

ВТОРАЯ
ВСЕРОССИЙСКАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ
ПО ИГЛОКОЖИМ

Тезисы докладов



Москва - ПИН РАН - 2015

Российская академия наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Комиссия по иглокожим Научного совета по палеобиологии и эволюции органического мира
Московское отделение Палеонтологического общества
Секция палеонтологии Московского общества испытателей природы

Вторая Всероссийская конференция по иглокожим,
посвященная памяти Георгия Михайловича Беляева

18-19 февраля 2015 г.

Тезисы докладов

Оргкомитет конференции:

Председатель чл.-корр. РАН, д.б.н. С.В. Рожнов
Зам. председателя д.б.н. А.Н. Соловьев
Члены комиссии: д.б.н. А.В. Гебрук
к.б.н. А.В. Смирнов
д.б.н. А.Л. Дроздов
Секретарь Г.В. Миранцев



Георгий Михайлович Беляев



Москва
ПИН РАН
2015



ВИДОВОЙ СОСТАВ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССА ОФИУР (ECHINODERMATA: OPHIUROIDEA) НА ЗАПАДНО-КАМЧАТСКОМ ШЕЛЬФЕ ОХОТСКОГО МОРЯ

Е.А.Архипова¹, А.В. Мартынов²

¹ Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (КамчатНИРО), г. Петропавловск-Камчатский, arhipova.e.a@kamniro.ru

² Зоологический музей МГУ, Москва, martynov@zmmu.msu.ru

Отбор проб макрозообентоса производился на западно-камчатском шельфе (Охотское море) на СРТМ-К «Профессор Пробатов» в июле-августе 2013 г. Работы велись в интервале глубин от 11 до 565 м в пределах координат 54°49'9" с.ш., 155°31'6" в.д. и 58°18'0" с.ш., 155°10'2" в.д. Было выполнено 28 бентосных станций, на каждой станции в трехкратной повторности дночерпателем «Океан-50» (площадь захвата 0,25 м²) производился отбор проб бентоса (итого собрано 84 пробы). Параллельно осуществлялась визуальная оценка и описание типа грунта. В работе использовались программы Word 2007, Exel 2007, стандартная ошибка рассчитывалась в программе Exel в пакете «анализ данных». Построение карт пространственного распределения численности и биомассы офиур осуществлялось в программе КартМастер 4.1.

Средняя численность класса Ophiuroidea составляла 165,67±46,80 экз./м² при средней биомассе 5,753±2,28 г/м². Максимальные значения численности (1222,66 экз./м²) отмечено на глубине 132 м на грунте, представленном галькой, песком, илом (рис. 1а), а биомассы (51,068 г/м²) – на глубине 146 м на илистом песке, камнях (рис. 1б).

В центральной части шельфа в пространственном распределении численности (рис. 2а) класса Ophiuroidea можно выделить обширный очаг, тогда как в пространственном распределении биомассы участков два – в центральной и северной частях (рис. 2б).

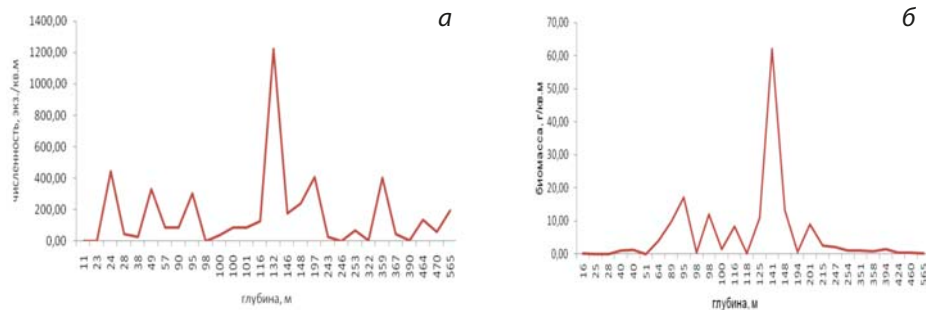


Рис. 1. Изменение численности (экз./м²) (а) и биомассы (г/м²) (б) класса Ophiuroidea в зависимости от глубины обитания на Западно-Камчатском шельфе Охотского моря в 2013 г.

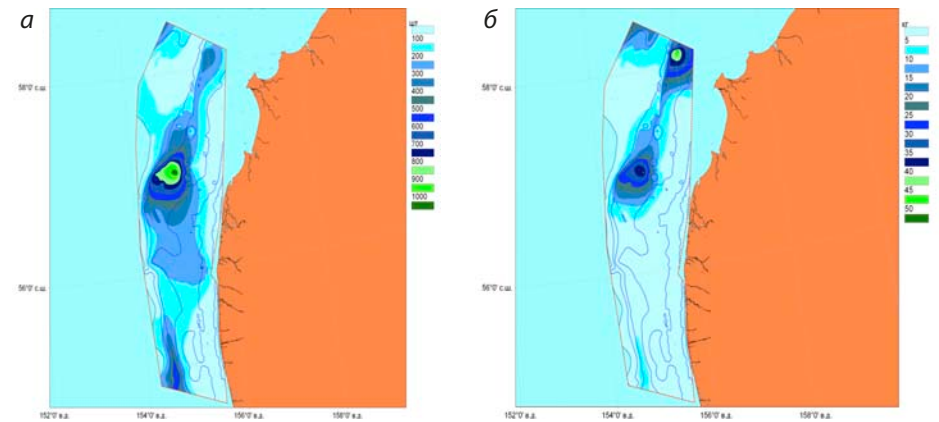


Рис. 2. Пространственное распределение численности (экз./м²) (а) и биомассы г/м² (б) класса Ophiuroidea на Западно-Камчатском шельфе Охотского моря в 2013 г.

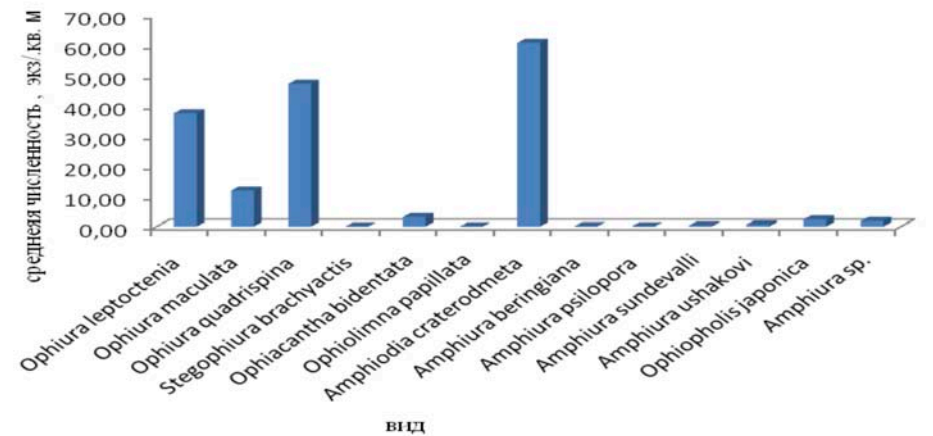


Рис. 3. Изменение средней численности (экз./м²) представителей класса Ophiuroidea на Западно-Камчатском шельфе Охотского моря в 2013 г.

Видовой состав класса Ophiuroidea Западно-Камчатского шельфа Охотского моря представлен: *Ophiura leptoctenia*, *Ophiura maculata*, *Ophiura quadrispina*, *Ophiacantha bidentata*, *Amphiodia craterodmeta*, *Amphiura beringiana*, *Amphiura psilopora*, *Amphiura sundevalli*, *Amphiura ushakovi*, *Ophiopholis japonica*. Наиболее массовыми по средней численности были *Ophiura quadrispina* и *Amphiodia craterodmeta* (рис. 3).

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ РЕГЕНЕРАЦИИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ У МОРСКОЙ ЛИЛИИ *HIMEROMETRA ROBUSTIPINNA*

Н.В. Бобровская¹, И.Ю. Долматов^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Дальневосточный федеральный университет, Владивосток
loriel@list.ru

Регенерация утраченных частей тела является важной адаптацией организма к повреждающему воздействию факторов окружающей среды (Воронцова, Лиознер, 1957; Короткова, 1997). Процессу регенерации, как правило, предшествует аутономия – самопроизвольное отделение части тела (Wilkie, 2011). Отделение придатка происходит в строго определенном месте, под воздействием внутренних механизмов животного, что сводит к минимуму травмирующее воздействие на организм и увеличивает скорость регенерации (Mozzi et al., 2006; Brookes, Kumar 2008; Kondo, Akasaka, 2010).

Иглокожие – одна из немногих групп, у которой наличие аутономии и регенерации установлено еще для палеозойских представителей. У современных иглокожих эти способности также хорошо выражены и достаточно разнообразны (Human, 1955; Dolmatov, 1999).

Наиболее древними из ныне живущих иглокожих являются морские лилии (Ctenoidea). Эти животные способны аутомировать различные придатки тела, а затем их достаточно быстро регенерировать (Amemiya, Oji, 1992; Candia, Carnevali, 2006). Кроме того, имеются виды морских лилий, которые могут восстанавливать пищеварительную систему после ее полного удаления (Dendy, 1886; Meyer, 1988; Mozzi et al., 2006). Давно известно, что морская лилия *Himerometra robustipinna* способна к аутономии и быстрой регенерации висцеральной массы – всего комплекса внутренних органов, расположенных в чашечке (Meyer, 1985). Тем не менее, феномен отделения висцеральной массы и быстрой ее регенерации у *H. robustipinna* до сих пор никем не исследован.

Висцеральная масса *H. robustipinna* имеет типичное для бесстебельчатых морских лилий (Comatulida) макро- и микроанатомическое строение. Она покрыта тегментом, состоящим из эпидермиса и слоя соединительной ткани. Пищеварительная трубка располагается в хорошо выраженном околкишечном целоме и анатомически разделяется на три части: пищевод, кишечник и прямую кишку. Стенка околкишечного целома прикрепляется к оральной стороне чашечки с помощью многочисленных септ аборального целома.

Кишечный эпителий *H. robustipinna* представлен двумя типами энтероцитов. Преобладающий тип, везикулярные энтероциты, характеризуется наличием в апикальной части клетки крупных секреторных вакуолей. Гранулярные энтероциты имеют в цитоплазме гетерогенные электронно-плотные гранулы, окруженные мембраной.

При аутономии висцеральной массы у *H. robustipinna* пищеварительная система полностью удаляется, при этом животное теряет все энтодермальные

ткани. Процесс регенерации кишки можно разделить на пять стадий. Первая стадия (0–6 час) – это закрытие раны и образование тромба. На поверхности повреждения наблюдаются клетки целомического эпителия, специфические гранулярные клетки (юксталигаментные клетки, ЮЛК) и амебоциты. На второй стадии (12 час) поверхность чашечки покрывается однородным пластом клеток. Происходит активная миграция ЮЛК из соединительной ткани к поверхности и начинаются процессы трансдифференцировки этих клеток. Гранулы, характерные для ЮЛК, окружены двойной мембраной и преобразуются в автофагосомы. Клетки округляются и теряют отростки. На третьей стадии (18–24 час) однородный пласт клеток на поверхности чашечки разделяется на наружный слой (будущий тегмен) и слой формирования зачатка пищеварительной системы. В последнем ЮЛК уже можно считать клетками предшественниками энтероцитов. Содержимое автофагосом в цитоплазме ЮЛК становится гетерогенным и уменьшается в размерах, в некоторых клетках наблюдаются лишь остаточные тела. Сами клетки-предшественники собираются в небольшие скопления, соединяясь друг с другом за счет септированных контактов. На их апикальной поверхности появляются микроворсинки. На четвертой стадии (2–3 сут) происходит органогенез и формирование кишечной трубки. Предшественники энтероцитов еще не дифференцированы, но уже образуют пищеварительный эпителий, отделенный базальной мембраной от соединительной ткани. Формируется целомический эпителий, ограничивающий пищеварительную систему от полости околкишечного целома. Пятая стадия (4–7 сут) – рост пищеварительной системы. На четвертые сутки после повреждения клетки кишки уже полностью дифференцированы, в эпителии выделяются гранулярные и везикулярные энтероциты, высота эпителия составляет 10 мкм. На седьмые сутки кишечный эпителий достигает высоты 40 мкм, что характерно для него в норме.

Таким образом, весь процесс регенерации пищеварительной системы занимает семь суток. Эпителий пищеварительной системы у *H. robustipinna* восстанавливается за счет трансдифференцировки ЮЛК.

ФОРМИРОВАНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ПОСЛЕ МЕТАМОРФОЗА У ГОЛОТУРИИ *APOSTICHOPUS JAPONICUS* (ECHINODERMATA, HOLOTHUROIDEA)

Т.Т. Гинанова¹, Л.Т. Фролова¹, И.Ю. Долматов^{1,2}

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Дальневосточный федеральный университет, Владивосток
idolmatov@mail.ru

Дальневосточный трепанг, *Apostichopus japonicus*, является важным объектом промысла и марикультуры в КНР, Японии и России. Имеется ряд работ, описывающих ранние стадии эмбрионального и личиночного развития этого животного (Дроздов и др., 1990; Малахов, Черкасова, 1991, 1992; Юшин и др., 1993; Dautov, 1996; Nakano et al., 2006). При этом совершенно отсутствуют данные по дефинитивному органогенезу и ультраструктуре органов после метаморфоза.

В этой связи нами было исследовано тонкое строение пищеварительного тракта *A. japonicus* на поздних стадиях личиночного развития (поздние долиолярии), сразу после метаморфоза (пентактулы) и у одномесячных ювенильных особей.

Пищеварительная система поздних долиолярий уже достаточно развита и представлена кишечной трубкой, в которой можно выделить несколько отделов: глотку, три отдела кишки (передний нисходящий, восходящий и задний нисходящий) и ректум. Выстилка глотки образована столбчатыми ресничными клетками высотой 6–13 мкм. Эпителиоциты плотно прилегают друг к другу, в апикальной части соединяются зонами адгезии и длинными септированными контактами. Цитоплазма большинства клеток имеет аппарат Гольджи (АГ) и шероховатый эндоплазматический ретикулум (ШЭР), здесь часто встречаются фагосомы. Выстилающий эпителий кишки долиолярий состоит из клеток одного типа – везикулярных энтероцитов. Их апикальная часть заполнена электронно-прозрачными секреторными гранулами диаметром 0,4–1,2 мкм. В цитоплазме имеются АГ, ШЭР, свободные рибосомы, митохондрии и гетерофагосомы. На апикальной поверхности клеток располагаются редкие микроворсинки высотой 0,3–0,8 мкм. Выстилка ректума образована клетками кубической либо призматической формы, соединенными септированными контактами.

У пентактул клетки выстилки глотки покрыты кутикулой. Выстилающий эпителий формирует ложные складки высотой 4–12 мкм, появляются обширные межклеточные пространства. В клетках обнаруживается хорошо выраженный АГ с многочисленными расширенными диктиосомами. В базальной части выстилки глотки появляются многочисленные отростки нервных клеток. После метаморфоза изменения отмечаются и в выстилающем эпителии кишки: в цитоплазме энтероцитов пентактул обнаруживается большое число аутофагосом. На этой же стадии развития у животных появляется клоака. Большая часть ее выстилающего эпителиа состоит из ресничных везикулярных энтероцитов, несущих на своей поверхности редкие микроворсинки. Этот отдел клоаки не имеет кутикулы, и, по-видимому, развивается из заднего нисходящего отдела кишки долиолярии. Небольшой конечный участок клоаки покрыт кутикулой. Возможно, что в его формировании принимают участие не только ректум долиолярии, но и погружающиеся клетки эпидермиса.

У одномесячных особей основные изменения в пищеварительном тракте происходят в средней части кишки – во второй половине переднего нисходящего и в восходящем отделах. В кишечной выстилке этих отделов появляются энтероциты с крупными миелоноподобными глобулами и гранулярные энтероциты. Цитоплазма последних содержит электронно-плотные гранулы диаметром 0,4–0,7 мкм и многочисленные цистерны ШЭР. В базальной части выстилки этих отделов обнаружены нервные отростки. Первая половина переднего нисходящего отдела и весь задний нисходящий отдел кишки одномесячных особей выстланы везикулярными энтероцитами. У этих клеток, по сравнению с таковыми пентактул, увеличивается число и длина микроворсинок, которые местами

могут формировать щеточную кайму. Такие изменения указывают на активную абсорбцию питательных веществ в этих отделах.

Таким образом, после метаморфоза в выстилающем эпителии пищеварительного тракта дальневосточного трепанга идет усложнение клеточной организации, которое проявляется в возникновении новых типов энтероцитов, в увеличении на их поверхности числа и высоты микроворсинок. Появляются нервные отростки в составе выстилки. По всей видимости, эти изменения необходимы ювенильным особям для питания в новых условиях обитания.

К ВОПРОСУ О СИМБИОЗЕ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ И ИГЛОКОЖИХ В ВОДАХ ВЬЕТНАМА

П.Ю. Дгебуадзе

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва
p.dgebuadze@gmail.com*

Брюхоногие моллюски из семейства Eulimidae известны из мезозоя. К сожалению, в ископаемых остатках они всегда были обнаружены без привязки к той или иной группе иглокожих, однако на основе их плана строения, отражающего паразитическое поведение, можно было судить об их симбиотических отношениях с другими организмами. К таким признакам относились следы прикрепления, видоизменений от тканей предполагаемого хозяина (галлы) и некоторые фрагменты особенностей внутреннего строения. Тем не менее, для большинства ископаемых эулимид не хватает диагностических признаков, и их диагностика остается сложной. Несмотря на это, многие следы неизвестного происхождения, найденные на различных видах иглокожих, были описаны как результат деятельности симбиотических брюхоногих моллюсков.

Современные эулимиды насчитывают около 1500 видов, распространенных на различных глубинах от арктических до тропических широт. Представители данной группы брюхоногих моллюсков демонстрируют различные стратегии симбиотического образа жизни (от эктокомменсального до эндопаразитического) и, связанную с этим, колоссальную морфологическую и анатомическую вариабельности. Слабо специализированные виды (в основном, эктокомменсалы) обладают всеми признаками, свойственными брюхоногим моллюскам, обитают на поверхности тела различных видов иглокожих и при необходимости (например, механические воздействия, пресс хищников) способны покидать своего хозяина и находиться свободно в окружающей среде. Другие виды эулимид, которые перешли к более тесным формам сожительства с иглокожими, способны формировать на поверхности тела хозяина галлы (например, искривления скелета рук морских лилий или разрастание покровов на поверхности тела морских звезд) или проникать в их целомическую полость, поражая различные системы органов (эндопаразиты). В последнем случае моллюски-симбионты полностью утрачивают признаки гастропод, их форма тела становится червеобразной, все системы органов редуцируются, сохраняя лишь половую систему.

В ходе многолетних исследований, проведенных совместно с сотрудниками Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, а также на базе Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического центра, был изучен видовой состав и некоторые особенности образа жизни эктосимбиотических эулимид, ассоциированных с некоторыми классами иглокожих (морские звезды, морские лилии, морские ежи и голотурии), в Южно-Китайском море (южный Вьетнам).

Все обнаруженные моллюски-симбионты были описаны с установленных видов хозяев. Кроме того, в большинстве случаев фиксировалось место локализации симбионта на хозяине, а также отмечались другие встреченные группы симбионтов. В ряде случаев были отмечены травмы на теле хозяев, вызванные присутствием моллюсков-симбионтов (например, крупные отверстия в поверхности тела морских звезд, вызванные пробуравливанием моллюсками).

Для некоторых моллюсков-симбионтов была проанализирована предпочтительная локализация на теле хозяина. Так, показано, что эулимиды, обитающие на морских звездах, морских ежах и голотуриях, предпочитают оральную сторону тела хозяина, что объясняется хорошей защищенностью от окружающей среды. В то же время моллюски-симбионты морских лилий встречаются на всех частях тела хозяина: некоторые виды встречаются на нижней и верхней сторонах чашечки, а также на циррах; другие виды обитают на руках, искривляя их скелет и, тем самым, создавая подобие галла.

Всего в ходе исследований фауны иглокожих и их симбионтов в водах южного Вьетнама обнаружено 25 видов брюхоногих моллюсков из семейства Eulimidae: 5 видов на морских звездах, 7 видов на морских лилиях, 5 вида на голотуриях и 8 видов на морских ежах, для некоторых из которых хозяева встречены впервые.

В целом таксономия и образ жизни этой группы моллюсков по-прежнему остаются изученными фрагментарно, несмотря на некоторые работы, которые ведутся в настоящее время в Южной Америке и Японии. Отчасти это связано с тем, что ранние исследования видовой состава семейства Eulimidae заключались в описании раковин, у которых не так много признаков для идентификации видов. Несомненно, при рассмотрении эулимид необходимо привлекать данные о хозяевах, использовать молекулярно-генетические методы, а также собирать живых симбионтов, что позволит учитывать в качестве диагностического признака их окраску.

Исследования взаимодействий брюхоногих моллюсков и иглокожих позволяют расширить знания об экологическом и эволюционном значении явления симбиоза и создавать научные основы для использования таких ассоциаций в качестве индикаторов состояния окружающей среды.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ, № 14-04-32153 и РФФИ, № 14-04-01179.

ЛАКТАТ И АЛАНИН ЦЕЛОМИЧЕСКОЙ ЖИДКОСТИ МОРСКИХ ЕЖЕЙ КАК ПОКАЗАТЕЛИ АНАЭРОБНОГО ГЛИКОЛИЗА

К.А. Дроздов^{1,2}, А.Л. Дроздов^{2,3}

¹ Тихоокеанский институт биоорганической химии моря им. Г.Б. Елякова ДВО РАН, Владивосток

² Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

³ Дальневосточный федеральный университет, Владивосток
drovsh@yandex.ru

У морских ежей, как и у большинства беспозвоночных животных, гликолиз и цикл трикарбонных кислот Кребса является основой катаболического обмена. В результате гликолиза – анаэробного расщепления глюкозы – в тканях животных происходит образование лактата. Современные тонкие методы биохимического анализа, в частности, ядерно-магнитно-резонансная спектроскопия позволили накопить данные, свидетельствующие, что лактат является не метаболическим тупиком, а активным метаболитом, мигрирующим между клетками и органами (Halestrap et al., 1997). Интенсификация анаэробного метаболизма является важным приспособительным механизмом к изменению условий среды (Мещерякова и др., 2010), поскольку является компенсаторной реакцией энергетического обмена при снижении интенсивности окислительного фосфорилирования в клетках. Методом ¹H-ЯМР-спектроскопии мы исследовали целомическую жидкость шарообразных морских ежей *Mesocentrotus nudus*, находящихся в разных экологических условиях. Этот метод позволяет количественно определять содержание различных метаболитов во внутренних жидкостях животных. Для оценки стрессорной реакции морских ежей на гипоксию в целомической жидкости контрольных и подопытных животных черного морского ежа *Mesocentrotus (=Strongylocentrotus) nudus* (Echinodermata, Echinoidea, Strongylocentrotidae) измеряли относительное изменение уровня лактата. Целомическая жидкость для исследований использовалась в чистом виде. Ее брали из целомической полости морских ежей, фильтровали через фильтровальную бумагу, помещали в пробирки Эппендорфа и замораживали в холодильнике до проведения анализа. Исследование проводили на ЯМР-спектрометре DRX-5 (Bruker, Германия) с резонансной частотой 300 МГц при температуре 36 °С.

На ЯМР-спектрах целомической жидкости морских ежей удалось идентифицировать пики, соответствующие подвижным липопротеинам, *N*-ацетильным группам гликопротеинов, а также аланину и лактату.

Сравнительный анализ спектров целомической жидкости контрольных морских ежей и выдержанных при пониженной температуре в условиях гипоксии позволил установить, что через 144 часа у подопытных животных происходит изменение состава целомической жидкости. В целомической жидкости морских ежей, находившихся в условиях гипоксии, происходит существенное возрастание содержания лактата – более чем в три раза. Это свидетельствует об увеличении интенсивности анаэробного расщепления глюкозы. В то же вре-

мя, пик аланина у подопытных животных снижен в два раза, что свидетельствует о механизмах преобразования части имеющегося аланина для поддержания энергетического равновесия.

Морские животные могут оказываться в условиях экологической гипоксии (отсутствии кислорода). Это может происходить с животными, обитающими как в прибрежной полосе, так и на больших глубинах.

Обнаруженная в целомической жидкости морских ежей неполярная заменимая аминокислота аланин по распространенности уступает только лейцину. Для поддержания энергетического дисбаланса, вызванного голоданием, аланин, в отличие от лактата, активно участвует в глюкостроении. Таким образом, наши данные свидетельствуют, что у морских ежей имеется механизм перехода с аэробного на анаэробный метаболизм, который включается в условиях гипоксии. Увеличение концентрации молочной кислоты и в целомической жидкости морских ежей, находившихся в условиях голодания и гипоксии, выявленное с помощью МР-спектроскопии, указывает на то, что гипоксия вызывает активацию неспецифических механизмов адаптации на организменном уровне. Параллельное снижение аланина, в свою очередь, указывает на то, что физиология ежа позволяет преобразовывать аланин в энергию даже в условиях дефицита кислорода, что позволяет нивелировать негативное влияние ограничения питания.

Список литературы

- Мещерякова О.В., Чурова М.В., Немова Н.Н. Митохондриальный лактат-окисляющий комплекс и его значение для поддержания энергетического гомеостаза клеток (обзор) // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов. Т. 1. Экологические физиология и биохимия водных организмов: сборник научных статей. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН. 2010. С. 163–171.
- Halestrap A.P., Wang X.M., Poole R.C. et al. Lactate transport in heart in relation to myocardial ischemia // American Journal of Cardiology. 1997. V. 80. P. A17–25.

ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ИГЛ И ПАНЦИРЕЙ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Л. Дроздов^{1,3}, В.В. Шарманкина¹, Л.А. Земнухова^{2,3}

¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Институт химии ДВО РАН, Владивосток

³ Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, anatolyld@mail.ru

У морских ежей имеется хорошо развитый кальциевый скелет, представленный мощным панцирем и иглами. Ультратонкая организация игл используется для разделения близких видов морских ежей (Винникова, Дроздов, 2011). Это позволяет рассматривать скелет, с одной стороны, в качестве высокочувствительного морфологического признака, проявляющегося на начальных этапах микроэволюционных преобразований, а с другой – в качестве устойчивой высокоспециализированной структуры, выражающей историческую принадлежность каждого отряда морских ежей к определенной адаптивной зоне (Соловьев, Марков, 2004). Остается неясным, за счет сочетания каких дополнительных компонентов (и в каких соотношениях), кальциевая структура

игл и панциря приобретает различные качества, свойственные морским ежам, ведущим различный образ жизни.

Мы изучили содержание веществ в иглах и панцире четырех видов морских ежей, ведущих различный образ жизни: *Strongylocentrotus intermedius* и *Mesocentrotus nudus* (Camarodontia, Strongylocentrotidae), *Scaphechinus mirabilis* (Clypeasteroidea, Scutellidae), *Echinocardium cordatum* (Spatangoida, Loveniidae). Для сканирующей электронной микроскопии иглы промывали в проточной воде, высушивали, монтировали на металлические столики и напыляли платиной. Для изучения химического состава игл и панциря морских ежей иглы и панцири были высушены, а затем отдельно друг от друга размолоты в порошок. Использовались как порошок, так и их вытяжки (растворы).

Для исследования химического состава использовали методы рентгенофлуоресцентного анализа с полным отражением (TXRF), ИК-спектроскопии, спектрального полуколичественного и рентгенофазового анализа. Содержание воды и летучих веществ определяли, взвешивая интактные образцы, после высушивания их в сушильном шкафу при $t=105\text{ }^{\circ}\text{C}$ и после прокалывания в муфельной печи при $t=650\text{ }^{\circ}\text{C}$.

У изученных четырех видов морских ежей прочность и другие механические свойства панцирей и игл различаются: они зависят от химического состава и структурной организации их компонентов.

Скелет панцирей и игл представлен губчатым или ячеистым стереомом. Поровые пространства связаны в единую систему, которая может составлять до половины общего скелетного объема. Скелет представляют собой кристаллический материал, состоящий из кристаллов кальцита, магнезита и доломита в разных сочетаниях. Как иглы, так и панцири серого морского ежа *S. intermedius* состоят в основном из кальцита с примесью магнезита. Иглы черного морского ежа *M. nudus* содержат кальцит и хлористый натрий, а в его панцирях имеется также и магнезит. В иглах плоского морского ежа *Scaphechinus mirabilis* помимо кальцита имеется и доломит ($\text{CaMg}(\text{CO}_3)_2$). В прочих образцах этот минерал не выявлен.

Относительное содержание летучих компонентов в иглах четырех видов япономорских морских ежей варьируется от 22.84 до 48.31%. Наименьшее их количество в иглах черного морского ежа, а наибольшее – в иглах необыкновенного плоского морского ежа. Из них относительное содержание воды в иглах четырех видов япономорских морских ежей варьируется от 0.17 до 1.47%. Относительное содержание органики в скелетных элементах четырех видов япономорских морских ежей варьируется от 10.88 до 46.84%. Наименьшее их количество в панцирях сердцевидного морского ежа (10.88%), а наибольшее – в иглах необыкновенного плоского морского ежа (46.84%). Относительное содержание органики в скелетных элементах морских ежей коррелирует с их хрупкостью – эластичностью. Из исследованных образцов наиболее эластичными являются иглы плоского морского ежа, а наиболее хрупкими – панцири сердцевидного морского ежа.

В скелетах больше всего содержится кальция (Ca). Его содержание варьируется от 0.16 до 0.21 г/г. Причем содержание в иглах и панцире различается незначительно – на сотые доли грамма. Содержание фосфора (P), серы (S), калия (K), железа (Fe), и стронция (Sr) весьма заметное и варьируется от 75 мкг/г до 10 мг/г. Содержание титана (Ti), меди (Cu), цинка (Zn), мышьяка (As), рубидия (Rb), циркония (Zr), олова (Sn), сурьмы (Sb), бария (Ba), и свинца (Pb) варьируется от единиц до сотен микрограмм на грамм. Интересно, что во всех образцах содержится заметное количество циркония. Но больше всего этого элемента содержится в иглах сердцевидного морского ежа – 166 мкг/г. Железа (Fe) содержится в панцирях намного больше, чем в иглах, а цинка (Zn) и рубидия (Rb) наоборот, в иглах больше.

Иглы и панцири изученных двух видов (черного и серого) шаровидных морских ежей из семейства Strongylocentrotidae сильно отличаются между собой по морфологии и механическим свойствам. Ранее их обоих относили к одному роду *Strongylocentrotus*. За последнее десятилетие накопилось много данных в пользу того, чтобы черного ежа перевести в род *Mesocentrotus* (Татаренко, Полтараус, 1993; Винникова, Дроздов, 2010). Химический состав их панцирей также свидетельствует о больших различиях этих двух видов морских ежей. Содержание органических компонентов в панцире *Strongylocentrotus intermedius* составляет 18.23%, тогда как в панцире *Mesocentrotus nudus* – 31.39%. Различия в содержании летучих компонентов в иглах этих видов не столь значительны.

Наименьшее содержание органических компонентов в панцирях сердцевидных ежей – всего 10.88%. Эти панцири ажурного вида и очень хрупкие. Наибольшее содержание органических компонентов в иглах плоского морского ежа – 46.84%. Эти иглы очень эластичные, и создается впечатление, что ежи снаружи имеют бархатистый покров. Их панцири, наоборот, очень массивные и твердые.

Внутрикристаллические белки могут быть ответственны за это явление в биологии и то, каким образом они влияют на механические свойства кристаллов. Сравнительный анализ структурно-механических свойств этих скелетных материалов могут помочь в понимании механизмов эволюции морских ежей.

Список литературы

- Винникова В.В., Дроздов А.Л. Ульстраструктура игл правильных морских ежей семейства Strongylocentrotidae // Зоол. журнал. 2010. Т. 90. № 5. С. 573–579.
- Соловьев А.Н., Марков А.В. Ранние этапы эволюции неправильных морских ежей // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып. 6. М.: ПИН РАН. 2004. С. 77–86.
- Татаренко Д.Е., Полтараус А.Б. Принадлежность морского ежа *Pseudocentrotus depressus* к семейству Strongylocentrotidae и выделение в этой группе нового рода *Mesocentrotus* по данным ДНК-ДНК-гибридизации и сравнительной морфологии // Зоол. журн. 1993. Т. 72. № 2. С. 61–72.

МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ОСЕВОГО КОМПЛЕКСА ОРГАНОВ И ПРИЛЕЖАЩИХ СТРУКТУР МОРСКОГО ЕЖА *STRONGYLOCENTROTUS PALLIDUS* SARS, 1871 (ECHINODERMATA, ECHINOIDEA)

Е.А. Егорова (Лаврова), О.В. Ежова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных.
ekaterina.a.lavrova@gmail.com

В состав осевого комплекса органов *Strongylocentrotus pallidus* входят собственно осевые и кольцевые структуры. У *S. pallidus* осевые структуры комплекса включают: каменистый канал с ампулой и мадрепоритом, осевой и перикардиальный целома, осевой орган, а также кровеносные сосуды горизонтального и вертикального мезентериев. К кольцевым структурам осевого комплекса органов относятся амбулакральное и перигемальное целомические кольца, периоральный кольцевой целом, генитальное целомическое кольцо, оральное кровеносное кольцо, генитальное кровеносное кольцо и кишечный кровеносный плексус.

Таким образом, осевой комплекс органов *S. pallidus* устроен по тому же общему плану, что и у ранее изученных нами представителей Asterozoa: *Asterias rubens* и *Ophiura robusta*. Важная особенность строения осевого комплекса органов *S. pallidus* заключается в отсутствии аксоцельного перигемального кольца, в результате чего осевой целом на своем оральном конце замыкается слепо.

Обширный периоральный целом *S. pallidus* имеет сложную форму. В его многочисленных выростах расположены элементы аристотелева фонаря – специализированного ротового аппарата правильных морских ежей. Усложнение структуры и увеличение размеров периорального целома повлекло за собой изменения в строении околоротовых целомических и кровеносных структур осевого комплекса органов.

Маргинальные сосуды кишечника и кишечный кровеносный плексус *S. pallidus* гомологичны гастрическому кровеносному кольцу Asterozoa и Echinozoa. В остатках горизонтального и вертикального мезентериев *S. pallidus* от кишечного плексуса к осевому органу проходят кровеносные сосуды, гомологичные так называемым «gastric haemal tufts» (Human, 1955) морских звезд и офиур.

В работах других авторов упоминается о связи генитального целома морских ежей с осевым целомом, что отличает их целомическую систему от остальных Asterozoa. На самом же деле генитальный кольцевой целом *S. pallidus* ни с какими другими целомами не сообщается.

**ОСЕВОЙ КОМПЛЕКС ОРГАНОВ *OPHIURA ROBUSTA* AYRES, 1854
(ECHINODERMATA, OPHIUROIDEA): МИКРОСКОПИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ
ПРИОТКРЫВАЕТ ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПУТЬ**

О.В. Ежова, Е.А. Егорова, В.В. Малахов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных
olga.ejova@gmail.com

В ходе эволюции мадрепоровая пластинка офиур постепенно поворачивалась с аборальной стороны (где он находится у всех остальных Asterozoa) на оральную сторону вдоль интеррадиуса CD, и это подтверждено исследованиями эмбрионального развития офиур [1]. Такой сдвиг не мог не затронуть – вслед за мадрепоритом – каменистый канал и весь осевой комплекс офиур, который также постепенно поворачивался. В результате органы осевого комплекса офиур, практически не изменив своего взаиморасположения друг относительно друга в составе комплекса, в значительной степени изменили топографию относительно других структур и органов тела. Каменистый канал *Ophiura robusta* открывается в амбулакральное кольцо с наружной стороны, в отличие от других представителей Asterozoa, у которых каменистый канал впадает в амбулакральное кольцо с внутренней стороны, со стороны рта. Соматоцельный перигемальный целом у офиур ближе к пищеварительному тракту, а аксоцельный перигемальный целом дальше от него, тогда как у других Asterozoa – наоборот. Амбулакральное целомическое кольцо *Ophiura robusta* лежит снаружки, а не кнутри, от перигемальных целомических колец. У морских звезд генитальный целом расположен между пищеварительным трактом и осевым комплексом [2], в то время как у *Ophiura robusta* осевой комплекс лежит между генитальным целомом и пищеварительным трактом. У офиур гастрическое кровеносное кольцо проходит с наружной стороны от осевого комплекса, а у морских звезд – с внутренней стороны. Перикардальная часть осевого органа морских звезд лежит на аборальной стороне, тогда как у офиур она смещена на оральную сторону; при этом сохраняются все анатомические связи кровеносных сосудов перикардальной части осевого органа – с генитальным кровеносным кольцом, с гематоцелем стенки тела, с аксиальной частью осевого органа и с гастрическим кровеносным кольцом. Интеррадиальные участки генитального целома и генитального кровеносного кольца опускаются на оральную сторону и располагаются здесь оральнее всех остальных структур осевого комплекса (в отличие от других Asterozoa, у которых генитальный целом даже иногда называется аборальным), тогда как радиальные участки остаются на аборальной стороне. Вследствие этого генитальный целом и генитальное кровеносное кольцо формирует пять аборальных петель, расположенных в радиусах. И, таким образом, взаимное расположение радиальных целомических выростов в руках офиур остается неизменным по сравнению с другими Asterozoa: парные выросты соматоцельного перигемального целома (с кровеносным сосудом в мезентерии между ними) лежат на оральной стороне, выше проходит вырост амбулакального целома, и еще выше – на аборальной стороне – находятся участки генитального целома и сосуды генитального кровеносного кольца.

Список литературы

1. Mac Bride E.W. 1907. The development of *Ophiothrix fragilis* // Quart. Journ. Micr. Sci. V. 51. P. 557–606.
2. Ежова О.В., Лаврова Е.А., Малахов В.В. 2013. Микроскопическая анатомия осевого комплекса органов морской звезды *Asterias rubens* Linnaeus 1758 (Echinodermata, Asteroidea) // Зоологический журнал. Т. 92. № 2. С. 131–142.

МИКРОБИОЛОГИЯ ИГЛОКОЖИХ

А.А.Зимин

Институт биохимии и физиологии микроорганизмов им. Г.К. Скрыбина РАН
zimin@ibpm.pushchino.ru

Одним из вопросов экологии многоклеточных является взаимодействие этих животных с миром бактерий и вирусов. Можно выделить несколько пунктов этого направления исследований иглокожих. Возможно, наиболее интересным с точки зрения биологии является вопрос исторического становления данного симбиоза. Другим актуальным вопросом является современная роль бактерий в жизнедеятельности иглокожих. И, наконец, третьим наименее важным вопросом является вопрос о возможной роли иглокожих, употребляемых человеком в пищу, в распространении патогенных бактерий. В данной работе автор дает обзор наиболее интересных статей последних лет по исследованию бактерий и вирусов, обитающих в иглокожих.

Субкутикулярные бактерии являются одним из наиболее исследованных бактериальных эндосимбионтов иглокожих. Эти прокариоты обнаруживаются у многих иглокожих в просвете между клетками эпидермиса и наружной кутикулой. Было выделено четыре вида бактерий из голотурий *Stichopus mollis*, и два из этих четырех из морской звезды *Patiriella* sp. Два вида были отнесены к альфапротеобактериям и два к гаммапротеобактериям. Было бы интересно совместить временной анализ последовательностей Нох-белков иглокожих и соответствующих маркеров этих бактерий. Такое исследование могло бы дать сведения о времени происхождения данного эндосимбиоза. Значение обнаруженных бактериальных эндосимбионтов для иглокожих остается пока не ясным [1].

Первыми обнаруженными у иглокожих вирусами являются представители семейства Parvoviridae. Для поиска вирусов был использован метагеномный метод их обнаружения. Для этого были определены метагеномы внутреннего содержания для трех морских ежей коралловых рифов Гавайи *Colobocentrotus atratus*, *Tripneustes gratilla* и *Echinometra mathaei*. Метагеномное исследование показало наличие бактериофагов и эукариотических вирусов семейства Parvoviridae всех трех ежей. Это мелкие вирусы с очень небольшими геномами около 5 т.п.н. Вирусспецифическая ПЦР обнаруживала эти создания во всех исследованных тканях всех трех ежей и в окружающей рифы воде. Интересным результатом этой работы является обнаружение геномов бактериофагов в тканях этих животных при метагеномном анализе. К сожалению, более подробные данные на этот счет авторами не представлены. Сам факт обнаружения фагов в тканях многоклеточных пока не описан, хотя нельзя исключить и артефакт. Возможно, это фаги субкутикулярных бактерий [2].

При исследовании этиологии инфекций, связанных с потреблением морепродуктов, по результатам анализа всех вспышек в Нью-Йорке за 15-летний период лишь 9% вспышек с подтвержденной этиологией вызывались бактериями. Наиболее опасными являются устрицы и другие фильтрующие животные, так как они повышают концентрацию колиформных бактерий внутри себя, хотя ряд возбудителей был обнаружен и у голотурий [3]. Исследование фекалий морских ежей на Азорских островах показало наличие в них ряда видов энтерококков и ряда штаммов *Escherichia coli*, геномы которых кодируют устойчивость к нескольким антибиотикам [4]. Эти бактерии, скорее всего, являются компонентами нормофлоры пищеварительного тракта иглокожих. Наличие генов антибиотикоустойчивости говорит о возможности латерального переноса генов в этой системе, например, за счет фаговой трансдукции. Этот путь может быть использован и для распространения других детерминант патогенности.

Можно надеяться, что в ближайшее время будут проведены первичные метагеномные исследования бактерий и фагов из тканей, кишечного тракта и других полостей основных исследуемых видов иглокожих. Такие данные могли бы существенно облегчить изучение данной системы.

Список литературы

1. Lawrence S.A. et al. Biol. bull. 2010. Feb; 218(1):95-104.
2. Gudenkauf B.M. et al. J. gen. virol. 2014. Mar; 95(Pt 3):652-8.
3. Butt A.A. et al. Lancet infect. dis. 2004. 4:201-212.
4. Marinho C. et al. Mar. pollut. bull. 2013. Apr 15; 69(1-2):122-127.

ТРИТЕРПЕНОВЫЕ ГЛИКОЗИДЫ ГОЛОТУРИЙ. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ РОЛЬ

В.И. Калинин, А.С. Сильченко, С.А. Авиллов

Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН им. Г.Б. Елякова
Владивосток, kalininv@piboc.dvo.ru

Современные масс-спектрометрические и хромато-масс-спектрометрические методы позволяют определять качественный и количественный состав тритерпеновых гликозидов в органах и тканях голотурий, а также в окружающей их морской воде, что дает уникальные возможности. В частности, недавно было показано, что как в стенках тела, так и в кювьеровых органах *Holothuria forskali* в условиях механического стресса происходит увеличение содержания гликозидов, содержащих большее количество моносахаридов в углеводных цепях (Van Dyck et al., 2010, 2011). Эти гликозиды обладают более выраженными гидрофильными свойствами и легко экскретируются в морскую воду, где было также обнаружено увеличение их концентрации. Это подтверждает защитную роль гликозидов против хищников. Кроме того, было отмечено, что концентрация этих гликозидов недостаточна для ихтиотоксического эффекта и, по-видимому, гликозиды оказывают детергентное действие на рыб, имеющих соответствующие рецепторы, опознающие тритерпеновые гликозиды, как это было показано для тритерпеновых гликозидов губок.

С помощью хромато-масс-спектрометрического метода (LC-ESI MS/MS) мы изучили возможный путь происхождения тритерпеновых гликозидов, характерных для голотурий, в морских звездах. Ранее в морской звезде *Asterias rollestoni* были обнаружены голостановые тритерпеновые гликозиды, содержащие 3-О-метилксилосу, характерные для голотурий рода *Eupentacta* (Zhan et al., 2006), один из которых был впоследствии выделен нами из *Eupentacta fraudatrix*. Для объяснения этого феномена мы поставили модельный эксперимент, накормив в аквариуме морскую звезду голотуриями и достоверно идентифицировали в ней с помощью LC-ESI MS/MS наличие двух дисульфатированных тритерпеновых гликозидов, ранее найденных нами в *E. fraudatrix*. Таким образом, тритерпеновые гликозиды могут быть пищевыми маркерами для хищников, устойчивых к их токсическому действию и поедающих голотурий.

Развитие современных методов ЯМР позволяет получать точную информацию о структурах тритерпеновых гликозидов на минимальных количествах веществ, что открыло возможности изучать голотурий, которые можно собрать в небольших количествах. Совместно с сотрудниками Института океанологии РАН и Университета Сантьяго-де-Компостелла (Испания) нам удалось получить данные о структуре гликозидов голотурий семейства Elpidiidae, собранных в центральной Арктике с глубины 4350 м и в Антарктике с существенно меньших глубин. Из голотурии *Kolga hyalina* было выделено три тритерпеновых несulfатированных разветвленных пентаозида, имеющих 12 α -гидрокси-9(11)-еновый фрагмент в агликоне и отличающихся друг от друга строением боковой цепи агликона. Два гликозида являются новыми соединениями и один – известный ранее голотуринозид В из *Holothuria forskali* (Holothuriidae, Aspidochirotida). Ранее из антарктической голотурии *Rhipidothuria racowitzi* (= *Achlionice violaesкупидата*) были выделены гликозиды, очень близкие по структуре к гликозидам из *Kolga hyalina*, отличающиеся от них лишь наличием сульфатной группы при терминальном глюкозном остатке и отсутствием 17- α гидроксильной группы. Эта находка может подтвердить общее происхождение голотурий семейства Elpidiidae в арктическом и антарктическом регионах с множественными путями их распространения в абиссали Мирового океана.

Гликозиды голотурий семейства Elpidiidae отряда Elaspodida оказались очень близки по строению к некоторым гликозидам голотурий семейства Holothuriidae отряда, что является ярким примером параллелизма эволюции структур гликозидов в отдаленных таксонах голотурий.

В настоящее время ряд международных групп исследователей, включая коллег из Мексики, Филиппин и США, начали проводить с помощью современных методов идентификации тритерпеновых гликозидов исследования по хемотаксономии голотурий. Так, Bondos et al. (2013) выполнили такой анализ для трех видов тропических голотурий семейства Holothuriidae и проанализировали литературные данные, сопоставив полученную информацию с молекулярной филогенией голотурий семейств Holothuriidae и Stichopodidae. Полученные результаты подтвердили сделанные нами предположения об эволюции

гликозидов в семействе Holothuriidae от несulfатированных гексаозидов к sulfатированным тетраозидам и биозидам. Группа мексиканских исследователей провела исследования по хемотаксономии семейства Holothuriidae и также пришла к сходным выводам, отметив в качестве трудностей при интерпретации химических данных неадекватное таксономическое определение материала рядом исследователей (Honey-Escandon et al., 2014).

Таким образом, начатые в нашей лаборатории в 70-е годы прошлого века хемотаксономические исследования голотурий с помощью тритерпеновых гликозидов нашли своих продолжателей и успешно развиваются уже на новой методической базе.

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ У ГОЛОТУРИИ *CLADOLABES SCHMELTZII* ПРИ БЕСПОЛОМ РАЗМНОЖЕНИИ И ИСКУССТВЕННОМ РАЗРЕЗАНИИ

Я.О. Каменев¹, И.Ю. Долматов^{1,2}

¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Дальневосточный федеральный университет, Владивосток
jarolkam@mail.ru

Среди представителей Echinodermata голотурии обладают наиболее разнообразными восстановительными способностями. Они могут репарировать повреждения покровов, регенерировать небольшие придатки тела и внутренние органы, и даже восстанавливаться после поперечного разрезания. Кроме того, голотуриям свойственно бесполое размножение путем поперечного деления. Это делает этих животных удобными объектами для проведения сравнительных исследований морфогенетических механизмов, изучения происхождения и эволюции регенерации и бесполого размножения.

Голотурия *Cladolabes schmeltzii* широко распространена в западной части Индо-Пацифики, от Австралии до южного побережья КНР (Massin, 1999). Этот вид способен к бесполому размножению (Dolmatov et al., 2012), а также может регенерировать передние и задние отделы тела после поперечного разрезания. В настоящее время исследования, посвященные сравнительному изучению морфогенетических механизмов после искусственного повреждения и при бесполом размножении у иглокожих, отсутствуют. В этой связи были изучены ультраструктурные особенности формирования внутренних органов у *C. schmeltzii* при бесполом размножении и после поперечного разрезания.

Было установлено, что состав внутренних органов в фрагментах животного после бесполого размножения и искусственного разрезания практически одинаков. В задних фрагментах сохраняется большая часть кишки нормального строения и органы дыхания (водные легкие). В передних фрагментах остается оральный комплекс органов (аквафарингеальный комплекс, АК), от которого отходит остаток кишки, и гонада. Единственное отличие – при искусственном разрезании место разрыва кишечника может варьировать в зависимости от его положения в полости тела животного, тогда как при бесполом размножении

кишка всегда разрывается на уровне первого нисходящего отдела пищеварительного тракта.

Исследование показало, что механизмы регенерации внутренних органов *C. schmeltzii* после поперечного разрезания и бесполого размножения очень похожи и могут быть представлены следующим образом.

В передних фрагментах происходит развитие задних отделов пищеварительного тракта. От остатка кишки по мезентерию начинает отрастать зачаток, который постепенно удлиняется и растет назад. Одновременно с этим процессом на заднем конце переднего фрагмента формируется клоака. Она развивается в виде соединительнотканного утолщения между задними концами амбулакров. Зачаток кишки врастает в него, в результате чего целостность пищеварительной системы восстанавливается. После этого на дорсальной стороне клоаки возникают выросты – зачатки водных легких, которые постепенно растут вперед. В задних фрагментах основным процессом является развитие АК. Он образуется в виде соединительнотканного утолщения в точке схождения амбулакров. Одновременно с этим передняя часть кишки утончается и растет вперед по мезентерию. Образующийся таким образом зачаток врастает в АК.

Регенерация большей части внутренних структур *C. schmeltzii* после бесполого размножения и поперечного разрезания происходит за счет собственного клеточного материала. Выстилка пищеварительного тракта формируется за счет морфаллактической перестройки оставшейся части органа. Основными механизмами регенерации структур нервной, амбулакальной и сократительной систем являются клеточная пролиферация и эпителиальный морфогенез. Формирование выстилки переднего отдела пищеварительного тракта, расположенного внутри АК, а также выстилки заднего прохода и задней части клоаки, происходит, вероятно, за счет миграции и пролиферации клеток эпидермиса наружной стенки тела. Дыхательный эпителий в зачатках водных легких формируется за счет выстилки передней части клоаки.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ ГОЛОТУРИЙ В СЕВЕРНОЙ АТЛАНТИКЕ

А.В. Кременецкая (Рогачева), А.В. Гебрук

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва
agebruk@gmail.com

Проведен анализ жизненных форм голотурий, обитающих в Северной Атлантике на глубинах свыше 400 м. В анализе использовано 103 вида. Жизненные формы выделены на основе типа питания, степени подвижности и отношения к субстрату. По типу питания среди голотурий различают сестонофагов, депозитофагов и формы со смешанным типом питания. Тип подвижности определялся по отношению средней скорости перемещения к средней длине тела взрослых особей. По этому критерию выделены неподвижные ($\sim 0 \text{ ч}^{-1}$), малоподвижные ($< 1 \text{ ч}^{-1}$) и подвижные ($> 1 \text{ ч}^{-1}$) формы. По отношению к субстрату выделяются бентосные эпифаунные, инфаунные, бенто-пелагические и пелагические формы.

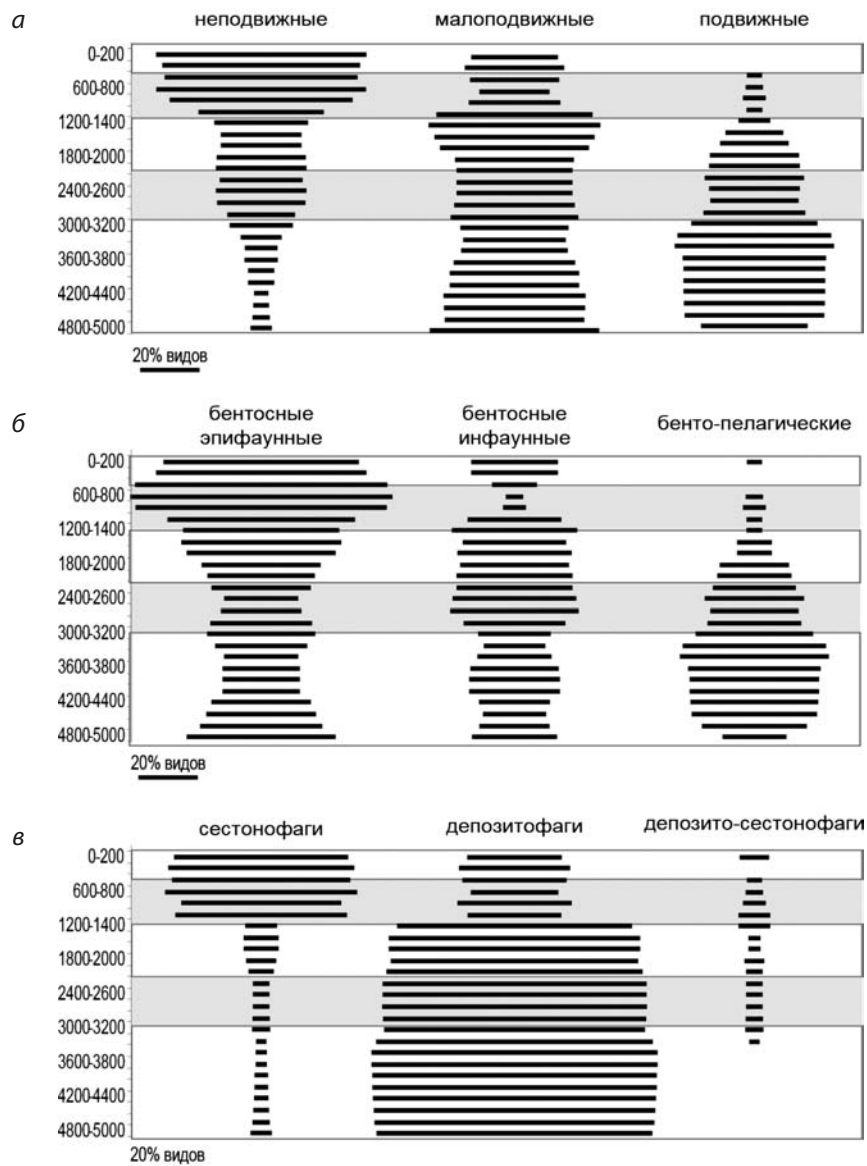


Рис. 1. Распределение жизненных форм голотурий по глубине в Северной Атлантике: а – степень подвижности, б – отношение к субстрату, в – тип питания; для каждого 200 м горизонта указана доля видов в %; сплошной штриховкой выделены вертикальные зоны, установленные в настоящей работе.

Исследованы особенности распределения жизненных форм голотурий по глубине. Показано (рис. 1), что с возрастанием глубины увеличивается доля подвижных и бенто-пелагических форм, а также депозитофагов, уменьшается доля

неподвижных форм, эпифауны и сестонофагов. Доля инфаунных и малоподвижных видов с глубиной меняется незначительно. Наибольшие изменения наблюдаются на глубине 1100–1400 м, этот горизонт соответствует нижней границе верхнебатиальной фаунистической зоны.

ГАМЕТЫ И ЭМБРИОНЫ МОРСКИХ ЕЖЕЙ КАК ТЕСТ-СИСТЕМА ДЛЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЛИЯНИЯ ИМПУЛЬСНОГО ЭЛЕКТРОМАГНИТНОГО ПОЛЯ ВЫСОКОГО НАПРЯЖЕНИЯ НА БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОБЪЕКТЫ

И.В. Кузнецова^{1,2}, А.Л. Дроздов^{1,2}

¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Дальневосточный федеральный университет, Владивосток
irihun@mail.ru

В биотехнологии импульсное электромагнитное поле высокого напряжения (ИЭМПВН) применяется при обеззараживании воды и пищевых продуктов, для подавления активности ферментов, улучшения клеточной экстракции и гибридизации клеток.

Существуют две основные гипотезы воздействия импульсных электромагнитных полей на биологические объекты – активация запрограммированной гибели клеток и формирование пор в клеточной мембране. Признается, что эффективность воздействия зависит от амплитуды, продолжительности и числа импульсов. Однако до сих пор механизм действия на клеточную структуру электрическими импульсами в отношении их частоты или повторов понятен не до конца. Нет единой и экспериментально подтвержденной теоретической модели действия ИЭМП ни на биологические макромолекулы, ни на клетки, ни на ткани, ни на организмы в целом.

Мы использовали гаметы, эмбрионы и личинки морских ежей (*Strongylocentrotus intermedius*) в качестве биотеста для изучения влияния физических факторов на биологические объекты, в частности, для изучения влияния импульсного электромагнитного поля (ИЭМП) на отдельные клетки. Эксперименты на морских ежах проводили на гаметах и зиготах через 10–20 мин после оплодотворения (100–150 яиц).

С помощью генератора импульсов высокого напряжения производилось воздействие электрическими импульсами (напряжение 1,2 кВ, ток 0,1 А, частота 1 Гц). Величина выходного напряжения, тока и частоты была постоянной для всех экспериментов. Единственным изменяющимся параметром экспериментов было число импульсов в серии.

Эксперименты над яйцеклетками демонстрируют возникновение небольшой деформации формы клеток непосредственно во время воздействия импульсами, а также резкое смещение клеток в жидком растворе в сторону одного из электродов. Клетки, подверженные воздействию электрических импульсов ЭМП, претерпевают значительные структурные изменения – лишаются студенистой оболочки и остаются окруженными только желточными оболочками, через которые просвечивают концевые участки микроворсинок.

После воздействия импульсов электромагнитного поля изменяется поверхностная структура спермиев. Наблюдается прямая зависимость между увеличением числа воздействующих импульсов и увеличением масштабов деформации. Сразу после воздействия импульсов спермии не снижали активность, но процесс затухания активности у группы, подверженной воздействию, происходил значительно быстрее, чем у контрольной группы клеток. Чем большее число импульсов прикладывалось, тем быстрее сперматозоиды прекращали двигаться. Разница периода полного затухания между клетками контроля (6–10 минут) и клетками, на которые воздействовали 10 импульсами (2–4 минут), составляет от 4 до 6 минут.

ПОЛЯРНЫЕ СТЕРОИДНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ МОРСКИХ ЗВЕЗД: ИССЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ, БИОЛОГИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ И БИОСИНТЕЗА

Т. В. Маляренко, А. А. Кича, Н. В. Иванчина

*Тихоокеанский институт биоорганической химии им. Г.Б. Елякова ДВО РАН,
Владивосток, malyarenko-tv@mail.ru*

Морские звезды содержат разнообразные по своему химическому строению полярные стероиды, которые принято подразделять на полигидроксистероиды, родственные им моно- и биозиды, а также астеросапонины – олигогликозиды, включающие пять-шесть моносахаридных остатков. Нами было показано, что стероидные соединения морских звезд обладают канцерпревентивным, противоопухолевым и нейротрофическим действием. Стоит отметить немаловажный факт, что эти вещества проявляют данные виды активности в нетоксичных концентрациях, что делает их исследование перспективным с точки зрения разработки фармакологических препаратов. В тоже время одной из первоочередных задач в изучении полярных стероидных метаболитов морских звезд является разработка оптимальных методов выделения и установление полного химического строения исследуемых веществ, включая абсолютную стереохимию имеющихся асимметрических центров.

Продолжая наши исследования полярных стероидных соединений морских звезд, мы изучили некоторые виды морских звезд (*Leptasterias ochotensis*, *Hippasteria kurilensis*, *Asteropsis carinifera*, *Lethasterias fusca* и *Leptasterias fisheri*) и выделили серию новых соединений. Для выделения индивидуальных веществ применяли колоночную хроматографию с последующей высокоэффективной жидкостной хроматографией на различных сорбентах. Строение выделенных соединений было установлено с помощью одно- и двумерных ЯМР экспериментов ¹H-¹H COSY, HSQC, HMBC, NOESY, ROESY, H2BC, 1D-TOCSY, данных MALDI-TOF, ESI и ESI MS/MS масс-спектрометрии, а также разнообразных химических методов, в том числе кислотного гидролиза, получения оптически активных МТРА-эфиров и ацетатов октил-производных моносахаридов. Было показано, что ряд новых соединений имеют редкие и уникальные структурные фрагменты, ранее не встречавшиеся в стероидах морского происхождения.

Ранее нами было установлено, что полигидроксистероиды и их гликозиды присутствуют, в основном, в органах пищеварения морских звезд, причем постоянно на протяжении всего года, а их максимальная концентрация совпадает с периодами активного питания зимой, во время посленерестовой перестройки, и летом, в период интенсивного гаметогенеза перед нерестом. Исходя из этих данных, а также на основании сходства химического строения и свойств полигидроксистероидных соединений морских звезд с желчными спиртами и кислотами рыб, амфибий и высших животных, мы предположили, что одной из основных биологических функций этих веществ является их участие в переваривании пищи, подобно желчным спиртам и кислотам у позвоночных.

С помощью аквариальных экспериментов с мечеными стабильными изотопами холестерина и сульфата холестерина было показано, что эти соединения, поступая с пищей, являются биосинтетическими предшественниками полигидроксистероидов и родственных им гликозидов морских звезд. Кроме того, предложена схема трансформаций, происходящих в циклах А и В стероидного ядра на первых стадиях биосинтеза этих веществ.

ФИЛОГЕНИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ ОФИУР: МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА

А.В. Мартынов

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

В современной филогенетике серьезно стоит проблема соотношения морфологических и молекулярных данных. Здесь будет рассмотрен примечательный случай, способствующий дальнейшему обсуждению этой важной проблемы. Четыре года назад на основании подробных морфологических данных, полученных с помощью сканирующего электронного микроскопа, был предложен новый эволюционный сценарий для класса Ophiuroidea и новая классификация (Martynov, 2010). Было показано, что семейство настоящих офиур Ophiuridae парадоксальным образом родственно традиционному отряду ветвисторуких офиур Euryalida. Большинство остальных семейств офиур, напротив, образовали компактную группу с переходными таксонами даже между хорошо очерченными семействами. Подобный результат был нетривиален с точки зрения традиционных систем, всегда четко отделявших ветвисторуких офиур от большинства остальных групп (Mortensen, 1927). Она также противоречила и системе Мацумото (Matsumoto, 1917), объединившей Euryalida и Ophiomuridae в отдельную группу, но выделившую сходных по микроструктурным данным Ophiacanthidae в отдельный отряд. Таким образом, ни в одной из предшествующих публикации 2010 года традиционных систем, а также в единственном кладистическом анализе (Smith et al., 1995), семейство Ophiuridae не объединялось вместе с ветвисторукими офиурами, и не противопоставлялось остальным Ophiuroidea.

В 2014 г. вышла работа, основанная на транскриптомном анализе 425 генов у 61 вида из 15 семейств современных офиур (O'Hara et al., 2014).

Одним из самых примечательных результатов этого анализа стала клада *Orphiuridae+Euryalida*, противопоставленная большинству остальных семейств класса *Orphiuroidea* (включая сем. *Orphiomuridae*), полученная с высоким уровнем статистической поддержки. Важно отметить, что по выборке таксонов филогенетический анализ 2014 года сопоставим с морфологическим анализом 2010 года (хотя и уступает ему), и также включает большинство современных семейств *Orphiuroidea*. Авторы исследования специально обсуждают существенное сходство их результатов с данными морфологического микроструктурного анализа, упомянутого выше.

Таким образом, данный случай, очевидно, противоречит широко распространенному мнению о неоспоримом преимуществе молекулярных данных для анализа путей эволюции и построения классификации организмов. Он также свидетельствует в пользу того, что у представителей других типов *Metazoa* морфологические данные могли быть не проанализированы ранее с необходимой степенью детальности. Наиболее значительным же выводом является возможность построения интегративной морфолого-молекулярной филогении и классификации, в которой морфологические данные будут занимать не традиционно подчиненное место, а принимать участие в анализе на равных правах.

***GYMNOLOPHUS OBSCURA* (LJUNGMAN, 1867) – СИМБИОТИЧЕСКАЯ ОФИУРА, АССОЦИИРОВАННАЯ С МОРСКИМИ ЛИЛИЯМИ**

Е.С. Мехова

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

Количество симбиотических ассоциаций с участием иглокожих крайне велико, однако в большинстве случаев иглокожие выступают в качестве хозяев, и только представители класса *Orphiuroidea* довольно часто сами оказываются симбионтами других животных.

Среди симбиотических офиур существуют виды, связанные с другими иглокожими, в том числе и с морскими лилиями. Один из таких видов – *Gymnolophus obscura*. Этот вид относится к семейству *Orphiotrichidae* и является широко распространенным облигатным симбионтом морских лилий. Однако данных о биологии этого вида и характере его взаимоотношений с хозяином крайне немного.

Материалом для данной работы послужила коллекция морских лилий, собранная в ходе совместных Российско-Вьетнамских экспедиций 2006–2008 гг. в заливе Нячанг (центральный Вьетнам). Морских лилий собирали с помощью легкого водолазного снаряжения с глубин 0–35 м вместе с симбионтами, фиксировали 70% этанолом. В лаборатории симбионты были сняты с хозяев и подсчитаны, проведен анализ встречаемости на разных видах хозяев, подсчитаны характеристики заселения. Для оценки избирательности хозяев мы рассчитывали индекс эклективности Ивлева по формуле $E = (r_i - p_i)/(r_i + p_i)$,

где E – значение индекса, r_i – доля i -того вида морских лилий среди всех заселенных симбионтом хозяев, p_i – доля того же вида морских лилий в сборах. Индекс Ивлева принимает значения от -1 (абсолютное избегание) до 1 (абсолютное предпочтение). Значения индекса, близкие к 0 , означают, что не проявляется ни избегание, ни предпочтение. Всего мы использовали в анализе 225 проб.

G. obscura всегда занимает чашечку хозяина, закрепляясь при помощи рук так, чтобы рот офиуры находился рядом со ртом хозяина. При этом снять офиуру, не повредив хозяина, практически невозможно. Явных прижизненных повреждений хозяина мы не отметили, однако висцеральная масса у особей, заселенных офиурами, иногда была светлее окрашена, чем у незаселенных особей морских лилий.

Из 31 обнаруженного в заливе Нячанг вида бесстебельчатых морских лилий *G. obscura* заселяет 16 видов хозяев. Общая экстенсивность заселения морских лилий этим видом составила 19%, однако для отдельных видов хозяев этот параметр варьировал от 6% (для *Oxycomanthus bennetti*) до 57% (для *Comaster nobilis*). При подсчете экстенсивности учитывали виды хозяев, присутствовавшие в количестве 10 особей и больше.

Разница в экстенсивности заселения различных видов морских лилий показывает, что у данного вида существует некоторая избирательность по отношению к виду хозяев. Чтобы оценить это, мы рассчитали индекс эклективности Ивлева для видов морских лилий, на которых отмечены офиуры. Данный индекс был разработан для учета избирательности питания рыб и занижает избирательность, но в качестве первого приближения вполне может быть использован. В результате мы получили, что из 16 заселенных видов 9 видов являются в разной степени предпочитаемыми хозяевами, 2 вида являются избегаемыми хозяевами и 5 видов являются индифферентными.

Интенсивность заселения всегда составляла 1 экз./хоз. Такое распределение офиур по хозяевам является показателем жесткой конкуренции среди этих животных, связанной, прежде всего, с положением на хозяине. По всей видимости, он является клептопаразитом, который в силу морфологии не может брать пищу из любого участка амбулакральной системы, а должен располагаться у рта хозяина. Таким образом, на теле морской лилии имеется место только для одной особи.

G. obscura является облигатным клептопаразитом, заселяющим в первую очередь крупные виды морских лилий, имеющих мягкие и тонкие оральные пиннулы.

Благодарности. Автор выражает благодарность директорам и сотрудникам Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического Центра за предоставленную возможность провести полевые работы; д.б.н. Т.А. Бритаеву, П.Ю. Дгебуадзе, О.В. Савинкину, а также всем коллегам за помощь и интересную совместную работу в море и лаборатории.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ, № 14-04-32153 мол_а.

ЯВЛЕНИЯ СИМБИОЗА У ВЕРХНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ КРИНОИДЕЙ

Г.В. Миранцев

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

Криноидеи занимали важное место во многих бентосных сообществах верхнего палеозоя. В мелководных сообществах карбонатных платформ они нередко доминировали, поставляя огромное количество кальцитового детрита на дно. Благодаря этому создавались подходящие условия для жизни других представителей бентоса. Живые морские лилии нередко находились в симбиотических отношениях с организмами, оставлявшими те или иные следы на скелете. Прежде всего, длинные стебли криноидей являлись хорошим субстратом для прикрепления разнообразных мшанок, аулопорид, одиночных ругоз, брахиопод, более мелких криноидей и другого морского бентоса. Селились симбионты и на чашечке, вступая с морской лилией в более тесные отношения. Так, в литературе широко представлены данные об ассоциации позднепалеозойских морских лилий с офиурами рода *Onychaster* и с гастроподами рода *Platyceras* и другими близкими к нему формами. В Северной Америке поселения платицератид особенно многочисленны на представителях камератных морских лилий (Baumiller, Gahn, Savill, 2004). В противоположность этому, в среднем - верхнем карбоне Подмосковского бассейна, как показало изучение каменноугольных морских лилий, криноидно-платицератидные ассоциации встречены только у представителей отряда Cladida (*Cromyocrinus*, *Synphocrinus*, *Trauscholdicrinus*, *Brabeocrinus*).

Многие поселения симбионтов связаны с внедрением их в скелет морских лилий, о чем свидетельствуют широко распространенные повреждения различных частей скелета в виде ямок и цист. Во многих случаях данные повреждения имеют приуроченность к определенным таксонам криноидей. В зависимости от морфологии, повреждения скелета выделяют в разные ихнотаксоны (*Schizoprobooscina* Yakovlev, 1939, *Crinophagus*, Arendt, 1985, *Augoichnus* Arendt, 2012 и др.). Особенно многочисленны повреждения в виде «припухлости» стереома на табличках чашечки и стеблях, пронизанных многочисленными округлыми отверстиями, зачастую разного диаметра (т.н. "*Myzostomites*"). Систематическая принадлежность всех этих повреждений часто проблематична. Лишь некоторые характерные повреждения, как, например, сверления акротораид (Миранцев, 2013), удается достаточно достоверно связать с современными организмами. Можно предположить, что одной из наиболее вероятных групп организмов, которые могли паразитировать на ископаемых морских лилиях, являются мизостомиды. Они весьма многочисленны и разнообразны на современных криноидеях, но оставляют следы на скелете, обычно в виде галл, только на руках, пиннулах и чашечках. На стеблях мизостомидные повреждения у современных представителей не обнаружены (Graff, 1885), тогда как у ископаемых подобные повреждения стеблей многочисленны. Тем не менее, Графф предположил, что стеблевые галлы у ископаемых морских лилий вызваны именно мизостомидами. Н.Н. Яковлев также предполагал, что утолщения на ископаемых стеблях морских

лилий вызваны мизостомидами. Он объяснял их присутствие только у палеозойских представителей криноидей значительно более широким, по сравнению с современными, осевым каналом, в котором располагались гонады, вероятно, служившие питанием паразитам (Yakovlev, 1922). К мизостомидам им были отнесены стебли со вздутиями и полостью, расположенной в центре вздутия. Перезучение показало, что данные вздутия были вызваны другим своеобразным эпибионтом - *Phosphannulus*, относимым к *Nyolithelminthes*. Его. Его фосфатный скелет, располагавшийся в полости, на экземпляре Яковлева не сохранился, но присутствует на многих других экземплярах из коллекции ПИН РАН. В литературе были изображены фрагменты рук криноидей с двумя цистами, которые были отнесены к деятельности «настоящих мизостомид» (Welch, 1976). Данная интерпретация была поддержана в ряде работ (Lane, 1978; Boucot, 1990; Ausich, Simms, 1999). Подобные цисты были обнаружены у криноидей из отложений касимовского яруса Подмосковского бассейна. От *Schizoprobooscina* данные повреждения отличаются, прежде всего, отсутствием парных отверстий на цистах.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 15-04-08315-а.

АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ПОРЦЕЛЛАНАСТЕРИДНЫХ МОРСКИХ ЗВЕЗД

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

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

² Институт физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского

Порцелланастеридные морские звезды относятся к группе зарывающихся донных беспозвоночных, безвыборочно заглатывающих илистый грунт. Адаптивный вырост в центре спинной стороны диска поддерживает в грунте канал, соединяющий нору с водой над грунтом. Гребневидные органы, расположенные между лучами, служат для удаления из норы фекального материала. Они создают токи воды, направленные снизу вверх. Анус у порцелланастерид отсутствует. Грунт из кишечника удаляется через ротовое отверстие. Зарывающиеся морские звезды обычно не способны передвигаться в толще грунта. Чтобы попасть на соседний участок дна, они передвигаются по поверхности грунта, а затем вновь зарываются. В результате такого передвижения на поверхности дна остается цепочка из пятиугольных углублений. В отличие от этого большинства порцелланастериды, видимо, передвигаются в толще грунта. Мелкие размеры тела и черты билатеральной симметрии у наиболее специализированных видов поддерживают это предположение.

Максимальная для вида длина радиуса (расстояние от центра ротового отверстия до конца луча) меняется от 146 до 9 мм. Одновременно с уменьшением размеров тела уменьшается число гребневидных органов в одном интеррадиусе, от 30 до одного. У наиболее специализированных видов (*Lethaster rhipidophorus* и *Caulaster* sp.) гребневидный орган имеется только в одном (мадрепоровом) интеррадиусе. У порцелланастерид с такой билатеральной симметрией противоположный мадрепоровому интеррадиусу луч, вероятно, всегда является передним при передвижении животного. Уменьшение разме-

ров тела, видимо, связано также с низкой пищевой ценностью глубоководных илов. Трофическая стратегия порцелланастерид может быть охарактеризована как увеличение эффективности питания илом путем передвижения в его толще и уменьшения размеров тела.

Органами дыхания порцелланастерид служат папулы, расположенные на диске между паксиллами. Реснитчатый эпителий на стержнях паксилл создает токи воды, омывающие папулы, а венчики из мелких иголочек на вершине стеблей паксилл защищают папулы от засорения илом. В пределах семейства Porcellanasteridae наблюдается редукция как папул, так и паксилл. Максимальное для вида число иголочек на одной паксилле постепенно уменьшается от 40 до их полного исчезновения. У наиболее специализированных порцелланастерид диск покрыт одиночными иголочками или лишен игл. Редукция структур, обеспечивающих дыхание, свидетельствует о сильном влиянии высокого гидростатического давления на процессы дыхания на клеточном и молекулярном уровнях. Однако адаптации глубоководных животных на этих структурных уровнях организма слабо изучены.

Мелкие размеры и большая численность наиболее специализированных порцелланастерид указывают на репродуктивную r-стратегию. Число мелких порцелланастерид в одном траловом улове нередко исчисляется сотнями. Имеются также свидетельства об относительно короткой жизни мелких порцелланастерид. Однако предположению о r-стратегии противоречит небольшое число гамет и наличие у специализированных родов *Abyssaster* и *Lethmaster* морфологических структур, служащих для вынашивания молодежи.

В результате эволюционных изменений упрощается морфология порцелланастерид, взрослые особи приобретают ювенильный облик. Специализированные порцелланастериды, характеризующиеся мелкими размерами тела, небольшим числом гребневидных органов и редуцированными паксиллами, появились независимо по крайней мере в трех параллельных эволюционных линиях.

Среди 12 родов семейства Porcellanasteridae 3 рода обитают только в батиали (от 497 до 2530 м) и 9 родов имеют преимущественно абиссальное распространение (1158–8720 м; максимальная глубина обитания каждого рода более 5200 м). Батиальные роды ограничены в своем распространении низкими широтами Индо-Вост. Пацифики. Большинство (7) преимущественно абиссальных родов широко распространено в Мировом океане. Как в батиальной, так и в преимущественно абиссальной группах максимальное для рода число гребневидных органов уменьшается по мере увеличения максимальной глубины обитания рода. В батиальной группе род *Benthogenia* (497–920 м) имеет до 30 гребневидных органов, у *Lysaster* (1000 м) их число равно семи, и у *Sidonaster* (1147–2530 м) в каждом интеррадиусе только один гребневидный орган. В преимущественно абиссальной группе при максимальной глубине обитания рода от 5222 до 6600 м (*Abyssaster*, *Caulaster*, *Hyphalaster*, *Styracaster*, *Thoracaster*, *Vitjazaster*) максимальное для рода число гребневидных органов колеблется от 24 до 7. Исключение составляет *Caulaster* (1261–6035 м), у которого один гребневидный орган. Роды с максимальной глубиной обитания 7426–8720 м (*Eremicaster*, *Lethmaster*, *Porcellanaster*)

имеют 1–3 гребневидных органа. Для родов *Abyssaster*, *Caulaster*, *Hyphalaster* и *Styracaster* предполагается расселение из Антарктики на север.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты №№ 15-04-03481, 13-04-01332.

ОЦЕНКА КРИОУСТОЙЧИВОСТИ КЛЕТОК МОРСКИХ ЕЖЕЙ: ОТ ИЗМЕНЕНИЙ ЭКСПРЕССИИ ГЕНОВ ДО ИЗМЕНЕНИЙ СТРУКТУРЫ ЦИТОСКЕЛЕТА

Н.А. Одинцова, Н.В. Агеенко, А.В. Борода, Ю.О. Кипрюшина, М.А. Майорова

Институт биологии моря имени А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток
nelodin@mail.ru

Актуальность исследования механизмов криоустойчивости морских ежей и развития методов их криоконсервации определяется не только необходимостью сохранения генофонда морских организмов в условиях усиливающегося антропогенного воздействия на Мировой океан, но и связана с потенциальной возможностью работы с эмбрионами и клетками этих объектов в течение всего года. Задачей многих исследований становится эффективное использование эмбрионов и клеток морских беспозвоночных, замороженных в жидком азоте, для целей экологического мониторинга.

При температуре жидкого азота происходит «замораживание биологического времени», поэтому биологический материал может храниться десятилетиями. В данном исследовании мы провели изучение способности клеток морских ежей к различным типам дифференцировки после стрессовых воздействий ультранизких температур. Среди многих факторов, ответственных за повреждение клеток при холодовом шоке, наиболее существенны нарушения целостности клеточных мембран и структуры цитоскелета. Ранее нами установлено, что пигментная и спикулогенная дифференцировка эмбриональных клеток морских ежей начинается достаточно рано, и ее можно детектировать до стадии плутеуса по количеству появляющихся пигментных клеток или спикул. Используя преимущества метода *in vitro*, мы разработали систему, позволяющую получать различные типы дифференцировки в культуре эмбриональных клеток морских ежей в контролируемых экспериментальных условиях.

В данной работе, методом ПЦР в режиме реального времени, мы провели анализ экспрессии группы генов, кодирующих ферменты биосинтеза нафтохиноидных пигментов в клетках морских ежей, до и после замораживания в присутствии различных видов криопротекторов. Обнаружено, что уровень экспрессии генов, участвующих в пигментной дифференцировке, при замораживании клеток с обычными криопротекторами (например, диметилсульфоксидом, ДМСО) остается на уровне экспрессии в интактных клетках, но резко возрастает при замораживании в присутствии только одного непроницающего криопротектора – сахара трегалозы. Количество пигментных клеток значительно возрастает после криоконсервации, но наиболее значительные изменения происходят в культурах, которые были заморожены в присутствии трегалозы и антиоксиданта эхинохрома. Мы предполагаем, что значительное увеличение

экспрессии генов, участвующих в пигментной дифференцировке морских ежей, и увеличение количества пигментных клеток могут быть связаны со стрессовым воздействием ультранизких температур, которое наиболее отчетливо проявляется при замораживании клеток только в присутствии трегалозы.

Кроме того, с помощью световой микроскопии мы оценили развитие спикулогенной дифференцировки в культурах клеток морских ежей до и после замораживания в различных условиях. В отличие от пигментных клеток, спикулы полностью отсутствуют в культурах, замороженных в присутствии только непроницающих криопротекторов, тогда как при использовании проникающих криопротекторов (ДМСО) спикулы образуются, но их размеры и количество после замораживания-оттаивания значительно меньше по сравнению с контрольными культурами, хотя изменений формы спикул не зарегистрировано. Несмотря на то, что после замораживания-оттаивания происходили изменения в пигментной и спикулогенной дифференцировке, клетки морских ежей не меняли своей способности к адгезии. По сравнению с контрольными культурами морских ежей, изменения клеточной адгезии после криоконсервации минимальны во всех экспериментальных культурах: обнаружено большое количество расплывшихся клеток, в которых отчетливо видны цитоскелетные структуры. На основании полученных результатов, мы выдвигаем гипотезу об относительно высокой криоустойчивости клеток морских ежей по сравнению с клетками других морских гидробионтов.

Исследование было поддержано Российским научным фондом (проект № 14-14-00035) и частично выполнено в Дальневосточном центре электронной микроскопии (ИБМ ДВО РАН).

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ СЕМЕЙСТВА PORCELLANASTERIDAE В КЛАССЕ ASTEROIDEA

Н.Б. Петров¹, И.П. Владыченская¹, А.Б. Дильман², А.Н. Миронов²

¹ НИИ ФХБ им. А.Н. Белозерского МГУ, petr@belozersky.msu.ru

² Институт океанологии им. П.П. Ширшова, Москва, miron@ocean.ru

В 1911 г. Фишер (Fisher, 1911) выделил для семейства Porcellanasteridae отряд Cribellosa на основании четырех диагностических признаков: гребневидные органы имеются, амбулакральные ножки сужаются к вершине (без диска) и снабжены одной ампулой, кишечник отсутствует. Позже ранг отряда был понижен до подотряда Cribellina или с одним семейством Porcellanasteridae, или с Porcellanasteridae и Gonioplectinidae. В случае обособления рода *Ctenodiscus* в семейство Ctenodiscidae, подотряд Cribellina включал в себя три семейства. В нескольких современных публикациях подотряд Cribellina не принимается.

В настоящей работе для уточнения таксономического статуса семейства Porcellanasteridae использованы результаты филогенетического анализа, основанного на сравнении фрагментов нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов цитохромоксидазы (COI) 17 родов морских звезд отрядов Paxillosida и Notomyotida. Среди них 4 рода (6 видов) семейства

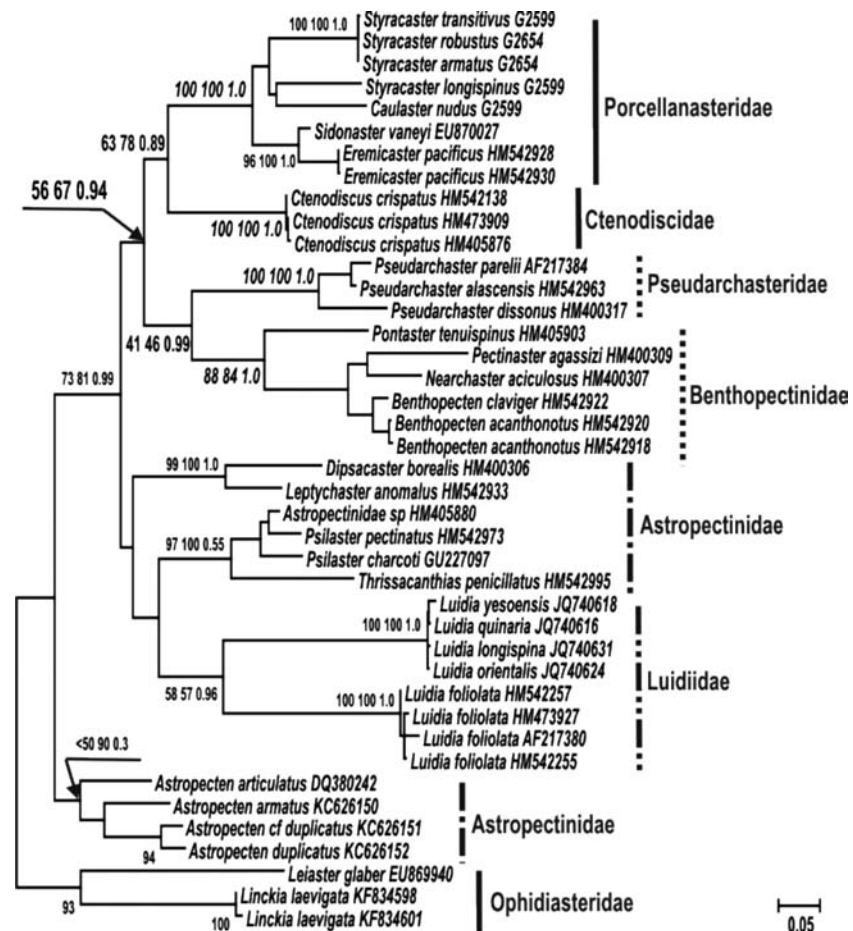


Рис. 1. Филогенетическое дерево генов COI морских звезд отрядов Paxillosida и Notomyotida.

Porcellanasteridae и один род (один вид) семейства Ctenodiscidae. Данные по Gonioplectinidae отсутствовали в нашем распоряжении. Нуклеотидные последовательности впервые получены для порцелланастерид *Styracaster armatus*, *S. longispinus*, *S. robustus*, *S. transitivus* и *Caulaster nudus*. В качестве внешней группы использовали последовательности COI Ophiasteridae (отр. Valvatida).

Ниже (рис. 1) показано филогенетическое дерево последовательностей COI в виде консенсуса деревьев, построенных тремя методами, на котором Porcellanasteridae и Ctenodiscidae формируют четко обособленную кладу. С учетом более ранних молекулярных данных (Mah, Foltz, 2011) о близком родстве Ctenodiscidae с Gonioplectinidae есть основания утверждать о хорошо обособленной группе из трех семейств: Porcellanasteridae, Ctenodiscidae

и Gonioplectinidae, поддерживая концепцию подотряда Cribellina (Gale, 2005; Spencer, Wright, 1966) с тремя семействами.

Спорным является вопрос, к какому из двух отрядов, Paxillosida или Notomyotida, следует относить подотряд Cribellina. Согласно результатам молекулярного анализа, проведенного Mah и Foltz (2011) и авторами настоящей работы, Cribellina проявляет наиболее близкое родство с семейством Benthoplectinidae, для которого основан отряд Notomyotida. Однако включение Cribellina в отряд Notomyotida лишает его и отряд Paxillosida четких дифференциальных диагнозов. Это противоречие между результатами молекулярного и сравнительно-морфологического анализов может быть решено, если считать, что в подотряде Cribellina и отряде Paxillosida независимо (в результате конвергентной эволюции) произошла редукция дисков амбулакральных ножек и дорсальных мышечных тяжей в лучах.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проекты №№ 15-04-03481, 13-04-01332.

Список литературы

- Fisher W.K. 1911. Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Pt 1. Phanerozonia and Spinulosa // Bull. US nat. mus. V. 76. P. 1–420.
- Gale A.S. 2005. Chrispaulia, a new genus of mud star (Asteroidea, Gonioplectinidae) from the Cretaceous of England // Geol. journ. V. 40. P. 383–397.
- Mah C.L., Foltz D.W. 2011. Molecular phylogeny of the Valvatacea (Asteroidea, Echinodermata) // Zool. journ. Linn. soc. V. 161. P. 769–788.
- Spencer W.K., Wright C.W. 1966. Asterozoans / Ed. R.C. Moore. Treatise on Invertebrate paleontology. Pt U, Echinodermata 3(1). Geol. soc. of America and Univ. Kansas press: Colorado and Lawrence. P. U4-U107.

МАЛЫЕ КЛЕТКИ В СОСТАВЕ ЦЕЛОМИЧЕСКОГО ЭПИТЕЛИЯ МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ *ASTERIAS RUBENS* L.

О.А. Петухова, Н.С. Шарлаимова

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург
petukhova@yandex.ru

Способность к полному восстановлению органов и различных частей тела при повреждениях является характерной особенностью иглокожих. Процесс регенерации является комбинацией двух процессов с преобладанием одного из них – эпиморфоза, включающего активную пролиферацию, и морфаллаксиса, при котором происходит миграция дифференцированных и недифференцированных клеток из клеточных депо. Независимо от того, по какому пути происходит восстановление, процесс регенерации связан с существованием в организме стволовых клеток, присутствующих в циркулирующих жидкостях или тканях в форме клеток-предшественниц. Именно этим клеткам, способным к самообновлению за счет митотических делений и дифференцировки, отводится особое место при изучении механизмов регенерации.

Морская звезда *Asterias rubens* отличается, в целом, низкими темпами регенерации с преобладанием механизма морфаллаксиса. Быстрое восстановление (5–6 часов) характерно только для клеток целомической жидкости (ЦЖ). Наиболее вероятным источником целомоцитов считается целомический эпителий

(ЦЭ). Нами были выявлены и охарактеризованы малые клетки ЦЭ с высоким ядерно-цитоплазматическим отношением (малые эпителиоциты), демонстрирующие пролиферативную активность *in vivo* и *in vitro* и способность к миграции из состава ЦЭ в полость тела. На основании разработанного метода ферментативного выделения суспензий клеток ЦЭ был проведен сравнительный гистологический анализ суспензий клеток ЦЖ и ЦЭ. В суспензиях клеток ЦЖ и ЦЭ были выявлены типы клеток, сходные по морфометрическим характеристикам – крупные агранулоциты и гранулоциты и малые клетки с дискретно окрашенным ядром и высоким ядерно-цитоплазматическим отношением. Анализ динамики популяций клеток в ответ на травмирование показал значительные изменения доли именно этих клеток, что предполагает их пограничное положение между ЦЭ и ЦЖ и возможность их миграции из состава ЦЭ.

Клетки с высоким ядерно-цитоплазматическим отношением, проявляющие пролиферативную активность *in vivo* были подробно охарактеризованы. Исследована их морфология, доля в общем клеточном пуле и динамика после повреждения. Обнаружено, что в ЦЭ существует значительный пул малых клеток и выявлена субпопуляция клеток, слабо связанных с ЦЭ, обогащенная на 50% малыми эпителиоцитами. Результаты окраски тотальных препаратов ЦЭ (whole-mount) и сканирующей электронной микроскопии подтверждают пограничное положение этих клеток между целомическим эпителием и целомической жидкостью.

Анализ включения BrdU в популяциях целомоцитов и клеток ЦЭ показал, что часть популяции малых клеток ЦЭ с высоким ядерно-цитоплазматическим отношением характеризуется ДНК-синтетической активностью, причем способность включать BrdU выявляется также через 2 месяца культивирования. Большой интерес к малым клеткам привлекает факт избирательного прикрепления этих клеток к ламинину 2/4, что говорит об особых взаимоотношениях этих клеток с белками внеклеточного матрикса и, вероятно, базальной мембраны. Клетки ЦЭ и субпопуляции клеток ЦЭс при культивировании на ламинине остаются жизнеспособными в течение длительного времени, формируют колониеподобные агрегаты малых ЭЦ и обладают способностью к пролиферации.

Анализ тотальных препаратов случайных участков ЦЭ, выделенных от контрольных животных (whole-mount) после окраски антителами к тубулину и DAPI, и полутонких срезов после окраски метиленовым синим, позволил предположить неравномерное распределение малых клеток в составе ЦЭ, а именно, выявил малые эпителиоциты в трех позициях, в том числе крупные скопления малых эпителиоцитов в участках эпителия с низкой плотностью жгутиковых клеток. Методом сканирующей электронной микроскопии подтверждена неравномерность распределения малых клеток на поверхности луча с преобладанием на поверхности дистальной области луча.

Морфологические характеристики малых клеток, способность к пролиферации и миграции, сохранение пролиферативной активности и способность к формированию колониеподобных агрегатов *in vitro* свидетельствуют о том, что малые ЭЦ проявляют свойства стволовых клеток.

Работа поддержана грантом РФФИ, № 13-04-00497а.

ЭКСТРААКСИЛЛЯРНО-АКСИЛЛЯРНАЯ ТЕОРИЯ ГОМОЛОГИИ СКЕЛЕТА ИГЛОКОЖИХ И ПРОИСХОЖДЕНИЕ РУК У КРИНОИДЕЙ

С.В. Рожнов

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

Предложенная в 1986 г. Б. Дэвидом и Р. Муи экстрааксиллярно-аксиллярная теория (ЕАТ) скелетной гомологии иглокожих оказала большое влияние на представления о гомологии структур скелета различных групп иглокожих. Суть этой теории заключается в том, что в скелете иглокожих выделяются три района скелета, связанные в своем развитии с разными целомами. Это, прежде всего, аксиллярный район, связанный с развитием рудимента, который они понимают в широком смысле, как комплекс гидроцель+вырост левого соматоцеля, а не только как рудимент в онтогенезе морских ежей. Два других региона называются экстрааксиллярными, перфорированными и неперфорированными. Они связаны, соответственно, с левым и правым соматоцелями. Характерный признак аксиллярной части скелета – его развитие по правилу «окулярных табличек». Согласно этому правилу, новые таблички амбулакров и интерамбулакров в онтогенезе морских ежей непрерывно появляются сходным образом в соседнем к адоральному краю окулярных табличек районе панциря. В результате самые молодые таблички оказываются у адоральной системы, а появившиеся раньше располагаются ближе ко рту. Подобный апикальный тип роста скелета известен у всех других иглокожих в местах, тесно связанных с амбулакральной системой. Например, у морских звезд окулярным табличкам на концах амбулакров соответствуют терминальные таблички, а у других иглокожих соответствующие места могут быть не объизвествлены, как у рук морских лилий и брахиол у бластозойных иглокожих. Апикальное добавление новых табличек наблюдается и у первично не имевших радиальной симметрии карпозойных иглокожих, например, в руке у солют. Таким образом, под аксиальным скелетом они понимают те части, которые растут согласно правилу окулярных табличек, а в экстрааксиальном скелете новые таблички могут появляться в разных местах. Перфорированный экстрааксиальный скелет пронизан различными отверстиями – ртом, анусом, эписпирами и другими порами, а неперфорированный скелет всегда сплошной.

В разных группах иглокожих эти скелетные части занимают разную площадь – от почти полного доминирования аксиллярного скелета у морских ежей до значительного доминирования перфорированного экстрааксиллярного скелета у многих других иглокожих. Гомологизация этих скелетных частей у разных групп позволила упорядочить представления о развитии скелета у иглокожих и в значительной степени формализовать их. Но это имело и свои отрицательные стороны, так как оставляло в стороне взаимовлияние этих скелетных районов друг на друга, как в процессе индивидуального развития, так и исторического. Это взаимовлияние не было равноценным, и аксиллярный скелет, развивавшийся под воздействием гидроцеля и развивающейся из него амбулакральной

системы, являлся организующим началом в развитии скелета большей части и остальных регионов. Поэтому развитие амбулакральной системы и ее организующее влияние на построение скелета в целом является ключевым элементом для понимания скелетной архитектуры всех иглокожих, и в том числе особенностей строения скелета пищесборной системы.

Пищесборные выросты пельматозойных иглокожих резко противопоставляются у двух больших групп – бластозой и кринозой. У первых они называются брахиолы и представляют собой экзотекальные выросты, отходящие от поверхности теки и не связанные прямо с полостью теки. У криноидей – это руки, представляющие собой эндотекальные выросты теки, с заходящими в них соматоцелями и амбулакральными радиальными каналами. Различаются брахиолы и руки морфологией скелета – руки первично однорядные, а брахиолы двурядные. В настоящее время этим различиям придают большое значение, полагая что криноидеи возникли непосредственно от эдриоастероидей независимо от бластозойных иглокожих. Для этого предположения есть предпосылки в строении некоторых эдриоастероидей: наличие стебля и ветвящиеся амбулакры, заходящие на периферию теки.

Тем не менее, есть существенные основания утверждать, что криноидеи могли произойти от представителей бластозойных иглокожих, вероятнее всего, от некоторых позднекембрийских эокриноидей. Это утверждение предполагает, что руки криноидей могли развиваться из амбулакральной системы брахиольного типа, возможно, параллельно в нескольких линиях. Об этом свидетельствует, с одной стороны, изменчивость строения пищесборной системы у гибокринидных криноидей, а с другой, сходство строения брахиол с руками у некоторых бластозойных иглокожих. Для решения проблемы происхождения криноидей недостаточно формально использовать экстрааксиллярно-аксиллярную теорию, а следует, как кажется, обратить внимание на взаимодействие между целомами в индивидуальном и историческом развитии. Гидроцель и его производные можно рассматривать как организаторы, последовательно индуцирующие целую серию следующих друг за другом индуктивных событий, включая развитие скелета. Здесь можно провести аналогию с дорсальной губой бластопора и ее производными, хордой и прехордальной мезодермой. При этом особенности роста и ветвления радиальных амбулакральных каналов следует рассматривать как модель, индуцирующую сходную модель сначала в развитии аксиального скелета, а затем и в некоторых частях экстрааксиального. Такая модель хорошо вырисовывается при анализе правила окулярных табличек у морских ежей. Таблички в амбулакре морских ежей появляются не просто апикально, а поочередно справа и слева от его плоскости симметрии. Поэтому в таком двурядном амбулакре таблички чередуются: центры табличек одного ряда расположены против швов табличек другого ряда. После появления табличек по такой модели они все постепенно увеличиваются в размерах по мере роста животного. Бросается в глаза, что эта модель роста та же самая, что и при росте радиального амбулакрального канала у морских ежей – растет

терминальное щупальце, а от него поочередно справа и слева отпочковываются амбулакральные ножки. Подобный рост радиальных каналов характерен и для других иглокожих, в том числе и для морских лилий. Такую модель роста можно назвать моделью энантиоморфно чередующегося противоположного ветвления или роста. Математически она может быть подобна усложненной реакционно-диффузионной модели Тьюринга. По аналогии с интерамбулакральными табличками морских ежей, брахиали криноидей, появляющиеся в онтогенезе апикально, тоже можно считать аксиллярным скелетом. Отсутствие целомической полости в брахиолах тоже не факт, так как скелет иглокожих мезодермического происхождения и, следовательно, по крайней мере, производные соматоцелей должны были присутствовать в брахиолах. Взаимодействие целомов особенно ярко проявилось, видимо, при образовании пятикамерного органа, оказавшего большое влияние на развитие стебля и, частично, на развитие рук. Развитие пятикамерного органа и всего осевого комплекса у морских лилий, как и развитие пятилучевой симметрии в целом, находилось, очевидно, под индуцирующим влиянием гидроцеля. Загадка же происхождения рук таится в происхождении радиального венчика морских лилий и переходе к новой модели роста опорной системы пищеварительного аппарата.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, проект № 15-04-08315-а.

ЭВОЛЮЦИЯ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ *ECHINOENCRINITES* (RHOMBIFERA, ECHINODERMATA) ИЗ ОРДОВИКА ЛЕНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

Н.К. Семёнов

semenovnk@rambler.ru

Представители рода *Echinoencrinites* (отряд Glyptocystitida, семейство Echinoencrinitidae Bather) во множестве экземпляров встречаются в известняках волховского и кундасского горизонтов среднего ордовика Ленинградской области и Эстонии. Начиная с первой половины XIX в. к изучению *Echinoencrinites* обращался ряд российских палеонтологов (Х. Пандер, Э. Эйхвальд, А. Фольборт и др.). Подробное описание рода дал в 1899 г. немецкий палеонтолог О. Йекекель (Jaekel, 1899), выделивший также род *Erinocystis*, бесспорно произошедший от *Echinoencrinites* и распространенный в кундасском горизонте. Вслед за тем в 1935 г. американский палеонтолог Ф. Флегер (Phleger, 1935) при описании сборов иглокожих, сделанных в 1913 г. в окрестностях Санкт-Петербурга, выделил два новых вида *Echinoencrinites* и новый род *Eutretocystis*. В 1948 г. шведский палеонтолог Г. Регнелл (Regnell, 1948) описал новый подвид *Echinoencrinites senckenbergii*, а также новый вид *Erinocystis broeggeri*, представляющий интерес как переходное звено от *Echinoencrinites* к *Erinocystis*.

Видовой состав рода *Echinoencrinites* после работы Йекеля до настоящего момента не пересматривался. В состав рода *Echinoencrinites* Йекекель включает шесть видов и три подвида. Для двух наиболее распространенных видов, *E. angulosus* и *E. reticulatus*, встречающихся в волховском горизонте, характерны широкие пределы внутривидовой изменчивости и большой процент экземпляров, имеющих отклонения в строении теки.

Тека *Echinoencrinites* образована четырьмя чередующимися замкнутыми венчиками табличек (4 BB, 5 ILL, 5 LL, 5 RR). Перипрокт расположен между венчиками ILL и LL. Скульптура решетчатая, образованная радиальными ребрами (первые радиальные ребра проходят от вершины таблички к ее углам, последующие по мере роста таблички закладываются параллельно им, образуя связанную систему) и поперечными ребрами (проходящими между соседними радиальными ребрами). В верхней части RR иногда сохраняется скульптура в виде гранул, имеющая более древнее происхождение.

Изменчивость *E. angulosus* и *E. reticulatus* затрагивает количество ромбопор, скульптуру теки, пропорции теки, степень выраженности выступов на вершинах табличек, форму и ориентацию перипрокта. *E. angulosus* в норме имеет две базальные ромбопоры, переходящие с табличек базального венчика на инфралатеральный, и одну латеральную, переходящую с латерального венчика на радиальный; также встречены экземпляры, имеющие слабо развитую дополнительную латеральную ромбопору. *E. reticulatus* имеет при двух базальных ромбопорах одну, две, или три латеральные, причем указанные разновидности встречаются практически в одних и тех же слоях одного и того же местонахождения (например, Путиловский карьер, верхняя пачка переслаивания «фризов» – верхней части волховской свиты). При этом размеры латеральных ромбопор разнятся: вторая, если имеется, во многих случаях меньше первой, а третья, если имеется, меньше второй. Также найдено два экземпляра, имеющих при одной нормально развитой ромбопоре рудимент второй, представляющий собой одиночное поровое открытие, причем успевшее достичь значительной длины, хотя при этом формирование следующих пор ромба не произошло. Наиболее крупный из встреченных экземпляров *E. reticulatus* имеет четвертую латеральную ромбопору небольших размеров – к моменту ее формирования тека уже успела достичь средних для данного вида размеров. Также этот экземпляр имеет две небольших дополнительных ромбопоры, переходящих с одной на другие таблички базального венчика – эта же особенность встречена и у крупных экземпляров *E. laevigatus* – более позднего вида, произошедшего от *E. reticulatus*.

Таким образом, у *E. reticulatus* количество ромбопор варьируется плавно, причем у некоторых экземпляров закладка новых ромбопор происходит в течение жизни. Поэтому вариация количества ромбопор без учета остальных признаков не может являться достаточным основанием для выделения новых таксонов. По этой причине род *Eutretocystis* Phleger, 1935 не является валидным, так как в качестве основного классифицирующего признака данного таксона было использовано наличие второй латеральной ромбопоры у заурядных в остальных экземпляров *E. reticulatus*, что видно из приведенных в работе изображений.

Обнаруженные два наиболее древних вида *Echinoencrinites*, чье описание готовится, имеют относительно крупный перипрокт, обращенный вбок и вверх, и не выступающий над поверхностью теки. У более поздних видов происходит уменьшение размеров перипрокта одновременно с его смещением книзу; при этом у части видов число окружающих перипрокт табличек уменьшается с четырех до трех. При уменьшении размеров перипрокта между его краями и цен-

трами прилегающих табличек возникают относительно гладкие площадки. Эти площадки утолщаются и выдвигаются над поверхностью теки. Таким образом происходит усиление конструкции теки вокруг перипрокта и изменение его ориентации – перипрокт выдвигается над поверхностью теки и обращается под углом вниз. Форма этого образования сильно варьируется у разных экземпляров *E. reticulatus*. Дальнейшее развитие этого тренда привело к возникновению близкородственного рода *Erinocystis*, обладающего крайне сильно выдвинутым перипроктом. Также у ряда экземпляров *E. reticulatus* встречены аберрации, приводящие к дальнейшему сдвигу перипрокта вниз: у одного экземпляра над перипроктом расположились две дополнительные таблички; у двух экземпляров перипрокт расположился между двумя табличками инфралатерального венчика. В дальнейшем, у произошедших от *E. reticulatus* видов *E. laevigatus* и *E. senckenbergii* одновременно со значительным увеличением размеров теки, уплотнением и частичным исчезновением скульптуры табличек, происходит уплотнение окружающего перипрокт выступа. Но такие особенности перипрокта, как малый размер, низкое расположение и ориентация под углом вниз, сохраняются.

Упомянутые выше виды, как и предковая для них разновидность *E. reticulatus*, имеют лишь одну латеральную ромбопору. Таким образом, сокращение количества ромбопор можно назвать вторым общим трендом развития рода *Echinoencrinites*.

Скульптура теки *Echinoencrinites* также претерпевает изменения. У первых представителей рода радиальные и поперечные ребра высокие, тонкие и прямые, образуют ровный сетчатый рисунок. У последующих видов – *E. angulosus*, *E. reticulatus* количество радиальных ребер уменьшается, при этом они становятся более массивными и изгибаются, приобретая, очевидно, функцию ребер жесткости. Такие черты строения названы Йекелем карикатурными. Среди собранных экземпляров *E. angulosus* можно проследить плавный процесс изменения скульптуры – от найденного в «желтяках» (средней части волховской свиты) экземпляра с большим количеством тонких прямых ребер до встреченных в верхней части «фризов» описанных Йекелем разновидностей *E. angulosus* var. *compta* и *E. angulosus* var. *quadrata*, имеющих минимальное количество ребер. Но в дальнейшем, у наиболее поздних видов, одновременно с увеличением размеров теки, возрастает количество ребер при уменьшении их высоты, вплоть до практически полного исчезновения скульптуры.

Список литературы

- Eichwald E.* 1860. Lethaea rossica ou Paleontologie de la Russie, v. I (Ancienne periode), I sect. et atlas. 1–XIX+1–681.
- Jaekel O.* 1899. Stammesgeschichte der Pelmatozoen. Bd I. Thecoidea und Cystoidea. Berlin. S. 242–253.
- Pander Chr.H.* 1830. Beitrage zur Geognosie des Russischen Reiches. St.-Petersb., 1–XX+1–165.
- Phleger F.B.* 1935. Some Ordovician Cystids from Russia. Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard College. V. LXXXVI, № 5. S. 191–201.
- Regnell G.* 1948. Echinoderms (Hydrophoridea, Ophiocystia) from the Ordovician (Upper Skiddavian) of the Oslo Region. Norsk geol. tidsskrift. Bd 27. S. 14–57.
- Volborth A.* 1844. Ueber die Arme der bisher zu den armlosen Crinoiden gezahlten Echino-Encrinen. Bull. phys.-math. Acad. sci. St.-Peterb. T. 3, № 6. S. 91–96.

О ПРОИСХОЖДЕНИИ КЛАССА HOLOTHUROIDEA

А.В. Смирнов

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

Голотурии обладают целым рядом специфических черт (Смирнов, 2008, 2013; Smirnov, 2012, 2014), но к главным, определяющим голотурий признакам, на наш взгляд, следует отнести наличие околотротовых щупалец, наличие известкового окологлоточного кольца и строение амбулакральной системы. У всех современных классов Eleutherozoa, кроме голотурий, 5 первичных выростов гидроцеля сначала развиваются как щупальца, а затем преобразуются в радиальные амбулакральные каналы. У голотурий 5 первичных выростов гидроцеля дают начало 5 первичным щупальцам, располагающимся вокруг ротового отверстия, а радиальные амбулакральные каналы развиваются на гидроцеле между ними позднее. Именно сочетание этих трех признаков позволяет говорить, что мы имеем дело с представителями данного класса иглокожих.

В последние десятилетия были выдвинуты две гипотезы о происхождении этого класса – Раймунда Хауде (Haude, 1994, 1995, 2002) и Бруно Дэвида и Ричарда Муи (David, Mooi, 1996, 1998; Mooi, David, 1997, 2008; Mooi et al., 2005).

Ближайшими родственниками голотурий являются офиоцистии (Ophiocystioidea) и морские ежи (Echinoidea). В гипотезе Хауде в качестве предка голотурий принимается некий офиоцистиподобный организм со сводчатой формой тела, лишенный выраженных лучей, покрытый налегающими друг на друга скелетными пластинками и ртом, обращенным к субстрату. Амбулакры у этого предкового организма не распространялись на аборальную часть тела. Будучи близок к франкфуртской школе функциональной морфологии, Хауде считает, что развитие «архитектуры» организма сильно зависит от антагонистических и изменяющихся физических процессов. Поэтому он полагает, что при реконструкции предковой формы и ее дальнейшей эволюции организм правомочно уподобить машине, и что интенсификация той или иной функции влечет за собой морфологические изменения. Представления о морфологических закономерностях эволюции, значение гетерохронии и педоморфоза и возможной роли преадаптаций им не принимаются во внимание. Совершенно не учитывает он и данные по онтогенезу. Представление о педоморфном происхождении голотурий Хауде считает использованием в качестве аргументации *deus ex machine*. На наш взгляд, как раз приравнивание живого организма к машине представляется крайне упрощенным и механистическим, поскольку при этом игнорируются биологические закономерности эволюционного развития и, прежде всего, влияния преобразования онтогенеза на филогенез в процессе эволюции.

Дэвид и Муи, развивающие экстракiliaryно-акiliaryную гипотезу строения иглокожих, считают голотурий педоморфной группой. К сожалению, вопрос о происхождении голотурий в этой теории разработан тезисно. Авторы полагают, что взрослые стадии голотурии представляют разросшуюся личинку, развитие которой было прервано на стадии 5 первичных щупалец, а радиальные ка-

налы у голотурий развились *de novo*. Хотя в этих предположениях, несомненно, есть доля истины, но ими полностью игнорируется строение имеющегося у всех Eleutherozoa радиального комплекса органов, который включает радиальные выросты целого ряда систем (радиальные амбулакральные каналы, радиальные нервные тяжи, радиальные эпиневральные, гипоневральные и гемальные каналы). Этот комплекс имеет сходное анатомическое строение как у Holothuroidea, так и у остальных групп Eleutherozoa. Наибольшее сходство в строении радиального комплекса органов с голотуриями имеют ближайшие из их ныне живущих родственники – морские ежи. На наш взгляд, возникновение столь сложной и при этом столь сходно устроенной анатомической структуры *de novo* очень маловероятно. Если исходить из предположения авторов обо всем теле голотурий, как личиночном и экстракилярном, то непонятно наличие у голотурий пятилучевой симметрии. Поэтому гипотеза Дэвида и Муи также выглядит механистической и не учитывающей таких представлений биологии развития, как, например, эквивинальность развития при изменении течения онтогенеза.

Автор также придерживается педоморфной гипотезы происхождения голотурий. По нашему мнению, резкие изменения в онтогенезе голотурий произошли на стадии развития 5 первичных щупалец, свойственной всем Eleutherozoa, и произошли не случайно. Данные по эмбриональному развитию иглокожих с очевидностью свидетельствуют о том, что первоначально амбулакры развиваются как 5 выростов гидроцеля, имеющие вид щупалец, и, по нашему мнению, с большой долей вероятности можно предположить наличие щупалец у далеких предков иглокожих. Нами (Смирнов, 2013; Smirnov, 2014) была предложена гипотеза двухступенчатого развития амбулакральной системы иглокожих. Мы полагаем, что морфогенетическая программа развития амбулакральной системы состоит из двух частей. Первая часть этой программы приводит к образованию 5 первичных щупалец, и, по-видимому, является программой, доставшейся иглокожим от их далеких предков. Затем в онтогенезе происходит включение следующей новоприобретенной иглокожими части программы, которая приводит к преобразованию первичных щупалец в специфичные для иглокожих амбулакральные каналы. У голотурий произошло образование ротового аппарата на основе 5 первичных щупалец, что привело к резкому изменению онтогенеза и появлению двух характерных для голотурий признаков – наличию ротовых щупалец и появлению «голотурного» плана строения амбулакральной системы. Можно сказать, что у голотурий произошла рекапитуляция щупалец. При этом был нарушен процесс последовательного превращения 5 радиальных выростов амбулакральной системы, имеющих вид щупалец, в радиальные амбулакральные каналы. У голотурий 5 радиальных первичных выростов так и остались щупальцами, а радиальные каналы голотурий стали развиваться между 5 первичными щупальцами позднее. Таким образом, строение центральной части амбулакральной системы взрослых голотурий (без радиальных амбулакральных каналов) соответствует амбулакральной системе личиночных стадий современных морских ежей и других Eleutherozoa. Процесс образования окологлоточного щупальцевого аппарата должен был сопровождаться серьезными

изменениями онтогенеза. У всех ныне живущих Eleutherozoa метаморфоз катастрофический, при котором последовательные фазы развития тесно сцеплены. Выполнение морфогенетической программы развития потребовало изменить течение онтогенеза, и метаморфоз голотурий стал эволютивным. Поскольку преобразование первичных радиальных выростов амбулакрального кольца в амбулакры было больше невозможно, то место развития амбулакров было изменено. Благодаря эволютивному метаморфозу стало возможным использовать тело личинки и видоизменить развитие радиальных частей систем, входящих в радиальный комплекс органов. На наш взгляд, образование у Holothuroidea радиального комплекса органов, очень сходного по строению с радиальным комплексом органов Echinoidea и других Eleutherozoa, было возможно только в том случае, если сведения о строении этой структуры сохранились в геноме голотурий. Происхождение окологлоточного кольца голотурий и его гомология остаются неясными. Мы придерживаемся высказанного ранее рядом исследователей, в том числе и Хауде, предположения о гомологии радиальных сегментов окологлоточного кольца первым амбулакральным пластинкам других Eleutherozoa, однако механизм этого преобразования пока нам не ясен.

ОФИУРЫ (ECHINODERMATA: OPHIUROIDEA) МОРЯ СОДРУЖЕСТВА, ВОСТОЧНАЯ АНТАРКТИКА

И.С. Смирнов

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

Первой экспедицией, собравшей в 1929–1931 гг. иглокожих в море Содружества, стала Британо-Австрало-Новозеландская экспедиция (БАНЗАРЭ) под руководством Дугласа Моусона (Madsen, 1967). Материал по офиурам был передан известному датскому специалисту Теодору Мортенсену (1868–1952), который его обработал, но публикацию подготовить не успел. Работу эту завершил его ученик Йенсениус Мадсен. Для семи станций, сделанных в море Содружества (диапазон глубин 17–1266 м), Й. Мадсен приводит список из 42 видов (из них два им были описаны как новые для науки) (Madsen, 1967). Наибольшее число видов – 32 – обнаружено на станции 107 (гл. 219 м).

Из советских и российских антарктических экспедиций в море Содружества работали 1-я Комплексная Антарктическая экспедиция (КАЭ) (1956 г., 2 станции), 2-я КАЭ (1957 г., 14 станций, на 8 из них встречены офиуры), 10-я Советская Антарктическая экспедиция (САЭ) (1965 г., 1/0), 16 САЭ (1972 г., 19 водолазных проб/17), 52-я Российская Антарктическая экспедиция (РАЭ) (2006–2007 гг. 67 водолазных проб/32), 54-я РАЭ (2008–2009 гг., 78 водолазных проб/27), 59-я РАЭ (2013–2014 гг., суммарно 50 судовых станций и водолазных проб/материал находится в обработке). В общей сложности в коллекции офиур Зоологического института РАН (ЗИН) имеется порядка 130 проб.

Из сборов 2-й КАЭ (дизель-электроход «Обь», диапазон глубин 119–202 м), определены 26 видов змеехвосток.

1. *Astrochlamys bruneus* Koehler, 1912
2. *Astrotoma agassizi* Lyman, 1875
3. *Amphiura angularis* Lyman, 1879
4. *A. belgicae* Koehler, 1901
5. *A. deficiens* Koehler, 1922
6. *A. joubini* Koehler, 1912
7. *A. proposita* Koehler, 1922
8. *Ophiocten banzareii* Madsen, 1967
9. *O. megaloplax* Koehler, 1901
10. *Ophiogona doderleini* (Koehler, 1901)
11. *Ophiomastus bispinosus* Mortensen, 1925
12. *Ophionotus victoriae* Bell, 1902
13. *Ophioplocus incipiens* (Koehler, 1922)
14. *Ophiosteira echinulata* Koehler, 1922
15. *Ophiura meridionalis* (Lyman, 1879)
16. *O. rouchi* (Koehler, 1912)
17. *Ophiuroglypha carinifera* (Koehler, 1901)
18. *Ophiurolepis banzareii* Madsen, 1967
19. *O. gelida* (Koehler, 1901)
20. *O. martensi* (Studer, 1885)
21. *O. tumescens* Koehler, 1922
22. *Theodorina relegata* (Koehler, 1922)
23. *Ophiacantha antarctica* Koehler, 1901
24. *O. pentactis* Mortensen, 1936
25. *O. paramedeia* Hertz, 1927
26. *Ophiolimna antarctica* (Lyman, 1882)

По данным первой легководолазной экспедиции ЗИН, собравшей материал в море Содружества, на глубинах от 3 до 50 м, и работавшей в составе 16 САЭ, были определены 7 видов офиур: *Amphiura angularis*, *Ophiura meridionalis*, *O. rouchi*, *Ophiurolepis gelida*, *O. martensi*, *Ophioparte gigas* Koehler, 1922, *Ophiacantha antarctica*. К списку полученному по результатам обработки 2-й КАЭ в коллекциях ЗИН из моря Содружества прибавился вид *Ophioparte gigas*.

В сборах легководолазной гидробиологической экспедиции ЗИН 2006–2007 гг. (52-я РАЭ) было обнаружено 9 видов: *Amphiura belgicae*, *A. angularis*, *Ophiurolepis martensi*, *Ophiura rouchi*, *O. flexibilis*, *Ophionotus victoriae*, *Ophioparte gigas*, *Theodorina relegata*, *Ophiosteira* sp. Последний вид в пробе был представлен несколькими пластинками верхней поверхности диска, что не позволило установить видовую принадлежность. Тем не менее, к списку коллекции из моря Содружества добавился этот вид: *Ophiosteira* sp. У экземпляров вида *Amphiura angularis* были обнаружены в бурсах ювенилы, указывающие на живорождение, точнее, вынашивание (brooding) у данного вида.

Легководолазная гидробиологическая экспедиция ЗИН, входившая в состав 54-й РАЭ, собрала 27 проб с офиурами, в которых были определены 7 видов: *Amphiura belgicae*, *A. angularis*, *Ophiacantha antarctica*, *Ophiurolepis martensi*, *Ophiura rouchi*, *Ophionotus victoriae*, *Ophioparte gigas*. Т.е., несмотря на большее общее количество проб, полученных в этой экспедиции, примерно на тех же станциях (78 против 67 в 52 РАЭ) найдено на три вида меньше; выпали из списка более редкие виды и добавился часто встречающийся вид *Ophiacantha antarctica*. Разрезы, заложенные в заливе Прюдс зиновскими гидробиологами-аквалангистами, предполагают проведение экологического мониторинга, показывающего состояние данной прибрежной экосистемы в условиях изменений климата и антропогенного воздействия со стороны находящихся в этом районе полярных станций.

В настоящее время, по результатам обработки имеющихся в Зоологическом институте РАН материалов, собранных различными советскими и рос-

сийскими антарктическими экспедициями с 1957 по 2009 гг. для коллекции из моря Содружества, известно 28 видов.

Анализ наших материалов и имеющихся в литературе данных, с учетом синонимии, позволяет составить список из 43 валидных названий змеехвосток, встреченных до настоящего момента в море Содружества (звездочка указывает на наличие данного вида в фондовой коллекции Зоологического института РАН-ФАНО; **М.** – вид указан в работе Й. Мадсена (Madsen, 1967):

- | | |
|---|--|
| Отр. Euryalae Muller et Troschel, 1840 | 20. <i>O. rotundata</i> Koehler, 1922 М. |
| I. Сем. Gorgonocephalidae Ljungman, 1867 | 21. <i>O. bullivanti</i> Fell, 1961 М. |
| 1. <i>Astrochlamys bruneus</i> Koehler, 1912* М. | 22. <i>Ophiura flexibilis</i> (Koehler, 1911) М. |
| 2. <i>Astrochlamys sol</i> Mortensen, 1936 М. | 23. <i>O. rouchi</i> (Koehler, 1912)* М. |
| 3. <i>Astrotoma agassizi</i> Lyman, 1875* М. | 24. <i>O. meridionalis</i> (Lyman, 1879)* М. |
| | 25. <i>O. irrorata</i> (Lyman, 1878) М. |
| | 26. <i>O. serrata</i> Mortensen, 1936 М. |
| Отр. Ophiurae Muller et Troschel, 1840 | 27. <i>Ophiuroglypha carinifera</i> (Koehler, 1901)* М. |
| II. Сем. Amphiuridae Ljungman, 1867 | 28. <i>Amphiophiura inops</i> (Koehler, 1907)* М. |
| 4. <i>Amphiura angularis</i> Lyman, 1879* М. = | 29. <i>Ophiurolepis banzareii</i> Madsen, 1967* М. |
| <i>Amphiura algida</i> Koehler, 1911 | 30. <i>O. brevirima</i> Mortensen, 1936 М. |
| 5. <i>A. belgicae</i> Koehler, 1901* М. | 31. <i>O. gelida</i> (Koehler, 1901)* М. |
| 6. <i>A. deficiens</i> Koehler, 1922* М. | 32. <i>O. martensi</i> (Studer, 1885)* М. |
| 7. <i>A. joubini</i> Koehler, 1912* М. | 33. <i>O. mordax</i> Koehler, 1922 М. |
| 8. <i>A. proposita</i> Koehler, 1922* М. | 34. <i>O. tumescens</i> Koehler, 1922* М. |
| | 35. <i>Theodorina relegata</i> (Koehler, 1922)* М. = |
| III. Сем. Ophiuridae Lyman, 1865 | <i>Th. wallini</i> (Mortensen, 1925) |
| 9. <i>Ophiocten banzareii</i> Madsen, 1967* М. | 36. <i>Anophiura banzareii</i> (Koehler, 1922) М. |
| <i>O. amitinum</i> Lyman, 1878 М. | 37. <i>Ophioparte gigas</i> Koehler, 1922* |
| 10. <i>O. dubium</i> Koehler, 1901 М. | |
| 11. <i>O. megaloplax</i> Koehler, 1901* М. | IV. Сем. Ophiacanthidae Perrier, 1891 |
| 12. <i>Ophiogona doderleini</i> (Koehler, 1901)* М. | 38. <i>Ophiacantha antarctica</i> Koehler, 1901* М. |
| 13. <i>Ophiomastus bispinosus</i> Mortensen, 1925* | 39. <i>O. pentactis</i> Mortensen, 1936* М. |
| 14. <i>O. primula</i> Hertz, 1926 М. | 40. <i>O. paramedeia</i> Hertz, 1927* М. |
| 15. <i>Ophionotus victoriae</i> Bell, 1902* М. | 41. <i>O. vivipara</i> Ljungman, 1870 М. |
| 16. <i>Ophioperla koehleri</i> (Bell, 1908) М. | 42. <i>Ophiolimna antarctica</i> (Lyman, 1882)* М. = |
| 17. <i>Ophioplocus incipiens</i> (Koehler, 1922)* М. | <i>Toporkovia antarctica</i> |
| 18. <i>Ophiosteira echinulata</i> Koehler, 1922* М. | 43. <i>Ophiomitrella conferta</i> (Koehler, 1922) М. |
| 19. <i>Ophiosteira debitor</i> Koehler, 1922 М. | |

При работе над материалом и рукописью использована информационно-поисковая система «ОКЕАН». Работы частично выполнялись при поддержке программ «Антарктика» и «Биоразнообразие».

ЛАЗАРЕВЫ ТАКСОНЫ В КЛАССЕ МОРСКИХ ЕЖЕЙ

А.Н. Соловьев

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

Название «Лазаревы таксоны» происходит от имени библейского персонажа Лазаря, которого Иисус Христос воскресил из мертвых (Евангелие от Иоанна, гл. 11).

Термин, по-видимому, впервые был введен Д. Яблонским (Jablonski, 1986) для какого-либо определенного интервала времени, но он проиллюстрировал и обсудил «эффект Лазаря» прежде всего для эпохи массового вымирания на рубеже мела и палеогена. Существуют различные трактовки этого понятия. Например, иногда имеется в виду повторное появление архаической структуры у более молодой (в смысле геологического возраста) группы (Красилов, 1999). Но чаще оно используется для таксонов, исчезнувших из ископаемой летописи и вновь появившихся в более позднюю эпоху. Это объясняется сменой палеогеографических и фациальных обстановок, перерывами в осадконакоплении; следствием этого и является неполнота ископаемой летописи, длительные перерывы (гиатусы) в которой могут быть приняты за истинное вымирание. Приведем некоторые примеры. Так, детальное изучение отложений сеномана и турона юго-востока Великобритании показало, что значительное сокращение в туроне определенных экологических групп морских ежей связано с тем, что обширная трансгрессия привела к углублению бассейна и повсеместному распространению отложений среднего и глубокого шельфа. Наиболее ярко это проявилось в полном отсутствии в туроне (т.е. в интервале времени около 3 млн. лет) представителей отряда Cassiduloida, которые присутствовали в разрезах как в сеномане, так и в послетуронских отложениях верхнего мела. Это характерно также и для ряда других регионов Европы. Известно, что касидулоиды жили в прибрежных, более грубых осадках, которые здесь не сохранились (Smith, Gale, Monks, 2001).

Значительные гиатусы в распространении характерны для ряда кайнозойских групп надотряда Spatangacea (Соловьев, 2001, 2005). В Северном полушарии из ископаемой летописи в послепалеоценовое время полностью исчезли представители отряда Holasteroida (в частности, семейства Urechinidae и Pourtalesiididae). Но в абиссальной зоне современных океанов они распространены достаточно широко (4 семейства, 15 родов, 43 вида). Таким образом, временной гиатус в их распространении составляет около 50 млн. лет.

Морфология современных урехинид и, особенно, пурталезиид достаточно сильно отличается от их палеоценовых предков – соответственно родов *Garumnaster* и *Galeaster*. В палеоцене Европейской палеозоогеографической области достаточно широко распространен род *Isaster* (4 вида) (семейство Isasteridae, отряд Spatangoida), который не встречен в более молодых отложениях. Но в батиали Тихого океана (море Сулу) ныне существует вид *Isopatagus obovatus*, чрезвычайно сходный с палеоценовыми видами рода *Isaster* (по-видимому, они должны рассматриваться в рамках одного рода). *I. obovatus* вполне может считаться «живым ископаемым».

До недавнего времени считалось, что семейство спатангоидов Aeoropsidae было представлено только двумя современными глубоководными родами *Aeoropsis* и *Aceste*. В 1999 г. Ш. Джеффри описала по одному экземпляру из танета Испании вид *Sphenaster larumbensis*, отнесенный ею к этому семейству. Гиатус между современными изастеридами и эропсидами и их ископаемыми предками составляет тоже не менее 50 млн. лет. Однако, если предки современных урехинид, пурталезиид и изастерид были заведомо мелководными формами, которые нередко в изобилии встречаются в палеогене Мангышлака и некоторых других районов, то единичная находка *Sphenaster*, скорее, свидетельствует о том, что этот род уже в палеоцене был глубоководным, но в редких случаях мог подниматься в более мелководные части бассейна. Детальное описание абиссального атлантического вида *Calymne relictata* Thomson, 1877 (Calymnidae) с глубины 3270–4860 м (Saucede, Mironov, Mooi, David, 2009) выявило ряд неизвестных ранее специфических особенностей его морфологии, прежде всего присутствие у него маргинальной фасциолы, как у позднемеловых стегастерид и некоторых холастерид. Как и у многих глубоководных морских ежей, у этого вида присутствуют черты упрощения – единичные амбулакральные поры, только две гонопоры на 2-й и 3-й генитальных пластинках и др. Таким образом, этот вид, имеющий черты вторичной специализации, по-видимому, тесно связан с меловыми предками, жившими не менее 65 млн. лет назад. А. Смит и А. Крох к этому семейству отнесли позднемеловой род *Pseudoffaster* (Website «The Echinoid directory», NHM). Таким образом, род *Calymne* может тоже рассматриваться как «Лазарев таксон».

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и при поддержке гранта РФФИ, № 13-05-00459.

НОВЫЙ РОД ГОЛОТУРИЙ PSOLIDAE GEN. NOV. (DENDROCHIROTIDA: PSOLIDAE)

В.Г. Степанов, Е.Г. Панина

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

При определении голотурий из сборов Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН в Авачинском заливе (юго-восточное побережья Камчатки) и просмотре коллекции ЗИН с побережья Курильских островов (о. Онекотан) обнаружен новый для науки род голотурий Psolidae gen. nov. из семейства Psolidae (отряд Dendrochirota), отличающийся от остальных родов этого семейства отсутствием со спинной стороны и с боков черепитчато-расположенных чешуй. Ранее в семействе Psolidae было известно 6 родов: *Ceto* Gistel, 1848, *Echinopsolus* Gutt, 1990, *Ekkentropelma* Pawson, 1971, *Lissothuria* Verrill, 1867, *Psolidium* Ludwig, 1887 и *Psolus* Oken, 1815. Новый род отличается от всех остальных представителей семейства Psolidae отсутствием со спинной стороны и с боков черепитчато-расположенных чешуй.

Ниже приводится описание нового рода Psolidae gen. nov. и новых видов Psolidae gen. sp. 1 и Psolidae gen. sp. 2.

Psolidae gen. nov.

Диагноз. Рот и анус смещены на спинную сторону. Брюшная сторона уплощена в подошву. Кожа тела достаточно толстая, на дорзальной стороне морщинистая. Черепитчато-расположенные чешуи со спинной стороны и с боков отсутствуют. Амбулакральные ножки на брюшной стороне расположены 2–3 рядами по радиусам. На спинной стороне имеется небольшое количество ножек только около рта. Щупалец 10, древовидных, равного размера. Известковое окологлоточное кольцо с 10 сегментами, простое, довольно низкое, без задних сильно удлинённых отростков.

Дифференциальный диагноз. От всех остальных представителей семейства *Psolidae* новый род отличается отсутствием со спинной стороны и с боков черепитчато-расположенных чешуй.

Psolidae gen. sp. 1

Psolidae gen. sp. Степанов и др., 2012: 19–20, рис. 12–15; Список видов..., 2013: 199.

Материал. 12.09.2008 г., Авачинский залив (б. Лиственничная, мыс Пирамидный), гл. 19 м, грунт – камни, валуны, $t=8\text{ }^{\circ}\text{C}$, водолазный сбор, сборщик Н.П. Санамян (1 экз.). Типовой материал хранится в КФ ТИГ ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский, Россия).

Описание. Длина тела 11 мм. Прижизненный цвет желтовато-розовый. Рот и анус смещены на спинную сторону. Брюшная сторона уплощена в подошву. Тело довольно низкое (соотношение высоты к длине 1/2), без выступающих ротового и анального конусов. Кожа тела достаточно толстая, на дорзальной стороне морщинистая (чешуеобразно налегающие пластинки со спинной стороны и с боков отсутствуют). Амбулакральные ножки расположены тремя продольными рядами по радиусам на брюшной стороне; в вентролатеральных радиусах ножки расположены по 3–4 ножки в поперечном ряду, в мидвентральном радиусе – зигзагообразно в один ряд. На спинной стороне имеется небольшое количество ножек только около рта. Щупалец 10, древовидных, равного размера. Мышцы-ретракторы прикрепляются к продольным мышцам примерно в 1/3 части конца тела. Полиев пузырь один, расширенный в средней части и суженный на дистальном конце. Мадрепорит и каменистый канал утеряны. Известковое окологлоточное кольцо с 10 сегментами, простое, довольно низкое, без задних сильно удлинённых отростков. Сегменты известкового окологлоточного кольца имеют глубокую вырезку по заднему краю, а спереди высокий вырост, который у радиальных сегментов несколько выше. В коже тела на брюшной стороне преобладают довольно толстые овальные пластинки с волнистым краем, множеством крупных бугорков и отверстиями круглой формы равномерно распределённых по поверхности (обычно 1–2 отверстия в поперечном ряду); толстые треугольные и округлые спиккулы с большим количеством отверстий и небольшим количеством бугорков, тонкие спиккулы разной формы с бугорками или без, а также крестики и веретеновидные палочки. Амбулакральные ножки с округлой конечной пластинкой ажурной формы. Спиккулы спинной стенки тела сходны с таковыми брюшной; но часто встречаются

сильно удлинённые прямые или изогнутые тонкие пластинки с небольшим количеством отверстий (1 отверстие в поперечном ряду), с небольшим количеством мелких бугорков или без них; веретеновидные палочки не обнаружены. Спиккулы щупалец – пластинки с небольшим количеством отверстий, крестики и разветвлённые палочки.

Сравнение. По большинству признаков (тело уплощенное, имеется ярко выраженная подошва, рот и анус смещены на спинную сторону) *Psolidae gen. sp. 1* соответствует семейству *Psolidae*, но отличается от всех других представителей семейства отсутствием со спинной стороны и с боков черепитчато-расположенных чешуй. От вида *Psolidae gen. sp. 2* он отличается формой окологлоточного известкового кольца, формой спиккул кожи тела и ножек, менее уплощенной формой тела, наличием полного ряда ножек в мидвентральном радиусе и отсутствием возвышения ротового конуса (см. ниже).

Psolidae gen. sp. 2

Материал. Курильские о-ва, о. Онекотан, Охотское море, гл. 10 м, РС «Далазик» (1 экз.). Типовой материал хранится в КФ ТИГ ДВО РАН (г. Петропавловск-Камчатский, Россия).

Описание. Длина тела 49 мм, ширина – 33 мм, высота от края подошвы до вершины ротового конуса – 10 мм, высота от края подошвы до вершины анального конуса – 5 мм. Цвет в спирту белый. Рот и анус смещены на спинную сторону. Брюшная сторона уплощена в подошву. Кожа тела толстая, на дорзальной стороне морщинистая (чешуеобразно налегающие пластинки со спинной стороны и с боков отсутствуют). Венролатеральные ножки хорошо развиты (по 4–5 ножек в поперечном ряду), в мидвентральном радиусе ножки имеются только на переднем (оральном) конце – 4 ряда ножек по 3 ножки в поперечном ряду. На спинной стороне имеется небольшое количество ножек только около рта – 5 маленьких ножек ближе к рту и 4 более крупных немного дистальнее. Щупалец 10, довольно больших, древовидных, равного размера. Мышцы-ретракторы прикрепляются к продольным мышцам шириной около 0.3 мм примерно в 1/3 части конца тела. Полиев пузырь, мадрепорит и каменистый канал утеряны. Известковое окологлоточное кольцо с 10 сегментами, простое, сильно обизвествленное, довольно низкое, без задних отростков. Радиальные сегменты известкового окологлоточного кольца имеют глубокую вырезку по заднему краю, а спереди высокий вырост суженный в средней части. Интеррадиальные сегменты известкового окологлоточного кольца гораздо ниже радиальных, имеют глубокую вырезку по заднему краю, а спереди невысокий заостренный вырост. Спиккулы спинной стороны тела – плотные глобулы округлой формы с грубой структурой. Спиккулы брюшной стороны тела – ажурные глобулы и плоские пластинки с небольшим количеством отверстий и бугорками. Спиккулы щупалец – мелкие и массивные крестики и палочки, а также перфорированные пластинки разнообразной формы без бугорков. Спиккулы ножек – объёмные палочки, ажурные глобулы, плоские перфорированные пластинки с бугорками или без и многослойные крупные решетчатые пластинки.

Список литературы

Список видов свободноживущих беспозвоночных дальневосточных морей России // Исследования фауны морей. СПб.: ЗИН РАН, 2013. Вып. 75 (83). 256 с.

Степанов В.Г., Панина Е.Г., Морозов Т.Б. Фауна голотурий Авачинского залива (северо-восточная часть Тихого океана) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. научных трудов. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО. 2012. Вып. 26. Ч. 1. С. 12–32.

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНА *PIWI*, АКТИВИРУЮЩЕГОСЯ ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ ВНУТРЕННИХ ОРГАНОВ У ГОЛОТУРИИ *EUPENTACTA FRAUDATRIX*

Е.С. Ткачева¹, И.Ю. Долматов^{1,2}

¹ Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток

² Дальневосточный федеральный университет, Владивосток
estkacheva@gmail.com

Исследование направлено на изучение гена *piwi*, активирующегося при регенерации у голотурии *Eupentacta fraudatrix*. Данный вид способен к эвисцерации, самопроизвольному удалению внутренних органов в ответ на раздражение. При этом выбрасываются почти все внутренние органы: аквафарингеальный комплекс, кишка (за исключением клоаки), часть половых трубочек, иногда водное легкое (Долматов, Машанов, 2007). Регенерация после эвисцерации осуществляется за счет дедифференцировки и пролиферации клеток сохранившихся органов и тканей (Долматов, 2009). Для голотурии *E. fraudatrix* было показано, что формирование передней части кишки после эвисцерации происходит за счет мезодермальных клеток в результате их трансдифференцировки (Mashanov et al., 2005). В настоящее время молекулярные основы трансдифференцировки клеток не выяснены.

Гены *piwi* первоначально были идентифицированы как гены, кодирующие регуляторные белки, ответственные за поддержание неполной дифференцировки стволовых клеток и стабильного деления в клетках зародышевой линии (Soh et al., 2000). Белки PIWI высоко консервативны и присутствуют как в растениях, так и в животных (Soh et al., 1998). Известно, что PIWI играют ключевую роль во время зародышевого развития и гаметогенеза многих многоклеточных животных (возникновение зародышевой линии, поддержание эмбриональных стволовых клеток, мейоз, сперматогенез, сайленсинг транспозонов) (Thomson, Lin, 2009).

Ранее был секвенирован транскриптом регенерирующих зачатков голотурии *E. fraudatrix* и было обнаружено наличие фрагментов транскрипта *piwi*. Это позволило предположить, что ген *piwi* экспрессируется при восстановлении кишечника у данного вида. В связи с этим целью работы было установление нуклеотидной последовательности гена *piwi* у голотурии *E. fraudatrix*.

У исследуемых особей *E. fraudatrix* была вызвана эвисцерация с помощью инъекции в полость тела дистиллированной воды. Затем на 7 сутки регенерации было проведено препарирование зачатков кишки и аквафарингеального комплекса с использованием бинокулярного микроскопа. Из препарированной ткани выделена тотальная РНК и синтезирована кДНК.

```
ggcgctctggcagatgacagctctcctacgagccagagtgctgactccaaggggatgagggcg (60)
·A·V·W·Q·Y·A·V·S·Y·E·P·E·C·D·S·K·G·M·R·R·
tcgtctcctcttggacactcggagcgtcaggcagctcaggccttggatggctgct (120)
·R·L·L·F·E·H·S·D·V·I·G·R·V·R·A·F·D·G·C·V·
actgtacctaccatccaactcccacagaaagtgtgctgtttacatctatccgtccatc (180)
·L·Y·L·P·I·Q·L·P·Q·K·V·M·L·F·T·S·I·R·P·S·
agatgatcccaggtcaccgtcaaggtgcagctcgtgaaagcactggaaccagagagctg (240)
·D·D·A·E·V·T·V·K·V·Q·L·V·K·A·L·E·P·E·S·C·
taccacactgtataacgtcatcttcaaaggatcatgagaatactacagatgcagcaggt (300)
·T·H·L·Y·N·V·I·F·K·R·I·M·R·I·L·Q·M·Q·R·V·
tggagccactactatcagccaaagcttgccatcaccgtcccccaacacaaactggagat (360)
·G·R·H·Y·Y·Q·P·K·L·A·I·T·V·P·Q·H·K·L·E·I·
ctggccaggttacatcacagccatccaggagtgactcaggggtctcatgctgactgtga (420)
·W·P·G·Y·I·T·A·I·Q·E·Y·S·G·G·L·M·L·H·C·D·
cgtatcacacaaggtcctcaactatgaatccatcctagacacccatgaccaggatagctga (480)
·V·S·H·K·V·L·N·Y·E·S·I·L·D·T·M·T·R·I·A·E·
gcagacaagatggattacaaggaggcgtgtatgagggagctggtgtgtgtgtgtgt (540)
·Q·H·K·M·D·Y·K·E·A·C·M·R·E·L·V·G·C·V·V·L·
aacgaaatataataatcaaacctatcgggtggagcatcaattgggacatcacccccc (600)
·T·K·Y·N·N·Q·T·Y·R·V·D·I·N·W·D·I·T·P·Q·
ggcaccttccagctccggaagggggaggtcatctgacgagacatactacaagagag (660)
·D·T·F·Q·L·R·K·G·E·V·I·S·Y·E·T·Y·Y·K·R·S·
ctatgaaattgacatccaactccacagcagccactgctgggtcaactggccaaagaaga (720)
·Y·E·I·D·I·Q·I·Q·T·P·Q·T·P·L·L·V·N·W·P·K·K·K·
aggtgacgaggaggtcacaccgatccacctggtcccagagctctgcagctgctaccggact (780)
·G·D·E·E·V·T·P·I·H·L·V·P·E·L·C·S·R·T·G·L·
cactgaccacaatgagagcagactcaaggttatgaaaggatctcgctatgcacacgaggt (840)
·T·D·Q·M·R·A·D·F·K·V·M·K·D·L·A·M·H·T·R·V·
caccccaatcagagacatctgtcctcaggaagttcctggagaactgtaccaagaatga (900)
·T·P·N·Q·R·H·L·S·F·R·K·F·L·E·N·C·T·K·N·E·
ggaggcgtacaggaactatcaaacctggggctggaactggacaaggaatcctgcacct (960)
·E·A·V·Q·E·L·S·N·W·G·L·E·L·D·K·G·I·L·H·L·
caaagcagagcagctcccaccagagaaaaatcaactcgggacaactcgatcgtggcatc (1020)
·K·A·R·Q·L·P·P·E·K·I·N·F·R·D·N·S·I·V·A·S·
cagagaggtgactggggcagggagctgactaggaattcagtcataacccccgtactctg (1080)
·R·E·A·D·W·G·R·E·L·T·R·N·S·V·I·T·P·V·L·C·
cgttgataccactgctgcctatagtgagctgattacttctgtgctctt (1131)
·V·D·T·T·A·C·P·I·V·S·R·I·T·S·V·V·V· (376)
```

Рис. 1. Полученная последовательность гена *piwi* голотурии *E. fraudatrix*.

На основе фрагментов *piwi*, полученных в результате секвенирования транскриптома регенерирующих зачатков голотурии *E. fraudatrix* были подобраны генспецифичные праймеры для проведения технологии быстрой амплификации 3'- и 5'-концов кДНК – Step-Out RACE. В качестве матрицы использовали кДНК, выделенную из зачатков ткани на седьмые сутки регенерации.

Полученные после амплификации фрагменты (900 п.о. и 700 п.о.) клонировали в плазмидный вектор pTZ57R/T. Рекомбинантными плазмидами трансформировали клетки *E. coli* штамма XL-1 с помощью теплового шока. Рекомбинантные плазмиды выделили из клеток и секвенировали. На основании анализа секвенированных фрагментов была выведена общая последовательность размером 1131 п.о., принадлежащая семейству Piwi-подобных генов (рис. 1). Гомология выведенной аминокислотной последовательности полученного фрагмента гена голотурии *E. fraudatrix* с фрагментом гена *seali* (гомолог гена *piwi*) из морского ежа *Strongylocentrotus purpuratus* составила 54%.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СПЕКТРА ПРОТЕИНАЗ В РЕГЕНЕРИРУЮЩИХ ТКАНЯХ ГОЛОТУРИИ *EUPENTACTA FRAUDATRIX* ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТИПАХ ПОВРЕЖДЕНИЯ

Шульга А.П., Ламаш Н.Е., Долматов И.Ю.

Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток
alena.lavruk@mail.ru

Одной из важных особенностей живых организмов является способность к восстановлению поврежденных или утраченных тканей и органов. Модельным объектом для изучения механизмов регенерации являются представители иглокожих класса Голотурий (*Holothuroidea*). Эти животные обладают уникальной способностью к восстановлению, как частей тела, так и целых органов после различного рода повреждений. Регенерация у этих животных происходит за счет миграции и дедифференцировки клеток целомического эпителия и их взаимодействия с соединительной тканью. Одним из факторов, изменяющим свойства соединительной ткани, являются специальные протеолитические ферменты – матриксные металлопротеиназы. Матриксные металлопротеиназы (ММП) относятся к семейству цинковых металлопротеиназ, функция которых связана с обменом белков соединительной ткани в норме и при патологии. Ранее мы показали, что ферменты, подобные ММП, принимают участие в регенерации внутренних органов голотурии *Eupentacta fraudatrix* после эвисцерации (Lamash, Dolmatov, 2013). В данной работе мы попытались выявить и охарактеризовать протеиназы в регенерирующей стенке тела и мышцах (СТМ) этих животных после менее травматичного повреждения – поперечного разрезания одного из радиусов тела и провести сравнительный анализ деградомов регенератов СТМ и мезентерия.

Исследования проводили на половозрелых особях голотурий *Eupentacta fraudatrix* (*Holothuroidea*, *Dendrochirotida*), собранных в заливе Петра Великого Японского моря. Сразу после отлова и во время экспериментов животных содержали в аквариумах с аэрируемой морской водой при температуре 8–9 °С. Животным наносили ранение путем поперечного разрезания одного из радиусов тела и на 14-е сутки вырезали регенерирующий участок стенки тела и мышцы в месте ранения для дальнейшего исследования. Активность протеиназ исследовалась методом зимографии с предварительным вертикальным электрофорезом в 10% полиакриламидном геле, содержащем 0,1% Na-SDS с добавлением 0,1% желатина или казеина. Гели окрашивали в 2,5% Coomassie Blue R-250 в 50% метаноле и 10% ледяной уксусной кислоте. Присутствие протеиназ определяли по наличию неокрашенных полос на зимограмме.

В СТМ интактных животных обнаружены два белка с молекулярными массами около 180–193 кДа и 46,5–53 кДа с протеолитической активностью в отношении желатина. На зимограммах регенератов СТМ кроме перечисленных выше протеиназ были выявлены еще три зоны лизиса, соответствующие белкам с молекулярной массой более 250 кДа, а также 41 и 33 кДа. Все протеиназы СТМ проявляли активность только в отношении желатина, но не казеина.

С целью классификации выявленных протеиназ нами были проведены эксперименты по влиянию хелатирующих агентов, а также низкомолекулярных ингибиторов различных классов ферментов на их протеолитическую активность. Хелаторы двухвалентных ионов – ЭДТА (5мМ) и ионов кальция – ЭГТА (5мМ) ингибировали активность только низкомолекулярных протеиназ – 46,5–53, 41 и 33 кДа. Ингибитор сериновых и треониновых протеиназ – ФМСФ (0,1 мМ), ингибитор аминопептидаз – бестатин (0,15 мМ), а также ингибитор аминоталлопротеиназ NEM (N-этилмалеимид) не влияли на желатинолитическую активность белков. Только ингибиторы цинковых металлопротеиназ 1,10-фенантролин (2 мМ) и селективный ингибитор ММП – GM6001 (0,01 мМ) полностью подавляли активность низкомолекулярных протеиназ СТМ. Наши исследования показали, что по способности переваривать желатин и по чувствительности к ингибиторам протеиназы стенки тела и мышц голотурии 46,5–53, 41 и 33 кДа могут быть отнесены к семейству ММП подобных ферментов. Нами был проведен сравнительный анализ спектров протеиназ регенератов СТМ и мезентерия после электрофоретического разделения и зимографии в одном геле. Оказалось, что протеиназа 46,5–53 кДа по подвижности соответствует протеиназе 53 кДа мезентерия, а белок 41 кДа – протеиназе 47 кДа. Различия в значениях молекулярных масс обусловлены невозможностью точного их определения на зимограмме. Исследования динамики активности протеиназ в процессе регенерации СТМ показали, что на 14 сутки регенерации активность протеиназы 46,5–53 кДа увеличивалась более чем в два раза. Полученные результаты свидетельствовали о возможном участии матриксных металлопротеиназ СТМ, так же как и протеиназы 53 кДа мезентерия в восстановительных процессах. Эксперименты *in vivo* с использованием селективного ингибитора ММП – GM6001 подтвердили выдвинутое предположение. Ежедневные инъекции этого препарата тормозили или полностью блокировали регенерацию стенки тела и мышц. Таким образом, независимо от степени повреждения, регуляция восстановительных процессов у голотурий происходит при участии ферментов подобных ММП позвоночных животных. Однако для более точной идентификации протеиназ необходимы дополнительные исследования.

Работа поддержана грантом РФФИ, №14-04-00897 и грантом Правительства России, № 11.G34.31.0010.

Вторая Всероссийская конференция по иглокожим,
посвященная памяти Георгия Михайловича Беляева

Тезисы докладов

Москва, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
18-19 февраля 2015 г.

Компьютерная верстка: М.К. Емельянова

Отпечатано в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН. 117647 Москва,
Профсоюзная, 123
Тираж 100 экз.

