понятия и параметры для прогнозирования, систематики и измерения прогрессивного и девиантного развития, а также гетерохроний и гетеротопий. Даются примеры такого измерения применительно к различным вариантам многоклеточности.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГЕТЕРОХРОНИЯ В РАЗВИВАЮЩЕМСЯ ХРУСТАЛИКЕ ГЛАЗА МЫШИ ПОСЛЕ НОКАУТА β1-ИНТЕГРИНА

В.Н. Сими́рский¹, М.К. Дункан²

¹ *Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН*

² *Университет штата Делавар, Неварк, Делавер, США
simir@mail.ru*

Развитие хрусталика является результатом координированного взаимодействия клеток его эпителия с внеклеточным матриксом капсулы и терминально дифференцированными клетками (волоконками). Центральную роль в этих взаимодействиях играют трансмембранные рецепторы – интегрин. Мы изучили экспрессию генов сигнального пути TGFβ после нокаута β1-интегрин в хрусталике зародышей и новорожденных мышей. С помощью ПЦР в реальном времени показано, что в нормальном развитии хрусталика снижается экспрессия генов трансформирующего фактора роста *TGFβ1* и *TGFβ2*, тканевого активатора плазминогена (*Plat*), протоонкогена *JunB* и гена, который кодирует белок, связывающий инсулиноподобный фактор роста (*Igfbp3*). В то же время после нокаута экспрессия этих генов повышается в период с 14.5–16.5 сут. (*TGFβ2*, *Igfbp3*) или с 16.5 сут. до рождения (*TGFβ1*, *JunB*, *Plat*, *Igfbp3*). При этом экспрессия генов, кодирующих белки внеклеточного матрикса, изменяется незначительно. Таким образом, нокаут β1-интегрин в эмбриональном хрусталике мыши приводит к гетерохронии на молекулярном уровне, которая проявляется в преждевременной дифференцировке клеток эпителия хрусталика и их апоптозе.

Работа поддержана РФФИ (грант № 12-04-00186) и Национальным Институтом глаза США (National Eye Institute, USA) (грант EY015279).

ГОМЕОЗИСНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ В ЭВОЛЮЦИИ ЦВЕТКА И СОЦВЕТИЯ БОБОВЫХ (FABACEAE)

А.А. Синюшин

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
asinjushin@mail.ru*

Явление гомеозиса, аномального приобретения органами одного типа свойств органов другого типа (вплоть до полного превращения), хорошо изучено на ряде модельных объектов – растений и животных. Изучение гомеозисных мутаций важно для понимания закономерностей генетической регуляции морфогенеза, однако есть еще один, эволюционный аспект – поиск адаптивной ценности тех или иных преобразо-

ваний. Если фенотип гомеозисного мутанта схож с существующей в природе формой, можно сделать вывод о роли того или иного гена в формировании адаптивно ценного разнообразия группы. Проявление, anomальное для одного таксона, может быть нормой для родственной группы – эта закономерность известна как «правило Кренке».

В настоящей работе сделана попытка обобщить известные примеры гомеозиса в нормальной и anomальной изменчивости цветка и соцветий в семействе Бобовых (Fabaceae).

Гомеозис в формировании разнообразия цветков бобовых. У модельного объекта – гороха посевного (*Pisum sativum* L.) известно несколько гомеозисных мутаций, нарушающих нормальный морфогенез цветка. Так, мутация *superpetaloidum* (*sup*) приводит к превращению двух адаксиальных тычинок наружного круга в лепестковидные структуры. Сходное с мутантами *sup* строение цветка имеют некоторые виды *Cassia* – например, *C. marilandica* L., у которых развиваются адаксиальные лепестковидные стаминодии. У мутанта *stamina pistilloida-1* (*stp-1*) происходит замена иного рода – две адаксиальные тычинки наружного круга превращаются в органы переходного строения, сочетающие признаки тычинок и плодolistиков. У гомозигот по другим мутантным аллелям *STP* аномалия выражена сильнее: все тычинки превращены в плодolistики, а лепестки – в элементы чашечки. Anomальные цветки с заменой части (или всех) тычинок на плодolistики описаны и у других бобовых – например, у выращенных при anomальном температурном режиме растений сои *Glycine max* Merr. (Crozier, Thomas, 1983: Am. J. Bot. 80: 429). Во всех случаях anomальные плодolistики оказываются обращенными вентральными швами в центр цветоложа. Именно такая симметрия характерна для полимерного гинецея у некоторых бобовых – *Affonsea*, *Acacia* p.p. и др. Вероятно, у этих таксонов полимеризация гинецея произошла за счет гомеозисной замены тычинок плодolistиками.

Большой интерес вызывают мутации, изменяющие направление дифференцировки лепестков зигоморфного цветка у бобовых. Так, anomальное уподобление всех пяти лепестков флагу известно у *Clitoria ternatea* L. и *Astragalus karl-heinzii* Maassoumi (Sinjushin, Bagheri, unpubl.). Именно такое гомеозисное преобразование вызвало возникновение вторично актиноморфного венчика у *Cadia purpurea* Forssk. (Citerne et al., 2006: PNAS 103: 12017). Анализ морфологии anomальных цветков у *Clitoria* и *Astragalus* обнаружил интересную взаимозависимость: в цветке с измененным в результате гомеозиса венчиком тычинки оказываются свободными (не сросшимися, как это характерно для нормальных цветков тех же видов). Положение плодolistика не изменено. Можно сделать вывод о том, что симметрия венчика и андроеца в зигоморфном цветке сопряжены, в то время как симметрия гинецея определяется иными факторами.

Гомеозис в морфогенезе соцветий Fabaceae. Большой интерес для понимания эволюции соцветий бобовых (и сложных соцветий вообще) имеют anomальные соцветия у форм с так называемым детерминантным типом роста (ДТР) – например, мутанта *determinate* (*det*) гороха. У этих мутантов цветки образуются непосредственно на главном побеге – образуется верхушечное соцветие, в то время как в норме у гороха и ряда родственных таксонов формируются только пазушные кисти. Таким образом, у мутантов *det* (и сходных мутантов *terminal inflorescence* у *Vicia faba* L.) в верхней части побега листья превращаются в брактей, а из пазушных почек вместо двухцветковых кистей формируются непосредственно цветки. Изменяется и симметрия всего побега.

У ряда видов *Lupinus* обнаружен ДТР иного рода, когда пазушные цветоносные побеги, дублирующие по строению главный побег (паракладии) также замещаются одиночными цветками [Куницкая, Анохина, 2012: Вестник БГУ (сер. 2) 2: 46]. Разные типы ДТР сопоставимы с нормальной изменчивостью соцветий у бобовых и предположительно отражают усиление доминирования верхушечного соцветия.

У ряда мутантов описано аномальное усложнение соцветия за счет превращения отдельных цветков в цветоносные оси – например, у мутанта *secondary inflorescence development (sid)* у *Melilotus albus* Desr. (Hirsch et al., 2002: Can. J. Bot. 80: 732). Подобные мутации могли приводить к быстрому (сальтационному) усложнению структуры соцветия в эволюции бобовых.

Таким образом, анализ результатов полученных при изучении изменчивости цветка и соцветий в семействе Бобовых позволяет заключить, что изучение гомеозисных мутаций интересно не только с теоретической точки зрения, но имеет большое эволюционное значение, поскольку эти мутации приводят к быстрому образованию новых адаптивно ценных признаков.

РОЛЬ ГЕТЕРОХРОНИИ В ВОЗНИКНОВЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ КЛАССА ГОЛОТУРИЙ (ECHINODERMATA: HOLOTHUROIDEA)

А.В. Смирнов

*Зоологический институт РАН
sav_11@inbox.ru*

Процессы гетерохронии и её частного случая педоморфоза сыграли основную роль не только в возникновении класса голотурий и становлении его плана строения, но и в дальнейшей эволюции этого класса иглокожих. Возникновение класса голотурий, по-видимому, было связано с резкими изменениями онтогенеза, которые привели к утрате катастрофического метаморфоза. У голотурий метаморфоз стал эволютивным, а не катастрофическим, и развитие признаков, относящихся к разным координационным цепям, перестало быть тесно сцепленным. Тело взрослого организма у голотурий развивается на основе личиночного, а личиночные ткани частично включаются в тело взрослого организма. Кардинальное изменение онтогенеза привело к становлению «голотурного» плана строения и их своеобразной пентарадiallyно-билатеральной симметрии.

Целый ряд специфичных для голотурий признаков, несомненно, имеют педоморфное происхождение. У голотурий редуцирован скелет, развитие которого останавливается на стадии развития решетчатых пластинок, преобразованных в ходе эволюции в характерные для голотурий микроскопические скелетные элементы – склериты. От амбулакрального (аксиального) скелета у голотурий сохраняются лишь первые амбулакральные пластинки, которые преобразованы в глоточное кольцо. У голотурий отсутствует как единая морфологическая структура осевой комплексов органов, развитие которого останавливается на ранней стадии, но сохраняются его отдельные элементы. В связи с тем, что у голотурий не развивается перикард, который является производным правого аксоцеля, при развитии правый аксоцель даже не закладывается, что отличает голотурий от остальных ныне живущих классов Eleutherozoa. Педоморфной чертой является и строение гонады голотурий, которая представлена непарной железой, подразделённой на две части, проток которой располагается рядом с каменистым каналом. Такое строение гонады весьма сходно с одной из стадий развития гонады у морских ежей. В пользу педоморфного происхождения половой системы голотурий свидетельствует также наличие только одного полового отверстия у стволовой группы Echinoidea, что могло соответствовать одинарной гонаде. Основной педоморфной чертой, отличающей голотурий от остальных иглокожих, является строение их амбулакральной системы. У всех современных классов иглокожих, кроме голотурий, 5 первичных выростов гидроцеля сначала развиваются как щупальца, а затем преобразуются в радиальные амбулакральные каналы. У голотурий 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, располагающимся орально, а радиальные амбулакральные каналы развиваются на гидроцеле между ними позднее. То

есть строение амбулакральной системы взрослых голотурий частично соответствует амбулакральной системе личиночных стадий остальных ныне живущих иглокожих. При этом радиальные каналы голотурий (как и радиальные комплексы органов включающие также нервную и гемальную систему и ряд сопровождающих их каналов) не являются новообразованиями, а гомологичны радиальным каналам (и радиальным комплексам органов) остальных иглокожих, хотя и развиваются на новом месте и видоизменённом путём, что можно рассматривать как пример частичной гетеротопии.

Процессы гетерохронии и педоморфоза не только привели к образованию плана строения голотурий, но и, по-видимому, сыграли определенную роль в становлении и эволюции отряда Synaptida, о чем свидетельствует редукция у них радиальных амбулакральных каналов. Педоморфные голотурии отряда Synaptida демонстрируют интересный пример возникновения целого ряда новых черт в плане строения, которые возникли благодаря гетерохронному развитию органов. В различных координационных цепях благодаря гетерохронным изменениям происходят изменения, приводящие к усилению билатеральной симметрии. У ряда форм в процессе онтогенеза исчезает ротация гидроцеля, что приводит к совпадению личиночно-ловеновской билатеральной плоскости симметрии с первоначально расположенной к ней под углом около 72° плоскостью симметрии $2 - 1 - 2$. В другой координационной цепи происходит исчезновение петли кишечника, что также приводит к усилению процесса билатерализации. В строении некоторых педоморфных форм, например *Rhabdomolgus ruber*, мы видим как совмещение плоскостей билатеральной симметрии, так и исчезновение петли кишечника, то есть все большую билатерализацию. Примером такой билатерализации путем гетерохронии, несомненно, также является свойственное всем голотуриям опережающее развитие медиоventрального радиального амбулакрального сосуда и нервного ствола. Удивительный пример изменения в плане строения дает педоморфная синаптида *Kolostoneura novaezealandica*, у которой не развиты не только радиальные амбулакральные сосуды, но и почти не развиты радиальные нервные стволы. Анализируя морфологические ряды развития отдельных признаков у голотурий можно наблюдать новые черты в их организации *in statu nascendi*. Следует при этом подчеркнуть, что в эволюции голотурий процессы педоморфного развития ряда признаков естественно вызывают в дальнейшем их пераморфозное развитие.

МОРФОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ ЗАРОДЫШЕЙ И ПРОРОСТКОВ У РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМЕЙСТВА HYDATELLACEAE (NYMPHAEALES): ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ ГЕТЕРОХРОНИЙ И ГЕТЕРОТОПИЙ

Д.Д. Соколов, М.В. Ремизова, П.Дж. Рудалл

*Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Jodrell Laboratory, Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surrey, UK
sokoloff-v@yandex.ru*

Мы предлагаем рассматривать разнообразие проростков семенных растений в свете разных приспособлений, позволяющих обойти фундаментальное пространственное ограничение для роста главного побега, характерное для зародышей семенных растений. Точка роста побега семенных растений окружена основаниями семядолей, верхушки которых выполняют гаусториальную функцию, всасывая питательные вещества из запасующих тканей семени. Так как семядоли окружены запасующими тканями, а те в свою очередь – семенной кожурой, активный рост главного побега и, соответственно, участие в фотосинтезе каких-либо листовых структур затруднены. Мы рассматриваем способы преодоления данного ограничения на примере одного из семейств базальных покрытосеменных, родственного кувшиночковым – Hydatellaceae. Это семейство включает мелкие, в основном однолетние

водные или околоводные растения, распространенные в Австралии, Новой Зеландии и Индии. Семейство состоит из одного рода *Trithuria*, виды которого распадаются на две монофилетические группы, тропическую и внетропическую. У внетропических видов *Hudatellaceae* (как и у многих других семенных растений) при прорастании семени имеет место резко односторонний интеркалярный рост оснований семядолей, из-за которого ось зародыша разворачивается на 90°, и точка роста побега высвобождается из семени, в то время как верхушки семядолей остаются внутри него и продолжают выполнять гаусториальную функцию. Процесс одностороннего роста оснований семядолей идет у внетропических *Hudatellaceae* с некоторым «избытком», что приводит к образованию на растущей стороне каждой семядоли выроста, не имеющего какой-либо понятной нам функции. Этот вырост мы рассматриваем как вторичную верхушку семядоли. Семядоли внетропических видов не имеют специализированной проводящей системы, что, вероятно, обусловлено их небольшими размерами. У тропических видов *Hudatellaceae* высвобождение точки роста побега также происходит путем одностороннего роста зародыша, но он локализован не в основаниях семядолей, а в стеблевой части зародыша (гипокотиле), к которой они прикрепляются. Если у внетропических видов высвобождение точки роста идет на стадии, когда в ней уже заложен зачаток первого надсемядольного листа, то у тропических видов – на стадии, когда никаких зачатков надсемядольных листьев еще нет (детальные данные по этому вопросу есть пока для двух из трех изученных тропических видов). Односторонний рост гипокотиля у тропических видов приводит к увеличению размеров семядольного узла и, соответственно, к возможности распространения процессов морфогенеза семядолей на вновь появившееся пространство. Здесь у одной либо у каждой из двух семядолей формируется вторичная верхушка. Ее положение точно соответствует таковому у внетропических видов, но в данном случае при морфогенезе этой вторичной верхушки реализуется программа развития типичного вегетативного листа, свойственного представителям *Hudatellaceae*. Вторичная верхушка (как и нормальные, вышележащие листья) васкуляризована, в то время как первичная, гаусториальная, не имеет васкулатуры. Мы считаем вариант прорастания семян, свойственный тропическим видам, эволюционно производным и предполагаем, что в его становлении имели место гетерохронии и гетеротопии.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ, грант 12-04-01070.

ГЕТЕРОХРОНИИ В ЭВОЛЮЦИИ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Н. Соловьев

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

Роль гетерохроний ярко проявляется в онто-филогенезе неправильных (экзоциклических) морских ежей. После метаморфоза ювенильная особь проходит стадию правильного (эндоциклического) ежа, когда перипрокт бывает со всех сторон окружен пластинками апикальной системы. Смещение перипрокта в область 5-го интерамбулакра у современных форм происходит на ранних стадиях постлавлального развития, при этом редуцируется 5-я генитальная пластинка. Этот процесс хорошо изучен у ряда групп современных морских ежей, например, у рода *Echinocardium* (Gordon, 1926) у некоторых схизастерид (Марков, 1994), у глубоководного вида *Calymne relicta* (Saucede et al., 2009). У некоторых древних (юрских) взрослых форм неправильных морских ежей достаточно долго сохраняется эндоциклическое состояние апикальной системы. Это характерно, например, для родов отряда *Cassiduloidea*: *Hybochlypus* (семейство *Galeropygidae*), *Nucleolites* (семейство *Nucleolitidae*), а также для представителей надотряда *Spatangacea* – форм с разорванной апикальной си-

стемой – так называемых дизастеридных морских ежей (Jesionek-Szymańska, 1963; Соловьев, 1971) (роды *Pygorhytis*, *Pygomalus*). У последнего рода в келлоеве (вид. *P. analis*) в онтогенезе наблюдается интересное изменение соотношения перипрокта с задними окулярными пластинками, и пятой генитальной пластинкой, которая сильно уменьшается в размере, а вершины амбулакров I и V вместе с соответствующими окулярными пластинками постепенно смещаются от перипрокта в сторону передней части панциря. Это – начало процесса «освобождения» окулярных пластинок I и V от связи с перипроктом и перемещения их по направлению передней части апикальной системы, с которой они «объединились» в начале мела (в берриасе). По-видимому, это произошло в двух эволюционных ветвях спатангаец с сомкнутой апикальной системой – семействе *Holasteridae* (отряд *Holasteroidea*) и семействе *Toxasteridae* (отряд *Spatangoida*). Отметим, что дериват 5-й генитальной пластинки встречается иногда у некоторых раннемеловых видов неправильных ежей.

Смещение периста в область 5-го (заднего) интерамбулакра у разных групп происходит с разной степенью асинхронности по отношению к формированию его пластинок. Поэтому перипрокт может занимать на панцире различное положение от верхнего супрамаргинального до инфрамаргинального. Это наблюдается у всех отрядов неправильных морских ежей и связано с образом жизни конкретных групп.

Значительные перестройки структуры нижней поверхности панциря у представителей отряда *Spatangoida* проявляются в изменении относительного расположения пластинок пластрона и перипластрональных амбулакральных полей, в отрыве стернальных пластинок от лабрума и т. п. Механизм этих изменений связан с процессом транслокации (McNamara, 1987) – «скольжением» швов отдельных пластинок в экваториальном или меридиональном направлении в результате их неравномерного роста и частичной резорбции. К. МакНамара отметил это явление в онтогенезе среднемиоценовых видов *Brennia carinata* и *Lovenia woodsi* из Австралии. Отрыв пластинок стернума от лабрума происходит на поздних стадиях онтогенеза, т. е. налицо – анаболия. В процессе филогенеза аналогичное явление (пераморфоз) наблюдается у ряда групп. Например, в эволюционной линии позднемелового рода *Micraster* – в связи с перемещением периста к переднему краю панциря происходит разрыв пластрона у позднекампанского вида *M. grimmensis* (Соловьев, 2013). Процесс педоморфоза, связанный с утратой признаков поздних стадий развития отмечен, в частности, в эволюции рода *Hemister*, палеоцен-миоцен Австралии (McNamara, 1987, 1989). Это проявляется в увеличении относительной высоты панциря, расширении перипетальной фасциолы и др. признаков. Отмечено, что это находится в прямой связи с изменением во времени характера осадка – от более грубого песчаного – к тонкому илистому.

Описаны явления гетерохронии в развитии фасциол (перипетальной, маргинальной и латероанальной) у позднемеловых и палеоценовых семейств *Hemisasteridae*, *Schizasteridae* и *Paleopneustidae* (Марков, 1994; Марков, Соловьев, 2001).

ГЕТЕРОХЕЛИЯ И ГЕТЕРОДОНТИЯ КРАБОВ (CRUSTACEA DECAPODA ANOMURA ET BRACHYURA) В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ

В.А. Спиридонов, А.К. Залота

*Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН
vspiridonov@ocean.ru*

Гетерохелия хелипед (клешненосных ног, переоподов первой пары) крабов это различия в размерах клешней с правой и левой стороны. У настоящих крабов (*Brachyura*) с гетерохелией часто связана гетеродонтия – различия в морфологии зубцов режущей поверхности пальцев клешни, связанная с их функциональной специа-

лизации (Schäfer, 1954). Противоположными состояниями являются, соответственно, гомойохелия и гомойдонтия). Гетерохелия возникает в процессе аллометрического роста правой и левой хелипеды, идущего с разной скоростью. Аллометрические коэффициенты характеризуются значительным постоянством для вида, но может наблюдаться и их межпопуляционная изменчивость. Вероятным механизмом гетеродонтии является гетерохрония формообразования зубов на пальцах правой и левой клешни. Морфо-функциональная асимметрия клешней открывает значительные возможности для усложнения пищедобывательного, оборонительного и полового поведения крабов. При этом крупные монофилетические группы Brachyura характеризуются преобладающими паттернами гетеро/гомойо-хелии и гетеро/гомойо-донтии хелипед. Так для Heterotremata характерно преобладание выраженной гетерохелии и гетеродонтии, а для Thoracotremata – преобладание гомойохелии и гомойдонтии, что, по-видимому, связано с наличием этих состояний у предковых форм. В то же время, как показано на примере Portunoidea, у Heterotremata наблюдаются многочисленные случаи вторичной симметризации клешней, вызванные специализацией образа жизни, в котором значительное место занимает активное плавание или, напротив, длительное закапывание в субстрат и преобладание засадного типа добывания пищи. Манящие крабы (Ucinidae) дают пример выраженной гетерохелии и гетеродонтии у Thoracotremata, связанной, в первую очередь, с коммуникационным, территориальным и половым поведением. Своему значительному разнообразию и несомненному эволюционному прогрессу крабы во многом обязаны морфогенетическим механизмам, ведущим к образованию гетерохелии и гетеродонтии хелипед, и принципиальной обратимости этого процесса.

АЛЛОМЕТРИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ РАКОВИНЫ БРЮХОНОГО МОЛЛЮСКА *LITTORINA SAXATILIS* БЕЛОГО МОРЯ

З.И. Старунова¹, А.И. Гранович¹, Н.А. Михайлова²

¹ Санкт-Петербургский государственный университет

² Институт Цитологии РАН

z.starunova@gmail.com

Специфика формы раковины брюхоногих моллюсков определяется, с одной стороны, наследственными факторами, с другой – воздействием среды обитания. Рост раковины может сопровождаться аллометрическими эффектами, которые характеризуют закономерное изменение пропорций, скоррелированных с изменениями в размерах организма или его частей (Gould, 1966). Аллометрический рост сам по себе может рассматриваться как видоспецифичная характеристика, однако характер аллометрии в свою очередь может быть подвержен изменениям под действием окружающих условий обитания организма. В работе рассматриваются особенности аллометрического роста раковины литорального моллюска *L. saxatilis* и характер воздействия некоторых факторов среды обитания на проявления аллометрии. Весь жизненный цикл моллюска проходит на литорали, так как для *L. saxatilis* характерно яйцевыворуждение; продолжительность жизни составляет 5–10 лет.

Исследовано 6 популяций *L. saxatilis* в губе Чупа (Кандалакшский залив, Белого моря). Три популяции обитают в условиях умеренных значений фактора степени прибойности и нормальной солёности. Две популяции – в условиях эстуарного распределения и одна – в условиях повышенной волновой прибойности. В каждой популяции моллюсков всех представленных размеров собирали из среднего-верхнего горизонта – выше пояса макрофитов. У всех моллюсков измеряли высоту и ширину раковины (с точностью до 0,1 мм), определяли возраст по годовым кольцам, после чего их вскрывали для определения пола и степени половозрелости. Форму раковины оцени-

вали методами геометрической морфометрии, для чего были сделаны фотографии каждой раковины собранных моллюсков. Файлы обработаны с помощью пакета программ серии TPS. В результате определены переменные формы раковины, которые использовались для дальнейшего статистического анализа в программе Statistica 7.0.

Наличие аллометрического эффекта показано для всех 6 популяций моллюсков *L. saxatilis* в случае использования всего размерно-возрастного ряда каждой популяции (высота раковины= $0.45+0.79$, $r^2=0.853$, $n=113$, $p<0.05$). В случае исключения из анализа последовательно моллюсков 1 года, затем 2 лет – наблюдается существенное снижение аллометрии вплоть до полного исчезновения значимого эффекта. Последнее отмечается при включении в анализ только половозрелых моллюсков, когда значимой корреляции не было обнаружено ни в одной популяции (высота раковины= $0.05+0.57$, $r^2=0.56$, $n=76$, $p\geq 0.05$). Для популяций из эстуариев и с повышенной волновой прибойностью также наблюдается полное снижение аллометрии после исключения из анализа моллюсков 1–2 возрастных групп (высота раковины= $0.08+0.28$, $r^2=0.33$, $n=89$, $p\geq 0.05$).

Наблюдаемый эффект можно объяснить видоспецифичной неравномерностью темпов роста моллюсков. При этом раковина растет на протяжении всей жизни моллюска. Наиболее активный рост отмечается у моллюсков первого и второго годов жизни. У сеголеток высота раковины практически равна ее ширине и составляет не более 2,0 мм. С наступлением половой зрелости (3–4 года) темпы роста значительно снижаются, что выражается в незначительности прироста (менее 0,5 мм в диаметре за год), именно в этот момент анализ показывает исчезновение аллометрического эффекта. Соответственно, характеристики формы раковины, сформировавшиеся к возрасту 3–4 года впоследствии меняются незначительно. Нами были обнаружены статистически значимые отличия формы раковины среди половозрелых моллюсков между популяциями с умеренным средовым влиянием, эстуарными популяциями ($F=15,98$; $p\leq 0,01$) и популяцией с повышенной волновой прибойностью ($F=10,37$; $p\leq 0,01$).

С помощью программ серии TPS проведено сравнение усредненных конформаций для каждой возрастной группы во всех популяциях. Полученные конформации дают возможность визуально оценить степень и характер различий между ними. Наибольшие различия формы обнаружены между молодью и половозрелыми особями, что отражает упоминавшиеся выше особенности аллометрического роста. Конформации половозрелых особей из разных популяций также показали некоторые отличия между собой, что вероятно, связано со спецификой воздействия внешней среды на форму раковины моллюсков в конкретном местообитании.

Работа поддержана грантом РФФИ, № 12-04-00312-а.

СТАБИЛИЗАЦИЯ И ДЕСТАБИЛИЗАЦИЯ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ ТРАЕКТОРИЙ РАЗВИТИЯ НА ПРИМЕРЕ СРАВНЕНИЯ ГАСТРУЛЯЦИИ ДВУХ РОДСТВЕННЫХ ВИДОВ БУРЫХ ЛЯГУШЕК

В.Г. Черданцев, В.А. Скобеева

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

Перестройка структуры морфогенетических корреляций в раннем онтогенезе обычно ассоциируется с макроэволюцией, а дестабилизация этой структуры в нормальной биологической эволюции считается и вовсе недопустимой. Сравнение раннего морфогенеза двух близких видов бурых лягушек – остромордой (*Rana arvalis* Nilss.) и травяной (*Rana temporaria* L. – показывает, что неверно и то, и другое. Морфогенетические корреляции могут существенно изменяться на

видовом уровне без радикального изменения фенотипа и дестабилизироваться без снижения общей приспособленности.

По совокупности палеонтологических, зоогеографических и молекулярных данных, *R. arvalis* является видом, стоящим ближе к предковой для бурых лягушек форме. Видовые различия в морфологии гастрюляции очевидны, но не выходят за пределы различий в частоте фенотипов, а значит, возникают за счет внутреннего резерва изменчивости, общего для обоих видов. Начальные размеры зачатка дорсальной губы бластопора (ДГБ) больше у *R. arvalis*, но в следующей фазе гастрюляции, когда ДГБ приобретает собственную планарную кривизну, на ее формирование уходит больше времени, чем у *R. temporaria*, поэтому суммарные темпы гастрюляции оказываются одинаковыми, и морфологические различия можно считать нейтральными в отношении приспособленности.

Основное различие между видами состоит в устойчивости индивидуальных траекторий развития, оцениваемой по величине коэффициентов корреляции между прижизненными измерениями морфологических признаков у отдельных зародышей через равные промежутки времени – у *R. arvalis* эти коэффициенты значительно выше. То же самое справедливо и для личиночных стадий развития – головастики *R. temporaria* увеличивают темпы своего развития при улучшении его условий (например, при снижении плотности населения), чего не умеют делать головастики *R. arvalis* (Ляпков, 2004). То же самое относится и к внутриорганизменным гетерохрониям – у головастиков *R. temporaria* резко усиливается гетерохрония темпов роста ротового диска и всего головастика (Черданцева, Черданцев, 1997). Таким образом, выделение *R. temporaria* в качестве отдельного вида связано с системной дестабилизацией развития на всех его уровнях, не только не ведущей к снижению общей приспособленности, но, напротив, расширяющей диапазон средовых условий, в которых возможно нормальное развитие зародышей и головастиков. Оценка основных компонент приспособленности в наземной фазе жизненного цикла показывает значительное превосходство *R. temporaria*, не вытесняющей *R. arvalis* только благодаря частичной биотопической изоляции (Ляпков, 2004). Системный характер дестабилизации предполагает существование генов, одинаково влияющих на устойчивость индивидуальных траекторий развития независимо от его стадии.

Учитывая принципиальную невозможность отбора, направленного на дестабилизацию, она может возникать лишь в качестве побочного следствия отбора по другим признакам, не связанным с морфогенезом. У *R. temporaria*, начинающей нерест раньше, должен идти отбор, направленный на компенсацию ухудшения температурных условий. Темп лимитирующим звеном такого отбора является зависимость развития от предшествующих по времени стадий, уменьшающаяся при дестабилизации индивидуальных траекторий развития. Аналогичный эффект может иметь увеличение относительного количества желтка. В обоих случаях направленная эволюция, ведущая к расширению нормы реакции (Северцов, 1980), оказывается возможной благодаря пластичности морфогенеза, для которого, строго говоря, ни одна из стадий нормального развития не является обязательной для его завершения, поэтому изменение отдельных признаков не требует от развивающейся системы восстановления нарушенного равновесия.

ЩИТКОВАНИЕ ПАНЦИРЯ ЧЕРЕПАХ КАК ЭВОЛЮЦИОНИРУЮЩАЯ МОДУЛЬНАЯ СИСТЕМА

Г.О. Черепанов

*Санкт-Петербургский государственный университет
cherepanov-go@mail.ru*

Основные морфогенетические закономерности развития рогового покрова черепах (связь расположения зачатков щитков панциря с первичной сегментацией тела эмбриона) сложились на самых ранних этапах эволюции группы и до настоящего времени не претерпели существенных изменений (Черепанов, 2013). В сумме щиткование (фолидоз) панциря черепах представляет собой сложно скоррелированную систему модульного типа. Оту систему слагают отдельные морфологические элементы – роговые щитки, отчасти взаимосвязанные, отчасти характеризующиеся относительной автономностью развития. Последнее является как причиной высокой степени изменчивости самих роговых элементов (их формы, размера, скорости и направления роста), так и источником преобразования мозаики щитков в целом. Как показывают палеонтологические данные, в эволюции черепах преобразование рогового панциря шло в направлении уменьшения числа составляющих его элементов, т. е. олигомеризации. Этот процесс осуществлялся за счет редукции и слияния щитков или их зачатков. Следы этих исторических преобразований можно наблюдать в онтогенезе современных черепах. Щитки, претерпевающие редукцию, характеризуются рядом отклонений в развитии: 1) смещение времени закладки щитка на более поздние стадии онтогенеза, 2) уменьшение эмбрионального зачатка щитка, 3) отсутствие зачатка собственной борозды (граница щитка формируется бороздами соседних щитков), 4) сокращение зоны и скорости прироста щитка. Слияние роговых щитков менее эволюционно значимый процесс, чем редукция. В онтогенезе он может происходить двумя путями: 1) объединением эмбриональных зачатков щитков, 2) редукцией разделяющих щитки роговых борозд. Вторичная полимеризация рогового покрова за счет возникновения дополнительных щитков, как правило, не закреплялась в эволюции черепах. За редким исключением (например, представители рода *Sakya*), полимерное состояние фолидоза черепах представляет собой аномалию развития. Таким образом, основными механизмами эволюционных изменений системы щиткования у черепах послужили временные сдвиги в закладке и темпах развития щитков панциря – гетерохронии, а также, но значительно реже, изменения в положении закладок – гетеротопии.

ИСТОРИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОНТОГЕНЕЗА КАК СВИДЕТЕЛЬСТВА ЕГО СИСТЕМНОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ (К ВОПРОСУ О ПРИРОДЕ ГЕТЕРОХРОНИЙ)

М.А. Шишкин

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
shishkin@paleo.ru*

Из опыта эмбриологии очевидно, что онтогенез есть целостная динамическая система, стремящаяся к конечному равновесию. Последовательность протекания в ней процессов детерминации совершается в направлении от общего к частному, а не наоборот, в отличие от того, что подразумевается геоцентрическими взглядами на развитие (Светлов, 1967). Следовательно, все регистрируемые эволюционные изменения онтогенетического цикла (структурные, формативные или иные) должны рассматриваться как проявления единого преобразования, а не как его иницирующие факторы.

Это, в частности, касается и гетерохроний. Но на практике такие оценки обычно выглядят иначе.

Изучение системных процессов исторически начинается с вычленения и анализа его отдельных составляющих. Среди них легче всего улавливаются те зависимости, что имеют относительно простое выражение и могут быть в той или иной мере оценены количественно. В эволюции онтогенеза к таким наиболее заметным для исследователя процессам относятся обычно гетерохронии и гетеротопии. Повышенное внимание к ним вытекает, таким образом, уже из самой методологии познания (единственно нам доступной), а не из их особой роли в эволюции, как это полагает множество исследователей.

Для указанной методологии неизбежным начальным шагом является абсолютизация зависимостей, выявляемых в опыте или сравнении, т. е. экстраполяция их за пределы условий анализа. Далее должна следовать проверка их применимости в этом расширенном контексте и, в зависимости от ее результатов, – либо подтверждение исходных представлений, либо их ревизия. Но в истории биологической мысли эта процедура чаще всего молчаливо игнорируется, и первичные эволюционные обобщения произвольно экстраполируются на те уровни, на которых они заведомо не согласуются с эмпирическим опытом. Большинство нарушений такого рода, начиная с Э. Жоффруа Сент-Илера – это прямое истолкование различия двух онтогенезов в качестве модели эволюционного события и тем самым – в качестве буквального указания на механизм эволюции (Шишкин, 2010).

Например, различие итогов онтогенеза у нормальной и мутантной особей традиционно понимается как прямое доказательство эволюционной роли мутаций. Аналогичным образом, дивергенция двух сопоставляемых нормальных онтогенезов служит обоснованием для идеи «эмбриональных модусов» эволюции, якобы реализующих скачкообразные исторические изменения в точке дивергенции (даже несмотря на признание, что наблюдаемое различие может иметь и иную природу). Наконец, следуя той же логике, из различий во времени онтогенетического появления той или иной структуры заключают, что такие явления, т. е. гетерохронии, представляют собой движущую силу эволюционных преобразований. Во всех этих случаях по умолчанию считается самоочевидным, что причинные связи в эволюции и онтогенезе тождественны и что оба процесса имеют один и тот же вектор – от зародышевой клетки к взрослому состоянию.

Для оценки такого понимания гетерохроний сперва уместно напомнить, что в общем случае они не обнаруживают согласованности с изменением взрослой стадии. Во-вторых, уже ранние исследования этого явления наталкивали на мысль, что оно само каким-то образом обусловлено состоянием итога развития, а не наоборот. Понимание этой зависимости (странной для механистического мышления) было чисто эмпирическим, и для нее предлагались разноречивые объяснения. В случае гетерохроний на фоне исторического «надстраивания» взрослой стадии их объясняли компенсирующим сжиманием и спрямлением онтогенеза (Коп, Хайэтт, Вейсман). С другой стороны принималось, что само различие в интенсивности эволюции («филетических энергиях») разных структур организма должно приводить в итоге к нарушениям координации во времени их закладки и в темпах развития (Менерт, Северцов). Наконец, факты присутствия гетерохроний без изменения плана взрослой организации заставляли думать, что их причина лежит здесь в самой длительности существования этого плана (Мюллер). В сумме огромная распространенность этих явлений (особенно в форме акцелерации), при отсутствии их обязательной корреляции с итогом развития, неизбежно направляла мысль к выводу о «тенденции природы к достижению своих результатов простейшим путем» (Balfour, 1880).

Теоретическое обоснование этого вывода было невозможно до появления представлений о системных процессах и свойственных им телеономических (целесолающих) зависимостях. Для геноцентрических взглядов на эволюцию подобное истолкование исключено по определению – в силу априорного отождествления ими вектора исторических изменений с ходом протекания онтогенеза. Объяснение гетерохроний здесь неизбежно вынуждено апеллировать к начальным событиям типа «возрастающего упреждения в действии гена» (Stebbins, 1974).

Единственно возможная основа для объяснения обсуждаемого феномена, не вступающая в противоречие с эмпирическими наблюдениями, – это организмоцентрическое понимание эволюции, при котором ее иницирующим фактором признается изменение взрослой организации как целого. Совокупность параметров этой организации, рассматриваемая здесь как ее системная характеристика, в норме обладает устойчивостью, сохраняемой при множестве вариаций элементарных компонентов, участвующих в осуществлении целого (эффект эквивиальности). И если это свойство создается отбором, то очевидно, что он должен поддерживать те индивидуальные варианты развития, которые реализуют конечное целое наиболее надежно и экономно. В конечном итоге вырабатывается тип развития, обеспечивающий (при разных его вариациях) максимально помехоустойчивое воплощение результата, поддерживаемого отбором. Таким образом, взрослая стадия через посредство отбора диктует здесь свои условия всему онтогенезу.

Такие представления о стабилизации живой системы как механизме ее эволюционного преобразования заключены в идее стабилизирующего отбора (эпигенетической теории эволюции). Ожидаемые ею закономерности исторических формативных перестроек, подтверждаемые опытом сравнительной эмбриологии, в общей форме описаны И.И. Шмальгаузен (1982). Каждое элементарное новшество здесь понимается как одна из лабильных терминальных aberrаций (морфозов) нормально-го плана строения. Отбор в пользу этой aberrации в измененных условиях преобразует ее далее в частную модификацию нормы, индуцируемую этими условиями. По мере нарастания стабилизации последней в качестве безусловной нормы ее морфогенез освобождается от участия внешней индукции и все более встраивается в общую систему формативных корреляций индивидуального развития.

Этот процесс подразумевает: (а) переход от зависимого (малоустойчивого) осуществления новшества к автономному, т. е., по Шмальгаузену, «замену внешних факторов развития внутренними», и (б) все большее углубление этой стабилизирующей перестройки в ряду поколений, в направлении от терминальных стадий развития к начальным. Обе эти закономерности подтверждаются множеством сравнительных данных, показывающих, что структуры, изначально возникшие как адаптации к условиям жизни взрослого организма и формативно зависимые от них, у потомков обычно развиваются задолго до начала своего функционирования и вне связи с указанными условиями (Шишкин, 2012). Представление о таком ходе событий заключено во многих терминах, введенных разными авторами для обозначения гетерохроний, связанных с ускоренной закладкой и упрощением развития взрослых структур, – такими как акцелерация, эмбрионализация, упреждающая сегрегация, адюльтация и др.

Таким образом, гетерохронии суть лишь одно из проявлений целостной перестройки онтогенеза, связанной со стабилизацией изменения взрослой стадии (точнее, терминальной стадии любого устойчивого состояния – дефинитивного или провизорного). Именно эта перестройка и составляет содержание эволюционного процесса. Ряд других хорошо известных ее проявлений связан с тем фактом, что ее историческое углубление увеличивает масштабы морфологической дивергенции

между исходным онтогенезом и продуктом его стабилизации. Это различие как раз и принимается многими исследователями за доказательство «эмбриональных модулов» эволюции. Этот же эффект лежит и в основе обобщения, известного как закон Бэра (закон зародышевого сходства).

Для восприятия указанных представлений легко предвидимой начальной трудностью может служить тот факт, что в развитии всякое позднее изменение по определению следует за ранним и обусловлено им. Но эта хронология событий относится к собственно онтогенезу, а не к порядку их осуществления в эволюции онтогенеза.

Список литературы

- Светлов П.Г.* 1967. Проблема детерминации и подходы к ней в современной науке. Тезисы VII Всесоюз. съезда анатомов, гистологов и эмбриологов. Тбилиси: Мецниереба. С. 25–27.
- Шишкин М.А.* 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // *Онтогенез*. Т. 37 № 3. С. 179–198.
- Шишкин М.А.* 2010. Эволюционная теория и научное мышление // *Палеонтол. журн.* № 6. С. 3–17.
- Шишкин М.А.* 2012. Системная обусловленность формообразования и ее проявления в палеонтологической летописи. *Палеонтол. журн.* № 4. С. 3–15.
- Шмальгаузен И.И.* 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука. 228 с.
- Balfour F.M.* 1880. Address to the department of anatomy and physiology of the British Association for the advancement of science // *The works of F.M. Balfour* (Eds Foster M., Sedgwick A. L.). London, Macmillan, 1885.V. 1. P. 698–713.
- Stebbins G.L.* 1974. Flowering plants: evolution above the species level. Harvard Univ. Press: Cambridge. 399 p.

ГЕТЕРОХРОНИИ В ОНТО- И ФИЛОГЕНЕЗЕ НИЗШИХ ПОЗВОНОЧНЫХ: ГИПОТЕЗЫ, ЭКСПЕРИМЕНТЫ, ФАКТЫ

Ф.Н. Шкиль¹, С.В. Смирнов²

¹ *Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН*

² *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*
fedorshkil@yandex.ru

Гетерохронии – изменения темпов и сроков онтогенетических событий, приводящие к изменению дефинитивной морфологии, традиционно рассматриваются как один из наиболее доступных механизмов эволюционных преобразований. Предполагается, что гетерохронии играют важнейшую роль в микро- и макроэволюции низших позвоночных. Так, гетерохронии рассматриваются в качестве основного эволюционного механизма, участвующего в: формировании озерных пучков видов рыб; миниатюризации карповых; появлении высокого разнообразия нототениевых и лососевых; морфологической диверсификации безлегочных саламандр; становлении современных костистых рыб и амфибий и т. д. Однако, несмотря на обилие гипотез, большинство из них остаются экспериментально неverified.

Изменения темпов и сроков онтогенетических событий (гетерохронии) могут быть вызваны действием как внешних, так и внутренних факторов. В качестве основной причины их возникновения предполагается изменчивость активности эндокринной системы, т. к. даже незначительные генетически закрепленные изменения гормональной регуляции могут приводить к серьезным эволюционным последствиям.

Важнейшую роль в онтогенезе позвоночных играет гипоталамо-гипофизарно-тиреоидная ось (ГГТО). ГГТО является гуморальным каскадом, состоящим из трех желез внутренней секреции: гипоталамуса, гипофиза и щитовидной железы, в котором активность каждого последующего элемента контролируется предыдущим. Регуляция активности ГГТО в целом осуществляется нервной системой, что определяет ее способность реагировать на внешние факторы, и системой отрица-

тельной обратной связи, контролирующей активность гипоталамуса в зависимости от концентрации гормонов щитовидной железы в плазме крови. Экспериментально было показано, что гормоны щитовидной железы (тиреоидные гормоны) играют важнейшую роль в регуляции онтогенеза позвоночных: участвуют в метаморфных преобразованиях амфибий и рыб, определяют развитие нервной, пищеварительной и опорно-двигательной систем, кожных покровов, контролируют скорость метаболизма, гомеостаз, поведение и т. д. Связь ГГТО с нервной системой и широкий спектр онтогенетических процессов, контролируемых тиреоидными гормонами, делает ГГТО наиболее вероятным кандидатом, ответственным за возникновение гетерохроний, а тиреоидные гормоны - доступным инструментом для экспериментов по изменению темпов и сроков онтогенеза. Наиболее удобными объектами для данных экспериментов являются низшие позвоночные (рыбы и амфибии), что связано с простотой содержания в лабораторных условиях, высокой численностью потомства, развитием эмбриона и личинки в водной среде, проницаемостью внешних покровов и слизистых для растворенных в воде тиреоидных гормонов и т.д.

Нашей группой была проведена серия экспериментов по изменению сроков и темпов онтогенетических событий посредством искусственного изменения уровня тиреоидных гормонов у нескольких видов рыб и амфибий. В докладе будут представлены результаты, позволившие верифицировать несколько гипотез о роли гетерохроний в эволюции низших позвоночных: в формировании крупнейшего пучка видов карповых рыб, больших Африканских усачей оз. Тана (Эфиопия); в формировании морфологического разнообразия скелетных элементов костистых рыб; в становлении черепа современных амфибий.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 13-04-00031 и 14-04-00590.

КОНФЕРЕНЦИЯ

Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии:
гетерохронии, гетеротопии и аллометрия

16–18 апреля 2014 г.

ТЕЗИСЫ

Проведение конференции поддержано
Российским фондом фундаментальных исследований

Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
117997, Москва, Профсоюзная ул., 123

2014 г.

Тираж 120 экз.